

Adriano Sanches Melo

**Macroinvertebrados associados a pedras em riachos:
padrões de diversidade ao longo de uma bacia
hidrográfica**

Orientador: Prof. Dr. Cláudio Gilberto Froehlich

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Adriano Sanches
Melo
e aprovada pela Comissão Julgadora.

29/07/98
C. Froehlich

**Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas como parte dos requisitos para a
obtenção do título de mestre em
Ciências Biológicas (Ecologia)**

Campinas

1998

3800573

UNIDADE	BC
N.º ORÇAMADA:	
V	Ex
TOMADA	30/35,306
PROL.	395,98
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	02/10/98
N.º CPD	

CM-00117442-6

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

Melo, Adriano Sanches

M491m Macroinvertebrados associados a pedras em riachos: padrões de diversidade ao longo de uma bacia hidrográfica / Adriano Sanches Melo. -- Campinas, SP:[s.n.], 1998.
49f.: ilus.

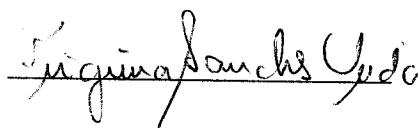
Orientador: Cláudio G. Froehlich
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Ecologia. 2. Inseto. 3. Zoologia. I. Froehlich, Cláudio G.
II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

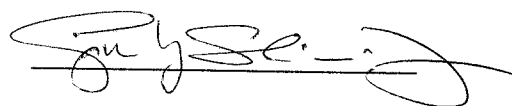
Banca Examinadora

Titulares

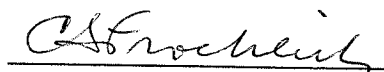
Profa. Dra. Virgínia Sanches Uieda



Profa. Dra. Gisela Yuka Shimizu



Prof. Dr. Cláudio Gilberto Froehlich



Suplente

Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte

Para minha família

**“A mais simples comparação de dois prazeres deteriora
o que estamos desfrutando, e oferece o risco de corromper o segundo,
se chegamos a atingi-lo, pela indisposição em que nos deixou
a frustração do primeiro”**

Carlos Drummond de Andrade

Agradecimentos

À Profa. Fosca P. P. Leite pelo apoio a mim prestado desde a graduação. Sua disposição em me ajudar em problemas burocráticos foi de fundamental importância principalmente no início deste trabalho, quando foi minha orientadora. O Prof. Cláudio G. Froehlich, orientador na prática desde o início, sempre demonstrou confiança em meu trabalho e nas diversas e agradáveis viagens que fizemos ao campo, pude desfrutar diversas nuances de sua vasta e excelente experiência naturalística.

Sem dúvida o apoio prestado por meus pais quando eu ainda estava aprendendo a fazer “continhas” foi fundamental. Creio que não teria chegado até aqui, não fosse as incontáveis tardes em que minha mãe me ajudava a fazer “continhas” da lição de casa.

À Márcia Rocca devo boa parte de meus momentos de felicidade durante os últimos anos. Apesar, é claro, de alguns detalhes, sua companhia foi no mínimo inspiradora.

Diversos Professores ao longo destes 6 anos em que estou na Unicamp, prestaram bons exemplos e também, por que não, contra-exemplos. Em particular gostaria de agradecer aos Profs. Fernando Andrade e Shirlei Recco-Pimentel, que me orientaram em estágios durante a graduação. E também ao Prof. George Shepherd que desde a graduação tem demonstrado grande paciência em me emprestar programas, manuais, livros etc etc... além de excelentes “aulas particulares” sobre análise de dados. Sua boa vontade e humildade para com o trabalho é estimulante e exemplar. Os Profs. Ivan Sazima e Keith Brown, também desde a graduação vêm me fornecendo excelentes exemplos sobre “ser um pesquisador de verdade”. Agradeço ao primeiro também pelo generoso empréstimo de sua sala, sem a qual, certamente, teria muitos problemas em analisar os milhares de “animaizinhos” desta tese.

Às profas. Dras. Cláudia Jacobi, Gisela Shimizu e Virgínia Uieda, membros da pré-banca, agradeço a leitura atenta e as diversas sugestões oferecidas que melhoraram em muito a apresentação e a discussão da tese.

Desde minha entrada na Unicamp tenho a convicção de que o melhor e mais construtivo aspecto deste curso é a convivência com excelentes alunos. As discussões informais que tenho até hoje com diversos colegas foram e estão sendo fundamentais em minha formação e humildemente agradeço-os: Aleixo, Ariovaldo, Glauco, Hermes, Márcia Rocca, Rodrigo, Márcio Pie, Renato Oliveira, Tônico, Alexandre (Minino), Cacá, André (Bakú), Kátia, Cláudia Jacobi, Tadeu (Rio Claro), Ivone, Patto, Gabriela, Paula, Karlinha, Marcel, Adrianinha, Sônia Buck, Zeca, Endrigo, Jonas (Chileno) e certamente muitos outros que infelizmente me fogem no momento.

Certamente o “quase atormentador” trabalho de campo foi feito com muito mais tranquilidade com a ajuda dos excelentes e amigáveis monitores José Flóido, Elias, Dito Amaral, Eliseu, Faustino, Luiz e Toninho do Parque Estadual Intervales e os colegas da Unicamp, Fábio Vanini, Márcia Rocca e Anders Silva. Agradeço também aos demais funcionários do parque que sempre foram muito prestativos e me auxiliaram em diversos momentos em particular ao Sr. Oliveira, o Sr. Ocimar, ao pessoal do Alecrim, da recepção, do restaurante, do almoxarifado e da manutenção.

Pelo acesso ao Parque agradeço a Fundação Florestal e a Srta. Kátia Pisciotta pelo empenho e atenção dispensada. Pelo fornecimento dos dados pluviométricos agradeço ao Departamento de Águas e Energia Elétrica-CTH. Pela concessão de uma bolsa de estudos, agradeço a CAPES.

Índice

Resumo	01
Abstract	03
Introdução	05
Objetivos	10
Materiais e Métodos	11
Área de estudo	11
Épocas de Coleta	13
Coleta das amostras	14
Triagem e identificação	15
Análise dos dados	16
Resultados	19
Riqueza ao longo do gradiente de tamanho dos riachos	19
Estrutura de comunidades? Verão x Inverno	27
Diversidade em riachos de regiões tropicais e temperadas	28
Discussão	30
Literatura Citada	34
Apêndice 1: Macroinvertebrados encontrados por local de coleta	39

Resumo

Neste trabalho estudei alguns aspectos da estrutura de comunidades de macroinvertebrados aquáticos em 10 riachos dentro de uma mesma bacia hidrográfica. Especificamente, investiguei 3 hipóteses: (1) a existência de um gradiente de diversidade ao longo da bacia, tendo seus maiores valores em riachos de tamanho médio; (2) o fato da estrutura da comunidade poder estar mais perturbada durante o verão em relação ao inverno, devido a enchentes e a (3) hipótese de que riachos tropicais possuem maior diversidade em relação a riachos de regiões temperadas.

O local de estudo foi o Parque Estadual Intervales, localizado no Vale do Rio Ribeira, Estado de São Paulo durante duas épocas do ano: no verão (época de maior pluviosidade) e no inverno. As coletas foram quantitativas, tendo como unidades amostrais os macroinvertebrados associados a pedras em torno de 18 cm. de comprimento, depositadas em regiões de corredeiras dentro do riacho. Para análise dos dados, utilizei os valores de riqueza observada, extrapolada e também o índice de diversidade alpha. Para investigar a estrutura da comunidade durante as duas épocas de coleta utilizei um índice proposto na literatura e também métodos de Análise Multivariada.

Dos 10 riachos estudados, 2 possuem características físicas diferentes (presença de grande quantidade de sedimento sobre as pedras) e apresentaram valores de riqueza e diversidade menores. Quanto a existência de um gradiente de diversidade ao longo da bacia, o resultado encontrado difere daquele proposto em teorias recentes. A maior diferença é que, os valores de maior riqueza, foram encontrados em riachos de tamanho bem menores daqueles propostos.

Com o índice utilizado para averiguar a estrutura da comunidade não identifiquei diferenças entre o verão e o inverno. Com métodos de Análise Multivariada a posição do

mesmo riacho durante as duas épocas (verão e inverno) ficou muito próxima, indicando que a composição e estrutura da comunidade não sofreu grandes alterações.

Os resultados de riqueza e diversidade obtidos neste estudo se adequam aos padrões obtidos em outras regiões tropicais e em conjunto, maiores que aqueles de regiões temperadas.

Com base nos resultados obtidos concluiu-se que riachos pequenos entre 1^a (exceto nos trechos próximos as nascentes) e 3^a ordem possuem maiores riquezas e diversidades de macroinvertebrados que riachos de tamanhos maiores. Apesar de frequentes e fortes enchentes durante o verão isto parece não alterar significativamente a estrutura da comunidade. A grande previsibilidade de enchentes nesta época pode ter possibilitado a evolução de mecanismos de resistência contra tais perturbações. Durante a época estudada, as enchentes ocorridas foram de frequência e intensidade esperadas para esta época do ano. No entanto enchentes maiores, que ocorrem em ciclos maiores que 1 ano, provavelmente podem alterar a estrutura da comunidade, um fato amplamente registrado na literatura.

Abstract

Some aspects of the community structure of the aquatic macroinvertebrates in 10 streams in the same basin were investigated. I looked specifically into 3 hypothesis: (1) the presence of a diversity gradient along the basin, with higher values in mid-sized streams; (2) higher perturbation of the community structure in summer than in winter, because of frequent spates and (3) that tropical streams support a more diversified assemblage than the temperate counterparts.

The study site was the Parque Estadual Intervales, in the Ribeira River Basin, São Paulo State, in two periods: summer (the more rainy period) and winter. The collections were done in a quantitative way, each sample unit consisting of all macroinvertebrates associated with individual stones about 18 cm. long, superficially embedded in riffles. For the data analysis, I used values of the observed and extrapolated richness and the alpha diversity index. For analysis of the community structure in summer and winter, I used an index proposed in the literature and also methods of Multivariate Analysis.

Two out of the 10 studied streams, have a different physical structure (many sediments on stones) and presented lower richness and diversity. In relation to a diversity gradient along the basin, the result differ from current theories. The main difference is that the highest richness was found in streams smaller than those proposed by the theory and previous empirical work. With the index used to evaluate the community structure, I have not found differences between summer and winter. With Multivariate Analysis, the position of the same stream in the two periods (summer and winter) was very close, showing that the community structure did not undergo major changes. Richness and diversity values obtained in this study agree with other tropical studies and are larger than those of temperate counterparts.

