UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Avaliação do papel das perturbações físicas do substrato sobre a fauna de
macroinvertebrados aquáticos de um riacho neotropical.

Rafael Silva Gandolfo

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
da USP, como parte das exigências para
obtenção do título de Mestre em Ciências,
Área: Entomologia.

RIBEIRÃO PRETO – SP

2012

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Avaliação do papel das perturbações físicas do substrato sobre a fauna de
macroinvertebrados aquáticos de um riacho neotropical.

Rafael Silva Gandolfo

Orientador: Prof. Dr. Pitágoras da Conceição Bispo

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
da USP, como parte das exigências para
obtenção do título de Mestre em Ciências,
Área: Entomologia.

RIBEIRÃO PRETO – SP

2012

FICHA CATALOGRÁFICA

GANDOLFO, Rafael Silva

Avaliação do papel das perturbações físicas do substrato sobre a fauna de macroinvertebrados aquáticos de um riacho neotropical. Ribeirão Preto, 2012.

vii + 35 pp.

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Entomologia.

Orientador: Prof. Dr. Pitágoras da Conceição Bispo

1. Ambientes lóticos. 2. Insetos aquáticos. 3. Diversidade. 4. Mata Atlântica. 5. Riqueza. 6. Abundância.

Aos meus pais, que acreditaram em mim desde o início e não pouparam esforços para que eu alcançasse meus objetivos, e ao meu Mestre, que tornou tudo isso possível.

“Não sabendo que era impossível, ele foi lá e fez”.

Jean Cocteau

Agradecimentos

Antes de tudo gostaria de me desculpar com todos aqueles que esqueci de citar e que deveriam fazer parte deste agradecimento!

Sou grato, em primeiro lugar, ao professor Pitágoras da Conceição Bispo por aceitar este projeto, pela orientação desde a graduação, pela confiança em mim depositada, pela grande vontade em querer ensinar, pela dedicação, pela amizade, pela paciência e pelas experiências que me proporcionou. Obrigado Professor!

Agradeço especialmente a Elisa Yokoyama, pela grande ajuda em campo durante os dois meses de experimento. Foram longos os dias dentro do Lajeado enfrentando o frio, a chuva, a água gelada do riacho e os pernilongos, e grande foi sua coragem para andar de moto comigo pelas estradas do parque. Peço desculpas pelo tombo de moto! E também pela grande ajuda na identificação da fauna de Trichoptera. Agradeço também a Maria Paula Barchi Bertolucci, a Anelisa Santos Duarte e o Rafael Moretto, pela grande ajuda e pela companhia durante os vários dias em campo, além das deliciosas comidas que vocês preparam durante essa “aventura”.

Aos funcionários do Parque Estadual Intervales, agradeço infinitamente pela grande ajuda com o trabalho de campo, pela hospitalidade incomparável e pela enorme disposição para nos ajudar. E agradeço especialmente ao Faustino e ao Sr. Elizeu, que tanto me ensinaram e me ajudaram, e pelas ótimas conversas e histórias.

Pela estadia em Ribeirão Preto durante as disciplinas, sou muito grato ao Gabriel Paciência e ao Rafael Moretto.

A Inajara Fiusa e Gustavo Gerônimo, meu muito obrigado pelas infinitas lâminas de quironomídeos!

Agradeço também ao Tadeu Fracarolli que ajudou com a fauna de Coleoptera, ao Lucas Souza com a fauna de Ephemeroptera, Marcos Carneiro com a fauna de Plecoptera, Alexandre Ribeiro e Ricardo Cardoso com a fauna de Chironomidae, Rhainner Guilherme com a fauna de Odonata e Gabriel Paciência e Lucas Lecci pelas dicas e pela ajuda na identificação dos insetos e a todos os amigos do Laboratório de Biologia Aquática da Unesp de Assis, pois, mesmo que indiretamente, participaram desse projeto.

Agradeço ao Programa de Pós Graduação em Entomologia da FFCLRP - USP – Ribeirão Preto pela grande oportunidade que me foi dada, e agradeço especialmente à Renata Andrade Cavallari e Vera Cássia Cicilini de Lucca, pela eficiência e por várias vezes me ajudar com a burocracia; ao Departamento de Ciências Biológicas da UNESP de Assis por disponibilizar a infraestrutura para realizar o projeto, em especial ao funcionário José Gilberto Milani, o Giba, pelo apoio técnico.

Pelo apoio financeiro agradeço ao CNPq pela bolsa durante os dois anos de mestrado e à FAPESP pelo apoio financeiro no projeto “Diversidade, densidade, biomassa, composição faunística e relações tróficas de insetos aquáticos de riachos em diferentes substratos e mesohabitats” (proc. 2009/53233-7) no qual este trabalho está inserido.

Por último, mas não menos importante, agradeço aos meus pais Marcia e Daniel, por sempre me apoiarem e me ajudarem em tudo, aos meus irmãos Gustavo e Felipe, que me acompanharam nas minhas jornadas, e a todos os meus amigos que sempre estiveram ao meu lado. De uma forma ou de outra, todos vocês foram importantes para a realização desse trabalho. Muito obrigado a todos!

SUMÁRIO

Resumo.....	1
Abstract.....	2
Capítulo I – Introdução geral.	
1. Introdução geral.....	4
2. Considerações.....	6
3. Referências bibliográficas.....	6
 Capítulo II - Avaliação do papel das perturbações físicas do substrato sobre a fauna de macroinvertebrados aquáticos de um riacho neotropical.	
1. Introdução.....	9
2. Materiais e métodos.....	12
2.1. Área de estudo.....	12
2.2. Experimento e identificação taxonômica	13
2.3. Análise dos dados	14
3. Resultados.....	16
4. Discussão.....	21
4.1. Abundância.....	21
4.2. Riqueza.....	23
4.3. Composição faunística.....	25
5. Referências bibliográficas.....	27
Apêndice I.....	32

Resumo

O presente trabalho testou o efeito da frequência, intensidade e tamanho da área de perturbações físicas sobre a comunidade de macroinvertebrados aquáticos, visando responder as seguintes questões: 1) a abundância, riqueza e composição dos macroinvertebrados são afetadas pelas perturbações físicas? 2) os resultados encontrados se enquadram nas predições da hipótese da perturbação intermediária (HPI) ou do modelo de equilíbrio dinâmico (MED)? Para responder estas questões manipulações experimentais do substrato (frequência, intensidade e tamanho da área de perturbação) foram realizadas e foram avaliados os seus efeitos sobre a fauna de macroinvertebrados aquáticos de um riacho de Mata Atlântica do Sudeste do Brasil. Os nossos resultados mostraram que as perturbações físicas não influenciaram a abundância e a riqueza da fauna, não se encaixando nas predições da HPI e do modelo de equilíbrio dinâmico MED. Por outro lado, a frequência afetou a composição faunística sugerindo que alguns grupos demandam um maior tempo para colonizar o substrato. Apesar de reconhecermos que alguns poucos grupos são afetados pela frequência de perturbação, a maior parte da fauna do riacho estudado deve ter uma alta mobilidade e resiliência talvez como um reflexo do alto dinamismo deste riacho, no qual é possível observar que o substrato se move em maior ou menor grau dependendo das intensidades das chuvas. Os nossos resultados sugerem que as perturbações experimentais criaram manchas desocupadas, as quais foram rapidamente ocupadas pela maior parte da fauna de macroinvertebrados aquáticos. Portanto, a capacidade de colonização dos diferentes táxons e a redistribuição entre manchas ocupadas e desocupadas devem ter um papel fundamental na dinâmica da fauna do riacho estudado.

