

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

**Perturbação Hidrológica, Estabilidade e
Diversidade de Macroinvertebrados em uma Zona
Úmida (Lagoas Intermitentes) do Semi-Árido
Brasileiro**

Manoel Inácio Silva-Filho

São Carlos/SP

2004

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

**Perturbação Hidrológica, Estabilidade e
Diversidade de Macroinvertebrados em uma Zona
Úmida (Lagoas Intermitentes) do Semi-Árido
Brasileiro**

Manoel Inácio Silva-Filho

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências (Ciências Biológicas), área de concentração em Ecologia e Recursos Naturais.

São Carlos-SP

2004

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

S586ph

Silva-Filho, Manoel Inácio.

Perturbação hidrológica, estabilidade e diversidade de macroinvertebrados em uma zona úmida (lagoas intermitentes) do semi-árido brasileiro / Manoel Inácio Silva-Filho. -- São Carlos : UFSCar, 2004.

155 p.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2004.

1. Inter-relações específicas de organismos e meio ambiente. 2. Macroinvertebrados bentônicos. 3. Diversidade de espécies. 4. Lagoas intermitentes. I. Título.

CDD: 574.522 (20^a)

Prof. Dr. Alaide Aparecida Fonseca Gessner
Orientador

AGRADECIMENTOS

À Prof^a Dr^a Alaide Aparecida Fonseca Gessner pelo acolhimento, apoio e revisão do editorial enquanto orientadora desta tese.

À CAPES pela concessão da bolsa de demanda social.

Ao amigo Eduardo Oliveira Santos por sua companhia e pronta ajuda, especialmente, nas difíceis coletas de campo e na triagem dos macroinvertebrados em 2001.

Ao meu irmão, Marcos Ibiapina, por ter me emprestado o carro para as minhas idas ao campo em 2001.

A Dr^a S. Trivinho-Strixino pela identificação dos gêneros e espécies de Oligochaeta; a Dr^a P. Ferreira-Peruquetti pela identificação dos gêneros de Odonata e a Dr^a A. Fonseca-Gessener pela confirmação dos gêneros de Coleoptera citados nesta tese.

A Prof^a Dr^a Takako Watanabe (DSE/UFPB) por ter liberado o uso do laboratório, de equipamentos e reagentes para a análise físico-química das amostras de água.

Ao Prof. Dr. Leonardo Maltchik (UNISINOS) por suas sugestões na elaboração do projeto desta tese e, particularmente, por seu empenho para que eu viesse a desenvolver este projeto de doutoramento.

Aos membros da banca examinadora desta tese, Prof. Dr. Joaquim Olinto Branco, Prof. Dr. Roberto Gama Alves, Prof. Dr. José Roberto Verâni e Prof. Dr. Nivaldo Nordi, por suas contribuições e sugestões.

Aos colegas contemporâneos do Programa de Pós-Graduação (PPG-ERN), dentre outros, Mateus Pepinelli, Gláucia Marconato, Leny Correia, Fábio Roque (Kapilé), Patrícia Peruquetti, Juliano Corbi, Marcia Suriano, Magda Yamada e por último, mas não menos importante, Rafael Spadaccia que me ajudaram a achar o meu caminho por São Carlos e, também, por compartilhar as dificuldades e venturas do trabalho cotidiano.

Finalmente, agradeço a todas aquelas pessoas que embora não tenham contribuído diretamente com a pesquisa desta tese foram solidárias comigo diante das pequenas e grandes dificuldades, com as quais me deparei ao longo do meu doutoramento.

DEDICATÓRIA

A Manoel Inácio e Anaisa Ibiapina, meus pais.

*À Eliza Maria de Mello, minha avó. Um dos meus
melhores referenciais de vida.*

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	v
DEDICATÓRIA	vi
SUMÁRIO	vii
LISTA DE TABELAS	ix
LISTA DE FIGURAS	x
LISTAS DOS APÊNDICES	xii
RESUMO	xiii
ABSTRACT	xiv
I–INTRODUÇÃO GERAL	1
1.1. Justificativa	1
1.2. Objetivos	3
1,3. Hipóteses	4
1.3. Esboço da tese	4
II–ESTADO DA ARTE EM TEORIA DA ESTABILIDADE E DIVERSIDADE	6
2.1. Introdução	6
2.2. Conceito de Estabilidade	7
2.3. O Debate Diversidade versus Estabilidade	11
2.3.1. Perspectivas históricas da polêmica	13
2.3.2. Estudos atuais	16
2.3.4. Compartimentação	23
2.3.5. Diversidade e mudança global	24
2.3.6. Implicação para a Biologia da Conservação	25
2.3.7. Retrogressão	26
2.4. Considerações finais	28
III–ÁREA DE ESTUDO	30
3.1. O semi-árido brasileiro	30
3.2. Região semi-árida paraibana	33
3.3. Local de Estudo	35
IV–MATERIAL E MÉTODOS	38
4.1. Procedimento de Campo	38
4.1.1. Variáveis físicas e químicas	38
4.2. Procedimento de Laboratório	39
4.2.1. Medidas de estabilidade	40
4.2.2. Tratamento estatístico dos dados	41
V–INVENTÁRIO DA FAUNA DE MACROINVERTEBRADOS EM UMA ZONA ÚMIDA DO SEMI-ÁRIDO BRASILEIRO	42
5.1. Introdução	42
5.2. Material e Métodos	44

5.2.1. Classificação das lagoas	45
5.2.2. Fonte de inundação	45
5.2.3. Duração da fase úmida	47
5.2.4. Macrofitas aquáticas	47
5.3. Resultados	48
5.3.1. Inventário	50
5.3.2. Táxons dominantes	51
5.3.3. Classificação com base na tolerância ao evento da seca	53
5.4. Conclusões	57
5.5. Recomendações	58
5.5.1. Para os inventários futuros	58
5.5.2. Para a conservação	59
5.7. Bibliografia	59
VI-DIVERSIDADE DE MACROINVERTEBRADOS EM LAGOAS INTERMITENTES COM DIFERENTES NÍVEIS DE ESTABILIDADE HIDROLÓGICA	66
6.1. Introdução	66
6.2. Material e Métodos	69
6.2.1. Medição da diversidade	70
6.3 Resultados	70
6.4. Discussão	84
6.5. Bibliografia	88
VII-RESISTÊNCIA E RESILIÊNCIA DA COMUNIDADE DE MACROINVERTEBRADOS FRENTE À PERDA DE HABITAT	96
7.1. Introdução	96
7.2. Material e Métodos	97
7.2.1. Análise estatística	97
7.3. Resultados	98
7.4. Discussão	106
7.5. Bibliografia	111
VIII-A RELAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE E ESTABILIDADE ECOLÓGICA: UMA APROXIMAÇÃO EMPÍRICA COM MACROINVERTEBRADOS	117
8.1. Introdução	117
8.2. Área de Estudo	118
8.3. Material e Métodos	119
8.4. Resultados	120
8.5. Discussão	133
8.6. Bibliografía	137
IX-CONCLUSÕES GERAIS	141
X-BIBLIOGRAFIA GERAL	142

LISTA DE TABELAS

Tabela 5.1: Classificação Hidrogeomórfica das lagoas intermitentes onde foi feito o inventário da fauna de macroinvertebrados	52
Tabela 5.2. Lista das espécies de macroinvertebrados coletadas em 33 lagoas intermitentes do semi-árido paraibano durante a fase úmida de 1998 e 2001	54
Tabela 5.3. Número de lagoas do semi-árido paraibano onde os insetos foram coletados e as espécies mais comuns (em termo de distribuição) nesta zona úmida (1998 e 2001)	56
Tabela 5.4. Número de lagoas do semi-árido paraibano onde os não-insetos foram coletados e as espécies mais comuns (em termo de distribuição) nesta zona úmida (1998 e 2001)	55
Tabela 6.1. Lista dos táxons coletados através dos métodos qualitativos e quantitativos nas Lagoas Couro (1), Jurema (2) e João Abreu (3) ao longo do ciclo hidrológico de 1999 e 2001	73
Tabela 6.2. Número de famílias e espécies registrados na Lagoa João Abreu durante o ciclo hidrológico de 2001 e nas Lagoas Couro e Jurema durante o ciclo hidrológico de 1999 e 2001	78
Tabela 6.3. Comparação do número de famílias (fam.) e de espécies (spp) na primeira e segunda inundação na Lagoa Couro em 1999 e João de Abreu em 2001	82
Tabela 7.1. Valores máximos e mínimos das variáveis físicas e químicas das Lagoas Couro e João Abreu durante o ciclo hidrológico de 1999 e 2001, respectivamente	99
Tabela 7.2. Proporção de espécies Predadoras/Não-predadoras na Lagoa Couro e João Abreu durante a primeira e a segunda fase úmida de fevereiro a Julho de 1999 e Março e Agosto 2001, respectivamente	102
Tabela 7.3. Taxa de resiliência dos macroinvertebrados após a seca imprevisível nas Lagoas Couro e João Abreu	105
Tabela 8.1. Valores médios e desvio padrão das variáveis físicas e químicas das Lagoas Couro, Jurema e João Abreu durante o período estudado (ciclo hidrológico de 1999 e 2001)	121
Tabela 8.2. Características biológicas da comunidade de macroinvertebrados em cada uma das lagoas durante o ciclo hidrológico de 1999 e 2001	123

LISTA DE FIGURAS

Figura 3.1. Aspecto pedregoso do solo do semi-árido brasileiro, verificado na Mesorregião da Borborema no semi-árido paraibano.	31
Figura 3.2. Paisagem característica do semi-árido brasileiro, com vegetação de caatinga do tipo densa encontrada na Mesorregião da Borborema no semi-árido paraibano	33
Figura 3.3. Área de abrangência do semi-Árido brasileiro e sua correspondência no Estado da Paraíba	34
Figura 3.4. Lagoa Jurema em suas fases de cheia (a), secando (b) e de seca (c) durante o ciclo hidrológico 1999	36
Figuras 5.1a. Lagoa Ponta da Serra na Mesorregião da Borborema durante a fase de cheia do ciclo hidrológico de 1999	46
Figuras 5.1b. Lagoa Jurema na Mesorregião da Borborema durante fase de cheia do ciclo hidrológico de 1999	46
Figuras 5.1c. Lagoa Couro na Mesorregião da Borborema durante fase de cheia do ciclo hidrológico de 1999	46
Figuras 5.1d. Lagoa Santo Antonio na Mesorregião do Sertão durante a fase de cheia do ciclo hidrológico de 2001	49
Figuras 5.1e. Lagoa Itaporanga na Mesorregião do Sertão durante a fase de cheia do ciclo hidrológico de 2001	49
Figura 5.1f. Lagoa Beira do Rio Piranhas na Mesorregião do Sertão durante a fase secando do ciclo hidrológico de 2001	49
Figura 5.2. Mapa do Estado da Paraíba com a localização das 33 lagoas intermitentes nas Mesorregiões da Borborema e do Sertão, onde foi realizado o inventário da fauna de macroinvertebrados	51
Figura 6.1. Variação do número das espécies (●) e do número de indivíduos (■) coletados nas Lagoas Couro (a) e Jurema (c) durante o ciclo hidrológico de 1999 e nas Lagoas Couro (b), Jurema (d) e João Abreu (e) durante o ciclo hidrológico de 2001.	75
Figura 6.2. Variação dos valores da diversidade de macroinvertebrados [■: número de espécies, ▲: índice de Simpson, ■: índice de uniformidade, ○: Índice de riqueza em espécies], durante a fase úmida, nas Lagoas Couro (a) e Jurema (c) ao longo do ciclo hidrológico de 1999 e nas Lagoas Couro (b), Jurema (d) e João Abreu (e) ao longo do ciclo hidrológico de 2001]	76
Figura 6.3. (■) Presença (%) e (●) dominância (%) das espécies na Lagoa Couro durante o ciclo hidrológico de 1999 (a) e 2001 (b).....	79
Figura 6.4. (■) Presença (%) e (●) dominância (%) das espécies na Lagoa Jurema durante o ciclo hidrológico de 1999 (a) e 2001 (b).....	80

Figura 6.5. (■) Presença (%) e (●) dominância (%) das espécies encontrados na Lagoa João Abreu durante o ciclo hidrológico de 2001	81
Figura 6.6. Variação dos valores de dominância máxima (●) nas Lagoas Couro (a) e Jurema (c) durante o ciclo hidrológico de 1999 e nas Lagoas Couro (b), Jurema (d) e Lagoa João Abreu (e) durante o ciclo hidrológico de 2001 e suas relações com a superfície inundada (■) e profundidade (⊙)	83
Figura 7.1. Variação da densidade (■) e da biomassa (●) total de macroinvertebrados em cada período de amostragem nas Lagoas Couro (a) e João Abreu (b) durante os ciclos hidrológicos de 1999 e 2001, respectivamente.	100
Figura 7.2. Variação da densidade total por grupo trófico funcional em cada período de amostragem nas Lagoas Couro (a) e João Abreu (b) durante o ciclo hidrológico de 1999 e 2001, respectivamente	101
Figura 7.3. Variação do número de espécies por grupo trófico funcional em cada período de amostragem nas Lagoas Couro (a) e João Abreu (b) durante o ciclo hidrológico de 1999 e 2001, respectivamente	103
Figura 7.4. Variação da densidade total e número de espécies em cada grupo trófico funcional nas Lagoas Couro (a) e na João Abreu (b) durante os ciclos hidrológicos de 1999 e 2001, respectivamente	104
Figura 8.1. Variação da riqueza de espécies (■), do índice de Shannon-Weaver (●) e da uniformidade (▲) dos macroinvertebrados coletados nas Lagoas do Couro (a), Jurema (b) e João Abreu (c).	124
Figura 8.2. Variação da biomassa total de macroinvertebrados nas Lagoas Couro (a), Jurema (b) e João Abreu (c)	125
Figura 8.3. Variação da riqueza de espécies (■), índices de Shannon-Weaver (●) e da uniformidade (▲) de espécies <i>raspadoras</i> nas Lagoas do Couro (a), Jurema (b) e João Abreu (c)	126
Figura 8.4. Variação da riqueza de espécies (■), do índice de Shannon-Weaver (●) e da uniformidade (▲) de espécies <i>retalhadoras</i> nas Lagoas do Couro (a) e Jurema (b)	128
Figura 8.5. Variação da riqueza de espécies (■), do índice de Shannon-Weaver (●) e da uniformidade (▲) de espécies <i>colhedoras</i> nas Lagoas do Couro (a), Jurema (b) e João Abreu (c)	129
Figura 8.6. Variação da riqueza de espécies (■), do índice de Shannon-Weaver (●) e da uniformidade (▲) de espécies <i>filtradoras</i> nas Lagoas do Couro (a), Jurema (b) e João Abreu (c)	130
Figura 8.7. Variação da riqueza de espécies (■), do índice de Shannon-Weaver (●) e uniformidade (▲) de espécies <i>predadoras</i> nas Lagoas do Couro (a), Jurema (b) e João Abreu (c)	131

LISTAS DE APÊNDICES

Apêndice 5.1. Lista de ocorrência das espécies de macroinvertebrados nas 11 lagoas intermitentes da Mesorregião da Borborema (semi-árido paraibano) durante a fase úmida de 1998 e 2001	62
Apêndice 5.2. Lista de ocorrência das espécies de macroinvertebrados nas 33 lagoas intermitentes da Mesorregião do Sertão (semi-árido paraibano) durante a fase úmida de 1998 e 2001	64
Apêndice 7.1. Coeficientes de variação (%) da abundância de espécies computadas no período da primeira cheia (C - 1), período da segunda cheia (C - 2) e para todo o ciclo (T) nos anos de 1999 e 2001 nas Lagoas Couro e João Abreu, respectivamente	116

RESUMO

As lagoas intermitentes são um tipo de zona úmida de grande importância na região semi-árida brasileira, sendo caracterizadas por extremos hidrológicos de cheia e de seca. Estas lagoas representam excelentes modelos para estudos ecológicos, pois apresentam limites bem distintos e estão sujeitas a processos de perturbação hidrológica. O objetivo principal deste estudo foi analisar, dentro do marco conceitual de perturbações naturais e estabilidade ecológica, a diversidade e a estabilidade dos macroinvertebrados em três lagoas intermitentes do semi-árido paraibano durante dois ciclos hidrológicos. Neste estudo também foi comparado o padrão da diversidade da comunidade de macroinvertebrados frente à perturbação hidrológica; analisado o grau de resiliência e de resistência da comunidade frente à seca, assim como, a relação entre diversidade e estabilidade das comunidades estudadas. Além disso, foi realizado o inventário da fauna de macroinvertebrados de 33 lagoas intermitentes espalhadas pelo semi-árido paraibano. Os resultados deste estudo sugerem que (i) a cheia e a seca são os principais agentes de perturbação nestas lagoas, sendo estes eventos de grande importância para explicar o modelo de sucessão dos macroinvertebrados; (ii) não foi determinado o padrão de diversidade dos macroinvertebrados, pois parece ter havido um modelo peculiar de diversidade em cada ciclo hidrológico; (iii) a riqueza de espécies foi relativamente alta, entretanto o número de indivíduos foi baixo; (iv) as populações de macroinvertebrados variam substancialmente durante o ciclo hidrológico em função da variação do nível de água e dos impactos da seca; (v) a resistência e a resiliência da comunidade de macroinvertebrados frente à seca demonstraram ser relativamente altas; e (vi) a variabilidade da biomassa total da comunidade de macroinvertebrados foi menor na lagoa que apresentou maior riqueza, enquanto que a variabilidade da abundância das populações em cada espécie foi menor nas lagoas com maior riqueza de macroinvertebrados.