I conclude that small streams around first (except in sites near their sources) and third orders, have higher richness and diversity of macroinvertebrates than larger streams. Although spates are frequent and heavy throughout summer, it seem that they do not change significantly the community structure. The high predictability of spates in this period may have promoted the evolution of resistance mechanisms for these disturbances. The spates in the year of the study were close in frequency and intensity to those expected. However, larger spates, that occur in cycles over 1 year, probably could change community structure, a fact reported in several papers in the literature.

Introdução

Estudos sobre diversidade de macroinvertebrados em riachos no Brasil são escassos e muitas vezes baseados em coletas não quantitativas. No século passado, diversas expedições naturalísticas de origem européia percorreram boa parte do território nacional, coletando e enviando material para seus países de origem, em geral com fins taxonômicos. No Brasil Fritz Müller (Froehlich 1966) fez estudos pioneiros em Santa Catarina, observando e descrevendo larvas de Diptera, Coleoptera e principalmente de Trichoptera e suas casas (Müller 1880). Adolpho Lutz, no início deste século, descreveu algumas larvas de insetos aquáticos e também fez observações preliminares sobre a composição e microdistribuição de diversos grupos dentro do riacho (Lutz 1930). Mais recentemente, Otto Schubart (1946) descreveu a composição dos principais grupos encontrados em riachos na bacia do Rio Camanducaia em Minas Gerais.

Apesar da existência de trabalhos relativamente antigos, como os citados acima, o principal enfoque dos trabalhos realizados em riachos no Brasil desde então é o taxonômico. Trabalhos mais recentes sobre a composição da fauna lótica foram desenvolvidos com fins aplicados como a introdução de peixes (Schroeder-Araujo & Cipolli 1986) e monitoramento ambiental (Medeiros & Rocha 1997). Trabalhos relatando aspectos básicos da biologia e ecologia da fauna lótica são também recentes, destacando-se, entre outros, os de Ferreira & Froehlich (1992), Walker (1994), Moreira & Sato (1996), Froehlich & Oliveira (1997), Paprocki (1997) e Nolte *et al.* (1997).

Em outras regiões tropicais, a deficiência de estudos sobre a fauna lótica, principalmente com uma base quantitativa, também é grande. No entanto, o assunto vem recebendo recentemente mais atenção (Jackson & Sweeney 1995a e 1995b).

Padrões de diversidade de macroinvertebrados em riachos são no momento alvo de grandes discussões, abordando escalas espaciais que vão desde os padrões dentro de bacias hidrográficas (Minshall *et al.* 1985a; Statzner & Higler 1986) até gradientes latitudinais (Stout & Vandermeer 1975; Lake *et al.* 1994).

Em escalas latitudinais, trabalhos antigos (Patrick 1964 e 1966, *apud* Stout e Vandermeer 1975) relatam baixa diversidade (riqueza) de espécies nos trópicos quando comparados às regiões temperadas, discordando dos padrões tradicionalmente encontrados na maioria dos grupos animais e vegetais (MacArthur 1972). Com o objetivo específico de averiguar tais padrões, Stout & Vandermeer (1975) compararam riachos amostrados com a mesma metodologia em regiões tropicais e temperadas, concluindo que riachos tropicais são mais diversos. A explicação dos autores para o fenômeno observado por outros pesquisadores discordantes de suas conclusões foi que aqueles fizeram amostragens pequenas e que portanto não teriam coletado uma parcela significativa da comunidade, representada por espécies raras. Trabalhos recentes (Pearson *et al.* 1986; Shiel & Williams 1990; Flowers 1991; Burton & Sivaramakrishnan 1993; Lake *et al.* 1994) tendem a confirmar os resultados de Stout & Vandermeer (1975) e se adequam aos padrões latitudinais de diversidade aceitos para a maioria dos grupos animais e vegetais.

Dentro de uma bacia hidrográfica, diversos trabalhos foram realizados com o intuito de testar o Conceito do Contínuo Fluvial (CCF) desenvolvido por um grupo de pesquisadores norte-americanos ao longo da década de 70 (Vannote *et al.* 1980). Entre outros tópicos, o conceito prevê que a diversidade de macroinvertebrados teria seu maior valor em riachos de tamanho médio, pois nestes a variabilidade ambiental, principalmente temperatura, seria grande e portanto suportaria uma fauna mais diversificada (Minshall *et al.* 1985a). No entanto tão logo o Conceito foi proposto, muitos pesquisadores discordaram explicitamente em seus trabalhos (Winterbourn *et al.* 1981 e Statzner & Higler 1985),

propondo outros mecanismos que pudessem descrever o padrão de diversidade dentro de uma bacia hidrográfica. Statzner & Higler (1986) propõem que a hidráulica do riacho, por exemplo a inclinação, seja mais importante na produção de padrões de diversidade. Death & Winterbourn (1995), com base em um extenso trabalho de campo, concluíram que a estabilidade do habitat frente a perturbações ambientais tais como enchentes, seja o principal determinante da diversidade em uma comunidade lótica.

De maneira geral podemos observar que o CCF baseia-se na partilha de recursos no ambiente. Caso o ambiente seja muito heterogêneo, segundo o CCF riachos de tamanho médio, haveria a possibilidade de maior partição deste em muitos nichos, possibilitando portanto a coexistência de diversas espécies. Apesar de não ser explicitamente citado no conceito original, este parte do pressuposto que as comunidades lóticas estão controladas por fatores bióticos como predação e competição, e até mesmo abióticos, como perturbações de intensidade média, ambos reguladores de espécies dominantes. Esta é uma abordagem determinística onde poderíamos prever, a partir da variabilidade do habitat, ou seja a diversificação de recursos, a estrutura de uma comunidade (Roughgarden 1989; Kodric-Brown & Brown 1993).

Por outro lado, Death & Winterbourn (1995) encontraram baixa diversidade em habitats mais sujeitos a grandes perturbações. Apesar da maior diversidade encontrar-se em ambientes mais estáveis, a maior equitabilidade foi encontrada em riachos intermediários quanto à susceptibilidade a perturbações. Indicando que fatores reguladores de comunidades determinísticas, tais como competição, predação e perturbações intermediárias, poderiam estar atuando neste ambiente.

Uma outra interpretação em ecologia de comunidades prediz que o que temos na verdade é um agrupamento sem ordem aparente de organização (Roughgarden 1989). Esta abordagem baseia-se no encontro de diversas composições aleatórias em habitats

semelhantes ou em um mesmo local, porém em épocas diferentes (Grossman *et al.* 1982). A composição atual de uma comunidade seria determinada principalmente por fatores estocásticos. Neste caso, a história de colonização (veja Bunn & Hughes 1997) e perturbações ambientais seriam de fundamental importância.

O quanto uma interpretação é mais adequada que outra, estrutura (determinística) x agrupamento (estocástica), parece variar de acordo com a comunidade, habitat e até época do ano em questão.

Grossman (1982) encontrou uma comunidade de peixes relativamente estruturada em poças de maré, bem como Kodric-Brown & Brown (1993) para peixes em pequenas lagoas na Austrália, enquanto Grossman *et al.* (1982) encontraram composições praticamente aleatórias de peixes em um riacho. Minshall *et al.* (1985a) estudaram a composição e estrutura de macroinvertebrados ao longo de uma bacia em Idaho nos E.U.A e concluíram que em rios maiores ($> 5^{\text{a}}$ ordem) a comunidade possui características não interativas (não equilíbrio) durante o outono, enquanto no final do inverno e início da primavera fatores dependentes de densidade, tais como competição e predação, se tornam mais importantes, produzindo uma comunidade interativa (em maior equilíbrio) no verão. O uso dos termos equilíbrio e não equilíbrio usados por Minshall *et al.* (1985a) possuem a conotação de um contínuo linear. De um lado uma comunidade com perturbações frequentes e fortes impediria o crescimento da população até o esgotamento de recursos necessários ao seu desenvolvimento. Caminhando no sentido oposto, com a ausência de tais perturbações, as populações cresceriam e convergiriam para um estado onde as relações bióticas seriam o fator determinante pela conformação da comunidade. Este estado determinístico, alcançado sem ou com poucas perturbações, é chamado por Minshall *et al.* (1985a) como em equilíbrio.

Neste sentido, o enfoque abordado em trabalhos recentes não é de comprovar qual a melhor teoria ecológica, mas sim qual a mais adequada para a comunidade/taxocenose que se está estudando.

Objetivos

Neste trabalho procuro identificar padrões de diversidade ao longo de uma bacia hidrográfica. Especificamente testo o CCF quanto ao padrão de riqueza previsto dentro de uma bacia e a hipótese de que uma mesma comunidade possui no inverno um estado de maior equilíbrio (sensu Minhall *et al.* 1985a) em relação ao verão, época de grandes perturbações por chuvas.

Finalmente comparo os valores de riqueza observados, extrapolados e o índice de diversidade (alpha) de Fisher com dados disponíveis na literatura para regiões tropicais e temperadas.

Materiais e Métodos

Área de Estudo

As coletas foram feitas em 10 locais dentro da Bacia do Rio do Carmo, localizada no Parque Estadual Intervales (PEI), Estado de São Paulo (24°18'S, 48°25'W). O Parque possui 49.000 ha de área e faz limite com outras 3 áreas de preservação, totalizando 132.000 ha. No local de estudo a vegetação é do tipo Floresta Pluvial Tropical Atlântica, especificamente Mata de Encosta (Joly *et al.* 1990), e encontra-se relativamente preservada, exceto pela exploração em algumas áreas de palmito até a década de 80.

A escolha dos riachos foi feita com base na facilidade de acesso, tamanho (vazão) e formação geológica semelhante. Um mapa da bacia, com os locais assinalados está na Figura 1.

Exceto o riacho 3 que passa por uma caverna de calcário e atravessa um pequeno pântano, os demais desde suas nascentes percorrem regiões de floresta praticamente primária. O riacho 10 recebe também água de afluentes que nascem em ou atravessam cavernas calcárias (região da margem direita).

O leito dos riachos é composto por diversos tipos de pedras, predominando no entanto aquelas de tamanho entre 10 e 100 cm. A origem da maioria delas é sedimentar, porém, de várias cores e texturas. Uma caracterização mais detalhada dos riachos encontra-se na Tabela 1.