Abstract

The present work tested the effects of frequency, intensity and disturbance area on the aquatic macroinvertebrate assemblages, in order to answer the following questions: 1) do the physical disturbances affect the abundance, richness and composition of macroinvertebrate assemblages? 2) Do the finding results confirm the intermediate-disturbance hypothesis (HPI) or dynamic-equilibrium model (MED) predictions? To answer these questions, experimental manipulation of substrate (frequency, intensity and size of disturbed area) were made and their effects on aquatic macroinvertebrate fauna in an Atlantic Forest stream (Southeast of Brazil) were evaluated. The abundance and richness were not influenced by the physical disturbance and this result was not in accordance with predictions of the HPI and MED. On the other hand, the frequency affected the faunal composition suggesting that some groups demand a longer period to colonize the substrate. Although, we recognize that some groups are affected by the disturbance frequency, the most part of the stream fauna should have a higher mobility and resilience, maybe as a reflect of the higher dynamism of this stream, in which is possible to observe that the substrate moves in a higher or lower rate depending on the rain intensity. Our results suggest that the experimental disturbance generate unoccupied patches which were promptly occupied by the major part of the taxa of aquatic macroinvertebrate fauna. Therefore, the colonization capacity of the different taxa and the redistribution between occupied and unoccupied patches should have a fundamental role on the fauna dynamics in the studied stream.

Capítulo I

Introdução Geral

1. Introdução geral

Ecossistemas lóticos, representados por rios e riachos, possuem fluxo unidirecional, ausência de estratificação térmica e alta variação das condições físicas e químicas, pois apresentam variações estruturais e funcionais ao longo do seu percurso. São sistemas abertos e os nutrientes estão presentes por um tempo relativamente curto em cada trecho, estando em trânsito e podendo ser utilizados pelos organismos ali presentes (Maier, 1978; Maitland, 1978). Possuem instabilidade na morfologia do leito e do canal, alto grau de heterogeneidade em todas as escalas espaciais e aparente organização hierárquica (Giller & Malmqvist, 1998). Para fins de estudo, segundo Strahler (1957), podemos classificar os ambientes lóticos em ordens, onde um riacho originado na nascente, sem tributário, é considerado de primeira ordem. A confluência de dois riachos de primeira ordem origina um riacho de segunda ordem, assim como a confluência de dois riachos de segunda ordem origina um de terceira ordem, sendo esse raciocínio seguido para toda a bacia hidrográfica. Adicionalmente, além das dimensões espaciais (longitudinal, vertical, lateral), a variabilidade dos ambientes lóticos também pode ser interpretada considerando a dimensão temporal (Ward, 1989).

Um grupo com grande importância ecológica nos riachos são os macroinvertebrados bentônicos, pois apresentam um papel fundamental na ciclagem de materiais e na cadeia alimentar, sendo um importante elo nas transferências tróficas (Vanotte et al., 1980; Bispo et al., 2006; Abílio et al., 2007). Entre os macroinvertebrados aquáticos, a entomofauna constitui um dos principais grupos, sendo composta, entre outros, pelas ordens Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Hemiptera, Coleoptera, Megaloptera, Trichoptera e Diptera. (Merrit & Cummins, 1979). Muitos fatores afetam a estruturação da comunidade de macroinvertebrados aquáticos, e dentre esses fatores as

perturbações tem ocupado um papel central na ecologia de riachos (Resh et al., 1988; Lake, 1990, 2000; Poff, 1992).

As perturbações nos riachos podem ser caracterizadas conforme seu padrão temporal. Assim, Lake (2000) as classificam como sendo dos tipos pulso (“pulse”), prensa (“presses”) e rampa (“ramp”). As perturbações do tipo pulso são de curto prazo, basicamente causadas pelo aumento da vazão durante as cheias que, sendo previsíveis ou não, alteram as características abióticas causando mudanças nas comunidades bióticas. As perturbações do tipo prensa podem surgir bruscamente, atingindo um nível constante que é mantido ao longo do tempo. Como exemplos deste tipo de perturbação temos, a sedimentação do leito causada por um deslizamento da encosta, a construção de barragens ou o derramamento de metais pesados na água. As perturbações do tipo rampa aumentam progressivamente ao longo do tempo, demorando muito para atingir um nível constante ou mesmo nunca atingindo esta constância. Exemplos de perturbações em rampa são as secas que persistem por muito tempo, processos de assoreamento ou propagação de espécies invasoras. O riacho estudado no presente trabalho é perturbado pelos picos de vazão causados pelas chuvas, quando o substrato é revirado pelo movimento das águas. Assim podemos classificar essa perturbação como sendo do tipo pulso.

Diante do exposto, o presente trabalho teve como objetivo geral testar os efeitos das perturbações físicas sobre a fauna de macroinvertebrados de um riacho do Sudeste do Brasil.

2. Considerações

O presente trabalho foi realizado no Ribeirão Lajeado, situado no Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, Brasil. Os resultados obtidos durante o desenvolvimento do mestrado é apresentado na forma de manuscrito no segundo capítulo dessa dissertação.

3. Referências bibliográficas

- ABÍLIO, F.J.P.; RUFFO, T.L.M.; SOUZA, A.H.F.F.; FLORENTINO, H.S.; OLIVEIRA-JUNIOR, E.T.; MEIRELES, B.N.; SANTANA, A.C.D. 2007. Macroinvertebrados Bentônicos como Bioindicadores de Qualidade Ambiental de Corpos Aquáticos da Caatinga. **Oecologia Brasiliense** 11 (3): 397-409.
- BISPO, P.C.; OLIVEIRA, L.G.; BINI, L.M.; SOUSA, K.G. 2006. Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages from riffles in mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. **Brazilian Journal of Biology** 66 (2): 611-622.
- GILLER P.S. & MALMQVIST, B. 1998. **The Biology of Streams and Rivers. Biology of Habitat**, Oxford, Oxford University Press. VIII + 296.
- LAKE, P.S. 1990. Disturbing hard and soft bottom communities: a comparison of marine and freshwater environments. **Australian Journal of Ecology** 15:477-488.
- LAKE, P.S. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. **Journal of the North American Benthological Society** 19 (4): 573 – 592.
- MAIER, M.H. 1978. Considerações sobre características limnológicas de ambientes lóticos. **Boletim do Instituto de Pesca**, São Paulo 5(2): 75-90.

- MAITLAND, P.S. 1978. **Biology of Fresh Waters**. Glasgow, Blackie. 244p.
- MERRIT, R.W. & CUMMINS, K.W. 1979. **An Introduction to the Aquatic Insects of North America**. 2^a ed, Ed. Kendall/Hunt Publishing Company, Iowa, 441p.
- POFF, N.L. 1992. Why disturbances can be predictable: a perspective on the definition of disturbance in streams. **Journal of the North American Benthological Society** **11**:86–92.
- RESH, V.H.; BROWN, A.V.; COVICH, A.P.; GURTZ, M.E.; LI, H.W.; MINSHALL, G.W.; REICE, S.R.; SHELDON, A.L.; WALLACE, J.B.; WISSMAR, R.C. 1988. The role of disturbance in stream ecology. **Journal of the North American Benthological Society** **7**: 43-455.
- STRAHLER, H.N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. Transactions: **American Geophysical Union** **38**: 913-920.
- VANNOTE, R.L.; MINSHALL, G.W.; CUMMINS, K.W.L.; SEDELL, J.R. CUSHING, C.E. 1980. The River Continuum Concept. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**: 130-137.
- WARD, J.V. 1989. The four dimension nature of lotic ecosystems. **Journal of the North American Benthological Society** **8**: 2-8.