ABSTRACT

Intermittent shallow lakes are a kind of wetland of great importance in the Brazilian semiarid area, being characterized by hydrological extremes of flood and drought. These shallow lakes are good model for ecological study because they have discrete boundaries, and are subject to disturbance processes such as drying. The goal of this study was to analyse, in according to the conceptual mark of natural disturbances and ecological stability, the diversity and stability of the macroinvertebrates in three Brazilian semi-arid intermittent lakes during two hydrological cycles. In this study, I also compare the diversity of the macroinvertebrate communities to the hydrological disturbance; analyse the degree of resilience and resistance of the community to the drought, as well as, the relationship between diversity and stability in the community studied. Furthermore, I accomplished the inventory of the fauna of macroinvertebrates of 33 intermittent shallow lakes widespread in the Paraibano semi-arid. The results of this study suggest that (i) flooding and drought are the main disturbance agents in these shallow lakes, which are events of great importance to explain the model of macroinvertebrates succession; (ii) in the lakes studied I did not determined the pattern of macroinvertebrate diversities, because a peculiar pattern of diversity seemed to occur in each hydrological cycle; (iii) the species richness was relatively high and the number of individuals small; (iv) the macroinvertebrate populations varied substantially during the hydrological cycle due to variation of the water level and the impacts of the drought; (v) the resistance and resilience of the macroinvertebrate communities to drought demonstrated to be relatively high; and (vi) the variability of the total biomass of macroinvertebrate communities was lower in the lake that exhibited high species richness, while the variability of the abundance of the populations in each species was lower in the lakes with larger species richness of macroinvertebrates.

I-INTRODUÇÃO GERAL

1.1. Justificativa

As principais zonas úmidas naturais do semi-árido brasileiro são os rios e as lagoas intermitentes. Nesta região, as lagoas intermitentes servem de refúgio para muitos animais e plantas, contribuindo assim para o aumento da diversidade e produtividade regional (Maltchik *et al.* 1999). As lagoas do semi-árido brasileiro são caracterizadas por extremos hidrológicos de cheia e de seca (Maltchik 1999) e são excelentes modelos para estudos ecológicos, pois apresentam limites bem distintos e estão sujeitas aos processos de perturbação motivada por secas imprevisíveis.

O funcionamento e a sustentabilidade dos ecossistemas podem depender de sua diversidade biológica (McNaughton 1977, Tilman & Downing 1994). A relação entre diversidade e estabilidade de comunidade é um dos maiores dogmas da ecologia teórica (Tilman & Downing 1994).

O debate sobre a relação entre diversidade-estabilidade tem uma longa história de interesse teórico e representa um papel principal no desenvolvimento da ecologia moderna desde a sua formulação inicial por Elton (1927). O impacto da diversidade na dinâmica de população e no funcionamento de ecossistemas vem sendo debatido há décadas (MacArthur 1955, Gardner & Ashby 1970, May 1973, Pimm 1984). Muitas explicações teóricas têm sido propostas (MacArthur 1955, 1972, Gardner & Ashby 1970, May 1973, Pimm 1984, Tilman *et al.* 1997), entretanto poucos estudos de campo têm sido realizados (McNaughton 1985, Frank & McNaughton 1991). A maioria das pesquisas de campo foi desenvolvida em ecossistemas terrestres (Singh & Misra 1969, McNaughton 1968, Frank & McNaughton 1991, Rodriguez & Gomez-Sal 1994, Tilman *et al.* 1996), sendo raros os trabalhos que relacionam a diversidade com a estabilidade em ecossistemas aquáticos

(Margalef 1965). A compreensão do paradigma da relação entre diversidade–estabilidade de comunidades em ecossistemas aquáticos intermitentes torna-se ainda mais complexa devido às variações hidrológicas nestes ecossistemas (Maltchik 1999).

Os estudos desenvolvidos no Brasil em ambientes lênticos, relacionados com a fauna bentônica, segundo Hurlbert *et al.* (1981), Schäfer (1985) e Esteves (1988), foram realizados em corpos d'água permanentes. O primeiro trabalho publicado que fez menção à fauna de ambiente temporário foi realizado por Kleerekoper na região Sul (Kleerekoper 1944), onde o autor comenta o caráter cosmopolita de algumas espécies. Mais recentemente, Nessimian (1995a,b) realizou estudos da fauna de macroinvertebrados em brejos temporários no litoral do Rio de Janeiro.

A fauna de macroinvertebrados representa um grupo expressivo na composição de ecossistemas aquáticos temporários. O conhecimento de suas relações com o ambiente é fundamental para a compreensão dos processos ecológicos nestes ecossistemas continentais (Ward 1976).

Apesar da relevância ecológica das comunidades bióticas nas zonas úmidas intermitentes do semi-árido brasileiro seus estudos têm sido negligenciados (*cf.* Paiva 1963; Arraes 1990). Só recentemente, um esforço vem sendo feito para se analisar a dinâmica funcional destes ecossistemas, embora não exista um marco conceitual no qual estes estudos possam ser enquadrados (Maltchik 1996). Os primeiros trabalhos com esta abordagem referem-se aos efeitos das perturbações hidrológicas nas comunidades de macrófitas (Pedro & Maltchik 1998), de perifiton (Maltchik *et al.* 1999), de macroinvertebrados (Silva-Filho & Maltchik 2000, Maltchik & Silva-Filho 2000, 2002, Silva-Filho *et al.* 2003) e de peixes (Medeiros & Maltchik 1998).

Este estudo foi realizado em três lagoas intermitentes (Lagoas Couro, Jurema e João Abreu), as quais são representativas do sistema de zonas úmidas da região semi-árida

brasileira. A escolha destas lagoas ocorreu: (i) devido ao seu estado de conservação – pouco degradadas por ação antrópica, apresentando ainda características de seu estado natural; (ii) por possuírem bacias com áreas de tamanho similares; e (iii) por estarem localizadas próximas umas das outras e, certamente, influenciadas por um mesmo micro-clima.

1.2. Objetivos:

O objetivo principal deste estudo foi analisar, dentro do marco conceitual de perturbação natural e estabilidade ecológica, a diversidade e a estabilidade de macroinvertebrados em uma zona úmida intermitente do semi-árido paraibano ao longo de dois ciclos hidrológicos.

Os objetivos específicos foram:

- Realizar um inventário da fauna de macroinvertebrados das lagoas intermitentes do semi-árido paraibano.
- Comparar a diversidade da comunidade de macroinvertebrados frente à perturbação em lagoas com diferentes níveis de estabilidade hidrológica;
- Analisar o grau de resiliência e resistência da comunidade de macroinvertebrados frente à seca ('drought'), através do acompanhamento da variação da densidade, biomassa e dos grupos tróficos funcionais;
- Descrever a sucessão dos macroinvertebrados após a fase seca das lagoas;
- Analisar as flutuações das variáveis abióticas e correlacioná-las com o desenvolvimento da comunidade;
- Avaliar, empiricamente, a aplicabilidade da hipótese da relação entre diversidade versus estabilidade.

1.3. Hipóteses

As hipóteses deste estudo foram de que:

- Existe uma relação entre diversidade–estabilidade de macroinvertebrados nas lagoas intermitentes do semi-árido brasileiro.
- Existe uma relação entre diversidade e perturbação ecológica em lagoas intermitentes do semi-árido brasileiro.
- As lagoas intermitentes do semi-árido brasileiro são caracterizadas por uma comunidade de macroinvertebrados resistente e resiliênte aos efeitos da seca.

1.4. Esboço da tese

Esta tese foi organizada em nove capítulos, sendo os principais, os capítulos V, VI, VII, VIII e IX, os quais estão relacionados diretamente com o tema, os objetivos e as hipóteses desta tese.

No capítulo V é apresentado o inventário da fauna de macroinvertebrados de 33 lagoas intermitentes do semi-árido paraibano. Nele, também é apresentada uma classificação das lagoas e o enquadramento da fauna de macroinvertebrado desta zona úmida no sistema de classificação vigente, com base na tolerância ou escapatória ao evento da seca.

No capítulo VI é comparado o padrão de diversidade da comunidade de macroinvertebrados frente à perturbação hidrológica nas três lagoas intermitentes com diferentes níveis de estabilidade hidrológica. A discussão, de certa forma, foi feita dentro do contexto do conceito mais bem difundido de manutenção da diversidade sob condições de não equilíbrio – o da hipótese da perturbação intermediária.

No capítulo VII é analisado o grau de resiliência e de resistência da comunidade de macroinvertebrados frente à seca, através do acompanhamento da variação das suas densidades, biomassas e dos grupos tróficos funcionais.

No capítulo VIII é verificada de forma direta a aplicabilidade da relação entre diversidade e estabilidade. Mais especificamente, este capítulo diz respeito à aproximação empírica feita com macroinvertebrados em três ecossistemas lênticos intermitentes sujeitos a extremos hidrológicos de cheia e seca.

Por fim, no capítulo IX, são apresentadas as conclusões gerais deste estudo.

II– ESTADO DA ARTE EM TEORIA DA ESTABILIDADE E DIVERSIDADE

2.1. Introdução

Os biólogos, de um modo geral, têm estado fascinados desde muito tempo pela diversidade de plantas e animais dentro de comunidades naturais. Uma importante concepção em Ecologia de Comunidade e Biologia da Conservação é a idéia de que a estabilidade está relacionada com a biodiversidade.

A pergunta de como a diversidade e a estabilidade estão relacionadas em sistemas ecológicos naturais permanece sem resposta, principalmente pelo fato de estudos empíricos abordando estes aspectos ainda serem incomuns (Pimm 1984).

Apesar de estudos empíricos e de modelagens teóricas (e.g., May 1972, 1973, DeAngelis 1975, Gilpin 1975, Pimm 1979) terem demonstrado que os efeitos de diversidade em estabilidade de população na verdade contradizem as expectativas da hipótese original da diversidade-estabilidade onde é afirmado que: “aumentando o número de espécies interagindo em uma comunidade ecológica deverá aumentar a capacidade coletiva dos membros das populações para manter a sua abundância após uma perturbação” (MacArthur 1955), estudos empíricos recentes demonstraram que a estabilidade da comunidade de plantas aumentou a composição de espécies com o aumento da diversidade em Yellowstone (Frank & McNaughton 1991) e, especialmente, em uma série de experimentos em comunidades de pastio, realizados por Tilman e os seus colaboradores em Cedar Creek, U.S.A. (Tilman & Downing 1994, Tilman 1996, Tilman *et al.* 1997).

Por outro lado, recentemente, várias evidências empíricas têm levado a mudanças do foco de interesse da estabilidade de abundância de população para a estabilidade de

"função de ecossistema", onde é sugerido que a diversidade de espécies é fator crucial para manter as funções do ecossistema (e.g., Tilman & Downing 1994, Naeem *et al.* 1994, Tilman 1996, Moulton & Magalhães 2003). Portanto, com a crescente preocupação acerca da perda da biodiversidade e da conservação do meio ambiente, um re-exame da hipótese da diversidade-estabilidade está sendo exigido.

O termo estabilidade ecológica, geralmente, é usado associado a equilíbrio de comunidade. Uma comunidade está em equilíbrio quando a abundância de espécies permanece constante com o passar do tempo. Esta suposição de equilíbrio de comunidades é uma abstração. As comunidades reais são formadas ao longo de um "continuum" de equilíbrio máximo para ausência total de equilíbrio.

O objetivo deste capítulo é dar uma visão geral do estado da arte referente à teoria da hipótese da diversidade-estabilidade e domínios relacionados.

2.2. Conceito de estabilidade

A estabilidade de uma comunidade é uma forma de medir a sua sensibilidade às perturbações. O estudo das características das comunidades que conferem estabilidade pode ser muito útil para o desenvolvimento de estratégias de conservação, já que as grandes mudanças no meio ambiente produzidas pelo homem, indubitavelmente, terão um efeito importante sobre o funcionamento das comunidades. Por isso, estes estudos deveriam permitir conhecer quais as características que estão implicadas na estabilidade frente às perturbações.

No livro, 'A Critique for Ecology', Peters (1991) ilustra o problema da definição do termo estabilidade: "Apesar do interesse existente há muito em estabilidade (Brookhaven Simpósio 1969) o termo nunca esteve satisfatoriamente definido. Parte da dificuldade em fazê-lo reflete o dinamismo dos sistemas biológicos abertos... [eles] constantemente

reagem a mudanças externa e interna... [e] não podem ser preservados como obras de arte. Ao invés disso, a estabilidade deve ser definida em termos dinâmicos. Tais contradições geram desentendimentos”.

Quantas definições do conceito de estabilidade e medidas delas são encontradas na literatura? Segundo Grimm & Wissel (1997), a resposta para estas indagações depende do que se entende pelo termo ‘conceito de estabilidade’. A literatura contém mais definições para este termo do que para qualquer outro, sendo impossível dar um nome universal para estas definições. Num inventário deste conceito (cf., Grimm *et al.* 1992) foram identificadas 163 definições de 70 diferentes conceitos de estabilidade.

Os ecólogos, geralmente, têm três modos de definir um conceito de estabilidade: (i) usam um termo conhecido e o redefine (e.g., resiliência); (ii) inventam um termo novo (e.g., “attactor block”) ou (iii) ampliam o termo através de um adjetivo (e.g., estabilidade de biomassa). Pelo fato de não existir uma terminologia unificada em ecologia, os autores categoricamente nomeiam e definem aquelas propriedades dos sistemas ecológico que eles pretendem examinar (Grimm & Wissel 1997).

Apesar da aparente simplicidade do conceito de estabilidade, ela é realmente difícil de ser definida (Stiling 1996) num contexto ecológico. O conceito de estabilidade inclui uma série de denominações e “sub-conceitos” que muitas vezes são empregados com enfoques diferentes e não comparáveis. Orians (1975) identificou alguns elementos que podem ser enquadrados dentro do conceito geral de estabilidade e tentou racionalizar o problema, mas infelizmente o termo continua a ser usado de modo confuso e contraditório. O conceito de estabilidade é, na verdade, um conjunto de várias propriedades muito diversas, já que se pode referir a pontos de vista muito diferentes quando se diz que uma comunidade é estável (Begon *et al.* 1995):

- Resiliência – velocidade em que a comunidade retorna a seu estágio inicial antes da perturbação e remoção do estágio anterior.
- Resistência – habilidade de uma comunidade evitar o deslocamento de um dado estado. Seria o equivalente à inércia em física.
- Flexibilidade – aplica-se às comunidades que são estáveis dentro de uma classe estreita de condições ambientais ou por uma pequena amplitude de características das espécies (Putman 1994). Tais comunidades são denominadas dinamicamente frágeis (May 1980).
- Robusteza – refere-se as comunidades estáveis sob amplas condições ambientais. Uma comunidade será dinamicamente robusta se for estável dentro de uma grande amplitude de condições e características.