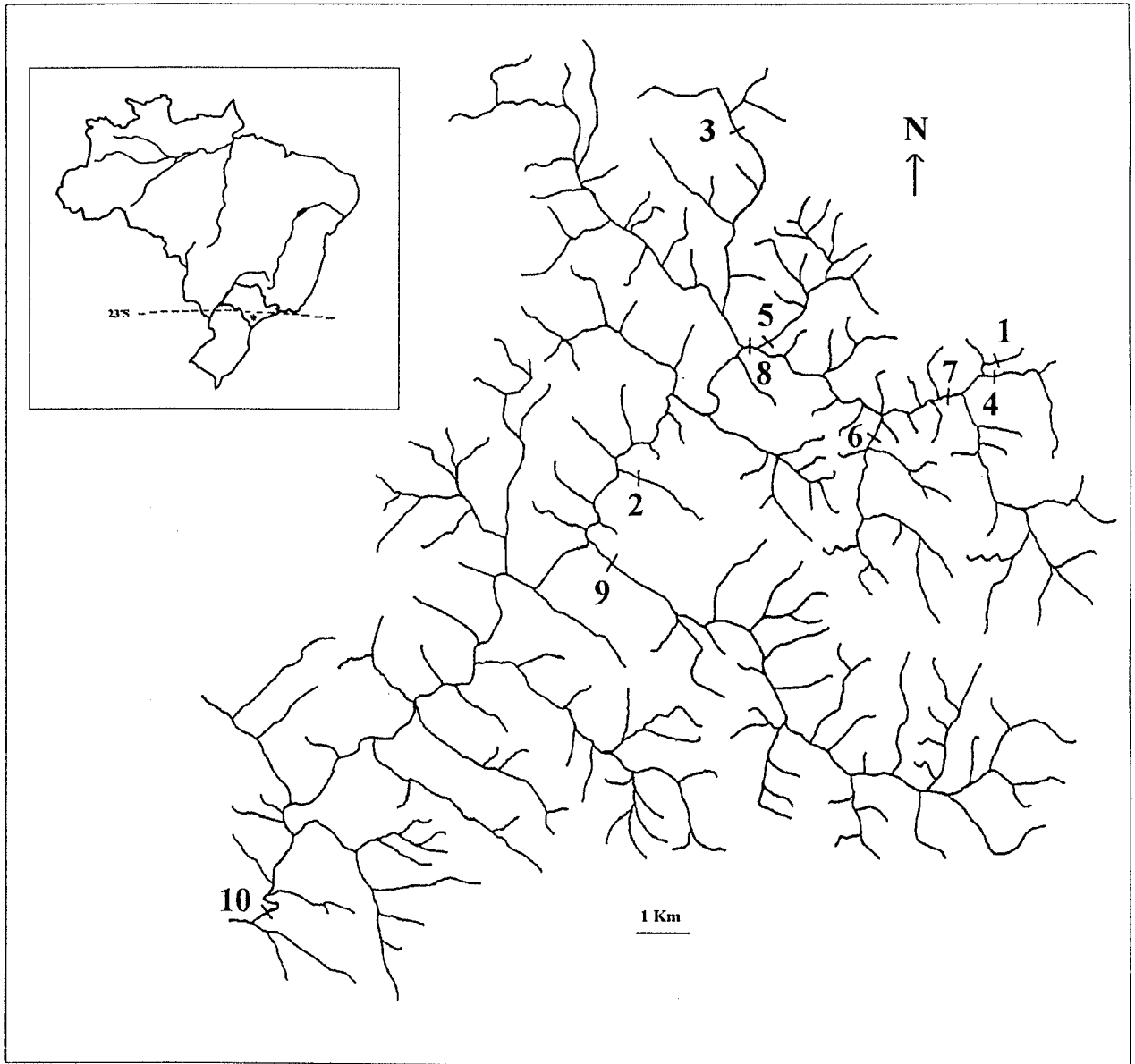


Figura 1. Mapa da bacia do Rio do Carmo com os locais de coleta.

Tabela 1. Caracterização física dos 10 riachos do Parque Estadual Intervales estudados neste trabalho.

Riacho	Ordem	Aflu ^a	Largura média(m)	Vazão Ve(m ³ /s) ^b	Vazão Vn(m ³ /s) ^b	Tmax-Tmin Inverno ^c	Condut ⁱ Inverno ^d	Altitude ^e	Declivid ^f	Cobert Veget ^g
1	1	1	1	0.010	0.005	15-15	51	680	0.07	100
2	1	1	2.5	0.089	0.010	15-14	33	540	0.05	100
3	2	3	2.5	0.083	0.030	14-12	180	800	0.05	94
4	2	2	3.5	0.091	0.059	15-13	48	680	0.02	100
5	3	11	2.5	0.156	0.137	13-12	63	530	0.05	98
6	3	6	4	0.339	0.092	16-13	45	700	0.03	98
7	4	15	6	0.393	0.238	14-12	40	650	-	90
8	4	43	10	1.158	0.657	17-14	30	520	0.03	94
9	4	36	10	1.281	0.750	15-16	36	400	0.02	84
10	5	175	21	-	2.729	-	75	200	-	72

a. Total de afluentes de primeira ordem (link magnitude).

b. Vazão no verão e inverno respectivamente.

c. Temperatura máxima e mínima em °C durante 24 horas.

d. Medido em micromhos (μ s).

e. Obtidos a partir de Carta Topográfica e Altimetro.

f. Razão entre altura da coluna d'água e o comprimento do trecho, medido com uma mangueira de nível utilizada por pedreiros.

g. Porcentagem de pontos medidos com um densitômetro em que havia pelo menos uma folha ou ramo.

Épocas de coleta

As coletas foram feitas em duas épocas do ano de 1997, durante os meses de fevereiro/março e julho/agosto, respectivamente épocas de maior e menor pluviosidade (Figura 2). A concentração das coletas nestes períodos deve-se principalmente ao fato de chuvas fortes serem consideradas a maior fonte de perturbação em comunidades de riachos. Durante estas chuvas, muitas pedras são deslocadas e o riacho passa a receber grande quantidade de sedimento, turvando a água. Nesta ocasião muitos organismos são deslocados de seus microhabitats e são levados para outros trechos rio abaixo (Flecker & Feifarek 1994). Neste caso, portanto, a estrutura da comunidade pode ser alterada.

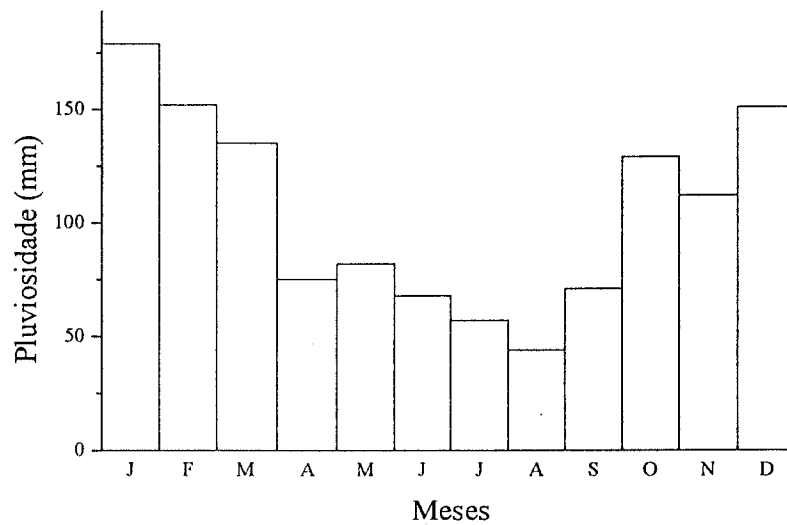


Figura 2. Pluviosidade média mensal no Parque Estadual Intervales. A média anual é de 1255 mm e a série de coleta de dados foi iniciada em 1948. Fonte: DAEE-CTH

Coleta das amostras

Daqui em diante uma amostra é definida como a soma de 25 unidades amostrais compostas por todos os macroinvertebrados associados a pedras com ca. de 18 cm de diâmetro maior. No trecho Alecrim não foi possível coletar durante o verão devido ao grande volume de água e, portanto, este estudo tem 19 amostras.

A coleta das pedras foi feita ao longo de um trecho de pelo menos 100 metros. Com o intuito de uniformizar as amostras, foram escolhidas pedras que estivessem totalmente submersas, que não estivessem muito enterradas na areia, não estivessem em contato com outras e que estivessem em local de forte correnteza, situações semelhantes às escolhidas por Douglas & Lake (1994).

A retirada da pedra foi feita com o auxílio de um puçá aquático com malha de 0.25mm. em forma de U (U-Net) que minimiza a perda de organismos quando da retirada da pedra do leito do riacho (Scrimgeour *et al.* 1993). O material coletado neste puçá foi então transferido para uma bandeja branca e em seguida todos os macroinvertebrados foram coletados cuidadosamente. Paralelamente, a pedra foi examinada para a retirada de eventuais organismos que continuassem aderidos. Na escolha deste método levei em consideração (1) a facilidade e eficiência do método (Scrimgeour *et al.* 1993), (2) a disponibilidade de trabalhos na literatura que utilizaram o método e que portanto fornecem uma base comparativa (Stout & Vandermeer 1975; Minshall *et al.* 1985a; Lake *et al.* 1994), (3) que tal unidade representaria uma unidade natural da comunidade, ou seja onde as relações entre os organismos de fato acontecem (Minshall & Petersen 1985) e ainda, (4) poder tratar cada pedra como uma ilha e portanto aplicar algumas técnicas derivadas da Teoria de Biogeografia de Ilhas.

Triagem e identificação

Devido ao baixo conhecimento taxonômico dos macroinvertebrados encontrados em riachos no Sudeste do Brasil, é praticamente impossível realizar identificações no nível específico (Vanzolini 1964; Hurlbert *et al.* 1981). Assim os organismos foram identificados por meio de chaves até o menor nível possível e então designados como morfoespécies. Para a família Elmidae, apesar da presença no mesmo hábitat de larvas e adultos, apenas as primeiras foram consideradas devido a impossibilidade de associação larva-adulto. A escolha deste estágio foi feita devido a maior distinção morfológica entre as morfoespécies. Os Chironomidae, devido à grande diversidade e também dificuldade na separação mesmo em morfoespécies, foram excluídos das análises. Os procedimentos acima descritos, apesar de não serem os ideais, são os únicos viáveis na prática e são amplamente utilizados em

estudos deste tipo, mesmo em regiões temperadas onde o conhecimento taxonômico dos grupos é melhor (veja Marchant *et al.* 1995 utilizando várias resoluções taxonômicas; Oliver & Beattie 1996 com morfoespécies designadas por um não especialista; Hawkins *et al.* 1982; Williams *et al.* 1997).