Capítulo II

Avaliação do papel das perturbações físicas do substrato sobre a fauna de macroinvertebrados aquáticos de um riacho neotropical.

Avaliação do papel das perturbações físicas do substrato sobre a fauna de macroinvertebrados aquáticos de um riacho neotropical.

1. Introdução

A busca para entender os principais mecanismos geradores e mantenedores da diversidade e abundância de diferentes comunidades tem sido um dos principais objetivos da ecologia. Dentre os principais fatores que influenciam estes dois atributos estão a produtividade, a heterogeneidade e a complexidade ambiental em diferentes escalas, além das interações biológicas (e.g. competição; predação). Na busca por entender estes mecanismos, um grande número de trabalhos tem demonstrado que as perturbações físicas são alguns dos principais fatores que afetam a diversidade e abundância das comunidades (Sousa, 1984; Resh et al., 1988; Lake, 1990, 2000; Poff, 1992).

As visões tradicionais sobre perturbação as consideravam como eventos incomuns e irregulares que causavam mudanças estruturais abruptas nas comunidades naturais, retirando-as do estágio de equilíbrio (ver a revisão de Sousa, 1984). No entanto, essa visão não considera o fato de poucas comunidades locais estarem em equilíbrio. Neste sentido, Sousa (1984) torna a definição mais abrangente e considera perturbação como um evento discreto que provoca mortalidade pontual, deslocamento ou dano de alguns organismos, criando assim oportunidades para que novos indivíduos possam se estabelecer. A partir da revisão de Sousa (1984), muitos trabalhos discutiram o que é perturbação e o seu papel em comunidades de riachos (Resh et al., 1988; Wallace, 1990; Poff, 1992; Townsend et al., 1997a; Lake, 2000). De fato, riachos são ecossistemas altamente dinâmicos, e em muitos deles, o aumento do fluxo em períodos chuvosos ou a diminuição

do fluxo em períodos secos podem ser importantes eventos perturbadores das comunidades (Lake, 2000). Devido a essas características, os riachos podem ser um modelo bastante interessante para testar o papel das perturbações ambientais sobre a biota. Os aumentos repentinos de vazão, com o consequente deslocamento do leito do canal, podem ser considerados perturbações do tipo pulso (Lake, 2000) e podem causar um grande impacto sobre a fauna bentônica de riachos.

Apesar das diferentes definições do que é uma perturbação, a visão geral é que estes eventos, dependendo de sua intensidade, frequência, duração e extensão espacial, modificam os habitats e provocam de um lado a morte e a remoção de organismos e por outro abre espaço e disponibiliza recursos para outros organismos (Townsend & Hildrew, 1994; Lake, 2000). Esta dinâmica tem um papel fundamental na estruturação da fauna de riachos (Sousa, 1984; Reice, 1985; Resh et al., 1988; Rossel & Pearson, 1995; Townsend et al., 1997a; McCabe & Gotelli, 2000). Neste contexto, a hipótese da perturbação intermediária (HPI) desenvolvida por Connell (1978) e o modelo de equilíbrio dinâmico (MED) proposto por Huston (1979) são duas importantes ideias que podem ajudar a explicar os efeitos das perturbações sobre as comunidades em riachos.

A HPI (Connell, 1978) foi proposta com o objetivo de responder os padrões de diversidade em florestas e recifes de coral, e ocupou um lugar central nos estudos de comunidades, uma vez que muitos destes ecossistemas estão sujeitos a perturbações com diferentes frequências e intensidades. A hipótese se baseia no argumento de que comunidades ecológicas raramente atingem um estado de equilíbrio, sendo que nesse equilíbrio espécies que são melhores competidoras excluiriam aquelas com baixa capacidade competitiva. Portanto, há um balanceamento entre a capacidade colonizadora e habilidade competitiva. Em um dos extremos, em manchas de habitats onde perturbações são raras ou de baixa intensidade, espera-se que a riqueza seja baixa, uma vez que esses

habitats seriam dominados por espécies melhores competidoras. No outro extremo, espera-se que habitats frequentemente perturbados e/ou perturbados intensamente também apresentem baixa riqueza, pois apenas algumas espécies poderiam colonizar durante os breves períodos entre as perturbações. Assim, é esperado que o pico de riqueza de espécies ocorra em um nível intermediário de perturbação, onde bons colonizadores e espécies competidoras podem coexistir (Connell, 1978; Townsend et al., 1997b; McCabe & Gotelli, 2000).

O MED (Huston, 1979) foi proposto em resposta a observações que não pareciam consistentes com o HPI (Svensson et al., 2007). Nele, a relação entre perturbação e diversidade é alterada pelo nível de produtividade. O modelo prediz que o pico de diversidade depende das taxas de crescimento da população e do deslocamento competitivo na comunidade. Este assume que a exclusão competitiva acontece de maneira mais rápida quando a população tem altas taxas de crescimento. Em baixas taxas de crescimento populacional e deslocamento competitivo, a diversidade máxima é prevista em habitats com menor frequência ou intensidade de perturbação; em taxas de crescimento intermediárias, a diversidade máxima é prevista para níveis intermediários de perturbação (como na HPI); em altas taxas de crescimento, o pico de diversidade é atingido na frequência ou intensidade máxima da perturbação (Huston, 1979; McCabe & Gotelli, 2000). Resh et al. (1988), em uma revisão sobre o papel das perturbações em riachos, concluíram que o MED geralmente é aplicado para as comunidades de riachos, ao passo que Lake (1990) sugere que este modelo é muito simplista para explicar a estruturação das comunidades de riachos. De qualquer maneira, tanto a HPI quanto o MED podem ser os pontos de partida para testar hipóteses relacionadas aos efeitos das perturbações físicas sobre a biota de riachos.

O presente trabalho testou o efeito da frequência, intensidade e tamanho da área de perturbações físicas sobre a comunidade de macroinvertebrados aquáticos, visando responder as seguintes questões: 1) a abundância, a riqueza e a composição dos macroinvertebrados são afetadas pelas perturbações físicas? 2) os resultados encontrados se enquadram nas predições da HPI ou do MED? Para responder estas questões manipulações experimentais do substrato foram realizadas e foram avaliados os seus efeitos sobre a fauna de macroinvertebrados aquáticos de um riacho de Mata Atlântica do Sudeste do Brasil.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de estudo

O presente estudo foi realizado no Parque Estadual Intervales (PEI), situado na Serra de Paranapiacaba, Sul do Estado de São Paulo, Brasil, abrangendo os municípios de Ribeirão Grande, Eldorado, Guapiara, Iporanga e Sete Barras (Figura 1). O PEI abrange uma área de aproximadamente 42000 ha, representando uma das últimas áreas bem preservadas de Mata Atlântica do Estado de São Paulo. As altitudes variam entre 70 e 1000 m (Crisci-Bispo et al., 2007), e segundo a classificação de Koeppen, apresenta clima subtropical de altitude sem estação seca (Pepinelli et al., 2005), porém há um período com menor pluviosidade (60-95 mm/mês), entre abril e setembro (Melo, 2009). O experimento foi realizado no Ribeirão Lajeado (S 24°18'23.6" e W48°24'53.1"), um riacho de quarta ordem (sensu Strahler, 1957), altitude aproximada de 480 m e com uma densa vegetação marginal, apresentando as seguintes características ambientais (valores médios):

temperatura 16,2°C, oxigênio dissolvido 9,1 mg/L, pH 7,98 e condutividade elétrica 0,121 $\mu\text{S}/\text{cm}$.

