

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS**

Tese de Doutorado

**Efeito de alterações do nível da água do
reservatório Salto Grande, usadas para
controle de macrófitas, na estrutura e
estabilidade da fauna de invertebrados
fitófilos em uma lagoa marginal ao Rio
Paranapanema**

Sandra Francisca Marçal

**BOTUCATU – SP
2014**

Universidade Estadual Paulista – UNESP
Instituto de Biociências
Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Área de Concentração: Zoologia

**Efeito de alterações do nível da água do reservatório
Salto Grande, usadas para controle de macrófitas, na
estrutura e estabilidade da fauna de invertebrados
fitófilos em uma lagoa marginal ao Rio Paranapanema**

Sandra Francisca Marçal

Orientadora: Prof^a. Adj. Virgínia Sanches Uieda

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da
Universidade Estadual Paulista – UNESP,
Campus de Botucatu, SP, como parte dos
requisitos para obtenção do Título de Doutor
em Ciências Biológicas – Área de
Concentração: Zoologia.

BOTUCATU – SP

2014

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÊC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE - CRB 8/5651

Marçal, Sandra Francisca.

Efeito de alterações do nível da água do reservatório Salto Grande, usadas para controle de macrófitas, na estrutura e estabilidade da fauna de invertebrados fitófilos em uma lagoa marginal ao Rio Paranapanema / Sandra Francisca Marçal. - Botucatu, 2014

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Virginia Sanches Uieda

Capes: 20502001

1. Macrófitas aquáticas. 2. Invertebrado - População. 3. Diversidade genética. 4. Reservatórios.

Palavras-chave: Distúrbio; Equilíbrio dinâmico; Pulso hidrológico; Resiliência; Resistência.

“A maior riqueza do homem é a sua incompletude. Nesse ponto sou abastado.”

(Manuel de Barros, poeta Pantaneiro).

DEDICO ESTE TRABALHO:

A mim: pela insistência, persistência e vontade.

A professora Virginia Sanches Uieda: pela sabedoria, maturidade e paciência

Minha história com a Biologia começou na infância, como traduz a poesia de Manuel de Barros:

**“Passava os dias ali, quieto, no meio das coisas miúdas.
E me encantei.”**

**...“Rola uma vespa na estrada □
– morta e enformigada –
Aranhas a tecem com pontos de orvalho □ □**

**Folha seca viaja □
pelo rio – um rã sentado nela □
escolhe nuvens □**

Nas nuvens um incêndio de garças □ □

**Cigarras franzem a hora
Libélulas pensam dalias”...**

Passarinho

“Estava com as asas e o peito quebrados – tombo de ninhego teimoso, que sai do ninho antes da hora. No chão, a realidade me arrebatou. Eu não era a única sem saber voar. Tive que esperar o socorro dos outros filhotes. Fora do ninho, fui ser passarinha dos meus passarinhos, que velhos e doentes padeciam. Fui forte. Tão esquecida, não cuidei de mim. Quase morri, quase matei e não aprendi a voar. Virei passarinho do chão.”

Tantas metáforas contidas num único vôo. Friedrich Nietzsche, um traçador de rotas metafóricas tem uma das mais brilhantes sobre como aprender a voar:

‘Quem deseja aprender a voar deve primeiro aprender a caminhar, a correr, a escalar e a dançar. Não se aprende a voar voando.’

Ao contrário do vôo, não se aprende a viver senão vivendo. Para voar é preciso viver com vontade e ter confiança. É preciso agarrar-se com força nas asas da vida que tudo ensina. Inclusive, voar.

AGRADECIMENTOS

Lidar com o frio, amadurecer e me organizar, foram essas as palavras de ordem. Nesses desafios, não sei o quanto avancei, mas nesse processo de aprender tenho muito a agradecer:

Primeiro a Deus, que concedeu saúde a mim e a minha família para que aqui eu pudesse estar.

Aos meus pais dona Rita e Seu Chiquinho; meus amores, minha vida, minha alegria.

A minha Orientadora, professora Dra. Virginia Sanches Uieda, pela oportunidade e paciência. Obrigada pela confiança, por me ensinar tanto e acreditar em mim. Sem seu auxílio na condução e redação deste trabalho, ele não seria possível.

Ao Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia pelo auxílio financeiro e logístico e a CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Ao professor Dr. Marcos Gomes Nogueira por ter permitido que eu participasse no seu projeto: *Estudo limnológico e da qualidade de água dos reservatórios do rio Paranapanema (São Paulo/Paraná): análise do meio físico, biótico e produção pesqueira. Apoio Duke Energy Geração Paranapanema. Contrato 010015003 Fundibio/Duke Energy.* Obrigada por ter me auxiliado nas coletas e proporcionado apoio logístico para realização deste trabalho de doutorado.

Aos colegas do curso: Jorge, Diogo, Danilo, Aninha, Zé Roberto, Marco Aurélio e Juliana pelo valioso auxílio nas coletas.

Ao técnico Hamilton pelo grande apoio nas coletas.

Pela sobriedade de meu irmão, pela saúde de minha linda afilhada, Maria Rita - meu sangue que prospera.

A minhas tias e primas, sempre muito presentes e prestativas.

Ao meu amigo, atual namorado e incentivador, Leonardo de Oliveira.

A minha amiga Márcia Maria Kovaléski e a sua mãe por cuidarem da minha casa na minha ausência. Pelo incentivo e apoio fundamentais.

A minhas queridas amigas da república "Chiquita Banana" "Mescalina", "Féti", "Vivi" e "Justinha", ora meio irmãs, ora meio filhas.

Ao colega e recém doutor, José Roberto Debastiani Junior pela identificação dos Cladóceros.

A professora Alessandra Angélica de Pádua Bueno da Universidade Federal de Lavras pela identificação dos Anfípodas.

A professora Dra. Sonia Barbosa dos Santos da Universidade Estadual do Rio de Janeiro pela acolhida e identificação dos Moluscos.

A Banca examinadora por aceitar tão prontamente o convite em contribuir com este trabalho.

Aos colegas do laboratório: Maria Lúcia, André e Pedro; em especial a Eliane e Janete que se tornaram boas amigas.

A Juliana - a secretária mais competente que já conheci.

Aos colegas do laboratório vizinho: Marciano e Rafaela, com quem distribui muitas risadas.

Agradeço a todos aqueles que em mim acreditaram e também aos que me criticaram. Aos que não fizeram nada e aos que muito fizeram pra eu conseguir prosseguir e chegar.

SUMÁRIO

Resumo	1
Introdução Geral.....	2

Capítulo I – Efeito de alterações operacionais do nível da água no reservatório de Salto Grande sobre a estrutura da fauna de invertebrados associados à macrófita *Egeria* (Hydrocharitaceae), em uma lagoa marginal ao rio Paranapanema.

Resumo.....	28
Abstract.....	29
Introdução.....	30
Material e Métodos.....	33
Resultados.....	37
Discussão.....	42
Referências Bibliográficas.....	52
Figuras.....	66
Tabelas.....	76

Capítulo II – Diversidade e estabilidade de Chironomidae fitófilos frente ao manejo operacional do nível da água para controle de macrófitas submersas em uma lagoa marginal ao Rio Paranapanema.

Resumo.....	85
Abstract.....	86
Introdução.....	86
Material e Métodos.....	89
Resultados.....	92
Discussão.....	96
Referências Bibliográficas.....	102
Figuras.....	110
Tabelas.....	118

Conclusões Gerais.....	125
-------------------------------	------------

RESUMO

Em ambientes aquáticos controlados por barragens, a elevada estabilidade hídrica favorece a proliferação de macrófitas, sendo para seu controle utilizado um manejo por alterações no nível da água. Porém não existem estudos que avaliem o efeito dessa técnica, que gera condições extremas de seca e inundação sobre a fauna de invertebrados fitófilos. O presente trabalho foi realizado durante alterações operacionais do nível da água para controle de macrófitas submersas no reservatório de Salto Grande (SP/PR). O objetivo foi avaliar o efeito dessas alterações sobre a diversidade de invertebrados associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, conectada ao Rio Paranapanema e sob a influência do reservatório. As coletas foram realizadas ao longo de um transecto longitudinal da lagoa, antes do manejo ser iniciado (controle), no 1º, 7º e 11º dias após o rebaixamento (PR), quando a lagoa se desconecta do rio, e 49 dias após o enchimento do reservatório (PE). A hipótese do trabalho de menor diversidade após as alterações do nível da água do reservatório (seca e cheia induzidas) foi avaliada ao nível de toda a fauna e para os táxons de Chironomidae. As alterações do nível da água foram acompanhadas por alterações na estrutura da fauna fitófila, com variação temporal na densidade dos grupos, especialmente de Hexapoda, Mollusca e Protozoa. As mudanças ambientais relacionadas à contração (seca), e conseqüente concentração das macrófitas na área central da lagoa, e ampliação (cheia) das regiões limnética e litorânea geraram uma substituição de grupos dominantes (reduzindo a densidade de Chironomidae e aumentando a de *Physa marmorata* durante o PR), aumento na riqueza e maior diversidade e equitabilidade no PE. Os distúrbios causaram redução na densidade das três subfamílias de Chironomidae, principalmente de Chironominae, com maior riqueza e dominância em todas as datas amostrais, exceto no pico da seca induzida (PR11), quando foi suplantado por Orthocladiinae. A supressão e a substituição de táxons dominantes (*Caladomyia* por *Thienemanniella*) no distúrbio de seca e a supressão de dominância na cheia foram determinantes para maiores valores de diversidade e equitabilidade de Chironomidae, e para os baixos valores de resistência e resiliência encontrados. A baixa diversidade e equitabilidade observadas antes do manejo foram reflexo da dominância de táxons sensíveis ao distúrbio. Assim, a perturbação ambiental resgatou a variabilidade do ambiente e incrementou a diversidade e equitabilidade da fauna fitófila, com redução na densidade de espécies dominantes e aumento na riqueza. Nesse sentido, os resultados parecem corroborar a Hipótese de Distúrbio Intermediário.

Palavras-chave: equilíbrio dinâmico, pulso hidrológico, resistência, resiliência, distúrbio.

INTRODUÇÃO GERAL

1. Apresentação e justificativa

Em ecossistemas aquáticos, as macrófitas são, no geral, as principais responsáveis pela adição de uma grande heterogeneidade de habitats, propiciando um conjunto de microhabitats e de microclimas para colonização de diversos tipos de organismos (Dvorák, 1970; Margalef, 1983, Cyr & Downing, 1988; Lopes & Caliman, 2008). A complexidade espacial fornecida pelas macrófitas parece influenciar a distribuição e abundância não somente de espécies associadas às plantas, mas também de espécies pelágicas (Lansac-Tôha *et al.*, 1997; Nurminen & Horppila, 2002). Assim, as macrófitas desempenham papel chave na estruturação e funcionamento de ecossistemas aquáticos, interferindo na abundância, riqueza e nas interações entre os organismos (Tolonen *et al.*, 2005; Bazzanti *et al.*, 2010).

A importância das macrófitas deve-se, entre outros fatores, à habilidade de acumular biomassa, acelerar a ciclagem de nutrientes, atuar como substrato para bactérias, algas perifíticas e invertebrados, sustentando assim a cadeia de detritos e de herbivoria (Pompêo, 2008). Elas podem funcionar como abrigo, local de desova e desenvolvimento de formas juvenis de peixes (Dibble *et al.*, 1996; Agostinho *et al.*, 2003), como refúgio contra predadores (Tessier *et al.*, 2008; Bazzanti *et al.*, 2010), fornecer material para a construção de casulos (Takeda *et al.*, 2003), servir de refúgio para muitas espécies de invertebrados planctônicos (Lansac-Tôha *et al.*, 2003) ou servir de habitat para invertebrados não planctônicos durante toda a vida (Geraldos & Boavida, 2004).

Uma fauna variada de invertebrados pode ser encontrada em macrófitas, como protozoários e rotíferos (<0,1mm), metazoários com tamanho de 0,1 a 0,5mm e invertebrados com mais de 1,0mm de tamanho, todos comumente retidos em malhas de 0,5mm (Esteves, 2011). Esta fauna exerce papel fundamental em ecossistemas aquáticos, sejam eles naturais ou antropizados, funcionando como o elo entre grupos de organismos basais e de topo na cadeia alimentar, ou seja, componentes-chave na estrutura e funcionamento de lagos rasos devido à interação com peixes, perifíton e plantas (Clemente *et al.*, 2005), ou mesmo aves e outros vertebrados. Apesar de sua grande importância, o estudo das macrófitas e das comunidades animais e vegetais a elas associadas é ainda insipiente nos trópicos, seja em ambientes naturais ou alterados, sendo o uso de macrófitas para o teste de hipóteses ecológicas e estudos experimentais altamente recomendado devido ao seu rápido crescimento e diversidade (Pompêo, 2008).

Em ambientes aquáticos, a heterogeneidade espacial e temporal favorece a coexistência de espécies de macrófitas porque limita a competição interespecífica e leva à utilização diferencial dos recursos, seja em ambientes naturais (Chambers & Prepas, 1990) ou em comunidades reguladas pelo pulso de inundação, que atua como fator determinante das condições ambientais (Ward *et al.*, 1999), e contribui para a manutenção de uma elevada biodiversidade em ecossistemas lênticos laterais aos rios (Henry & Costa, 2003). Nesses sistemas, o nível da água é uma variável chave que influencia os processos de colonização, crescimento (produção primária) e decomposição de plantas aquáticas (Thomaz & Santos, 2001; Thomaz *et al.*, 2003a).

A fragmentação dos ambientes aquáticos através da construção de reservatórios causa o represamento da água, interrompe o contínuo do rio e altera fatores-chave, causando uma grande homogeneidade no sistema (Ward, 1998). As áreas naturalmente alagadas pelos rios ficam menores, pois a operação destes ecossistemas artificiais acarreta um achatamento dos pulsos de inundação, reduzindo a conectividade entre o rio principal e os ambientes da planície (Tundisi, 1999; Henry, 2005). Essa redução na heterogeneidade espacial e temporal pode modificar as condições hidrológicas, causar eutrofização artificial e, assim, provocar o favorecimento de uma espécie de macrófita competitivamente superior que passa a proliferar irrestritamente e expressar dominância (Camargo *et al.*, 2003). Como consequência, ocorre uma redução na diversidade biológica nestes sistemas.

A grande proliferação de macrófitas aquáticas em reservatórios resulta da atenuação da velocidade e maior tempo de residência das águas (Bianchini Jr., 2003), podendo causar diversos problemas ambientais, além de prejuízos à geração de energia elétrica, navegação e outros usos (Thomaz & Bini, 1999; Martins *et al.*, 2005). Atualmente, apesar de algumas espécies de macrófitas submersas estarem causando graves problemas para as empresas de geração de energia, ainda são poucos os estudos sobre sua biologia e ecologia (Thomaz & Bini, 1998; 1999; Pompêo, 1999; 2008). Entre as macrófitas submersas mundialmente conhecidas pelos problemas causados em ambientes naturais e alterados estão espécies do gênero *Egeria* Planch (Yarrow *et al.*, 2009). Essas plantas ocupam áreas marginais de rios, lagos e reservatórios e até zonas mais profundas, porém não superiores a 10m, devido à pressão hidrostática e à limitação de luz (Bianchini Jr., 2003). A proliferação indesejada dessas espécies em represas não somente no Brasil foi relatada por outros autores (Yarrow *et al.*, 2009; Curt *et al.*, 2010), sendo o potencial invasivo dessa espécie considerado como o resultado da taxa de crescimento relativamente rápida, aclimatação a diferentes regimes de luz, flexibilidade para captação de nutrientes da coluna de água e sedimentos, alta

produtividade em média ou baixa disponibilidade de nutrientes, plasticidade fenotípica alta, alta dispersão via fragmentos vegetativos e elevado potencial para colonizar áreas perturbadas (Yarrow *et al.*, 2009). A estrutura física de *E. densa* afeta a disponibilidade de luz e nutrientes para outros organismos; atua na estabilização do sedimento e na redução da turbidez, sendo assim considerada uma engenheira do ecossistema (Yarrow *et al.*, 2009). Como espécie invasora, *E. densa* pode afetar negativamente as funções e serviços do ecossistema, pois os estandes densos e monoespecíficos podem reduzir a biodiversidade por competição e exclusão de outras macrófitas (Yarrow *et al.*, 2009).

O interesse crescente em entender a biologia das espécies de *Egeria* e de outras macrófitas invasoras em ambientes represados tem levado recentemente a um maior número de estudos de manejo e controle. Entre os mecanismos de manejo e controle usados existem métodos físicos, químicos e biológicos; desde métodos simples como a remoção manual, até o emprego de herbicidas e manipulação operacional no nível da água do reservatório (Pompêo, 2008). O controle físico; manual ou mecânico não é muito recomendado porque a planta se reproduz vegetativamente através de fragmentação; o controle químico pode ser conseguido por emprego de herbicidas, mas com contaminação da água e efeitos em curto prazo; o controle biológico tem sido testado com fitopatógenos, insetos e vertebrados (Curt *et al.*, 2010; Coetzee *et al.*, 2011).

Manipulações do nível da água (*drawdowns*), consistindo em alterar a altura da lâmina d'água e permitir o acúmulo ou redução de água no lago, tem apresentado algum sucesso no controle de *Egeria* (Coetzee *et al.*, 2011). Este procedimento consiste em um controle mecânico-biológico que modifica o regime de luminosidade para as plantas submersas e diminui a cota da lâmina d'água, reduzindo a área potencial para colonização no sedimento, tanto para as emersas como para as submersas (Pompêo, 2008). Como ponto negativo, a modificação da altura da lâmina d'água interfere na hidrodinâmica de todo o sistema, alterando o padrão de estratificação e de luminosidade com reflexo em toda a biota (Pompêo, 2008). O processo atua como uma estiagem provocada, com conseqüências diversas na riqueza e diversidade de macrófitas e resultando na contração de habitats (Santos & Thomaz, 2007).

Com relação ao nível da água, muitos reservatórios apresentam marcado padrão anual de variação, geralmente refletindo alterações sazonais da precipitação e da operação do reservatório (Pompêo, 1999). Os efeitos desse processo variam de acordo com o tipo da macrófita e também dependem da amplitude e duração das alterações, podendo causar efeitos favoráveis (Thomaz & Bini, 1999; Thomaz *et al.*, 1999) ou desfavoráveis (Thomaz *et al.*,

2003a; Santos & Thomaz, 2007), devido ao aumento de nutrientes na água, liberados pela decomposição da vegetação morta.

Para reservatórios tem sido demonstrado que oscilações de nível intermediário estimulam o aumento da riqueza de espécies (Thomaz & Bini, 1999), enquanto a ausência de oscilação provoca o crescimento explosivo de poucas espécies (Thomaz & Bini, 1998). Esse incremento da riqueza e do *turnover* de espécies pode estar associado ao aumento da diversidade de habitats propiciados pelas flutuações moderadas dos níveis (Thomaz & Bini, 1999). Por outro lado, secas pronunciadas levam à exposição da vegetação litoral, provocando a morte das macrófitas (Thomaz *et al.*, 2003b), reduzindo também a disponibilidade de habitats e diminuindo as chances de colonização. Tem sido demonstrado, por exemplo, que os efeitos mais negativos são observados nas espécies submersas que não apresentam mecanismos de resistência, como por exemplo *Egeria najas* e *Egeria densa* (Thomaz *et al.*, 2003b). Segundo Neiff & Poi De Neiff (2003), alterações drásticas na periodicidade do sistema produzem uma perturbação de grande magnitude, a qual produz uma grande modificação na organização do ambiente, com alterações na proporção de espécies aquáticas típicas. Em reservatórios, amplas áreas litorâneas podem sofrer simultaneamente os efeitos diretos das oscilações do nível de água derivadas da operação da barragem, constituindo assim este tipo de manejo uma importante ferramenta para controle de macrófitas em reservatórios (Thomaz & Bini, 1999).

Em sistemas ecológicos naturais, eventos estocásticos e perturbações ocorrem na maioria das vezes de forma cíclica e apresentam intensidades moderadas. No geral, frente a estes distúrbios, as comunidades tendem a manter sua composição relativamente estável, absorvendo as flutuações e retornando a um estado de equilíbrio, seja se mantendo relativamente constantes ou flutuando em um ciclo estável (Holling, 1973). Em lagoas temporárias, a seca resulta em uma extensiva mortalidade, sendo o comprimento da fase aquática determinante para a vida dos invertebrados (Maltchik, 1999; Maltchik & Florin, 2002; Silva-Filho, 2004). Em ambientes aquáticos sujeitos a um pulso de inundação sazonal, o distúrbio natural favorece a diversidade (Ward, 1998), sendo o comprimento do hidroperíodo determinante na riqueza, composição, abundância, sucesso reprodutivo e sucessão de invertebrados aquáticos (Tarr *et al.*, 2005). Tundisi (1999) considera que a manutenção da conectividade e dos pulsos em ecossistemas aquáticos tem importância fundamental, visto que estes componentes do sistema têm um relevante papel nas relações de complexidade-estabilidade, afetando variáveis físicas, químicas e biológicas dos reservatórios.

A redução do nível da água em reservatórios pode, até certo ponto, ser equiparada ao distúrbio natural de vazante e seca que ocorre em ambientes aquáticos naturais, sujeitos a pulsos de inundação. Porém, estudos que avaliem o efeito desta técnica de manejo de reservatórios na fauna de invertebrados são escassos. Assim, considerando a Hipótese do Distúrbio Intermediário como mediadora de competição e provocadora de níveis sucessionais diferenciados (Connell, 1978), espera-se que, após uma perturbação de nível intermediário, a diversidade seja incrementada no sistema ou que, pelo menos, retorne ao seu status anterior ao distúrbio. Porém, quando a perturbação adquire níveis de intensidade muito elevados, o destino da comunidade é a extinção ou redução drástica na diversidade. O retorno ou recuperação (resiliência) e a resistência (grau de imutabilidade) de sistemas biológicos a perturbações hidrológicas dependem da estabilidade (Grimm & Fisher, 1989; Maltchik & Florin, 2002). Resistência e resiliência são características mensuráveis da estabilidade que têm sido usadas para descrever respostas ao nível de populações e ecossistemas, porém nem sempre de fácil mensuração (McNaughton, 1977).

No presente estudo houve a oportunidade de acompanhar um distúrbio hidrológico do tipo *drawdown*, em uma lagoa marginal ao Rio Paranapanema e sob a influência do reservatório de Salto Grande (SP/PR). Este sistema possui algumas lagoas marginais com conexão permanente ao rio que são extensivamente usadas para pesca, mas apresentam grande densidade de macrófitas submersas, especialmente *Egeria*, que tem provocado transtornos à população local e alto custo de manutenção para a usina (Lage, 2008). Por este motivo, o método de controle mecânico-biológico das macrófitas através da redução do nível da água do reservatório tem sido utilizado pela empresa Duke Energy - Geração Paranapanema desde 2004. A “seca” induzida, que dura geralmente 15 dias, promove a desconexão da lagoa e exposição dos bancos de macrófitas. Este procedimento é finalizado com uma cheia artificial, gerada pela abertura das comportas e retorno ao nível normal de operação do reservatório (Figura 1).

A decisão para realizar o controle de macrófitas por este método baseia-se em dados do programa de monitoramento de macrófitas do reservatório Itaipu (Thomaz *et al.*, 2003a; Thomaz *et al.*, 2006). Em Itaipu, *Egeria najas* foi eficientemente controlada, pois o declínio do nível de água acarretou a morte por dessecação da biomassa exposta (Thomaz *et al.*, 2003a; Thomaz *et al.*, 2006), indicando que manipulações deste tipo se colocam como uma alternativa potencial ao controle de macrófitas submersas (Yarrow *et al.*, 2009; Curt *et al.*, 2010; Coetzee *et al.*, 2011). Entretanto, a preocupação com o efeito da depleção da água em reservatórios deve-se à importância das macrófitas como habitat para diversos grupos de

organismos, especialmente invertebrados, que determinam a estruturação e funcionamento do ecossistema aquático como um todo. Dessa forma, apesar de ser uma alternativa interessante, não existem dados que referendam a depleção operacional em reservatórios do ponto de vista biológico. Alguns estudos sobre a fauna associada a macrófitas indicam que mudanças na composição e na abundância de invertebrados ocorrem em função da senescência da macrófita e das variações hidrológicas cíclicas do sistema, determinando a sucessão da comunidade (Poi de Neiff & Bruquetas, 1991; Stripari & Henry, 2002; Mormul *et al.*, 2006).

A lagoa escolhida para este estudo é densamente colonizada principalmente por *Egeria*, dificultando inclusive o uso de barco a motor na sua exploração. A conexão com o rio é feita por um canal estreito, o qual aparentemente alimenta a lagoa. Após a redução do nível da água no reservatório, a lagoa deixa de ser alimentada pelo rio e praticamente se desconecta do mesmo. Com a menor profundidade, os bancos de macrófitas ficam expostos e secam nas áreas de barranco e margens da lagoa. Na região central, mais profunda, as macrófitas e a fauna associada, incluindo invertebrados e peixes, ficam sujeitas ao estresse hídrico, mudanças nas variáveis físicas e químicas da água e limitação de espaço. Após o enchimento, o nível da água na lagoa é recuperado, sendo inclusive maior que antes de iniciado o manejo, encobrindo o dossel de macrófitas (Figura 2). Como em reservatórios o ciclo natural de seca e cheia é perdido, e esses sistemas são consideravelmente estáveis quanto à ocorrência de distúrbios ambientais, esta redução e aumento repentinos no nível da água são perturbações que podem causar uma redução na diversidade local de espécies de invertebrados fitófilos.



Figura 1. Imagens da barragem do reservatório de Salto Grande, Rio Paranapanema, após a redução do nível da água (A e B) e após o retorno da cota normal de operação (C). Em B, é mostrado o processo de remoção da vegetação morta da área de lazer “prainha”, no município de Salto Grande.



Figura 2. Imagens da lagoa Pedra Branca antes (controle) e durante (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) as fases do manejo do reservatório de Salto Grande, Rio Paranapanema. A - Controle; B - Canal de conexão com o rio no 1º dia PR; C, D e E - 1º, 7º e 11º PR, onde pode ser visto as macrófitas mortas nos barrancos e margens e o grande adensamento de *Egeria* na região central da lagoa; F - após retorno da cota máxima de operação do reservatório.

2. Objetivos e Hipótese do trabalho

O presente trabalho teve por objetivo avaliar o efeito das alterações do nível da água para controle de macrófitas submersas sobre a diversidade e estabilidade da fauna de invertebrados associados a essas macrófitas na lagoa Pedra Branca.

Os objetivos específicos foram:

- Analisar a composição da fauna fitófila associada à macrófita submersa-enraizada *Egeria* em uma lagoa conectada ao canal principal do Rio Paranapanema.
- Analisar temporalmente as variações da riqueza, densidade e diversidade de macroinvertebrados, comparando os dados obtidos antes da redução do nível da água do reservatório (amostragem controle), após o rebaixamento (distúrbio de seca) e após o enchimento do reservatório (distúrbio de cheia).
- Avaliar temporalmente a resistência e resiliência de Chironomidae associados à macrófita *Egeria* frente às alterações do nível da água induzidas pelo manejo operacional do reservatório.

A seguinte questão e hipótese foram levantadas:

Haverá mudanças significativas na riqueza, densidade e diversidade de macroinvertebrados fitófilos frente às alterações do nível d'água (seca e cheia) no reservatório?

A hipótese é de que haverá diferenças significativas na densidade de invertebrados fitófilos em função do distúrbio hidrológico, porém sem aumento na riqueza e diversidade da fauna. Em princípio se assumiu que a Hipótese do Distúrbio Intermediário não se aplicaria ao sistema em questão devido às características inerentes a reservatórios, como a simplificação da teia alimentar, redundância dos grupos, vulnerabilidade a espécies exóticas e ausência de históricos recentes de distúrbios dessa magnitude. Além disso, o distúrbio pode não ser intermediário quanto à amplitude e intensidade e difere muito da seca natural que ocorre em áreas alagáveis.

O estímulo gerado pela seca induzida e senescência das macrófitas pode significar o final do ciclo de vida aquático, levando à emergência de insetos para a vida adulta ou a morte dos que não completarem seu desenvolvimento. Os organismos que possuem capacidade de natação podem abandonar as plantas em condições não satisfatórias ou morrerem com estas, quando não possuem estratégias de dispersão. Assim, eram esperadas reduções na densidade, riqueza e diversidade após o distúrbio, mas aumento de densidade de grupos oportunistas ou com maior capacidade de locomoção na região central da lagoa. A hipótese é de que

diferenças significativas na densidade dos grupos taxonômicos serão dependentes de maior ou menor capacidade de dispersão, relacionadas a adaptações estruturais, fisiológicas e comportamentais particulares, com alguns grupos apresentando maior tolerância às mudanças ambientais e outros, mais sensíveis, menor tolerância.

3. Relevância do trabalho

A relevância do trabalho recai principalmente no fato de alertar a comunidade científica para desestruturas ambientais que atividades de manejo em reservatórios podem causar. Uma simplificação ainda maior pode ocorrer no reservatório caso ocorram perdas na diversidade das lagoas marginais, desencadeando efeitos em cascata. Atualmente, o Rio Paranapanema, já historicamente alterado pelas onze usinas hidrelétricas nele implantadas, conta ainda com a presença de espécies de invertebrados exóticos invasores, como os bivalves *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), *Corbicula fluminea* (Muller, 1974), *Corbicula largillierti* (Philippi, 1844) e o gastrópode *Melanoides tuberculata* (Müller, 1774). Assim, conseqüências profundas para os serviços que o homem deriva da natureza podem advir, como, por exemplo, a redução na pesca em função da queda na disponibilidade de alimentos para os peixes. Assim, antes que a depleção operacional torne-se uma prática para empreendimentos hidrelétricos, que precisam de forma pouco onerosa realizar o controle de plantas aquáticas como *Egeria*, é premente analisar em detalhes se esta atividade não causará uma redução na fauna de invertebrados e, conseqüentemente, uma desestruturação das comunidades aquáticas que dependem desses organismos. É importante ressaltar que o trabalho também poderá contribuir com as discussões acerca da Hipótese do Distúrbio Intermediário e, de uma maneira mais ampla, para o entendimento dos fatores que afetam a diversidade de espécies e a estabilidade de sistemas aquáticos.

4. Referencial teórico

Diversidade e Estabilidade em sistemas ecológicos

A importância relativa das espécies varia dentro e entre as comunidades e se tem empregado esforços consideráveis para documentar essas diferenças e compreender porque elas ocorrem. Não é apenas entender porque comunidades contem distintos números de

espécies com importâncias relativas distintas, mas como essas diferenças afetam outras propriedades da comunidade, como a estrutura trófica e a estabilidade da comunidade (Pianka, 1982). Nas medidas de diversidade, a espécie pode não ser a melhor unidade ecológica, uma vez que estágios bionômicos ou formas vitais (tamanho e morfologia) ocorrem dentro da mesma espécie, e muitas vezes ocupam habitats e nichos diferentes. A diversidade de espécies tende a aumentar durante a sucessão ecológica, mas esta tendência não continua necessariamente nos estágios mais maduros da sucessão (Odum, 1988).

A diversidade de espécies tende a ser reduzida em comunidades bióticas que sofrem estresse, porém pode também ser reduzida por competição em comunidades antigas e ambientes físicos estáveis (Odum, 1988).

Os processos locais e regionais que atuam na diversidade também influenciam na estabilidade desses sistemas em micro, meso e macro escala. Processos locais tendem a exercer um poder mais instantâneo e intenso sobre a estrutura e estabilidade de populações e comunidades. Assim, a estabilidade dos sistemas ecológicos e de suas comunidades é fortemente determinada por fatores que atuam localmente. Entre esses, os processos locais que mais tem influencia na diversidade e estabilidade das comunidades biológicas são os distúrbios ou perturbações (Pianka, 1982). Uma perturbação é uma alteração capaz de causar mudanças nas comunidades e ecossistemas, levando à reestruturação dos mesmos (Ribeiro, 2007). A estabilidade de uma comunidade ou ecossistema a perturbações pode, em suma, determinar a persistência e o rumo de uma sucessão ecológica e assim determinar a riqueza e diversidade de espécies.

Apesar de causar modificações na estrutura das comunidades e no funcionamento de ecossistemas, perturbações podem ser favoráveis à diversidade, visto que podem adicionar espécies em comunidades saturadas. Comunidades são denominadas saturadas (ou fechadas) quando espécies imigrantes não conseguem se estabelecer devido à exclusão competitiva ou outra interação interespecífica, ou quando a taxa de imigração é compensada pela taxa de extinção (Stohlgren, 2008). Em comunidades saturadas, processos que atuam em escala local, como interações interespecíficas, determinam a estrutura da comunidade (Mac Arthur & Wilson, 1967). Mas, os sistemas ecológicos reais quase nunca estão verdadeiramente saturados e fechados, pois recebem e cedem energia e materiais para outros sistemas (Pianka, 1982).

De acordo com a teoria ecológica, ecossistemas são tanto mais estáveis quanto maior a diversidade no sistema, criando uma relação diversidade-estabilidade (Mac Arthur, 1955; Elton, 1958). Ecossistemas estáveis apresentam uma alta diversidade, sendo assim tentador

concluir que a diversidade aumenta com a estabilidade. No seu desenvolvimento, a teoria foi contrariada a partir de May (1972), e a relação agora presente nos modelos de complexidade-estabilidade, foi tida como não causal.

Alguns autores (McNaughton, 1977; Pimm, 1984) sustentam a idéia de que as espécies diferem em suas características e que ecossistemas mais diversos apresentam maior probabilidade de conter algumas espécies que sejam capazes de prosperar durante uma determinada perturbação ambiental e, deste modo, compensar os competidores que foram reduzidos pela perturbação. Esta visão sustenta que biodiversidade proporciona resistência à perturbação (Tilman & Downing, 1994) e sistemas que são perturbados periodicamente tendem a apresentar uma diversidade mais alta do que ecossistemas em “equilíbrio”, onde a dominância e a exclusão competitiva são mais intensas (Huston, 1979).

A estabilidade também é associada à produtividade nos ecossistemas. Provavelmente, a estabilidade relaciona-se mais intimamente com a diversidade funcional do que com a estrutural, e o funcionamento (produtividade) depende do número e identidade das espécies (Fridley, 2001 *apud* Silva-Filho, 2004). De acordo com Tilman & Downing (1994), como há muita similaridade entre espécies em sistemas ecológicos, o seu funcionamento é independente da diversidade se grupos funcionais maiores estão presentes (Hipótese espécie-redundância). Tal hipótese sugere que as espécies são funcionalmente redundantes e que a perda de determinada espécie é compensada pela presença de outras do mesmo grupo funcional. Ao contrário do que alguns poderiam pensar, a redundância funcional não torna as espécies dispensáveis, pois estas podem estar garantindo a estabilidade destes sistemas quando perturbações ocorressem ou quando algumas espécies fossem extintas, funcionando como uma espécie de seguro (Naeem, 1998). Assim, o benefício de se manter uma riqueza alta estaria na realidade relacionado ao aumento de probabilidade de manutenção do funcionamento do ecossistema caso houvesse uma modificação ambiental (Fonseca & Ganade, 2001). Assim, as espécies poderiam ser perdidas sem que o funcionamento dos ecossistemas sofresse alterações, contanto que fosse mantida pelo menos uma espécie de cada grupo funcional.

O número de espécies pode variar muito entre habitats de acordo com a produtividade, grau de heterogeneidade estrutural e adequabilidade de condições físicas. Mas, a estrutura do habitat aparentemente sobrepuja a produtividade na determinação da diversidade de espécies (Ricklefs, 1996). Nos anos mais recentes, o debate permanece, com o pressuposto que a relação entre diversidade-estabilidade de fato é estatisticamente inevitável ou se expressa como consequência ecológica (Doak *et al.*, 1998; Tilman *et al.*, 1998). Frente ao grande

número de teorias e hipóteses que surgiram após a hipótese ecológica tradicional de relação positiva entre diversidade-estabilidade, a única máxima que pode ser colhida é que o excesso de empiricidade e de hipóteses e conclusões pontuais na ciência ecológica são os maiores entraves para seu avanço, ou mudando um pouco a linha de pensamento, que os processos realmente não são determinísticos, tem pouco poder explicativo e comunidades naturais são governadas por eventos meramente casuais (Teoria neutra da Biodiversidade) (Hubbell, 2001). A relação entre diversidade e estabilidade de ecossistemas é um dos temas mais polêmicos da ecologia teórica (Maltchik, 1999).

Propriedades da Estabilidade em ecologia

O termo estabilidade ecológica, geralmente, é usado associado a equilíbrio de comunidade. Mas, a melhor definição para comunidades estáveis seria um “estado maior de equilíbrio”, visto que estão sujeitas constantemente a flutuações em suas abundâncias. Assim, o “equilíbrio” apresenta um caráter dinâmico, visto que comunidades reais são constantemente perturbadas. O conceito de estabilidade tem sua origem na matemática e na física. Nessas áreas estabilidade refere-se a uma propriedade de sistemas dinâmicos simples, nos quais é possível, em geral, definir um dado estado de equilíbrio ao qual o sistema tende a retornar após ser perturbado. No entanto, sistemas ecológicos são sistemas complexos cujas propriedades emergem das interações entre seus elementos. Perturbações, portanto, podem gerar efeitos diversos em sistemas complexos, de forma que a concepção de um estado único de equilíbrio é pouco parcimoniosa (Grimm & Wissel, 1997).

Uma perturbação é uma alteração no ambiente capaz de causar mudanças na comunidade ou sistema, levando à reestruturação dos mesmos. Trata-se de um evento discreto que resulta em mudanças significativas, positivas ou negativas, na estrutura da comunidade (Wallace, 1990), que remove organismos e cria novos espaços e ou recursos que podem ser usados pelos indivíduos de uma ou de diferentes espécies (Townsend *et al.*, 1997).

A conceituação de estabilidade está longe de apresentar uma padronização, visto a grande quantidade de definições e a variedade de elementos, denominações e sub-conceitos que estão embutidos na formação desse conceito (Stiling, 1996). A adaptação do termo à ecologia sem levar em conta a diferença na complexidade dos sistemas estudados é, em parte, responsável por uma grande confusão na literatura no uso de termos relacionados à estabilidade (Grimm & Wissel, 1997). Há diversos termos que se referem a uma mesma propriedade ou que, apesar de possuírem definições teóricas distintas, tem definição operacional similar (Grimm & Wissel, 1997).

O uso de terminologias que se enquadram apenas nos sistemas ecológicos examinados é comum em ecologia de comunidades (Grimm & Wissel, 1997), que é inclusive vista como uma vertente bagunçada da ecologia por ser composta por diversas teorias, as quais muitas vezes não dialogam entre si, ao invés de seguir uma teoria geral.

Como sugerido por Grimm & Wissel (1997), ao considerar todos os diferentes conceitos como propriedades distintas que, em conjunto, compõem a estabilidade de um sistema e partindo da definição de estabilidade como uma forma de medir a sensibilidade a perturbações (Silva-Filho, 2004), algumas propriedades embutidas na conceituação de estabilidade emergem. Após uma perturbação, os níveis de resistência (habilidade de resistir a mudanças mantendo os diferentes componentes funcionais) e de resiliência (taxa de recuperação) irão determinar a persistência e a maior ou menor desestruturação da comunidade (Figura 3). A resistência, a persistência e a resiliência são propriedades com grande valor para explicar o efeito de perturbações. A resistência é a habilidade de uma comunidade evitar o deslocamento de um dado estado, ou a capacidade de manter sua estrutura e funcionamento após um distúrbio. A persistência refere-se ao tempo de existência, ou de “sobrevivência” de um sistema ou elemento de um sistema (Silva-Filho, 2004).

Em ecologia, resiliência é a capacidade de um sistema restabelecer seu “equilíbrio” após este ter sido rompido por um distúrbio ou absorver flutuações e retornar a um estado anterior. Vale lembrar que equilíbrio e estabilidade não têm o mesmo sentido e conceituação. Equilíbrio descreve a condição média de um sistema, através de um de seus elementos ou atributos, ao longo de um dado período de tempo. A resiliência representa a resistência de um sistema a mudanças ambientais ou bióticas, e, portanto, está diretamente relacionada à persistência do sistema: quanto mais resiliente o sistema, maior a magnitude da perturbação que ele é capaz de aguentar antes de retornar ao seu estado de equilíbrio (Holling, 1996). Em outras palavras, um sistema de alta resiliência pode ser fortemente impactado e ainda assim se recuperar. Holling (1996) descreve dois tipos de resiliência, a “resiliência de engenharia”, em que o sistema retorna para exatamente o mesmo estado anterior, e o que ele chama de “resiliência ecológica”, em que o sistema pode mudar para um outro estado de equilíbrio alternativo após uma perturbação grande o suficiente. Num sistema com múltiplos estados estáveis alternativos, é o tamanho da perturbação que determina se o sistema permanece no mesmo equilíbrio ou muda para um estado alternativo (Scheffer, 2009).

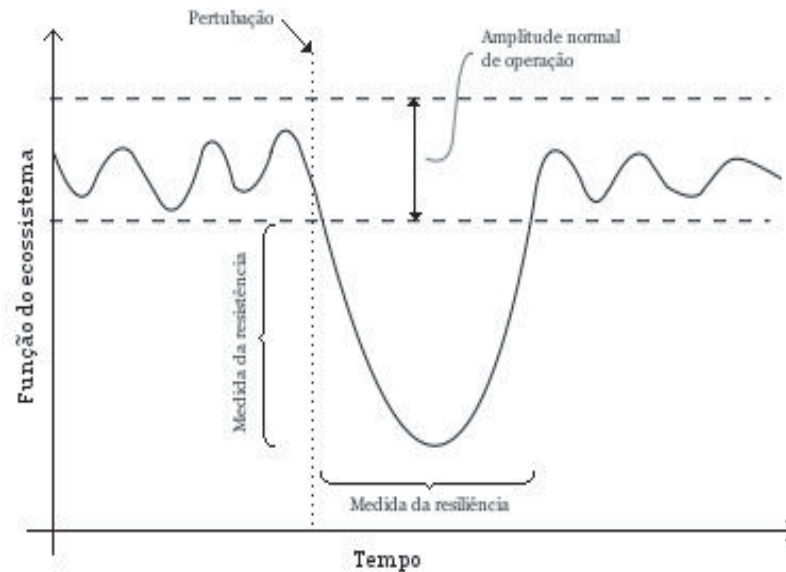


Figura 3. A figura exemplifica o comportamento de um ecossistema submetido a um distúrbio, provocando um desvio na amplitude operativa normal de uma função importante do ecossistema. A resistência relativa é medida em termos do grau de desvio, enquanto a resiliência relativa é medida pelo tempo necessário para recuperação (Fonte: Odum, 2007).