Ainda, seria atributo do conceito de estabilidade a persistência. *Persistência* – refere-se ao tempo de existência, de “sobrevivência” de um sistema ou elemento de um sistema. Assim, uma população ou comunidade será mais “estável” comparativamente se for capaz de *persistir* por mais tempo no ambiente.

Estas definições assumem implicitamente que as comunidades estão num equilíbrio, do qual são deslocadas por perturbação (Gunderson 2000). Não obstante, o conceito de resiliência pode também ser definido como a magnitude da perturbação que pode ser absorvida pelo sistema antes que ele mude o seu ponto de equilíbrio. Esta definição é mais ampla e tem sido denominada “*resiliência ecológica*” em comparação com a resiliência como medida da velocidade de recuperação do estado de equilíbrio que é um conceito mais relacionado com a engenharia ou a física (Gunderson 2000). O conceito de resiliência ecológica está, portanto, baseado na suposição de que os ecossistemas possuem múltiplos pontos de equilíbrio. A existência de pontos de equilíbrio múltiplos é evidente em muitos ecossistemas naturais e são influenciados pela exploração humana, os

quais mudam a sua composição e o seu funcionamento, dependendo do tipo de pressão aos quais estão submetidos. Por outro lado, deve-se deixar claro que os diferentes conceitos agrupados sobre a idéia de “estabilidade” podem variar de forma contrária no ecossistema. Por exemplo, as comunidades dominadas por plantas de crescimento rápido tendem a ter alta resiliência e baixa resistência, contudo as comunidades dominadas por plantas de crescimento lento manifestam tendência oposta (Díaz & Cabido 2001).

Uma comunidade está em equilíbrio quando a abundância de espécies permanece inalterada com o passar do tempo. Na maioria dos casos isto significa dizer equilíbrio estável. Quando se fala em estabilidade sempre se refere à estabilidade local (com relação a pequenas perturbações) e à estabilidade global (com relação a grandes perturbações).

De todas as 163 definições de 70 diferentes conceitos de estabilidade (Grimm *et al.* 1992), as propriedades da estabilidade são, basicamente, três: (i) "ficando essencialmente inalterada", (ii) "retornando ao estado original (ou dinâmico) depois de uma perturbação temporária" e (iii) "persistência durante o tempo de um sistema ecológico". Note a diferença entre as propriedades i e iii. "Ficando essencialmente inalterada" refere-se a um certo estado de referência ou dinâmica, que pode ser um equilíbrio ou instabilidade ou flutuação irregular, mas limitada. Por outro lado, "persistência durante o tempo" não se refere a qualquer dinâmica particular, mas, apenas a questão de se um sistema persiste como uma entidade identificável (Shrader-Frechette & McCoy 1993, Grimm 1996).

Grimm & Wissel (1997) apresentaram uma estratégia para evitar confusão sempre que se deparar com a palavra “estabilidade” ou uma declaração sobre uma propriedade da estabilidade na literatura ou em uma discussão. Estes autores acreditam que tal estratégia é um instrumento efetivo para aclarar a confusão atual na discussão ecológica de estabilidade assim como prevenir sua recorrência no futuro. A estratégia proposta consiste em encontrar respostas para as seguintes perguntas:

- (1) A qual propriedade da estabilidade está sendo referida?
- (2) A qual situação ecológica refere a declaração de estabilidade?
- (3) A declaração está fundamentada na situação sob consideração ou há generalização inaceitável?

Pimm (1991) define, dentre outros, os termos: estável, resiliência, persistência, resistência e variabilidade, além de discutir diferentes pontos de vista de ecólogos em estudos de campo e matemáticos sobre perturbação e estabilidade. Molles (1999) também define e discute os termos acima e sua aplicação.

2.3. O debate diversidade-estabilidade

Inicialmente, há que se considerar qual é a variável da comunidade que se considera útil do ponto de vista da estabilidade. Por exemplo, se uma comunidade submetida ao efeito da perturbação só muda na sua composição específica, dizemos que ela é estável de um ponto de vista demográfico. Os estudos das características que conferem estabilidade demográfica às comunidades estão, portanto, muito relacionados com os objetivos da conservação de espécies. Por outro lado, se a perturbação altera o número e a composição de espécies da comunidade, mas não altera as suas propriedades funcionais (e.g., a taxa de produção de biomassa ou a quantidade de cálcio que contém as comunidades) poder-se-ia também considerar tal comunidade estável, porém de um ponto de vista não demográfico. As características que conferem estabilidade não demográfica são, portanto, úteis para o ramo da conservação aplicada aos estudos dos valores e funções do ecossistema. Estes aspectos têm importância aplicada quando se tem que transmitir à sociedade os benefícios obtidos ao se destinar recursos para manutenção da biodiversidade (Myers 1996).

As propriedades emergentes dos ecossistemas dependerão, apenas em certo grau, do número e da identidade de espécies que estão presentes. A relação entre diversidade e

estabilidade é uma das polêmicas mais duradouras em ecologia e nos últimos anos este tema vem sendo objeto de um grande esforço de pesquisas (Tilman *et al.* 1997, Doak *et al.* 1998, Tilman 1999, Loreau 2000, Bengtsson *et al.* 2000, Schwartz *et al.* 2000, Lehman & Tilman 2000, Hughes & Roughgarden 2000, Maltchik & Pedro 2000, Li & Charnow 2001; Tilman 2001, Díaz & Cabido 2001, Pfisterer & Schmid 2002; Naeem 2002).

A maioria dos estudos tem encontrado uma relação positiva entre biodiversidade (medida unicamente como riqueza de espécies) e funcionamento de ecossistema, medido habitualmente como produtividade (Schwartz *et al.* 2000). Existe atualmente um debate a cerca de se estas relações biodiversidade-funcionamento de ecossistema são devidas unicamente ao número de espécies presentes ou às características das espécies. Não obstante, pode-se pensar que este é um debate improdutivo (Lawton 2001) já que uma coisa não pode ser diferenciada da outra. Esta relação tem sido explicada por meio de duas hipóteses:

- A hipótese do “seguro” – Enfatiza a habilidade dos ecossistemas em resistir às perturbações e propõe que os ecossistemas com maior diversidade de espécies sejam capazes de suportar melhor as perturbações, porque a diversidade permite ter espécies que possam responder de forma diferenciada às perturbações, por complementariedade de nicho (Yachi & Loreau 1999).
- A hipótese do “efeito de amostragem” – Propõe que as comunidades mais diversas têm mais espécies e, portanto, maior probabilidade de possuírem espécies muito produtivas ou com outra característica excepcional. A sua maior produtividade não se deve ao número de espécies e sim à identidade das mesmas (Naeem 2002).

Os dois pontos de vista acima, mostram claramente a divergência entre a visão da estabilidade em função do número de espécies, ou como, uma medida de uma propriedade emergente do ecossistema.

2.3.1. Perspectivas históricas da polêmica

A idéia original de que a riqueza de espécies leva à estabilidade ecológica foi originalmente proposta por Charles Darwin (1859) e reiterada por Charles Elton (1927, 1958). Darwin (1859) sugere que a diversidade e a produtividade estão positivamente relacionadas, baseado no argumento de que diferenças interespecíficas no uso de fontes por plantas permitem que um maior número de espécies utilizem mais completamente as fontes limitantes e, conseqüentemente, alcancem maior produtividade. Por sua vez, Elton (1958) sustentou que comunidades simples eram mais facilmente perturbadas que as mais ricas; ou seja, mais sujeitas a oscilações destrutivas em populações e mais vulneráveis a invasões. Na realidade, Odum (1953) e Elton (1958) chegaram a conclusões semelhantes baseados em repetidas observações de que comunidades terrestres muito simplificadas são caracterizadas por flutuações mais intensas em densidade de população do que comunidades terrestres mais diversas. Muitos dos argumentos sobre a relação entre diversidade-estabilidade estavam baseados na observação de que as ilhas eram particularmente susceptíveis de serem invadidas por espécies exóticas. A teoria de biogeografia de ilhas demonstrou que as ilhas tinham menos espécies do que as superfícies semelhantes do continente (MacArthur & Wilson 1967). Além disso, os fortes ataques de pragas florestais e agrícolas estavam freqüentemente ligados a sistemas com poucas espécies. As idéias de Elton eram muito semelhantes às de MacArthur (1955).

Durante os anos 60 e 70 vários autores, inclusive R. Margalef (1965, 1969, 1975, 1978), respaldaram esta hipótese com base em diferentes argumentos. Margalef (1978) estudou os aspectos cibernéticos da relação entre diversidade e fluxo de energia, concluindo que um sistema formado por mais elementos está menos sujeito a flutuações. Neste mesmo estudo, Margalef enfatizou ainda a importância da informação armazenada no sistema como mecanismo de amortização das mudanças induzidas pelas perturbações.

De acordo com esta concepção o aumento de diversidade do ecossistema implica num aumento no número de relações possíveis entre os elementos e, em consequência, isto implica num retardamento e diminuição das flutuações do sistema (Margalef 1975).

Durante o Primeiro Congresso Internacional de Ecologia, ocorrido em 1974, umas das sessões foi dedicada precisamente à discussão da relação entre diversidade e estabilidade nos ecossistemas naturais e outra nos ecossistemas influenciados pelo homem (van Dobben & Lowe-McConnell 1975). Neste congresso, várias contribuições relevantes foram oferecidas a controvertida relação entre diversidade e estabilidade. Em particular, há que se destacar o esclarecimento das definições e das diferentes aceções do conceito de estabilidade (Orians 1975).

A idéia intuitiva de Elton (1958) e de MacArthur (1955), dentre outros, foram contestadas pelo trabalho de Robert May, atualmente considerado uma obra clássica, publicada em 1973. Neste estudo, May voltou-se à matemática para explorar a relação da diversidade-estabilidade. Usando análises de estabilidade linear em modelos construídos de um universo estatístico, May concluiu que a diversidade tende a desestabilizar as dinâmicas da comunidade. Uma outra conclusão a que May (1972) chegou com os modelos que desenvolveu foi a de que a correlação observada entre complexidade (na verdade, diversidade) e estabilidade não seria causal; estes parâmetros seriam apenas consequências distintas resultantes do fator ambiente da comunidade ser mais estável e previsível, o que contribuiria tanto para um aumento da diversidade de tal comunidade frágil (porque só é capaz de existir em condições ambientais limitadas) como asseguraria a estabilidade (constância) deste sistema diverso.

Outros ecólogos, usando aproximações semelhantes, chegaram a resultados consistentes com esta hipótese (Pimm & Lawton 1978, Yodzis 1981). Os resultados eram confusos, considerando que ecossistemas reais eram incontestavelmente complexos e

diversos. Yodzis (1981) realçou este paradoxo mostrando que modelos estruturados de relações de teias alimentares compiladas, com razoável força de interação, eram geralmente mais estáveis do que teias alimentares aleatoriamente construídas. Embora os primeiros dados de teia alimentar usados por Yodzis na estruturação dos seus modelos estivessem incompletos, estes dados refletiram relações reais de alimentação. Os resultados de Yodzis demonstraram que a força de interação era provavelmente crucial para a estabilidade; mas a razão exata para isto não foi apresentada.

Em geral, a maioria dos modelos desta época sugere que a estabilidade diminui se aumentar a complexidade. Não obstante, quase todos estes modelos são construídos com base em redes tróficas aleatórias. As comunidades reais estão longe de ser aleatórias e esta é uma das críticas mais importantes a estes modelos (Lovelock 1993).

2.3.2. Estudos atuais

Atualmente o debate segue com muita relevância dentro da ecologia teórica. Alguns autores com base em simples processos probabilísticos argumentam que a relação entre estabilidade-diversidade de fato é estatisticamente inevitável (Doak *et al.* 1998), quer dizer, a estabilidade aumentará, sempre e essencialmente, com a diversidade de espécies, devido à flutuação da média estatística nas abundâncias de espécies, típica de processos simples de amostragem probabilística. Assim, os seus resultados suscitam a pergunta de se a relação da diversidade-estabilidade é uma inevitabilidade estatística ou uma consequência ecológica (Tilman *et al.* 1998). Por outro lado, vários resultados de trabalhos teóricos sugerem que a relação diversidade-estabilidade pode pelo contrário resultar do funcionamento energético e termodinâmico nos ecossistemas próximos ao equilíbrio (Li & Charnow 2001).

O funcionamento do ecossistema (a produtividade) deve depender tanto do número de espécies como das identidades das espécies presentes. Isto se deve a três mecanismos (Fridley 2001):

- Complementariedade – ocorre quando a competência devido aos vizinhos heteroespecíficos é menor que a produzida por vizinhos homoespecíficos, pelo fato dos indivíduos da mesma espécie terem necessidade de recursos muito similares. A divisão dos recursos entre indivíduos de espécies com requerimentos diferentes melhora o uso dos recursos pela comunidade e explica a maior produtividade dos cultivos mistos frente a monoculturas. A complementariedade deve-se a existência de grupos funcionais (Root 2001) e é particularmente relevante quando se incluem espécies fixadoras em solos pobres em nutrientes.
- Facilitação – ocorre quando um indivíduo consegue maior biomassa na presença de indivíduos vizinhos heteroespecíficos, porque a atividade dos vizinhos aumenta a disponibilidade de um recurso ou diminui o estresse ambiental. Por exemplo, em ambientes semi-árido do mediterrâneo, os arbustos podem funcionar como sistema de proteção para a instalação de plântulas de árvores. As árvores dizem se então ‘facilitadas’ pela presença dos indivíduos da outra espécie (Pugnaire de Iraola *et al.* 2001). Esta terminologia não deve ser entendida como mecanismos de “mútuo acordo” entre indivíduos de diferentes espécies, pois se trata do resultado variável da competência em função da variabilidade ambiental, que faz com que algumas atividades competitivas possam ser mutualistas em determinados momentos. Do ponto de vista de planta “nodriza” (Muller 1953, Niering *et al.* 1963) é evidente que o processo de facilitação é negativo, já que será desprezada pela árvore a que “ajudou” a instalar-se.

- O efeito da amostragem – Este mecanismo já mencionado anteriormente explica o aumento da produtividade como um efeito estatístico, derivada da maior probabilidade de incluir espécies muito produtivas nas comunidades com maior número de espécies.

Tilman *et al.* (1997) analisaram este problema numa série de modelos teóricos e concluíram que é importante poder distinguir entre o número de espécies e a influência de cada espécie individual. Para tanto, sugerem que se devesse construir ecossistemas experimentais com muitas combinações aleatórias a partir das espécies possíveis para essa zona geográfica (o “pool” de espécies).

Um exemplo destes estudos é o experimento pan-Europeu, “BIODEPTH” (Hector *et al.* 1999). Este estudo investigou o efeito do número de espécies (variando de 1 a 32) e do número de grupos funcionais (gramíneas, leguminosas, entre outras plantas herbáceas) sobre a produtividade de ecossistemas de pradaria. O experimento continha 480 parcelas com 200 comunidades vegetais, incluindo um, dois ou três grupos funcionais. Os resultados indicaram que em média os lotes com menor diversidade foram menos produtivos e que a diminuição da produtividade podia ser explicadas por uma relação linear (Hector *et al.* 1999). Este estudo, portanto indica que a complementariedade está ocorrendo entre as diferentes espécies, e que esta complementariedade pode ser devido, em grande parte, ao efeito de uma leguminosa (*Trifolium pratense*). Não obstante, quando se examinam os resultados dentro de cada país, observam-se relações negativas e também ausência de relações. Este estudo também ressalta que interações de alto-nível, as quais são inerentes em cadeias alimentares (por exemplo, interações microbianas, herbivoria e predação), são de grande importância para a compreensão da relação entre a diversidade e a estabilidade de comunidades ecológicas inteiras.