Análise dos dados

Para a análise dos padrões de riqueza dentro da bacia hidrográfica, os dados de riqueza de espécies foram extrapolados pelo método do Jackknife de 2ª ordem (Colwell & Coddington 1994) e também pelo método de Stout & Vandermeer (1975), derivado a partir da Teoria de Biogeografia de Ilhas, considerando cada pedra como uma ilha. Este último é obtido a partir da iteração dos três parâmetros da seguinte equação:

$$S = a / (A^{-z} + (a/T_{\infty}))$$

onde S=riqueza média encontrada em uma amostra de tamanho A, ou seja de 1, 2, 3 etc pedras; a=taxa máxima de imigração; z=constante de proporcionalidade relativa à taxa de extinção em uma amostra (ilha) de tamanho A e T_{∞} =número total de espécies na região (aqui denominado como a riqueza extrapolada). Para ilhas de tamanho 1, utilizei a riqueza média encontrada em uma pedra. Para ilhas de tamanho 2, calculei a riqueza média encontrada em 2 pedras e assim por diante até o tamanho 25. O obtido é o equivalente a uma curva do coletor e foi feita por meio do programa PCORD (McCune & Mefford 1995). O ajuste da equação à curva construída foi feita com o programa ORIGIN (Microcal Software, Inc). Maiores informações a respeito do método podem ser obtidas em Stout & Vandermeer (1975).

A escolha destes dois métodos entre os vários disponíveis foi baseado no fato de que o primeiro é indicado como um dos mais precisos e não viciados (Palmer 1990 e 1991;

Colwell & Coddington 1994). O outro foi escolhido por ser relativamente comum na área e, além da riqueza extrapolada, fornecer outros parâmetros da estrutura da comunidade.

Com o objetivo específico de testar a existência de algum padrão ao longo da bacia, fiz regressões lineares, quadráticas e com o modelo lognormal na forma generalizada ($y=a*e^{((x-b)^2)/c}$) das riquezas encontradas e extrapoladas com a vazão de cada riacho.

Apesar do crescente número de trabalhos na literatura relatando problemas com índices de diversidade (Hurlbert 1971; Magurran 1988) calculei também o índice (alpha) de Fisher da distribuição Log-série, que foi utilizado por Flowers (1991) e portanto passível de comparação.

Para constatar (ou não) a presença de alguma forma de zonação ao longo da bacia fiz análises exploratórias com métodos multivariados. Estes métodos foram criados com o intuito maior de reduzir a complexidade dos dados de forma que possamos interpretá-los de maneira objetiva. No entanto, a grande variedade de métodos, índices de similaridade (ou distância) e transformações podem produzir, para um mesmo conjunto de dados, resultados bem diferentes, reduzindo portanto a “objetividade” (Jackson 1993). Um encontro importante, no entanto, é o fato de que a produção de diversas configurações por diversos métodos reflete em geral pouca consistência nos dados. Caso, pelo contrário, tenhamos um padrão bem definido, por exemplo ambientes claramente contrastantes quanto à poluição, o padrão será recuperado praticamente em todas as análises. Isto acaba por providenciar uma espécie de teste (apesar de subjetivo) quanto à presença ou não de algum padrão em nossos dados. Assim, fiz diversas análises e observei em que elas diferiram. Os métodos utilizados em ordenação foram: Análise de Componentes Principais (PCA) com matriz de correlação e Análise de Correspondência Destendenciada (DCA). Em classificação aglomerativa, foram utilizados UPGMA com distância de Sorensen e Euclidiana e o método de Ward com a distância Euclidiana. Finalmente em classificação divisiva, o TWINSpan com dados

qualitativos, ou seja com presença ou ausência. Antes das análises transformei os dados por $\text{Log}_{10}(x + 1)$, para diminuir o efeito de espécies muito abundantes. O programa utilizado foi o PC-ORD (McCune & Mefford 1995). Maiores informações a respeito dos métodos podem ser encontradas em Digby & Kempton (1987), Ter Braak & Prentice (1988) e no próprio programa na seção de auxílio.

Para testar a hipótese de que ao longo do ano podemos ter comunidades com maior ou menor estrutura, ou seja próximo ou longe de um estado de equilíbrio, segundo um padrão previsível, utilizei um índice proposto por Minshall *et al.* (1985a). O índice é composto pela multiplicação de 4 parâmetros: (1) a diferença entre 1 e o coeficiente de determinação (r^2) da distribuição observada ajustada ao modelo lognormal (ou seja $1-r^2$) com abundâncias em classes geométricas x2 (Krebs 1989), (2) taxa relativa de imigração (a/T_{∞}), (3) taxa de extinção (100^{-z}) e a (4) heterogeneidade espacial da comunidade (Y/T_{∞}). Os três últimos parâmetros foram derivados da equação de Stout & Vandermeer (1975).

Resultados

Riqueza ao longo do gradiente de tamanho dos riachos

Quanto à diversidade encontrada, podemos separar os riachos em três grupos, apesar de não muito distintos (Tabela 2). O primeiro, mais pobre, é composto pelos riachos 3 e 5. O segundo, com riquezas intermediárias, inclui os riachos 8, 9 e 10. E por último o grupo mais rico, composto por 1, 2, 4, 6, e 7.

Apesar da separação dos três grupos não ser muito distinta, principalmente quando analisamos as riquezas extrapoladas, eles representam 3 habitats razoavelmente distintos. Os riachos 3 e 5 são de baixa ordem (veja Tabela 1) e possuem grande quantidade de sedimento depositado sobre as pedras (daqui para frente denominados de “com sedimento”). A origem deste sedimento não foi investigada, mas no caso do riacho 3 pode ter origem no pequeno pântano distante 2 km acima do trecho de coleta e o do riacho 5 pode ser devido a desmoronamentos das margens em algum trecho acima daquele das coletas. O segundo e terceiro grupos incluem, respectivamente, os 3 riachos maiores (riachos 8 e 9, designados daqui para frente como médios e riacho 10, designado daqui para frente como grande) e 5 dos menores deste estudo (riachos 1, 2, 4, 6 e 7, designados daqui para frente como pequenos).

Minshall *et al.* (1985a) encontraram riquezas maiores em riachos de 4ª e 5ª ordem, com valores decrescentes muito similares tanto em direção a riachos maiores como a menores, formando algo parecido com uma curva normal. Segundo os critérios acima (Minshall *et al.* 1985a), temos neste estudo apenas riachos pequenos (Riachos 1, 2, 3, 4, 5, 6 e 7) e médios (riachos 8, 9 e 10). A relação esperada entre riqueza e tamanho (vazão) dos riachos seria portanto algo ascendente, seja na forma de uma reta ou com uma pequena curvatura.

Tabela 2. Diversidade de macroinvertebrados em 10 riachos na bacia do Rio do Carmo.

Riachos	S ^a		Jack 2 ^b		T _∞ ^c		α ^d		N ^e	
	verão	inverno	verão	inverno	verão	inverno	verão	inverno	verão	inverno
1	59	52	74.9	64.0	96.0	84.1	15.1	13.1	729	682
2	58	67	85.0	105.2	109.9	126.9	13.9	15.4	876	1175
3	30	34	48.0	47.4	61.1	59.4	5.3	6.8	1468	971
4	64	56	102.8	77.3	120.0	92.7	15.5	14.7	949	651
5	42	38	64.0	58.1	78.0	99.2	11.5	7.8	431	1004
6	56	61	79.3	84.3	85.6	112.1	18.0	13.7	385	1148
7	60	60	86.9	100.8	88.6	148.4	14.8	13.4	840	1149
8	45	52	71.8	72.4	100.7	92.9	11.1	14.0	636	559
9	47	56	66.3	92.0	85.2	105.0	12.6	13.4	517	856
10	--	52	--	69.2	--	63.22	--	9.2	--	2572

a. Riqueza de espécies encontrada em 25 pedras.

b. Riqueza extrapolada por meio do Jackknife de 2^a ordem.

c. Riqueza extrapolada pelo método de Stout e Vandermeer (1975)

d. Índice de diversidade (alpha) da distribuição log série de Fisher.

e. Total de indivíduos analisados.

Apenas com os riachos semelhantes em estrutura física mas variando em tamanho, ou seja retirando-se os riachos 3 e 5, os dados apresentados na Figura 3, não refletem exatamente o padrão encontrado por Minshall *et al.* (1985a). Apesar do modelo lognormal ter sido mais adequado que o de uma reta, os riachos mais diversos são bem menores que aqueles encontrados por Minshall *et al.* (1985a), como se a curva fosse deslocada para a esquerda. No entanto, como pode ser observado na Figura 3, o coeficiente de determinação, r^2 , é pequeno, principalmente com os dados extrapolados pelo método de Stout & Vandermeer (1975), utilizado pelos autores citados.