Como o conceito de estabilidade foi definido de muitas maneiras (Grimm & Wissel, 1997) e, portanto, os resultados encontrados eram muitas vezes contraditórios, no início da década de 70 surgiram trabalhos que não focavam na estabilidade do sistema, mas sim, na resiliência dos sistemas em função da sua diversidade (Peterson *et al.*, 1998; Elmqvist *et al.*, 2003). Esta idéia se baseia na diversidade de grupos funcionais na dinâmica de um ecossistema que sofre perturbações e no conceito de redundância ecológica (Walker, 1992). Um grupo funcional com grande redundância seria aquele que comporta muitas espécies, assim, a perda de uma espécie não comprometeria o funcionamento do sistema, uma vez que restariam outras para desempenhar a mesma função ecológica (Walker, 1992). Espécies com a mesma função ecológica podem, no entanto, ter respostas diferentes frente a mudanças ambientais e, assim, uma espécie redundante pode ser a única do grupo a estar apta às novas condições ambientais impostas pelo sistema. Neste sentido, mais espécies em um mesmo grupo funcional seria importante para a reorganização do sistema após uma perturbação, pois haveria maior diversidade de respostas, o que é crítico para a resiliência de um sistema (Elmqvist *et al.*, 2003). Assim, o conceito de resiliência está ligado a uma pergunta central em ecologia, que é como a diversidade biológica está ligada a funções ecológicas e, portanto, à manutenção do sistema (Peterson *et al.*, 1998).

Independente da propriedade de estabilidade em questão, todos os diferentes termos relacionados à estabilidade referem-se aos efeitos de perturbações sobre um determinado sistema. O estudo de diferentes aspectos relacionados à estabilidade em sistemas naturais, portanto, é crucial para que teorias em ecologia de comunidades possuam um caráter preditivo. Sistemas ecológicos estão constantemente sujeitos a diferentes tipos de perturbações, como a invasão de espécies, fenômenos climáticos ou atividades antrópicas. Modelos que incorporem diferentes aspectos relacionados à estabilidade frente a essas perturbações são mais precisos em prever o comportamento das comunidades ao longo do tempo. Adicionalmente, a identificação dos mecanismos que conferem estabilidade a um sistema são fundamentais do ponto de vista da conservação (Peterson *et al.*, 1998), frente às crescentes perturbações impostas pela atividade humana.

Hipótese do Distúrbio Intermediário

Distúrbio é um “evento abrupto, de curta duração, que altera a estabilidade e dinâmica local; incide sobre a disponibilidade de recursos, gerando modificações instantâneas nas relações entre os meios biótico e abiótico, inclusive podendo promover danos aos organismos ou mesmo sua morte (Begon *et al.*, 1999). Connell (1978) propõe uma forma de abordagem dos efeitos de distúrbios denominada “Hipótese do Distúrbio Intermediário”. É uma das teorias mais conhecidas que explica como os distúrbios ou perturbações naturais afetam a diversidade biológica. Segundo esta teoria, o balanço entre a habilidade competitiva superior e habilidade em colonizar habitats recém formados é mediado por distúrbios, influenciando a diversidade de espécies. Em ambientes muito estáveis ou sujeitos a perturbações muito intensas, a diversidade pode se tornar baixa, devido à persistência de competidores superiores (*k estrategistas*) ou espécies colonizadoras ágeis (*r estrategistas*). Por outro lado, ambientes sujeitos a freqüentes distúrbios de nível intermediário podem apresentar altos valores de diversidade, pois permite a coexistência por algum período de tempo de espécies melhores e piores competidoras.

A teoria baseia-se na premissa que a identidade das espécies dominantes muda após perturbações. Assim, os táxons que imigram e se reproduzem rapidamente no habitat recém perturbado (*r estrategistas*) serão progressivamente deslocados por espécies mais competitivas que apresentam taxa de imigração mais lenta (*k estrategistas*) (Biggs & Smith, 2002 *apud* Silva-Filho, 2004).

A Hipótese do Distúrbio Intermediário de Connell (1978) é bem documentada para comunidades vegetais e invertebrados marinhos. Essa teoria é creditada ao pesquisador

Joseph Connell, apesar de ter sido proposta por John Phillip Grime em 1973, tratando de exclusão competitiva em plantas. O trabalho de Connell pode ter tido preferência na citação da teoria por ter contrastado dois ambientes muito distintos e reconhecidamente entre os mais diversos do planeta (recifes de corais e florestas tropicais). Nele o pesquisador advoga que o principal fator relacionado à manutenção da alta diversidade nesses ecossistemas é a presença de distúrbios em frequências e intensidade intermediárias.

A teoria já foi comprovada para a comunidade fitoplanctônica e zooplanctônica (Pereira & Pereira, 2010), mas pouco se conhece no que tange ao teste de hipótese para outros animais, como comunidades de invertebrados terrestres e dulcícolas. Avaliações da estabilidade relacionadas à capacidade do sistema em resistir ou retornar a um estado pré-distúrbio depois de mudanças significativas foram abordadas em parte por Kozlowsky-Suzuki & Bozelli (2004) e por Santangelo *et al.* (2007). Nestes casos, o estado estável da comunidade zooplanctônica foi considerado similar a condições anteriores ao distúrbio.

De acordo com Pereira & Pereira (2010), a Hipótese do Distúrbio Intermediário fornece uma explicação para o fato da maioria dos ecossistemas se encontrarem distantes do clímax, do equilíbrio dinâmico ou estado estável (Reynolds *et al.*, 1993). Connell (1978) pressupõe que a estrutura das comunidades que sofrem perturbações intermediárias tem seu desenvolvimento retardado, interrompido ou destruído, podendo o termo “intermediário” ser aplicado nos dois sentidos, o de intensidade média ou o de distúrbio que ocorre em uma etapa intermediária da sucessão, como ressaltado por Reynolds *et al.* (1993).

Assim, a Hipótese do Distúrbio Intermediário permite entender os diferentes estágios sucessionais em áreas que estão sujeitas a distúrbios intermediários, tanto antropogênicos quanto naturais. Para os sistemas aquáticos, e particularmente para as comunidades planctônicas, os estudos realizados por diversos autores sugerem que os distúrbios seriam eventos estocásticos, de natureza abiótica, relacionados principalmente com eventos climáticos ou hidrológicos, operando em curtas escalas de tempo. Eventos de cheias, pulsos de inundação, tempestades, ocorrência de geadas e abertura de comportas de barragens são alguns dos exemplos ilustrativos desse tipo de perturbação (Pereira & Pereira, 2010).

Contudo, a teoria ganhou críticas e contestações fundamentadas principalmente na ausência de abordagem a respostas evolutivas dos organismos frente a distúrbios causados pelo ambiente físico, competidores ou predadores. Assim, para que estas relações tenham sentido, os distúrbios deveriam se relacionar com a história evolutiva das espécies que os experimentam, calculando-se até que ponto os efeitos das perturbações mantém a estabilidade dos organismos (Kikkawa, 1986). Portanto, estes últimos autores sugerem que a procura por

relações unicamente entre diversidade e estabilidade é provavelmente infrutífera. Determinar a estabilidade dos ambientes, populações e comunidades, demanda parâmetros ecológicos difíceis de serem medidos (Pimm, 1984; Scarano *et al.*, 1998). Além disso, o fator habilidade de colonização é contraditório para alguns grupos de animais, incluindo invertebrados que podem ser essencialmente sésseis.

Porém, atualmente, é possível quantificar a magnitude dos distúrbios, a velocidade de retorno e a resistência das espécies. No entanto, não conseguimos ainda entender muitas interações, processos evolutivos e fatores estocásticos que influenciam a organização das comunidades e a manutenção de seu equilíbrio (Sánchez-Botero, 2005).

5. Organização da tese

A presente tese está sendo apresentada em capítulos, para facilitar a leitura e posterior publicação dos dados.

No Capítulo I, intitulado “**Efeito de alterações operacionais do nível da água no reservatório de Salto Grande sobre a estrutura da fauna de invertebrados associados à macrófita *Egeria* (Hydrocharitaceae), em uma lagoa marginal ao Rio Paranapanema**”, é apresentada a fauna de invertebrados associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, marginal ao Rio Paranapanema, e densamente colonizada por essa macrófita submersa enraizada. As coletas foram realizadas antes (Controle) e após o manejo operacional do nível da água no reservatório de Salto Grande, utilizado pela empresa geradora de energia elétrica (Duke Energy) para controle da biomassa de macrófitas na região. O efeito da seca na fauna de invertebrados foi acompanhado em três momentos: imediatamente após o rebaixamento do nível da água na lagoa (1º dia), no meio (7º dia) e no pico da seca induzida (11º dia). Para o efeito de cheia foi realizada apenas uma coleta, 49 dias após o nível da água da lagoa voltar ao normal. Amostras da macrófita foram coletadas e os invertebrados fitófilos triados, identificados e contados (Figura 4) para análise da variação temporal da riqueza, densidade, diversidade e equitabilidade da fauna de invertebrados frente aos distúrbios hidrológicos induzidos pelo manejo do reservatório. A aplicabilidade da Hipótese do Distúrbio Intermediário e a propriedade desse tipo de manejo de macrófitas do ponto de vista biológico foram discutidas.



Figura 4. Ilustração da metodologia de coleta e análise empregadas: coleta das macrófitas com cilindro de PVC (A), sua lavagem em peneiras para separar a fauna associada (B), acondicionamento das macrófitas para secagem (C) e posterior pesagem (D).

No Capítulo II, intitulado “**Diversidade e estabilidade de Chironomidae fitófilos frente ao manejo operacional do nível da água para controle de macrófitas submersas em uma lagoa marginal ao Rio Paranapanema**”, é apresentada a composição, diversidade e variação temporal da densidade de Chironomidae, o grupo de insetos mais denso em *Egeria*, possivelmente favorecidos pelo acúmulo de material orgânico sobre as macrófitas (Figura 5). Neste capítulo, além de discutir a aplicabilidade da Hipótese do Distúrbio Intermediário, a resistência e resiliência da fauna de Chironomidae fitófilos foi avaliada, de modo a verificar a estabilidade dessa comunidade frente aos distúrbios hidrológicos induzidos na lagoa.



Figura 5. Imagens do volume da macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, a qual forma longos ramos enraizados no substrato. Além de servir como refúgio, estas plantas podem ser utilizadas diretamente como alimento para animais herbívoros, ou local de alimentação para carnívoros e detritívoros, estes últimos aproveitando o grande acúmulo de material orgânico em seus folíolos (foto da direita).

Ao final da Tese são apresentadas algumas **Considerações Finais**, salientando os principais resultados obtidos e sua relação com a conceituação teórica acima apresentada.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTINHO, AA., GOMES, LC. & JULIO-JR., HF., 2003. Relações entre macrófitas e fauna de peixes. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 261–279.
- BAZZANTI, M., COCCIA, C. & DOWGIALLO, MG., 2010. Microdistribution of macroinvertebrates in a temporary pond of Central Italy: Taxonomic and functional analyses. *Limnologica*, vol. 40, no. 4, p. 291–299.
- BEGON, M., HARPER, JL. & TOWNSEND, CR., 1999. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. 3rd ed. Barcelona: Ediciones Omega, S.A. 1148 p.
- BIANCHINI-JUNIOR, I., 2003. Modelos de crescimento e decomposição de macrófitas aquáticas. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 85-126.
- BIGGS, JF. & SMITH, RA., 2002. Taxonomic richness of stream benthic algae: Effects of flood disturbance and nutrients. *Limnology an Oceanography*, vol. 47, p. 1175-1186.
- CAMARGO, AFM., PEZZATO, MM. & HENRY-SILVA, GG., 2003. Fatores limitantes à produção primária. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.) *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 59-83.
- CHAMBERS, PA. & PREPAS, EE., 1990. Competition and coexistence in submerged aquatic plant communities: the effects of species interactions versus abiotic factors. *Freshwater Biology*, vol. 23, no. 3, p. 541-550.
- CLEMENTE, JM., MAZZEO, N., GORGA, J. & MEERHOFF, M., 2005. Succession and collapse of macrozoobenthos a subtropical hypertrophic lake underrestoration (Lake Rodó, Uruguay). *Aquatic Ecology*, vol. 39, p. 455-464.
- COETZEE, JA., BOWNES, A. & MARTIN, GD., 2011. Prospects for the Biological Control of Submerged Macrophytes in South Africa. *African Entomology*, vol. 19, no. 2, p. 469-487.
- CONNELL, JH., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, vol. 199, p. 1302-1310.

- CURT, MD., CURT, G., AGUADO, PL. & FERNÁNDEZ, J., 2010. Proposal for the biological control of *Egeria densa* in small reservoirs: a Spanish case study. *Journal of Aquatic Plant Management*, vol. 48, p. 124-127.
- CYR, H. & DOWNING, JA., 1988. The abundance of phytophilous invertebrates on different species of submerged macrophytes. *Freshwater Biology*, vol. 20, p. 365-374.
- DIBBLE, ED., KILLGORE, KJ. & HARREL, SL., 1996. Assessment of fish-plant interactions. In MIRANDA, LE. & DEVRIES, DR., (Eds.). *Multidimensional approaches to reservoir fisheries management*. Bethesda: American Fisheries Society. p. 357-372.
- DOAK, DF., BIGGER, D., HARDING, EK., MARVIER, MA., O'MALLEY, RE. & THOMSON, D., 1998. The statistical inevitability of stability–diversity relationships in community ecology. *American Naturalist*, vol. 151, p. 264-276.
- DVORÁK, J., 1970. Horizontal zonation of macrovegetation, water properties and macrofauna in a littoral stand of *Glyceria aquatic* (L.) Wahlb. in a pond in South Bohemia. *Hydrobiologia*, vol. 35, p. 17–30.
- ELTON, CS., 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- ELMQVIST, T., FOLKE, C., NYSTROM, M., PETERSON, G., BENGTSSON, J., WALKER, B. & NORBERG, J., 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 1, no. 9, p. 488-494.
- ESTEVEZ, FA., 2011. *Fundamentos de Limnologia*. 3a. ed. Interciência, Rio de Janeiro, 826p.
- FONSECA, CR. & GANADE, G., 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, vol. 89, p. 118-125.
- FRIDLEY, JD., 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos*, vol. 93, p.514-526.
- GERALDES, AM. & BOAVIDA, MJ., 2004. Do littoral macrophytes influence crustacean zooplankton distribution? *Limnetica*, vol. 23, no. 1-2, p.57-64.
- GRIMM, NB. & FISHER, SG., 1989. Stability of Periphyton and Macroinvertebrates to Disturbance by Flash Floods in a Desert Stream. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 8, no.4, p. 293-307.
- GRIMM, V. & WISSEL, C., 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, vol. 109, p. 323-334.
- GRIME, JP., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, vol. 242, no. 5396, p. 344–347.

- HENRY, R. & COSTA, MLR., 2003. As macrófitas como fator de heterogeneidade espacial: um estudo em três lagoas com diferentes conectividades com o rio Paranapanema. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.) *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p.189-210.
- HENRY, R., 2005. The connectivity of the Paranapanema river with two lateral lakes in its mouth zone into the Jurumirim reservoir. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 17, no.1, p. 57-69.
- HOLLING, CS., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 4, p. 1-24.
- HOLLING, CS., 1996. Engineering resilience versus ecological resilience. In SCHULZE P. (Ed.). *Engineering within ecological constraints*. Washington: National Academy. p. 31-44.
- HUBBELL, SP., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton Monographs in Population Biology. Princeton: Princeton University Press.
- HUSTON, MA., 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* vol.113, p. 81-99.
- KIKKAWA, J., 1986. Stability. In KIKKAWA, J. & ANDERSON, DJ. (Eds.). *Complexity, diversity and stability*. Community ecology - Patterns and processes, Oxford: Blackwell Scientific. p. 41-62.
- KOZLOWSKY-SUZUKI, B. & BOZELLI, RL., 2004. Resilience of a zooplankton community subjected to marine intrusion in a tropical coastal lagoon. *Hydrobiologia*, vol. 522, p. 165-177.
- LAGE, F., 2008. *Efeito do processo de depleção operacional no reservatório de Salto Grande (Rio Paranapanema, SP-PR) sobre a comunidade bentônica*. Botucatu: Universidade Estadual Paulista. 139p. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia.
- LANSAC-TÔHA, FA., BONECKER, CC., VELHO, LFM. & LIMA, AF., 1997. Comunidade zooplanctônica. In VAZZOLER, AEAM., AGOSTINHO, AA. & HAHN, NS. (Eds.). *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, químicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá: EDUEM. p. 117-155.
- LANSAC-TÔHA, FA., VELHO, LFM. & BONECKER, CC., 2003. Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplanctônica. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 231-242.

- LOPES, PM. & CALIMAN A., 2008. A contribuição de ecossistemas lênticos para o entendimento da importância de processos regionais e locais sobre padrões geográficos de biodiversidade. *Limnotemas*, vol. 6, p. 1-29.
- MACARTHUR, R., 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community. *Ecology*, vol. 36, p. 533-536.
- MACARTHUR, RH. & WILSON, EO., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- MALTCHIK, L., 1999. Ecologia de rios intermitentes tropicais. In POMPÊO, MLM. (Ed.). *Perspectivas da limnologia no Brasil*. São Luiz: Gráfica e Editora União. p. 77-89.
- MALTCHIK, L. & FLORIN, M., 2002. Perspectives of hydrological disturbance as the driving force of Brazilian semiarid stream ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 14, no.3, p. 35-41.
- MCNAUGHTON, SJ., 1977. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *The American Naturalist*, vol. 111, p. 515-525.
- MARGALEF, R., 1983. *Limnologia*. Barcelona: OMEGA. 1009 p.
- MARTINS, D., MARCHI, SR. & COSTA, NV., 2005. Estudo da movimentação de plantas aquáticas imersas presentes no reservatório da UHE Eng. Souza Dias-Jupiá. *Planta Daninha*, vol. 23, no. 2, p. 351-358.
- MAY, RM., 1972. Will a large complex system be stable? *Nature*, vol. 238, p. 413-414.
- MORMUL, RP., VIERA, LA., JUNIOR, SP., MONKOLSKI, A. & SANTOS, AM., 2006. Sucessão de invertebrados durante o processo de decomposição de duas plantas aquáticas (*Eichhornia azurea* e *Polygonum ferrugineum*). *Acta Scientiarum Biological Sciences*, vol. 28, p.109-115.
- NAEEM, S., 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, vol. 12, no. 1, p. 39-45.
- NEIFF, JJ., 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciência*, vol. 15, no. 6, p. 424-441.
- NEIFF, JJ. & POI DE NEIFF, ASG., 2003. Connectivity processes as a basis for the management of aquatic plants. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 39-58.
- NURMINEN, LKL. & HORPPILA, JA., 2002. A diurnal study on the distribution of filter feeding zooplankton: Effect of emergent macrophytes, pH and lake trophy. *Aquatic Science*, vol. 64, p. 198-206.
- ODUM, EP., 1988. *Ecologia*. Rio de Janeiro: Guanabara. 434p.

- ODUM, EP. & BARRETT, GW., 2007. *Fundamentos de Ecologia*. Tradução da 5a ed. Norte-americana. São Paulo: Cengage Learning. 612p.
- PEREIRA, LA. & PEREIRA, MCT., 2010. Bacia Hidrográfica e Sua Relação Com o Ecossistema Ripário. In ALVAREZ, IA. & OLIVEIRA, AR. *Anais do I Workshop sobre recuperação de áreas degradadas de mata ciliar no semiárido*. Petrolina: Embrapa Semiárido: 98 p. (Embrapa Semiárido. Documentos, 234).
- PETERSON, G., ALLEN, CR. & HOLLING, CS., 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, vol. p. 6-18.
- PIANKA, ER., 1982. *Ecologia evolutiva*. 2.ed. Barcelona: Ediciones Omega. 365 p.
- PIMM, SL., 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, vol. 307, p. 321–326.
- POI DE NEIFF, A. & BRUQUETAS, IY., 1991. Colonización por invertebrados de macrófitos emergentes durante su decomposición em el río Paraná. *Hydrobiologia Tropical*, vol. 24, p. 209-216.
- POMPÊO, MLM., 1999. As macrófitas aquáticas em reservatórios tropicais: aspectos ecológicos e propostas de monitoramento e manejo. In POMPÊO, MLM. (Ed.). *Perspectivas da limnologia no Brasil*. São Luís: Gráfica e Editora União. p. 1-15.
- POMPÊO, M., 2008. Monitoramento e manejo de macrófitas aquáticas. *Oecologia Brasiliensis*, vol. 12, no. 3, p. 406-424.
- REYNOLDS, CS., PADISK, J. & SOMMER, U., 1993. Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton on the maintenance of species diversity: a synthesis. *Hydrobiologia*, vol. 249, p.183-188.
- RIBEIRO, LO., 2007. *Resistência e resiliência de macroinvertebrados frente a perturbações físicas em riacho*. Botucatu: Universidade Estadual Paulista. 71p. Tese de Doutorado em Ciências Biológicas – Zoologia.
- RICKLEFS, RE., 1996. *A economia da natureza*. 3a ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 470p.
- SÁNCHEZ-BOTERO, JI., 2005. *Efeitos de distúrbios naturais e antrópicos sobre a fauna ictíca em lagoas costeiras na região de Macaé, RJ*. Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro. 111p. Tese de Doutorado em Ecologia.
- SANTOS, AM. & THOMAZ, SM., 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: the role of connectivity and water level. *Austral Ecology*, vol.32, p. 177-190.

- SANTANGELO, JM., ROCHA, AM., BOZELLI, RL., CARNEIRO, LS. & ESTEVES, FA., 2007. Zooplankton responses to sandbar opening in a tropical eutrophic coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, vol. 71, p. 657-668.
- SCARANO, FR., RIOS, RI. & ESTEVES, FA., 1998. Tree species richness, diversity and flooding regime: case studies of recuperation after anthropic impact in brazilian flood-prone forests. *Journal of Ecology and Environmental Sciences*, vol. 24, p. 223-235.
- SCHEFFER, M., 2009. Alternative Stable States. In *Critical Transitions in Nature and Society*. Princenton: Princeton University Press. Chapter II. p. 11-36.
- SILVA-FILHO, MI., 2004. *Perturbação hidrológica, estabilidade e diversidade de macroinvertebrados em uma zona úmida (lagoas intermitentes) do Semi-Árido Brasileiro*. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos. 155p. Tese de Doutorado em Ecologia de Recursos Naturais.
- STOHLGREN, TJ., BARNETT, DT., JARNEVICH, CS., FLATHER, C. & KARTESZ, J., 2008. The myth of plant species saturation. *Ecology letters*, vol. 11, no.4, p. 313-326.
- STILING, PD., 1996. *Ecology Theories and Applications*, Prentice Hall, NJ, 538 p.
- STRIPARI, NL. & HENRY, R., 2002. The invertebrate colonization during decomposition of *Eichhornia azurea* Kunth in a lateral lake in the mouth zone of Paranapanema River into Jurumirim Reservoir (Sao Paulo, Brazil). *Brazilian Journal Biology*, vol. 62, no. 2, p. 293-310.
- TAKEDA, AM., FRANCO, GMS., MELO, SM. & MONKOLSKI A., 2003. Invertebrados associados às macrófitas aquáticas da planície de inundação do Alto Rio Paraná (Brasil). In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.) *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 243-260.
- TARR, TL., BABER, MJ. & BABBITT, KJ., 2005. Macroinvertebrate community structure across a wetland hydroperiod gradient in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecology and Management*, vol. 13, no. 3, p. 321-334.
- TESSIER, C., CATTANEO, A., PINEL-ALLOUL, B., HUDON, C. & BORCARD, D., 2008. Invertebrate communities and epiphytic biomass associated with metaphyton and emergent and submerged macrophytes in a large river. *Aquatic Sciences*, vol. 70, no.1, p. 10-20.
- TILMAN, D. & DOWNING, JA., 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, vol. 367, p. 363-365.
- TILMAN, D., LEHMAN, CL. & BRISTOW, CE., 1998. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *American Naturalist*, vol. 151, p. 277-282.

- THOMAZ, SM. & BINI, LM., 1998. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas em reservatórios*. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 10, no.1, p. 103-116.
- THOMAZ, SM. & BINI, LM., 1999. A expansão das macrófitas aquáticas e implicações para o manejo de reservatórios: um estudo na represa de Itaipu. In HENRY, R. (Ed.). *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais*. São Paulo: FUNDIBIO. p. 597-626.
- THOMAZ, SM. & SANTOS, AM., 2001. Efeito do pulso de inundação do rio Paraná sobre a biologia populacional de *Eichhornia azurea* (Kunth) e *Polygonum ferrugineum* Weed. In AGOSTINHO, AA., THOMAZ, SM. & NAKATAMI, K. (Eds.). A planície de inundação do Alto Rio Paraná. Relatório Técnico. Maringá: Pesquisas Ecológicas de Longa Duração. PELD. Site 6, p. 279-288.
- THOMAZ, SM., BINI, LM. & PAGIORO, TA., 2003a. Macrófitas aquáticas em Itaipu: ecologia e perspectivas para o manejo. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 319-341.
- THOMAZ, SM., PAGIORO, TA. & PADIAL, AA., 2003b. Macrófitas aquáticas. In AGOSTINHO, AA., THOMAZ, SM., RODRIGUES L. & GOMES, LC. (Eds.). A planície de inundação do Alto Rio Paraná. Relatório Técnico. Maringá: Pesquisas Ecológicas de Longa Duração. PELD. Site 6. P. 1-8.
- THOMAZ, SM., BINI, LM., SOUZA, MCDE., KITA, KK. & CAMARGO, AFM., 1999. Aquatic macrophytes of Itaipu Reservoir, Brazil: survey of species and ecological considerations. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, vol. 42, no.1, p.15-22.
- THOMAZ, SM., PAGIORO, TA., BINI, LM. & MURPHY, KJ., 2006. Effect of Reservoir drawdown on biomass of three species of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu, Brazil). *Hydrobiologia*, vol. 570, p. 53-59.
- TOLONEN, KT., HOLOPAINEN, IJ., HAMALAINEN, H., RAHKOLA-SORSA, M., YLOSTALO, P., MIKKONEN, K. & KARJALAINEN J., 2005. Littoral species diversity and biomass: concordance among organismal group sand the effects of environmental variables. *Biodiversity and Conservation*, vol. 14, p. 961-980.
- TOWNSEND, CR., SCARSBROOK, MR. & DOLÉDEC, S., 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography*, vol. 42, no. 5, p. 938-949.
- TUNDISI, JG., 1999. Reservatórios como sistemas complexos: teoria, aplicações e perspectivas para usos múltiplos. In HENRY, R. (Ed.) *Ecologia de reservatórios: Estrutura, Função e Aspectos sociais*. São Paulo: FUNDIBIO. p. 19-38.

- WALKER, BH., 1992. Biological diversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, vol. 6, p. 18–23.
- WARD, JV., 1998. Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes and aquatic conservation. *Biological Conservation*, vol. 83, p. 267-278.
- WARD, JV., TOCKNER, K. & SCHIEMER, F., 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management*, vol. 15, no. 1-3, p. 125-139.
- YARROW, M., MARÍN, VH., FINLAY, M., TIRONI, A., DELGADO, LE. & FISCHER, F., 2009. The ecology of *Egeria densa* Planchon (Liliopsida: Alismales): a wetland ecosystem engineer? *Revista Chilena de História Natural*, vol. 82, no.1, p. 299-313.

CAPÍTULO I

EFEITO DE ALTERAÇÕES OPERACIONAIS DO NÍVEL DA ÁGUA NO RESERVATÓRIO DE SALTO GRANDE SOBRE A ESTRUTURA DA FAUNA DE INVERTEBRADOS ASSOCIADOS À MACRÓFITA *EGERIA* (HYDROCHARITACEAE), EM UMA LAGOA MARGINAL AO RIO PARANAPANEMA

1. RESUMO

Em reservatórios, macrófitas apresentam grande crescimento e seu controle tem sido realizado através de alterações no nível da água que causam uma seca e cheia operacionais no sistema. Porém, pouco se conhece sobre os reflexos deste distúrbio induzido sobre a biota aquática. No presente trabalho o efeito deste manejo, utilizado para controle da biomassa de *Egeria*, sobre a estrutura da fauna associada a esta macrófita enraizada submersa foi estudado em uma lagoa marginal ao Rio Paranapanema, em um trecho sob influência do reservatório de Salto Grande, SP. As macrófitas foram coletadas antes de iniciado o manejo (controle), no 1º, 7º e 11º dias após o rebaixamento (PR) do nível da água e 49 dias após o enchimento do reservatório. A fauna fitófila de *Egeria* esteve representada por 92 taxa, com maior riqueza de Hexapoda e Crustacea. O manejo do reservatório causou modificações na densidade e dominância dos grupos de invertebrados, com redução de Tecameba e Hexapoda e aumento de *Physa marmorata* (Mollusca) na fase de rebaixamento. Após o enchimento, Tecameba e Hexapoda se igualaram em densidade, o primeiro com valores semelhantes e o segundo com cerca de ¼ da densidade observada no controle. Diferenças significativas ao longo do manejo foram encontradas para cinco ordens e onze famílias de Hexapoda. Porém, o predomínio da ordem Diptera, com elevada dominância de Chironomidae-Chironominae em todas as datas amostrais, foi determinante na variação temporal da densidade total observada, mesmo com a grande redução na densidade deste grupo durante e ao final do manejo. Os valores de riqueza total de UTO's foram significativamente diferentes entre as datas amostrais, com os menores valores no PR1 e os maiores no PR11. Entretanto, mesmo com a grande supressão de dípteros e protozoários tecados, não foram encontradas diferenças significativas para a densidade total de invertebrados entre as datas amostrais, porque outros grupos (Mollusca, Annelida, Amphipoda) ou mesmo alguns Hexapoda (Heteroptera e Lepidoptera) foram favorecidos com o manejo. Assim, a contração e expansão das regiões limnética e litorânea causada pelo

distúrbio incrementou a riqueza, diversidade e equitabilidade da fauna fitófila, reduzindo espécies dominantes. Quando analisado sob a ótica da Hipótese do Distúrbio Intermediário, o rebaixamento do nível da água causou uma substituição de grupos dominantes *r-estrategistas* e um aumento na sucessão de grupos que possuem adaptações estruturais (dispersão ativa e adaptações respiratórias), fisiológicas (dormência e ovos de resistência) ou tolerância ambiental para colonizarem ambientes sujeitos a perturbações hidrológicas.

Palavras-chave: distúrbio hidrológico, fauna fitófila, macrófitas submersas, variação temporal.

2. ABSTRACT

In reservoirs, macrophytes have great growth and its control has been accomplished through an induced drawdown in the system. However, little is known about the consequences of this induced disturbance on aquatic biota. The effect of this operational management, used to control the biomass of *Egeria*, upon the structure of the fauna associated with this rooted submerged macrophyte was studied in a pond marginal to Paranapanema River, at a stretch under the influence of the Salto Grande reservoir, SP. The macrophytes were collected before starting the management (control), in the 1st, 7th and 11th days of the drawdown period and in the 49th days after the end of the management. The phytophilous fauna of *Egeria* was represented by 92 UTO's, with higher richness for Hexapoda and Crustacea. The management of the reservoir caused changes in the density and dominance of invertebrate groups, reducing Tecameba and Hexapoda density and increasing *Physa marmorata* (Mollusca) in the drawdown period. After the management, Tecameba and Hexapoda equaled in density, but with values similar to the control for the first and about ¼ of the control density for the second group. Significant differences across the management were found for five orders and eleven families of Hexapoda. However, the predominance of the order Diptera, with high dominance of Chironomidae-Chironominae on all sampling dates, was determinant for the temporal variation of the total density, even with the large reduction in the density of this group during and after the management. The total richness values were significantly different among sampling dates, with the lowest value in the 1st and the highest in the 11th days of drawdown. However, even with the large suppression of Diptera and Protozoa, no significant differences for total invertebrate densities among sampling dates were found, because other groups (Mollusca, Annelida, Amphipoda) or even some Hexapoda (Heteroptera and Lepidoptera)

were favored by the management. Thus, the contraction and expansion of limnetic and littoral regions, caused by this environmental disturbance, increased richness, diversity and evenness, and reduced dominant species. When analyzed from the perspective of the Intermediate Disturbance Hypothesis, the drawdown caused a substitution of dominant *r-strategists* groups and an increase in the succession of groups that have structural adaptations (active dispersal and respiratory adaptations), physiological (dormancy and resistance eggs) or environmental tolerance to colonize environments subject to hydrological disturbances.

Keywords: hydrological disturbance, phytophilous fauna, submerged macrophytes, temporal variation.

3. INTRODUÇÃO

A estabilidade dos sistemas ecológicos e de suas comunidades é fortemente determinada por fatores que atuam localmente, pois tendem a exercer um poder mais instantâneo e intenso sobre a estrutura de populações e comunidades. Entre esses fatores locais, os distúrbios ou perturbações são tidos como os de maior influência sobre a diversidade e estabilidade das comunidades biológicas (Pianka, 1982). Uma perturbação é uma alteração capaz de causar mudanças nas comunidades e ecossistemas, levando à reestruturação dos mesmos (Ribeiro, 2007). Perturbações físicas podem causar uma remoção parcial ou total de espécies dominantes, reduzir os efeitos da competição e criar espaços não ocupados para colonizadores, alterando a estrutura de dominância (Herkul *et al.*, 2011).

Rios sob condições naturais são expostos a variações de fluxo em diferentes escalas espaciais e temporais. Essas variações atuam como perturbações porque removem organismos, abrem novos espaços ou fornecem recursos que podem ser usados por indivíduos da mesma espécie ou de outras espécies (Ostermin *et al.*, 2002). Assim, em ecossistemas aquáticos naturais, sejam planícies sazonalmente inundadas e sujeitas a pulsos de inundação (Junk *et al.*, 1989; Neiff, 1990; Tarr *et al.*, 2005), ou áreas úmidas intermitentes (Maltchik, 1999; Maltchik & Florin, 2002; Silva-Filho, 2004), a duração da fase úmida é o fator determinante para maiores valores de diversidade de invertebrados (Tarr *et al.*, 2005). Em áreas alagáveis, a resposta dos organismos ao hidroperíodo pode variar dependendo do grau e frequência de eventos de perturbação (Tarr *et al.*, 2005), geralmente ocorrendo uma baixa diversidade taxonômica onde os hidroperíodos são curtos e um aumento cumulativo de

táxons, ao menos no nível genérico, com o aumento da duração da inundação (Wiggins *et al.*, 1980). Nos rios do Semi-Árido brasileiro, a perturbação hidrológica representa o elemento organizador da estrutura e do funcionamento destes ecossistemas (Maltchik, 1999). Os atributos da cheia e da seca (amplitude, duração, frequência e previsibilidade) são os agentes que exercem maior influência nos padrões e modelos de sucessão ecológica das comunidades aquáticas ao longo de cada ciclo hidrológico (Maltchik, 1999).

Em decorrência dos distúrbios naturais ocorrerem na maioria das vezes de forma cíclica e apresentarem intensidades moderadas, eles têm sido interpretados a partir da Hipótese do Distúrbio Intermediário. A Hipótese do Distúrbio Intermediário (Connell, 1978) baseia-se no pressuposto que ambientes sujeitos a freqüentes distúrbios de nível intermediário podem apresentar altos valores de diversidade, com coexistência por certo período de tempo de um maior número de espécies, devido a *tradeoffs* interespecíficos, entre habilidade de colonização e habilidade competitiva. Por outro lado, em ambientes muito estáveis ou sujeitos a perturbações muito intensas a diversidade pode se tornar baixa, com a persistência de competidores superiores (*k* estrategistas) ou espécies colonizadores ágeis (*r* estrategistas). Assim, a Hipótese do Distúrbio Intermediário pode ajudar a entender os diferentes estágios sucessionais em áreas que estão sujeitas a perturbações, tanto antropogênicas quanto naturais.

A redução na biodiversidade através da alteração dos padrões naturais de variação ambiental tem sido freqüentemente debatida (Rader *et al.*, 2007). Bacias de drenagem são fragmentadas por barragens que interrompem o contínuo do rio, alteram os fatores-chave e reduzem os níveis naturais de variação ambiental, causando uma mudança para um estado alternativo nas comunidades a jusante da barragem, como um declínio na diversidade de macroinvertebrados (Ward, 1998). A formação de reservatórios implica no surgimento de um novo sistema, com características intermediárias entre ecossistemas lóticos e lênticos (Margalef, 1983), aproximando-se mais de um ou outro extremo principalmente em função do tempo de residência, que varia de acordo com a operação do reservatório (Brandimarte *et al.*, 1999).

Em ambientes aquáticos controlados por barragens, a elevada estabilidade hídrica favorece a proliferação de macrófitas (Bianchini Jr., 2003), porque disponibiliza recursos para espécies melhor competidoras (Chambers & Prepas, 1990), que passam a expressar sua dominância (Camargo *et al.*, 2003). As macrófitas são importantes componentes estruturais dos ecossistemas aquáticos, sendo fundamentais para a dinâmica das biocenoses desses ambientes (Silva, 2011). Estas plantas constituem importante fonte de carbono e energia na base da cadeia alimentar (Pompêo, 2008) e exercem um papel controlador na troca constante

de nutrientes, pois são citadas como as principais produtoras de matéria orgânica decorrente da elevada produção de biomassa (Junk, 1980; Pompêo, 1999). Alguns estudos têm demonstrado que uma fauna aquática mais diversificada é encontrada quando existe uma maior riqueza de espécies de macrófitas nos estandes (Agostinho *et al.*, 2003; Thomaz & Bini, 2003; Tolonen *et al.*, 2005), visto que podem atuar como sítio de desova e desenvolvimento de juvenis de peixes (Dibble *et al.*, 1996; Agostinho *et al.*, 2003; Lansac-Tôha *et al.*, 2003), fornecem substrato para colonização e crescimento de bactérias, algas epifíticas e invertebrados aquáticos, tornando-se assim importante elemento na cadeia de herbivoria e detritivoria (Pompêo, 2008). A complexidade espacial fornecida pelas macrófitas parece influenciar a distribuição e abundância não somente de espécies associadas a plantas, mas também de espécies pelágicas (Jeppesen *et al.*, 1998; Nurminen & Horppila, 2002; Lansac-Tôha *et al.*, 2003), proporcionando habitat de alimentação e de refúgio para vários organismos aquáticos.

Entre as macrófitas com maior desenvolvimento em represas no Brasil temos as espécies enraizadas submersas da família Hydrocharitaceae, *Egeria densa* e *Egeria najas* Planch (Bianchini Jr., 2003). Devido aos prejuízos causados a empresas geradoras de energia, nos últimos anos houve um maior interesse em entender a dinâmica destas e de outras espécies de macrófitas em ecossistemas alterados. Desta forma, a aplicação de medidas de manejo e controle tem se difundido, algumas com interesse puramente financeiro, outras com maior visibilidade científica (v. Thomaz & Bini, 2003; Pompêo, 2008).

Para macrófitas submersas, alterações no nível da água, permitindo acúmulo ou redução de água no lago, têm sido utilizadas com eficiência no controle destas plantas (Pompêo, 2008; Yarrow *et al.*, 2009; Curt *et al.*, 2010; Coetzee *et al.*, 2011). Este procedimento consiste em um controle mecânico-biológico que modifica o regime de luminosidade para as plantas submersas e diminui a cota da lâmina da água, reduzindo a área potencial para colonização no sedimento, tanto para as emersas como para as submersas. O processo atua como uma estiagem provocada, com conseqüências diversas na riqueza e diversidade de macrófitas como resultado da contração de habitats (Santos & Thomaz, 2007), interferindo na hidrodinâmica de todo o sistema e com reflexo em toda a biota (Pompêo, 2008).

Estudos sobre as comunidades associadas a macrófitas tem indicado mudanças na composição e no número de indivíduos de invertebrados, em função da senescência da macrófita e das variações hidrológicas cíclicas do sistema (Poi de Neiff & Bruquetas, 1991; Stripari & Henry, 2002; Mormul *et al.*, 2006). Esta fauna desempenha função importante em

ecossistemas aquáticos, transformando matéria orgânica de baixo valor energético em proteína animal, disponibilizada para outros níveis da cadeia alimentar, sendo assim componente-chave na estrutura e funcionamento de ecossistemas aquáticos (Clemente *et al.*, 2005). Entretanto, existem poucos estudos que avaliem o efeito de técnicas de manejo de reservatórios, como a indução de seca e cheia repentinas, na fauna de invertebrados associados a macrófitas.

Desta forma, apesar da depleção operacional ser uma alternativa de manejo interessante para plantas aquáticas, não existem avaliações sobre o efeito desta prática sob o ponto de vista biológico. O presente trabalho tem por objetivo avaliar o efeito das alterações do nível da água ocasionadas pelo manejo operacional do reservatório de Salto Grande (SP/PR), para controle da biomassa de macrófitas, sobre a estrutura da fauna de invertebrados fitófilos, em uma lagoa marginal ao Rio Paranapanema, avaliando a aplicabilidade da Hipótese do Distúrbio Intermediário. Nossa hipótese inicial era de redução na diversidade de invertebrados, pois acreditávamos que a teoria do Distúrbio não se aplicaria ao sistema em questão devido a características inerentes a reservatórios, como a simplificação da teia alimentar, redundância dos grupos, vulnerabilidade a espécies exóticas e ausência de históricos recentes de distúrbios dessa magnitude, ou seja, a frequência com que o deplecionamento acontece no reservatório. Além disso, o distúrbio pode não ser intermediário quanto à amplitude e intensidade e difere muito da seca natural que ocorre em áreas alagáveis.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Área de Estudo

O trabalho foi realizado na Lagoa Pedra Branca (22°56'13''S e 49°57'55''W), localizada à margem direita do Rio Paranapanema e sob influência do reservatório de Salto Grande (SP/PR).

O Rio Paranapanema é um dos principais tributários da margem esquerda do Rio Paraná, com a nascente localizada na Serra de Paranapiacaba, município de Capão Redondo (SP). Sua bacia hidrográfica estende-se pelo sudoeste do Estado de São Paulo e norte do Paraná, drenando uma área de cerca de 100.800 Km², com declividade elevada e restritas planícies de inundação (Agostinho *et al.*, 1995). Devido a sua declividade, localização e presença de muitas quedas e corredeiras (Sampaio, 1944), o Rio Paranapanema tem papel importante no desenvolvimento hidroelétrico do Estado de São Paulo. Uma série de onze

reservatórios foi construída nesse rio com a finalidade de geração de energia, sob a concessão da empresa Duke Energy (Nogueira *et al.*, 2002a, 2002b; Júlio *et al.*, 2005).

O reservatório de Salto Grande, cuja usina é denominada “Lucas Nogueira Garcez”, está inserido na porção média do rio Paranapanema (Figura 1). Este reservatório é do tipo fio d’água, cuja operação hidráulica permite pouca variação do nível da água independentemente da sua taxa de descarga, não existindo uma expansão do ambiente aquático mesmo durante a época de chuva (Dias & Garavello, 1998). A barragem, uma das menores do Rio Paranapanema, apresenta 609,68 m de comprimento, 25 m de altura, área de drenagem de 38,76 km², volume total de 42,2 x 10⁶m³, taxa de descarga média de 413m³s⁻¹ e tempo médio de residência entre 0,8 e 2 dias (Neves, 2008). A vegetação original em seu entorno era formada por matas de planalto (Maack, 1981), hoje substituída por culturas de trigo, soja, cana e pastagens, ocorrendo pequenos remanescentes florestais nos trechos mais íngremes das margens.