Um resultado de outro experimento similar (Pfisterer & Schmid 2002) pode fazer ver as dificuldades do problema. Dentro do marco do projeto “BIODEPTH” tentou-se provar a hipótese do “seguro” mediante uma perturbação que consistiu em diminuir as precipitações em diferentes lotes, colocando um teto de policarbonato transparente que conduzia a água da chuva para fora da parcela. Este procedimento mantinha todas as variáveis do sistema semelhantes com exceção da iluminação, que baixou uns 15%. Os resultados indicaram que sob as condições normais (sem perturbação) as comunidades mais pobres foram menos produtivas, porém quando se incluiu a perturbação (seca) as parcelas mais ricas em espécies foram as que mostraram menos resiliência (embora continuassem sendo mais produtivas que as parcelas pobres em espécies). Os lotes pobres também foram os que mostraram maior resistência à perturbação. Estes resultados não estão em consonância com a hipótese do “seguro” (Naeem 2002).

Em uma contribuição teórica importante, Chesson & Huntley (1997) mostraram que a diversidade não pode ser mantida só através de variação. Certamente, a manutenção da diversidade requer os seguintes componentes: (i) a existência de fluxo ou variabilidade em ecossistemas; e (ii) populações capazes de diferencialmente explorar este fluxo ou variabilidade. Independente da fonte da variabilidade (por exemplo, se geradas espacial ou temporalmente), os resultados indicam que a coexistência requer que as populações devam estar isentas, direta ou indiretamente, das influências de interações de espécies como predação e competição. As interações das espécies, por este motivo, devem ser importantes para manter e promover a persistência em comunidades diversas, por causa, talvez, da variabilidade que sustenta os ecossistemas.

Os resultados dos estudos mencionados acima, a exemplo de outros estudos extensos, levam a conclusão de que a diversidade dentro de um ecossistema tende ser correlacionada positivamente com a estabilidade da comunidade de plantas (Tilman &

Downing 1994, Tilman *et al.* 1996). Ao mesmo tempo, a diversidade parece mostrar pequena influência sobre a variabilidade da população (Tilman 1996). Os argumentos básicos para uma relação positiva entre diversidade e estabilidade por produtores primários, em nível de comunidade, foram classificados em dois não mutuamente exclusivos:

- Hipótese do “efeito da média” (Doak *et al.* 1998) – A estabilidade é medida como a variabilidade relativa da abundância de comunidade. Quando a diversidade aumenta, os valores da variabilidade diminuirão naturalmente.
- Hipótese do “efeito negativo da covariância” (Tilman *et al.* 1998) – Visto que as espécies estão competindo por recursos, tal como, espaço e alimento, qualquer ganho que as espécies tenham serão, até certo ponto, às custas de outras. Isto quer dizer que quando uma espécie é menos eficiente, seus competidores procederão melhor. O fato é que as perturbações não são tão prejudiciais para todo o sistema quanto poderiam ser, já que as perdas de uma espécie são compensadas pelos ganhos de outras.

Tilman & Downing (1994) usaram as predições acima para mostrar que os seus experimentos de campo são consistentes com a interpretação que aumentando a diversidade aumenta a estabilidade da comunidade. Outros experimentos têm encontrado que a correlação positiva da diversidade-estabilidade não é um simples efeito de espécies, ou seja, efeito da diversidade. Ademais, estes estudos têm também indicado que as funções do ecossistema e da estabilidade estão mais diretamente relacionadas com a diversidade funcional.

Estrutura e estabilidade em teia alimentar

McNaughton (1985) testou sete critérios de estabilidade-diversidade diferentes em ecossistema de pastagem no Serengeti sob condições naturalmente variáveis, ou seja, mudanças sazonais fortes. Destas sete medidas de estabilidade, cinco estavam relacionadas positivamente com a diversidade, enquanto que duas não mostraram conexões. O estudo descobriu que a grande diversidade diminui as magnitudes das flutuações da produtividade induzida por mudança sazonal. Embora exista uma relação entre estabilidade e diversidade nos ecossistemas de pastagem no Serengeti, a evidência aponta novamente, para a importância de espécies funcionais para entender esta relação.

A escassez de testes de campo em escala de teia alimentar reflete o fato que tais experimentos requerem um empreendimento enorme. Como uma alternativa, os ecólogos têm tentado contornar este problema, investigando como a diversidade influencia a estabilidade e a função através de experimentos controlados de microcosmo, freqüentemente, chamadas experiências de garrafas, que tenta criar comunidades ecológicas realísticas dentro de um cenário controlado. A vantagem principal de microcosmos é que os experimentos podem ser manipulados facilmente e repetidos (Lawton 1995).

A evidência surgida de experimentos de microcosmo, independentemente da escala e do tipo de sistema (terrestre ou aquático), tendem a concordar com o fato de que a diversidade está relacionada positivamente com estabilidade do ecossistema (Lawton & Brown 1993, Morin & Lawler 1995, Naeem & Li 1997, McGrady-Steed *et al.* 1997, Naeem 1998, McGrady-Steed & Morin 2000). Ademais, o seu resultado também é consistente com os experimentos de campo em comunidades de planta. Os experimentos usando microcosmos aquáticos têm mostrado que a variação em nível de população não parece ser influenciada pela diversidade, enquanto que a variância em nível de comunidade

tende a diminuir com aumento da diversidade (McGrady-Steed & Morin 2000). Duas idéias foram desenvolvidas como explicação para estas descobertas: (i) aumentando a diversidade aumenta os pontos de vantagem de que pelo menos algumas espécies respondam diferencialmente as condições variáveis e as perturbações (Lawton & Brown 1993, Naeem & Li. 1997, Naeem 1998) e (ii) a maior diversidade aumenta os pontos de vantagem de que um ecossistema tenha redundância funcional por conter espécies que são capazes de funcionalmente substituir espécies importantes (Lawton & Brown 1993, Naeem & Li. 1997).

Em conclusão, esta área de investigação permite fazer uma série de generalizações e considerações para estudos futuros (Tilman 2001):

- **Idiosincrasia** – Não há razões para pensar que o efeito qualitativo da diversidade deva ser o mesmo em todos os tipos de ecossistemas. O efeito da diversidade sobre um processo ecossistêmico dependerá das características particulares do conjunto de espécies, e das habilidades combinatória destas características.
- **Combinação** – Quando a diversidade mostra um efeito importante sobre um processo ecossistêmico este efeito será devido à presença de grupos funcionais e a combinação das características, que podem ser magnificadas pelas interações interespecíficas. Por exemplo, se a competência favorecer as espécies mais eficientes no uso dos recursos, isto pode provocar um aumento da produtividade total da comunidade. Se as espécies forem muito similares entre si, não há razões teóricas para se esperar que um aumento da diversidade aumente a produtividade de um ecossistema, já que a diversidade é precisamente uma forma de medir a diferença entre espécies.
- **Empobrecimento** – O funcionamento do ecossistema pode ser alterado pela perda de espécies em função do número de espécies perdidas e da diferença entre elas e,

também, da identidade das espécies que eventualmente podem substituí-las. Este enunciado é uma consequência dos dois anteriores, e mede o efeito das habilidades combinatórias das espécies para amortizar as mudanças nas propriedades do sistema. Até agora a maioria dos experimentos puseram a prova os efeitos da diversidade sobre o funcionamento do ecossistema mediante a construção de uma série de comunidades cuja composição era uma representação aleatória do acervo de espécies disponíveis. Sem dúvida as comunidades reais não são aleatórias, e a perda de espécies por meio da ação humana não seria tampouco aleatória (Purvis *et al.* 2000). É muito mais provável que desapareçam espécies raras (por ter maiores probabilidades de extinção). A perda destas espécies pode provocar uma mudança na relação diversidade-estabilidade.

- Escala espacial – O número de espécies que se necessita para assegurar a manutenção dos processos ecossistêmicos depende da escala em que ocorrem estes processos. Os mecanismos que determinam a diversidade são presumivelmente as que têm haver com as interações entre indivíduos e, portanto, a escala espacial destas interações é a que deve ser objeto de análises futuras. Por exemplo, os nutrientes não consumidos por uma planta só podem ser utilizados por outra se for vizinha e, isto vale, portanto, para o mecanismo de complementariedade de nicho (hipótese do seguro) como para os mecanismos do efeito da amostragem.

Na categoria “confusão ecológica” a definição do termo 'escala' poderia estar num segundo lugar próximo da definição de 'estabilidade'. Em seu artigo clássico Wiens (1989) escreve que “muitos ecólogos têm se comportado como se o padrão ou o processo que as produzem fossem insensíveis às diferenças em escala e têm planejado seus estudos dando pouca atenção explícita a escala... [para] quase 100 experimentos de campo em ecologia de comunidade... a metade foi realizada em

lotes não superior a 1 m de diâmetro, apesar de consideráveis diferenças no tamanho e tipo de organismos estudados. Os pesquisadores endereçando as mesmas perguntas têm sempre conduzido os seus estudos em escalas muito diferentes. Não surpreendentemente, os seus achados não são sempre iguais e o debate segue...”. Este artigo de Wiens recorre a numerosos estudos de campo projetado para examinar diferentes graus de escala.

Os estudos de Lubchencho & Menge (1978) e Sousa (1979) foram realizados em poças de maré e de pedregulhos na zona entre-marés rochosa. Os estudos de Minnich (1983) e de Sprugel (1991) foram realizados em escala de paisagem, e o experimento de Hubbard Brook está em escala de ecossistema.

2.3.4. **Compartimentação**

Alguns estudos e modelos teóricos sugerem que as comunidades serão mais estáveis se estiverem organizadas em compartimentos discretos. Existiriam compartimentos sempre que as interações entre os diferentes habitats forem menores do que dentro de cada habitat. Não obstante, os estudos realizados sugerem que esses compartimentos são bastante difíceis de serem detectado, pois não há um paralelismo claro entre habitats e compartimentos.

Estudos recentes têm examinado esta hipótese mediante modelos de comunidades complexas construídos a partir de “módulos” básicos. Estes módulos podem ser um paralelo de predador e presas, trios de presa, predador especialista e predador generalista, ou outros casos. Nestes módulos se construíram comunidades com diferentes números de espécies sem mudar a estrutura (mantendo os módulos básicos). Sob estas suposições as interações entre espécies de diferentes módulos (= compartimentos) não têm efeito sobre a estabilidade em nível de comunidade, medida como a variabilidade nas densidades

combinadas de espécies que compartilham o mesmo papel ecológico e diferentes compartimentos. Além do mais, aumentando a riqueza de espécies se aumenta a estabilidade da comunidade só quando se introduzem espécies que respondam de forma diferente às perturbações. Estes resultados apóiam a hipótese de que são necessárias espécies redundantes nas comunidades sempre que tenham respostas ligeiramente diferentes às perturbações (Ives *et al.* 2000). Dentro deste ponto de vista, poderia se concluir que a diversidade contribui para a estabilidade.

2.3.5. Diversidade e mudança global

Atualmente, outra área que tem atraído muito o interesse de vários pesquisadores, diz respeito ao possível efeito da mudança global sobre a biodiversidade, em especial sobre as classes de distribuição das espécies (Lawton 2001). Existe uma complexa relação entre mudança global e funcionamento de ecossistemas, devido a toda uma rede de interações (Lawton 2001). A mudança climática afeta a riqueza local e regional de espécies e produz um efeito complexo sobre o funcionamento dos ecossistemas.

O resultado do experimento do “BIODEPTH” mencionado anteriormente indicou que a produtividade local dos diferentes ecossistemas herbáceos examinados depende mais intensamente da identidade das espécies presentes do que do número de espécies e grupos funcionais. A perda de espécies determinou uma redução da produtividade em todas os lotes do experimento. Não obstante, uma das maiores barreiras para predizer os resultados da mudança climática sobre a biodiversidade é a natureza idiossincrática da resposta das espécies. Algumas espécies muito relacionadas taxonomicamente podem responder de modos completamente opostos, enquanto que espécies muito diferentes mostram respostas similares (Lawton 2001).

2.3.6. Implicação para a Biologia da Conservação

O argumento de que a conservação da biodiversidade é um requisito essencial para manter o funcionamento dos serviços ecossistêmicos (Costanza 1991, Costanza *et al.* 1997), só é verdadeiramente válido, se pudermos observar uma relação positiva entre ambas variáveis. Ademais, se as espécies exóticas forem capazes de substituírem as espécies nativas nas suas funções ecossistêmicas, então, poderiam manter os serviços ecossistêmicos sem necessidade de termos que conservar a biodiversidade autóctone (Schwartz *et al.* 2000). Por estas razões, as pesquisas das relações biodiversidade-funcionamento dos ecossistemas são prioritárias atualmente.

Conceitualmente, pode existir dois tipos extremos desta relação (Schwartz *et al.* 2000):

- Uma relação linear, que indica que todas as espécies são necessárias para o funcionamento do ecossistema, incluindo as mais raras.
- Uma relação curvilínea, na qual à medida que aumenta a diversidade diminui a importância das espécies adicionais para o funcionamento do ecossistema. Este tipo de relação indica que os ecossistemas poderiam perder uma grande parte de sua diversidade sem perder a sua capacidade de proporcionar serviços à sociedade. Sendo correta esta relação, então, não seria necessária a conservação de todas as espécies, apenas de um número mínimo, já que a partir deste ponto o funcionamento do ecossistema cairia drasticamente.

Schwartz *et al.* (2000) apresenta uma revisão dos estudos sobre este tema. Os resultados indicam que não há uma evidência sólida a favor da relação linear entre a diversidade e funcionamento ecossistêmico. Ainda que 19 dos 20 estudos experimentais tenham identificado uma relação positiva entre ambas variáveis, só três encontraram uma relação linear. Não obstante, há evidência de que a diversidade é negativa e linearmente

relacionada com a variabilidade ecossistêmica, sobre este ponto de vista, existem argumentos válidos para defender a conservação de um maior número possível de espécies.

A questão é saber se é possível manter o funcionamento com um menor número de espécies, e não parece que estejamos em condição de fazê-lo. Entre outras coisas, não sabemos quais são as espécies importantes, e em segundo lugar não podemos prever até que ponto as espécies importantes dependem de outras espécies presentes no ecossistema (Hector *et al.* 2001).

Outro efeito importante é saber quais mudanças num nível trófico podem produzir grandes mudanças em outros níveis, o que se convencionou chamar de “cascata trófica” (Persson 1999). Um estudo de grande importância para a definição do termo cascata trófica foi realizado por Zaret & Paine (1973) onde estes autores verificaram que a introdução de uma espécie exótica de peixe, o tucunaré, em um lago do Panamá, levou ao colapso de populações de peixes nativos e de muitas outras espécies planctívoras. Estudos como este sugeriram uma cascata de efeitos seguindo em direção aos níveis tróficos inferiores.

2.3.7. Retrogressão

A discussão precedente centrou-se na recuperação de comunidades biológicas depois do efeito de uma perturbação que ocorre num dado momento e que destrói parte da comunidade (e.g., incêndio, alagamentos, etc). Quando a perturbação é menos intensa, porém contínua no tempo a comunidade muda paulatinamente, levando, via de regra, a uma diminuição da biomassa, profundidade do solo e cobertura vegetal de uma forma mais ou menos inversa a sucessão. A este processo chama-se retrogressão ou regressão (Westman 1985).

A regressão pode ser provocada por perturbação do tipo contaminação atmosférica, contaminação por alguma substância tóxica, pastagem, erosão do solo, etc. No caso de meios aquáticos a retrogressão pode ser induzida pela introdução de compostos tóxicos em baixas quantidades, aumento da força das ondas ou velocidade de corrente (aumento da erosão) ou aumento na velocidade de sedimentação.

Uma revisão de numerosos casos de retrogressão concluiu que para detectar os rastros de retrogressão em comunidades naturais, não é útil na maioria dos casos, o emprego de biomassa, produtividade, reservas de nutrientes, desenvolvimento do solo, diferenciação em estratos ou abundância de espécies de vida longa (Westman 1985). Aparentemente, o melhor seria utilizar a composição específica, tanto de espécies indicadores como da comunidade completa, como método para identificação da retrogressão. Esta aproximação foi usada pelo serviço florestal dos Estados Unidos da América, que tem classificado para os bosques do leste daquele País uma ampla classe de espécies de herbáceas em três categorias:

- Sensíveis – seriam aquelas espécies presentes em comunidades próximas ao climax e cuja abundância diminui pela menor das perturbações.
- Favorecidas – espécies que aumentam a sua presença após a perturbação, ainda que a sua presença seja freqüente na ausência de perturbação.
- Invasoras – espécies que em condições normais não aparecem ou estão muito restritas a condições locais de perturbação, no entanto, depois de uma perturbação aumentam sua abundância.