Figura1. Mapa do Parque Estadual de Intervales, localizado na Serra de Paranapiacaba, Estado de São Paulo, Brasil.

2.2. Experimento e identificação taxonômica

O experimento foi realizado nos meses de julho e agosto de 2010, período com menor pluviosidade (Figura 2a), na tentativa de diminuir o efeito das perturbações naturais causadas pelo aumento da vazão devido às chuvas. Foram demarcadas parcelas aleatórias ao longo do riacho, sendo essas parcelas perturbadas por um período de 30 dias. Nestas parcelas manipulamos diferentes frequências de perturbação (intervalos de 5, 15 e 30 dias), intensidades (fraco: apenas revirar as pedras do fundo com as mãos, e forte: lavar completamente as pedras com uma escova) e tamanho da área (0,250 m²: 0,5 m x 0,5 m, e 4 m²: 2 m x 2 m). Cinco réplicas foram feitas para cada combinação, perfazendo um total de 60 parcelas. Para o grupo controle foram amostradas cinco áreas sorteadas ao longo do

riacho nas quais não foi realizado nenhum tipo de perturbação artificial. Para monitorar possíveis perturbações naturais causadas pelo aumento do fluxo, a vazão foi registrada a cada 5 dias, nos mesmos dias em que foram realizadas as perturbações. Na figura 2b apresentamos tanto a vazão quanto a precipitação da região durante os dias em que se realizou o experimento. O experimento foi realizado entre os dias 26 de julho e 25 de agosto de 2010. Decorridos 30 dias do início do experimento, os macroinvertebrados foram coletados com auxílio de amostrador Surber com área de 900 cm² e malha de 0,250 mm, posicionado no centro da área perturbada. O material coletado foi fixado em formol 4%, triado e acondicionado em álcool 80%. Os organismos coletados foram identificados até o menor nível taxonômico possível, sendo gênero o menor deles. Para a identificação foram utilizados trabalhos de Nieser & Melo (1997), Wiggins (1998), Pes et al. (2005), Domínguez et al. (2006), Hamada et al. (2006), Lecci & Froehlich (2007), Passos et al. (2007), Domínguez & Fernádes (2009), Trivinho-Strixino (2011) e Segura (2012).

2.3. Análise dos Dados

Para testar o papel das perturbações sobre a abundância, riqueza e composição da fauna, inicialmente os dados foram logaritmizados, $\ln x$ ou $\ln (x+1)$, e posteriormente testamos separadamente todas as combinações de frequência, intensidade e tamanho da área de perturbação em relação ao controle. Esta estratégia permitiu verificar se as manipulações experimentais alteraram os atributos da fauna. Nesta primeira etapa, analisamos par a par (cada uma das manipulações x controle) utilizando teste t (abundância), ANCOVA (riqueza) e PERMANOVA (composição) (Anderson, 2001). No caso da riqueza, como esta variável pode ser impactada pela abundância (McCabe & Gotelli, 2000), utilizamos a ANCOVA. Neste caso, para testar os efeitos das perturbações

sobre a riqueza, incluímos a abundância como covariável na ANCOVA, controlando este fator. Quando os atributos da fauna coletada nas parcelas manipuladas diferiram do controle, fizemos a análise sem o controle, incluindo os três fatores de perturbação (frequência, intensidade e tamanho da área) simultaneamente. Esta estratégia é bastante similar àquela adotada por McCabe & Gotelli (2000). Uma análise de táxons indicadores baseada no método de Dufrêne & Legendre (1997) também foi realizada. A PERMANOVA foi realizada no software PRIMER+PERMANOVA (Clarke & Gorley, 2006) e a análise de táxons indicadores foi realizada no software PCORD (McCune & Mefford, 2006).

Figura 2. Precipitação pluviométrica no Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo para o ano de 2010 (a). Precipitação e vazão para o período do experimento (b). O dia 1 corresponde a primeira perturbação (26/07/2010) e o dia 31 a coleta do material (25/08/2010).

3. Resultados

Foram coletados um total de 8147 indivíduos das classes Crustacea e Insecta. A maioria dos indivíduos coletados pertence à classe Insecta, representando 99,7% do total. Os insetos estão distribuídos pelas ordens Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Hemiptera, Coleoptera, Megaloptera, Trichoptera e Diptera, totalizando 32 famílias e 85 táxons identificados (apêndice I). Da classe Crustacea, apenas o gênero *Aegla* Leach, 1820 foi coletado (apêndice I). Dos indivíduos da ordem Coleoptera apenas as larvas foram incluídas no trabalho, pois mesmo sendo da mesma espécie, larvas e adultos podem apresentar hábitos completamente distintos.

A abundância (testes t , $p > 0,05$) e a riqueza (ANCOVAs, $p > 0,05$) não diferiram entre o controle e as diferentes combinações de perturbação (Figuras 3 e 4). Por isso, não foi necessário testar os efeitos simultâneos da frequência, intensidade e tamanho da área de perturbação sobre estes atributos. No caso da figura 4, apresentamos a riqueza como resíduos da regressão entre abundância e riqueza. Neste caso, podemos considerar a riqueza padronizada como a parte da riqueza que não pode ser explicada pela abundância. A PERMANOVA par a par mostrou que a composição faunística da parcela controle diferiu de pelo menos uma das combinações de perturbação (PERMANOVA, $p < 0,05$). Isto justifica utilizar uma PERMANOVA três fatores para testá-los simultaneamente. Neste sentido, a PERMANOVA três fatores, sem incluir o controle, mostrou que a intensidade e o tamanho da área das perturbações não afetaram a composição faunística, ao passo que a frequência afetou significativamente a fauna (Tabela 1). A PERMANOVA par a par a posteriori, considerando as frequências de perturbação, mostrou que as parcelas perturbadas a cada 5 dias diferiram daquelas perturbadas a cada 30 dias. Por outro lado,

não foi observado diferença entre a frequência de 15 dias para as demais frequências (5 e 30 dias) (Tabela 2).

Como a composição faunística das parcelas perturbadas a cada 5 e 30 dias diferiram entre si, nos perguntamos se seria possível detectar táxons indicadores para cada uma dessas situações. Neste sentido, a análise de táxons indicadores (considerando 5000 permutações) não identificou nenhum deles como indicador de parcelas perturbadas a cada 5 dias. Por outro lado, os táxons *Leptohyphes* (Valor Indicador, VI = 68,3; $p = 0,0027$), *Thraulodes* (VI = 37,5; $p = 0,0476$), *Traverhyphes* (VI = 65,9; $p = 0,0039$), *Anacroneuria* (VI = 65,8; $p = 0,0031$), *Heterelmis* (VI = 67,5; $p = 0,0056$), *Phaenocerus* (VI = 66,5; $p = 0,003$), Psephenidae (VI = 60,0; $p = 0,0119$), *Rheotanytarsus* (VI = 65,3, $p = 0,0097$) e *Tanytarsus* (VI = 46,9; $p = 0,0171$) indicaram as parcelas com baixa frequência de perturbação (30 dias).