A lagoa Pedra Branca, conectada ao canal principal do rio e sob influência do reservatório de Salto Grande, apresenta profundidade média de 2,0 m e é densamente colonizada por macrófitas aquáticas, com predomínio de *Egeria densa* Planch e *Egeria najas* Planch (Lage, 2008). É contornada por fragmentos de mata do tipo mesófila estacional semi-decídua com transição de várzeas dominadas por macrófitas aquáticas e por cultura de cana-de-açúcar e pastagens (Brandão, 2007). Estudos prévios constataram elevada riqueza de espécies de invertebrados bentônicos (Lage, 2008) e peixes (Brandão, 2007) nessa lagoa em comparação com outros ambientes lóticos e lênticos adjacentes.

4.2. Planejamento e delineamento amostral

O trabalho foi realizado na lagoa Pedra Branca, em uma única campanha na estação seca, entre os meses de agosto e outubro de 2011. O planejamento amostral seguiu o cronograma estabelecido pela empresa geradora de energia elétrica para o manejo operacional do reservatório, utilizado para controle de macrófitas através deplecionamento induzido do nível da água (seca induzida). Assim, o trabalho de campo foi realizado antes da redução do nível da água do reservatório (amostragem controle), após o rebaixamento (distúrbio de seca) e após o enchimento do reservatório (distúrbio de cheia). O deplecionamento foi realizado entre os dias 21 e 22 de agosto e o enchimento, entre os dias 02 e 03 de setembro, tendo, portanto, a seca induzida durado 14 dias.

As coletas do controle (C) foram realizadas no dia 16/08. As coletas durante o manejo foram realizadas no 1º dia (PR1-23/08), 7º dia (PR7-29/08) e 11º dia (PR11-02/09) após o rebaixamento (PR) e no 49º dia após o enchimento (PE-22/10).

Em três regiões ao longo do eixo longitudinal da lagoa (boca, meio, fundo) foram retiradas amostras em bancos de *Egeria* (três réplicas por região) utilizando um cilindro de PVC de 25 cm de diâmetro por 30 cm de altura, totalizando nove réplicas para cada data de amostragem (C, PR-1, PR7, PR11, PE). Um saco plástico foi preso na extremidade inferior do cilindro, o qual foi inserido lateralmente no banco de macrófitas até envolver uma porção das plantas em seu interior. Em seguida, o cilindro foi suspenso, os ramos de macrófitas junto à base do cilindro cortados manualmente e as macrófitas isoladas no saco plástico. Para fixação e transporte, a água coletada junto com as macrófitas foi coada sobre uma rede de 0,50 mm de malha, sendo as macrófitas novamente acondicionadas em saco plástico, agora com álcool a 40% para preservação do material até seu processamento no laboratório.

No laboratório, as macrófitas foram lavadas cuidadosamente, com auxílio de uma mangueira, sobre uma bateria de peneiras de granulometria (1,0; 0,50 e 0,25 mm). Após a lavagem, as plantas foram examinadas com auxílio de uma lupa manual, para retirar invertebrados que ainda tivessem ficado aderidos. O material retido nas peneiras foi transferido para um pote plástico e fixado em álcool 70% para posterior triagem sob microscópio estereoscópico. Os macroinvertebrados foram contados e identificados até o menor nível taxonômico possível (gênero ou espécie), conforme a disponibilidade de chaves de identificação e de especialistas para auxiliar na identificação, ou mesmo das condições do material (fase de desenvolvimento, integridade do material).

As chaves gerais utilizadas foram: Lopretto & Tell (1995), Dominguez & Fernández (2009) e Mugnai *et al.* (2010). Para alguns grupos também foram utilizadas chaves específicas, como Trivinho-Strixino (2011) para Chironomidae, Benetti *et al.* (2003) e Segura *et al.* (2011) para Coleoptera, Da-Silva *et al.* (2002), Salles *et al.* (2004) e Dias *et al.* (2007) para Ephemeroptera, Costa *et al.* (2004) para Odonata, Melo (2003), Magalhães *et al.* (2005) e Sampaio *et al.* (2009) para Crustacea-Decapoda. Especialistas foram consultados para a identificação de Amphipoda (Alessandra Angélica de Pádua Bueno – UFLA), Cladocera (José Roberto Debastiani Júnior – UNESP-Botucatu) e Mollusca (Sonia Barbosa dos Santos – UERJ).

Após a retirada dos invertebrados, as macrófitas foram secas em estufa de aeração forçada a 70° C até atingir peso constante (cerca de 72 horas) e pesadas em balança analítica para determinação da biomassa (seguindo metodologia de Pompêo & Moschini-Carlos, 2003).

Dessa forma, foram obtidas amostras em tréplicas da biomassa seca de *Egeria* para cada região da lagoa e para cada data amostral.

Nas três regiões de amostragem das macrófitas na lagoa (boca, meio, fundo), foram mensuradas a transparência da água através do desaparecimento visual do disco de Secchi e a profundidade utilizando uma corda graduada. Adicionalmente, foram mensurados dados físicos e químicos da água através de uma sonda multiparâmetros HORIBA modelo U-22: temperatura (°C), pH, condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$), sólidos dissolvidos totais (mg/L) e oxigênio dissolvido (mg/L). A temperatura do ar nas regiões de amostragem foi medida através de um termômetro com bulbo de mercúrio.

4.3. Análise de dados

No presente trabalho, para a análise temporal do efeito do distúrbio, os dados coletados por região da lagoa foram considerados em conjunto para cada data de amostragem. Assim, os dados de abundância e riqueza de invertebrados obtidos a partir da soma das 9 réplicas para cada data de amostragem (C, PR1, PR7, PR11, PE) foram utilizados para o cálculo da Diversidade de Shannon-Wiener e da Equitabilidade de Simpson (Krebs, 1989). Para o cálculo da riqueza foi considerada a menor entidade taxonômica conseguida para cada grupo, ou seja, foi computado o número de Unidades Taxonômicas Operacionais (UTO's). Os animais categorizados como “ni” (não identificado), em função da má qualidade de conservação do espécime ou do estágio de desenvolvimento muito inicial, foram descartados da somatória da riqueza de UTO's para os cálculos de diversidade e equitabilidade.

A partir dos dados de abundância foi calculada a densidade de invertebrados, considerando o número de indivíduos por 100 gramas de peso seco de macrófita ($\text{ind.}100\text{g}^{-1}$ PS), unidade comumente utilizada em estudos de macrófitas (Takeda *et al.*, 2003; Mormul *et al.*, 2006).

Para a análise exploratória foram utilizados os dados de densidade média (média da densidade das nove réplicas obtidas para cada data amostral) absoluta e relativa de invertebrados nos seguintes níveis: (1) grandes grupos, (2) famílias de Mollusca, (3) grupos de Crustacea, (4) ordens, famílias e gêneros de Hexapoda. Estas análises foram realizadas considerando somente os grupos com densidade relativa maior que 10% em pelo menos uma das datas de amostragem.

Análises de agrupamento (“Cluster Analysis”) e de Ordenação por Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) foram utilizadas como análises exploratórias multivariadas, executadas com o Programa Primer v6 (Clarke & Gorley, 2006), com o

objetivo de descrever as relações de similaridade entre as datas de amostragem. Para tal, os dados de densidade foram transformados em $\log(x+1)$ e o índice de associação usado foi o de Bray-Curtis, por este considerar de maneira equilibrada táxons raros e dominantes.

Os dados de riqueza total de UTO's e de densidade total, densidade dos grandes grupos de invertebrados, grupos de Crustacea, ordens e famílias de Hexapoda, obtidos nas nove réplicas em cada data amostral, foram analisados com o objetivo de verificar a existência de diferenças temporais significativas. Estes dados foram inicialmente testados quanto à normalidade (Shapiro-Wilks; $\alpha=0,05$) e homocedasticidade (Levene; $\alpha=0,05$). Em função da ausência de normalidade e homocedasticidade, mesmo após a transformação ($\log(x+1)$), foi utilizada a análise de variância não-paramétrica de Kruskal-Wallis para testar diferenças na densidade entre as datas amostrais, sendo nos casos significativos seguida do teste pareado Dwass-Steel-Christchlow-Fligner (SYSTAT 13 for Windows, 2009). Para os grupos que apresentaram variação temporal significativa, os dados de média e desvio padrão foram apresentados por meio gráficos de barra (OriginPro 8; ORIGINLAB ©, 2011).

5. RESULTADOS

5.1. Composição

No total, considerando as nove réplicas por data de amostragem (controle, PR1, PR7, PR11 e PE), foram coletados 58.651 invertebrados, representando 92 UTO's, pertencentes aos Reinos Protista e Animal (Tabela 1). Os animais representaram sete filos, dos quais Arthropoda se destacou em função da maior riqueza de Hexapoda (47) e Crustacea (29). No entanto, deste total 32 hexápodes e 18 crustáceos tiveram menos de dez indivíduos amostrados em pelo menos uma das datas amostrais, ou seja, cerca de 60% contribuiu pouco com a abundância total (<1 e $<5\%$, respectivamente).

Do total de UTO's amostradas, somente 25 (representando uma abundância relativa de 27%) ocorreram em todas as datas amostrais, a saber: Protozoa, Bryozoa, *Ferrisia gentilis*, *Physa marmorata*, Planorbidae, Acarina, *Hyalella meinerti*, Copepoda Calanoida, Copepoda Cyclopoida, Ostracoda, *Macrothrix elegans*, Chironominae, Ortocladiinae, Tanypodinae, Muscidae, *Callibaetis*, *Cloeodes*, *Caenis*, *Parapoynx*, *Diastatops*, *Acanthagrion*, *Oxyagrion*, *Oxyethira*, *Cernotina* e *Cyrnellus* (Tabela 1). Além disso, deste total de 92 UTO's, 30% foram coletadas em apenas uma das cinco datas amostrais (Tabela 1) e 50% apresentaram baixa ocorrência nas amostras (no máximo 10 indivíduos/data amostral).

5.2. Densidade

Ao nível dos grandes grupos, a análise da densidade média por dia de amostragem (Tabela 2, Figura 2) salientou o predomínio de Hexapoda no controle e no PR1 (>40%) e de Mollusca no PR7 (>50%). Porém, no PR11 os percentuais de Mollusca e Hexapoda quase se igualaram, apesar ainda do predomínio de moluscos, ao passo que Hexapoda e Protozoa foram os grupos predominantes no PE (>30%).

Considerando a densidade absoluta, Hexapoda sofreu uma queda de mais de 50% em sua densidade logo no primeiro dia do rebaixamento (Tabela 2). A redução de Hexapoda foi progressiva até o PR11, onde cerca de 80% da densidade foi suprimida em comparação ao controle. Após o enchimento, esse grupo apresentou uma recuperação parcial, mas que representou apenas um terço da densidade inicial. Protozoa, o segundo grupo de maior densidade no controle, também teve sua densidade reduzida, chegando a 10% da densidade inicial ao final do rebaixamento (Tabela 2). Porém, após o enchimento a densidade destas amebas tecadas foi maior e superior à observada no controle.

Para os moluscos ocorreu o inverso do descrito acima para Hexapoda e Protozoa, ou seja, sua densidade aumentou ao longo do período de rebaixamento, chegando a triplicar no PR7 (Tabela 2, Figura 2). Entretanto, após o enchimento do reservatório, os moluscos apresentaram densidade menor que aquela observada no controle. Dentre as sete famílias de moluscos amostrados, o predomínio de Physidae ocorreu em todas as datas de amostragem (Tabela 3), representados em mais de 80% por *Physa marmorata*.

Apesar de Crustacea representar um percentual de densidade muito baixo quando comparado aos demais grandes grupos amostrados (Tabela 2), foi um grupo bem diversificado. O anfípoda *Hyalella meinerti* (Dogielinotidae), Copepoda-Calanoidea, Copepoda-Cyclopoida e Ostracoda foram os crustáceos que apresentaram maiores valores de densidade, a qual oscilou ao longo das datas de amostragem sem um padrão definido, apesar de Amphipoda e Ostracoda terem apresentado os maiores percentuais na maioria das datas de amostragem (Tabela 3).

Dentre as sete ordens de Hexapoda amostradas, Diptera representou o maior percentual de densidade na maioria das datas, com exceção do PR11 onde sua densidade absoluta reduziu cerca de 90% em relação ao valor do controle e mais três ordens apresentaram densidade >10% (Tabela 4, Figura 3). A densidade desse grupo não foi totalmente recuperada após o enchimento do reservatório, apesar de novamente representar mais de 50% dos hexápodes amostrados (Tabela 4, Figura 3). Dentre as quatro famílias de

Diptera, a família Chironomidae dominou com mais de 80% da densidade relativa em todas as datas (Tabela 4). A oscilação na densidade de Chironomidae ao longo do tempo foi definida principalmente pela variação na densidade da subfamília Chironominae (Figura 4). Esta subfamília se sobressaiu em densidade na maioria das datas, exceto no PR11 quando Orthoclaadiinae apresentou o dobro da densidade das demais.

Trichoptera foi a segunda ordem de hexápodes de maior densidade no controle, PR1 e PR7, com o aumento na sua densidade relativa no início do rebaixamento decorrente da redução no percentual de Diptera (Tabela 4). Porém, no PR11, com o nível da água reduzido ao máximo, a densidade relativa de Trichoptera diminuiu, acompanhando a redução ocorrida em todos os outros grupos de insetos. Com o nível da água novamente elevado 49 dias após a finalização do manejo, a densidade relativa de Trichoptera foi recuperada, mas não a absoluta, como também ocorrido para Diptera (Tabela 4). Duas famílias de Trichoptera estiveram mais bem representadas, Polycentropodidae (*Cernotina* e *Cyrnellus*) e Hydroptilidade (principalmente *Oxyethira*), a primeira com maior densidade no controle e no PE e a segunda, no PR1 e PR7 (Figura 5).

Ephemeroptera foi a terceira ordem de insetos quanto aos valores de densidade absoluta, se sobressaindo em percentual no PR11 e no PE (Tabela 4, Figura 3), com maiores densidades de Baetidae (*Callibaetis*) e Caenidae (*Caenis*). No Controle, estas duas famílias de efemerópteros apresentaram densidades semelhantes, mas diferiram em suas respostas ao manejo do reservatório (Figura 6). Baetidae reduziu no início do rebaixamento, mas no PR11 e no PE apresentou densidade bem acima dos valores do controle. Caenidae teve sua densidade muito baixa durante todo o rebaixamento, recuperando-se somente após o enchimento (Figura 6).

5.3. Similaridade e ordenação

As análises de similaridade e ordenação, aplicadas para a densidade média dos grandes grupos de invertebrados por data amostral, resultaram na formação de três grupos (Figura 7). Com cerca de 90% de similaridade, o primeiro uniu as amostras do controle e PR1, caracterizadas pela maior densidade de Hexapoda, e o segundo agrupou as amostras do PR7 e PR11, com menor densidade de Hexapoda (Tabela 2, Figura 7). Este segundo grupo mostrou uma grande similaridade (88%) com as amostras do PE em função da menor dominância de Hexapoda (Figura 7; Tabela 2).

Ao nível das ordens de Hexapoda, a similaridade entre todas as datas amostrais também foi bastante elevada (80%), reunindo com 88% de similaridade quase todas as datas

amostrais, com exceção do PR11, onde houve uma menor dominância de Diptera (Tabela 4, Figura 8).

5.4. Medidas ecológicas e variáveis ambientais

Quando analisado o total de UTO's, as medidas ecológicas mostraram uma redução nos valores de riqueza e densidade e um aumento nos valores de diversidade e equitabilidade quando comparadas as amostras do controle e do início do rebaixamento (Tabela 5). Ao final do rebaixamento (PR11), a riqueza e diversidade aumentaram, apesar dos valores de densidade terem reduzido à metade. No PE, a riqueza e densidade foram menores quando comparados ao controle, mas nesta data amostral ocorreram os maiores valores de diversidade e equitabilidade (Tabela 5).

Ao nível de ordens de Hexapoda, os valores de riqueza não se alteraram, mas uma grande redução na densidade ocorreu no início do rebaixamento, enquanto os valores de diversidade e equitabilidade aumentaram quando comparados aos do Controle (Tabela 5). No decorrer no rebaixamento, a diversidade e equitabilidade foram maiores, mas a densidade reduziu progressivamente. No PE, a densidade não foi totalmente recuperada, mas a diversidade e equitabilidade foram maiores em relação ao controle (Tabela 5).

Para as famílias de Hexapoda, as medidas ecológicas demonstram uma redução na riqueza e densidade no PR1 e aumento nos valores de diversidade e equitabilidade em relação ao controle (Tabela 5). Durante o período de rebaixamento, os valores de riqueza e diversidade aumentaram, até o seu máximo no PR11. No PE, a riqueza e densidade não foram recuperadas, mas a diversidade e equitabilidade foram maiores que no controle, tendo esta data amostral apresentado os maiores valores de equitabilidade (Tabela 5).

Os valores de riqueza total de UTO's foram significativamente diferentes entre as datas amostrais ($p= 0,014$), com os menores valores em PR1 e os maiores em PR11 (Figura 9). Entretanto, não foram encontradas diferenças significativas para a densidade total de invertebrados entre as datas amostrais ($p= 0,335$). A análise das diferenças temporais na densidade ao nível de grandes grupos de invertebrados mostrou diferenças significativas entre as datas amostrais somente para Protozoa, Annelida e Mollusca (Tabela 6, Figura 9).

Apesar da densidade total de Crustacea não ter sido significativamente diferente entre as datas de amostragem ($p= 0,273$), os grupos Amphipoda, Copepoda-Calanoidea e Copepoda-Cyclopoida apresentaram diferenças significativas (Tabela 6, Figura 9), cada um dos grupos respondendo de maneira diferente ao manejo. Um decréscimo significativo de Amphipoda e um aumento significativo de Copepoda-Calanoidea ocorreram no início do rebaixamento,

enquanto Copepoda-Cyclopoida apresentou um significativo aumento na densidade no PR7 e PR11 (Figura 9).

Diferenças significativas ao longo do manejo também foram encontradas para cinco ordens e onze famílias de hexápodes (Tabela 6), apesar das oscilações temporais na densidade total de Hexapoda não terem sido significativamente diferentes ($p= 0,077$). A densidade das ordens Diptera e Trichoptera reduziu e das ordens Ephemeroptera, Heteroptera e Lepidoptera aumentou durante o rebaixamento (Figura 10). Ao nível das famílias, respostas diferentes foram encontradas, em alguns casos envolvendo famílias de uma mesma ordem (Figuras 11 e 12). Uma redução significativa na densidade foi observada no início do rebaixamento para Baetidae e Caenidae e, ao final do rebaixamento, para Chironomidae e Polycentropodidae (Figura 11). Por outro lado, um aumento significativo na densidade foi observado para algumas famílias no início (Hydroptilidae) ou ao final do rebaixamento (Culicidae, Leptohyphidae, Mesoveliidae, Crambidae, Libellulidae), enquanto a densidade de Muscidae aumentou muito após o enchimento (Figura 12).

Algumas variáveis ambientais foram mensuradas durante as datas amostrais (Tabela 5). A profundidade salientou o efeito do manejo operacional do reservatório, criando um efeito de seca e de cheia no período do manejo, com os menores valores no PR11. Após o enchimento, quando os valores de profundidade foram superiores aos registrados antes do manejo (controle), a transparência da água, que foi total antes e durante o PR, reduziu. Os maiores valores de pH foram encontrados no início (PR1) e os menores ao final do rebaixamento (PR11). Por outro lado, os maiores valores de condutividade e de sólidos totais dissolvidos na água aumentaram ao final do rebaixamento. Para o oxigênio dissolvido todos os valores mensurados (medidas perdidas nas duas primeiras datas do rebaixamento) foram elevados.

Quanto à biomassa (total e média de nove réplicas) de macrófitas, com a redução da profundidade no PR11 houve um adensamento de *Egeria* na região central da lagoa, aumentando a biomassa de macrófitas coletada (Tabela 5). Após o enchimento, a densidade de plantas coletadas pelo amostrador ainda foi maior que a do controle, sendo os menores valores de biomassa amostrados no início do rebaixamento.

6. DISCUSSÃO

Uma maior riqueza e densidade de insetos na fauna associada a macrófitas é um fato recorrente na literatura (Poi de Neiff, 2003; Poi de Neiff & Neiff, 2006; Silva & Henry, 2013), mas a composição e densidade desta fauna podem estar condicionadas ao tipo de ambiente, ao tipo e senescência da macrófita (Bergey *et al.*, 1992; Stripari & Henry, 2002; Mormul *et al.*, 2006). No geral, uma maior prevalência de insetos, microcrustáceos e anelídeos parece ocorrer (Momo *et al.*, 2006; Takeda *et al.*, 2003; Henriques-de-Oliveira *et al.*, 2007; Marçal & Callil, 2008; Thomaz *et al.*, 2008; Ohtaka *et al.*, 2011), sendo Hexapoda representado principalmente por dípteros, dos quais Chironomidae é uma das famílias mais diversificadas e abundantes (Trivinho-Strixino *et al.*, 2000; Peiró & Alves, 2006; Silva & Henry, 2013).

Para macrófitas submersas, insetos e microcrustáceos são citados como mais abundantes (Tokeshi & Pinder, 1985; Mastrantuono, 1991; Bergey *et al.*, 1992; Hann, 1995; Tessier *et al.*, 2008). No presente estudo, a maioria dos insetos apresentou baixa contribuição à densidade, com exceção de Diptera-Chironomidae que foi numericamente dominante, mesmo quando sua densidade e da maioria dos grupos foi suprimida pela seca induzida. A preferência de insetos por macrófitas submersas em relação a outros microhabitats está associada à maior estabilidade e heterogeneidade espacial, que maximiza a oferta de recursos alimentares e de refúgios (Tessier *et al.*, 2008; Bazzanti *et al.*, 2010), mantendo um maior número de consumidores primários e seus predadores (Lombardo, 1997), especialmente quando estas macrófitas apresentam folhas morfologicamente complexas (Dvorák & Best, 1982; Cyr & Downing, 1988; Taniguchi *et al.*, 2003; Warfe & Barmuta, 2006; Cremona *et al.*, 2008; Thomaz *et al.*, 2008; Thomaz & Cunha, 2010; Lucena-Moya & Duggan, 2011). Uma maior riqueza de cladóceros também ocorre em regiões com macrófitas aquáticas devido, principalmente, à grande contribuição das famílias Chydoridae, Macrothricidae e Ilyocryptidae tipicamente não planctônicas (Lima *et al.*, 1996; Lansac-Tôha *et al.*, 1997; Sousa & Elmoor-Loureiro, 2008), porém com baixa contribuição à densidade total.

A presença de macrófitas tem fundamental importância para a abundância e distribuição de invertebrados (Szalay & Resh, 2000; Weatherhead & James, 2001), sendo a maior diversidade associada à instalação de uma cadeia de detritivoria, com predomínio de formas coletoras, desencadeada a princípio pela elevada biomassa e senescência de macrófitas nos ecossistemas aquáticos (Dvorák, 1996; James *et al.*, 2000; Trivinho-Strixino *et al.*, 2000; Weatherhead & James, 2001; Stripari & Henry, 2002; Mormul *et al.*, 2006; Peiró *et al.*, 2013;

Silva & Henry, 2013). A lagoa Pedra Branca apresentou grande quantidade de material semelhante a turfa sobre as macrófitas submersas, constituído de agregados de partículas finas, detritos de origem animal e vegetal e protozoários tecados. O acúmulo de detritos e sedimentos finos depositados provê um substrato para a matriz de bactérias, algas e fungos que servem de alimento para invertebrados detritívoros (Weatherhead & James, 2001). Contudo, para Kornijow (1989) a associação de invertebrados com macrófitas vai além de relações tróficas, sendo um substrato adicional eficiente, principalmente quando apresenta elevada heterogeneidade de espaços habitáveis (Beckett *et al.*, 1992; Taniguchi *et al.*, 2003).

Estudos de fauna associada a macrófitas, denominada fitófila ou epibêntica, são bastante escassos em ambientes aquáticos sul americanos, especialmente para macrófitas submersas, que são de difícil amostragem, comparativamente às macrófitas flutuantes e emersas. Além disso, existe a carência de estudos experimentais com macrófitas, ao nível nacional e internacional, a maioria tendo sido realizada com uma abordagem observacional ou descritiva (Thomaz & Bini, 2003). O presente estudo vem a suprir em parte esta lacuna ao apresentar dados de composição e densidade da fauna associada à macrófita submersa *Egeria* e mudanças temporais dessa fauna frente a distúrbios hidrológicos artificiais.

As alterações do nível da água da lagoa Pedra Branca, induzidas pelo manejo operacional do reservatório, foram acompanhadas por alterações na estrutura da fauna fitófila, variando a densidade dos grupos, especialmente de Hexapoda, Mollusca e Protozoa, com efeitos positivos e negativos em diferentes momentos do manejo. A grande variação temporal nos grupos favorecidos ou prejudicados ao longo do manejo operacional do reservatório salienta que o efeito das alterações do habitat depende de um conjunto de fatores, às vezes de difícil previsão. A recuperação frente ao distúrbio pode ser rápida quando áreas pequenas são perturbadas porque indivíduos substitutos vindos das áreas circundantes invadem rapidamente, restaurando a composição, biomassa e abundância (Herkul *et al.*, 2011). No entanto, a ocupação do espaço recém aberto por perturbação não é um fenômeno de fácil previsão (Sousa, 1984), sendo alguns elementos importantes para o padrão e taxa de recolonização, como: as características morfológicas e reprodutivas das espécies antes e após a perturbação, a heterogeneidade do microambiente formado, a proximidade de fontes com espécies colonizadoras, além da intensidade e extensão da perturbação (Herkul *et al.*, 2011).

O predomínio de hexápodes da ordem Diptera, com elevada dominância de Chironomidae-Chironominae em todas as datas amostrais, foi determinante na variação temporal da densidade total observada, mesmo com a supressão de hexápodes ao final do rebaixamento, pois Chironominae foi muito sensível ao estresse hídrico. Chironomidae,

apesar de ser um grupo *r-estrategista* típico, com grande capacidade de colonização, multivoltino, elevada tolerância e plasticidade alimentar (Pinder, 1982; Otermin *et al.*, 2002), não suportou o manejo e mesmo após o aumento do nível da água na lagoa apresentou uma recuperação discreta. Semelhante ao observado no presente estudo, Rader *et al.*, (2007) também observaram a baixa resistência de Chironomidae a distúrbios em ambientes historicamente regulados por barragens, porém no caso destes autores relacionado a evento de cheia no Rio Colorado.

Resultados diferentes foram também encontrados na literatura, tendo Chironomidae sido apontado como um dos grupos que comumente aumenta em densidade após o represamento para formação de reservatórios, beneficiados pela maior disponibilidade de matéria orgânica (Brandimarte *et al.*, 1999; Abílio *et al.*, 2005). A maior densidade desse grupo também é reportada para o período de estiagem (Aburaya & Callil, 2007), visto que possuem estratégias para resistir à dessecação do habitat (Suemoto *et al.*, 2004). Os resultados do efeito do manejo estudado para a fauna bentônica na mesma lagoa (Lage, 2008) demonstraram aumento na densidade de Chironomidae e redução de Mollusca e Ostracoda durante o rebaixamento. A existência de diferentes respostas deste grupo de insetos para diferentes condições ambientais, reforça as conclusões de Pinha *et al.* (2013) de que Chironomidae é um instrumento importante da biota para ser usado como indicador de modificações no ambiente causadas por interferências humanas, como represamento.

Em comunidades com elevada dominância, baixa riqueza e diversidade, uma perturbação generalizada elimina espécies dominantes e cria uma maior uniformidade na abundância de populações sobreviventes (Odum, 1988). No presente estudo, a perturbação ambiental incrementou a diversidade e equitabilidade da fauna de invertebrados, com redução na densidade de espécies dominantes e aumento na riqueza. Assim, quando analisado sob a ótica da Hipótese do Distúrbio Intermediário (Connell, 1978), o rebaixamento do nível da água alterou uma condição de dominância de Chironomidae (*r-estrategista*) e beneficiou o molusco *P. marmorata* (*r-estrategista*), que apresentou alto investimento em ovos e juvenis no ambiente estagnado e com grande adensamento de *Egeria*. Com o avanço da seca, a densidade desse molusco começou a reduzir e outros grupos começaram a se estabelecer na sucessão, de modo a atingir um novo ponto de equilíbrio. No pico da seca induzida a diversidade aumentou e alguns grupos foram favorecidos, como anelídeos e ácaros.

Elevada resistência a seca por invertebrados sem um estágio alado, como Mollusca e Oligochaeta, pode estar relacionada com a capacidade destes táxons pioneiros de persistir em sedimentos úmidos em uma forma ativa, como ovos de resistência ou como formas de

diapausa (Otermin *et al.*, 2002). Moluscos gastrópodes, devido a sua baixa mobilidade, apresentam grande mortalidade em eventos de seca abrupta (Silva-Filho, 2004). Porém, juntamente com anelídeos e crustáceos, são os primeiros colonizadores após a fase seca em ambientes aquáticos naturais, graças a mecanismos de estivação e encistamento (Silva-Filho, 2004). Este grupo é especialmente favorecido em áreas alagadas permanentemente, onde se alimentam do filme de perífiton formado na superfície das macrófitas, dos detritos de origem vegetal senescentes (James *et al.*, 2000), ou mesmo do tecido vegetal vivo (Sand-Jensen & Madsen, 1989; Pieczinska, 2003; Elger *et al.*, 2007). Neste microhabitat também são beneficiados pela baixa velocidade da água e refúgio contra a turbulência e predação (Weatherhead & James, 2001). No caso de macrófitas submersas, a maior complexidade e área podem proporcionar maior proteção a invertebrados pouco móveis como *P. marmorata* (Bryant & Papas, 2007), porém como respiram oxigênio dissolvido na água, em condições de hipóxia sua ocorrência torna-se limitada (Cremona *et al.*, 2008).

Um comportamento oportunista, com aumento na densidade durante o estresse de seca, ocorreu também para dípteros de menor expressividade (Culicidae e Muscidae) e anelídeos (Hirudinea), podendo ser associado à adaptação desses grupos a águas estagnadas, com maior condutividade, seston e algas para coletores-filtradores, como Culicidae (Bazzanti *et al.*, 2010), e maior disponibilidade de presas para predadores, como Hirudinea. Dentre os anelídeos, Oligochaeta apresentou maior densidade após o enchimento, como também evidenciado por Rader *et al.* (2007) em cheias artificiais de ambientes regulados por barragens. A maioria dos indivíduos de Oligochaeta associados a macrófitas pertence à família Naididae (Trivinho-Strixino *et al.*, 2000; Takeda *et al.*, 2003; Alves & Gorni, 2007; Bazzanti *et al.*, 2010), os quais se alimentam de perífiton e algas, abundantes na superfície das plantas, onde há maior incidência de luz (Brinkhurst & Cook, 1974).

O aumento da riqueza no final do rebaixamento provavelmente esteve relacionado à conseqüente redução das regiões limnética e litorânea, com concentração das macrófitas na área central. Esses compartimentos aquáticos apresentam composição faunística particular, com elevada abundância, riqueza de espécies e interações ecológicas na região litorânea (Hargeby *et al.*, 1994; Cooper *et al.*, 1997; Harrison, 2000; Tolonen *et al.*, 2005). Na lagoa Pedra Branca, as alterações no ambiente durante a seca induzida ocasionaram: aumento de animais adaptados a água estagnada (*P. marmorata*, Hirudinea, Culicidae, Muscidae); aumento de grupos beneficiados em macrófitas (Acarina, Crambidae, Cyclopoida, Chydoridae e Macrothricidae), maior captura de animais raros (*Protoneura*, *Notalina*, *Celaenotrichia*), de cladóceros planctônicos (Daphniidae e Sididae) e de insetos semi-aquáticos (Heteroptera)

junto à fauna fitófila. A composição e abundância de invertebrados em macrófitas também podem ser influenciadas por comportamentos de migração vertical (Marklund *et al.*, 2001), em função das diferenças nictimerais na concentração de oxigênio sob estandes de macrófitas, e por migração horizontal, principalmente de microcrustáceos (Cladocera, Conchostraca) da zona limnética, onde utilizam as raízes de macrófitas como refúgio contra predação (Marklund *et al.*, 2001; Meerhoff *et al.*, 2003).

No presente estudo, a redução da profundidade na lagoa teve efeito nos valores de pH, menores ao final do rebaixamento (PR11). A massa da água torna-se caracteristicamente mais redutora em menor profundidade e, particularmente neste ambiente, a grande concentração de ácidos húmicos pode ter determinado menores valores de pH (Lage, 2008). O oxigênio dissolvido não foi suprimido pela redução do nível da água, no entanto fez aumentar os valores de condutividade e sólidos totais dissolvidos. Outros autores também observaram um aumento na condutividade em lagoas durante o período de águas baixas (Carignan & Neiff, 1992; Poi de Neiff & Carignan, 1997; Gralhóz, 2005; Lage, 2008). Em relação à concentração de oxigênio dissolvido, os valores encontrados no rebaixamento diferem dos valores registrados por Lage (2008), que observou uma condição de anóxia ($2,7 \text{ mgL}^{-1}$), indicando o efeito da reduzida profundidade e decomposição de macrófitas comumente citada na saturação de oxigênio (Poi de Neiff & Carignan, 1997; Tarr *et al.*, 2005). A cobertura e densidade das raízes de macrófitas reduzem localmente a porcentagem de oxigênio dissolvido na água devido ao consumo durante a decomposição (Poi de Neiff & Carignan, 1997). Porém, os maiores valores mensurados na lagoa Pedra Branca podem estar associados à fotossíntese por *Egeria* ou terem sido causados por problemas metodológicos (possível descalibração da sonda). De qualquer maneira, as características da água mudaram, em função da menor profundidade e do processo de decomposição que certamente foi iniciado, alterando a química da água e influenciando a densidade de microorganismos da cadeia de degradação, invertebrados detritívoros e seus predadores.

A capacidade de dispersão ativa (Wiggins *et al.*, 1980) e a presença de adaptações respiratórias entre os grupos de insetos pode ter sido preponderante para as diferenças na densidade e riqueza durante o rebaixamento, visto que a habilidade escapatória a eventos de seca influenciam na imigração ou mortalidade em ambientes sujeitos a estresse hídrico (Wiggins *et al.*, 1980). Insetos imaturos apresentam, de forma geral, pequena capacidade de dispersão, mas diferenças de adaptação ao fluxo entre insetos dependem do *trade-off* entre características morfológicas e fisiológicas (Holomuzki & Biggs, 2000). O corpo hidrodinâmico e/ou a alta vagilidade são características presentes em Ephemeroptera (Ribeiro,

2007), sendo as ninfas de *Callibaetis* colonizadoras eficientes, com elevada capacidade de deslocamento a procura de condições mais favoráveis (Carvalho & Uieda, 2004; Takeda *et al.*, 2003), ao passo que larvas de Trichoptera-Hydroptilidae apresentam hábito mais gregário (Wiggins *et al.*, 1980; McCabe & Gotelli, 2000; Albertson *et al.*, 2010). Os tricópteros construtores de casulos são tidos como colonizadores tardios no processo sucessional, sugerindo que são relativamente lentos em colonizar habitats perturbados quando comparados a outros invertebrados (Albertson *et al.*, 2010). As larvas minadoras herbívoras do gênero *Parapoynx* (Lepidoptera), também são pouco móveis, mas apresentam uma associação direta com a densidade de macrófitas, visto que as usam como alimento (Jacobsen & Sand-Jensen, 1992), sendo inclusive testadas no controle biológico de plantas submersas (Marcondes *et al.*, 2003). Os heterópteros apresentam grande capacidade de dispersão ativa (Silva-Filho, 2004) e, juntamente com Odonata, compõem a fauna de predadores de ambientes lênticos, apresentando aumento populacional quando ocorre um adensamento de presas por dessecação dos habitats (Souza & Abilío, 2006).

Quanto à presença de adaptações respiratórias, alguns grupos de insetos com baixa capacidade de dispersão ativa, como Lepidoptera, Trichoptera e Diptera-Chironomidae, usam ventilações do corpo para bombear água através de suas casas ou tubos (Merritt & Cummins, 1996). Já as naíades de Odonata são hidropneusticas, com respiração cutânea, e possuem prolongamentos laminares no abdômen que servem para aumentar a superfície respiratória (McCafferty, 1981; Merritt & Cummins, 1996; Carvalho & Nessimian, 1998). Imaturos e adultos de Heteroptera são aeropneusticos, respirando oxigênio do ar por meio de espiráculos funcionais (Merritt & Cummins, 1996), mas também utilizam macrófitas como refúgio contra peixes predadores e como habitat de descanso (McCafferty, 1981; Merritt & Cummins, 1996; Bryant & Papas, 2007), principalmente em áreas marginais, onde se refugiam entre a vegetação flutuante ou emersa (Poi de Neiff & Neiff, 2006). Assim, as alterações na densidade entre os grupos de insetos podem estar relacionadas com diferenças nas adaptações estruturais e fisiológicas, além de diferenças no uso do nicho e na tolerância ambiental, com respostas diferenciadas a um mesmo conjunto de fatores limitantes.

Para os crustáceos, o manejo causou efeitos diferenciados na densidade dos grupos, provavelmente também relacionados ao adensamento das plantas na área central da lagoa, fornecendo alimento e refúgio. O uso de plantas submersas senescentes como alimento é importante para a riqueza e abundância de invertebrados (Iversen *et al.*, 1985; Momo *et al.*, 2006), também constituindo um importante sítio de refúgio para espécies zooplantônicas (Stansfield *et al.*, 1997; Scheffer, 1999; Lansac-Toha *et al.*, 2003). O anfípoda *Hyaella*

meinerti predominou em quase todas as datas amostrais, exceto no início do rebaixamento quando o adensamento de macrófitas pode ter levado ao aprisionamento de formas planctônicas (Copepoda Calanoida) e após o enchimento quando Ostracoda foi favorecido. Anfípodos ocorrem preferencialmente em densa vegetação submersa, pois ficam protegidos de predadores (Hann, 1995) e ostrácodes são favorecidos em macrófitas senescentes, visto seu hábito detritívoro-filtrador (Stripari & Henry, 2002; Mormul *et al.*, 2006). Um aumento discreto de cladóceros coletores (Chydoridae e Macrothricidae) e de copépodes Cyclopoida nas macrófitas foi observado no final do rebaixamento, associado provavelmente ao início de decaimento de *Egeria*. Várias espécies de Cyclopoida são normalmente litorâneas ou bentônicas, e ficam a maior parte do tempo protegidas do fluxo da água em macrófitas. O grupo de forma geral inclui espécies onívoras raptorais, que se alimentam de fitoplâncton, microzooplâncton, detritos, bactérias (Melão, 1999).

Além dos efeitos de imigração, as flutuações na densidade são resultado de mortalidade (Cremona *et al.*, 2008), causada diretamente pelos distúrbios de cheia e seca que rompem o ciclo de vida dos indivíduos e causam mortalidade, reduzindo o tamanho das populações (Boulton *et al.*, 1992). Segundo alguns autores, em lagoas isoladas durante o período de seca a necromassa de macrófitas pode levar a um estado de anoxia no ambiente, com aumento na concentração de H₂S e decorrente redução da abundância e diversidade de invertebrados (Masifwa *et al.*, 2001; Toft *et al.*, 2003; Marchese *et al.*, 2005; Tarr *et al.*, 2005). Porém, na lagoa Pedra Branca, no estágio máximo da seca induzida (PR11) houve redução na densidade, mas aumento na riqueza e diversidade.

Uma mortalidade de invertebrados pode também ocorrer devido aos efeitos indiretos das perturbações nos processos bióticos dependentes da densidade, como disponibilidade de recursos (Grimm & Fisher, 1989) e interações competitivas ou predatórias (Huryn & Wallace, 2000). O adensamento da fauna e de macrófitas pode reduzir a qualidade do ambiente e o espaço para movimentação, gerando possivelmente maior competição e maior chance de encontros agressivos entre co-específicos (Huryn & Wallace, 2000). Segundo Lake (2000), a intensidade das interações bióticas pode ser reduzida durante e imediatamente após inundações, enquanto que em secas, interações interespecíficas e intraespecíficas são mais intensas, pois o espaço de habitat é reduzido.

Após o enchimento, o aumento na massa de água ampliou as regiões limnética e litorânea e reduziu a captura de cladóceros e heterópteros junto a *Egeria*. Um aumento de matéria orgânica disponibilizada pela decomposição da vegetação morta e ressuspensão de partículas do sedimento pode ter ocorrido, favorecendo grupos como Tecameba, Oligochaeta

e Ostracoda. As amebas tecadas, grupo prejudicado pela contração do ambiente aquático com o rebaixamento, foi favorecido após o enchimento pelo acúmulo de vegetação morta. Amebas testáceas estão preferencialmente associadas à vegetação em ambientes que apresentam menor velocidade de corrente (Velho *et al.*, 1999; Lansac-Toha *et al.*, 2003; Pereira *et al.*, 2011), sendo a densidade e biomassa das espécies influenciadas pela variação do nível fluviométrico, pela vazão e represamento dos ambientes e, conseqüentemente, pela eutrofização (Silva, 2008).

No pós-enchimento, com a redução de táxons dominantes (*P. marmorata*), moluscos pouco abundantes foram favorecidos (*Eupera* sp. *Uncancylus concentricus*, *Ferrisia gentilis*) e, devido à lenta recuperação da densidade de Chironomidae, dípteros muscóides e efemerópteros (*Callibaetis* e *Caenis*) aumentaram. Os índices de diversidade e equitabilidade continuaram elevados, demonstrando uma maior distribuição da abundância entre os táxons, ausência de dominância de Hexapoda e uma nova configuração de importância entre os grupos. De fato, a máxima diversidade e uniformidade de UTO's ocorreram após o enchimento, que atuou como um segundo distúrbio para a fauna em recuperação.