Estas listas de espécies podem ser usadas para detectar tanto a existência de mudanças sucessionais como de retrogressão.

2.4. Considerações finais

A relação entre diversidade e estabilidade em comunidades parece não ter um padrão geral, sendo cada caso uma situação particular. A estabilidade de uma comunidade vai depender não só do número de espécies que possui e da força e do número de interações entre as espécies, como também do ambiente externo, da magnitude e intensidade da perturbação e da natureza dos organismos que a compõem, entre outros. Como se tudo isto não bastasse, ainda há o problema de como quantificar e definir o que é estabilidade.

Todavia, os resultados de grande parte dos estudos citados alhures neste capítulo, indicam que dentro de um ecossistema, a diversidade tende a ser correlacionada positivamente com a estabilidade do ecossistema. Esta correlação necessariamente não estende para estabilidade em nível de população. Muitos estudos ainda serão necessários até que se determine o condutor da relação positiva entre a diversidade-estabilidade; contudo parece que estabilidade em nível de comunidade está subordinada a resposta diferencial de espécies ou de grupos funcionais às condições variáveis, como também, da redundância funcional de espécies que têm papéis estabilizadores importantes.

Segundo Waide *et al.* (1999) a produtividade dos sistemas aumenta com o número de espécies e depende da escala a que se considere a relação. A maioria dos estudos não tem encontrado relação entre diversidade e produtividade quando se examina em escala de comunidade, porém a maioria dos resultados (70%) indica uma relação positiva em escala continental.

Embora as conclusões de May (1972, 1973) sejam amplamente citadas como evidência que contradizem a visão ecológica tradicional de que a estabilidade funcional de ecossistemas é facilitada pela diversidade, este modelo e outros gerados nesta época apresentavam alguns problemas. Assim, a relação inversa entre complexidade e

estabilidade demonstrada por alguns modelos experimentais pode ser um artefato das características particulares dos modelos, ou da maneira como são utilizados.

McNaughton (1978) acredita que os argumentos de May (1972, 1973) não contradizem a hipótese ecológica tradicional; pelo contrário, os argumentos de May fornecem informações consideráveis para as restrições organizacionais em ecossistemas, que podem contribuir para uma associação entre diversidade e estabilidade. Ainda, segundo May, a ocorrência de espécies como guildas com um baixo número de participantes, que interagem fracamente, pode ser um importante componente da organização do ecossistema. Isto seria consequência do declínio na conectância à medida que a diversidade aumentasse. McNaughton (1978) conclui, portanto, que ecossistemas mais diversos podem ser mais estáveis que sistemas menos diversos porque:

- i. a conectância diminui à proporção que a diversidade aumenta;
- ii. as espécies estão organizadas em pequenas guildas; e
- iii. a força das interações entre as espécies diminui à medida que a diversidade aumenta.

Sobre certo constrangimento a estabilidade é facilitada pela diversidade e conectância, sobre outras condições não. A solução da relação, se alguma, entre diversidade de espécies e estabilidade funcional de ecossistemas deve ser empírica (Mellinger e McNaughton 1975). “Afirmações continuadas da validade de um ou de outra conclusão sobre a relação estabilidade-diversidade, na ausência de testes empíricos, são atos de fé, não ciência” (McNaughton 1977, p. 516).

III-ÁREA DE ESTUDO

3.1. Região semi-árida brasileira

O semi-árido brasileiro ocupa uma área de aproximadamente 834.666 km², o correspondente a mais de 10 % do Território Nacional (Reis 1976). Esta área estende-se desde a metade leste do Maranhão até o norte de Minas Gerais, alcançando em alguns pontos os litorais do Ceará e do Rio Grande do Norte (Andrade 1998).

Clima

O clima dessa região, segundo a classificação de Köppen, é do tipo BSw_h (semi-árido quente com chuvas de verão), sendo considerado um dos mais complexos do mundo, em decorrência do seu sistema de circulação atmosférico. As variáveis climáticas: temperatura e índice pluviométrico interferem significativamente na hidrologia dessa região, pois enquanto a temperatura apresenta uma certa homogeneidade espacial, a precipitação pluviométrica sofre grandes oscilações, acarretando períodos de estiagem que variam de 9 a 11 meses (Nimer 1977).

As chuvas nesta região concentram-se num período bastante curto: janeiro-fevereiro na porção ocidental e meridional e março-abril na porção setentrional (Andrade 1972). Isto, porém, não significa dizer que este fenômeno só ocorra neste período, mas que seja nele onde é verificado com maior frequência.

Geologia

O substrato geológico do semi-árido é composto por seqüências metassedimentares pré-cambrianas (xistos, filitos e quartzitos) com intrusões graníticas e sieníticas que dominam sobre rochas gnáissico-migmático-granodiorito constituindo-se em área de alta potencialidade mineral (Governo do Estado da Paraíba 1985).

Solos

Os solos, de principal ocorrência na região, compreendem desde os rasos e pedregosos sobre rochas de embasamento cristalino (Litólico e Bruno Não Cálculo) [Figura 3.1], aos profundos nas zonas mais úmidas (Podzólico e Regossolo), incluindo ainda os tipos Holomórfico, Solonetz Solodizado, Vertissolo próprio dos baixios, além de afloramentos de rochas (Governo do Estado da Paraíba 1985). A principal desvantagem dos solos serem rasos e pouco permeáveis é a sua baixa capacidade de armazenar água. A maior parte da água proveniente das chuvas se perde por escoamento superficial e devido às altas taxas de evaporação (Governo do Estado da Paraíba 1985).



FIGURA 3.1. Aspecto pedregoso do solo do semi-árido brasileiro, verificado na Mesorregião da Borborema no semi-árido paraibano.

Hidrologia

A paisagem dos rios e lagoas intermitentes começa na calha do Rio Parnaíba e se estende até o sul do sertão baiano. O Rio Parnaíba comporta-se como o grande divisor de águas entre os rios de diferentes regimes hidrológicos (Santos 1962). Enquanto que por sua margem esquerda estão localizados os ecossistemas aquáticos de características perenes influenciados pelo clima tropical, pela margem direita inicia-se a paisagem dos intermitentes, sob influência do clima semi-árido (Simões 1957).

Das cabeceiras até as proximidades do mar, os rios autóctones sob o domínio do clima semi-árido permanecem secos por cinco ou mais meses do ano. Alguns rios, a exemplo, do Rio São Francisco mantém sua correnteza no canal principal durante o período de seca, com águas trazidas de outras regiões climáticas e hídricas, funcionando, portanto como rio alóctone (Ab'Sáber 1985).

O semi-árido brasileiro conta com um considerável potencial de umidade, oriundo das lagoas naturais intermitentes. Esses ecossistemas são praticamente desconhecidos e, pouco ou nada estudados, do ponto de vista científico. De acordo com Maltchik *et al.* (1999), são mais de 15.781 lagoas intermitentes heterogeneamente distribuídas pela região semi-árida, totalizando cerca 142 mil hectares de área inundada no período chuvoso.

Vegetação típica

A vegetação original dessa região é composta predominantemente por Caatinga [Figura 3.2], uma composição florística do tipo estacional-decidual constituída por espécies xerófilas, sobretudo cactáceas, e por árvores e arbustos de troncos retorcidos, esgalhados e espinhentos, revelando as adaptações a uma economia rígida de água (Brazão & Santos 1997). A Caatinga é um tipo de vegetação que não funciona como um manto protetor, contra a perda d'água na região semi-árida (Joly 1970).

FIGURA 3.2. Paisagem característica do semi-árido brasileiro, com vegetação de caatinga do tipo densa encontrada na Mesorregião da Borborema no semi-árido paraibano.



3.2. Região semi-árida paraibana

A Paraíba está entre os Estados brasileiros que possui grande parte de seu território (67,5%) sob influência do clima semi-árido [Figura 3.3]. Com uma superfície de 38.087,7 km², e uma densidade demográfica em torno de 28,99 hab/km², a zona semi-árida paraibana apresenta as mesmas características gerais em termos de geomorfologia, clima e fauna-flora que dominam o semi-árido nordestino (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística 1997).

O espaço geográfico considerado aqui como parte da região semi-árida paraibana se estende desde a *superfície aplainada do Planalto da Borborema* na porção setentrional, que integram as Microrregiões de Seridó Oriental e Ocidental, e centro-sul que integram as Microrregiões de Cariri Oriental e Ocidental, e toda a *superfície do Peditano Sertanejo*, configurado por áreas deprimidas entre cristas de maciços residuais pouco extensos (serras e inselbergs), que integra as Microrregiões de Patos, Catolé do Rocha, Sousa, Cajazeiras, Piancó, Itabaiana e Teixeira (Governo do Estado da Paraíba 1985).

As regiões conhecidas por Cariri e Seridó paraibanos, na Mesorregião da Borborema, estão situadas na faixa morfoclimática de maior semi-aridez do Brasil. Nessa

região, embora o domínio climático seja o semi-árido do tipo BSwH, em alguns pontos, como na região de Cabaceiras, ela chega a apresentar faixa morfoclimática de maior aridez (BWwk), onde são registrados as mais irregulares precipitações e os menores índices pluviométricos (com médias anuais < 300 mm), os maiores índices de insolação, chegando até a 9 horas diária entre agosto e dezembro, e as mais elevadas temperaturas (média anual em torno de 26°) (Carvalho 1982, Carvalho *et al.* 1999).

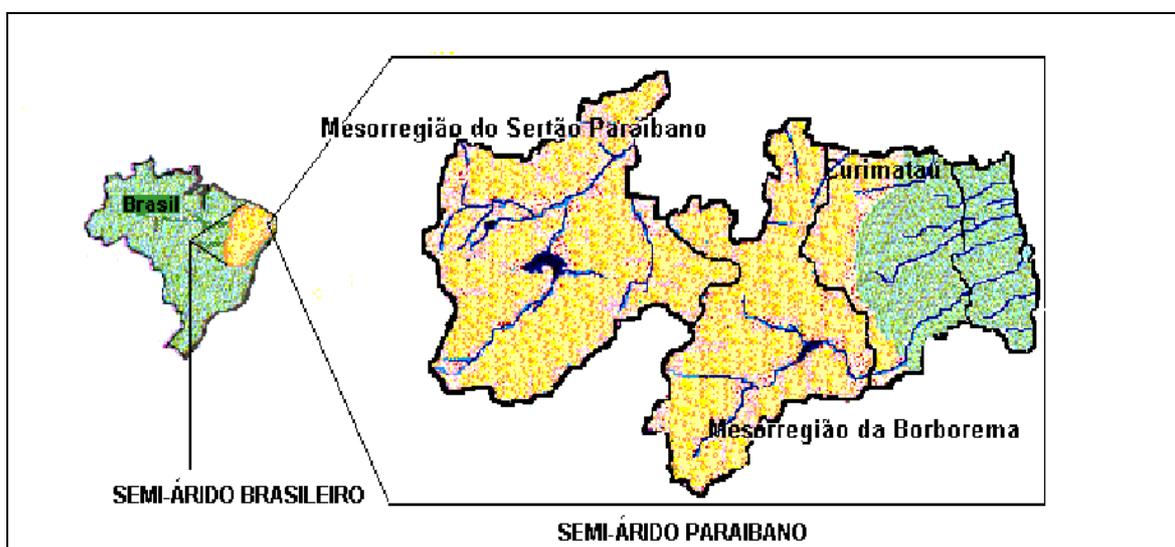


FIGURA 3.3. Área de abrangência do semi-árido brasileiro e sua correspondência no Estado da Paraíba.

Na Mesorregião do Sertão Paraibano, a influência morfoclimática é bem mais amena e embora o clima predominante seja também o do tipo BSwH, essa região apresenta mancha sob o clima tropical do tipo quente semi-úmido (Awig) (segundo classificação de Köppen), com uma precipitação pluviométrica e temperatura média anual em torno de 800 mm e 27°C, respectivamente. Todavia, convém ressaltar que a magnitude dos totais pluviométricos, mas a distribuição irregular das chuvas que limitam as condições ambientais da região.

A hidrografia da zona semi-árida paraibana é formada por duas grandes bacias de drenagem, a bacia hidrográfica do Rio Paraíba com a sub-bacia do Rio Taperoá situadas na

porção centro-sul do *planalto da Borborema*, e a bacia do Rio Piranhas formada pelas sub-bacias dos Rios do Peixe, Piancó e do Espinharas, na região da *depressão Sertaneja*, e as dos Rios Seridó e Picuí, na porção norte do *planalto da Borborema*.

Devido ao desmatamento, a vegetação que antes era dominada por uma Caatinga arbustiva-arbórea, atualmente está caracterizada por uma Caatinga arbustiva esparsa, dominada pela favela (*Cnidoscolus phyllacanthus* Mart.), pereiro (*Aspidosperma pyriforme* Mart.), jurema preta (*Mimosa hostilis* Benth.), macambira (*Bromélia laciniosa* Mart.), mandacaru (*Cereus jamacaru* DC), xique-xique (*Pilosocereus gounellei*), dentre outras. Resquícios de matas ciliares, representadas pelas oiticicas (*Licania rigida*), craibeiras (*Tabebuia caraiba*) e carnaúbas (*Coperniceia cerifera*), ainda podem ser encontradas ao longo de alguns rios (Rizzini & Mors 1976, Governo do Estado da Paraíba 1985, Andrade Lima 1992).

3.3. Local de estudo

As Lagoas Couro (7°32'S e 36°26'W) e Jurema (7°27'S e 36°26'W) estão localizadas no município de Cabaceiras, enquanto a Lagoa João Abreu (6°38'S e 36°16'W) no município de Gurjão na Mesorregião da Borborema.

Estas lagoas são predominante epigênicas. A cheia e a seca destes ecossistemas são processos rápidos. Ao longo de cada ciclo hidrológico, elas podem secar e voltar a ser inundadas mais de uma vez. Geralmente, elas apresentam três fases hidrológicas anuais: (i) fase de cheia, (ii) fase secando e (iii) fase seca [Figura 3.4]. Esta intermitência é devido à irregularidade das chuvas, bem como, muitas vezes, a baixa incidência deste fenômeno. Já as flutuações de suas águas estão ligadas ao balanço precipitação-evaporação.

**a)****b)****c)**

FIGURA 3.4. Lagoa Jurema em suas fases de cheia (**a**), secando (**b**) e de seca (**c**) durante o ciclo hidrológico 1999.

A impermeabilidade de seus substratos é de origem edáfica devido à natureza argilosa de sua superfície. Durante a estação seca o sedimento das lagoas apresenta-se muito recortado.

A área de inundação destas lagoas é de um pouco mais de 0,5 hectare. Elas possuem pequena profundidade e o solo imerso é composto por um substrato compacto de matéria orgânica. As suas águas são geralmente turvas.

IV–MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Procedimento de campo

As coletas de macroinvertebrados nas Lagoas Couro, Jurema e João Abreu foram implementadas entre fevereiro a julho de 1999 e março a agosto de 2001. Já as coletas visando o inventário dos macroinvertebrados das lagoas do semi-árido paraibano se deram durante duas excursões de campo abril de 1998 e março de 2001.

As coletas foram realizadas segundo a periodicidade hidrológica compreendida pelo evento da cheia e da seca em intervalos que variaram entre 8 a 30 dias ao longo de cada ciclo hidrológico.

Em cada estação foram determinados três pontos, em transecto: dois na região marginal (M1 e M2) e um na região central (C).

As amostras quantitativas dos macroinvertebrados foram efetuadas com um cilindro de PVC (“corer”) com 1 m de comprimento e 7,5 cm de diâmetro. As amostras eram obtidas introduzindo o coletor no sedimento a cerca 10 cm de profundidade. Cada amostra consistia de cinco sub-amostras. As coletas qualitativas foram realizadas com uma rede aquática do tipo “D” (cerca de 0,2 mm de abertura de malha). Esta amostragem consistia em fazer uma varredura no sedimento de cada ponto de coleta. As amostras obtidas em ambos os métodos foram fixadas em uma solução de formol a 10% e guardadas em baldes de plástico com tampa para imediata triagem no laboratório.