Figura 3. Abundância (média + desvio padrão) de macroinvertebrados coletados durante o experimento no Ribeirão Lajeado (Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo) em parcelas com diferentes perturbações e na parcela controle. Legendas, áreas (a: 0,25 m², b: 4 m²), intensidades (1: fraca, 2: forte) e C (controle).

Figura 4. Riqueza padronizada (média + desvio padrão dos resíduos da regressão entre abundância e riqueza) de macroinvertebrados coletados durante o experimento no Ribeirão Lajeado (Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo) em parcelas com diferentes perturbações e na parcela controle. Legenda, áreas (a: 0,25 m², b: 4 m²), intensidades (1: fraca), (2: forte) e C (controle).

Tabela 1. Resultados da PERMANOVA testando os efeitos da frequência, intensidade e tamanho da área de perturbação sobre a composição faunística coletada no Ribeirão Lajeado (Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo). p para 5000 permutações.

Fatores	Pseudo-F	p (perm)
Frequência	1,97870	0,0158
Intensidade	0,64856	0,7770
Área	0,77239	0,6285
Frequência x Intensidade	0,94567	0,4957
Frequência x Área	0,72817	0,7840
Intensidade x Área	0,63714	0,7812
Frequência x Intensidade x Área	0,80745	0,6787

Tabela 2. Resultados da PERMANOVA a posteriori testando par a par os efeitos da frequência de perturbação sobre a composição faunística coletada no Ribeirão Lajeado (Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo). p para 5000 permutações.

Comparações entre frequências (dias)	t	p (perm)
5 x 15	0,8976	0,6079
5 x 30	1,8167	0,0022
15 x 30	1,3475	0,0736

4. Discussão

4.1. Abundância

A abundância de macroinvertebrados bentônicos normalmente é muito afetada pelas perturbações do substrato causadas pelos aumentos de vazão em riachos de montanha (Bispo et al., 2006). Neste sentido, vários trabalhos tem demonstrado redução da abundância em períodos chuvosos, quando aumenta a movimentação do substrato como consequência do aumento da vazão, carreando um grande número de indivíduos (Flecker & Feifarek, 1994; Bispo et al., 2006). Pelo fato destas perturbações físicas alterarem as características do ambiente, a disponibilidade de recursos e removerem muitos indivíduos da fauna local (Lake 1990, 2000; Mathei et al., 1997; McCabe & Gotelli, 2000), esperávamos uma menor abundância dos macroinvertebrados aquáticos nas parcelas com maior perturbação (maior frequência, intensidade e tamanho da área de perturbação). Ao contrário do esperado, a abundância do riacho estudado não foi afetada pelas perturbações experimentais, discordando de vários trabalhos (Reice, 1995; Roser & Pearson, 1995; Death, 1996; Mathei et al., 1997; McCabe & Gotelli, 2000).

De fato, a menor abundância em locais perturbados é um resultado bastante comum (ver McCabe & Gotelli, 2000), por isso, uma pergunta importante é porque os nossos dados discordam da maior parte dos dados da literatura? Talvez parte da resposta esteja no fato da recuperação após a perturbação ser bastante rápida, como tem sido demonstrado em diferentes trabalhos (Brooks & Boulton, 1991; Rosser & Pearson, 1995; Melo & Froehlich, 2004). Por exemplo, Melo & Froehlich (2004), estudando a fauna de riachos da mesma bacia onde o presente estudo foi realizado, verificaram que a abundância da fauna de pedras isoladas retorna aos patamares iniciais entre 4 e 8 dias após as

perturbações. Portanto, é razoável supor que os intervalos de 5 dias (maior frequência de perturbação manipulada no presente trabalho) podem ter sido suficientes para a recuperação da abundância da fauna.

Outro ponto importante é o fato de manipulações experimentais diferirem em muito de perturbações naturais, as quais dependendo da intensidade podem perturbar grande parte do leito do riacho. Estas perturbações naturais generalizadas do leito não somente perturbam localmente o substrato, mas também a fonte de organismos colonizadores (Lake 1990, 2000; Brooks & Boulton, 1991; Death, 1996). As manipulações experimentais basicamente perturbam pequenas parcelas dentro do riacho, e conseguem no máximo criar manchas desocupadas de habitats, as quais rapidamente podem se tornar habitadas novamente pela recolonização a partir de manchas não perturbadas (Lake, 2000). Como em riachos sujeitos a perturbações do substrato a redistribuição da fauna é um fenômeno bastante presente, sobretudo para organismos com maior mobilidade, esta dinâmica poderia explicar a ausência do efeito da perturbação sobre a abundância da fauna estudada. Provavelmente a fauna do riacho é adaptada a perturbações frequentes, uma vez que as chuvas são constantes na região, e por isso a fauna deve ter grande mobilidade. Cabe ressaltar que alguns trabalhos mostram que mesmo táxons considerados de baixa mobilidade apresentam capacidade de colonização equivalente aquela de táxons reconhecidamente com grande mobilidade (Brooks & Boulton, 1991; Melo & Froehlich, 2004).

Outro fator que pode contribuir para a não redução da abundância é a ausência de macroalgas e briófitas colonizando o substrato devido a baixa incidência de luz no riacho. Esses organismos são substrato para o perifiton e servem de alimento e refúgio para muitos grupos de macroinvertebrados (Lake 1990). Certamente, caso a ocorrência destes organismos fosse comum nos riachos, eles seriam removidos pela manipulação

experimental. Assim, as parcelas perturbadas teriam uma grande diferença daquelas não perturbadas. Como no riacho estudado macroalgas e briófitas estão ausentes, as perturbações experimentais pouco alteraram a característica do local, basicamente removendo a fauna ali presente e criando manchas onde o principal recurso disponibilizado foi espaço para novos indivíduos (Lake 1990), o qual aparentemente foi rapidamente ocupado.

4.2. Riqueza

Um dos grandes desafios da ecologia e evolução é explicar por que determinados locais possuem maiores riquezas do que outros. A disputa de nicho e a exclusão competitiva sempre fizeram parte destas discussões. Nessas discussões se encaixam importantes hipóteses, entre elas a da perturbação intermediária (Connell, 1978) e o modelo do equilíbrio dinâmico (Huston, 1979), os quais sugerem que perturbações, dependendo das condições e recursos (e.g. produtividade), favorecem o aumento da riqueza (até certo ponto no caso da hipótese da perturbação intermediária) devido à redução da população de espécies que são melhores competidoras, reduzindo as possibilidades de exclusões competitivas. Pelo fato de riachos serem ecossistemas sujeitos a perturbações, estes tem servido de modelos para testar estas duas hipóteses. Apesar destas hipóteses, dependendo das condições (e.g. produtividade), sugerirem que as perturbações físicas em riachos favoreceriam, até certo ponto, o aumento da riqueza e redução das populações de espécies melhores competidoras, grande parte dos estudos tem demonstrado o contrário, ou seja, maior riqueza em locais pouco perturbados (McCabe & Gotelli, 2000).