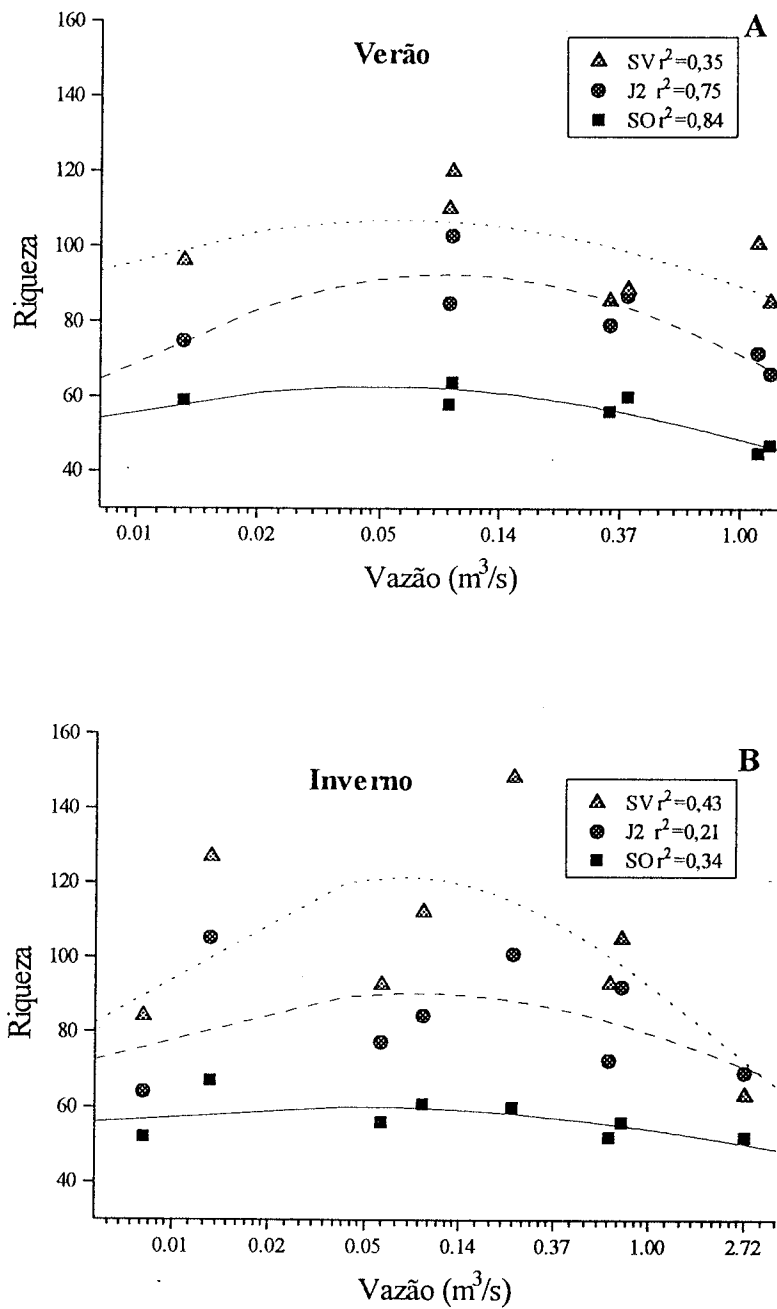


Figura 3. Relação entre a riqueza observada, extrapolada e vazão durante o verão (A) e inverno (B). As linhas representam o ajuste ao modelo lognormal na forma generalizada. SV, J2 e SO, respectivamente riqueza extrapolada pelo método de Stout & Vandermeer (1975), pelo Jackknife de 2ª ordem e riqueza observada.

A partir das classificações realizadas, os três grupos já citados aparecem mais

4 apresento a classificação por UPGMA utilizando distância de Sorensen, que creio ter sido a mais representativa. Devido a grande semelhança dos demais dendrogramas com aquele da figura 4, não os apresentarei aqui, descrevendo apenas as principais diferenças.

Nas classificações aglomerativas, o riacho 10 ficou a grande distância dos demais, refletindo a presença de diversas espécies que só apareceram aqui, em geral com grande abundância, e ausência ou baixos valores de abundância de muitas espécies comuns nos demais riachos. Dentro do grupo dos riachos pequenos, o riacho 6 aparece distante dos demais. A provável causa de tal fenômeno é a presença de algumas espécies de Trichoptera (das famílias Odontoceridae e Helicopsychidae) ausentes ou muito raras em outros locais. Dentro do grupo dos riachos pequenos, a posição de cada um, mudou um pouco de acordo com o método, porém nunca ficaram agrupados com o grupo dos médios e com sedimento. Com distância Euclidiana e os métodos de Ward e UPGMA a posição dos riachos com sedimento (riachos 3 e 5) foi semelhante a figura 4. Os 2 riachos médios (riachos 8 e 9) foram agrupados juntos como um grupo irmão ao dos com sedimento. No entanto a posição entre eles dentro grupo variou conforme o método.

Com classificação divisa pelo TWINSpan o dendrograma obtido foi um tanto diferente. As principais diferenças foram o agrupamento do riacho 9 no inverno com o grupo dos pequenos e o riachos 3 no verão e no inverno agrupado com os de tamanho médio.

Nas classificações aglomerativas, exceto o grupo 8-9 e 4-7, que tenderam a ficar agrupados de forma semelhante à Figura 4, os demais em geral foram agrupados aos pares, ou seja o mesmo riacho nas duas estações. Com o TWINSpan os pares que não ficaram agrupados verao-inverno foram 2, 5, 8 e 9.

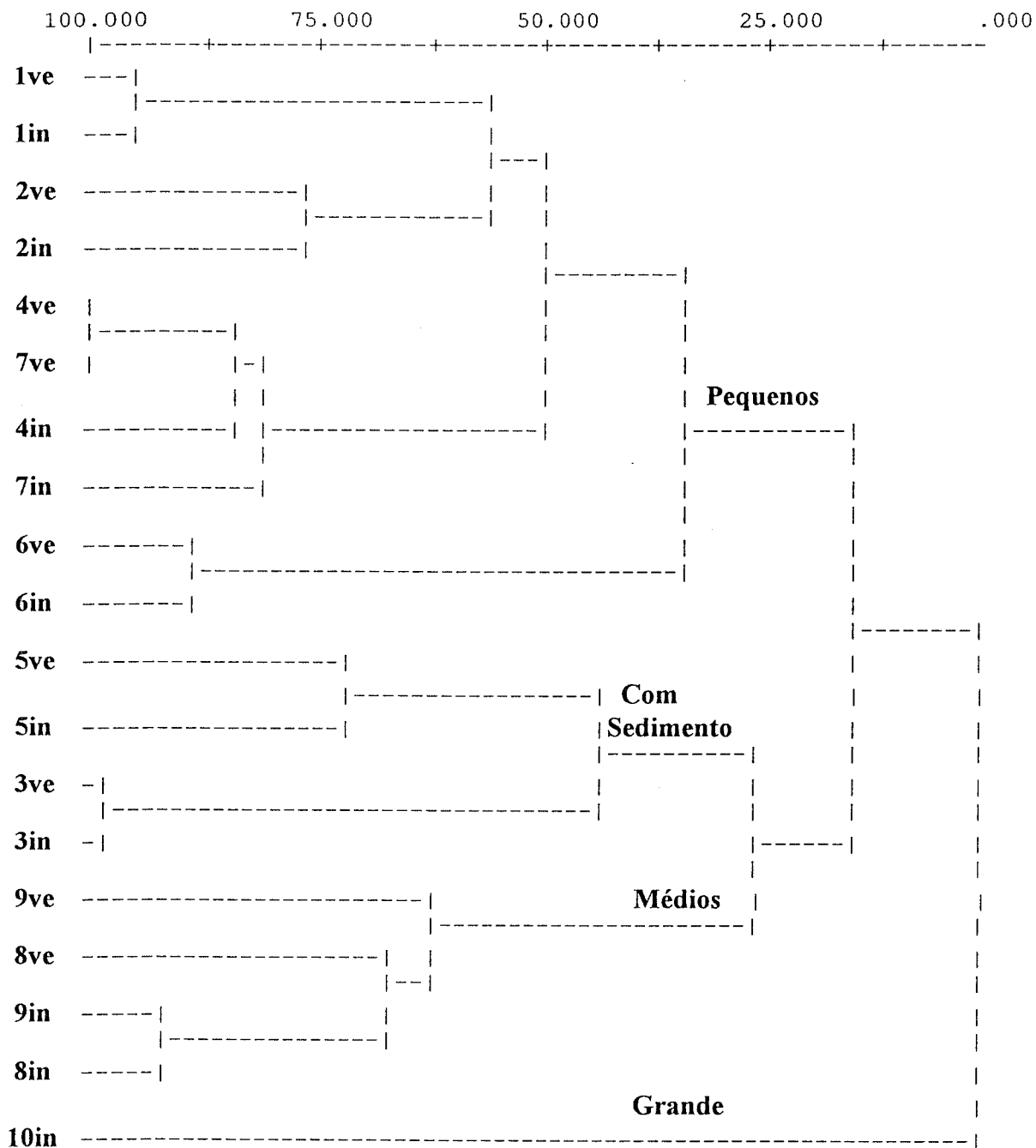


Figura 4. Classificação dos riachos no verão e inverno usando o método de UPGMA com Distância de Sorensen. A terminação “ve” e “in” indica respectivamente amostras no verão e inverno.

As ordenações obtidas (PCA e DCA) representaram a posição de cada riacho de forma semelhante às classificações (Figuras 5 e 6). O eixo 1 de todas as ordenações separou os riachos em um gradiente de tamanho, exceto para os riachos “com sedimento” que ficaram próximos aos de tamanho médio. O riacho 6, que nas classificações ficou dentro do grupo dos riachos pequenos, porém distante, foi bem separado destes no segundo e terceiro eixos do PCA (Figura 5) e no segundo do DCA (Figura 6). A distinção do grupo de riachos médios dos “com sedimentos” foi mais evidente no segundo eixo do DCA.

Um fato interessante apresentado nas ordenações foi a posição das estações verão e inverno para cada riacho. Em geral as estações de verão apareceram sempre, ou quase sempre, com os “scores” no segundo ou terceiro eixos menores que as do inverno (ou o contrário no segundo eixo do DCA, ou seja, estações de verão com valores maiores). Dos 9 pares de riachos, isto aconteceu 6 vezes no terceiro eixo do PCA e 7 vezes tanto no segundo como no terceiro eixo do DCA.

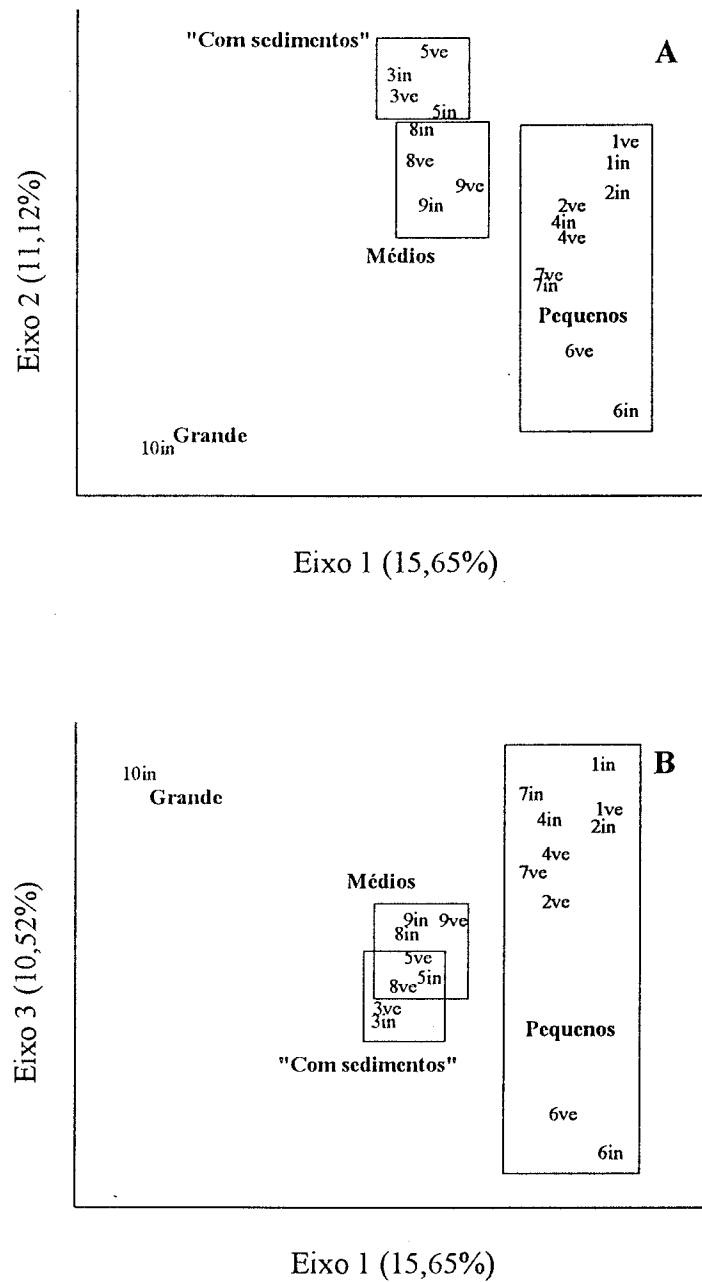


Figura 5. Ordenação dos riachos pelo método de PCA. A = Eixos 1 e 2. B = Eixos 1 e 3. A porcentagem de variância explicada nos dois primeiros eixos é 26,77 e nos três primeiros eixos 37,29.