Para invertebrados marinhos incrustantes, índices máximos de diversidade foram obtidos em níveis intermediários de distúrbio, embora em médio prazo um pico de diversidade tenha ocorrido nas comunidades que sofreram os maiores níveis de distúrbio (Xavier *et al.*, 2008). No presente estudo, uma reestruturação da fauna pode ter ocorrido após o enchimento a partir do início de novo processo sucessional. Segundo Herkul *et al.* (2011), em níveis altos de perturbação física espécies oportunistas de crescimento rápido e a epifauna móvel podem ser favorecidas. Os distúrbios causam uma remoção parcial ou total de espécies dominantes, criando espaços não ocupados para mais colonizadores, e podem alterar a estrutura de dominância da comunidade (Herkul *et al.*, 2011). Os distúrbios de seca e cheia em seqüência causaram uma interrupção consecutiva no processo sucessional da fauna fitófila. Assim, a diversidade apresentou um pico em um ponto intermediário do processo sucessional iniciado após a seca, mas com provável redução e retorno de dominantes, caso a sucessão não fosse interrompida pelo distúrbio de cheia. No distúrbio de cheia, o mesmo pode ter ocorrido, mas com as populações já reduzidas pela seca abrupta. Esse padrão parece ir de encontro com aspectos menos conhecidos da teoria de Connell (1978), onde um pico de diversidade ocorre num ponto intermediário da sucessão iniciada após o distúrbio e a redução ocorre, em parte, devido à dominância de melhores competidores e conseqüente exclusão de espécies (Townsend *et al.*, 1997).

No presente estudo, o estímulo ambiental gerado pelo estresse hídrico pode ter influenciado alguns grupos de invertebrados a investir em processos que garantam a permanência de gerações futuras no ambiente (como dormência e ovos de resistência) e em comportamentos para evitar uma mortalidade em massa (como indução de muda e metamorfose). A presença de estágios de dormência de Bryozoa e Oligochaeta e de efípios de Cladocera foi constatada nas amostras durante o rebaixamento, sendo esta uma estratégia eficiente para resistir, persistir e dispersar em áreas úmidas temporárias (Brendonck & Meester, 2003; Briski *et al.*, 2013). Um aumento no número de pupas de Diptera no final do rebaixamento pode ser um indicativo de indução de muda. Por outro lado, uma recolonização, salientada pelo grande número de instares iniciais no final do rebaixamento, pode ocorrer por eclosão de ovos depositados por insetos adultos já presentes no ambiente antes de iniciado o manejo, ou por insetos que adiantaram seu ciclo de vida emergindo como imago alado durante o manejo (Cremona *et al.*, 2008), como observado na lagoa Pedra Branca para Ephemeroptera e Trichoptera. A densidade de macrófitas pode influenciar também colonizadores aéreos, como observado por Szalay & Resh (2000) para plantas emergentes, com maior oviposição de dípteros culicídeos em áreas com maior porcentagem de cobertura de plantas.

Em reservatórios, devido à redução da heterogeneidade temporal e espacial, as comunidades aquáticas tendem a apresentar maior simplificação, com elevada dominância de espécies e redução na diversidade biológica de invertebrados (Ward, 1998). Avaliações da comunidade bentônica nas fases pré e pós enchimento no reservatório do Rio Mogi Guaçu, demonstraram que o represamento teve impacto negativo sobre a fauna a jusante da barragem, inicialmente com uma mudança na composição e posteriormente pela redução na densidade total e riqueza de grupos taxonômicos (Brandimarte *et al.*, 1999). Assim, em ambientes sob condições estáveis os organismos dominantes em biomassa são espécies conservativas (*k-estrategistas*), enquanto poucas espécies são dominantes numericamente (*r-estrategistas*). Após um distúrbio, as espécies *k-estrategistas* são desfavorecidas e as espécies oportunistas *r-estrategistas* frequentemente tornam-se dominantes em número e biomassa (Rader *et al.*, 2007; Herkul *et al.*, 2011).

A redução do nível da água de forma ocasional pode apresentar efeitos instantâneos, muitas vezes declínios na diversidade de invertebrados (Rader *et al.*, 2007). Porém, quando ocorrem distúrbios em série em ambientes historicamente regulados, algumas espécies dominantes se mostram resistentes a inundações, outras são oportunistas e aumentam em densidade para suprir a falta de espécies dominantes que são prejudicadas (Rader *et al.*, 2007). Neste caso, a redução e aumento do nível da água podem ser distúrbios consideráveis, com

efeitos a longo prazo se essa variabilidade hidrológica for permanentemente restaurada (Rader *et al.*, 2007). Esses dois distúrbios em conjunto causaram grande redução na densidade dos táxons dominantes na lagoa Pedra Branca. O evento de seca, principalmente, deve ter sido muito abrupto para a fauna associada a *Egeria*, visto a retração da água se processar lentamente em ambientes aquáticos naturais e a inundação geralmente ser mais rápida. Os distúrbios hidrológicos naturais operam em curtas escalas de tempo (Pereira & Pereira, 2010) e, segundo Neiff & Poi De Neiff (2003), alterações drásticas no sistema produzem uma perturbação de grande magnitude, a qual produz uma grande modificação na organização do ambiente, com alterações na proporção de espécies aquáticas típicas.

No presente trabalho, as alterações do nível da água resgataram a variabilidade do ambiente, incrementando os valores de riqueza e diversidade da fauna fitófila. Nesse sentido, os resultados obtidos parecem corroborar a Hipótese de Distúrbio Intermediário (Connell, 1978), não tendo sido comprovada a hipótese proposta inicialmente de redução da diversidade. Esta hipótese havia sido embasada na simplificação do ambiente represado, na redundância dos grupos, presença de espécies de invertebrados exóticas e ausência de históricos recentes de distúrbios dessa magnitude. Porém, a manutenção de um nível mínimo de água na região central da lagoa, provavelmente garantiu a permanência temporária de grupos oportunistas e de grupos mais adaptados ao estresse hídrico, com estratégias para persistir no ambiente ou recolonizá-lo rapidamente. Aliado a isso, a aglomeração de macrófitas na região central da lagoa permitiu que grupos com maior capacidade migratória escapassem das regiões litorânea e limnética suprimidas pelo rebaixamento. Assim, ao contrário do que era esperado, houve aumento na diversidade, com redução de grupos dominantes, e aumento na riqueza e abundância de grupos oportunistas.

Entretanto, estudos de longa duração podem trazer considerações mais consistentes dos efeitos desse tipo de manipulação em ambientes regulados hidrológicamente. A Hipótese do Distúrbio Intermediário é baseada em correlações e por isso tem sido muito criticada (Fox, 2013), com extrapolações necessitando ser cuidadosamente avaliadas. Segundo Townsend *et al.* (1997), os trabalhos que testam a Hipótese de Distúrbio Intermediário são falhos por não correlacionar padrões e mecanismos e por confundir intensidade e frequência de distúrbio, pois ambos podem ser intermediários. Um maior desenvolvimento desta hipótese como teoria ecológica pode ocorrer quando se encontrar uma maneira apropriada para medir perturbação (Townsend *et al.*, 1997). Dessa forma, discutir se aumentos de diversidade decorrente de distúrbios artificiais em ecossistemas historicamente controlados é benéfico, abre pressupostos para estudos mais aprofundados nessa linha, visto que é difícil prever qual o

nível de interferência nas redes tróficas e até que ponto essas modificações são favoráveis ao funcionamento dos sistemas aquáticos de reservatórios.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABÍLIO, FJP., FONSECA-GESSNER, AA., WATANABE, T. & LEITE, RL., 2005. Fauna de Chironomidae e outros insetos aquáticos de açudes do semi-árido paraibano, Brasil. *Entomologia y Vectores*, vol. 12, no. 2, p. 255-264.
- ABURAYA, FH. & CALIL, CT., 2007. Variação temporal de larvas de Chironomidae (Diptera) no alto Rio Paraguai (Cáceres, Mato Grosso, Brasil). *Revista Brasileira de Zoologia*, vol. 24, no. 3, p. 565-572.
- AGOSTINHO, AA., VAZZOLER, AEAM. & THOMAZ, SM., 1995. The High River Paraná basin: limnological and ichthyological aspects. In TUNDISI, JG., BICUDO, CEM. & MATSUMURA-TUNDISI, T. (Eds.). *Limnology in Brazil*. Rio de Janeiro: ABC/SBL. p. 59-103.
- AGOSTINHO, AA., GOMES, LC. & JULIO-JR., HF., 2003. Relações entre macrófitas e fauna de peixes. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.) *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 261-279.
- ALBERTSON, LK., CARDINALE, BJ., ZEUG, SC., HARRISON, LR., LENIHAN, HS. & WYDZGA, MA., 2010. Impacts of channel reconstruction on invertebrate assemblages in a restored river. *Restoration Ecology*, vol. 19, p. 627-638.
- ALVES, RG. & GORNI, GR., 2007. Naididae species (Oligochaeta) associated with submersed aquatic macrophytes in two reservoirs (São Paulo, Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 19, no. 4, p. 407-413.
- BAZZANTI, M., COCCIA, C. & DOWGIALLO, MG., 2010. Microdistribution of macroinvertebrates in a temporary pond of Central Italy: Taxonomic and functional analyses. *Limnologica*, vol. 40, no. 4, p. 291-299.
- BECKETT, DC., AARTILA, TP. & MILLER., AC., 1992. Contrasts in the density of benthic invertebrates between macrophyte beds and open littoral patches in Eau Galle Lake, Wisconsin. *American Midland Naturalist*, vol. 127, no. 1, p. 77-90.
- BENETTI, CJ., CUETO, JAR. & FIORENTIN, GL., 2003. Gêneros de Hydradephaga (Coleoptera: Dytiscidae, Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae) citados para o Brasil, com chaves para identificação. *Biota Neotropica*, vol. 3, no. 1, p. 1-20.

- BERGEY, EA., BALLING, SF., COLLINS, JN., LAMBERTI, GA. & RESH, VH., 1992. Bionomics of invertebrates within an extensive *Potamogeton pectinatus* bed of a California marsh. *Hydrobiologia*, vol. 234, no. 1, p. 15-24.
- BIANCHINI-JUNIOR, I., 2003. Modelos de crescimento e decomposição de macrófitas aquáticas. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.) *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 85-126.
- BOULTON, AJ. & LAKE, DPS., 1992. The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. III. Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology*, vol. 27, p. 123-138.
- BRANDIMARTE, AL., ANAYA, M. & SHIMIZU, GY., 1999. Comunidade de invertebrados bentônicos nas fases pré e pós enchimento em reservatórios: Um estudo de caso no reservatório de aproveitamento múltiplo do rio Mogi-Guaçu (SP). In HENRY, R. (Ed.). *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais*. Botucatu: Fapesp, Fundibio. p. 375-408.
- BRANDÃO, H., 2007. *A ictiofauna da represa de Salto Grande (médio rio Paranapanema-SP/PR): composição, estrutura e atributos ecológicos*. Botucatu: Universidade Estadual Paulista. 63p. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia.
- BRENDONCK, L. & DE MEESTER, L., 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archive in the sediment. *Hydrobiologia*, vol. 491, p. 65-84.
- BRINKHURST, RO. & COOK, GG., 1974. Aquatic earthworms (Annelida: Oligochaeta). In HART, CW. & FULLER, SLH. (Eds.). *Pollution Ecology of Freshwater Invertebrates*. New York: Academic Press. p. 143-156.
- BRISKI, E., BAILEY, SA. & MacISAAC, HJ., 2013. Separation strategies for invertebrate dormant stages contained in sediment. *Aquatic Biology*, vol. 18, p. 209-215.
- BRYANT, D. & PAPAS, P., 2007. *Macroinvertebrate Communities in Artificial Wetlands – the Influence of Macrophytes*. Heidelberg, Victoria: Arthur Rylah Institute for Environmental Research. Department of Sustainability and Environment. 30 p. Technical Report Series, no. 168.
- CAMARGO, AFM., PEZZATO, MM. & HENRY-SILVA, GG., 2003. Fatores limitantes à produção primária. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.) *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 59-83.
- CARIGNAN, R. & NEIFF, JJ., 1992. Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná River (Argentina) dominated by *Eichhornia crassipes*. *Biogeochemistry*, vol.17, p. 85-121.

- CARVALHO, AL. & NESSIMIAN, JL., 1998. Odonata do Estado do Rio de Janeiro, Brasil: Hábitats e hábitos das larvas. In NESSIMIAN, JL. & CARVALHO, AL. (Eds.). *Ecologia de Insetos Aquáticos*. Rio de Janeiro: PPGE-UFRJ. p. 3-28. (Series Oecologia Brasiliensis, vol. V.).
- CARVALHO, EM. & UIEDA, VS., 2004. Colonização por macroinvertebrados bentônicos em substrato artificial e natural em um riacho da serra de Itatinga, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, vol. 21, no. 2, p. 287-293.
- CHAMBERS, PA. & PREPAS, EE., 1990. Competition and coexistence in submerged aquatic plant communities: the effects of species interactions versus abiotic factors. *Freshwater Biology*, vol. 23, no.3, p. 541-550.
- CLARKE, KR. & GORLEY, RN., 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. Plymouth: PRIMER-E.
- CLEMENTE, JM., MAZZEO, N., GORGA, J. & MEERHOFF, M., 2005. Succession and collapse of macrozoobenthos a subtropical hypertrophic lake under restoration (Lake Rodó, Uruguay). *Aquatic Ecology*, vol. 39, p. 455-464.
- COETZEE, JA., BOWNES, A. & MARTIN, GD., 2011. Prospects for the Biological Control of Submerged Macrophytes in South Africa. *African Entomology*, vol. 19, no. 2, p. 469-487.
- CONNELL, JH., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, vol. 199, no. 4335, p. 1.302-1.310.
- COOPER, SD., BARMUTA, L., SARNELLEK, K. & DIEHL, S., 1997. Quantify in heterogeneity in streams. *Journal of North American Benthological Society*, vol. 16, p. 174-188.
- COSTA, JM., SOUZA, LO. & OLDRINI, BB., 2004. Chave para identificação das famílias e gêneros das larvas conhecidas de Odonata do Brasil: Comentários e Registros Bibliográficos (Insecta, Odonata). *Publicações Avulsas do Museu Nacional*, vol. 99, p. 1-44.
- CREMONA, F., PLANAS, D. & LUCOTTE, M., 2008. Biomass and composition of macroinvertebrate communities associated with different types of macrophyte architectures and habitats in a large fluvial lake. *Fundamental and Applied Limnology Archiv für Hydrobiologie*, vol. 171, no.2, p. 119-130.
- CURT, MD., CURT, G., AGUADO, PL. & FERNÁNDEZ, J., 2010. Proposal for the Biological Control of *Egeria densa* in Small Reservoirs: A Spanish Case Study. *Journal of Aquatic Plant Management*, vol. 48, p. 124-127.

- CYR, H. & DOWNING, JA., 1988. The abundance of phytophilous invertebrates on different species of submerged macrophytes *Freshwater Biology*, vol. 20, p. 365-374.
- DA-SILVA, ER., SALLES, FF. & BAPTISTA, MS., 2002. As brânquias dos gêneros de Leptophlebiidae (Insecta: Ephemeroptera) ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro. *Biota Neotropica*, vol. 2, no.2, p.1-4.
- DIAS, JHP. & GARAVELLO, JC., 1998. Ecological studies on the fish community of Salto Grande Reservoir, Paranapanema River Basin, São Paulo, Brazil. *Verhandlungen International Verein Limnology*, vol. 26, p. 2228-2231.
- DIAS, L., MOLINERI, C. & FERREIRA, PSF., 2007. Ephemerelloidea (Insecta: Ephemeroptera) do Brasil. *Papeis Avulsos de Zoologia*, vol. 47, no. 19, p. 213-244.
- DIBBLE, ED., KILLGORE, KJ. & HARREL, SL., 1996. Assessment of fish-plant interactions. In MIRANDA, LE. & DEVRIES, DR. (Eds.). *Multidimensional approaches to reservoir fisheries management*. Bethesda, Maryland: *American Fisheries Society*, p. 357-372.
- DOMINGUEZ, E. & FERNÁNDEZ, H., 2009. *Macroinvertebrados bentônicos sudamericanos. Sistemática y biología*. Tucumán, Argentina: Fundación Miguel Lillo. 656 p.
- DVORAK, J., 1996. An example of relationship between macrophytes, macroinvertebrates and their food resources in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia*, vol. 339, p. 27-36.
- DVORAK, J. & BEST, EPH., 1982. Macro-invertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships. *Hydrobiologia*, vol. 95, p. 115-126.
- ELGER, A., DE BOER, T. & HANLEY, ME., 2007. Invertebrate herbivory during the regeneration phase: experiments with a freshwater angiosperm. *Journal Ecology*, vol. 95, p. 106-114.
- FOX, JW., 2013. The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 28, no.2, p. 86-92.
- GRALHÓZ, G., 2005. *Associação de Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) e fatores limnológicos em áreas de várzea do rio Paranapanema (SP-PR)*. Botucatu: Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia.
- GRIMM, NB. & FISHER, SG., 1989. Stability of Periphyton and Macroinvertebrates to Disturbance by Flash Floods in a Desert Stream. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 8, no.4, p. 293-307.

- HANN, BJ., 1995. Invertebrate associations with submersed aquatic plants in a prairie wetland. *UFS (Delta Marsh) Annual Report*, vol. 30, p. 78-84.
- HARGEBY, A., ANDERSSON, G., BLINDOW, I. & JOHANSSON, S., 1994. Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes. *Hydrobiologia*, vol. 279/280, p. 83-90.
- HARRISON, SSC., 2000. The importance of aquatic margins to invertebrates in English chalk streams. *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 142, p. 213-240.
- HENRIQUES-DE-OLIVEIRA, C., BAPTISTA, DF. & NESSIMIAN, JL., 2007. Sewage input effects on the macroinvertebrate community associated to *Typha domingensis* Pers in a coastal lagoon in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, vol. 67, no.1, p.73-80.
- HERKUL, K., KOTTA, J. & PARNOJA, M., 2011. The Effect of Physical Disturbance on Soft Sediments Benthic Macrophytes and Invertebrate Community in the Northern Baltic Sea. *Boreal Environ. Res.*, vol. 16, p. 209-219.
- HOLOMUZKI, JR. & BIGGS, BJF., 2000. Taxon-specific responses to high-flow disturbance in streams: implications for population persistence. *Journal of the North American Benthological Society*, 19, p. 670–679.
- HURYN, AD. & WALLACE, JB., 2000. Life history and production of stream insects. *Annual Review of Entomology*, vol. 45, no.107, p. 83-110.
- IVERSEN, TM., THORUP, J., HANSEN, T., LODAL, J. & OLSEN, J., 1985. Quantitative estimates and community structure of invertebrates in a macrophyte rich stream. *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 102, no.3, p. 291-301.
- JACOBSEN, D. & SAND-JENSEN, K., 1992. Herbivory of invertebrates on submerged macrophytes from Danish freshwaters. *Freshwater Biology*, vol. 28, p. 301-308.
- JAMES, MR., HAWES, I. & WEATHERHEAD, M., 2000. Removal of settled sediments and periphyton from macrophytes by grazing invertebrates in the littoral zone of a large oligotrophic lake. *Freshwater Biology*, vol. 44, no.2, p. 311-326.
- JEPPESEN, E., LAURIDSEN, TL., KAIRESALO, TE. & PERROW, MR., 1998. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes. In JEPPESEN, E., SØNDERGAARD, M., SØNDERGAARD, M. & CHRISTOFFERSEN, K. (Eds.). *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. New York: Springer, Ecological studies series, 131. p. 91-114.
- JÚLIO, HFJR., THOMAZ, SM., AGOSTINHO, AA. & LATINI, JD., 2005. Distribuição e caracterização dos reservatórios. Cap.1. In RODRIGUES, L., THOMAZ, SM.,

- AGOSTINHO, AA. & GOMES, LC. (Eds.) *Biocenoses em reservatórios: Padrões espaciais e temporais*. São Carlos: Rima. 333 p.
- JUNK, WJ., 1980. Áreas inundáveis: Um desafio para Limnologia. *Acta Amazonica*. vol. 10, no.4, p. 775-795
- JUNK, WJ., BAYLEY, PB. & SPARKS, RS., 1989. The flood pulse concept in river - floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 106, p. 110-127.
- KORNIJOW, R., 1989. Macrofauna of elodeids of two lakes of different trophy: Relationships between plants and structure of fauna colonizing them. *Ekologia Polska*, vol. 37, no.1-2, p. 31-48.
- KREBS, CJ., 1989. *Ecological Methodology*. New York: Harper-Collins Publ. 370p.
- LAGE, F., 2008. *Efeito do processo de depleção operacional no reservatório de Salto Grande (Rio Paranapanema, SP-PR) sobre a comunidade bentônica*. Botucatu: Universidade Estadual Paulista. 139p. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia.
- LAKE, PS., 2000. Disturbance, patchiness and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 19, p. 573-59.
- LANSAC-TÔHA, FA., BONECKER, CC., VELHO, LFM. & LIMA, AF., 1997. Comunidade zooplanctônica. In VAZZOLER, AEAM., AGOSTINHO, AA. & HAHN, NS. (Eds.). *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, químicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá: EDUEM. p. 117-155.
- LANSAC-TÔHA, FA., VELHO, LFM. & BONECKER, CC., 2003. Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplanctônica. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 231-242.
- LIMA, AF., LANSAC-TÔHA, FA. & BONECKER, CC., 1996. Zooplankton in the floodplains of a tributary to the Paraná River in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Studies Neotropical Fauna Environmental*, v. 31, p. 112-116.
- LOMBARDO, P., 1997. Predation by *Enallagma* nymphs (Odonata, Zygoptera) under different conditions of spatial heterogeneity. *Hydrobiologia*, vol. 356, p. 1-9.
- LOPRETTO, EC. & TELL, G., 1995. *Ecosistemas de aguas continentales: metodologias para su estudio*. La Plata: Ediciones Sur, Tomo II. 895p.
- LUCENA-MOYA, P. & DUGGAN, IC., 2011. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. *Aquatic Ecology*, vol. 45, no.2, p. 279-287.

- MAACK, R., 1981. *Geografia física do Estado do Paraná*. 2a ed. Rio de Janeiro: José Olímpio. 450 p.
- MAGALHÃES, C., BUENO, SLS., BOND-BUCKUP, G., VALENTI, WC., SILVA, HLM., KIYOHARA, F., MOSSOLIN, EC. & ROCHA, SS., 2005. Exotic species of freshwater decapod crustaceans in the state of São Paulo, Brazil: records and possible causes of their introduction. *Biodiversity and Conservation*, vol. 14, p.1929-1945.
- MALTCHIK, L., 1999 Ecologia de rios intermitentes tropicais. In POMPÊO, MLM. (Ed.). *Perspectivas da limnologia no Brasil*. São Luiz: Gráfica e Editora União. p. 77-89.
- MALTCHIK, L. & FLORIN, M., 2002. Perspectives of hydrological disturbance as the driving force of Brazilian semiarid stream ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 14, no.3, p. 35-41.
- MARÇAL, SF. & CALLIL, CT., 2008. Structure of invertebrates community associated with *Eichhornia crassipes* Mart. (Solms-Laubach) after the introduction of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) in the Upper Paraguay River, MT, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 20, no.4, p. 359-371.
- MARCHESE, MR., WANTZEN, KM. & EZCURRA DE DRAGO, I., 2005. Benthic invertebrate assemblages and species diversity patterns of the Upper Paraguay River. *River Research and Applications*, vol. 21, p. 485-499.
- MARCONDES, DAS., MUSTAFÁ, AL. & TANAKA, RH., 2003. Estudos para manejo integrado de plantas aquáticas no reservatório de Jupia. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 299-317.
- MARGALEF, R., 1983. *Limnologia*. Barcelona: Editora Omega. 1100 p.
- MARKLUND, O., BLINDOW, I. & HARGEBY, A., 2001. Distribution and diel migration of macroinvertebrates within dense submerged vegetation. *Freshwater Biology*, vol. 46, no.7, p. 913-924.
- MASIFWA, WF., TWONGO, T. & DENNY, P., 2001. The impact of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms on the abundance and diversity of macroinvertebrates along the shores of northern Lake Victoria, Uganda. *Hydrobiologia*, vol. 452, p. 79-88.
- MASTRANTUONO, L., 1991. Zoobenthos associated with submerged macrophytes in littoral areas of Lake Vico (Italy): some relations between fauna structure and water quality. *Limnetica*, vol. 7, p. 153-162.
- MCCABE, DJ. & GOTELLI, NJ., 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia*, vol. 124, no.2, p. 270-279.

- McCAFFERTY, WP., 1981. *Aquatic Entomology: the fisherman's and ecologists' illustrated guide to insects and their relatives*. Boston: Science Books International. 448 p.
- MEERHOFF, M., MAZZEO, N., MOSS, B. & RODRÍGUEZ, L., 2003. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology*, vol. 37, no.1, p. 377-391.
- MELO, GAS., 2003. *Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água do doce do Brasil*. São Paulo: Edições Loyola: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 429P.
- MELÃO, MGG., 1999. Desenvolvimento e aspectos reprodutivos de cladóceros e copépodos de águas continentais brasileiras. In POMPEO, MLM. (Ed.). *Perspectivas da limnologia no Brasil*. São Luiz: Gráfica e Editora União. p. 1-13.
- MERRITT, RW. & CUMMINS, KW., 1996. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Dubuque: Kendall & Hunt.
- MOMO, FR., CASSET, MA., GANTES, P., TORREMORELL, AM. & PERELLI, RM., 2006. Relationship between micro-invertebrates and macrophytes in a wetland: laguna Iberá (Corrientes, Argentina). Implications for water quality monitoring. *Environmental Monitoring and Assessment*, vol. 112, no.1-3, p. 271-81.
- MORMUL, RP., VIERA, LA., JUNIOR, SP., MONKOLSKI, A. & SANTOS, AM., 2006. Sucessão de invertebrados durante o processo de decomposição de duas plantas aquáticas (*Eichhornia azurea* e *Polygonum ferrugineum*). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, vol. 28, p.109-115.
- MUGNAI, R., NESSIMIAN, JL. & BAPTISTA, DF., 2010. *Manual de identificação de Macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro*. Rio de Janeiro: Techinal Books Editora. 176p.
- NEIFF, JJ., 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciência*, vol. 15, no.6, p. 424-441.
- NEIFF, JJ. & POI DE NEIFF, ASG., 2003. Connectivity processes as a basis for the management of aquatic plants. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.). *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 39-58.
- NEVES, GP., 2008. *Efeitos do tempo de residência, morfometria e estado trófico sobre as assembléias de microcrustáceos (Cladocera e Copepoda) dos reservatórios de Chavantes e Salto Grande (rio Paranapanema, SP/PR)*. Botucatu: Universidade Estadual Paulista. 239p. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia.

- NOGUEIRA, MG., JORCIN, A., VIANNA, NC. & BRITTO, YCT., 2002a. Uma avaliação dos processos de eutrofização nos reservatórios em cascata do rio Paranapanema (SP/PR), Brasil. In CIRELLI, AF. & MARQUISÁ, GC. (Eds.). *El agua em Iberoamérica: de la limnología a la gestión em Sudamérica*. Buenos Aires: CYTED XVII. p. 91-106.
- NOGUEIRA, MG., JORCIN, A., VIANNA, NC. & BRITTO, YCT., 2002b. *A two year study on the limnology of a cascade reservoir system in a large tropical river in southeast Brazil*. In International Conference on Reservoir Limnology and Water Quality, 4., Czech Republic. p. 254-257.
- NURMINEN, LKL. & HORPPILA, JA., 2002. A diurnal study on the distribution of filter feeding zooplankton: Effect of emergent macrophytes, pH and lake trophy. *Aquatic Science*, vol. 64, p. 198–206.
- ODUM, EP., 1988. *Ecologia*. Rio de Janeiro: Guanabara. 434p.
- OHTAKA, A., NARITA, T., KAMIYA, T., KATAKURA, H., ARAKI, Y., IM, S., CHHAY, C. & TSUKAWAKI, S., 2011. Composition of aquatic invertebrates associated with macrophytes in Lake Tonle Sap, Cambodia. *Limnology*, vol. 12, no.2, p. 137-144.
- ORIGINLAB CORPORATION, 2011. *OriginPro 8.5. Software*. Northampton: Originlab Corporation.
- OTERMIN, A., BASAGUREN, A. & POZO, J., 2002. Re-colonization by the Macroinvertebrate Community after a Drought Period in a First-Order Stream (Agüera Basin, northern Spain). *Limnetica*, vol. 21, p. 117-128.
- PEIRÓ, DF. & ALVES, RG., 2006. Insetos aquáticos associados a macrófitas da região litoral da represa do Ribeirão das Anhumas (município de Américo Brasiliense, São Paulo, Brasil). *Biota Neotropica*, vol. 6, no.2, p. 1-9.
- PEIRÓ, DF., SAULINO, HH., GORNI, GR., CORBI, JJ., FIOVARANTE, AP. & AMARAL, G., 2013. Insetos associados a macrófitas submersas com diferentes complexidades morfológicas. *Revista Uniara*, vol. 16, no.1, p. 133-144.
- PEREIRA, LA. & PEREIRA, MCT., 2010. Bacia Hidrográfica e Sua Relação Com o Ecossistema Ripário. In ALVAREZ, IA. & OLIVEIRA, AR. (Eds.). *Anais do I Workshop Sobre Recuperação de Áreas Degradadas de Mata Ciliar no Semiárido*. Embrapa Semiárido: Petrolina, 2010. 98 p. (Embrapa Semiárido. Documentos, 234).
- PEREIRA, APS., VASCO, NA., BRITTO, FB., JÚNIOR, AVM., GARCIA, CAB. & NOGUEIRA, EMS., 2011. Estudo da diversidade da comunidade tecamebiana

- (Protozoa: Rhizopoda) na sub-bacia hidrográfica do Rio Poxim-SE. *Scientia Plena*, vol. 7, no.4, p. 1-9.
- PIANKA, ER., 1982. *Ecologia evolutiva*. 2.ed. Barcelona: Ediciones Omega. 365 p.
- PINDER, LCV., 1982. Biology of freshwater Chironomidae. *Annual Review of Entomology*, vol. 31, p. 1-23.
- PINHA, GD., AVIZ, D., LOPES FILHO, DR., PETSCHA, DK., MARCHESE, MR. & TAKEDA, AM., 2013. Longitudinal distribution of Chironomidae (Diptera) downstream from a dam in a neotropical river. *Brazilian Journal Bioogy*, vol. 73, no.3, p. 549-558.
- PIECZYNSKA, E., 2003. Effect of damage by the snail *Lymnaea (Lymnaea) stagnalis* (L.) on the growth of *Elodea canadensis* Michx. *Aquatic Botany*, vol. 75, p. 137-145.
- POI DE NEIFF, A., 2003. Macroinvertebrats living on *Eichhornia azurea* Kunth. in the Paraguay River. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 15, no.1, p. 55-63.
- POI DE NEIFF, A. & BRUQUETAS IY., 1991. Colonización por invertebrados de macrófitos emergentes durante su decomposiciónem el río Paraná. *Hydrobiologia Tropical*, vol. 24, p. 209-216.
- POI DE NEIFF, A. & CARIGNAN, R., 1997. Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* roots in two lakes of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*, vol. 345, p. 185-196.
- POI NEIFF, A. & NEIFF, JJ., 2006. Riqueza de especies y similaridad entre invertebrados que viven en macrófitas de la planicie de inundación del río Paraná. *Interciência*, vol. 31, p. 220-225.
- POMPÊO, MLM., 1999. As macrófitas aquáticas em reservatórios tropicais: aspectos ecológicos e propostas de monitoramento e manejo. In POMPÊO, MLM. (Ed.). *Perspectivas da limnologia no Brasil*. São Luís: Gráfica e Editora União. p. 1-15.
- POMPÊO, M., 2008. Monitoramento e manejo de macrófitas aquáticas. *Oecologia Brasiliensis*, vol. 12, no.3, p. 406-424.
- POMPÊO, MLM. & MOSCHINI-CARLOS, V., 2003. *Macrófitas aquáticas e perifíton: aspectos ecológicos e metodológicos*. São Paulo: FAPESP. 127 p.
- RADER, RB., VOELZ, NJ. & WARD, JV., 2007. Post-Flood Recovery of a Macroinvertebrate Community in a Regulated River: Resilience of an Anthropogenically Altered Ecosystem. *Restoration Ecology*, vol. 16, no.1, p. 24-33.
- RIBEIRO, LO., 2007. Resistência e resiliência de macroinvertebrados frente a perturbações físicas em riacho. Botucatu: Universidade Estadual Paulista. 71p. Tese de Doutorado em Ciências Biológicas – Zoologia.

- SAMPAIO, T., 1944. Relatório sobre os estudos efetuados nos rios Itapetininga e Paranapanema. *Revista do Instituto Geográfico e Geológico*, vol. 2 no.3, p.30-81.
- SAMPAIO, SR., NAGATA, JK., LOPES, OL. & MASUNARI, S., 2009. Camarões de águas continentais (Crustacea, Caridea) da Bacia do Atlântico oriental paranaense, com chave de identificação tabular. *Acta Biologica Paranaense*, vol.38, no.1-2, p. 11-34.
- SAND-JENSEN, AK. & MADSEN, TV., 1989. Invertebrates Graze Submerged Rooted Macrophytes in Lowland Streams. *Oikos*, vol. 55, no.3, p. 420-423.
- SANTOS, AM. & THOMAZ, SM., 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: the role of connectivity and water level. *Austral Ecology*, vol.32, p. 177-190.
- SALLES, FF., DA-SILVA, ER., SERRÃO, JE. & FRANCISCHETTI, CN., 2004. Baetidae (Ephemeroptera) na Região Sudeste do Brasil: Novos Registros e Chave para os gêneros no Estágio ninfal. *Neotropical Entomology*, vol. 33, no.5, p. 725-735.
- SCHEFFER, M., 1999. The effect of aquatic vegetation on turbidity: how important are the filter feeders? *Hydrobiologia*, vol. 409, p. 307-316.
- SEGURA, MO., VALENTE-NETO, F. & DONSECA-GESSNER, AA., 2011. Chave de famílias de Coleoptera aquáticos (Insecta) do Estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica*, vol. 11, no.1, p. 393-412.
- SILVA, MB., 2008. *Assembléias de amebas testáceas (Amoebozoa: Rhizopoda) associadas a rizosfera de Eichhornia crassipes (Martius) Solomons (Pontederiaceae) no rio Cachoeira, Bahia*. Ilhéus: Universidade Estadual de Santa Cruz. 115p. Dissertação de Mestrado em Sistemas Aquáticos Tropicais.
- SILVA, SSL., 2011. *Caracterização ecológica e estrutural de macrófitas em reservatórios no estado de Pernambuco*. Recife: Universidade Federal rural de Pernambuco. 107p. Tese de Doutorado em Botânica.
- SILVA, CV. & HENRY, R., 2013. Aquatic macroinvertebrates associated with *Eichhornia azurea* (Swartz) Kunth and relationships with abiotic factors in marginal lentic ecosystems (São Paulo, Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, vol. 73, no.1, p. 149-62.
- SILVA-FILHO, MI., 2004. *Perturbação hidrológica, estabilidade e diversidade de macroinvertebrados em uma zona úmida (lagoas intermitentes) do Semi-Árido Brasileiro*. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos. 155p. Tese de Doutorado em Ecologia de Recursos Naturais.
- SOUSA, WP., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematic*, v.15, p. 353-91.

- SOUSA, FDR. & ELMOOR-LOUREIRO, LMA., 2008. Cladóceros fitófilos (Crustacea, Branchiopoda) do Parque Nacional das Emas, estado de Goiás. *Biota Neotropica*, vol.8, n.1, p. 159-166.
- SOUZA, AHF. & ABÍLIO, FJP., 2006. Zoobentos de duas lagoas intermitentes da caatinga paraibana e as influências do ciclo hidrológico. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, vol.1, p. 146-164.
- STANSFIELD, JH., PERROW, MR., TENCH, LD., JOWITT, AJD. & TAYLOR, AAL., 1997. Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia*, vol. 342/343, p. 229-240.
- STRIPARI, NL. & HENRY, R., 2002. The invertebrate colonization during decomposition of *Eichhornia azurea* Kunth in a lateral lake in the mouth zone of Paranapanema River into Jurumirim Reservoir (Sao Paulo, Brazil). *Brazilian Journal Biology*, vol. 62, no.2, p. 293-310.
- SUEMOTO, T., KAWAI, K. & IMABAYASHI, H., 2004. A comparison of desiccation tolerance among 12 species of Chironomid larvae. *Hydrobiologia*, vol. 515, p. 107-114.
- SYSTAT 13 FOR WINDOWS, 2009. *Systat Software, Inc.* Chicago, Illinois, USA.
- SZALAY, FA. & RESH VH., 2000. Factors influencing macroinvertebrate colonization of seasonal wetlands: responses to emergent plant cover. *Freshwater Biology*, vol. 45, p. 295-308.
- TANIGUCHI, H., NAKANO, S. & TOKESHI, M., 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology*, vol. 48, p. 718-728.
- TARR, TL., BABER, MJ. & BABBITT, KJ., 2005. Macroinvertebrate community structure across a wetland hydroperiod gradient in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecology and Management*, vol. 13, no.3, p. 321-334.
- TAKEDA, AM., FRANCO, GMS., MELO, SM. & MONKOLSKI, A., 2003. Invertebrados associados às macrófitas aquáticas da planície de inundação do Alto Rio Paraná (Brasil). In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.) *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 243-260.
- TESSIER, C., CATTANEO, A., PINEL-ALLOUL, B., HUDON, C. & BORCARD, D., 2008. Invertebrate communities and epiphytic biomass associated with metaphyton and emergent and submerged macrophytes in a large river. *Aquatic Sciences*, vol. 70, no.1, p. 10-20.

- THOMAZ, SM. & BINI, LM., 2003. Análise crítica dos estudos sobre macrófitas aquáticas desenvolvidos no Brasil. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.) *Ecologia e manejo de macrófitas*. Maringá: EDUEM. p. 19-38.
- THOMAZ, SM. & CUNHA, ER., 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 22, no.2, p. 218-236.
- THOMAZ, SM., DIBBLE, ED., EVANGELISTA, LR., HIGUTI, J. & BINI, LM., 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, vol. 53, p. 358-367.
- TOKESHI, M. & PINDER, LCV., 1985. Microhabitats of stream invertebrates on two submersed macrophytes with contrasting leaf morphology. *Holarctic Ecology*, vol. 8, p. 313-319.
- TOFT, JD., SIMENSTEAD, AD., CORDELL, JR. & GRIMALDO, LF., 2003. The effects of introduced water hyacinth on habitat structure invertebrates assemblages and fish diets. *Estuaries*, vol. 26, p. 746-758.
- TOLONEN, KT., HOLOPAINEN, IJ., HAMALAINEN, H., RAHKOLA-SORSA, M., YLOSTALO, P., MIKKONEN, K. & KARJALAINEN, J., 2005. Littoral species diversity and biomass: concordance among organismal group and the effects of environmental variables. *Biodiversity and Conservation*, vol. 14, p. 961-980.
- TOWNSEND, CR., SCARSBROOK, MR. & DOLÉDEC, S., 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography*, vol. 42, no.5, p. 938-949.
- TRIVINHO-STRIXINO, S., CORREIA, LC. & SONODA, K., 2000. Phytophilous Chironomidae (Diptera) and other macroinvertebrates in the ox-bow Infernão Lake (Jatai Ecological Station, Luiz Antonio, SP, Brazil). *Revista Brasileira de Biologia*, vol. 60, no.3, p. 527-35.
- TRIVINHO-STRIXINO S., 2011. *Larvas de Chironomidae: guia de identificação*. São Carlos: Departamento de Hidrobiologia/Laboratório de Entomologia Aquática/UFSCar. 371 p.
- VELHO, LFM., LANSAC-TÔHA, FA. & BINI, LM., 1999. Spatial and temporal variation in densities of testate amoebae in the plankton of the Upper Paraná River floodplain, Brasil. *Hydrobiologia*, n. 411, p. 103-113.

- WARD, J.V., 1998. Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes and aquatic conservation. *Biological Conservation*, vol. 83, p. 267-278.
- WARFE, D.M. & BARMUTA, L.A., 2006. Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia*, v. 150, no.1, p. 141-54.
- WEATHERHEAD, M.A. & JAMES, M.R., 2001. Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes *Hydrobiologia*, vol. 462, p. 115-129.
- WIGGINS, G.B., MACKAY, R.J. & SMITH, I.M., 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie Supplement*, vol. 58, p. 97-206.
- XAVIER, E.A., GAMA, B.A.P., PORTO, T.F., ANTUNES, B.L. & PEREIRA, R.C., 2008. Effects of disturbance area on fouling communities from a tropical environment: Guanabara Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, vol. 56, no.2, p. 73-84.
- YARROW, M., MARÍN, V.H., FINLAY, M., TIRONI, A., DELGADO, L.E. & FISCHER, F., 2009. The ecology of *Egeria densa* Planchon (Liliopsida: Alismales): a wetland ecosystem engineer? *Revista Chilena de Historia Natural*, vol. 82, no.1, p. 299-313.

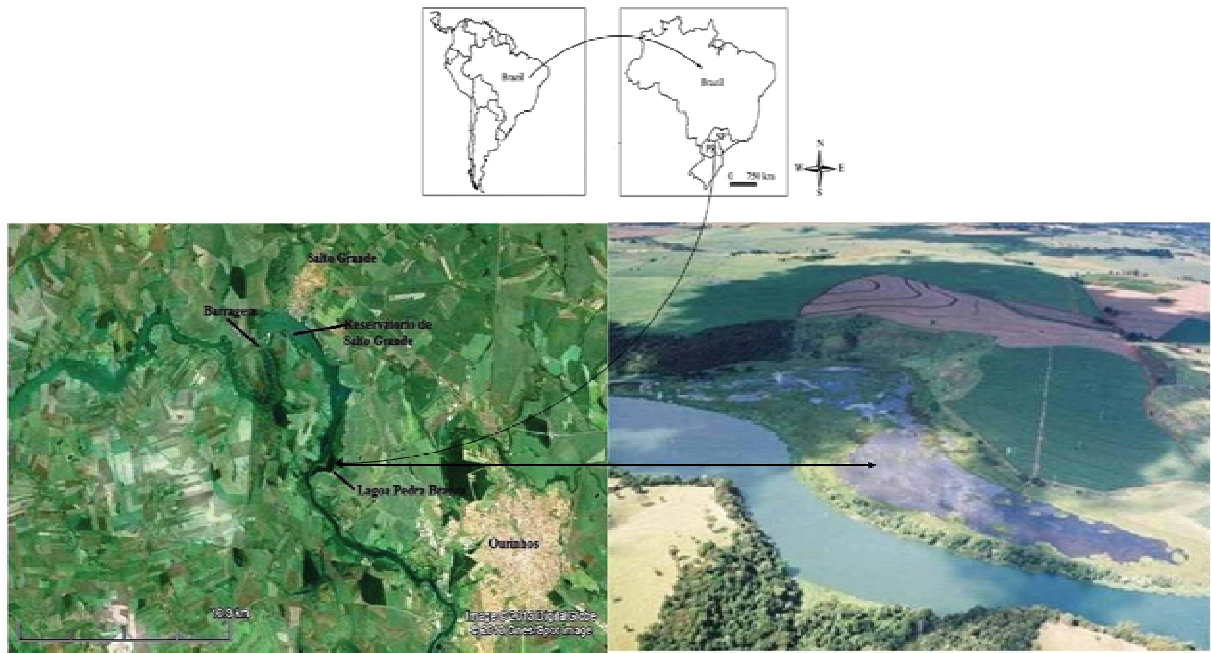


Figura 1. Localização da lagoa Pedra Branca junto à margem direita do Rio Paranapanema, estado de São Paulo, Brasil. À esquerda, imagem de satélite (Fonte: Google Maps 2013) indicando a localização da lagoa e da barragem no Reservatório de Salto Grande, entre o município de Salto Grande e Ourinhos. À direita, foto panorâmica da lagoa Pedra Branca marginal ao Rio Paranapanema (Fonte: Lage, 2008).