4.1.1. Variáveis físicas e químicas

Para caracterizar as lagoas foram medidas as seguintes variáveis:

- *Profundidade local* – medida com o auxílio de uma régua de metal com 1,50 m de comprimento, graduada a cada 1,0 cm.

- *Variação da altura da coluna de água* – foi estimada com base na média da profundidade nos diferentes pontos amostrais.
- *Temperatura* – registrada com um termômetro de mercúrio de leitura rápida, com 0,1 °C de precisão.
- *Condutividade elétrica* – registrada com um condutivímetro portátil marca COLE-PALMER, modelo TSD Testr 3™ (0 a 1990 µS/cm).
- *Salinidade* – foi registrada com um salinômetro modelo S10ATC.
- *Oxigênio dissolvido* – determinado por titulometria, pelo método Winkler modificado segundo as técnicas de Golterman (1971).

4.2. Procedimento de laboratório

No laboratório, as amostras contendo sedimento foram lavadas com jatos de água em uma tela de malha pequena (aproximadamente 100 µm de abertura). Após este processo o material retido na malha foi inspecionado dentro de uma bandeja de plástico branca, sobre fundo iluminado, a procura de organismos remanescentes; todos os espécimes presentes nas amostras foram recolhidos e preservados em frascos de plástico contendo etanol a 70%.

Os macroinvertebrados foram ordenados dentro de grupos funcionais tróficos a partir de informações contidas em Cummins (1973), Brinkhurst (1971), Pennak (1978), Hutchinson (1993) e Merrit & Cummins (1996) e seguidas por um grande número de pesquisadores. Neste estudo foram admitidas as seguintes guildas: sugadores, retalhadores, colhedores, filtradores, raspadores-herbívoros, predadores e detritívoros-herbívoros.

A identificação dos macroinvertebrados, em nível de família e/ou gênero foram feitas utilizando as seguintes chaves dicotômicas: Borror & DeLong (1988), Brinkhurst & Marchese (1991), Epler (1996), Klemm (1995), McCafferty (1983), Merrit & Cummins

(1996), Nieser & Melo (1997), Simpson & Bode (1980), Stehr (1987, 1991), Trivinho-Strixino & Strixino (1995). Já a identificação em nível de espécies, por exemplo, de *Oligochaeta* entre outros, assim como, dos gêneros de Odonata foi realizada por especialista.

Um considerável número de espécimes não pôde ser identificado em níveis de espécie ou gênero. Por isto, elas foram nomeadas de acordo com o mais baixo nível taxonômico para o qual elas puderam ser alocadas. As razões da inabilidade para identificar a espécies incluíram: (i) a falta de chaves taxonômicas regionais; (ii) a falta de espécimes em determinadas fases do ciclo de vida (e.g., adulto), e (iii) o fato de alguns destes espécimes, possivelmente, serem espécies ainda não descritas.

Os macroinvertebrados procedentes das amostras quantitativas foram analisados através da densidade (ind/m^2) e biomassa (mg/m^2). O peso seco foi obtido mediante secagem em estufa a 60°C até alcançar peso constante (cf. Cummins & Klug 1979). O valor do peso seco foi empregado para calcular a biomassa em miligrama por metro quadrado (Rigler & Downing 1984). As pesagens foram feitas em uma balança analítica Sartorius (modelo 2432).

4.2.1. Medidas de estabilidade

A estabilidade de comunidades dos macroinvertebrados foi determinada pela medida de resistência e resiliência dos mesmos frente à seca. A resistência dos macroinvertebrados foi definida através da sua variação da densidade e biomassa frente à perturbação, enquanto que a resiliência foi estabelecida pelo tempo de retorno da comunidade a um estado de referência existente antes da ocorrência da perturbação hidrológica.

Para determinação da variabilidade populacional de macroinvertebrados em cada lagoa, foi empregado o coeficiente de variação (CV) associado ao tamanho de população, expresso pela fórmula:

$$\text{CV} = \text{desvio padrão} \div \text{média} \times 100\%$$

para cada um dos táxons no menor nível de identificação possível.

Este método de avaliação da estabilidade tem várias vantagens em relação a outros métodos (e.g., Coeficiente de Concordância de Kendall), porque: (i) mede o parâmetro de interesse diretamente (i.e., variabilidade de população); (ii) padroniza a variabilidade (i.e., o desvio padrão é expressa como uma porcentagem da média) que facilita comparação de espécies com diferentes médias de abundâncias e (iii) como a variação da população é expressa como uma porcentagem da média, sua interpretação não é ambígua (Grossman *et al.* 1990). Além disto, foi empregado o seguinte critério para classificar populações com base no Coeficiente de Variação proposto por Freeman *et al.* (1988): CV \leq 25% = estável, CV de 26% a 50% = moderadamente estável; CV de 51% a 75% = moderadamente flutuante; CV \geq 76% = flutuante.

4.2.2. Tratamento estatístico dos dados

Para as análises estatísticas (univariadas e multivariadas) dos resultados foram usados o programa InStat3 e para confecção das figuras, o programa Excel (versão 5.0/97) da Microsoft Corporation.

V–INVENTÁRIO DA FAUNA DE MACROINVERTEBRADOS EM UMA ZONA ÚMIDA DO SEMI-ÁRIDO BRASILEIRO

5.1. Introdução

Os macroinvertebrados bentônicos ou “zoobentos”, objeto deste estudo, é um grupo de animais grande o bastante para serem vistos a olho nu ($>0,5$ mm) e que vivem em todo tipo de substrato de fundo em ecossistemas aquáticos permanentes ou temporários, ao menos, durante parte de seu ciclo de vida (Bennison *et al.* 1989, Rosenberg & Resh 1993). Os macroinvertebrados podem degradar matéria orgânica ou preda aqueles que a fazem, além de constituírem parte importante da cadeia alimentar, principalmente de peixes. Muitas espécies através de numerosas ordens e famílias são incluídas neste grupo geral. Os zoobentos mais comuns são insetos (principalmente larvas), crustáceos, moluscos (gastropode e bivalves) e anelídeos (Bennison *et al.* 1989, Peckarsky *et al.* 1990). No Brasil, o conhecimento sobre a taxonomia, histórias de vida e exigências ecológicas destes animais em ecossistemas de água doce é bastante escasso.

Os macroinvertebrados bentônicos oferecem muitas vantagens como bio-indicadores (Rosenberg & Resh 1993, Barbour *et al.* 1999). Primeiramente, por serem ubíquos e, portanto, sujeitos às perturbações ambientais desses sistemas aquáticos. Segundo, a grande quantidade de espécies oferece um espectro de respostas para diferentes estresses ambientais. Em terceiro lugar, a sua natureza essencialmente sedentária permite análises espaciais efetivas dos poluentes ou do efeito da perturbação (Metcalfé 1989). Quarta, eles têm ciclos de vida longos comparados a outros grupos que permitem elucidação de mudanças temporais causadas por perturbações (Armitage *et al.* 1983, Rosenberg & Resh 1992).

Estudos sobre a taxonomia, histórias de vida e exigências ecológicas da fauna de macroinvertebrados em zonas úmidas intermitentes da região semi-árida brasileira são, até momento, muito precários. Só recentemente, tem sido feito um esforço prático para identificar a fauna de macroinvertebrados destas zonas úmidas (cf., Silva-Filho 1999, Maltchik & Silva-Filho 2002).

As zonas úmidas apresentam uma ampla variação em termos de tamanho, complexidade e características de seus processos físicos, químicos e biológicos, refletindo dessa forma o grande alcance das condições climáticas, geológicas, geomorfológicas e hidrológicas nas quais elas podem ocorrer e ainda exibir algumas das características gerais – hidrologia, solo e vegetação – que as define como zona úmida (Smith *et al.* 1995).

A literatura não dispõe de um consenso teórico em torno dos termos ‘lago’, ‘lagoa’ e ‘laguna’. Este fato geralmente induz ao uso inadequado destas expressões. Porém, autores como Kleerekoper (1944), Guerra (1987) e Esteves (1998) apresentam um referencial teórico que envolve o uso destes termos.

As características atribuídas, pelos autores supracitados, a esse tipo particular de zona úmida, permitem perceber que as lagoas intermitentes do semi-árido paraibano se enquadram nas configurações definidas, apesar das diferentes terminologias adotadas.

Neste contexto, pode-se afirmar que as lagoas do semi-árido paraibano são massas de água acumuladas nas depressões topográficas rasas e estão entre os ecossistemas aquáticos lênticos incluídos na categoria das “águas interiores”, segundo divisão da geografia física para os ambientes aquáticos. Esta categoria de “águas interiores” também aparece no sistema de classificação das zonas úmidas do Ramsar (Ramsar Convention Bureau 1997), que subdivide as zonas úmidas de importância internacional em três grandes grupos – “Marinha e Costeira”, de “Interior” e “Construída”.

Os inventários da biota das zonas úmidas permitem aos biólogos e planejadores entenderem a distribuição e abundância relativa das espécies aquáticas e das comunidades mais importantes e a selecionar os locais mais apropriados para conservação de táxons raros e de comunidades naturais intactas (Seaman 2002). As informações também podem ser usadas por comparar biota de sistemas manipulados versus naturais.

O objetivo deste trabalho foi realizar o inventário da fauna de macroinvertebrados das lagoas intermitentes do semi-árido paraibano.

6.2. Material e métodos

Para este inventário da fauna de macroinvertebrados das lagoas do semi-árido paraibano foram realizadas de uma a duas coletas em 1998 e 2001, em cada uma das 33 lagoas selecionadas, exceto nas Lagoas Couro, Jurema e João Abreu, onde as amostragens para este fim ocorreram ao longo de toda fase úmida (1999 e 2001).

As coletas de macroinvertebrados para este fim foram do tipo qualitativa. Em cada lagoa foi realizado varreduras usando uma rede aquática tipo “D” (aproximadamente 0,2 mm abertura de malha): (i) no sedimento da região marginal, (ii) na região central da lagoa e (iii) entre as macrófitas aquáticas.

Durante a fase de seca, foram coletadas amostras de sedimento de vários locais das lagoas para descobrir formas de resistência dos macroinvertebrados ao evento da seca (se é que havia alguma). No laboratório, tais amostras foram hidratadas com água filtrada e sem cloro dentro de bandejas cobertas por uma tela. Após um período de espera de 48 e 72 horas, as amostras foram examinadas através de um estereoscópio (40x).

5.2.1. Classificação das lagoas

Pela Classificação Hidrogeomórfica proposta por Barreto (2001), as lagoas intermitentes podem ser de dois tipos: *Depressional* (Isolada fechada ou Isolada aberta) e *Fluvial* ou *Ribeirinha* (Marginal e Não marginal).

Em toda a região semi-árida paraibana são encontradas os tipos *Depressional* e *Fluvial*. Estas lagoas se formam nas depressões topográficas rasas onde a elevação dos contornos “fechada” e “aberta” permite o armazenamento tanto da água que se precipita diretamente na bacia depressionada, como do escoamento superficial.

5.2.2. Fonte de inundação

Nos sistemas fechados as entradas de água são exclusivamente da chuva e escoamento superficial e a saída pela evaporação, não havendo interfluxos com águas subterrâneas. As lagoas nas **Figuras 5.1a-c** são bons exemplos de lagoas isoladas fechadas na região da Borborema.

As lagoas *depressional* aberta, as entradas são provenientes da chuva e escoamento superficial. Estas podem apresentar, nos momentos de “pico” das contribuições superficiais, um fluxo horizontal bem definido por canais naturais de drenagem, com uma dinâmica de entrada e saída horizontal como consequência da declividade do terreno. Essa dinâmica se mantém apenas enquanto há um certo volume de entrada de água. Uma vez cessada a entrada de água, cessa também a vazão de saída, e a evaporação passa a ser os principais fenômenos de perda de água do sistema. As lagoas nas **Figuras 5.1d, e** são bons exemplos de lagoas isoladas abertas na região do Sertão.

Lagoas *fluviais* ocorrem nos corredores ripários dos rios e riachos. Elas tanto se formam nas margens dos rios como nas proximidades destes. A lagoas na **Figura 5.1f**

FIGURAS 5.1a. Lagoa Ponta da Serra na Mesorregião da Borborema durante a fase de cheia do ciclo hidrológico de 1999.



FIGURAS 5.1b. Lagoa Jurema na Mesorregião da Borborema durante fase de cheia do ciclo hidrológico de 1999.



FIGURAS 5.1c. Lagoa Couro na Mesorregião da Borborema durante a fase cheia do ciclo hidrológico de 1999.



ilustra este tipo de lagoa fluvial, subclasse marginal.

As lagoas *depressionais* apresentam um substrato com textura que varia de argilosa a muito argilosa, moderado a imperfeitamente drenado, plástico e pegajoso quando molhado e duro e fendilhado quando seco, formando as chamadas *gretas de ressecamento*. As lagoas fluviais, por suas posições geográficas, apresentaram um substrato de textura média a argilosa, moderado a imperfeitamente drenado, plástico e ligeiramente pegajoso, firme e friável (Barreto 2001).

5.2.3. Duração da fase úmida

Na Mesorregião da Borborema, cuja superfície está numa altitude compreendida entre 400 e 800 metros, o tempo de permanência da água nas lagoas varia de 2-3 semanas a 3-4 meses. Esta mesorregião é a área de maior vulnerabilidade climática do semi-árido paraibano. Já na Mesorregião do Sertão, cujas altitudes variam entre 200 a 400 metros, a duração da inundação das lagoas pode durar cerca de 6-10 meses, dependendo dos ciclos hidrológicos anuais. Esta mesorregião conta com um potencial hídrico muito superior ao da Borborema, devido ao seu grande número de superfícies inundáveis e ao fato dela englobar a maior rede hidrográfica do Estado da Paraíba, a do Rio Piranhas (Governo do Estado da Paraíba, 1985).

5.2.4. Macrófitas aquáticas

Algumas espécies de macrófitas apresentam uma boa distribuição entre as lagoas deste estudo, destacando-se a *Echinodorus* sp. encontrada em 17 lagoas, a *Potamogeton* sp., em 12 lagoas, e a *Nymphaea* sp., *Eichhornia* sp. e *Eleocharis* sp, encontradas em 11 lagoas cada. Por outro lado, algumas espécies crescem apenas em determinadas lagoas,

como é o caso de *Hydrodictium reticulata* (Lagoa Angiquinhos em Monteiro), *Pontederia cordata* (Lagoa Curicaca em Cajazeiras) e de *Salvinia* sp (Lagoa Santo Antônio em Cajazeiras) (Barreto 2001).

Para mais informações sobre material e método e área de estudo veja o capítulo III e IV desta tese.

5.3. Resultados

A **Figura 5.2** indica a localização das lagoas intermitente envolvidas neste inventário e a **Tabela 5.1** a Classificação Hidrogeomórfica das mesmas. Todas as lagoas amostradas têm uma superfície alagada inferior a 5 hectares. O valor máximo de profundidade registrada entre as lagoas foi de 1,0 m (Lagoa Antenor Navarro), enquanto que a média das profundidades nas demais foi de 0,30 m.

Os valores de salinidade entre as lagoas amostradas foram muitos baixos. A média de salinidade ficou em torno de 0,1 g L⁻¹. O maior valor de salinidade registrado foi de 0,5 g L⁻¹ (Lagoa Cajazeirinhas). Com este perfil todas elas podem ser caracterizadas como lagoas de água doce. Por sua vez, os valores da condutividade elétrica e do oxigênio dissolvido entre as lagoas variou 93-490 $\mu\text{m cm}^{-1}$ (138 ± 71) e de 3,8-8,9 mg L⁻¹ ($6,4 \pm 1,4$), respectivamente. Em geral, as lagoas da Mesorregião do Sertão mostraram valores de condutividade elétrica mais elevado que as da Borborema.

A maioria das lagoas amostradas parece ter ainda muitas características do seu estado natural, i.e., com pouca interferência antrópicas. As exceções incluem, as Lagoas Carnaúba Seca e Canutos que tiveram suas funções naturais muito alteradas pela pratica do agro-ecossistema. Outras lagoas como as Barbosa, Riacho Verde, Beira Rio Piranhas e a



FIGURA 5.1d. Lagoa Santo Antonio na Mesorregião do Sertão durante a fase de cheia do ciclo hidrológico de 2001.