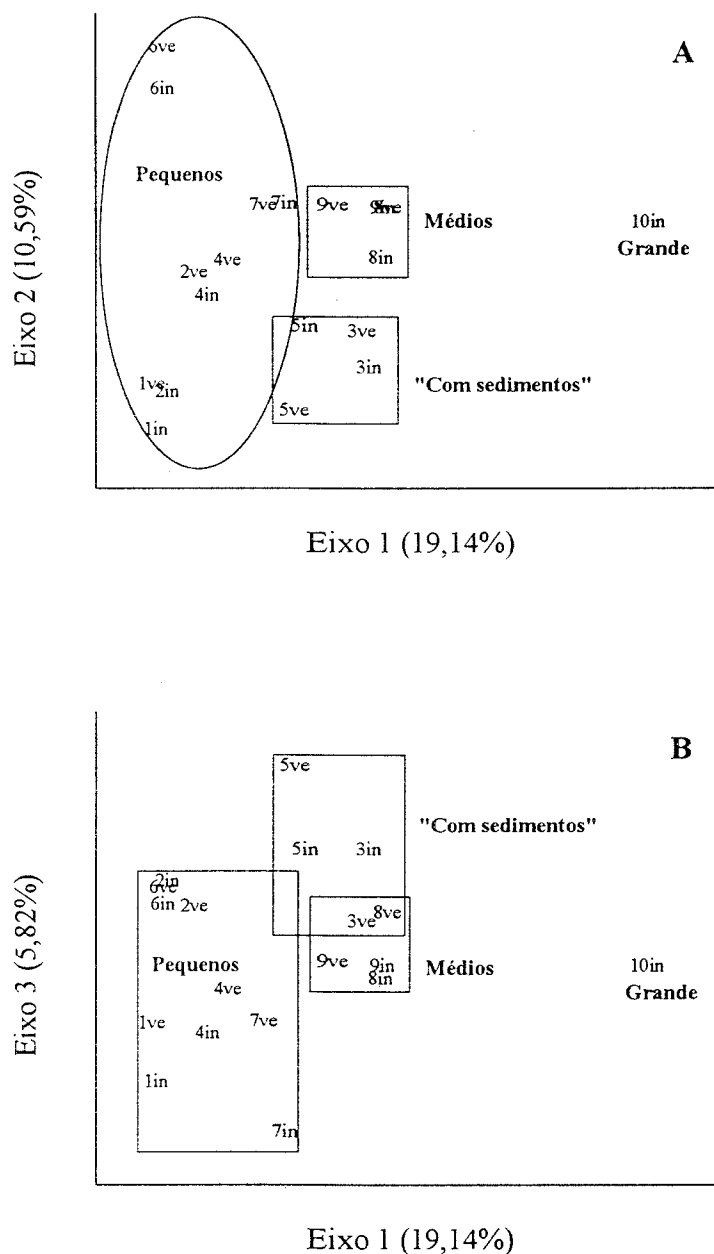


Figura 6. Ordenação dos riachos pelo método de DCA. A = Eixos 1 e 2. B = Eixos 1 e 3. A porcentagem de variância explicada nos dois primeiros eixos é 29,73 e nos três primeiros eixos 35,55.

Apesar de apenas os três primeiros eixos das ordenações já serem relativamente suficientes para a separação de grupos semelhantes aos das classificações, a variação explicada nestes três primeiros eixos é relativamente pequena, 37,3% no PCA e 35,5% no DCA, deixando ainda muita informação com os eixos superiores. Por exemplo, o riacho 2

que nas classificações ficou um pouco distante dos demais riachos menores, ficou também distante nas ordenações, porém em eixos maiores. Uma classificação por UPGMA com Distância de Sorensen dos scores dos riachos nos 6 primeiros eixos do PCA produziu resultados muito semelhantes às classificações originais.

Esta baixa variância explicada nos três primeiros eixos é devido em parte ao grande número (162) de espécies utilizadas na análise. Apesar da baixa variância, o padrão foi muito semelhante ao obtido quando a análise foi feita retirando-se as espécies raras, definidas aqui como as com abundâncias totais menores que 8 indivíduos. Um outro adendo é que o autovalor esperado ao acaso (método do “Broken-stick”) para os três primeiros eixos foi muito mais baixo que os encontrados nas análises por meio do PCA (em geral 1/4), demonstrando portanto que a análise, apesar de tudo, foi válida.

Estrutura de comunidades? Verão x Inverno

Nas ordenações observamos uma tendência de riachos de determinada estação ficarem sempre com “scores” no segundo e terceiro eixos maiores que a outra estação. No entanto, a diferença absoluta é na maioria das vezes pequena e não possui uma interpretação clara quanto a posição de uma determinada estação no contínuo de equilíbrio↔não equilíbrio.

Para abordar especificamente esta questão, calculei um índice que segundo Minshall *et al.* (1985a) deve refletir a estrutura da comunidade no contínuo equilíbrio↔não equilíbrio. O índice é composto pela multiplicação de 4 parâmetros que, segundo Minshall *et al.* (1985a), devem possuir valores menores em comunidades mais estruturadas, ou seja, em estado de maior equilíbrio onde forças determinísticas (bióticas) deveriam predominar em importância sobre aquelas de origem estocástica (abióticas). Os valores destes 4

parâmetros e do índice para os 9 riachos no verão e inverno estão na Tabela 3. Para o índice, não houve diferença significativa entre os valores para os riachos no verão e inverno (Teste de Wilcoxon, $P=0,214$).

Tabela 3. Parâmetros da estrutura de comunidades utilizados na comparação entre as estações de verão e inverno.

Riachos	a/T^a		$100^{-z}b$		$1-r^2c$		Y/T^d		$Composx1000^e$	
	verão	inverno	verão	inverno	verão	inverno	verão	inverno	verão	inverno
1	0.136	0.146	0.029	0.030	0.205	0.220	0.122	0.131	0.974	1.272
2	0.116	0.122	0.040	0.044	0.206	0.054	0.100	0.103	0.954	0.294
3	0.136	0.206	0.063	0.066	0.146	0.351	0.120	0.164	1.503	7.821
4	0.139	0.131	0.050	0.029	0.050	0.329	0.118	0.116	0.415	1.448
5	0.102	0.085	0.030	0.060	0.094	0.114	0.091	0.075	0.262	0.435
6	0.103	0.141	0.016	0.046	0.125	0.015	0.091	0.122	0.187	0.118
7	0.153	0.091	0.025	0.058	0.188	0.080	0.130	0.078	0.945	0.329
8	0.085	0.134	0.040	0.040	0.118	0.309	0.077	0.111	0.307	1.833
9	0.094	0.106	0.024	0.032	0.146	0.201	0.094	0.101	0.311	0.678

a. Taxa relativa de imigração.

b. Taxa de extinção.

c. Coeficiente de não concordância ao modelo lognormal.

d. Heterogeneidade espacial da comunidade. Y é o número médio de espécies encontradas em uma unidade amostral

e. Multiplicação dos 4 parâmetros anteriores.

Diversidade em riachos de regiões tropicais e temperadas

Para comparar a diversidade encontrada no presente trabalho com os dados disponíveis na literatura, combinei as coletas de verão e inverno, exceto o riacho 10 que foi excluído, e após calcular os valores para cada um dos 9 riachos, calculei a média (Tabela 4). Nota-se que a riqueza observada, extrapolada e o índice de diversidade alpha são semelhantes aos valores encontrados por outros autores em regiões tropicais, apesar da grande variabilidade exibida entre os diversos trabalhos. Também semelhantes aos valores de outras regiões tropicais é a abundância de indivíduos por pedra e a porcentagem de espécies presentes em uma pedra em relação ao total extrapolado (Y/T_α).

Na comparação entre regiões tropicais e temperadas, observa-se que os valores de riqueza observada, extrapolada e o índice de diversidade alpha são em geral maiores em regiões tropicais (a exceção é um estudo em região temperada da Austrália que possui valor alto de riqueza extrapolada). O número de indivíduos por pedra, por outro lado, teve maiores valores em regiões temperadas, assim como a porcentagem de espécies presentes em uma pedra em relação ao total extrapolado (Y/T_α). Este último indicando que as espécies presentes em riachos tropicais estão mais dispersas e que cada pedra constitui uma unidade menor da comunidade.

Tabela 4. Diversidade encontrada em diversos riachos em regiões tropicais e temperadas.