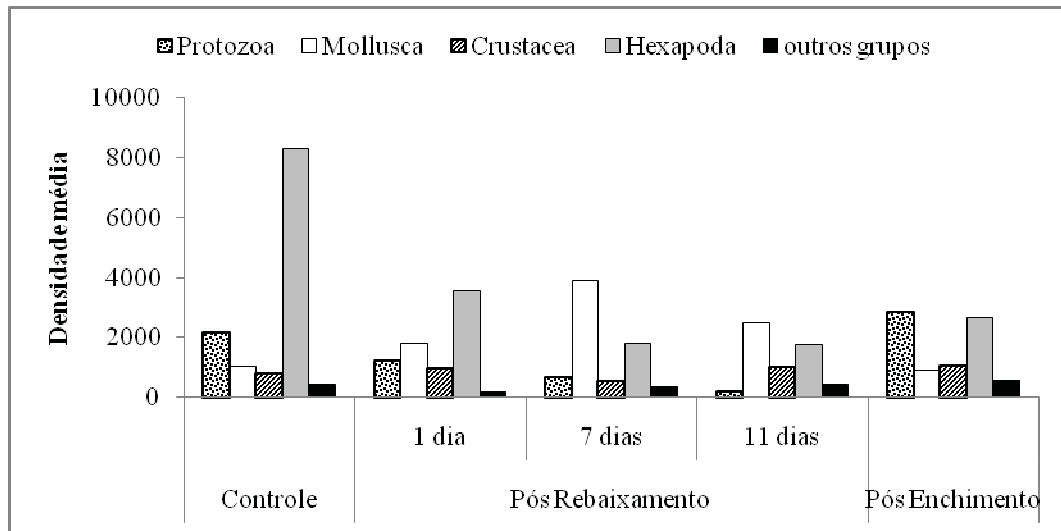


Figura 2. Densidade média (ind/100 gPS de macrófita) dos grupos de invertebrados associadas à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostrados antes (controle) e durante as fases do manejo do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. Outros grupos: grupos com densidade relativa menor que 10% em todas as datas de amostragem (Bryozoa, Cnidaria, Platyhelminthes, Nematoda, Annelida e Acarina).

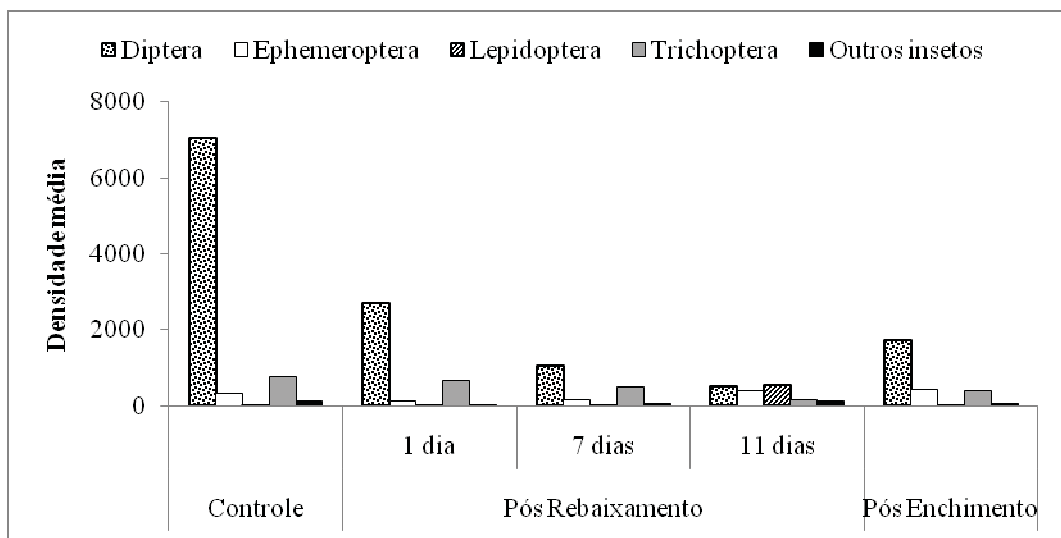


Figura 3. Densidade média (ind/100 gPS de macrófita) das ordens de Hexapoda associadas à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostradas antes (controle) e durante as fases do manejo do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. Outros insetos: grupos com densidade relativa menor que 10% em todas as datas de amostragem (Coleoptera, Heteroptera e Odonata).

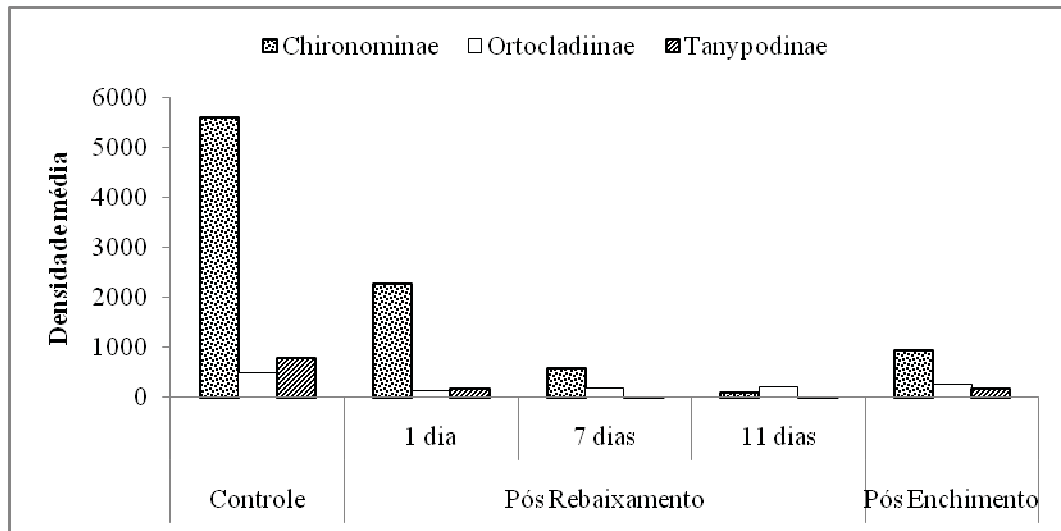


Figura 4. Densidade média (ind/100 gPS de macrófita) das subfamílias de Chironomidae associadas à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostradas antes (controle) e durante as fases do manejo do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema.

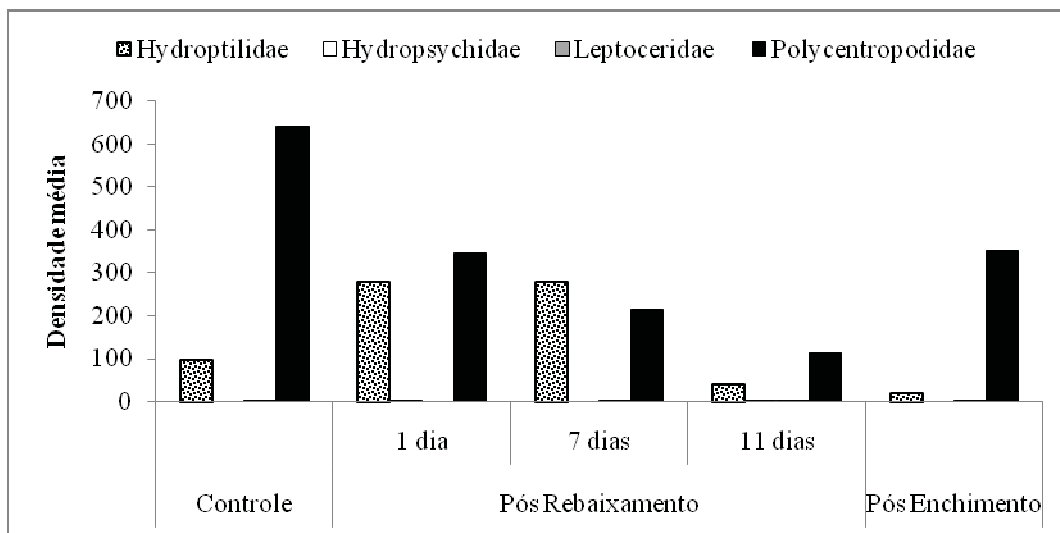


Figura 5. Densidade média (ind/100 gPS de macrófita) das famílias de Trichoptera associadas à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostradas antes (controle) e durante as fases do manejo do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema.

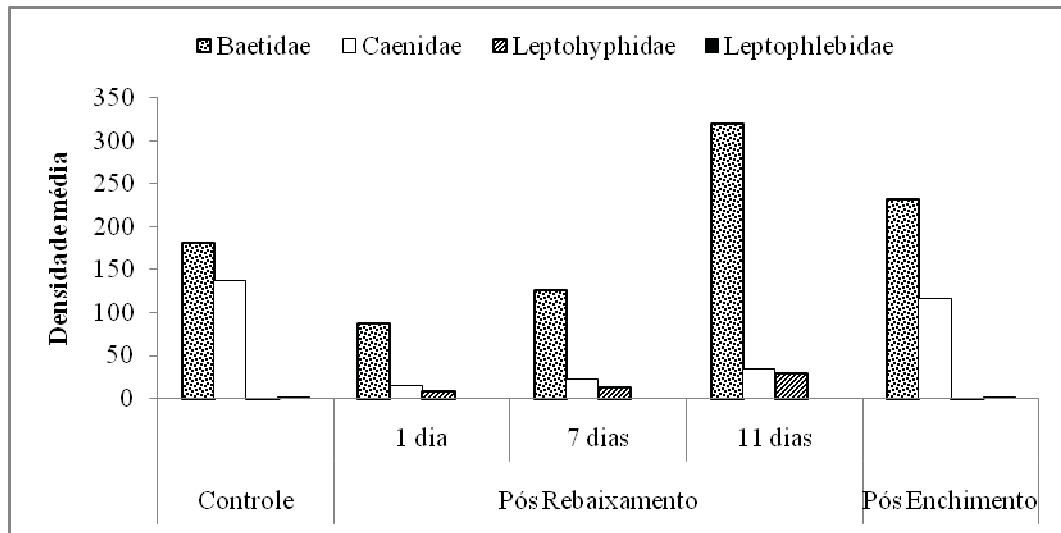


Figura 6. Densidade média (ind/100 gPS de macrófita) das famílias de Ephemeroptera associada à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostradas antes (controle) e durante as fases do manejo do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema.

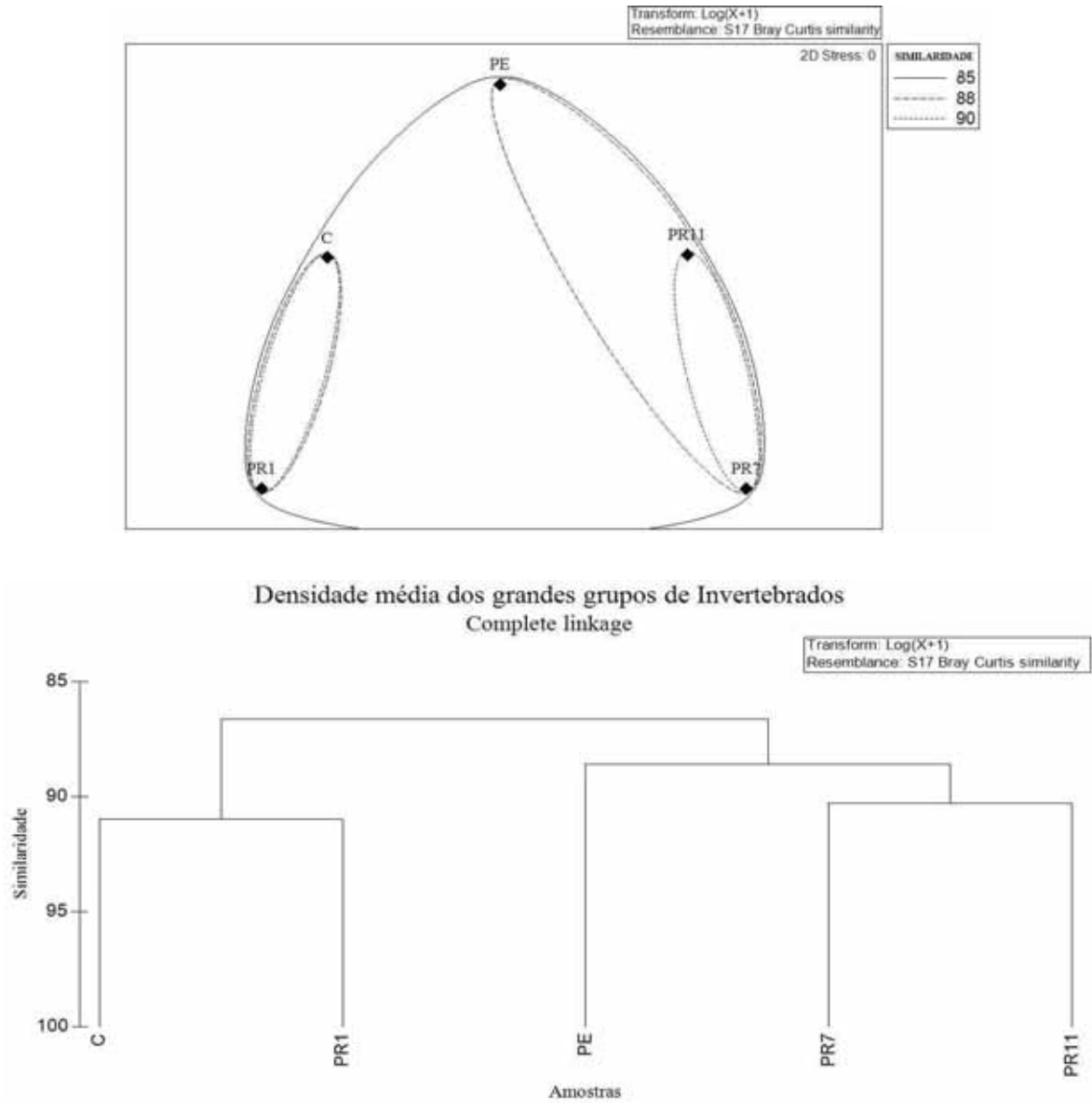


Figura 7. Análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) e Dendrograma de similaridade construídos a partir dos dados de densidade média dos grandes grupos de invertebrados associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, coletados antes (C- controle) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório de Salto Grande, Rio Paranapanema.

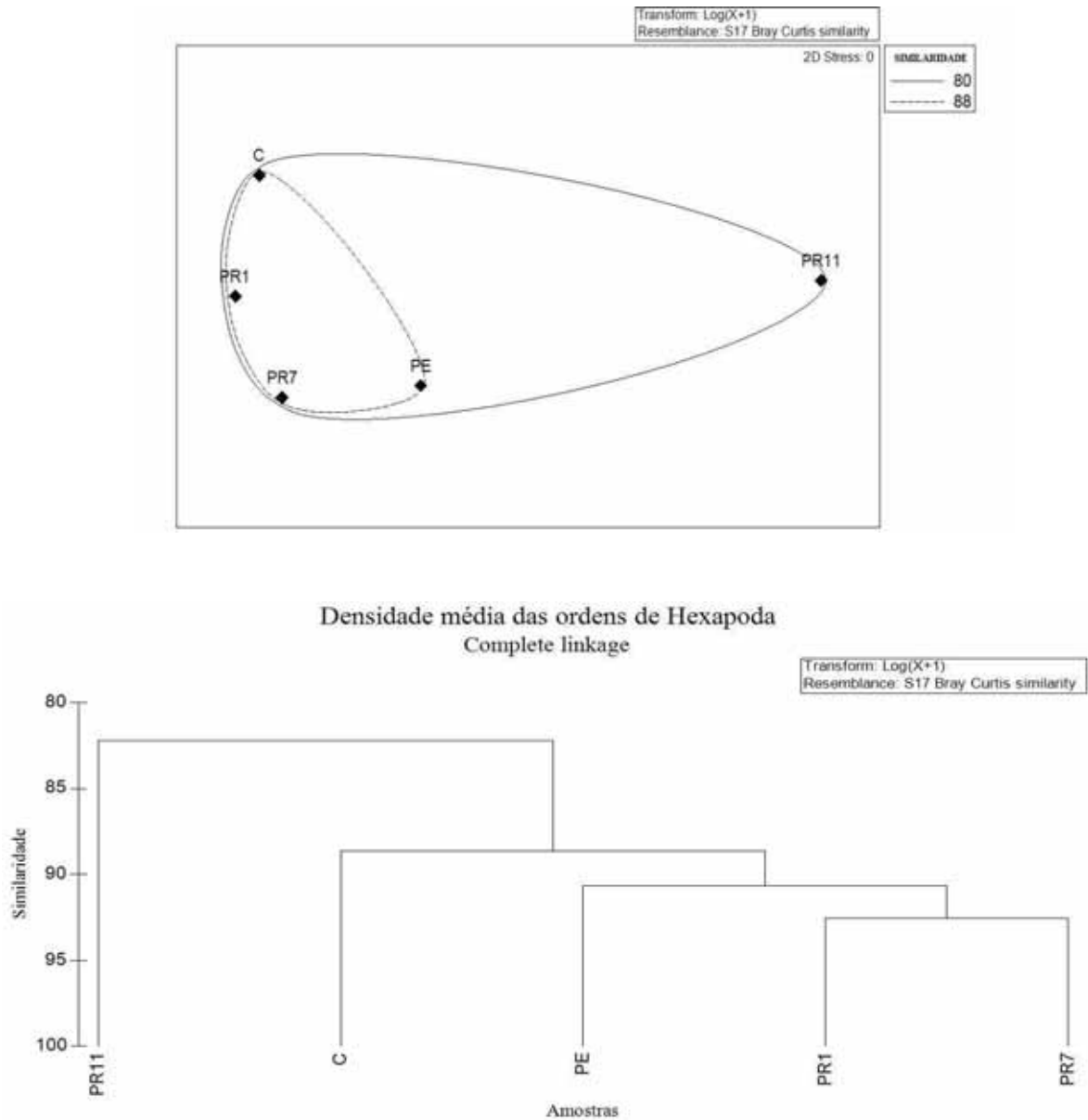


Figura 8. Análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) e Dendrograma de similaridade construídos a partir dos dados de densidade média das ordens de hexápodes associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, coletados antes (C- controle) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório de Salto Grande, Rio Paranapanema.

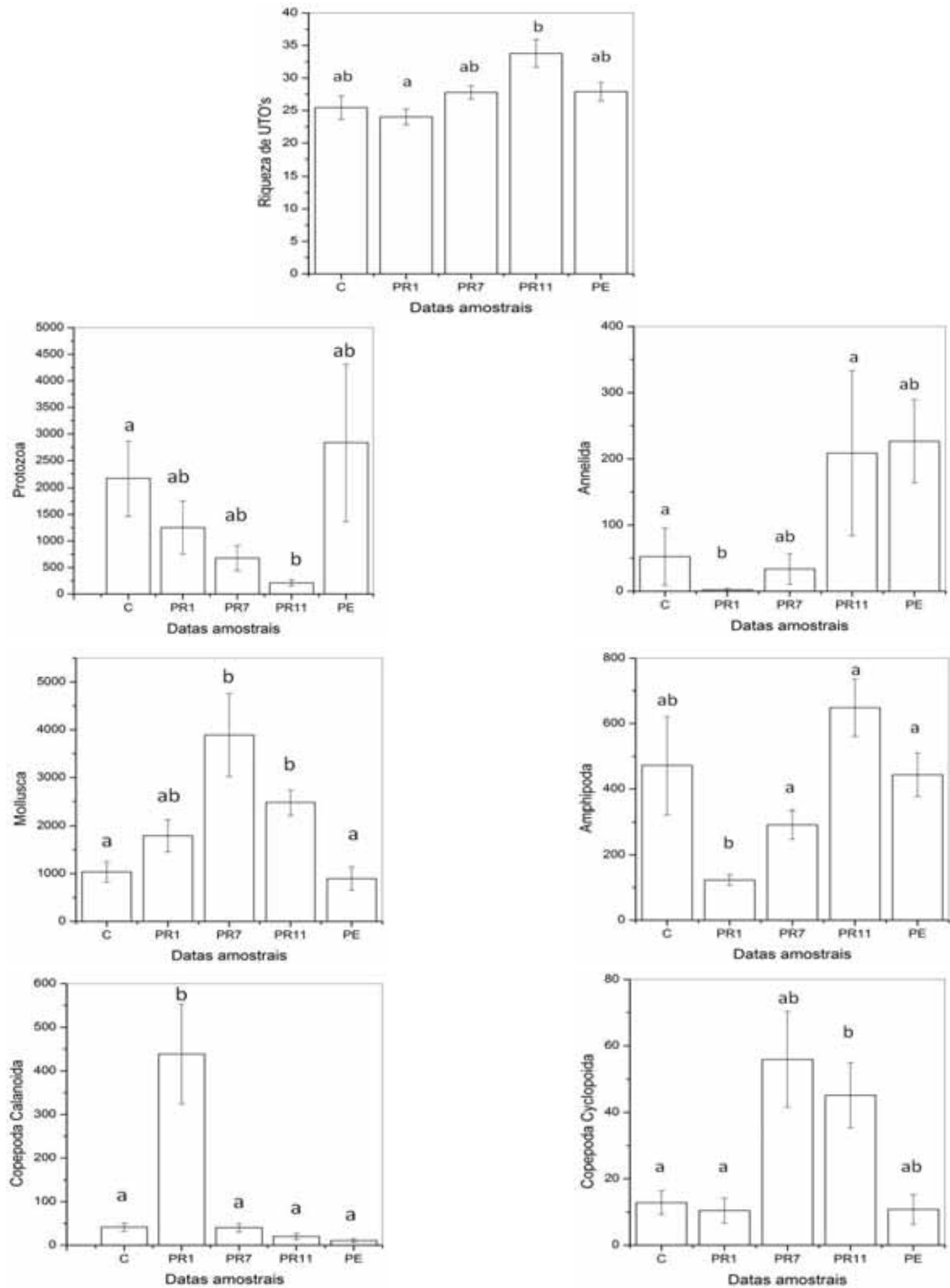


Figura 9. Média e desvio padrão da riqueza de UTO's e da densidade dos grupos de invertebrados (grandes grupos e crustáceos) que apresentaram diferenças significativas nos valores mensurados antes (C) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-reaquecimento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. As letras acima das barras indicam o resultado do teste pareado, com letras diferentes indicando valores significativamente diferentes.

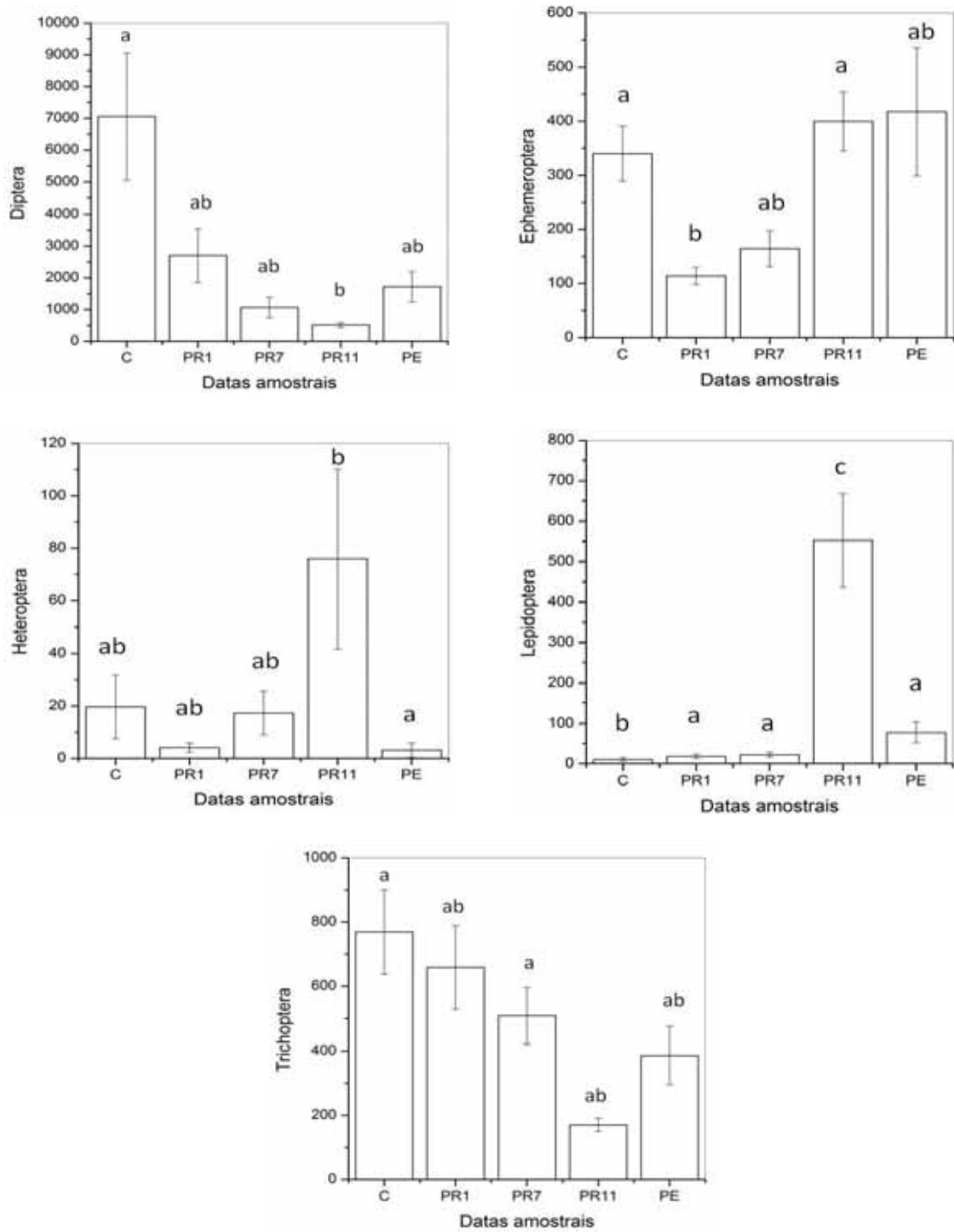


Figura 10. Média e desvio padrão da densidade das ordens de Hexapoda que apresentaram diferenças significativas nos valores mensurados antes (C) e durante as fases do manejo (PR no 1°, 7° e 11° dias pós-rebaixamento, PE no 49° dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. As letras acima das barras indicam o resultado do teste pareado, com letras diferentes indicando valores significativamente diferentes.

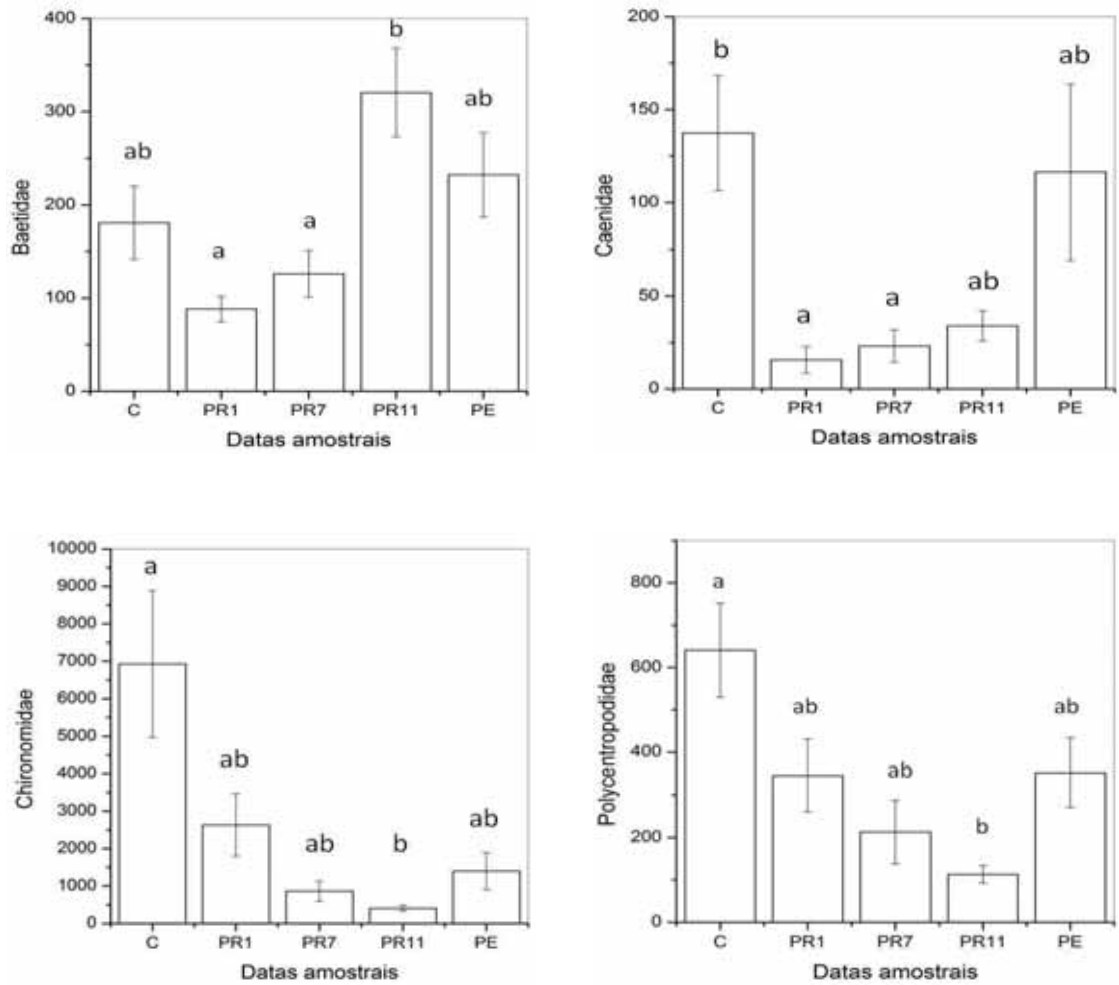


Figura 11. Média e desvio padrão da densidade das famílias de hexápodes que apresentaram redução significativa nos valores de densidade no início e ao final do período de rebaixamento do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. As letras acima das barras indicam o resultado do teste pareado, com letras diferentes indicando valores significativamente diferentes. Datas amostrais: C- controle, PR- no 1º, 7º e 11º dias do rebaixamento, PE- no 49º dia após o enchimento.

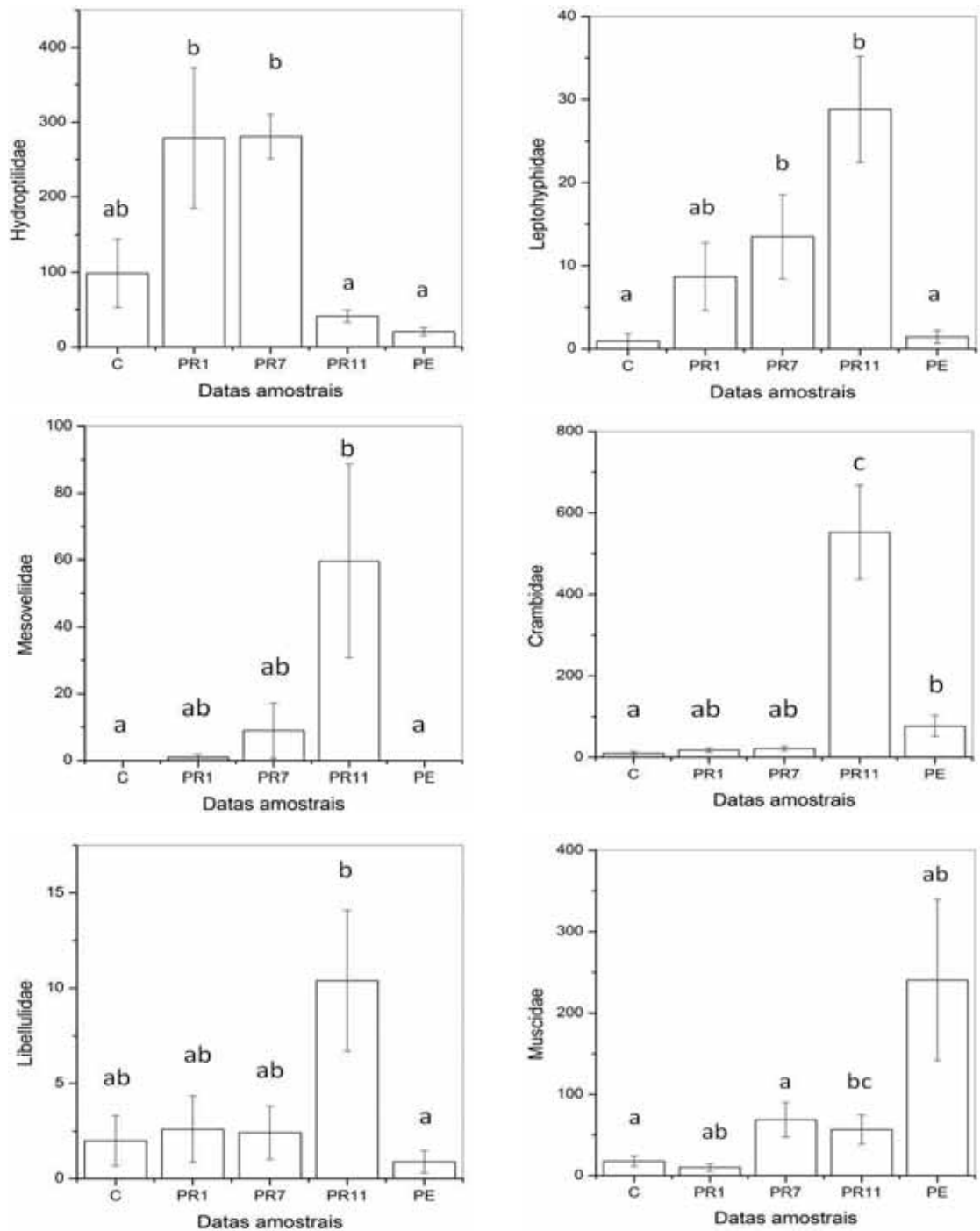


Figura 12. Média e desvio padrão da densidade das famílias de hexápodes que apresentaram aumento significativo nos valores de densidade no período de rebaixamento ou de enchimento do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. As letras acima das barras indicam o resultado do teste pareado, com letras diferentes indicando valores significativamente diferentes. Datas amostrais: C- controle, PR- no 1º, 7º e 11º dias do rebaixamento, PE- no 49º dia após o enchimento.

Tabela 1. Lista taxonômica dos invertebrados amostrados junto à macrófita *Egeria*, na lagoa Pedra Branca, e sua ocorrência antes (C- controle) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório de Salto Grande, Rio Paranapanema. Níveis e sequência taxonômica baseado em Ruppert et al. (2005); para Hexapoda segue Merritt & Cummins (1996).

	C	PR1	PR7	PR11	PE
PROTOZOA – “Amoebozoa” - “Lobosea” – tecamebas	x	x	x	x	x
ANIMAL					
Filo Bryozoa - Classe Phylactolaemata - Ordem Plumatellida	x	x	x	x	x
Filo Cnidaria - Classe Hydrozoa – <i>Hydra</i> Linnaeus, 1758	x				x
Filo Platyhelminthes - Classe “Turbellaria”		x			x
Filo Nematoda	x	x	x		
Filo Annelida					
Classe Hirudinea	x		x	x	x
Classe Oligochaeta	x	x		x	x
Filo Mollusca					
Classe Bivalvia					
Mytillidae - <i>Limnoperna fortunei</i> (Dunker, 1857)		x		x	x
Sphaeridae – <i>Eupera</i> Bourguignat, 1854	x	x			x
Classe Gastropoda					
Ampullariidae – <i>Pomacea</i> Perry, 1811		x	x		
Ancylidae					
<i>Ferrisia gentilis</i> Lanzer, 1991	x	x	x	x	x
<i>Uncancylus concentricus</i> (d’Orbigny, 1835)					x
Lymneidae - <i>Lymnaea columella</i> (Say, 1817)	x		x	x	x
Physidae - <i>Physa marmorata</i> Guilding, 1828	x	x	x	x	x
Planorbidae	x	x	x	x	x
Filo Arthropoda – Chelicerata - Classe Arachnida - Acarina	x	x	x	x	x
Filo Arthropoda - Crustacea					
Classe Malacostraca					
Ordem Decapoda					
Palaemonidae - <i>Macrobrachium jelskii</i> (Miers, 1877)		x		x	
Ordem Amphipoda - Subordem Gammaridea					
Dogielinotidae - <i>Hyaella meinerti</i> Stebbing, 1899	x	x	x	x	x
Classe Copepoda					
Ordem Calanoida	x	x	x	x	x
Ordem Cyclopoida	x	x	x	x	x
Ordem Harpacticoida	x		x		

(continua)

Tabela 1. Continuação

	C	PR1	PR7	PR11	PE
Classe Ostracoda	x	x	x	x	x
Classe Phyllopoda (Cladocera)					
Ordem Anomopoda					
Bosminidae - <i>Bosmina freyi</i> De Melo & Hebert, 1994	x		x		
Chydoridae - Aloninae					
<i>Alona</i> cf. <i>glabra</i> Sars, 1901	x	x	x		
<i>Alona</i> cf. <i>guttata</i> Sars, 1862	x				x
<i>Anthalona verrucosa</i> Sars, 1901	x	x	x		x
<i>Graptoleberis occidentalis</i> Sars, 1901	x		x	x	
<i>Ovalona</i> Van Damme & Dumont, 2008			x		
Chydoridae - Chidorinae					
<i>Chydorus eurynotus</i> Sars, 1901				x	
<i>Chydorus pubescens</i> Sars, 1901			x	x	
<i>Chydorus</i> cf. <i>sphaericus</i> Müller 1785 sen.lat.				x	
<i>Dunhevedia odontoplax</i> Sars, 1901	x		x	x	
Daphniidae					
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> Sars, 1886			x	x	
<i>Ceriodaphnia silvestrii</i> Daday, 1902	x	x	x	x	
<i>Daphnia gessneri</i> Herbst, 1967					x
<i>Daphnia laevis</i> Birge, 1878	x				x
<i>Simocephalus acutirostratus</i> King, 1853		x			
<i>Simocephalus serrulatus</i> (Koch, 1841)		x	x	x	x
Ilyocryptidae - <i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick, 1882	x	x	x		x
Macrothricidae					
<i>Macrothrix elegans</i> Sars, 1901	x	x	x	x	x
<i>Macrothrix squamosa</i> Sars, 1901	x	x			x
Ordem Ctenopoda					
Sididae					
<i>Diaphanosoma birgei</i> Korineck, 1981		x		x	x
<i>Diaphanosoma brevireme</i> Sars, 1901	x		x	x	
<i>Diaphanosoma spinulosum</i> (Herbst, 1967)	x	x	x	x	
<i>Latonopsis australis</i> Sars, 1888			x		

(continua)

Tabela 1. Continuação. Para Hexapoda: quando não indicada, a fase de desenvolvimento corresponde à fase juvenil.

	C	PR1	PR7	PR11	PE
Filo Arthropoda – Tracheata - Hexapoda					
Ordem Coleoptera					
Dytiscidae - <i>Laccophilus</i> Leach, 1815 (adulto)				X	
Hydroscaphidae (adulto)	X	X		X	
Hydrophilidae				X	
Ordem Diptera					
Ceratopogonidae - <i>Bezzia</i> Kieffer, 1899	X		X	X	
Chironomidae					
Chironominae	X	X	X	X	X
Orthoclaadiinae	X	X	X	X	X
Tanypodinae	X	X	X	X	X
Culicidae	X		X	X	
Muscidae	X	X	X	X	X
Ordem Ephemeroptera					
Baetidae					
<i>Callibaetis</i> Eaton, 1881	X	X	X	X	X
<i>Cloeodes</i> Traver, 1938	X	X	X	X	X
<i>Zelus</i> Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998					X
Caenidae - <i>Caenis</i> Stephens, 1835	X	X	X	X	X
Leptohiphidae					
<i>Traveryphes</i> Molineri, 2001					X
<i>Tricorythodes</i> Ulmer, 1920	X	X	X	X	
Leptophlebiidae - <i>Askola</i> Peters, 1969	X				X
Ordem Heteroptera (ninfas e adultos)					
Belostomatidae					
<i>Belostoma</i> Latreille, 1807				X	
<i>Weberiella</i> De Carlo, 1966				X	
Corixidae - <i>Tenagobia</i> Bergroth 1899	X	X			X
Gerridae - <i>Trepobates</i> Uhler, 1883				X	
Hebridae					
<i>Lipogomphus</i> Berg, 1879					X
<i>Merragata</i> White, 1877				X	
Hidrometridae - <i>Limnobotodes</i> Hussey 1925				X	
Mesoveliidae					
<i>Cryptovelia</i> Andersen and Polhemus, 1980				X	
<i>Mesovelia</i> Mulsant & Rey, 1852			X	X	

(continua)

Tabela 1. Continuação

	C	PR1	PR7	PR11	PE
Notonectidae					
<i>Buenoa</i> Kirkaldy, 1904				X	
<i>Martarega</i> White, 1879	X	X	X	X	
<i>Notonecta</i> Linnaeus, 1758				X	X
Pleidae					
<i>Neoplea</i> Esaki & China, 1928				X	
<i>Paraplea</i> Esaki & China, 1928				X	
Ordem Lepidoptera					
Crambidae					
<i>Parapoynx</i> Hübner, 1825	X	X	X	X	X
<i>Petrophila</i> Guiding, 1830		X	X		X
Noctuidae - <i>Nonagria</i> Ochsenheimer, 1816				X	
Ordem Odonata					
Corduliidae					
	X				
Libellulidae - <i>Diastatops</i> Rambur, 1842	X	X	X	X	X
Coenagrionidae					
<i>Acantragrion</i> Selys, 1876	X	X	X	X	X
<i>Oxyagrion</i> Selys, 1876	X	X	X	X	X
Protoneuridae - <i>Protoneura</i> Selys, 1857			X	X	
Ordem Trichoptera					
Hydroptilidae					
<i>Celaenotrichia</i> Mosely, 1934		X			
<i>Neotrichia</i> Morton, 195				X	
<i>Oxyethira</i> Eaton, 1873	X	X	X	X	X
Hydropsychidae - <i>Smicridea</i> McLachlan, 1871		X		X	
Leptoceridae					
<i>Nectopsyche</i> Müller, 1879	X				
<i>Notalina</i> Mosely, 1936			X	X	
<i>Oecetis</i> McLachlan 1877	X				
Polycentropodidae					
<i>Cernotina</i> Ross, 1938	X	X	X	X	X
<i>Cyrnellus</i> Banks, 1913	X	X	X	X	X

Tabela 2. Densidade média absoluta (n = ind/100 gPS de macrófita) e relativa (%) dos grandes grupos de invertebrados associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostrados antes (controle) e durante as fases do manejo (PR no 1°, 7° e 11° dias pós-rebaixamento, PE no 49° dia pós-enchimento) do reservatório de Salto Grande, Rio Paranapanema. Em negrito, assinalados os grupos com densidade $\geq 10\%$.