Uma característica que pudemos notar em diversos trabalhos é que o papel da perturbação sobre a riqueza e a abundância é equivalente e em geral ambas variáveis diminuem seus valores em locais mais perturbados (ver McCabe & Gotelli, 2000). Esse padrão pode ser explicado pelo fato da riqueza ser altamente impactada pela abundância. Portanto, grande parte dos trabalhos tentando explicar o papel da perturbação sobre a riqueza, na verdade estão explicando indiretamente a abundância. Neste sentido, é importante avaliar a riqueza de forma independente da abundância. McCabe & Gotelli (2000) salientam a importância de utilizar a riqueza padronizada como medida de diversidade. Por exemplo, antes da padronização os autores acima citados verificaram que a riqueza diminui com a perturbação, coincidindo com o resultado encontrado para a abundância. Por outro lado, após a padronização utilizando rarefação, o resultado foi inverso. Portanto, McCabe & Gotelli (2000) após a padronização verificaram o aumento da riqueza com o aumento da perturbação, corroborando parcialmente os prognósticos do modelo de equilíbrio dinâmico de Huston (1979). Os nossos dados, os quais retiram o efeito da abundância (covariável), demonstraram que para o riacho estudado não houve um efeito significativo das perturbações físicas sobre a riqueza. Este resultado sugere que neste riacho processos competitivos são pouco importantes para a estruturação da comunidade de macroinvertebrados aquáticos.

Como dito para a abundância, a fauna do riacho estudado pode estar sujeita a perturbações frequentes e deve estar adaptada a esse fenômeno, por isso a recuperação deve ser bastante rápida (Brooks & Boulton, 1991; Mathei et al., 1997; Melo & Froehlich, 2004). Adicionalmente, as perturbações físicas proporcionam maior heterogeneidade espacial, disponibilidade de substrato e redistribuição de recursos (Resh et al., 1988; Rosser & Pearson, 1995). Ao remover os indivíduos, as perturbações criam áreas com baixa densidade de macroinvertebrados e assim eliminam a competição por espaço ou

recurso, evitando que algumas espécies melhores competidoras dominem o local (Resh et al., 1988; Bradt et al., 1999). Portanto, acreditamos que a constante redistribuição da fauna devido à dinâmica de perturbação do riacho estudado impede a dominância de táxons altamente competitivos, não havendo assim exclusão competitiva.

4.3. Composição faunística

O fato dos táxons de uma determinada comunidade diferir em termos de suas capacidades colonizadora e competitiva, é esperado que a fauna de locais mais sujeitos a perturbações difiram de locais mais estáveis. Os nossos resultados demonstraram que a composição não foi afetada pela intensidade ou pela área, mas foi afetada pela frequência de perturbação. De fato esse era um resultado esperado, sobretudo no que se refere às diferentes capacidades de dispersão dos táxons, uma vez que os dados de riqueza mostraram que a competição não deve ser um fator importante. A análise de táxons indicadores mostrou que não há indicadores para as maiores frequências de perturbação (5 dias). No entanto, *Leptohyphes*, *Thraulodes*, *Traverhyphes*, *Anacroneuria*, *Heterelmis*, *Phaenocerus*, Psephenidae, *Rheotanytarsus* e *Tanytarsus* foram indicadores de menores frequências de perturbação (30 dias). A ausência de táxons indicadores de parcelas com maior frequência de perturbação mostra que os táxons que ocorreram nessas parcelas também ocorrem naquelas com menor frequência de perturbação, sugerindo que a competição não leva a substituição de espécies neste riacho. Por outro lado, parte dos táxons ocorreu preferencialmente nas parcelas com menor frequência de perturbação (táxons indicadores de parcelas com menor frequência de perturbação). Uma vez que a competição não parece ser um fator importante na comunidade estudada, sugerimos que estes são táxons com menor capacidade de colonização, por isso demoram mais tempo para

colonizar as parcelas, ocorrendo preferencialmente naquelas com menor frequência de perturbação.

Os nossos resultados mostraram que as perturbações físicas não influenciaram a abundância e a riqueza da fauna, não se encaixando nas predições da HPI ou do MED. Por outro lado, a frequência afetou a composição faunística sugerindo que alguns grupos demandam um maior tempo para colonizar o substrato. Apesar de reconhecermos que alguns poucos grupos são afetados pela frequência de perturbação, a maior parte da fauna do riacho estudado deve ter uma alta mobilidade e resiliência talvez como um reflexo do alto dinamismo deste riacho, no qual é possível observar que o substrato se move em maior ou menor grau dependendo das intensidades das chuvas. Os nossos resultados sugerem que as perturbações experimentais criaram manchas desocupadas, as quais foram rapidamente ocupados pela maior parte da fauna de macroinvertebrados aquáticos. Portanto, a capacidade de colonização dos diferentes táxons e a redistribuição entre manchas ocupadas e desocupadas devem ter um papel fundamental na dinâmica da fauna do riacho estudado.

5. Referências bibliográficas

- ANDERSON, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology** **26**: 32-46.
- BISPO, P.C.; OLIVEIRA, L.G.; BINI, L.M.; SOUSA, K.G. 2006. Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages from riffles in mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. **Brazilian Journal of Biology** **66** (2): 611-622.
- BRADT, P.; URBAN, M.; GOODMAN, N.; BISSELL, S.; SPIEGEL, I. 1999. Stability and resilience in benthic macroinvertebrate assemblages: impact of physical disturbance over twenty-five years. **Hydrobiologia** **403**: 123–133.
- BROOKS, S., & BOULTON, A.J. 1991. Recolonization dynamics of benthic invertebrates after artificial and natural disturbances in an Australian temporary stream. **Australian Journal of Marine and Freshwater Research** **42**: 295–308.
- CLARKE, K.R. & GORLEY, R.N. 2006. **Primer: user manual/tutorial**, version 6th. Primer-E, Plymouth
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science** **199**: 1302-1310.
- CRISCI-BISPO, V.L.; BISPO, P.C.; FROEHLICH, C.G. 2007. Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages in two Atlantic Rainforest streams, Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** **24** (2): 312-318.
- DEATH, R.G. 1996. The effect of patch disturbance on stream invertebrate community structure: the influence of disturbance history. **Oecologia** (Berlin) **108**: 567–576.

- DOMÍNGUEZ, E. & FERNÁNDEZ, H.R. 2009. **Macroinvertebrados bentônicos sudamericanos: sistemática y biología**. Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán.
- DOMÍNGUEZ, E.; MOLINERI, C.; PESCADOR, M.L.; HUBBARD, M.D.; NIETO, C. 2006. Ephemeroptera of South America. **In Aquatic biodiversity in Latin America** (J. Adis, J.R. Arias, G. Rueda-Delgado & K.M. Wantzen, Eds.) Sofia, Pensoft, 646p.
- DUFRENE, M. & LEGENDRE, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible assymetrical approach. **Ecological Monographs** **67**: 345-366.
- FLECKER, A.S., & FEIFAREK, B. 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. **Freshwater Biology** **31**: 131–142.
- HAMADA, N.; PEPINELLI, M.; MARDINI, L. 2006. **Simulídeos** – Programa Estadual Rio Grande do Sul. Porto Alegre. CEVS.
- HUSTON, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. **American Naturalist** **113**: 81-101.
- LAKE, P.S. 1990. Disturbing hard and soft bottom communities: a comparison of marine and freshwater environments. **Australian Journal of Ecology** **15**: 477–488.
- LAKE, P.S. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. **Journal of the North American Benthological Society** **19** (4): 573 – 592.
- LECCI, L.S. & FROEHLICH, C.G. 2007. Plecoptera. In: **Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo**. Froehlich, C.G. (org.). Disponível em: <http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/guiaonline>