FIGURA 5.1e. Lagoa Itaporanga na Mesorregião do Sertão durante a fase de cheia do ciclo hidrológico de 2001.



FIGURA 5.1f. Lagoa Beira do Rio Piranhas na Mesorregião do Sertão durante a fase secando do ciclo hidrológico de 2001.

do Alto da Serra as culturas de subsistência tomam apenas parte de suas várzeas, acompanhando gradativamente, a dessecação destas lagoas. Talvez por isto, o nível de impacto observado nelas seja menor do que os registrados nas lagoas mencionadas anteriormente.

5.3.1. Inventário

O resultado do inventário da fauna de macroinvertebrados está sumarizado na **Tabela 5.2**. Um total de 103 espécies foi registrada (média de 3,1 espécies por lagoa), distribuídas em 56 famílias. Destas 103 espécies, nove espécies foram registradas apenas nas lagoas da mesorregião da Borborema e 16 unicamente nas lagoas do Sertão.

Na mesorregião da Borborema foram encontradas 87 espécies (média de 8,7 por lagoa), distribuídas em 47 famílias [**Apêndice 5.1**]. O maior número de espécies identificadas foram da classe Insecta (79,3%). Entre os não-insetos, a maior riqueza taxonômica foi de Oligochaeta (12,6%) e Mollusca (3,4%).

Na Mesorregião do Sertão foram identificadas 94 espécies (média de 4,3 espécies por lagoa), pertencentes a 53 famílias [**Apêndice 5.2**]. O maior número de espécies encontradas foi também da classe Insecta (76,6%). Annelida contribui com 16,0% do número de espécies e Mollusca com apenas 3,2%.

Nas **Tabelas 5.3** e **5.4** consta o número de lagoas em que os insetos e não-insetos, respectivamente, foram encontrados e, também, as espécies mais comuns (em termo de distribuição) nesta zona úmida.

5.3.2. Táxons raros

Neste inventário, os táxons indicados abaixo foram encontrados nas amostras em pequeno número e, no máximo em duas lagoas, entre todas aquelas amostradas, tendo por isto recebido este status:

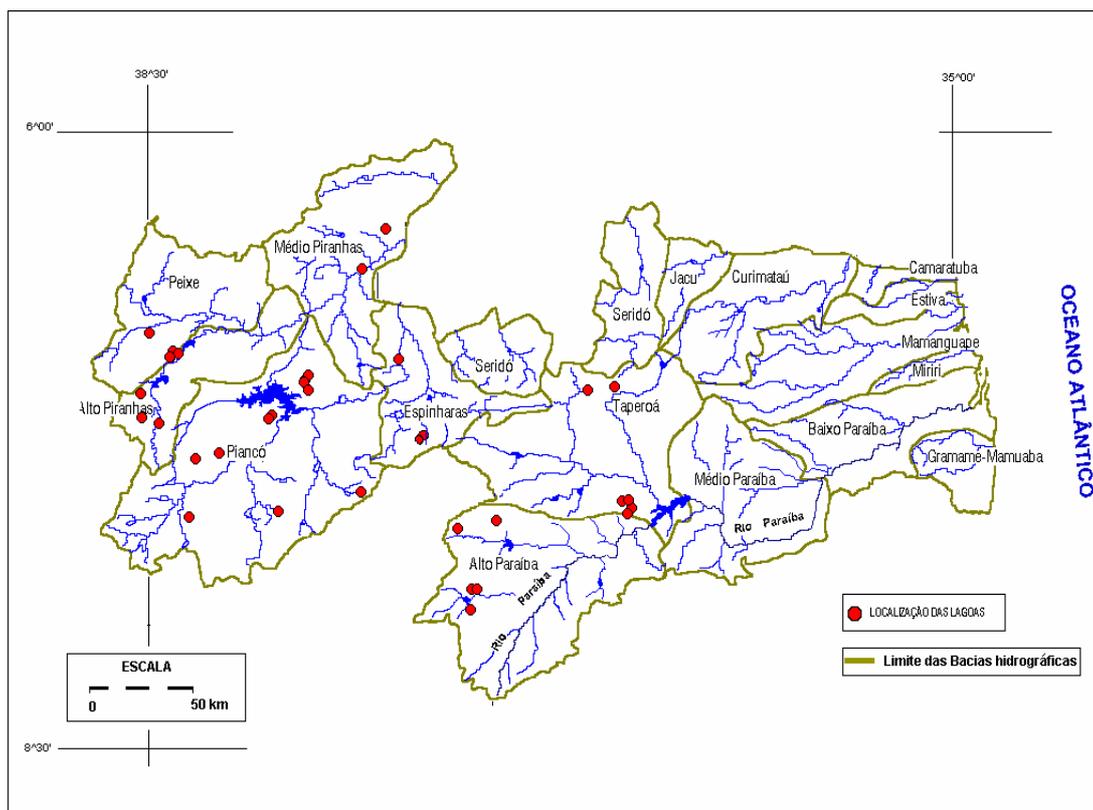


FIGURA 5.2. Mapa do Estado da Paraíba com a localização das 33 lagoas intermitentes nas Mesorregiões da Borborema e do Sertão, onde foi realizado o inventário da fauna de macroinvertebrados.

Oligochaeta:

Opisthocyta sp. [Opisthacystidae]: Lagoas Carnaúba Seca e Canutos.

Pristinella sp. [Naididae]: Lagoas Beira do Rio e Chico Gomes.

Odonata:

Aphylla sp. [Gomphidae]: Lagoas Seca e Riacho Verde.

Heteroptera:

Saldidae gen. sp. [Saldidae]: Lagoas São Gonçalo e Canutos.

TABELA 5.1. Classificação Hidrogeomórfica das Lagoas intermitentes aonde foi feito o inventário da fauna de macroinvertebrados (Mesorregiões da Borborema — ▲ e Sertão — ■ do semi-árido paraibano)

No.	Nome da Lagoa	Localização	Classe Depressional		Classe Depressional		Classe Fluvial		
			Subclasse		Subclasse		Subclasse		
			Isolada	Aberta	Isolada	Aberta	Isolada	Aberta	Marginal
1.	Couro	Cabaceiras							
2.	Jurema	São João do Cariri	▲						
3.	João Abreu	Gurjão	▲						
11.	Meio	São João do Cariri	▲						
7.	Macambira da Serra	São João do Cariri	▲						
8.	Grossos	Monteiro	▲						
4.	Soledade	Soledade	▲						
5.	Ouro Velho	Ouro Velho	▲						
6.	Angiquinho	Monteiro	▲						
9.	Sumé	Sumé	▲						
10.	Juazeirinho	Juazeirinho	▲						
16.	Alto da Serra	São J. de Piranhas					■		
18.	Encanto	Pombal			■				
19.	Patos	Patos			■				
21.	Serra de Tavares	Tavares					■		
23.	Barbosa de Teixeira	Teixeira					■		
33.	Cajazeirinha	Cajazeirinhas					■		
12.	São Gonçalo	São Gonçalo			■				
15.	Itaporanga	Itaporanga			■				
17.	Caiana	São José de Caiana			■				
22.	Juremal	Brejo do Cruz			■				
25.	Chico Gomes	São Bentinho			■				
26.	Coremas	Coremas			■				
27.	Seca	Teixeira			■				
28.	Juru	Coremas			■				
29.	Curicaca	Cajazeiras			■				
32.	Santo Antonio	Cajazeiras			■				
30.	Antenor Navarro	São J. do Rio do Peixe			■				
13.	Carnaúba Seca	Santana de Mangueira						■	
24.	Canutos	São Bentinho						■	
20.	Beira Rio Piranhas	Paulista							■
14.	Riacho	Monte Horebe							■
31.	Riacho Verde	Teixeira							■

Microvelia sp. [Veliidae]: Lagoas Couro e Angiquinho.

Collembola:

Sminthuridae gen. sp. [Sminthuridae]: Lagoa Couro.

Coleóptera:

Hydactus sp. [Dytiscidae]: Lagoas Jurema e Soledade.

Dryopidae gen. sp. [Dryopidae]: Lagoa Curicaca.

Carabidae gen. sp. [Carabidae]: Lagos Patos e São Gonçalo.

Díptera:

Microdentipes sp. [Chironomidae]: Lagoa Encanto

Pentaneura sp. [Chironomidae]: Lagoas Serra de Tavares e Chico Gomes.

5.3.3. Classificação com base na tolerância ou escapatória ao evento da seca

Os macroinvertebrados encontrados nas lagoas intermitentes do semi-árido paraibano, listados na **Tabela 5.3**, só puderam ser classificados pelo sistema de Wiggins *et al.* 1980 (modificado por Williams 1985), nos seguintes grupos:

- *Grupo A* (Grupo I de Wiggins *et al.* 1980): consiste de residentes permanentes que têm um estágio resistente de repouso ou diapausa (ovo ou embrião desnudo), sendo, portanto, apenas capazes de dispersão passiva. Dos organismos listados na **Tabela 5.3** (Nematoda, Anostraca, Clitellata) podem ser incluídos neste grupo.
- *Grupo B* (Grupo II de Wiggins *et al.* 1980): reúne animais que são capazes de dispersão ativa, mas que estão tipicamente presentes durante a estação seca numa forma dormente (larva quiescente). As espécies de Mollusca listadas na **Tabela 5.3** podem ser inseridos neste grupo. Na Lagoa João Abreu, muitas espécimes de *Pomacea lineata* foram coletadas, em estado de dormência, enterradas a 20 cm

TABELA 5.2. Lista das espécies de macroinvertebrados coletadas em 33 lagoas intermitentes do semi-árido paraibano [Mesorregiões da Borborema (Bb) e Sertão (So)] durante a fase úmida de 1998 e 2001.

Espécies	No. de Lagoas		% Σ das lagoas	Espécies	No. de Lagoas		% Σ das Lagoas
	Bb	So			Bb	So	
DORILADA				<i>Perytremes</i> sp	–	5	15
<i>Eudorilaimus</i> spp	4	3	21	<i>Tramea</i> sp	6	9	45
CLITELLATA				<i>Anax</i> sp	4	10	42
<i>Brinkhurstia americanus</i>	3	2	15	<i>Lestes</i> sp	4	7	33
<i>Brinkhurstia</i> sp	5	4	27	<i>Coriphaeshna</i> sp	3	3	18
<i>Opistocysta</i> sp	–	2	6	Coenagrionidae gen. spp	6	6	36
<i>Pristina proboscidea</i>	2	4	18	HEMIPTERA			
<i>Pristinella</i> sp	–	2	6	<i>Belostoma</i> sp	6	9	45
<i>Dero obtusa</i>	4	2	18	<i>Buenoa</i> sp	5	10	45
<i>Dero</i> (D.)	3	9	36	<i>Mesovelis</i> sp	6	5	33
<i>Dero</i> (<i>Aulophorus</i>)	4	5	27	<i>Notonecta</i> sp	–	3	9
<i>Nais</i> sp	2	3	15	Saldidae gen sp	–	2	6
<i>Allonais paraguayensis</i>	3	–	9	<i>Neoplea</i> sp	5	5	30
<i>Allonais</i> sp	4	4	24	Gelastocoridae gen spp	3	2	15
<i>Bothrioneurum</i> sp	2	2	12	<i>Ranatra</i> sp	3	2	15
<i>Paranadrilus</i> sp	4	3	21	<i>Heterocorixa</i> sp	5	6	33
HIRUDINEA				<i>Pelocoris</i> sp	4	4	24
<i>Helobdella</i> sp	6	4	30	<i>Microvelia</i> sp	2	3	15
<i>Gloibdella</i> sp	6	2	24	HOMOPTERA			
<i>Erpobdella</i> sp	–	3	9	Cicadellidae gen sp	1	–	3
MOLLUSCA				Aphididae gen. sp	2	3	15
<i>Biomphalaria straminea</i>	9	11	60	ORTHOPTERA			
<i>Drepanotrema</i> sp	–	5	15	Gryllotalpidae gen sp	–	1	3
<i>Pomacea lineata</i>	3	3	18	LEPIDOPTERA			
<i>Physella</i> sp	5	6	33	Pyralidae gen sp	5	5	30
<i>Melanoides turbeculatar</i>	–	3	9	TRICHOPTERA			
ANOSTRACA				<i>Branchycentrus</i> sp	1	3	12
<i>Dendrocephalus</i> sp	7	9	45	COLEOPTERA			
INSECTA				<i>Tropisternus</i> sp	8	16	73
COLLEMBOLA				<i>Berosus</i> sp	7	8	45
Sminturidae gen sp	1	–	3	<i>Hydrobius</i> sp	5	3	24
EPHEMEROPTERA				<i>Enochrus</i> sp	3	3	18
<i>Callibaetis</i> sp	4	8	36	<i>Derallus</i> sp	3	3	18
<i>Caenis</i> sp.	3	4	21	<i>Cybister</i> sp	3	6	27
ODONATA				<i>Uvarus</i> sp	3	2	15
<i>Aphylla</i> sp	–	2	6	<i>Laccodytes</i> sp	4	4	24
<i>Erythrodiplax</i> sp	3	7	30	<i>Laccophilus</i> sp	5	4	27
<i>Erythemis</i> sp	2	2	12	<i>Derovatellus</i> sp	6	8	48
<i>Mycrathyria</i> sp	3	3	18	<i>Hydactus</i> sp	2	–	6
<i>Orthemis</i> sp	2	5	21	<i>Bidessonotus</i> sp	4	–	12
<i>Pantala</i> sp	7	10	51	<i>Thermonectus</i> sp	6	6	36

TABELA 5.2. Continuação.

Espécies	Número de Lagoas		% Σ das lagoas	Espécies	Número de Lagoas		% Σ das lagoas
	Borborema	Sertão			Borborema	Sertão	
<i>Mesonoterus</i> sp	7	7	42	<i>Dicrotendipes</i> sp	6	4	30
<i>Stenelmis</i> sp	4	6	30	<i>Labrundinia</i> sp	3	–	9
Staphylinidae gen sp	3	5	24	<i>Microtendipes</i> sp	–	1	3
Chrysomelidae gen spp	2	3	15	<i>Monopelopia</i> sp	3	7	30
Driopidae gen sp	–	1	3	<i>Polypedilum</i> sp	7	4	33
Curculionidae gen spp	6	7	39	<i>Parachironomus</i> sp	3	3	18
Hydraenidae gen sp	2	2	33	<i>Tanytarsus</i> spp	7	4	33
Carabidae gen sp	–	2	6	<i>Zavreliella</i> sp	–	4	12
<i>Haliplus</i> sp.	5	–	15	<i>Aedes</i> sp	3	5	24
DIPTERA				<i>Anopheles</i> sp	6	3	27
<i>Ceratopogoninae</i> gen. spp	5	9	42	<i>Culex</i> sp	2	3	15
<i>Chironomus</i> spp	8	9	51	<i>Hydrellia</i> sp	3	3	18
<i>Procladius</i> sp	7	4	33	<i>Odontomyia</i> sp	3	4	21
<i>Goeldichironomus</i> sp	3	5	24	<i>Eristalis</i> sp	1	2	9
<i>Pentaneura</i> sp	–	2	6	<i>Tabanus</i> sp	3	4	21
<i>Ablabesmyia</i> sp	6	5	33	<i>Chaoborus</i> sp	4	2	18
<i>Coelotanypus</i> sp	4	9	39	Dolichopodidae gen spp	3	3	18
<i>Clinotanypus</i> sp	–	3	9	Sciomyzidae gen spp	2	2	12

de profundidade no sedimento seco desta lagoa; e

- *Grupo C* (Grupo IV de Wiggins *et al.* 1980) consiste de animais, tipicamente insetos, capazes de dispersão ativa e que têm uma presença descontínua em ambientes temporários; eles evitam todo o período de seca, migrando para águas permanentes antes da seca completa da zona úmida. Este grupo enquadra os Heteroptera (Belostomatidae, Notonectidae, Mesoveliidae, Pleidae, Nepidae, Corixidae, Naucoridae e Veliidae) e os Coleoptera em geral, listados na **Tabela 5.3**.