Grandes grupos	Controle		PR1		PR7		PR11		PE	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Protozoa	2.163,86	17,05	1.251,88	16,16	678,17	9,37	212,40	3,60	2.838,07	35,29
Bryozoa	39,09	0,30	22,36	0,29	0,53	0,01	28,11	0,48	3,19	0,04
Cnidaria	1,09	0,01	-	-	-	-	-	-	1,06	0,01
Platyhelminthes	-	-	1,37	0,02	-	-	-	-	2,65	0,03
Nematoda	4,17	0,03	4,05	0,05	0,61	0,01	-	-	-	-
Annelida	52,29	0,41	2,06	0,03	33,65	0,47	208,52	3,53	226,70	2,82
Mollusca	1.037,18	8,07	1.793,80	23,16	3.888,08	53,73	2.475,30	41,94	895,15	11,13
Acarina	791,01	6,23	983,78	12,70	534,75	7,39	1.008,75	17,09	1.077,78	13,40
Crustacea	317,51	2,50	153,10	1,98	298,45	4,12	213,12	3,61	340,67	4,24
Hexapoda	8.283,21	65,28	3.533,44	45,62	1.801,96	24,90	1.755,96	29,75	2.657,23	33,04

Tabela 3. Densidade média absoluta ($n = \text{ind}/100 \text{ gPS}$ de macrofita) e relativa (%) de moluscos e crustáceos associados à macrofita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostrados antes (controle) e durante as fases do manejo (PR no 1°, 7° e 11° dias pós-rebaixamento, PE no 49° dia pós-enchimento) do reservatório de Salto Grande, Rio Paranapanema. Em negrito, assinalados os grupos com densidade $\geq 10\%$. Biv- Bivalvia, Gas- Gastropoda, Dec- Decapoda, Amp- Amphipoda, Cop- Copepoda, Cla- Cladocera.

	Controle		PR1		PR7		PR11		PE	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Mollusca										
Biv -Mytilidae	-	-	0,90	0,05	-	-	0,95	0,04	1,76	0,20
Biv -Sphaeridae	18,73	1,81	1,44	0,08	-	-	-	-	21,17	2,36
Gas- Ampullariidae	-	-	1,49	0,08	0,56	0,01	-	-	-	-
Gas - Ancyliidae	12,81	1,23	5,71	0,32	2,48	0,06	78,42	3,17	74,56	8,33
Gas - Lymnaeidae	1,69	0,16	-	-	4,55	0,12	1,15	0,05	0,48	0,05
Gas - Physidae	986,05	95,07	1.763,25	98,30	3.877,67	99,73	2.384,89	96,35	760,13	84,92
Gas - Planorbidae	17,90	1,73	21,01	1,17	2,82	0,07	9,89	0,40	37,06	4,14
Crustacea										
Dec - Paleomonidae	-	-	0,90	0,09	-	-	2,10	0,21	-	-
Amp -Dogielinotidae	471,74	59,64	123,12	12,52	291,91	54,59	648,47	64,25	442,98	41,10
Cop - Calanoida	41,38	5,23	438,75	44,60	40,58	7,59	20,38	2,02	10,81	1,00
Cop - Cyclopoida	12,83	1,62	10,42	1,06	55,93	10,46	45,15	4,48	10,79	1,00
Cop - Harpacticoida	0,58	0,07	-	-	1,25	0,23	-	-	-	-
Ostracoda	234,98	29,71	330,07	33,55	109,75	20,52	226,94	22,52	590,94	54,83
Cla - Bosminidae	1,09	0,14	-	-	0,62	0,12	-	-	-	-
Cla - Chydoridae	9,78	1,24	8,51	0,87	8,06	1,51	30,88	3,06	8,20	0,42
Cla -Daphniidae	4,12	0,52	23,86	2,43	5,09	0,95	4,16	0,41	2,26	0,21
Cla -Ilyocryptidae	7,40	0,94	15,33	1,56	0,58	0,11	-	-	11,88	1,10
Cla -Macrothricidae	3,27	0,41	5,20	0,53	12,77	2,39	16,64	1,65	1,86	0,17
Cla -Sididae	3,85	0,49	27,63	2,81	8,20	1,53	14,02	1,39	1,71	0,16

Tabela 4. Densidade média absoluta (n = ind/100 gPS de macrofita) e relativa (%) de hexápodes associados à macrofita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostrados antes (controle) e durante as fases do manejo (PR no 1°, 7° e 11° dias pós-rebaixamento, PE no 49° dia pós-enchimento) do reservatório de Salto Grande, Rio Parapananema. Em negrito, assinalados os grupos com densidade $\geq 10\%$.

Ordens Hexapoda	Controle		PR1		PR7		PR11		PE	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Coleoptera	1,06	0,01	1,44	0,04	-	-	2,36	0,13	-	-
Diptera	7.056,35	85,19	2.705,66	76,57	1.065,52	59,13	516,03	29,39	1.716,32	64,59
Ephemeroptera	340,01	4,10	114,07	3,23	164,32	9,12	399,60	22,76	417,37	15,71
Heteroptera	19,67	0,24	4,09	0,12	17,33	0,96	75,91	4,32	3,13	0,12
Lepidoptera	10,55	0,13	18,48	0,52	22,67	1,26	552,25	31,45	77,36	2,91
Odonata	86,30	1,04	31,18	0,88	23,99	1,33	39,65	2,26	57,25	2,15
Trichoptera	769,27	9,29	658,52	18,64	508,12	28,20	170,17	9,69	385,81	14,52
Famílias Diptera										
Ceratopogonidae	1,79	0,03	-	-	1,26	0,13	0,54	0,11	-	-
Chironomidae	6.927,10	99,69	2.626,96	99,62	863,98	92,43	408,08	81,66	1.397,32	85,31
Culicidae	1,78	0,03	-	-	0,76	0,08	34,48	6,90	-	-
Muscidae	17,90	0,26	10,11	0,38	68,79	7,36	56,61	11,13	240,62	14,69

Tabela 5. Medidas ecológicas da comunidade e variáveis ambientais determinadas na lagoa Pedra Branca, antes (controle) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. Índices (diversidade Shannon H' , equitabilidade Simpson's $E_{1/D}$) calculados para a abundância de invertebrados associados à macrófita *Egeria* e a densidade expressa como o nº de indivíduos/100 gPS de macrófita. Variáveis ambientais: valores médios e desvio padrão; TDS- sólidos dissolvidos totais; biomassa total e média de nove réplicas da macrófita coletada no amostrador (gPS = gramas de peso seco).

Medidas ecológicas	Controle	PR1	PR7	PR11	PE
Total de UTO's					
Riqueza	53	48	52	64	48
Abundância total	13.591	6.325	10.979	11.571	13.944
Densidade total	11.164,7	6.756,75	6783,44	5.477,65	6.791,35
Diversidade Shannon	2,899	3,118	2,604	3,343	3,526
Equitabilidade Simpson	0,079	0,116	0,057	0,075	0,144
Ordens de Hexapoda					
Riqueza	7	7	6	7	6
Abundância total	9.111	2.802	2.775	3.546	5.089
Densidade total	7.452,15	2.993,26	1714,55	1.678,65	2.478,57
Diversidade Shannon	0,841	1,086	1,503	2,202	1,541
Equitabilidade Simpson	0,198	0,240	0,381	0,582	0,366
Famílias de Hexapoda					
Riqueza	18	14	16	26	15
Abundância total	8.942	2.717	2.550	3.450	4.781
Densidade total	7313,92	2.902,46	1.575,53	1.633,21	2.328,56
Diversidade Shannon	0,966	1,315	2,202	2,516	2,197
Equitabilidade Simpson	0,077	0,124	0,192	0,142	0,213
Variáveis ambientais					
Temperatura ar (°C)	28,0±5,3	26,3±0,6	32,5±0,9	22,3±1,1	29,5±1,3
Temperatura água (°C)	22,5±1,7	22,0±1,0	22,9±0,4	19,0±1,0	24,0±1,0
Profundidade	1,78±0,14	1,36±0,22	1,01±0,34	0,99±0,31	2,45±0,80
Transparência (m)	Total	Total	Total	Total	1,97±0,57
pH	7,61±0,59	8,37±0,08	7,29±0,42	6,41±0,19	6,79±0,33
TDS (mg/L)	0,04±0,0	0,04±0,0	0,06±0,0	0,06±0,01	0,04±0,0
Condutividade (µS/cm)	60,00±0,0	70,00±0,0	90,00±0,0	100,33±10,50	66,67±5,77
Oxigênio dissolvido (mg/L)	9,0±0,75	-	-	8,87±0,74	9,3±0,36
Biomassa total de <i>Egeria</i> (gPS)	122,26	93,61	161,85	211,24	205,32
Biomassa média de <i>Egeria</i> (gPS)	13,58±5,54	10,40±2,84	17,98±2,52	23,47±6,66	22,81±8,35

Tabela 6. Resultados da análise não paramétrica de Kruskal – Wallis ($p > 0,05$) aplicada para os dados de densidade de grandes grupos de invertebrados, grupos de Crustacea, ordens e famílias de Hexapoda associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, antes (controle) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. Apresentados somente os resultados significativos ao nível de 5% ($p < 0,05$) e 1% ($p < 0,01$).

Grandes grupos	H	p	Famílias de Hexapoda	H	p
Protozoa	10,202	0,037	D-Chironomidae	12,743	0,013
Annelida	24,581	0,000	D-Muscidae	24,058	0,000
Mollusca	24,464	0,000	E-Baetidae	16,986	0,002
Crustacea			E-Caenidae	19,134	0,001
Amphipoda	18,601	0,001	E-Leptohyphidae	23,545	0,000
Copepoda Calanoida	23,054	0,000	H-Mesoveliidae	21,995	0,000
Copepoda Cyclopoida	16,526	0,002	L-Crambidae	27,779	0,000
Ordens de Hexapoda			O-Libellulidae	11,209	0,024
Diptera (D)	12,299	0,015	T-Hydroptilidae	25,149	0,000
Ephemeroptera (E)	20,363	0,000	T-Polycentropodidae	17,609	0,001
Heteroptera (H)	10,769	0,029			
Lepidoptera (L)	27,779	0,000			
Trichoptera (T)	16,225	0,003			

CAPÍTULO II

DIVERSIDADE E ESTABILIDADE DE CHIRONOMIDAE FITÓFILOS FRENTE AO MANEJO OPERACIONAL DO NÍVEL DA ÁGUA PARA CONTROLE DE MACRÓFITAS SUBMERSAS EM UMA LAGOA MARGINAL AO RIO PARANAPANEMA

1. RESUMO

Em reservatórios, macrófitas submersas apresentam grande crescimento e seu controle tem sido realizado através de alterações operacionais do nível da água, que provocam uma seca e cheia induzidas, com possíveis reflexos sobre a estrutura e estabilidade da fauna fitófila. Em uma lagoa marginal ao Rio Paranapanema e sob a influência do reservatório de Salto Grande, a fauna de Chironomidae associados à macrófita *Egeria* foi analisada com o objetivo de avaliar o efeito dos distúrbios de seca e cheia, induzidos para controle da macrófita, sobre a diversidade e estabilidade desta fauna. As macrófitas foram coletadas antes de iniciado o manejo (controle), no 1º, 7º e 11º dias após o rebaixamento do nível da água (distúrbio de seca) e 49 dias após o enchimento do reservatório (distúrbio de cheia). Um total de 28 táxons de Chironomidae foi amostrado, com maior riqueza e densidade antes do manejo, porém com baixa diversidade e equitabilidade, devido à elevada dominância de Chironominae (19 táxons). O manejo causou redução na densidade das três subfamílias de Chironomidae, principalmente em Chironominae. Os maiores valores de diversidade e equitabilidade encontrados no pico da seca induzida e após o enchimento salientaram o efeito do distúrbio hidrológico nessa fauna, com redução e substituição de táxons dominantes no distúrbio de seca e a ausência de dominância na cheia. Os baixos valores de resistência e resiliência demonstraram a baixa estabilidade de Chironomidae frente às flutuações do nível da água na lagoa. Por outro lado, o favorecimento de alguns táxons no início do rebaixamento pode ser associado à quebra da estabilidade do ambiente, propiciando maior competição. O distúrbio alterou as condições físicas e químicas do ambiente, interferiu na senescência de *Egeria* e adicionou maior variabilidade ao sistema aquático, causando efeitos na diversidade e estabilidade da fauna de Chironomidae, através de modificações temporais na estrutura (riqueza, densidade e dominância), relacionadas com características adaptativas peculiares de cada táxon.

Palavras-chave: Diptera, dominância, estresse hídrico, resiliência, resistência.

2. ABSTRACT

In reservoirs, submerged macrophytes have great growth and its control has been accomplished through operational changes in water level, which cause an induced drought and flood, with possible impacts on the structure and stability of the phytophilous fauna. In a lake marginal to the Paranapanema River and under the influence of the Salto Grande reservoir, the Chironomidae fauna associated with the macrophyte *Egeria* was analyzed to evaluate the effect of drought and flood disturbances, induced to control macrophyte, on diversity and stability of this fauna. Macrophytes were collected before starting the management (control), in the 1st, 7th and 11th day after the drawdown period and 49th days after the end of the management. A total of 28 Chironomidae taxa were sampled, with greater richness and density before the management, but with low diversity and evenness due to the high dominance of Chironominae (19 taxa). The management caused a reduction in the density of the three subfamilies of Chironomidae, especially in Chironominae. The highest values of diversity and evenness found at the peak of induced drought and after filling stressed the effect of hydrological disturbance in this fauna, with reduction and replacement of dominant taxa in the drawdown period and lack of dominance after the replacement of the water level. The low resilience and resistance values showed low stability of Chironomidae due to the fluctuations on water level in the lake. Moreover, the advantage of some taxa at the beginning of the drawdown can be linked to the breakdown of environmental stability, providing greater competition. The disturbance has altered the physical and chemical conditions of the environment, interfered with the senescence of *Egeria* and added more variability to the water system, causing effects on the diversity and stability of the Chironomidae fauna through changes in temporal structure (density, richness and dominance), related with peculiar adaptive characteristics of each taxa.

Keywords: Diptera, dominance, water stress, resilience, resistance.

3. INTRODUÇÃO

A hipótese da diversidade-estabilidade (MacArthur, 1955) postula que os ecossistemas são tanto mais estáveis quanto maior a diversidade e, assim, uma simplificação dos

ecossistemas, com redução da diversidade, induziria a uma redução na estabilidade e aumento na susceptibilidade a invasões biológicas. Porém, observações no sentido inverso (May, 1973) têm descartado a universalidade desta hipótese. Simultaneamente, têm sido sugeridas hipóteses alternativas, como a hipótese da redundância (Walker, 1992), que sugere o agrupamento das espécies em unidades funcionalmente equivalentes. Segundo esta perspectiva, o funcionamento dos ecossistemas não é afetado pela remoção de elementos redundantes, mas sim pela remoção de espécies com papel preponderante no funcionamento dos ecossistemas, denominadas *keystones* (Araújo, 1998).

A estabilidade de uma comunidade e sua resposta a perturbações é dependente de sua resistência e resiliência (Lake, 2000). Resistência é a capacidade de um sistema suportar uma perturbação (Lake & Barmuta, 1986), ou seja, manter sua estrutura e funcionamento após um distúrbio (Gunderson, 2000), e resiliência é a capacidade de recuperação após uma perturbação (Lake & Barmuta, 1986), uma medida da capacidade de um sistema restabelecer seu “equilíbrio” após este ter sido rompido por um distúrbio (Gunderson, 2000). Uma perturbação ocorre quando forças potencialmente prejudiciais são aplicadas a um habitat ocupado por uma população, comunidade ou ecossistema. A magnitude dessas forças pode ser tal que organismos podem ser mortos ou deslocados, recursos podem ser esgotados e a estrutura do habitat pode ser degradada ou destruída (Lake, 2000).

Macrófitas são importantes componentes dos ecossistemas aquáticos, pois aumentam a diversidade (Agostinho *et al.*, 2003; Lansac-Tôha *et al.*, 2003; Thomaz & Bini, 2003; Tolonen *et al.*, 2005) e influenciam no funcionamento do ecossistema como um todo (Tessier *et al.*, 2004, Tolonen *et al.*, 2005; Bazzanti *et al.*, 2010). Nos últimos anos, as macrófitas têm recebido maior atenção em estudos ecológicos em função do profícuo crescimento dessas plantas em reservatórios utilizados para geração de energia elétrica (Silva *et al.*, 2012). Entre as macrófitas submersas mundialmente conhecidas pelos problemas causados em ambientes naturais e alterados estão espécies do gênero *Egeria* Planch (Yarrow *et al.*, 2009). Em decorrência de sua grande proliferação, algumas técnicas de manejo têm sido empregadas em reservatórios (Pompêo, 2008) e um controle eficiente da densidade dessas macrófitas tem sido obtido por alterações no nível da água no reservatório (Thomaz & Bini, 1999; Coetzee *et al.*, 2011).

Uma característica comum aos reservatórios de origem fluvial é a presença de lagoas marginais, adjacentes à calha do rio e mantendo com este certo grau de conectividade e de intercâmbio (Henry, 2005). Lagoas laterais a rios controlados por barragens apresentam baixa turbulência, dimensões e profundidades reduzidas e elevada luminosidade, o que favorece a

instalação de macrófitas submersas por toda sua extensão (Escarpinati, 2006). Esses sistemas marginais não são simples anexos homogêneos ao canal principal do rio, mas são consideradas fundamentais para a manutenção da biodiversidade em sistemas aquáticos (Panarelli, 2004). Em reservatórios, como há conexão permanente das lagoas com o rio, estas são alimentadas lateralmente, em função de variações do nível da água naturais ou induzidas (Henry, 2005), o que naturalmente implica em baixa frequência e baixa intensidade de distúrbios hidrológicos, com homogeneidade espacial e baixa diversidade (Ward *et al.*, 1999; Granado, 2008).

Nas lagoas, os locais com maior estabilidade da água apresentam sedimentos finos que recobrem macrófitas submersas, formando uma espessa camada rica em matéria orgânica, que sustenta grande quantidade de organismos coletores de hábito detritívoro (Weatherhead & James, 2001; Dornfeld & Fonseca-Gessner, 2005). Estudos sobre decomposição de macrófitas apontam Chironomidae como um dos principais grupos colonizadores (Gonçalves-Jr. *et al.*, 2003; Nessimian & Henriques de Oliveira, 2005), exercendo importante papel na dinâmica dos ecossistemas de água doce, principalmente na reciclagem da matéria orgânica (Hirabayashi & Wotton, 1998). Além de abundante, Chironomidae é um grupo bastante diversificado em macrófitas. Copeland *et al.* (2012) encontraram 43 táxons de Chironomidae, 39 deles associados a *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle, uma espécie de Hydrocharitaceae potencialmente invasora.

Devido à capacidade reprodutiva contínua, com várias gerações durante o ano, tolerância e plasticidade alimentar, Chironomidae é considerado um grupo *r* estrategista (Pinder, 1982; Otermin *et al.*, 2002). Esses organismos apresentam grande capacidade adaptativa, possuem excelentes habilidades colonizadoras e desenvolvimento larval rápido (Wiggins *et al.*, 1980), o que os possibilitam viver em ampla faixa de condições ambientais (Trivinho-Strixino & Strixino, 1999), como por exemplo em sistemas aquáticos com pulsos hidrológicos sazonais (Santos *et al.*, 2013). Nesses ambientes, muitas espécies de Chironomidae são resistentes à dessecação e emergem do sedimento após alguns dias de alagamento (Benigno & Sommer, 2008 *apud* Santos *et al.*, 2013).

Porém, em situações de alterações artificiais do nível da água para controle de macrófitas, o efeito drástico de seca e cheia induzidas pode causar uma redução na diversidade local de espécies aquáticas, incluindo de Chironomidae fitófilos. Eventos de seca são muito comuns em sistemas lóticos e causam estresse hídrico, termal e baixos níveis de oxigênio dissolvido para macroinvertebrados. Contudo, esses eventos ocorrem gradualmente,

permitindo que os invertebrados expressem adaptações ou características comportamentais que aumentam sua sobrevivência ou recuperação (Otermin *et al.*, 2002).

No presente estudo, realizado em uma lagoa marginal ao Rio Paranapanema, a estrutura e a estabilidade da fauna de Chironomidae fitófilos foi analisada em função de sua resposta a distúrbios hidrológicos induzidos para controle de macrófitas, muito abundantes neste sistema. Alterações do nível da água do reservatório de Salto Grande, Rio Paranapanema (SP/PR), induzidas para controle da macrófita submersa *Egeria*, podem ser interpretadas como um distúrbio de elevada magnitude, com uma fase de seca induzida rápida e levando à perda temporária da conexão da lagoa com o rio. O trabalho pretende avaliar os efeitos dos distúrbios de seca e cheia induzidas pela operação do reservatório na estabilidade da fauna de Chironomidae, a partir das medidas de resistência e resiliência.

Considerando que em reservatórios não há histórico de variações sazonais do nível da água cíclicos, como ocorre em ambientes naturais sujeitos ao pulso de inundação, podemos considerar a seca induzida por depleção abrupta do nível da água um distúrbio significativo para as comunidades aquáticas, principalmente para as macrófitas e invertebrados associados. A hipótese é que haverá o decaimento natural de *Egeria* e o término de desenvolvimento de insetos associados a esta planta. Assim, espera-se a morte de muitos indivíduos com baixa capacidade de locomoção, levando a uma diminuição na diversidade imediatamente após o distúrbio.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Área de Estudo

O trabalho foi realizado na Lagoa Pedra Branca (22°56'13''S e 49°57'55''W), localizada à margem direita do Rio Paranapanema e sob influência do reservatório de Salto Grande (SP/PR). Neste sistema outros trabalhos constataram elevada riqueza taxonômica de microcrustáceos (Neves, 2008), invertebrados bentônicos (Lage, 2008) e peixes (Brandão, 2007; Brandão *et al.*, 2009). Estudos prévios indicaram que estes sistemas localizados a montante dos reservatórios do Médio Paranapanema conservam um maior pool de espécies, possivelmente devido à conexão com lagoas laterais (Jorcín & Nogueira, 2008).

A lagoa Pedra Branca, quando na cota normal de operação do reservatório, permanece conectada ao canal principal do rio e apresenta profundidade média de 2m (Lage, 2008), com elevada transparência (Neves, 2008). Uma dominância significativa de duas espécies de

macrófitas submersas, *Egeria densa* Planch e *E. najas* Planch ocorre em toda sua extensão (Lage, 2008).

4.2. Planejamento e delineamento amostral

O trabalho de campo foi realizado em uma única campanha, na estação seca, entre os meses de agosto e outubro de 2011. O planejamento amostral seguiu o cronograma estabelecido pela empresa geradora de energia elétrica para o manejo operacional do reservatório, utilizado para controle de *Egeria*, através do deplecionamento induzido do nível da água (seca induzida). Assim, as amostragens foram realizadas em uma data antes da redução do nível da água do reservatório (amostras controle), em três datas após o rebaixamento (PR - distúrbio de seca e avaliação da resistência) e em uma data após o enchimento do reservatório (PE - distúrbio de cheia e avaliação da resiliência). O deplecionamento foi realizado entre os dias 21 e 22 de agosto e o enchimento, entre os dias 02 e 03 de setembro, tendo, portanto, a seca induzida durado 14 dias. Durante o período de depleção, o nível do reservatório diminuiu em torno de 1,5m e a lagoa Pedra Branca se desconectou do rio.

As coletas do controle foram realizadas no dia 16/08. As coletas durante o manejo foram realizadas no 1º dia (PR1-23/08), 7º dia (PR7-29/08) e 11º dia (PR11-02/09) após o rebaixamento e no 49º dia após o enchimento (22/10).

Em três regiões ao longo do eixo longitudinal da lagoa (boca, meio, fundo) foram retiradas amostras em bancos de *Egeria* (três réplicas por região) utilizando um cilindro de PVC de 25 cm de diâmetro por 30 cm de altura, totalizando nove réplicas para cada data de amostragem. Um saco plástico foi preso na extremidade inferior do cilindro, o qual foi inserido lateralmente no banco de macrófitas até envolver uma porção das plantas em seu interior. Em seguida, o cilindro foi suspenso, os ramos de macrófitas junto à base do cilindro cortados manualmente e as macrófitas isoladas no saco plástico. Para fixação e transporte, a água coletada junto com as macrófitas foi coada sobre uma rede de 0,50 mm de malha, sendo as macrófitas novamente acondicionadas em saco plástico, agora com álcool a 40% para preservação do material até seu processamento no laboratório.

No laboratório, as macrófitas foram lavadas cuidadosamente, com auxílio de uma mangueira, sobre uma bateria de peneiras de granulometria (1,0; 0,50 e 0,25 mm). Após a lavagem, as plantas foram examinadas com auxílio de uma lupa manual, para retirar invertebrados que ainda tivessem ficado aderidos. O material retido nas peneiras foi

transferido para um pote plástico e fixado em álcool 70% para posterior triagem sob microscópio estereoscópico. Deste material foram separados os indivíduos da ordem Diptera, sendo os exemplares de Chironomidae identificados até o menor nível taxonômico possível (gênero ou espécie). As chaves utilizadas foram Merritt & Cummins (1998) e Dominguez & Fernández (2009) para as famílias de Diptera, Trivinho-Strixino (2011) para as subfamílias, gêneros e espécies de Chironomidae.

Após a retirada dos invertebrados, as macrófitas foram secas em estufa de aeração forçada a 70° C até atingir peso constante (cerca de 72 horas) e pesadas em balança analítica para determinação da biomassa (seguindo metodologia de Pompêo & Moschini-Carlos, 2003). Dessa forma, foram obtidas amostras em trélicas da biomassa seca de *Egeria* para cada região da lagoa e para cada data amostral.

Nas três regiões de amostragem das macrófitas na lagoa (boca, meio, fundo), foram mensuradas a transparência da água através do desaparecimento visual do disco de Secchi e a profundidade utilizando uma corda graduada. Adicionalmente, foram mensurados dados físicos e químicos da água através de uma sonda multiparâmetros HORIBA modelo U-22: pH, condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$), sólidos dissolvidos totais (mg/L) e oxigênio dissolvido (mg/L).

4.3. Análise de dados

Os dados de abundância e riqueza de Diptera obtidos nas nove réplicas por data de amostragem (Controle, PR1, PR7, PR11 e PE) foram somados e utilizados para o cálculo da Diversidade de Shannon-Wiener e da Equitabilidade de Simpson (Krebs, 1989). Para o cálculo da riqueza dos táxons de Chironomidae foi considerada a máxima identificação obtida (gênero ou espécie). Os indivíduos que não puderam ser identificados em função da má qualidade do espécime foram descartados da somatória da riqueza nas amostras e do cálculo de diversidade e equitabilidade.

A partir dos dados de abundância foi calculada a densidade, considerando o número de indivíduos por 100 gramas de peso seco de macrófita ($\text{ind.}100\text{g}^{-1}$ PS), unidade comumente usada em estudos de fauna associada a macrófitas (Takeda *et al.*, 2003; Mormul *et al.*, 2006).

Para análise exploratória dos dados, foi utilizada a densidade média (média de 9 réplicas/data amostral) absoluta e relativa de Chironomidae nos seguintes níveis: (1) família, (2) subfamília e (3) gêneros e espécies. A partir da densidade relativa, foram identificados os táxons com densidade maior que 10% em pelo menos uma das datas de amostragem, para os quais os dados de média e desvio padrão foram representados graficamente.

Análises de agrupamento (“Cluster Analysis”) e de Ordenação por Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) foram utilizadas como análises exploratórias multivariadas, executadas com o Programa Primer v6 (Clarke & Gorley, 2006), com o objetivo de descrever as relações de similaridade entre as datas de amostragem. Para tal, os dados de densidade foram transformados em $\log(x+1)$ e o índice de associação usado foi o de Bray-Curtis, por este considerar de maneira equilibrada táxons raros e dominantes.

A fim de verificar a existência de diferenças significativas entre as datas amostrais, os valores de riqueza total e de densidade por nível taxonômico analisado foram testados por uma análise de variância utilizando os dados das nove réplicas por data. Em função da falta de normalidade (Shapiro-Wilks; $\alpha=0,05$) e de homocedasticidade (Levene; $\alpha=0,05$) dos dados mesmo após transformação (testados pelo programa SYSTAT 13 for Windows, 2009), foi utilizada a análise de variância não-paramétrica de Kruskal-Wallis. Os resultados significativos seguiram para um teste pareado (Dwass-Steel-Christlow-Fligner) e foram apresentados em tabela e gráficos de média e erro padrão (OriginPro 8; ORIGINLAB ©, 2011).

Para avaliar a resistência e resiliência foram utilizados os dados de densidade com o intuito de excluir o efeito da amostragem, onde o número de indivíduos é dependente da biomassa de plantas coletadas pelo amostrador. O índice de resistência foi calculado dividindo a densidade obtida em cada data do pós-rebaixamento (PR1, PR7 e PR11) pela densidade anterior ao manejo (controle); o índice de resiliência (recuperação) foi calculado dividindo a densidade obtida após o enchimento (PE) pela densidade registrada no controle (Melo *et al.*, 2003). Estes índices foram calculados utilizando a densidade por réplica (9 para cada data amostral), sendo os resultados por data expressos como média e desvio padrão. A resistência e a resiliência foram analisadas nos níveis de famílias de Diptera, subfamílias, gêneros e espécies de Chironomidae.

5. RESULTADOS

5.1. Composição e densidade

Nas amostragens realizadas nas cinco datas (controle, PR1, PR7, PR11 e PE), foram coletadas larvas pertencentes a quatro famílias de Diptera, três com diferenças significativas entre os valores de densidade por data de amostragem (Tabela 1). Porém, somente duas, Chironomidae e Muscidae, apresentaram um padrão temporal nítido de variação na densidade

(Tabela 1). Chironomidae representou mais de 80% da densidade relativa em todas as datas, contudo, considerando a densidade absoluta, foi fortemente suprimida em função do manejo, no PR11 representando menos de 10% da densidade do controle e no PE cerca de 20%. Muscidae representou mais de 10% da densidade relativa somente ao final do rebaixamento e no pós-enchimento, nesta última data com seu maior valor de densidade absoluta.

As três subfamílias de Chironomidae apresentaram variação temporal significativa na densidade, havendo predomínio de Chironominae na maioria das datas, exceto no PR11 quando o porcentual de Orthoclaadiinae foi maior (Tabela 1, Figura 1). Quando analisada a densidade absoluta, verifica-se que nenhuma das três subfamílias ao final do manejo (PE) recuperou totalmente a densidade amostrada no controle (Tabela 1).

Dos 28 táxons de Chironomidae amostrados, 12 foram registrados em todas as datas amostrais, sendo seis Chironominae de ocorrência exclusiva em apenas uma das datas (Tabela 2). A maioria (cerca de 70%) contribuiu pouco com a abundância, apresentando no máximo 10 indivíduos/data.

Para os 19 táxons da subfamília Chironominae amostrados, a maior densidade absoluta e relativa foi de *Caladomyia* em todas as datas amostrais (Tabela 3, Figura 2). O segundo táxon em densidade foi *Parachironomus longistilus*, exceto no PE, quando foi superado por *Dicrotendipes* (Tabela 3). Dentre os quatro táxons de Orthoclaadiinae amostrados, as maiores densidades foram distribuídas entre *Cricotopus* (controle e PR1) e *Thienemanniella* (PR7, PR11 e PE) (Tabela 4, Figura 3). Para Tanypodinae, *Ablabesmyia* apresentou a maior densidade em todas as datas amostrais, seguida de *Labrundinia* sp5, porém sem diferenças temporais significativas, apesar de terem apresentado um padrão de redução da densidade ao longo do manejo, sem recuperação após o enchimento (Tabela 4, Figura 4).

Variação temporal significativa foi encontrada somente para dois gêneros de Chironominae (Tabela 3), dois de Orthoclaadiinae e um de Tanypodinae (Tabela 4), porém com respostas ao manejo diferentes (Figura 5). *Caladomyia* reduziu muito em densidade durante o rebaixamento, com o menor valor no PR11 e permanecendo no PE em 10% do valor do controle, enquanto *Dicrotendipes* também teve sua densidade muito reduzida durante o rebaixamento, principalmente no PR1, mas no PE superou a densidade encontrada no controle. *Cricotopus* reduziu muito em densidade durante o rebaixamento, no PE recuperando somente 50% da densidade encontrada no controle, enquanto *Thienemanniella* reduziu muito somente no PR1, aumentando progressivamente em densidade e chegando a superar no PR11 o valor encontrado no controle. Apesar da diferença temporal significativa, *Labrundinia* sp9

ocorreu em baixa densidade em todas as datas em que esteve presente nas amostras, não ocorrendo no PR1 e PE (Figura 5).

5.2. Similaridade

As análises de similaridade e de ordenação aplicadas aos valores de densidade média dos táxons de Chironomidae resultaram na formação de três conjuntos. Com cerca de 75% de similaridade, foram formados dois grupos, um com as amostras do Controle e PR1, com elevada dominância de Chironominae, e outro unindo PR7 e PE, com dominância de Chironominae mas seguido de Orthoclaadiinae (Tabela 1, Figura 6). A data PR11 se uniu a este último grupo com 70% de similaridade, provavelmente devido à maior densidade de Orthoclaadiinae.

Ao nível das subfamílias, as datas agrupadas pela maior similaridade diferiram entre as três (Figuras 7 e 8). Para Chironominae a maior similaridade (70%) ocorreu entre PR7 e PE quando foram amostradas densidades intermediárias para todos os táxons, principalmente *Caladomyia* e *P. longistilus* (Tabela 3, Figuras 7 e 8). Para Orthoclaadiinae, dois grupos apresentaram maior similaridade (85%), C e PR1, com três gêneros se sobressaindo em densidade, e PR11 e PE com maior densidade de *Thienemanniella* (Tabela 4, Figuras 7 e 8). Para Tanypodinae a maior similaridade ocorreu entre PR1 e PE (90%) e entre PR7 e PR11 (80%), o primeiro grupo com densidades intermediárias de *Ablabesmyia* e *Labrundinia* sp5, o segundo grupo com as menores densidades destes mesmos dois gêneros. (Tabela 4, Figuras 7 e 8).

5.3. Medidas ecológicas e variáveis ambientais

Comparando as medidas ecológicas de Chironomidae, diferenças significativas entre as datas amostrais foram registradas para riqueza ($H = 15,022$; $p = 0,005$) e densidade ($H = 9,506$; $p = 0,050$). Os maiores valores totais de riqueza, abundância e densidade de Chironomidae foram encontrados no Controle (Tabela 5). Porém, valores significativamente menores de riqueza foram encontrados no PR1 e de densidade, no PR11 (Tabela 5, Figura 9). No PE, os valores de riqueza, abundância e densidade não retornaram aos valores anteriores ao manejo e, nesta data, os índices de diversidade e equitabilidade apresentaram os maiores valores (Tabela 5).

As subfamílias Chironominae, Orthoclaadiinae e Tanypodinae também apresentaram os maiores valores totais de riqueza, abundância e densidade no Controle (Tabela 5). As diferenças temporais significativas na densidade encontradas para as três subfamílias (Tabela

1) salientaram menores valores para Chironominae no PR11, para Orthoclaadiinae no PR1 e para Tanypodinae no PR7 e PR11 (Figura 9). Quanto à diversidade e equitabilidade, os maiores valores ocorreram no PE para Chironominae, no PR1 para Orthoclaadiinae e no PR11 e PE, respectivamente, para Tanypodinae (Tabela 5).

Algumas variáveis ambientais foram mensuradas durante as datas amostrais (Tabela 5). A profundidade variou em função do manejo do reservatório, com menores valores no PR11. Após o enchimento, a profundidade foi superior à registrada antes do manejo (controle), sendo acompanhada também por uma redução na transparência da água (Tabela 5). Os maiores valores de pH foram encontrados no início (PR1) e os menores ao final do rebaixamento (PR11). Por outro lado, os maiores valores de condutividade e de sólidos totais dissolvidos na água aumentaram ao final do rebaixamento. Para o oxigênio dissolvido todos os valores mensurados (medidas perdidas nas duas primeiras datas do rebaixamento) foram elevados.

Com a redução da profundidade durante o rebaixamento, houve um adensamento de macrófitas na região central da lagoa, aumentando a biomassa de macrófitas coletada (PR7 e PR11). Após o enchimento, a densidade de plantas coletadas pelo amostrador ainda foi maior que a do controle, demonstrando que, ao menos na região mais profunda da lagoa, o manejo não foi eficiente em reduzir a biomassa de *Egeria* (Tabela 5).

5.4. Resistência e Resiliência

Os índices de resistência e resiliência calculados para Chironomidae mostraram baixos valores (<1) para a maioria dos táxons (Tabela 6). Ao nível das subfamílias, Orthoclaadiinae apresentou elevado valor de resistência no PR11 e de resiliência no PE (Tabela 6).

Para os táxons que apresentaram valores de índices maiores que 1, diferentes situações foram encontradas, sem um padrão definido por subfamília (Tabela 6 e Figura 10). Dentre os táxons de Chironominae amostrados, *P. longistilus* apresentou elevados valores de resistência em todas as datas do rebaixamento, enquanto *Dicrotendipes* e *Polypedilum* sp3 apresentaram elevada resiliência. Para Orthoclaadiinae, elevados valores de resistência (PR7 e PR11) foram encontrados em *Thienemanniella* e elevados valores de resiliência para *Cricotopus* e *Thienemanniella*. Nenhum dos táxons de Tanypodinae apresentou valores de resistência e resiliência <1 .

As respostas ao efeito do manejo do reservatório envolveram pelo menos quatro situações, quando comparadas ao controle (Tabela 7): redução ou aumento na densidade, desaparecimento ou surgimento em uma data amostral. Considerando os 24 táxons

amostrados no Controle, ao longo do manejo ocorreu redução na densidade em mais de 58% dos táxons, com o maior percentual no PR11 (79%). A proporção de táxons que aumentaram em densidade durante o manejo variou de 8 a 12%, sendo maior no início do rebaixamento e após o enchimento. Cerca de 30% de táxons deixou de ser amostrado principalmente no início do manejo (PR1 e PR7) e no pós-enchimento. Em poucas situações ocorreu o surgimento de táxons que não haviam sido amostrados no controle.

Assim, para as três primeiras respostas, podemos salientar alguns padrões consistentes com o efeito da seca, nas três datas do PR, ou com o efeito de cheia, no PE (Tabela 7): (a) 10 táxons mantiveram valores de densidade abaixo do controle ao longo do manejo, dos quais dois aumentaram em densidade e um desapareceu no PE; (b) *Beardius* Tipo1 apresentou valores de densidade maiores do que o do controle em todas as datas amostrais; (c) *Asheum*, *Chironomus* e *Fissimentum* sp3 foram amostrados somente no controle.

6. DISCUSSÃO

Diversos grupos de invertebrados podem ser encontrados junto a macrófitas em lagoas, mas insetos aparecem na literatura como um dos grupos mais abundantes e diversificados (Lake, 1990; Nessimian & Henriques-de-Oliveira, 2005). Dentre os insetos, dípteros da família Chironomidae se destacam em ecossistemas aquáticos de água doce pela abundância e diversidade, sendo sua maior representatividade numérica geralmente associada a um conjunto de características morfológicas, fisiológicas e mecanismos comportamentais que os tornam capazes de tolerar as condições ambientais mais diversas, inclusive aquelas desfavoráveis para a maior parte dos invertebrados (Trivinho-Strixino, 2011). A grande expressividade do grupo deve-se ao hábito predominantemente herbívoro-detritívoro, vinculado ao ciclo de decomposição de matéria orgânica (Berg, 1995).

Assim como para maioria dos outros grupos de invertebrados, a maior abundância de Chironomidae é associada à maior disponibilidade de alimento em macrófitas (Trivinho-Strixino *et al.*, 1997; Trivinho-Strixino *et al.*, 2000; Gonçalves Jr. *et al.*, 2003; Dornfeld & Fonseca-Gessner, 2005; Nessimian & Henriques-de-Oliveira, 2005). Weatherhead & James (2001) consideram a biomassa de macrófitas, o perifíton e os detritos provenientes desse vegetal como os fatores mais importantes que controlam diretamente a abundância e distribuição dos invertebrados. A comunidade de invertebrados fitófilos pode ser estruturada de acordo com a quantidade e a qualidade dos recursos alimentares epifíticos (Dvorak, 1996),

sendo que a capacidade produtiva do perifíton pode ter um papel dominante, uma vez que compreende organismos autotróficos, com ótimo valor nutricional para consumidores. A redução na produtividade do perifíton resulta no aumento da importância do material particulado preso nas macrófitas (seston de origem pelágica), o qual pode contribuir especialmente para suprir os invertebrados fitófilos (Dvorak, 1996).

A predominância de detritos na dieta destas larvas salienta sua importância nos sistemas aquáticos, como os principais conversores de matéria de baixo valor energético em proteína viva que pode ser aproveitada em outros níveis tróficos (Trivinho-Strixino, 2011). Mesmo as larvas predadoras da subfamília Tanypodinae, em determinadas situações podem se alimentar de detritos (Trivinho-Strixino, 2011). Em uma análise preliminar da dieta dos táxons de Chironomidae amostrados no presente trabalho, foi observado o predomínio no consumo de matéria orgânica particulada associada a algas (principalmente diatomáceas e desmidiáceas) para os gêneros de Chironominae e Orthocladiinae, com a ocorrência conjunta de material animal no conteúdo digestivo das larvas de Tanypodinae (dados não publicados; V.S. Uieda, comunicação pessoal).

Além do fator alimentação, fatores físicos como profundidade, transparência e flutuações do nível da água têm efeitos indiretos na fauna de invertebrados por influenciar a distribuição e abundância de macrófitas e as características do substrato (Weatherhead & James, 2001). No presente estudo, o ambiente foi modificado pela redução na profundidade, que alterou a condição física e química da água da lagoa. A redução nos valores de pH e o aumento nos valores de condutividade e sólidos totais dissolvidos durante o rebaixamento pode estar relacionado a um efeito da concentração da massa da água, citado na literatura (Carignan & Neiff, 1992; Poi de Neiff & Carignan, 1997) como comum durante a estiagem em ambientes sujeitos a variações no nível da água. A redução no volume de água na lagoa Pedra Branca provocou um adensamento de macrófitas na região central e, com a seca induzida, a senescência dessas macrófitas pode ter sido acelerada, influenciando a química da água e a composição da fauna fitófila. Com a senescência, os grupos de microorganismos e invertebrados que participam da degradação das macrófitas podem variar (Gullberg *et al.*, 1997), com maior oferta de nichos ecológicos e de recursos alimentares para a cadeia de detritivoria (Silva & Henry, 2013). A senescência de *Egeria*, em conjunto com as alterações físicas e químicas no ambiente, pode ter sido determinante para as mudanças observadas na riqueza, densidade e dominância de Chironomidae.