- MATTHAEI, C.D., UEHLINGER, U.; FRUTIGER, A. 1997. Response of benthic invertebrates to natural versus experimental disturbance in a Swiss prealpine river. **Freshwater Biology** **37**: 61–77.
- MCCABE, D.J. & GOTELLI, N.G. 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. **Oecologia** **124**: 270-279.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M.J. 2006. **PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, version 5.31th**. MjM Software, Oregon, U.S.A.
- MELO, A.S. & FROEHLICH, C.G. 2004. Colonization by macroinvertebrates of experimentally disturbed stones in three tropical streams differing in size. **International Review of Hydrobiology** **89** (3): 317 – 325.
- MELO, A.S. 2009. Explaining dissimilarities in macroinvertebrate assemblages among streams using environmental variables. **Revista Brasileira de Zoologia** **26**: 79-84.
- NIESER, N. & MELO, A.L. 1997. **Os heterópteros aquáticos de Minas Gerais. Belo Horizonte**. Editora UFMG, 177p.
- PASSOS, M.I.S.; NESSIMIAN, J.L.; FERREIRA, N.J.R. 2007. Chaves para identificação dos gêneros Elmidae (coleóptera) ocorrentes no estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** **51** (1): 42-53.
- PEPINELLI, M.; TRIVINHO-STRIXINO, S.; HAMADA, N. 2005.. Imaturos de Simuliidae (Diptera, Nematocera) e caracterização de seus criadouros no Parque Estadual Intervales, SP, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, **49** (4): 527-530.
- PES, A.M.; HAMADA, N.; NESSIMIAN, J.L. 2005. Chaves de Identificação de Larvas para Famílias e Gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central,

- Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** **49** (2): 181-204.
- POFF, N.L. 1992. Why disturbances can be predictable: a perspective on the definition of disturbance in streams. **Journal of the North American Benthological Society** **11**: 86–92.
- REICE, S.R. 1985. Experimental disturbance and the maintenance of species diversity in a stream community. **Oecologia** **67**: 90-97.
- RESH, V.H.; BROWN, A.V.; COVICH, A.P.; GURTZ, M.E.; LI, H.W.; MINSHALL, G.W.; REICE, S.R.; SHELDON, A.L.; WALLACE, J.B.; WISSMAR, R.C. 1988. The role of disturbance in stream ecology. **Journal of the North American Benthological Society** **7**: 43-455.
- ROSSER, Z.C & PEARSON, R.G. 1995. Responses of rock to physical disturbance in two Australian tropical rainforest streams. **Journal of the North American Benthological Society** **14** (1): 183-196.
- SEGURA, M.O. 2012. **Coleóptera (Insecta) em sistemas aquáticos florestados: aspectos morfológicos, comportamentais e ecológicos. Tese (Doutorado em Ecologia e recursos naturais)**. Centro de ciências biológicas e da saúde. Universidade Federal de São Carlos. São Carlos.
- SOUSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. **Annual Review of Ecology and Systematics** **15**: 353–391.
- STRAHLER, A.N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. New Haven: Transactions: **American Geophysical Union** **38**: 913-920
- SVENSSON, J.; LINDEGARTH, M.; SICCHA, M.; LENZ, M.; MOLIS, M.; WAHL, M.; PAVIA, H. 2007. Maximum species richness at intermediate frequencies of disturbance: consistency among levels of productivity. **Ecology** **88** (4): 830-838.

- TOWNSEND, C.R. & HILDREW, A.G.. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. **Freshwater Biology** **31**: 265–275.
- TOWNSEND, C.R., SCARSBROOK, M.R.; DOLÉDEC, S. 1997a. Quantifying disturbance in streams: alternative measures of disturbance in relation to macroinvertebrate species traits and species richness. **Journal of the North American Benthological Society** **16** (3): 531-544.
- TOWNSEND, C.R.; SCARSBROOK, M.R. & DOLÉDEC, S. 1997b. The intermediate disturbance hypothesis, refugia and biodiversity in streams. **Limnology Oceanography** **42**: 938-49.
- TRIVINHO-STRIXINO, S. 2011. **Larvas de chironomidae. Guia de identificação.** São Carlos. Departamento de Hidrobiologia/ Lab. Entomologia aquática/ UFSCar. 371p.
- WALLACE, J.B. 1990. Recovery of lotic macroinvertebrate communities from disturbance. **Environmental Management** **14** (5): 605-620.
- WIGGINS, G.B. 1998. **Larvae of the North America caddisfly Genera (Trichoptera).** 2nd edition. Toronto, University of Toronto Press. IX + 457p.

Apêndice I. Táxons coletados durante o experimento realizado no Ribeirão Lajeado (Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo). Os primeiros números (05, 15 e 30) indicam o intervalo entre as perturbações, em dias; as letras indicam a intensidade das perturbações (Fr: fraca; e Fo: forte); e os últimos números o tamanho da área da perturbação (0,5: 0,5 x 0,5 m; e 2,0: 2 x 2 m).

	05Fr0,5	05Fr2,0	05Fo0,5	05Fo2,0	15Fr0,5	15Fr2,0	15Fo0,5	15Fo2,0	30Fr0,5	30Fr2,0	30Fo0,5	30Fo2,0	Controle	N
CRUSTACEA														
DECAPODA														
Aeglidae														
<i>Aegla</i> Leach, 1820	2	1	5	0	1	0	1	3	0	3	0	9	0	25
INSECTA														
EPHEMEROPTERA														
Baetidae														
<i>Americabaetis</i> Kluge, 1992	8	12	17	14	9	16	21	12	14	17	18	19	6	183
<i>Baetodes</i> Needham & Murphy, 1924	41	52	81	68	23	61	62	56	67	47	60	80	111	809
<i>Camelobaetis</i> Demoulin, 1966	2	0	2	1	2	0	4	3	3	3	3	1	0	24
<i>Cryptonympha</i> Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Moribaetis</i> Waltz & McCafferty, 1985	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Zelus</i> Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998	0	2	0	2	0	0	1	2	0	0	0	0	1	8
Caenidae														
<i>Caenis</i> Stephens, 1835	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
Leptohyphidae														
<i>Allenhyphes</i> Hofmann & Sartori, 1999	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	2	6
<i>Leptohyphes</i> Eaton, 1882	29	28	57	33	36	48	72	39	102	62	70	83	114	773
<i>Traverhyphes</i> Molineri, 2001	7	20	11	10	9	27	22	12	29	35	27	40	20	269
Leptophlebiidae														
<i>Farrodes</i> Peters, 1971	4	5	5	4	3	8	12	4	7	7	1	11	3	74
<i>Hydrosmilodon</i> Flowers & Dominguez, 1992	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hylister</i> Domínguez & Flowers, 1989	0	1	1	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	6
<i>Thraulodes</i> Ulmer, 1920	1	0	3	1	1	2	4	2	5	5	3	2	3	32
<i>Hermanella</i> Needham & Murphy 1924	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
ODONATA														
Megapodagrionidae														
aff <i>Heteragrion</i> Selys, 1862	3	3	1	1	0	2	0	3	1	1	1	1	1	18
Calopterygidae														
<i>Hetaerina</i> /Mnesarete	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0	5
Calopterygidae não ident.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1