Região	S. obs. ^a	S. extrap. ^b	Alpha ^c	N/pedra ^e	Y/T_α ^d	Referência ^f
Trop. Austrália		247			0.143	1
Trop. Australia	105					2
Temp. Austrália		144			0.189	1
Trop. Brasil	67.6	117.6	14.6	33	0.092	3
Trop. Am. Central	43	81		21	0.099	4
Trop. Panamá	30.1		11.5			5
Trop. India	40.6		9.8			6
Temp. E.U.A.	34	37	5.0	421	0.433	7
Temp. E.U.A	23	31		79	0.287	4

a. Riqueza observada.

b. Riqueza extrapolada pelo método de Stout & Vandermeer (1975).

c. Índice de diversidade (alpha) da distribuição logsérie de Fisher.

d. Razão da riqueza média encontrada em uma pedra pela riqueza extrapolada.

e. Número médio de indivíduos encontrados em uma pedra.

f. Os valores em geral referem-se a média de diversos riachos ou de apenas um, porém em diversas épocas de coleta. 1. Lake *et al.* (1994). 2. Pearson *et al.* (1986). 3. Presente estudo. 4. Stout & Vandermeer (1975). 5. Flowers (1991). 6. Burton & Sivaramakrishnan (1993). 7. Minshall *et al.* (1985a)

Discussão

O padrão de diversidade encontrado ao longo da bacia foi algo semelhante ao previsto pelo CCF. No entanto, os riachos de maior diversidade foram bem menores que aqueles encontrados por Stanford & Ward (1983), Minshall *et al.* (1985a) e também daquele idealizado pelos autores do Conceito em um trabalho que tenta explicar possíveis variações do padrão previsto (Figura 1 em Minshall *et al.* 1985b). Apesar do modelo lognormal ter sido melhor que o de uma reta, os valores são muito dispersos e são refletidos num baixo coeficiente de determinação (r^2), principalmente com riqueza extrapolada pelo método de Stout & Vandermeer (1975). Trabalhos feitos em outras regiões que não a neártica também suportam apenas fracamente o conceito (Lake *et al.* 1994) ou nem mesmo isso (Burton & Sivaramakrishnan 1993).

O principal fator, apontado pelo CCF, determinante deste possível padrão ao longo da bacia é a variação em temperatura; onde maior a variação ao longo do dia e também do ano, maior seria a riqueza. Em riachos em torno de 2ª ordem, onde foi encontrada a maior riqueza neste estudo, esta variação é muito pequena, sugerindo que outros fatores poderiam estar determinando tal padrão. Death & Winterbourn (1995) apontam a estabilidade do habitat como o maior determinante de riqueza e equitabilidade. Habitats mais estáveis suportariam uma comunidade mais rica e habitats com média estabilidade, composições mais equitativas. No presente trabalho não foi possível realizar tais medidas de estabilidade, mas a explicação pode ser plausível.

Adicionalmente, a relativa baixa riqueza encontrada no menor riacho deste estudo (Barranquinho) pode ser devido a pequena vazão e pequena fonte ("pool") de colonizadores. No inverno, a pequena vazão (e também velocidade) encontrada pode ter limitado a presença de diversas espécies restritas a microambientes de grande velocidade. Já

no verão, perturbações por enchentes poderiam deixar a comunidade alterada por mais tempo. Pois ao contrário dos demais riachos, onde existe uma grande fonte colonizadora (ou seja o trecho acima; Minshall & Petersen 1985), neste a colonização seria mais lenta, indicando que diferentes fatores podem estar atuando em riachos de diferentes tamanhos. Observe que, retirando este riacho da Figura 3, a relação se torna praticamente linear, com riachos menores sendo os mais ricos. Estudos futuros que tenham como objetivo específico a investigação da importância de diferentes fatores, como os citados acima, em diferentes tipos de riachos poderão trazer valiosas respostas.

Com as ordenações foi possível separar os riachos em um gradiente de tamanho ao longo do eixo 1 e com os eixos 2 e 3 separar os riachos com sedimento sobre as pedras. As classificações demonstraram resultados semelhantes. As variações encontradas nas diferentes ordenações em geral também foram encontradas nas classificações, indicando que tais variações refletem realmente posições não consistentes. Um exemplo disto é o caso do riacho Três Córregos (Figuras 5 e 6). Isto reforça a utilização de diversas análises multivariadas para se decidir ou não por determinado padrão.

Os resultados encontrados estão de acordo com outros trabalhos que indicam haver modificações graduais na fauna ao longo de um contínuo de tamanho de riachos (Hynes 1971; Allan 1975; Richards & Minshall 1992; Froehlich & Oliveira 1997). Este gradiente parece não ser devido ao tamanho do riacho simplesmente, mas a diversas outras características do habitat, tais como velocidade, tipo de substrato, estabilidade etc (Statzner & Higler 1986; Hawkins 1988).

A tendência de riachos em uma estação ficarem com os "scores" maiores (ou menores, dependendo da análise) que a outra também foi encontrada por Bunn *et al.* (1986) em um estudo em região temperada da Austrália. No entanto, a distância entre os pares nas duas estações foi muito maior, indicando a existência de maior sazonalidade.

Resultados semelhantes aos das análises multivariadas foram encontrados quando se analisou a riqueza encontrada, extrapolada e o índice de diversidade alpha. Nota-se que no geral os riachos menores tendem a ser mais ricos que os maiores e estes, mais ricos que os que possuem sedimento sobre as pedras. Isto implica numa certa previsibilidade da diversidade em função do habitat. Em conjunto, os resultados de riqueza/diversidade e das análises multivariadas, indicam que a composição e abundância de espécies num dado local têm um caráter determinístico, apesar da variação estocástica na abundância de algumas poucas espécies (Bunn & Hugues 1997). Resultados semelhantes são apresentados por Patrick (1975) para riachos em regiões temperadas. Por outro lado, Flowers (1991) em um trabalho com 25 riachos no Panamá concluiu que a variação encontrada entre riachos em uma área tropical é tão grande e importante quanto um gradiente latitudinal. As maiores variações encontradas no presente trabalho foram plenamente associadas a diferenças físicas nos riachos. Comparações mais precisas devem ser feitas apenas em trabalhos com uma metodologia de coleta, triagem e identificação semelhante e adequada. Nota-se no entanto que a metodologia semiquantitativa e o pequeno tamanho amostral utilizado por Flowers (1991) tornam suas conclusões um tanto fracas.

A hipótese de que num mesmo riacho poderemos encontrar comunidades em maior ou menor equilíbrio em diferentes estações do ano (Minshall & Petersen 1985; Minshall *et al.* 1985a) não foi sustentada analisando todos os riachos simultaneamente. Apenas com os riachos maiores, em que foi possível a coleta de dados no verão e no inverno, houve um aumento razoável na diversidade do verão para o inverno. Mas isto não foi consistente com os outros parâmetros calculados para avaliar o quanto uma comunidade pode estar mais próxima ao equilíbrio que outra. A grande similaridade encontrada no mesmo riacho entre as duas estações, tanto nas ordenações como nas classificações, também é um indicativo de que as comunidades não tiveram suas estruturas alteradas. Uma possível explicação é que,

sendo as enchentes razoavelmente periódicas e previsíveis, a fauna possa estar adaptada a estas perturbações (Winterbottom *et al.* 1997). Neste caso, alterações reais na estrutura só aconteceriam em situações extremas. Ou seja, o patamar para que uma perturbação tenha efeitos na comunidade deve ser relativamente alto (Angradi 1997).

Comparações de diversidade de macroinvertebrados entre regiões tropicais e temperadas são um tanto dificultadas pela grande variação nas metodologias de coleta, triagem e identificação utilizadas por diversos autores. Apesar disto, os resultados confirmaram a conclusão de outros autores de que riachos tropicais são de fato mais ricos (Stout & Vandermeer 1975; Lake *et al.* 1994). A semelhança com os parâmetros da equação de Stout & Vandermeer (1975) obtidos em outras regiões tropicais indicam também maior semelhança entre riachos tropicais, apesar dos trabalhos terem sido feitos em diferentes regiões zoogeográficas.

De maneira geral, os riachos estudados possuem uma comunidade razoavelmente rica e persistente entre as estações. Apesar da grande variação na abundância de algumas espécies entre habitats semelhantes (Bunn & Hughes 1997), isto parece não alterar a configuração final da comunidade, indicando que as características físicas do habitat tem papel determinante na composição e estrutura da comunidade.

Literatura citada

- Allan, J. D. 1975. The distributional ecology and diversity of benthic insects in Cement Creek, Colorado. *Ecology* 56:1040-1053.
- Angradi, T. R. 1997. Hydrologic context and macroinvertebrate community response to floods in an Appalachian headwater stream. *American Midland Naturalist* 138:371-386.
- Bunn, S. E., D. H. Edward & N.R. Loneragan. 1986. Spatial and temporal variation in the macroinvertebrate fauna of streams of the northern jarrah forest, Western Australia: community structure. *Freshwater Biology* 16:67-91.
- Bunn, S. E. & J. M. Hugues. 1997. Dispersal and recruitment in streams: evidence from genetic studies. *Journal of the North American Benthological Society* 16:338-346.
- Burton, T. M. & K. G. Sivaramakrishnan. 1993. Composition of the insect community in the streams of the Silent Valley National Park in southern India. *Tropical Ecology* 34:1-16.
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B* 345:101-118.
- Death, R. G. & M. J. Winterbourn. 1995. Diversity patterns in stream benthic invertebrate communities: the influence of habitat stability. *Ecology* 76:1446-1460.
- Digby, P. G. N. & R. A. Kempton. 1987. *Multivariate Analysis of Ecological Communities*, 1a Ed. Chapman & Hall, London.
- Douglas, M. & P. S. Lake. 1994. Species richness of stream stones: an investigation of the mechanisms generating the species-area relationship. *Oikos* 69:387-396.
- Ferreira, M. J. N. & C. J. Froehlich. 1992. Estudo da fauna de Ephemeroptera (Insecta) do Córrego do Pedregulho (Pedregulho, SP, Brasil) com aspectos da biologia de *Thraulodes schlinger* Traver & Edmunds, 1967. *Revista Brasileira de Entomologia* 36:541-548.
- Flecker, A. S. & B. Feifarek. 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology* 31:131-142.
- Flowers, R. W. 1991. Diversity of stream-living insects in northwestern Panamá. *Journal of the North American Benthological Society* 10:322-334.
- Froehlich, C. G. 1966. Fritz Müller e os insetos aquáticos. *Ciência e Cultura* 18:384-386.