No geral, a abundância de invertebrados diminuiu após perturbações artificiais, enquanto as respostas na riqueza e diversidade são variadas (McCabe & Gotelli, 2000). Em

comunidades estruturadas por ambientes estáveis é citada a ocorrência de poucas espécies dominantes e muitas com baixa abundância, o que impõe uma baixa diversidade, mesmo com maior riqueza de espécies (Ward, 1998; Rader *et al.*, 2007; Herkul *et al.*, 2011). No presente estudo, uma maior riqueza e abundância de Chironomidae-Chironominae ocorreram antes do manejo, enquanto os maiores valores de diversidade e equitabilidade foram encontrados durante e, principalmente, após o distúrbio de seca. O predomínio de Chironominae em abundância e riqueza já foi registrado para as regiões Tropicais e Subtropicais (Trivinho-Strixino *et al.*, 2000; Fittkau, 2001), sendo esta característica atribuída em parte ao hábito predominantemente detritívoro destas larvas (Dvorak, 1996; Trivinho-Strixino *et al.*, 2000; Dornfeld & Fonseca-Gessner, 2005). Segundo Dornfeld *et al.* (2005), o intenso processo de eutrofização em reservatórios causa alteração na composição de gêneros e espécies de Chironomidae ao longo do tempo, devido à substituição de espécies menos tolerantes por espécies com maior tolerância.

A maioria dos táxons identificados foi pouco representativo em densidade, sendo o gênero *Caladomyia* dominante na fauna associada a *Egeria*. As espécies desse gênero são coletoras-filtradoras (Coffman & Ferrington, 1996), de ambientes pouco profundos, com substrato rico em matéria orgânica (Trivinho-Strixino & Strixino, 1991). O predomínio de *Caladomyia* em *Egeria* na lagoa Pedra Branca pode estar associado à grande quantidade de material particulado, semelhante a turfa, retido sobre essas macrófitas, sendo citada a utilização deste recurso na alimentação e construção de tubos (Hywabayashi & Wotton, 1999). Assim como encontrado para *Egeria*, os folíolos submersos de *Myriophyllum* sp. atuam como filtros, retendo matéria orgânica e favorecendo o crescimento e desenvolvimento de organismos coletores, como Chironomidae (Dornfeld & Fosneca-Gessner, 2005), o que demonstra o papel estruturador de macrófitas submersas em lagoas. A presença de matéria orgânica particulada fina na dieta desse táxon foi observada por Shimabukuro (2013) em lagoas laterais do mesmo rio ao qual o presente estudo foi realizado.

Em ambientes represados por barragens, Chironomidae é favorecido pela maior disponibilidade de matéria orgânica (Brandimante *et al.*, 1999), podendo colonizar diferentes tipos de ambientes e apresentar estratégias para persistir em ambientes extremos, como aqueles sujeitos a variações hidrológicas (Maltchik, 1999; Maltchik & Florin, 2002; Silva-Filho, 2004), onde a seca expõe os sedimentos (Souza & Abílio, 2006; Abílio *et al.*, 2005) ou elimina as espécies de macrófitas na qual esses insetos se instalam (Santana *et al.*, 2009). Algumas espécies de Chironomidae utilizam mecanismos fisiológicos e comportamentais para sobreviver a períodos de dessecação do corpo aquático (Abílio *et al.*, 2005).

Outro fator importante é que nem todas as espécies de Chironomidae são resistentes a seca. A espécie registrada por Shimabukuro (2013) como dominante (*Chironomus paragigas*) possui grande capacidade competitiva e elevado grau de especialização ecológica o que a permite explorar ambientes perturbados, com baixa qualidade e quantidade da matéria orgânica no sedimento (Reiss, 1974). Algumas espécies de Chironomidae que não possuem adaptações fisiológicas à dessecação não sobrevivem mais que 2 horas sob condições de seca, ou podem completar a fase larval de seu ciclo de vida antes do ambiente secar completamente (Suemoto *et al.*, 2004). Abílio *et al.* (2005) apontam algumas hipóteses para a sobrevivência e recolonização de *Chironomus* gr. *decorus* em açudes intermitentes do semi-árido, como escavação de abrigos no sedimento, produção de ovos de resistência e de cápsulas silicosas, onde a recolonização é basicamente por oviposição, já que a conexão com outros ambientes aquáticos é limitada.

De acordo com Lake (2000), os efeitos de secas e inundações sobre o ambiente abiótico e sobre a biota diferem muito. A maioria das inundações tem efeitos de curto prazo, mas algumas podem causar mudanças mais drásticas na composição de espécies. Em contraste, distúrbios de seca apresentam efeitos mais prolongados, pois a recuperação da biota é mais lenta e algumas espécies podem ser eliminadas (Lake, 2000). Entre as mais bem sucedidas adaptações de invertebrados para resistir à seca estão aquelas relacionadas ao ciclo de vida (estágios de diapausa e formas de resistência) e à capacidade de dispersão (Boulton, 1989). A recolonização de rios afetados por distúrbios de seca pode ser realizada através de deriva, migração a montante, colonização aérea, oviposição, eclosão ou reativação de estágios resistentes à seca e movimentos para fora de refúgios no substrato (Otermin *et al.*, 2002). Ao analisar as rotas de colonização do substrato bentônico utilizadas por invertebrados em um riacho tropical, Carvalho & Uieda (2006) verificaram que Chironomidae utiliza eficientemente quatro rotas: movimentos rio abaixo (caminhando sobre o substrato e *drift*), movimento rio acima, movimento de subsuperfície (zona hiporréica) e colonização aérea, resultados que salientam a grande capacidade de dispersão do grupo.

No presente estudo, a área litorânea secou com o rebaixamento e na região central da lagoa a biomassa de *Egeria* se concentrou em menos de 1 metro de água em alguns locais, sendo provável que os gêneros de Chironomidae com baixa tolerância à desidratação tenham sido prejudicados. Cada espécie tem sua própria estratégia para sobreviver à dessecação, mas no geral espécies típicas de reservatórios artificiais apresentam alta tolerância à desidratação por serem freqüentemente expostas a variações hidrológicas (Suemoto *et al.*, 2004).

No presente estudo, Chironomidae foi prejudicado pela seca induzida e apresentou uma recuperação lenta após o enchimento. Esse resultado discorda dos obtidos para a fauna bentônica estudada no mesmo sistema aquático por outros autores, com favorecimento do grupo no rebaixamento do nível da água, reduzindo somente após o enchimento (Lage, 2008) e com aumento na densidade no período seco quando a lagoa se desconectou do Rio Pararapanema (Shimabukuro, 2013). Essas diferenças devem estar associadas ao tipo de substrato, podendo a senescência das macrófitas interferir na densidade e sobrevivência de algumas espécies. Além disso, este substrato vegetal deve sofrer maiores alterações em função das alterações no nível da água induzidas pelo manejo. Reservatórios atuam como um sistema amortecedor dos pulsos hidrológicos de seus tributários (Henry, 2005), sendo que estes pulsos adicionam heterogeneidade aos ambientes aquáticos, interferindo na conectividade dos sistemas e propiciando uma maximização da diversidade após perturbações de intensidade média (Ward *et al.*, 1999).

Os resultados do presente estudo assemelham-se aos resultados obtidos por Rader *et al.* (2007) em ambientes historicamente regulados por barragens, os quais também encontraram uma baixa resistência de Chironomidae a distúrbios hidrológicos, mas apesar da redução na densidade este grupo permaneceu dominante após a inundação. Larvas representantes das três subfamílias foram prejudicadas com o rebaixamento do nível da água, porém Chironominae, que incluiu a maioria dos táxons presentes em *Egeria* e os mais dominantes em densidade, foi mais sensível. Os maiores valores de diversidade e equitabilidade encontrados no pico da seca induzida e após o enchimento salientam o efeito do distúrbio hidrológico nessa fauna, com redução de táxons dominantes, como *Caladomyia*, que perdeu sua posição de dominância para *Thienemanniella* (Orthoclaadiinae) no final do rebaixamento. Os dois gêneros de Chironominae suprimidos pelo rebaixamento, e com diferenças significativas na densidade entre as datas amostrais, responderam de maneira diferente ao enchimento da lagoa, *Caladomyia* com 1/10 da densidade inicial e *Dicrotendipes* voltando aos valores do controle. A maior recuperação de *Dicrotendipes* pode estar associada ao fato desse gênero ser mais resistente a ambientes degradados, como reservatórios (Floss *et al.*, 2012). Espécies de *Dicrotendipes* estão associadas principalmente à superfície da vegetação submersa, rochas, troncos e tapetes de algas (Epler, 1988), sendo um dos gêneros mais abundantes em macrófitas submersas (Copeland *et al.*, 2012). Depois de *Caladomyia*, *Parachironomus longistilus* foi um dos gêneros de maior densidade em *Egeria*. Esse táxon também apresentou maiores densidades na macrófita submersa livre *Cabomba piauhyensis* (Trivinho-Strixino *et al.*, 2000).

Os quironomídeos da família Orthocladiinae incluem larvas de tamanho pequeno, habitantes de quase todos os ambientes aquáticos (Trivinho-Strixino, 2011). Os gêneros *Cricotopus* e *Thienemanniella* apresentaram comportamentos diferenciados frente ao manejo, sendo *Cricotopus* reduzido durante o rebaixamento e *Thienemanniella* favorecido. Segundo Simião-Ferreira *et al.* (2009), *Thienemanniella* é usualmente considerada resistente a poluição orgânica, aumentando a jusante de locais onde são lançados efluentes orgânicos. Espécies de *Cricotopus* ocorrem em córregos e rios, mas também na fitofauna de sistemas lênticos e lóticos, podendo ser minadoras de macrófitas (Trivinho-Strixino, 2011). Esse gênero, de hábito raspador (Berg, 1995), foi um dos mais densos na macrófita submersa *Myriophyllum*, (Dornfeld & Fonseca-Gessner, 2005).

Na subfamília Tanypodinae, *Ablabesmyia* e *Labrundinia* são conhecidas pelo seu hábito predador (Trivinho-Strixino, 2011), mas uma variação na dieta também é encontrada, sendo consideradas por alguns autores também como onívoras (Trivinho-Strixino, 2011). Segundo Dornfeld & Fonseca-Gessner (2005), entre as larvas de Chironomidae predadoras, os primeiros ínstares são detritívoros, mas a partir do segundo ínstar elas substituem seu alimento por pequenas larvas de outros Chironomidae, Oligochaeta e pequenos crustáceos.

Os baixos valores de resistência e resiliência demonstraram a baixa estabilidade de Chironomidae às flutuações do nível da água na lagoa Pedra Branca. Por outro lado, o favorecimento de alguns táxons no início do rebaixamento pode ser associado à quebra da estabilidade do ambiente, propiciando maior competição. Sistemas que são perturbados periodicamente tendem a apresentar uma diversidade mais alta do que ecossistemas em “equilíbrio”, onde a dominância e a exclusão competitiva são mais intensas (Huston, 1979).

Características peculiares de cada táxon relacionadas com adaptações fisiológicas à dessecação e aproveitamento de recursos alimentares podem ter sido os fatores fundamentais para que alguns fossem prejudicados e outros favorecidos em determinados momentos do manejo. Com a modificação no ambiente, causada pela seca induzida, alguns táxons, especialmente os mais raros, desapareceram das amostras (*Asheum*, *Chironomus* e *Fissimentum* sp3). Após uma perturbação no ambiente um processo sucessional é iniciado e alguns táxons são substituídos por outros mais tolerantes às novas condições do habitat. Nesse processo, o surgimento esporádico de alguns táxons pode ocorrer, como observado no presente estudo, com *Fissimentum* sp4, *Goeldichironomus* e *Polypedilum (Tripodura)* sp3 surgindo durante o rebaixamento e *Oukuriella* após o enchimento.

Após o enchimento, os valores de riqueza, abundância e densidade não retornaram aos valores anteriores ao manejo, favorecendo a diversidade e equitabilidade, com uma

distribuição da abundância entre os gêneros de Chironomidae e nenhum expressando dominância. Uma redução na abundância de invertebrados dominantes e um aumento na diversidade e equidade também foram assinalados para rios restaurados através da reconstrução dos canais (Albertson *et al.*, 2010), enquanto alguns estudos apontaram uma rápida recuperação da abundância de invertebrados após eventos perturbatórios artificiais (McCabe & Gotelli, 2000). No presente estudo, a comunidade de Chironomidae foi submetida a dois distúrbios consecutivos, de seca e cheia, que em conjunto causaram grande redução na densidade dos táxons dominantes. O evento de seca deve ter sido muito abrupto para a fauna estudada, visto a retração da água se processar lentamente em sistemas aquáticos naturais, ao contrário da inundação que geralmente tende a ser mais rápida (Lake, 2000).

Atributos ecológicos da comunidade de invertebrados, como densidade e riqueza, aparentemente não são influenciados pela duração da inundação, mas por modificações no ambiente que ocorrem após a inundação, como, por exemplo, o enriquecimento por nutrientes (Stenert *et al.*, 2003). Assim, o distúrbio causado pelo manejo hidrológico induzido para controle de macrófitas submersas no reservatório de Salto Grande atribuiu novas condições à fauna fitófila estudada, desestruturando os padrões de dominância e favorecendo táxons pouco competitivos e raros. As perturbações causadas por variações no nível da água influenciaram as variáveis ambientais e a biota, causando mudanças na composição de espécies, com incremento na diversidade e corroborando a hipótese do distúrbio intermediário.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABÍLIO, FJ., FONSECA-GESSNER, AA., WATANABE, T. & LEITE, RL., 2005. *Chironomus* gr. *decorus* (Diptera: Chironomidae) e outros insetos aquáticos de um açude temporário do Semi-Árido Paraibano, Brasil. *Entomología y Vectores*, vol. 12, no.2, p. 233-242.
- AGOSTINHO, AA., GOMES, LC., & JULIO-Jr., HF., 2003. Relações entre macrófitas e fauna de peixes. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.) *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 261-279.
- ALBERTSON, LK., CARDINALE, BJ., ZEUG, SC., HARRISON, LR., LENIHAN, HS. & WYDZGA, MA., 2010. Impacts of channel reconstruction on invertebrate assemblages in a restored river. *Restoration Ecology*, vol. 19, p. 627-638.

- ARAÚJO, M., 1998. Avaliação da biodiversidade em conservação. *Silva Lusitana*, vol. 6, no.1, p. 19-40.
- BAZZANTI, M., COCCIA, C. & DOWGIALLO, MG., 2010. Microdistribution of macroinvertebrates in a temporary pond of Central Italy: Taxonomic and functional analyses. *Limnologica*, vol. 40, no.4, p. 291-299.
- BENIGNO, GM. & SOMMER, TR., 2008. Just add water: sources of chironomid drift in a large river floodplain. *Hydrobiologia*, vol. 600, p. 297-305.
- BERG, HB., 1995. Larval food and feeding behaviour. In ARMITAGE, PD., CRANSTON, PS. & PINDER, LCV. (Eds.). *The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. London: Chapman & Hall. p. 136-168.
- BOULTON, AJ., 1989. Over-summering refuges of aquatic macroinvertebrates in two intermittent streams in central Victoria. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, vol. 113, p. 23-34.
- BRANDIMARTE, AL., ANAYA, M. & SHIMIZU, GY., 1999. Comunidade de invertebrados bentônicos nas fases pré e pós enchimento em reservatórios: Um estudo de caso no reservatório de aproveitamento múltiplo do rio Mogi-Guaçu (SP). In HENRY, R. (Ed.). *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais*. Botucatu: Fapesp, Fundibio. p. 375-408.
- CARIGNAN, R. & NEIFF, JJ., 1992. Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná River (Argentina) dominated by *Eichhornia crassipes*. *Biogeochemistry*, vol.17, p. 85-121.
- CARVALHO, EM. & UIEDA, VS., 2006. Colonization routes of benthic macroinvertebrates in a stream in southeast Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 18, no.4, p. 367-376.
- LARKE, KR. & GORLEY, RN., 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. Plymouth: PRIMER-E.
- COETZEE, JA., BOWNES, A. & MARTIN, GD., 2011. Prospects for the Biological Control of Submerged Macrophytes in South Africa. *African Entomology*, vol. 19, no.2, p. 469-487.
- COFFMAN, WP. & FERRINGTON JR., LC., 1996. Chironomidae. In MERRITT, RW. & CUMMINS, KW. (Eds.). *An introduction to the aquatic insects of North America*. 3.ed. Dubuque: Kendall Hunt Publishing Co. p. 635-754.
- COPELAND, RS., GIDUDU, B., WANDA, F., EPLER, JH., CUDA, JP. & OVERHOLT, WA., 2012. Chironomidae (Insecta: Diptera) Collected from *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) and Other Submersed Aquatic Macrophytes in Lake Bisina. *Journal of East African Natural History*, vol. 101, no.1, p. 29-66.

- DOMINGUEZ, E. & FERNÁNDEZ, H., 2009. *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. Tucumán, Argentina: Fundación Miguel Lillo. 656 p.
- DORNFELD, CB. & FONSECA-GESSNER, AA., 2005. Fauna de Chironomidae (Diptera) associada à *Salvinia* sp. e *Myriophyllum* sp. num Reservatório do Córrego do Espirado, São Carlos, São Paulo, Brasil. *Entomología y Vectores*, vol. 12, no.2, p.181-192.
- DORNFELD, CB., ESPÍNDOLA, ELG. & LEITE, MA., 2005. Avaliação da Eutrofização e sua Relação com Chironomidae no rio Atibaia e Reservatório de Salto Grande. *Revista Brasileira de Recursos Hídricos*, vol. 10, no.3, p. 53-62.
- DVORAK, J., 1996. An example of relationship between macrophytes, macroinvertebrates and their food resources in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia*, vol. 339, p. 27-36.
- EPLER, JH., 1988. Biosystematics of the genus *Dicrotendipes* Kieffer, 1913 (Diptera: Chironomidae) of the world. *Memoirs of the American Entomological Society*, vol. 36, p. 1-124.
- ESCARPINATI, SC., 2006. *Composição e dinâmica da família Chironomidae em dois períodos hidrológicos distintos, durante o ciclo fenológico de Mayaca fluviatilis*. Aublet, 1775. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos. 70 p. Dissertação em Ecologia e Recursos Naturais.
- FITTKAU, EJ., 2001. Amazonian Chironomidae (Diptera, Chironomidae): a contribution to chironomid research in the Neotropics. *Amazoniana*, vol. 16, no.3, p. 313-323.
- FLOSS, ECS., KOTZIAN, CB., SPIES, MR. & SECRETTI, E., 2012. Diversity of non-biting midge larvae assemblages in the Jacuí River Basin, Brazil. *Journal of Insect Science*, vol. 12, p.121.
- GONÇALVES JR., J.F., ESTEVES, F.A. & CALLISTO, M., 2003. Chironomids colonization in *Nymphaea ampla* L. detritus during a degradative ecological successional experiment in a Brazilian coastal lagoon. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 15, p. 21-27.
- GULLBERG, KR., GOEDKOOP, W. & JOHNSON, RK., 1997. The fate of diatom carbon within a freshwater benthic community - A microcosm study. *Limnology and Oceanography*, vol. 42, p. 452-460.
- GRANADO, DC., 2008. *Influencia da variação hidrométrica na comunidade fitoplanctonica na região de transição Rio Paranapanema-Reservatorio de Jurumirim (SP)*. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos. 213p. Tese de doutorado em Ciências da Engenharia Ambiental.

- GUNDERSON, L.H., 2000. Ecological resilience - in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 31, p. 425-439.
- HENRY, R., 2005. The connectivity of the Paranapanema river with two lateral lakes in its mouth zone into the Jurumirim reservoir. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 17, no.1, p. 57-69.
- HERKUL, K., KOTTA, J. & PARNOJA, M., 2011. The Effect of Physical Disturbance on Soft Sediments Benthic Macrophytes and Invertebrate Community in the Northern Baltic Sea. *Boreal Environmental Research.*, vol. 16, p. 209-219.
- HIRABAYASHI, K. & WOTTON, RS., 1999. Organic matter processing by chironomid larvae (Diptera: Chironomidae). *Hydrobiologia*, vol. 382, p. 151-159.
- HUSTON, MA., 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, vol.113, p. 81-99.
- JORCIN, A. & NOGUEIRA, MG., 2008. Benthic macroinvertebrates in the Paranapanema reservoir cascade (southeast Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, vol. 68, no.4, p. 1013-1024.
- KREBS, CJ., 1989. *Ecological Methodology*. New York: Harper-Collins Publ. 370 p.
- LAGE, F., 2008. *Efeito do processo de depleção operacional no reservatório de Salto Grande (Rio Paranapanema, SP-PR) sobre a comunidade bentônica*. Botucatu: Universidade Estadual Paulista. 139p. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia.
- LAKE, PS., 1990. Disturbing hard and soft bottom communities: A comparison of marine and freshwater environments. *Australian Journal of Ecology*, vol.15, p. 477-88.
- LAKE, PS., 2000. Disturbance, patchiness and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 19, p. 573-59.
- LAKE, PS. & BARMUTA, LA., 1986. Stream benthic communities: persistent presumptions and current speculations. In DECKKER, PDE. & WILLIAMS, WD. (Eds.). *Limnology in Australia.*, Melbourne: CSIRO. p. 263-276.
- LANSAC-TÔHA, FA., VELHO, LFM. & BONECKER, CC., 2003. Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplânctônica. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 231-242.
- MAC ARTHUR, R., 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community. *Ecology*, vol. 36, p. 533-536.
- MALTCHIK, L., 1999. Ecologia de rios intermitentes tropicais. In POMPÊO, MLM. (Eds.). *Perspectivas da limnologia no Brasil*. São Luiz: Gráfica e Editora União. p. 77-89.

- MALTCHIK, L. & FLORIN, M., 2002. Perspectives of hydrological disturbance as the driving force of Brazilian semiarid stream ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 14, no.3, p. 35-41.
- MAY, RM., 1972. Will a large complex system be stable? *Nature*, vol. 238, p. 413-414.
- MCCABE, DJ. & GOTELLI, NJ., 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia*, vol. 124, no.2, p. 270-279.
- MELO, AS., NIYOGI, DK., MATTHAEI, CD. & TOWNSEND, CR., 2003. Resistance, resilience, and patchiness of invertebrate assemblages in native tussock and pasture streams in New Zealand after a hydrological disturbance. *Canadian Journal Aquatic Science*, vol. 60, p. 731-39.
- MORMUL, RP., VIERA, LA., JUNIOR, SP., MONKOLSKI, A. & SANTOS, AM., 2006. Sucessão de invertebrados durante o processo de decomposição de duas plantas aquáticas (*Eichhornia azurea* e *Polygonum ferrugineum*). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, vol. 28, p. 109-115.
- NESSIMIAN, JL. & HENRIQUES-DE-OLIVEIRA, AL., 2005. Colonização do “litter” de *Eleocharis sellowiana* kunth. (Cyperaceae) por larvas de Chironomidae (Diptera) em um brejo no litoral do estado do Rio de Janeiro. *Entomología y Vectores*, vol. 12, no.2 p. 159-172.
- NEVES, GP., 2008. *Efeitos do tempo de residência, morfometria e estado trófico sobre as assembléias de microcrustáceos (Cladocera e Copepoda) dos reservatórios de Chavantes e Salto Grande (rio Paranapanema, SP/PR)*. Botucatu: Universidade Estadual Paulista. 239p. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia.
- ORIGINLAB CORPORATION, 2011. *OriginPro 8.5. Software*. Northampton: Originlab Corporation.
- OTERMIN, A., BASAGUREN, A. & POZO, J., 2002. Re-colonization by the Macroinvertebrate Community after a Drought Period in a First-Order Stream (Agüera Basin, northern Spain). *Limnetica*, vol. 21, p. 117-128.
- PINDER, LCV., 1982. Biology of freshwater Chironomidae. *Annual Review of Entomology*, vol. 31, p. 1-23.
- POI DE NEIFF, A. & CARIGNAN, R., 1997. Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* roots in two lakes of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*, vol. 345, p. 185-196.
- POMPÊO, MLM. & MOSCHINI-CARLOS, V., 2003. *Macrófitas aquáticas e perifíton: aspectos ecológicos e metodológicos*. São Paulo: FAPESP. 127 p.

- REISS, F., 1974. Vier neue *Chironomus*-Arten (Chironomidae, Diptera) und ihre ökologische Bedeutung für die Benthosfauna zentralamazonischer Seen und Überschwemmungswälder. *Amazoniana*, vol. 5, p. 3-23.
- RADER, RB., VOELZ, NJ & WARD, JV., 2007. Post-Flood Recovery of a Macroinvertebrate Community in a Regulated River: Resilience of an Anthropogenically Altered Ecosystem. *Restoration Ecology*, vol. 16, no.1, p. 24-33.
- SANTOS, MT., CALLIL, CT., FANTIN-CRUZ, I. & GIRARD, P. 2013. Factors structuring the spatial distribution of Chironomidae larvae community in the floodplain of the Northern Pantanal, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 25, no.2, p. 131-139.
- SANTANA, ACD., SOUZA, AHFF., RIBEIRO, LL. & ABÍLIO, FJP., 2009. Macroinvertebrados associados à macrófita aquática *Najas marina* L. do riacho Avelós, na região semi-árida do Brasil. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, vol. 9, no.2, p. 32-46.
- SILVA, DS., MARQUES, EE. & LOLIS, SF., 2012. Macrófitas aquáticas: “vilãs ou mocinhas”? *Interface*, no.4, p. 1-11.
- SILVA, CV. & HENRY, R., 2013. Aquatic macroinvertebrates associated with *Eichhornia azurea* (Swartz) Kunth and relationships with abiotic factors in marginal lentic ecosystems (São Paulo, Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, vol. 73, no.1, p. 149-62.
- SILVA-FILHO, MI., 2004. *Perturbação hidrológica, estabilidade e diversidade de macroinvertebrados em uma zona úmida (lagoas intermitentes) do Semi-Árido Brasileiro*. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos. 155p. Tese de Doutorado em Ecologia de Recursos Naturais.
- SIMIÃO-FERREIRA, J., DEMARCO JR., P., MAZÃO, GR. & CARVALHO, AR., 2009. Chironomidae assemblage structure in relation to organic enrichment of an aquatic environment. *Neotropical Entomology*, vol. 38, no.4, p. 464-471.
- SHIMABUKURO, EM., 2013. *Os macroinvertebrados bentônicos em lagoas marginais ao Rio Paranapanema: avaliação dos hábitos alimentares de Chironomidae e Ephemeroptera através de análise do conteúdo estomacal*. Botucatu: Universidade Estadual Paulista. 94 p. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia.
- SOUZA, AHF. & ABÍLIO, FJP., 2006. Zoobentos de duas lagoas intermitentes da caatinga paraibana e as influências do ciclo hidrológico. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, vol.1, p. 146-164.
- STENERT, C., SANTOS, EM. & MALTCHIK, L., 2003. Os efeitos do pulso de inundação na comunidade de macroinvertebrados em uma lagoa associada a uma planície de

- inundação do sul do Brasil. In HENRY, R. (Org.). *Ecótonos nas Interfaces dos Ecossistemas Aquáticos*. São Carlos: Rima. p. 47-60.
- SUEMOTO, T., KAWAI, K. & IMABAYASHI, H., 2004. A comparison of desiccation tolerance among 12 species of Chironomid larvae. *Hydrobiologia*, vol. 515, p. 107-114.
- SYSTAT 13 FOR WINDOWS, 2009. *Systat Software, Inc.* Chicago: Systat.
- TAKEDA, AM., FRANCO, GMS., MELO, SM. & MONKOLSKI, A., 2003. Invertebrados associados às macrófitas aquáticas da planície de inundação do Alto Rio Paraná (Brasil). In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.) *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Maringá: EDUEM. p. 243-260.
- THOMAZ, SM., BINI, LM., SOUZA, MCDE., KITA, KK. & CAMARGO, AFM., 1999. Aquatic macrophytes of Itaipu Reservoir, Brazil: survey of species and ecological considerations. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, vol. 42, no.1, p.15-22.
- THOMAZ, SM. & BINI, LM., 2003. Análise crítica dos estudos sobre macrófitas aquáticas desenvolvidos no Brasil. In THOMAZ, SM. & BINI, LM. (Eds.) *Ecologia e manejo de macrófitas*. Maringá: EDUEM. p. 19-38.
- TOLONEN, KT., HOLOPAINEN, IJ., HAMALAINEN, H., RAHKOLA-SORSA, M., YLOSTALO, P., MIKKONEN, K. & KARJALAINEN, J., 2005. Littoral species diversity and biomass: concordance among organismal group and the effects of environmental variables. *Biodiversity and Conservation*, vol. 14, p. 961-980.
- TRIVINHO-STRIXINO, S. & STRIXINO, G., 1991. Duas novas espécies de *Nimbecera* Reiss (Diptera, Chironomidae) do Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, vol. 35, no.1, p. 173–178.
- TRIVINHO-STRIXINO, S., GESSNER, AF. & CORREIA, L., 1997. Macroinvertebrados Associados a Macrófitas Aquáticas as Lagoas Marginais da Estação Ecológica do Jataí (Luiz Antônio – SP). *Anais do VIII Seminário Regional de Ecologia*, vol. 8, p.53-60.
- TRIVINHO-STRIXINO, S. & STRIXINO, G., 1999. Insetos dípteros: quironomídeos. In JOLY, CA. & BICUDO, CEM. (Org.). *Biodiversidade do estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX*. São Paulo: FAPESP. no.4, 176 p.
- TRIVINHO-STRIXINO, S., CORREIA, LC. & SONODA, K., 2000. Phytophilous chironomidae (Diptera) and other macroinvertebrates in the ox-bow Infernã Lake (Jataí Ecological Station, Luiz Antonio, SP, Brazil). *Revista Brasileira de Biologia*, vol. 60, no.3, p. 527-35.
- TRIVINHO-STRIXINO, S., 2011. *Larvas de Chironomidae: guia de identificação*. São Carlos: Departamento de Hidrobiologia/Laboratório de Entomologia Aquática/UFSCar. 371 p.

- WALKER, BH., 1992. Biological diversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, vol. 6, p. 18–23.
- WARD, JV., 1998. Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes and aquatic conservation. *Biological Conservation*, vol. 83, p. 267-278.
- WARD, JV., TOCKNER, K. & SCHIEMER, F., 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management*, vol. 15, no.1-3, p. 125-139.
- WEATHERHEAD, MA. & JAMES, MR., 2001. Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes *Hydrobiologia*, vol. 462, p. 115-129.
- WIGGINS, GB., MACKAY, RJ. & SMITH, IM., 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie Supplement*, vol. 58, p. 97-206.
- YARROW, M., MARÍN, VH., FINLAY, M., TIRONI, A., DELGADO, LE. & FISCHER, F., 2009. The ecology of *Egeria densa* Planchon (Liliopsida: Alismales): a wetland ecosystem engineer? *Revista Chilena de Historia Natural*, vol. 82, no.1, p. 299-313.

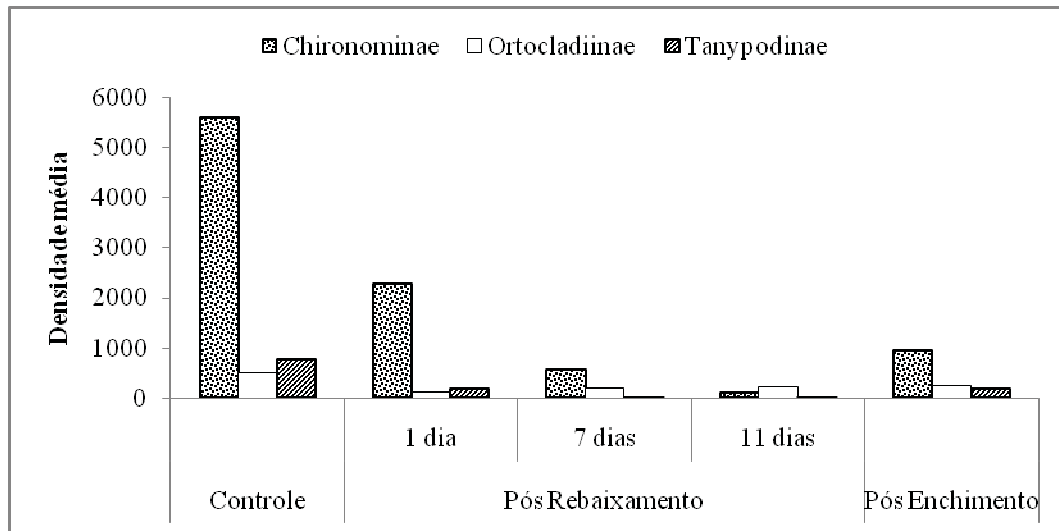


Figura 1. Densidade média (ind/100 gPS de macrófita) das subfamílias de Chironomidae associadas à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostradas antes (controle) e durante as fases do manejo do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema.

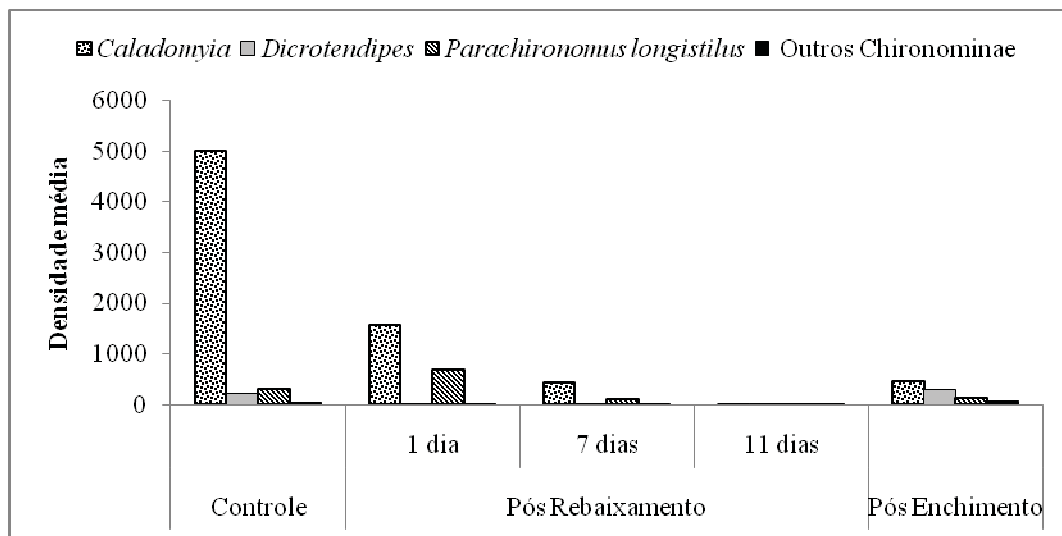


Figura 2. Densidade média (ind/100 gPS de macrófita) dos táxons da subfamília Chironominae associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostrados antes (controle) e durante as fases do manejo do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. Outros: táxons com densidade relativa menor que 10% em todas as datas de amostragem.

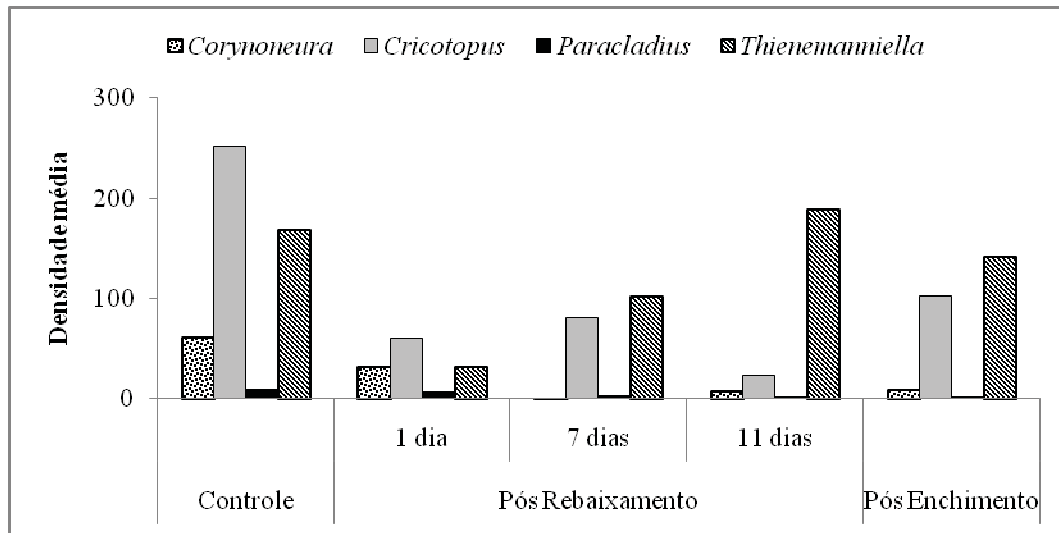


Figura 3. Densidade média (ind/100 gPS de macrófita) dos gêneros de Orthocladiinae associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostrados antes (controle) e durante as fases do manejo do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema.

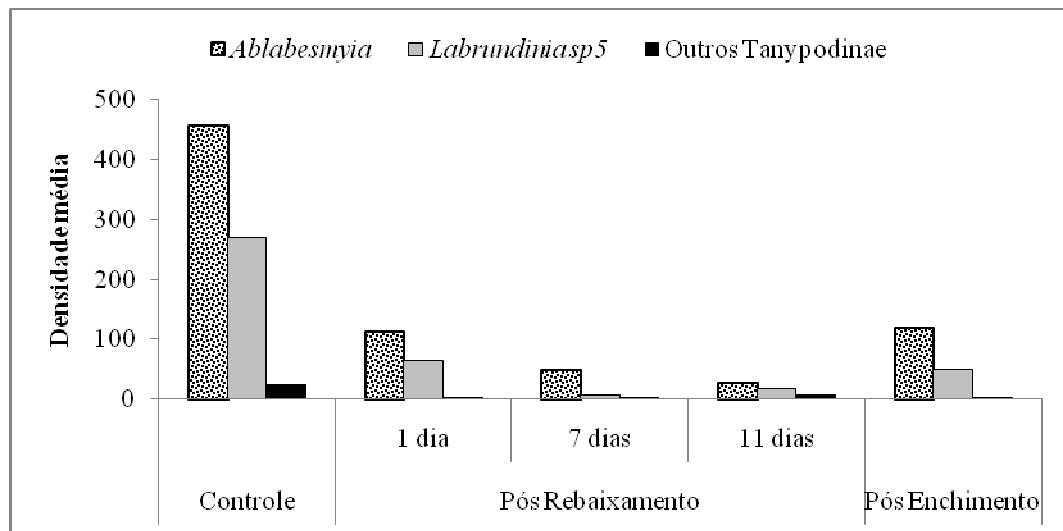


Figura 4. Densidade média (ind/100 gPS de macrófita) dos gêneros de Tanypodinae associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostrados antes (controle) e durante as fases do manejo do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. Outros: táxons com densidade relativa menor que 10% em todas as datas de amostragem.

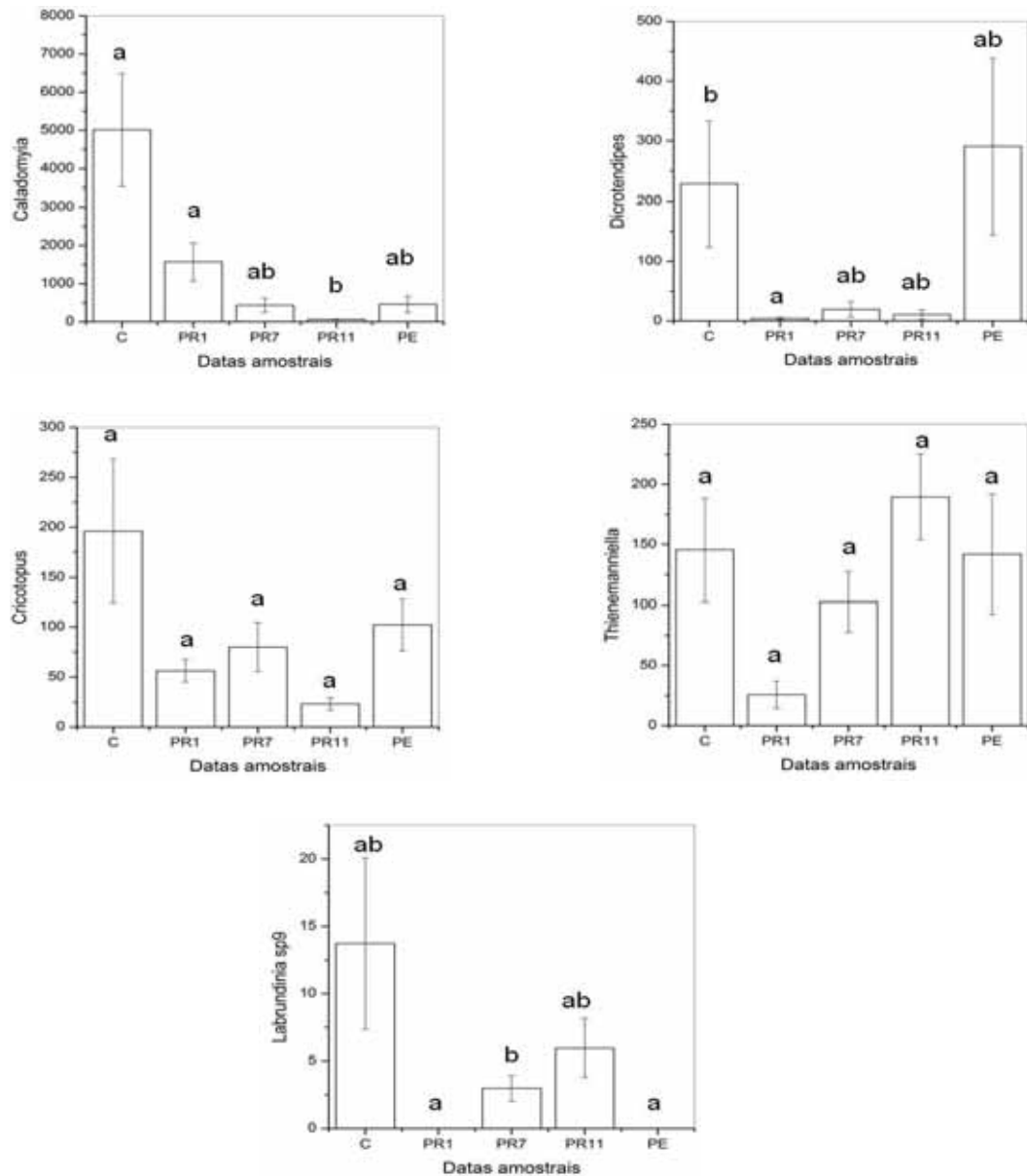


Figura 5. Média e desvio padrão da densidade dos gêneros que apresentaram diferenças significativas nos valores mensurados antes (C) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. As letras acima das barras indicam o resultado do teste pareado, letras diferentes indicando valores significativamente diferentes.