Apêndice I. Continuação

	05Fr0,5	05Fr2,0	05Fo0,5	05Fo2,0	15Fr0,5	15Fr2,0	15Fo0,5	15Fo2,0	30Fr0,5	30Fr2,0	30Fo0,5	30Fo2,0	Controle	N
PLECOPTERA														
Gripopterygidae														
<i>Gripopteryx</i> Pictet, 1841	0	0	0	1	0	1	0	0	3	1	1	1	1	9
<i>Paragripopteryx</i> Enderlein, 1909	4	7	26	10	8	18	23	16	36	7	25	16	14	210
<i>Tupiperla</i> Froehlich, 1969	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2
Perlidae														
<i>Anacroneuria</i> Klapálek, 1909	5	8	13	10	9	13	9	17	27	20	17	17	31	196
<i>Kempnyia</i> Klapálek, 1914	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	3
HEMIPTERA														
Naucoridae														
<i>Cryphocricos</i> Signoret, 1850	4	0	0	1	1	1	0	1	3	2	1	3	6	23
COLEOPTERA														
Dryopidae														
Dryopidae não ident.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Elmidae														
<i>Austrolimnius</i> Carter & Zeck, 1929	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Heterelmis</i> Sharp, 1882	8	10	20	11	20	14	13	9	49	22	24	25	77	302
<i>Hexacylloepus</i> Hilton, 1940	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Hexanchorus</i> Sharp, 1882	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	2	6
Larva A	0	2	2	0	5	1	4	1	1	8	4	2	5	35
Larva B	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Larva C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Macrelmis</i> Motschulsky, 1859	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Microcylloepus</i> Hinton, 1935	1	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	1	1	9
<i>Neoelmis</i> Musgrave, 1935	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Phaenocerus</i> Sharp 1882	1	13	22	9	10	20	19	16	34	24	22	25	36	251
<i>Xenelmis</i> Hinton 1936	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Elmidae não ident.	1	0	4	0	2	0	3	0	5	3	4	2	3	27
Lutrochidae														
Lutrochidae não ident.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	4
Psephenidae														
Psephenidae não ident.	4	2	8	7	9	15	7	8	26	10	17	10	34	157
MEGALOPTERA														
Corydalidae														
<i>Corydalus</i> Latreille, 1802	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1

Apêndice I. Continuação

	05Fr0,5	05Fr2,0	05Fo0,5	05Fo2,0	15Fr0,5	15Fr2,0	15Fo0,5	15Fo2,0	30Fr0,5	30Fr2,0	30Fo0,5	30Fo2,0	Controle	N
TRICHOPTERA														
Calamoceratidae														
<i>Phylloicus</i> Müller, 1880	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	2	0	5
Ecnomidae														
<i>Austrotinodes</i> Schmid, 1955	1	0	1	3	1	2	1	2	1	0	2	0	2	16
Glossosomatidae														
<i>Itauara</i> Müller, 1888	32	24	34	45	3	24	52	20	43	51	34	16	19	397
Helicopsychidae														
<i>Helicopsyche</i> Siebold, 1856	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
Hydrobiosidae														
<i>Atopsyche</i> Banks, 1905	1	0	0	0	2	5	2	1	0	1	4	1	8	25
Hydropsychidae														
<i>Blepharopus</i> Kolenati, 1859	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Leptonema</i> Guérin, 1843	8	6	14	4	4	11	10	3	10	6	8	6	14	104
<i>Smicridea</i> McLachlan, 1871	6	7	4	5	3	6	6	2	7	5	12	5	39	107
Hydroptilidae														
<i>Metrichia</i> Ross, 1938	3	0	1	0	0	0	0	1	3	2	0	0	0	10
<i>Neotrichia</i> Morton, 1905	2	0	2	0	1	1	1	2	2	1	1	1	1	15
Hydroptilidae não ident.	5	3	0	0	0	0	0	0	3	1	2	0	0	14
Leptoceridae														
<i>Nectopsyche</i> Müller, 1879	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Philopotamidae														
<i>Chimarra</i> Stephens, 1829	2	0	0	1	1	2	0	0	0	3	1	3	3	16
Philopotamidae não ident.	4	3	6	2	0	5	9	2	6	4	6	5	19	71
Polycentropodidae														
Polycentropodidae não idet.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
DIPTERA														
Simuliidae														
<i>Simulium</i> Latreille, 1802	72	53	134	78	50	37	92	108	132	42	52	41	103	994
Chironomidae														
<i>Caladomyia</i> Säwedall, 1981	0	0	0	1	1	1	0	0	0	2	2	2	0	9
<i>Corynoneura</i> Winnertz, 1846	68	62	110	57	41	76	141	96	81	15	63	22	7	839
<i>Cricotopus</i> Wulp, 1874	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	2	6
<i>Djalmabatista</i> Fittkau, 1968	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lopescladius</i> Oliveira, 1967	6	2	8	7	14	10	12	6	15	29	8	12	27	156

Apêndice I. Continuação

	05Fr0,5	05Fr2,0	05Fo0,5	05Fo2,0	15Fr0,5	15Fr2,0	15Fo0,5	15Fo2,0	30Fr0,5	30Fr2,0	30Fo0,5	30Fo2,0	Controle	N
DIPTERA														
Chironomidae														
<i>Nanocladius</i> Kieffer, 1913	0	0	0	0	3	1	2	1	2	2	0	0	0	11
<i>Onconeura</i> Andersen & Saether, 2005	30	36	83	47	33	57	94	109	82	24	53	24	15	687
Orthocladiinae tipo 1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	4
Orthocladiinae tipo 2	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	1	4
Orthocladiinae tipo 3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4
<i>Parametriocnemus</i> Goetghebuer, 1932	27	17	55	33	21	44	59	37	64	61	44	40	86	588
<i>Pentaneura</i> Philippi, 1865	0	0	2	2	0	1	0	1	0	1	3	1	0	11
<i>Polypedilum</i> Kieffer, 1912	3	14	15	7	5	11	22	16	15	4	18	11	2	143
aff. <i>Paratendipes</i>	3	2	4	0	1	4	18	7	8	4	3	7	3	64
Pseudochironomini	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	3
<i>Rheocricotopus</i> Thienemanm & Harnisch, 1932	0	1	3	0	0	0	13	0	2	1	2	6	0	28
<i>Rheotanytarsus</i> Thienemann & Bause in Bause, 1913	5	13	13	10	11	22	11	25	19	32	15	24	19	219
<i>Stempellinella</i> Brundin, 1947	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Stenochironomus</i> Kieffer, 1919	2	0	1	0	1	0	2	2	2	6	3	3	1	23
<i>Tanytarsus</i> van der Wulp, 1874	2	1	1	3	3	4	2	7	10	4	6	5	12	60
<i>Thienemannimyia</i> Fittkau, 1957	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Xestochironomus</i> Sublette & Wirth, 1972	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Blephariceridae														
Blephariceridae não ident.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
Ceratopogonidae														
Ceratopogonidae não ident.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	3
Dixidae														
Dixidae não ident.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
Empididae														
Empididae não ident.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	6
Psychodidae														
Psychodidae não ident.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tipulidae														
Tipulidae não ident.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
TOTAL	410	418	777	494	351	580	829	658	929	592	652	595	862	8147