- Froehlich, C. G. & L. G. Oliveira. 1997. Ephemeroptera and Plecoptera nymphs from riffles in low-order streams in southeastern Brazil. Pages 180-185 in P. Landolt and M. Sartori, editors. *Ephemeroptera & Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. MTL, Fribourg.
- Grossman, G. D. 1982. Dynamics and organization of a rocky intertidal fish assemblage: the persistence and resilience of taxocenose structure. *The American Naturalist* 119:611-637.
- Grossman, G. D., P. B. Moyle & J. O. J. Whitaker. 1982. Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage: a test of community theory. *The American Naturalist* 120:423-454.
- Hawkins, C. P. 1988. Effects of watershed vegetation and disturbance on invertebrate community structure in western Cascade streams: Implications for stream ecosystem theory. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Limnologie* 23:1167-1173.
- Hawkins, C. P., M. L. Murphy & N. H. Anderson. 1982. Effects of canopy, substrate composition, and gradient on the structure of macroinvertebrate communities in Cascade Range streams of Oregon. *Ecology* 63:1840-1856.
- Hurlbert, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology* 52:577-586.
- Hurlbert, S. H., G. Rodríguez & N. D. Santos, ed. 1981. *Aquatic Biota of Tropical South America*. Volume Part 1. San Diego State University Press, San Diego.
- Hynes, H. B. N. 1971. Zonation of the invertebrate fauna in a West Indian stream. *Hydrobiologia* 38:1-8.
- Jackson, D. A. 1993. Multivariate analysis of benthic invertebrate communities: the implication of choosing particular data standardizations, measures of association, and ordination methods. *Hydrobiologia* 268:9-26.
- Jackson, J. K. & B. W. Sweeney. 1995a. Research in tropical streams and rivers: introduction to a series of papers. *Journal of the North American Benthological Society* 14:2-4.
- .1995b. Present status and future directions of tropical stream research. *Journal of the North American Benthological Society* 14:5-11.
- Joly, C. A., H. F. Leitão-Filho & S. M. Silva. 1990. O patrimônio florístico (The floristic heritage). Pages 96-108 in I. G. Câmara, ed. *Atlantic Rain Forest*. Ed. Index e Fund. SOS Mata Atlântica.
- Kodric-Brown, A. & J. H. Brown. 1993. Highly structured fish communities in Australian desert springs. *Ecology* 74:1847-1855.

- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row Publishers, NY.
- Lake, P. S., E. S. G. Schreiber, B. J. Milne & R. G. Pearson. 1994. Species richness in streams: patterns over time, with stream size and with latitude. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Limnologie* 25:1822-1826.
- Lutz, A. 1930. *Biología das águas torrencias e encachoeiradas*. Archivos da Sociedade de Biologia-Montevideo Suplemento-Fascículo 1:114-120.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row, New York.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Croom Helm, London.
- Marchant, R., L. A. Barmuta & B. C. Chessman. 1995. Influence of sample quantification and taxonomic resolution on the ordination of macroinvertebrate communities from running waters in Victoria, Australia. *Marine and Freshwater Research* 46:501-506.
- McCune, B. & M. J. Mefford. 1995. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 2.01*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- Medeiros, M. B. & A. J. A. Rocha. 1997. Caracterização das comunidades de macroinvertebrados bentônicos do córrego Riacho Fundo, Brasília-DF, visando a utilização destas como bioindicadores de ambientes alterados. Pag. 135-141 *in* L. L. Leite & C. H. Saito, ed. *Contribuição ao Conhecimento Ecológico do Cerrado*. Depto. Ecologia-Universidade de Brasília, Brasília.
- Minshall, G. W. & R. C. J. Petersen. 1985. Towards a theory of macroinvertebrate community structure in stream ecosystem. *Archiv für Hydrobiologie* 104:49-76.
- Minshall, G. W., R. C. J. Petersen & C. F. Nimz. 1985a. Species richness in streams of different size from the same drainage basin. *The American Naturalist* 125:16-38.
- Minshall, G. W., K. W. Cummins, R. C. Petersen, C. E. Cushing, D. A. Bruns, J. R. Sedell & R. L. Vannote. 1985b. Developments in stream ecosystem theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 42:1045-1055.
- Moreira, G. R. P. & G. Sato. 1996. Blackfly oviposition on riparian vegetation of waterfalls in an Atlantic Rain Forest stream. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 25:557-562.
- Müller, F. 1880. Sobre as casa construídas pelas larvas de insectos trichopteros da provincia de Santa Catarina. *Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro* 3:99-134 mais estampas 8 a 10.
- Nolte, U., M. J. Oliveira & E. Stur. 1997. Seasonal, discharge-driven patterns of mayfly assemblages in an intermittent Neotropical stream. *Freshwater Biology* 37:333-343.

- Oliver, I. & A. J. Beattie. 1995. Invertebrates morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology* 10:99-109.
- Palmer, M. W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71:1195-1198.
- . 1991. Estimating species richness: the second-order jackknife reconsidered. *Ecology* 72:1512-1513.
- Paprocki, H. 1997. Aspectos da ecologia de comunidades de insetos aquáticos em dois riachos da Serra do Cipó/MG. Tese de Mestrado. Faculdade Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP.
- Patrick, R. 1964. A discussion of the results of the Catherwood Expedition to the Peruvian headwaters of the Amazon. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Limnologie* 15:1084-1090.
- Patrick, R. 1966. The Catherwood Foundation Peruvian Amazon Expedition: limnological and systematics studies. *Monographs of Academic Natural Science Philadelphia* 14:1-495.
- Patrick, R. 1975. Stream Communities. Pages 445-459 *in* M. L. Cody & J. M. Diamond, (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press, Cambridge.
- Pearson, R. G., L. J. Benson & R. E. W. Smith. 1986. Diversity and abundance of the fauna in Yuccabine Creek, a tropical rainforest stream. *Monographiae Biologicae* 61:329-342.
- Richards, C. & G. W. Minshall. 1992. Spatial and temporal trends in stream macroinvertebrate communities: the influence of catchment disturbance. *Hydrobiologia* 241:173-184.
- Roughgarden, J. 1989. The Structure and Assembly of Communities. Pages 203-226 *in* J. Roughgarden, R. M. May & S. A. Levin, ed. *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Scrimgeour, G. J., J. M. Culp & N. E. Glozier. 1993. An improved technique for sampling lotic invertebrates. *Hydrobiologia* 254:65-71.
- Schroeder-Araujo, L. T. & M. N. Cipolli. 1986. Organismos bentônicos como indicadores da qualidade da água de rios do Parque Estadual de Campos do Jordão, SP. *Boletim do Instituto de Pesca* 13:77-83.
- Schubart, O. 1946. Observações sobre a produtividade biológica das águas de Monte Alegre. A fauna aquática da região. *Boletim de Indústria Animal* 8:22-54.
- Shiel, R. J. & W. D. Williams. 1990. Species richness in tropical fresh waters of Australia. *Hydrobiologia* 202:175-183.

- Stanford, J. A. & J. V. Ward. 1983. Insect species diversity as a function of environmental variability and disturbance in stream systems. Pages 265-278 in J. R. Barnes & G. W. Minshall, ed. *Stream Ecology. Application and Testing of General Ecological Theory*. Plenum Press, New York.
- Statzner, B. & B. Higler. 1985. Questions and comments on the river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 42:1038-1044.
- . 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology* 16:127-139.
- Stout, J. & J. Vandermeer. 1975. Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *The American Naturalist* 109:263-280.
- Ter Braak, C. J. F. & I. C. Prentice. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18:271-317.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell & C. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 37:130-137.
- Vanzolini, P. E. 1964. *História Natural de Organismos Aquáticos do Brasil*. Bibliografia comentada. FAPESP, São Paulo.
- Walker, I. 1994. The benthic litter-dwelling macrofauna of the Amazonian forest stream Tarumã-Mirim: patterns of colonization and their implications for community stability. *Hydrobiologia* 291:75-92.
- Williams, D. D., N. E. Williams & Y. Cao. 1997. Spatial differences in macroinvertebrate community structure in springs in southeastern Ontario in relation to their chemical and physical environments. *Canadian Journal of Zoology* 75:1404-1414.
- Winterbottom, J. H., S. E. Orton, A. G. Hildrew & J. Lancaster. 1997. Field experiments on flow refugia in streams. *Freshwater Biology* 37:569-580.
- Winterbourn, M. J., J. R. Rounick & B. Cowie. 1981. Are New Zealand stream ecosystems really different? *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 15:321-328.

Apêndice 1. Continuação.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Hemiptera										
Naucoridae										
42		X	X	X			X	X	X	X
43						X	X			
Megaloptera										
Corydalidae										
44	X	X	X	X	X			X	X	X
Trichoptera										
Anomalopsychidae										
45				X						
Calamoceratidae										
46							X			
47	X	X		X	X	X		X	X	
48	X	X		X	X	X	X	X	X	
Ecnomidae										
49							X			
Glossosomatidae										
50	X	X		X	X	X	X	X	X	X
51		X				X				
Helicopsychidae										
52		X				X				
53	X	X		X			X			
54						X				
55	X			X						
56	X	X		X		X	X		X	
Hydrobiosidae										
57	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
58										X
Hydropsychidae										
59	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
60	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
61		X	X	X	X	X	X	X	X	X
62				X		X	X		X	
63							X			X
64									X	
65										X
66										X
67								X		
Hydroptilidae										
68	X	X	X	X		X	X	X	X	X
69	X	X		X			X	X	X	
70										X
71	X				X		X	X		
72		X	X	X	X	X	X	X	X	X
73		X	X		X		X			X
74								X	X	X
75	X	X		X		X	X			
76			X	X	X	X	X	X	X	X
Leptoceridae										
77	X	X		X	X	X	X	X	X	
78	X	X		X		X	X	X	X	
79	X	X	X	X	X		X		X	
80	X	X				X	X	X		

Apêndice 1. Continuação.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Hydrophilidae										
122	sp1		X			X					
123	sp2							X			
	Psephenidae										
124	sp1				X	X		X	X	X	X
125	sp2		X	X			X	X	X	X	
126	sp3				X			X		X	
127	sp4	X	X								
	Scirtidae										
128	sp1	X	X		X		X	X			
	Diptera										
	Blephariceridae										
129	sp1								X		X
	Ceratopogonidae										
130	sp1					X					
131	sp2	X	X								
132	sp3	X	X		X	X		X		X	
133	sp4	X	X		X		X	X	X	X	
134	sp5						X				
135	sp6							X			
136	sp7						X				
137	sp8	X									
	Empididae										
138	sp1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
139	sp2										X
	Muscoidea										
140	sp1		X				X				
141	sp2						X				
142	sp3					X					
143	sp4					X					
144	sp5					X			X	X	
145	sp6				X	X			X		
146	sp7							X			
	Psychodidae										
147	sp1	X			X			X	X	X	X
	Simuliidae										
148	sp1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
149	sp2	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Tipulidae										
150	sp1	X	X		X		X	X	X	X	
151	sp2	X	X		X	X	X	X	X	X	
152	sp3				X			X			
153	sp4						X				
154	sp5			X							
155	sp6	X									
	Platyhelminthes										
	Turbellaria										
156	sp1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
	Annelida										
	Oligochaeta										
157	sp1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Hirudinea										
158	sp1	X					X				