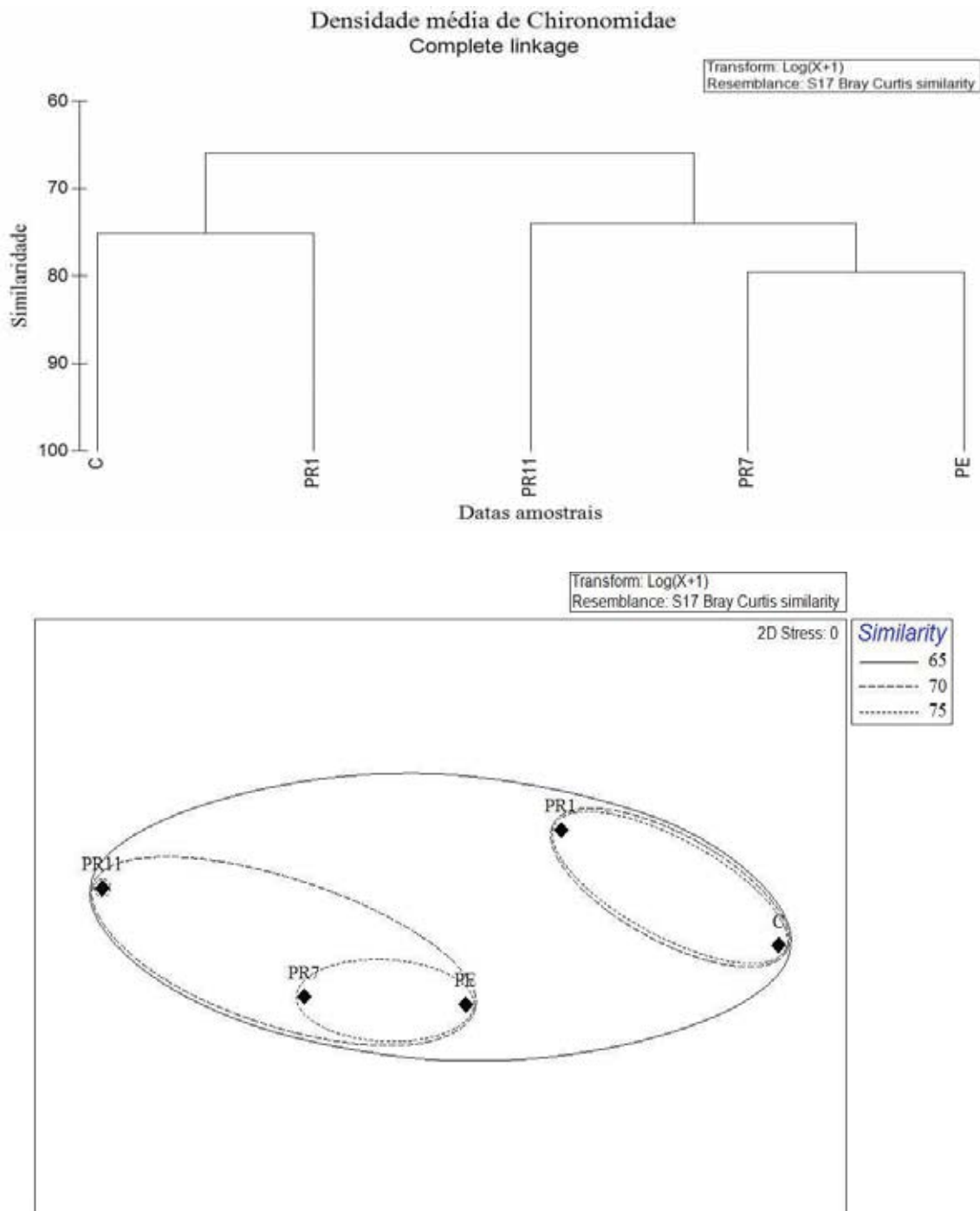


Figura 6. Análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) e Dendrograma de similaridade construídos a partir dos dados de densidade média dos táxons de Chironomidae associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, coletados antes (C- controle) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema.

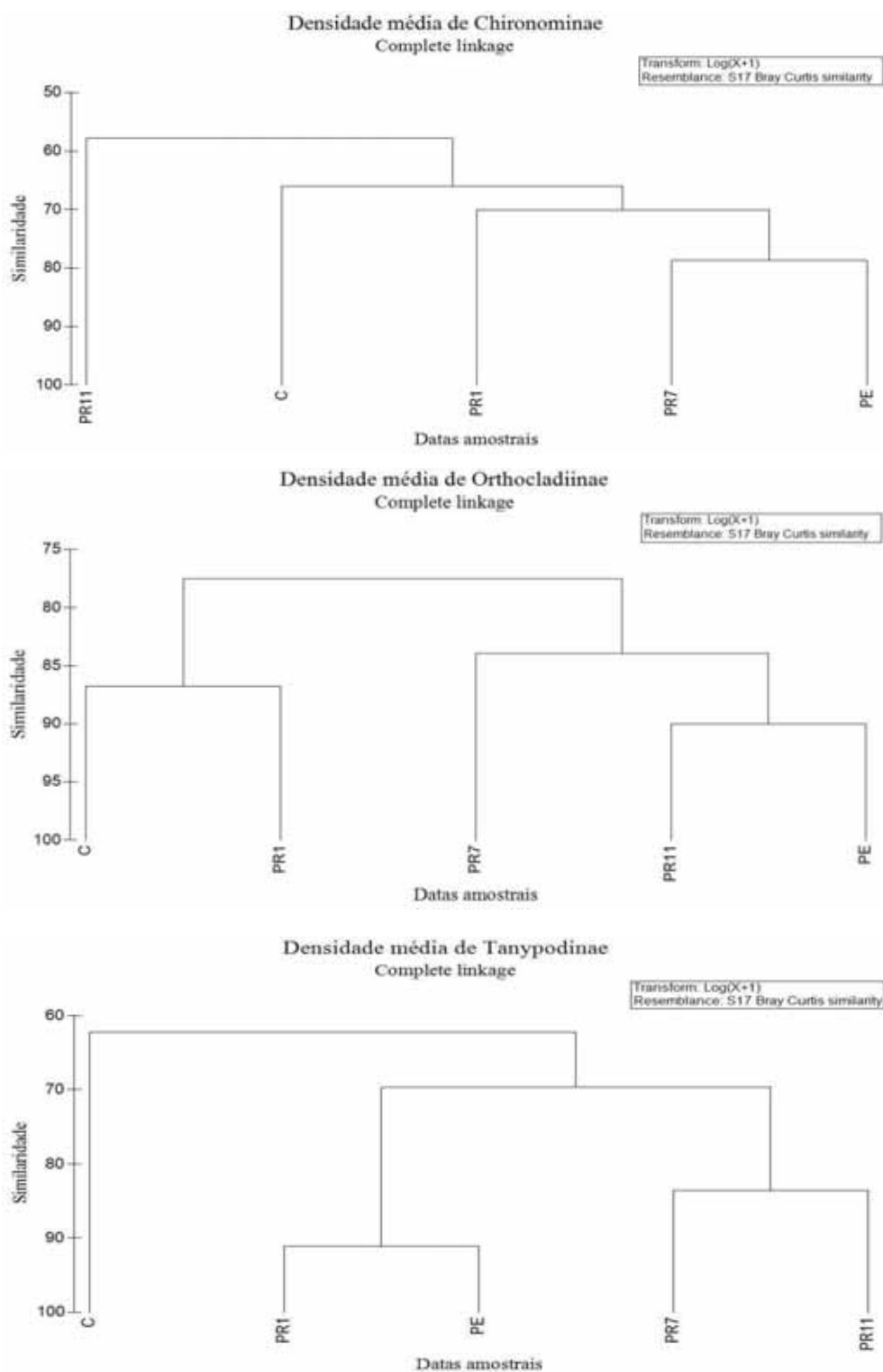


Figura 7. Dendogramas de similaridade construídos a partir dos dados de densidade média de Chironominae, Orthoclaadiinae e Tanypodinae associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, coletados antes (C- controle) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema.

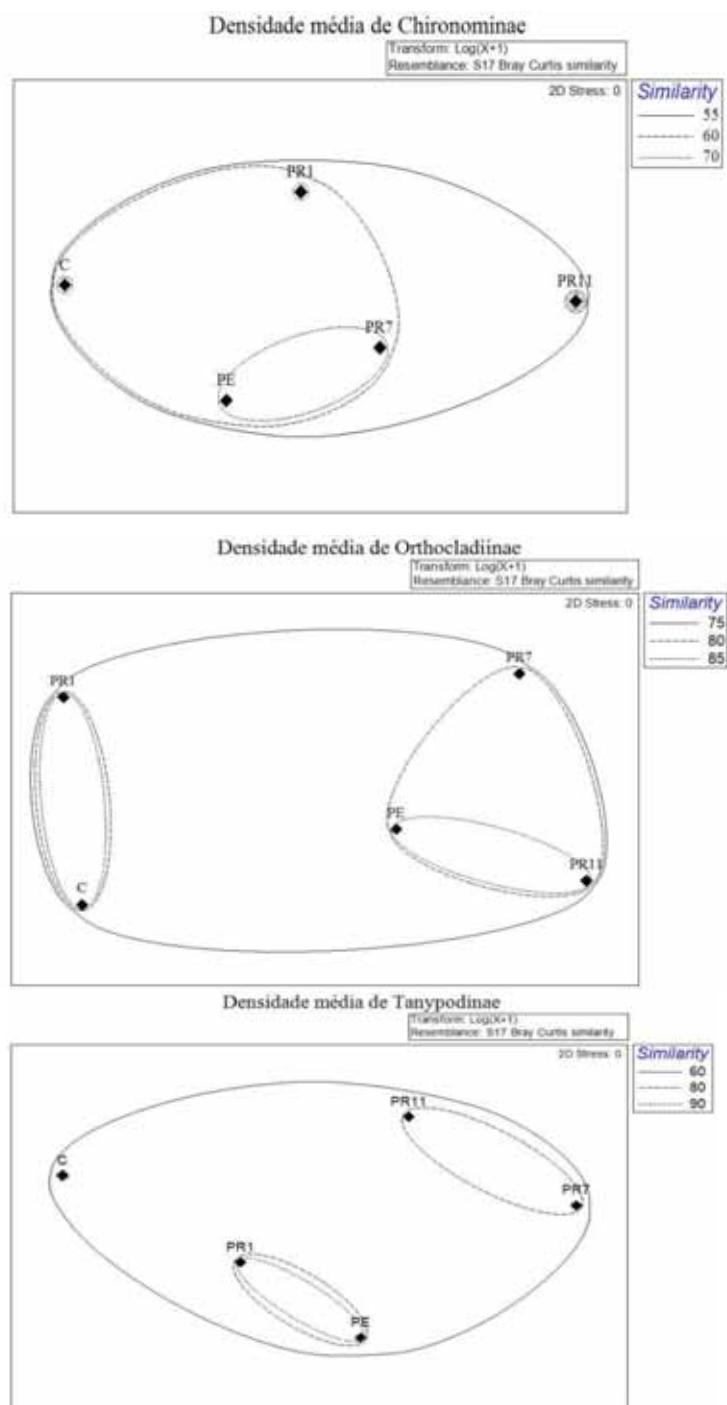


Figura 8. Agrupamentos provenientes da Análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrica (NMDS) aplicada para os dados de densidade média de Chironominae, Orthoclaadiinae e Tanypodinae associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, coletados antes (C- controle) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema.

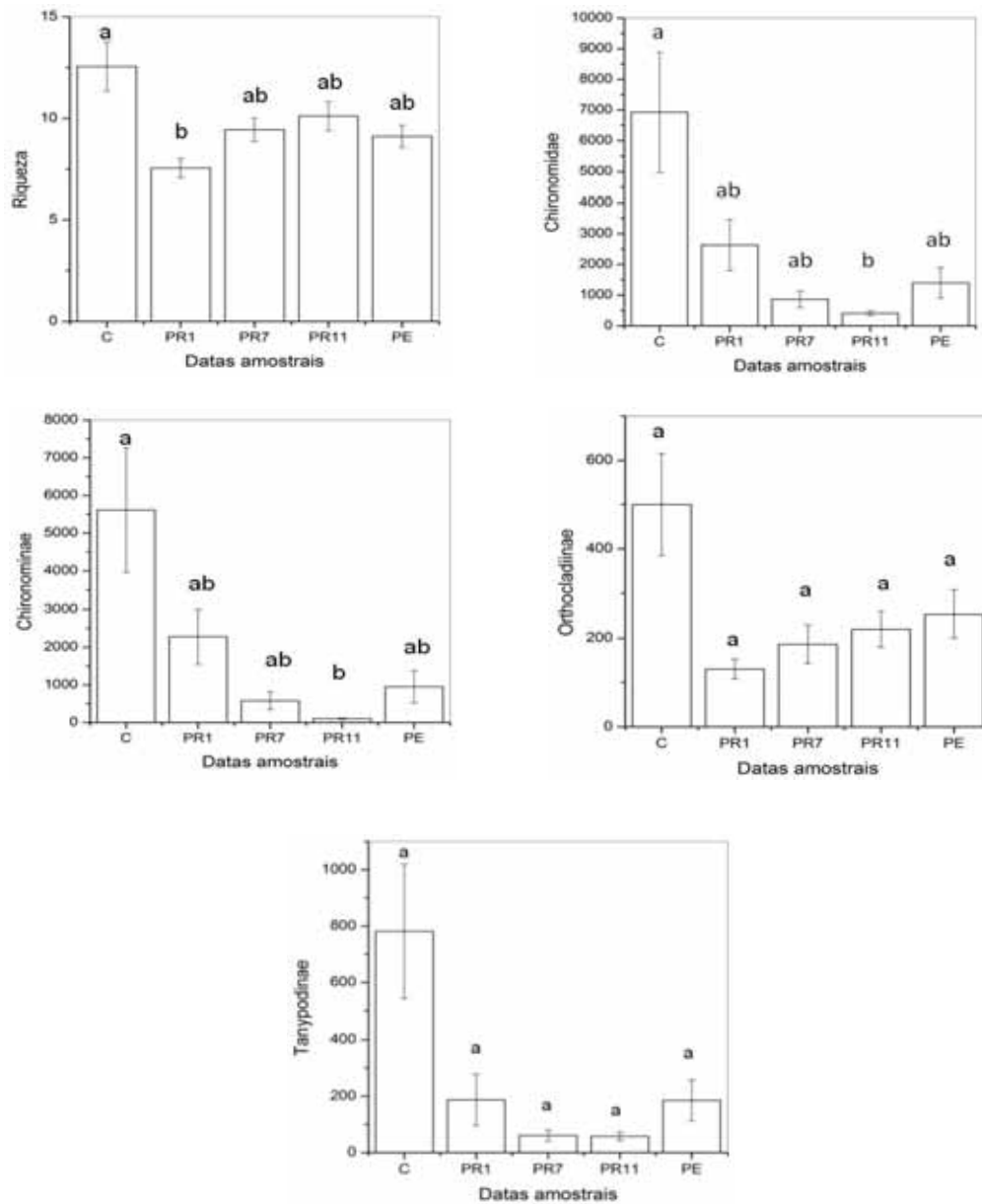


Figura 9. Média e erro padrão da riqueza total e da densidade de Chironomidae e densidade das três subfamílias, considerando os valores mensurados antes (C) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grandes, Rio Paranapanema. As letras acima das barras indicam o resultado do teste pareado, letras diferentes indicando valores significativamente diferentes.

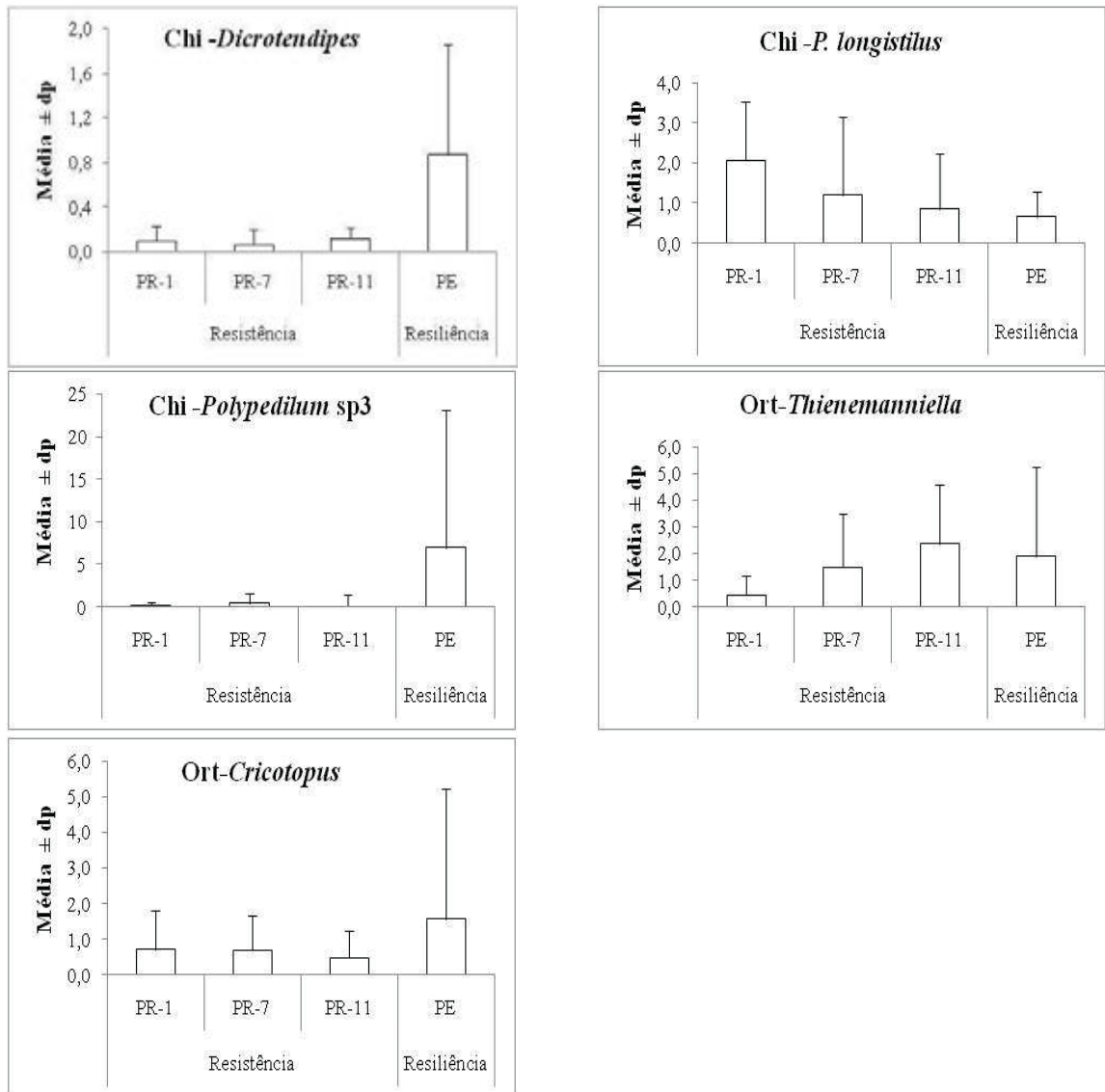


Figura 10. Média e desvio padrão dos índices de resistência, calculados para as três datas amostrais do período de pós-rebaixamento (PR), e do índice de resiliência dos taxa de Chironominae (Chi) e Orthoclaadiinae (Ort) que apresentaram valores dos índices ≥ 1 em pelo menos uma das datas amostrais.

Tabela 1. Densidade média absoluta ($n = \text{ind}/100 \text{ gPS}$ de macrofita) e relativa (%) de Diptera associados à macrofita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostrados antes (controle) e durante as fases do manejo (PR no 1°, 7° e 11° dias pós-rebaixamento, PE no 49° dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. Em negrito, assinalados os grupos com densidade $\geq 10\%$. Resultados da análise não paramétrica de Kruskal – Wallis, sendo consideradas as diferenças temporais significativas ao nível de 5% ($p < 0,05$, em negrito).

Famílias Diptera	Controle		PR1		PR7		PR11		PE		P
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	
Ceratopogonidae	1,79	0,03	-	-	1,26	0,13	0,54	0,11	-	-	0,332
Chironomidae	6.927,10	99,69	2.626,96	99,62	863,98	92,43	408,08	81,66	1.397,32	85,31	0,013
Culicidae	1,78	0,03	-	-	0,76	0,08	34,48	6,90	-	-	0,000
Muscidae	17,90	0,26	10,11	0,38	68,79	7,36	56,61	11,33	240,62	14,69	0,000
Subfamílias Chironomidae											
Chironominae	5.613,83	81,42	2.275,71	87,76	578,40	70,10	100,77	26,59	950,24	68,40	0,002
Ortocladiinae	499,80	7,25	130,49	5,03	186,23	22,57	220,33	58,13	253,91	18,28	0,043
Tanypodinae	781,24	11,33	186,90	7,21	60,46	7,33	57,92	15,28	185,07	13,32	0,046

Capítulo II

Tabela 2. Lista taxonômica dos táxons de Chironomidae associados à macrófita *Egeria*, na lagoa Pedra Branca, e sua ocorrência antes (C- controle) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. Identificação segundo Trivinho-Strixino (2011).

CHIRONOMINAE	C	PR1	PR7	PR11	PE
Chironomini					
<i>Apedilum</i> Townes, 1945	x	x		x	x
<i>Asheum</i> (Sublette, 1964)	x				
<i>Beadius</i> Reiss & Sublette, 1985 Tipo 1	x	x	x	x	x
<i>Beadius</i> Reiss & Sublette, 1985 Tipo 2	x	x		x	x
<i>Chironomus</i> Meigen, 1803	x				
<i>Dicrotendipes</i> Kieffer, 1913	x	x	x	x	x
<i>Endotribelus calophylli</i> Roque & Trivinho-Strixino, 2008	x	x	x	x	
<i>Fissimentum</i> Cranston & Nolte, 1996 sp 3	x				
<i>Fissimentum</i> Cranston & Nolte, 1996 sp 4			x		
<i>Goeldichironomus</i> Fittkau, 1965			x		
<i>Oukuriella</i> Epler, 1986					x
<i>Parachironomus longistilus</i> Paggi, 1977	x	x	x	x	x
<i>Polypedilum</i> Kieffer, 1912 sp3	x	x	x	x	x
<i>Polypedilum</i> Kieffer, 1912 sp5	x		x	x	x
<i>Polypedilum</i> Kieffer, 1912 (Tripodura) sp3			x	x	x
<i>Riethia truncatucaudata</i> (Edwards, 1931)	x	x	x	x	x
<i>Xenochironomus</i> Kieffer, 1921	x			x	
Pseudochironomini					
<i>Pseudochironomus</i> Malloch, 1915	x				x
Tanytarsini					
<i>Caladomyia</i> Sawedal, 1981	x	x	x	x	x
ORTHOCLADIINAE					
Corynoneurini					
<i>Corynoneura</i> Winnertz, 1846	x	x	x	x	x
<i>Thienemaniella</i> Kieffer, 1911	x	x	x	x	x
Orthoclaadiini					
<i>Cricotopus</i> v. d. Wulp, 1874	x	x	x	x	x
<i>Paracladius</i> Hirvenoja, 1973	x	x	x	x	x
TANYPODINAE					
Pentaneurini					
<i>Ablabesmyia</i> Johannsen, 1905	x	x	x	x	x
<i>Labrundinia</i> Fittkau, 1962 sp2	x	x	x	x	
<i>Labrundinia</i> Fittkau, 1962 sp5	x	x	x	x	x
<i>Labrundinia</i> Fittkau, 1962 sp9	x		x	x	x
<i>Larsia</i> Fittkau, 1962	x	x		x	x

Capítulo II

Tabela 3. Densidade média absoluta ($n = \text{ind}/100 \text{ gPS}$ de macrofita) e relativa (%) dos gêneros e espécies de Chironominae associados à macrofita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostrados antes (controle) e durante as fases do manejo (PR no 1°, 7° e 11° dias pós-rebaixamento, PE no 49° dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. Em negrito, assinalados os grupos com densidade $\geq 10\%$. Resultados da análise não paramétrica de Kruskal – Wallis, sendo consideradas as diferenças temporais significativas ao nível de 5% ($p < 0,05$; em negrito).

Chironominae	Controle		PR1		PR7		PR11		PE		P
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	
<i>Apedilum</i>	12,80	0,23	0,90	0,04	-	-	0,49	0,49	0,69	0,07	0,063
<i>Asheum</i>	0,57	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	0,406
<i>Beardius</i> tipo 1	0,93	0,02	2,56	0,11	6,11	1,06	1,02	1,03	2,61	0,28	0,476
<i>Beardius</i> tipo 2	2,69	0,05	1,49	0,07	-	-	0,45	0,45	0,35	0,04	0,312
<i>Caladomyia</i>	5.011,82	89,28	1.567,87	68,96	431,17	74,55	62,14	62,67	460,10	48,72	0,001
<i>Chironomus</i>	0,57	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	0,406
<i>Dicrotendipes</i>	228,50	4,07	4,02	0,18	19,33	3,34	10,50	10,59	290,79	30,79	0,008
<i>Endotribelus calophylli</i>	4,81	0,09	1,07	0,05	0,62	0,11	1,47	1,48	-	-	0,086
<i>Fissimentum</i> sp 3	0,57	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	0,406
<i>Fissimentum</i> sp 4	-	-	-	-	0,76	0,13	-	-	-	-	0,421
<i>Goeldichironomus</i>	-	-	-	-	0,67	0,12	-	-	-	-	0,406
<i>Oukuriella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,69	0,07	0,406
<i>Parachironomus longistilus</i>	323,60	5,76	692,08	30,44	108,56	18,77	18,72	18,88	131,21	13,89	0,063
<i>Polypedilum</i> sp3	10,69	0,19	2,70	0,12	3,70	0,64	1,52	1,53	52,72	5,58	0,082
<i>Polypedilum</i> sp5	4,61	0,08	-	-	4,92	0,85	1,95	1,97	3,21	0,34	0,181
<i>Polypedilum (Tripodura)</i> sp3	-	-	-	-	0,67	0,12	-	-	0,69	0,07	0,546
<i>Pseudochironomus</i>	1,41	0,03	-	-	-	-	0,30	0,30	0,66	0,07	0,718
<i>Riethia truncatucaudata</i>	5,11	0,09	0,90	0,04	1,88	0,33	0,30	0,30	0,69	0,07	0,585
<i>Xenochironomus</i>	5,14	0,09	-	-	-	-	0,30	0,30	-	-	0,219

Tabela 4. Densidade média absoluta ($n = \text{ind}/100 \text{ gPS}$ de macrófita) e relativa (%) dos gêneros e espécies de Orthocladinae e Tanypodinae associados à macrófita *Egeria* na lagoa Pedra Branca, amostrados antes (controle) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. Em negrito, assinalados os grupos com densidade $\geq 10\%$. Resultados da análise não paramétrica de Kruskal – Wallis, sendo consideradas as diferenças temporais significativas ao nível de 5% ($p < 0,05$; em negrito).

	Controle		PR1		PR7		PR11		PE		p
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	
Orthocladinae											
<i>Corynoneura</i>	61,58	12,54	31,37	24,04	1,34	0,72	6,93	3,15	9,18	3,62	0,055
<i>Cricotopus</i>	252,23	51,37	60,56	46,41	80,07	43,00	23,04	10,46	102,29	40,29	0,012
<i>Paracladius</i>	9,08	1,85	6,43	4,93	2,20	1,18	0,90	0,41	0,35	0,14	0,317
<i>Thienemanniella</i>	168,09	34,24	32,14	24,63	102,62	55,10	189,45	85,99	142,09	55,96	0,006
Tanypodinae											
<i>Ablabesmyia</i>	456,85	61,02	112,87	62,60	48,80	82,34	26,82	52,70	120,52	70,60	0,108
<i>Labrundinia</i> sp2	1,09	0,15	1,33	0,74	0,58	0,98	0,32	0,63	-	-	0,749
<i>Labrundinia</i> sp5	268,86	35,91	64,66	35,86	6,92	11,68	16,89	33,19	49,85	29,20	0,279
<i>Labrundinia</i> sp9	14,92	1,99	-	-	2,97	5,01	5,97	11,73	-	-	0,012
<i>Larsia</i>	7,02	0,94	1,44	0,80	-	-	0,89	1,75	0,35	0,21	0,311

Tabela 5. Medidas ecológicas da comunidade e variáveis ambientais determinadas na lagoa Pedra Branca, antes (controle) e durante as fases do manejo (PR no 1º, 7º e 11º dias pós-rebaixamento, PE no 49º dia pós-enchimento) do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. Índices (diversidade Shannon H' , equitabilidade Simpson's $E_{1/D}$) calculados para a abundância de invertebrados associados à macrófita *Egeria* e a densidade expressa como o nº de indivíduos/100 gPS de macrófita. Variáveis ambientais: valores médios e desvio padrão; TDS- sólidos dissolvidos totais; gPS = gramas de peso seco.

Medidas ecológicas	Controle	PR1	PR7	PR11	PE
Chironomidae					
Riqueza	24	17	19	21	19
Abundância total	7456	1979	1261	757	2386
Densidade total	6.098,48	2.114,09	779,11	358,36	1.162,09
Diversidade	1,719	1,674	2,279	2,501	2,756
Equitabilidade	0,08	1,134	0,167	0,162	0,275
Chironominae					
Riqueza	15	9	11	12	12
Abundância total	5981	1735	876	210	1641
Densidade total	4.892,03	1.853,43	541,24	99,41	799,24
Diversidade	0,685	0,963	1,188	1,707	1,768
Equitabilidade	0,084	0,196	0,154	0,179	0,238
Orthoclaadiinae					
Riqueza	4	4	4	4	4
Abundância total	641	114	294	439	447
Densidade total	524,29	121,78	181,65	207,82	217,71
Diversidade	1,479	1,69	1,109	0,741	1,205
Equitabilidade	0,627	0,726	0,507	0,337	0,526
Tanypodinae					
Riqueza	5	4	4	5	3
Abundância total	834	130	91	108	298
Densidade total	682,15	138,87	56,22	51,13	145,14
Diversidade	1,163	1,064	0,913	1,599	0,922
Equitabilidade	0,404	0,482	0,368	0,506	0,586
Variáveis ambientais					
Profundidade	1,78±0,14	1,36±0,22	1,01±0,34	0,99±0,31	2,45±0,80
Transparência (m)	Total	Total	Total	Total	1,97±0,57
pH	7,61±0,59	8,37±0,08	7,29±0,42	6,41±0,19	6,79±0,33
TDS (mg/L)	0,04±0,0	0,04±0,0	0,06±0,0	0,06±0,01	0,04±0,0
Condutividade (µS/cm)	60,00±0,0	70,00±0,0	90,00±0,0	100,33±10,50	66,67±5,77
Oxigênio dissolvido (mg/L)	9,0±0,75	-	-	8,87±0,74	9,3±0,36
Biomassa de <i>Egeria</i> (gPS)	13,58±5,54	10,40±2,84	17,98±2,52	23,47±6,66	22,81±8,35

Tabela 6. Média e desvio padrão dos índices de resistência, calculados para as três datas amostrais do período de pós-rebaixamento (PR), e do índice de resiliência dos táxons de Chironomidae coletados durante o manejo operacional do reservatório Salto Grande, Rio Paranapanema. Em negrito, assinalados os grupos com índices ≥ 1 .

	1º dia PR	7º dia PR	11º dia PR	Resiliência
Chironomidae	0,46 ± 0,37	0,21 ± 0,19	0,38 ± 0,78	0,51 ± 0,86
Chironominae	0,50 ± 0,46	0,15 ± 0,13	0,21 ± 0,48	0,18 ± 0,20
Orthoclaadiinae	0,52 ± 0,66	0,59 ± 0,45	1,21 ± 2,17	1,59 ± 3,43
Tanypodinae	0,26 ± 0,28	0,19 ± 0,19	0,44 ± 0,82	0,57 ± 0,69
<i>Apedilum</i>	-	-	-	0,02 ± 0,05
<i>Beardius</i> Tipo1	-	-	0,04 ± 0,07	-
<i>Beardius</i> Tipo 2	-	-	0,11 ± 0,23	0,04 ± 0,11
<i>Caladomyia</i>	0,45 ± 0,51	0,10 ± 0,08	0,22 ± 0,44	0,10 ± 0,11
<i>Dicrotendipes</i>	0,09 ± 0,14	0,07 ± 0,12	0,12 ± 0,10	0,87 ± 0,98
<i>Endotribelus calophylli</i>	-	-	0,06 ± 0,15	-
<i>Parachironomus longistilus</i>	2,07 ± 1,45	1,20 ± 1,95	0,86 ± 1,37	0,66 ± 0,64
<i>Polypedilum</i> sp3	0,19 ± 0,40	0,45 ± 1,16	0,07 ± 1,36	6,98 ± 16,22
<i>Polypedilum</i> sp5	-	0,17 ± 0,36	0,06 ± 0,14	0,12 ± 0,20
<i>Riethia truncatucaudata</i>	0,04 ± 0,13	0,13 ± 0,39	-	-
<i>Xenochironomus</i>	-	-	0,01 ± 0,01	-
<i>Corynoneura</i>	0,35 ± 0,47	0,07 ± 0,20	0,13 ± 0,12	0,14 ± 0,14
<i>Cricotopus</i>	0,71 ± 1,08	0,69 ± 0,96	0,48 ± 0,76	1,57 ± 3,64
<i>Paracladius</i>	0,02 ± 0,07	-	0,21 ± 0,87	0,01 ± 0,04
<i>Thienemanniella</i>	0,45 ± 0,71	1,49 ± 1,99	2,38 ± 2,21	1,89 ± 3,35
<i>Ablabesmyia</i>	0,25 ± 0,31	0,14 ± 0,09	0,32 ± 2,18	0,64 ± 0,87
<i>Labrundinia</i> sp5	0,18 ± 0,20	0,06 ± 0,11	0,07 ± 0,07	0,11 ± 0,14
<i>Labrundinia</i> sp9	-	0,04 ± 0,08	0,32 ± 0,39	-
<i>Larsia</i>	0,09 ± 0,28	-	0,07 ± 0,40	0,01 ± 0,04

Tabela 7. Efeitos do manejo operacional do reservatório Salto Grande sobre a densidade dos táxons de Chironomidae amostrados em três datas durante o período de pós-rebaixamento (PR) e uma vez após o enchimento (PE). Os valores de densidade foram analisados em comparação aos valores determinados antes do manejo, sendo considerados os seguintes efeitos em relação aos valores do controle: redução na densidade (↓), aumento na densidade (+), desaparecimento (0), surgimento (1), não ocorreu e estava ausente no controle (?). Chi- Chironominae, Ort- Orthoclaadiinae, Tan- Tanypodinae.

Táxons	PR1	PR7	PR11	PE
Chi- <i>Apedilum</i>	↓	0	↓	↓
Chi - <i>Asheum</i>	0	0	0	0
Chi - <i>Beardius</i> Tipo1	+	+	+	+
Chi - <i>Beardius</i> Tipo2	↓	0	↓	↓
Chi - <i>Caladomyia</i>	↓	↓	↓	↓
Chi - <i>Chironomus</i>	0	0	0	0
Chi- <i>Dicrotendipes</i>	↓	↓	↓	+
Chi - <i>Endotribelus calophylli</i>	↓	↓	↓	0
Chi - <i>Fissimentum</i> sp 3	0	0	0	0
Chi - <i>Fissimentum</i> sp 4	?	1	?	?
Chi - <i>Goeldichironomus</i>	?	1	?	?
Chi - <i>Oukuriella</i>	?	?	?	1
Chi - <i>Parachironomus longistilus</i>	+	↓	↓	↓
Chi - <i>Polypedilum</i> sp3	↓	↓	↓	+
Chi- <i>Polypedilum</i> sp5	0	+	↓	↓
Chi - <i>Polypedilum</i> (Tripodura) sp3	?	1	?	1
Chi - <i>Pseudochironomus</i>	0	0	↓	↓
Chi - <i>Riethia truncatucaudata</i>	↓	↓	↓	↓
Chi - <i>Xenochironomus</i>	0	0	↓	0
Ort - <i>Corynoneura</i>	↓	↓	↓	↓
Ort - <i>Cricotopus</i>	↓	↓	↓	↓
Ort - <i>Paracladius</i>	↓	↓	↓	↓
Ort- <i>Thienemanniella</i>	↓	↓	+	↓
Tan - <i>Ablabesmyia</i>	↓	↓	↓	↓
Tan - <i>Labrundinia</i> sp2	+	↓	↓	0
Tan - <i>Labrundinia</i> sp5	↓	↓	↓	↓
Tan - <i>Labrundinia</i> sp9	0	↓	↓	0
Tan - <i>Larsia</i>	↓	0	↓	↓
Redução na densidade	14	14	19	14
Aumento na densidade	3	2	2	3
Desaparecimento	7	8	3	7
Surgimento	0	3	0	2

CONCLUSÕES GERAIS

Os resultados deste trabalho demonstraram que o manejo de macrófitas submersas na lagoa Pedra Branca, através da manipulação operacional do nível da água do reservatório, determinou modificações na estrutura da fauna fitófila, variando a densidade dos grupos, especialmente de Hexapoda, Mollusca e Protozoa. A redução e aumento na profundidade da lagoa ocasionaram uma contração e expansão das regiões limnética e litorânea, modificações nas variáveis físicas e químicas e, provavelmente, uma maior senescência das macrófitas. As alterações temporais encontradas na densidade de grupos dominantes e oportunistas podem estar relacionadas a essas modificações nas condições ambientais.

O distúrbio de seca, em especial, foi determinante para as modificações na fauna de invertebrados, com um aumento nos valores de riqueza, diversidade e equitabilidade no final da seca induzida na lagoa. A redução na profundidade e o estresse hídrico levaram à redução de grupos dominantes (Diptera-Chironomidae), aumento de grupos oportunistas (*P. marmorata*) ou de grupos adaptados a água estagnada (Hirudinea, Culicidae, Muscidae). O adensamento das macrófitas na massa central de água na lagoa pode ser relacionado ao aumento de grupos de invertebrados beneficiados quando associados a macrófitas (Acarina, Crambidae, Cyclopoida, Chydoridae e Macrothricidae), à maior captura de animais raros (*Protoneura*, *Notalina*, *Celaenotrichia*), de cladóceros planctônicos (Daphniidae e Sididae) e de insetos semi-aquáticos (Heteroptera) junto à fauna fitófila.

O enchimento da lagoa atuou como um segundo distúrbio para a fauna em recuperação, interrompendo a sucessão de invertebrados estabelecida durante a seca. O aumento na massa de água ampliou as regiões limnética e litorânea e reduziu a captura de cladóceros e heterópteros. Um aumento de matéria orgânica disponibilizada pela decomposição da vegetação morta e ressuspensão de partículas do sedimento pode ter ocorrido, favorecendo grupos como Tecameba, Oligochaeta e Ostracoda. Com a redução de táxons dominantes (*P. marmorata*), moluscos pouco abundantes foram favorecidos (*Eupera* sp., *Uncancylus concentricus*, *Ferrisia gentilis*) e, com a lenta recuperação da densidade de Chironomidae, dípteros muscóides e efemerópteros (*Callibaetis* e *Caenis*) aumentaram em densidade. Os índices de diversidade e equitabilidade foram máximos após o enchimento, demonstrando uma maior distribuição da abundância entre os táxons, ausência de dominância de Hexapoda e uma nova configuração de importância entre os grupos.

O predomínio da ordem Diptera, com elevada dominância de Chironomidae em todas as datas amostrais, foi determinante na variação temporal da densidade total observada, mesmo com a grande redução na densidade deste grupo durante e ao final do manejo. A família Chironomidae esteve representada por 28 táxons, com maior riqueza e densidade, porém com baixa diversidade e equitabilidade, antes do manejo devido à elevada dominância da subfamília Chironominae, especialmente de *Caladomyia*. As alterações hidrológicas na lagoa causaram mudanças na estrutura desse grupo de dípteros, levando a maiores valores de diversidade e equitabilidade no distúrbio de seca, devido à redução e substituição de táxons dominantes, e à ausência de dominância no distúrbio de cheia. Baixos valores de resistência e resiliência foram encontrados, salientando a baixa estabilidade de Chironomidae frente às flutuações do nível da água na lagoa.

O evento de seca, principalmente, deve ter sido muito abrupto para a fauna associada a *Egeria*, visto a retração da água se processar lentamente em ambientes aquáticos naturais e a inundação geralmente ser mais rápida. Porém, diferenças nas densidades dos grupos de insetos devem também estar relacionadas com características adaptativas morfológicas e fisiológicas que determinam a capacidade migratória das espécies e sua tolerância a modificações hidrológicas.

Quando analisado sob a ótica da hipótese do distúrbio intermediário, o rebaixamento do nível da água causou uma substituição de grupos dominantes *r estrategistas* e um aumento na sucessão de grupos que possuem adaptações estruturais (dispersão ativa e adaptações respiratórias), fisiológicas (dormência e ovos de resistência) ou tolerância ambiental para colonizarem ambientes sujeitos a perturbações hidrológicas. Assim, a pertinência da aplicabilidade dessa teoria é discutida no trabalho, comparando os resultados obtidos com outros estudos, o que possibilitou descartar a hipótese inicialmente proposta e corroborar as alterações induzidas de nível da água na lagoa como um distúrbio de nível intermediário para a fauna de invertebrados fitófilos.

Do ponto de vista biológico, o aumento de diversidade de invertebrados é positivo, porque possibilita a redução das espécies dominantes e possibilita a ampliação de grupos funcionais, a partir da ocorrência de novos táxons. Porém, a redução de grupos de invertebrados dominantes pode interferir nas redes alimentares aquáticas, tanto ao nível de produtores como ao nível de consumidores finais. Invertebrados tem papel chave na estruturação de ambientes aquáticos, porque são um elo de ligação entre produtores e consumidores. Ao participarem da cadeia de herbivoria e detritivoria, disponibilizam recursos

Conclusões Gerais

para outros níveis tróficos, mas também influenciam consumidores de final de cadeia, porque constituem recurso alimentar abundante para diversos grupos de invertebrados e peixes. Nesse sentido, mesmo que a modificação ambiental tenha causado aumento na diversidade, os efeitos de alterações nos grupos dominantes podem levar a severas alterações na organização da teia trófica deste sistema.