Neste primeiro esforço de classificação não foi possível identificar entre os macroinvertebrados coligidos espécimes que pudessem ser enquadrados no Grupo D.

Este *Grupo D* [Williams (1985), substituiu o grupo III de Wiggins *et al.*]. Ele inclui animais destituídos de um estágio de resistência à seca no seu ciclo de vida, mas que possuem habilidade de dispersão, excepcionalmente boa, o que permitem a eles uma presença ainda que descontínua em zonas úmidas temporárias.

Não obstante, a forma de resistência para os macroinvertebrados sugeridas no *Grupo A* da classificação acima precisa de validação para esta fauna nas zonas úmidas intermitentes do semi-árido brasileiro.

FIGURA 5.4. Número de lagoas do semi-árido paraibano onde os não-insetos foram coletados e as espécies mais comuns (em termo de distribuição) nesta zona úmida (1998 e 2001).

	NÃO-INSETOS				
	Dorilamida	Oligochaeta	Hirudinea	Mollusca	Anostraca
Número de spp.	(1)	(11)	(2)	(3)	(1)
Número de lagoas	(7)	(22)	(16)	(27)	(16)
<i>Eudorilaimus</i> sp.	(7)				
<i>Dero</i> (A.)		(12)			
<i>Helobdela</i> sp.			(10)		
<i>B. straminea</i>				(20)	
<i>Dendrocephalus</i> sp.					(16)

5.4. Conclusões

Baseado no presente estudo é possível concluir, de um modo geral, que:

- as lagoas envolvidas neste inventário representam recursos aquáticos importantes para diversidade da fauna de macroinvertebrados aquáticos e, também, muito valiosas para as populações humanas nessa região semi-árida;
- diferenças locais da hidrologia, frequência de enchimento, geomorfologia de bacia, entre outros fatores, resultam em diferenças entre as lagoas intermitentes na mesma área e mesmo tempo.
- todas as lagoas aqui estudadas estão sujeitas a perturbações hidrológicas, i.e., seca imprevisível que interrompem o ciclo de vida dos macroinvertebrados e de outras biotas residentes;

- os macroinvertebrados dessas lagoas intermitentes neste estudo, a exemplo do que ocorre em outras zonas úmidas intermitentes, constituem uma parte importante da dieta de populações de peixes e de outros vertebrados (e.g. aves). A diversidade e abundância destes e de outros vertebrados que mantêm um elo trófico entre estes sistemas aquáticos e terrestres, podem ser uma consequência direta do estoque de invertebrados na alimentação deles, na região semi-árida brasileira;
- a diversidade da fauna de macroinvertebrados é relativamente alta se for comparada com muitas zonas úmidas permanente;
- uma ampla gama de grupos faunísticos ocorre nestas lagoas, dependendo em grande parte, do tempo de duração da inundação. Muitas espécies são restritas de zonas úmidas temporárias, por exemplo, todas espécies de anostracas e de outras espécies de invertebrados coletados, mas não considerados neste inventário (e.g., Conchostracoda, Ostracodas entre outros);
- possa predominar nestas lagoas, considerável endemismo de espécies em nível regional e até continental.

5.5. Recomendações

5.5.1. Para os inventários futuros

Outros inventários futuros da fauna de invertebrados em zonas úmidas naturais no semi-árido brasileiro deveriam:

- (i) priorizar locais específicos e habitats durante as diferentes fases do ciclo hidrológico;
- (ii) refinar o método de amostragem, concentrando esforços na coleta de grupos mais restritos a estas zonas úmidas, especialmente a fauna de microcrustáceos; e

- (iii) concentrar mais esforços na identificação taxonômica, visando o reconhecimento dos indivíduos coletados em nível de espécies.

Isto representaria um avanço no conhecimento da fauna, maximizaria custos e resultaria em dados mais específicos a serem coletados.

5.5.2. Para a conservação

Tendo em vista o exposto acima e a relevância destas lagoas na paisagem da região semi-árida brasileira, é sugerido aos administradores públicos dos recursos naturais que considerem esta zona úmida (a exemplo de outras nesta região) como de importância estratégica, principalmente para produção de invertebrados e como refúgio para a diversidade da biota aquática e associada.

5.7. Bibliografia

- Armitage, P. D., D. Moss, J. F. Wright & M. T. Furse, 1983. The Performance of a new Biological Water Quality Score System Based on Macroinvertebrates over a Wide Range of Unpolluted Running-Water Sites. *Water Research* 17: 333-347.
- Barbour, M. T., J. Gerritsen, B. D. Snyder, J. B. Stribling, 1999. Rapid Bioassessment Protocols for Use in Streams and Wadeable Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates, and Fish. Second Edition. EPA 841-B-99-002. U.S. Environmental Protection Agency; Office of Water; Washington, D.C. xiv, 11 chapters, 4 appendices. <http://www.epa.gov/owow/monitoring/rbp/>, acessado em 30/07/2000.
- Barreto, A. L. P., 2001. Lagoas intermitentes do semi-árido paraibano: inventário e classificação. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal da Paraíba. Paraíba, Brasil: 82 pp.

- Bennison, G. L., T. J Hillman & P. J. Suter, 1989. Macroinvertebrates of the River Murray: Survey and Monitoring 1980-1985. Murray-Darling Basin Commission, Victoria, Australia: 77 pp.
- Cummins, K. W., 1992. Invertebrates. In P. Calow & G. E Petts (eds), The Rivers Handbook: Hydrological and Ecological Principles, Volume 1. Blackwell Science, Oxford: 234-249.
- Esteves, F. A., 1998. Fundamentos de limnologia. Interciência, Rio de Janeiro, Brasil: 602 pp.
- Governo do Estado da Paraíba, 1985. Atlas Geográfico do Estado da Paraíba. Grafset, João Pessoa, Brasil: 100 pp.
- Guerra, A. T., 1987. Dicionário geomorfológico. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil: 439 pp.
- Kleerekoper, H., 1944. Introdução ao estudo da Limnologia. Ministério da Agricultura, Serviço de Informação Agrícola, Série Didática, vol. 4, Rio de Janeiro, Brasil: 329 pp.
- Maltchik, L. & M. I. Silva-Filho, 2002. Succession of macroinvertebrates in a short-term aquatic habitat in the Neotropical semi-arid region. *Verhandlung Internationale Vereinigungun für Limnologie* 28: 1156-1160.
- Metcalf, J. L., 1989. Biological Water Quality Assessment of Running Waters Based on Macroinvertebrate Communities: History and Present Status in Europe. *Environmental Pollution* 60: 101-139.
- Peckarsky, B. L., P. R. Fraissinet, M. A. Penton & D. J. Conklin Jr., 1990. Freshwater Macroinvertebrates of Northeastern North America. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA: 442 pp.
- Ramsar Convention Bureau, 1997. The Ramsar Convention Manual: a guide to the Convention on wetlands (Ramsar, Iran, 1971). Ramsar Convention Bureau, Gland, Switzerland: 161 pp.

- Rosenberg, D. M. & V. H. Resh (eds), 1993. Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates. Chapman & Hall, New York, USA: 488 pp.
- Seaman, R. L., 2002. Wetland Inventory of Kangaroo Island. South Australia. Department for Environment and Heritage, Australia: 91 pp.
- Silva-Filho, M. I., 1999. Estabilidade de comunidade de macroinvertebrados em rios intermitentes do semi-árido brasileiro (São João do Cariri, Paraíba). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal da Paraíba, Paraíba, Brasil: 126 pp.
- Smith R. D., A. Ammann, C. Bartoldus & M. M. Brinson, 1995. An approach for assessing wetlands functions using hydrogeomorphic classification, reference wetlands, and functional indices. US Army Corps of Engineers, Waterways Experiment Station, Wetlands Research Program Technical Report WRP-DE-9.
- Wiggins, G. B., R. J. Mackay & M. I. Smith, 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie*, Supplement 58: 97-206.
- Williams, W. D., 1985. Biotic adaptations in temporary lentic waters, with special reference to those in semi-arid and arid regions. *Hydrobiologia* 125: 85-110.

APÊNDICE 5.1. Lista de ocorrência das espécies de macroinvertebrados nas 11 lagoas intermitentes da Mesorregião da Borborema (semi-árido paraibano) durante a fase úmida de 1998 e de 2001.

Espécies	Lagoa (ver: tabela 1)	Espécies	Lagoa (ver: tabela 1)
EUDORILAIMIDAE		MESOVELIIDAE	
<i>Eudorilaimus</i> spp	2,5,6,8	<i>Mesovelgia</i> sp	1,2,3,5,6,11
ALLUROIDIDAE		PLEIDAE	
<i>B. americanus</i>	1,2,11	<i>Neoplea</i> sp	1,3,5,10,11
<i>Brinkhurstia</i> sp	2,3,4,5,7	GELASTOCORIDAE	
NAIDIDAE		Gelastocoridae gen spp	1,5,10
<i>P. proboscidea</i>	1,2	NEPIDAE	
<i>D. obtusa</i>	1,2,10,11	<i>Ranatra</i> sp	1,4,10
<i>Dero (D.)</i>	5,10,11	CORIXIDAE	
<i>Dero (A.)</i>	3,6,9,11	<i>Heterocorixa</i> sp	1,3,4,6,10
<i>Nais</i> sp	3,6,	NAUCORIDAE	
<i>A. paraguayensis</i>	1,2,11	<i>Pelocoris</i> sp	1,2,3,11
<i>Allonais</i> sp	4,6,11	VELIIDAE	
TUBIFICIDAE		<i>Microvelia</i> sp	1,6
<i>Bothrioneurum</i> sp	1,10	CICADELLIDAE	
<i>P. descolei</i>	1,4,6,10	Cicadellidae gen sp	1
GLOSSIPHONIIDAE		APHIDIDAE	
<i>Helobdella</i> sp	1,2,3,7,9,11	Aphididae gen. sp	1,6
<i>Gloibdella</i> sp	2,3,5,10	PYRALIDAE	
PLANORBIDAE		Pyralidae gen sp	1,4,7,9,11
<i>B. straminea</i>	1,2,3,5,6,7,8,9,11	BRANCHYCENTRIDAE	
<i>P. lineata</i>	3,4,10	<i>Branchycentrus</i> sp	1
PHYSIDAE		HYDROPHILIDAE	
<i>Physella</i> sp	1,2,3,5,6	<i>Berosus</i> sp	1,2,3,5,6,10,11
THAMNOCEPHALIDAE		<i>Derallus</i> sp	3,6
<i>Dendrocephalus</i> sp.	1,2,3,4,7,8,11	<i>Enochrus</i> sp	1,5,10
SMINTURIDAE		<i>Hydrobius</i> sp	1,2,3,5,11
Sminturidae gen sp	1	<i>Tropisternus</i> sp	1,2,3,4,7,9,10,11
BAETIDAE		DYTISCIDAE	
<i>Callibaetis</i> sp	1,2,3,8	<i>Bidessonotus</i> sp	1,2,10,11
CAENIDAE		<i>Cybister</i> sp	1,4,7
<i>Caenis</i> sp	1,5,6	<i>Derovatellus</i> sp	1,2,3,5,10,11
LIBELLULIDAE		<i>Hydactus</i> sp	2,4
<i>Erythrodiplax</i> sp	1,6,11	<i>Laccodytes</i> sp	1,2,3,11
<i>Erythemis</i> sp	1,4,	<i>Laccophilus</i> sp	1,2,3,4,9
<i>Mycrathyrja</i> sp	1,6,11	<i>Thermonectus</i> sp	1,2,3,6,7,10
<i>Orthemis</i> sp	1,4,	<i>Uvarus</i> sp	1,2,10
<i>Pantala</i> sp	1,2,5,6,8,10,11	NOTERIDAE	
<i>Tramea</i> sp	1,5,6,7,10,11	<i>Mesonotus</i> sp	1,3,4,5,7,8,10
AESCHINIDAE		ELMIDAE	
<i>Anax</i> sp	1,3,4,11	<i>Stenelmis</i> sp	2,5,6,9
<i>Coriphaeshna</i> sp	1,5,10	STAPHYLINIDAE	
LESTIDAE		Staphylinidae gen sp	1,2,11
<i>Lestes</i> sp	1,2,3,7	CHRYSOMELIDAE	
COENAGRIONIDAE		Chrysomelidae gen sp	2,3
Coenagrionidae gen spp	1,2,3,6,10,11	CURCULIONIDAE	
BELOSTOMATIDAE		Curculionidae gen spp	1,2,3,6,8,11
<i>Belostoma</i> sp	1,2,4,7,8,11	HYDRAENIDAE	
NOTONECTIDAE		Hydraenidae gen sp	2,3
<i>Buenoa</i> sp	1,2,3,5,8	HALIPLIDAE	

APÊNDICE 5.1. Continuação.

Espécies	Lagoa (ver: tabela 1)	Espécies	Lagoa (ver: tabela 1)
<i>Haliphys</i> sp	1,4,5,10,11	<i>Anopheles</i> sp	1,2,4,5,9,11
CERATOPOGONIDAE		<i>Culex</i> sp	1,3
<i>Ceratopogoninae</i> gen spp	1,5,6,8,11	EPHYDRIDAE	
CHIRONOMIDAE		<i>Hydrellia</i> sp	2,5,10
<i>Ablabesmyia</i> sp	1,3,4,7,10,11	STRATIOMYIDAE	
<i>Chironomus</i> spp	1,2,3,5,6,7,8,11	<i>Odontomyia</i> sp.	1,3,9
<i>Coelotanypus</i> sp	1,2,3,11	SYRPHIDAE	
<i>Dicrotendipes</i> sp	1,2,3,9,10,11	<i>Eristalis</i> sp	2
<i>Goeldichironomus</i> sp	1,4,10	TABANIDAE	
<i>Labrundinia</i> sp	1,5,11	<i>Tabanus</i> sp	1,2,4
<i>Monopelopia</i> sp	1,5,8	CHAOBORIDAE	
<i>Procladius</i> sp	1,2,5,6,7,9,11	<i>Chaoborus</i> s.	1,4,7,10
<i>Polypedilum</i> sp	1,3,5, 8,9,10	DOLOCHOPODIDAE	
<i>Parachironomus</i> sp	1,4,5	Dolicopodidae gen spp	1,9,11
<i>Tanytarsus</i> spp	1,2,3,6,8,9,10	SCIOMYZIDAE	
CULIDAE		Sciomyzidae gen spp	1,5
<i>Aedes</i> sp.	1,4,9		

APÊNDICE 5.2: Lista de ocorrência das espécies de macroinvertebrados nas 22 lagoas intermitentes da Mesorregião do Sertão (semi-árido paraibano) durante a fase úmida de 1998 e de 2001.

Espécies	Lagoa (ver: tabela 1)	Espécies	Lagoa (ver: Tabela 1)
EUDORILAIMIDAE		<i>Mycrathyria</i> sp	21,27,32
<i>Eudorilaimus</i> sp	15,23,30	<i>Orthemis</i> sp	16,21,26,30,31
ALLUROIDIDAE		<i>Pantala</i> sp	13,15,19,20,22,23,26,27,29,33
<i>B. americanus</i>	16,29	<i>Perytremes</i> sp	16,24,25,30,31
<i>Brinkhurstia</i> sp	15,18,26,29	<i>Tramea</i> sp	14,16,20,22,26,27,28,32,33
OPISTOCYSTIDAE		AESCHINIDAE	
<i>Opistocysta</i> sp	13,24	<i>Anax</i> sp	13,16,18,19,23,24,25,26,31,33
NAIDIDAE		<i>Coriphaeshna</i> sp	14,16,21
<i>P. proboscidea</i>	21,23,28,32	LESTIDAE	
<i>Pristinella</i> sp	20,25	<i>Lestes</i> sp	14,15,20,26,27,31,33
<i>D. obtusa</i>	23,27	COENAGRIONIDAE	
<i>Dero (D.)</i>	13,14,15,17,18,20,23,24,28	Coenagrionidae gen spp	12,14,17,22,26,31
<i>Dero (A.)</i>	13,14,19,26,28	BELOSTOMATIDAE	
<i>Nais</i> sp	16,28,33	<i>Belostoma</i> sp	14,16,20,22,26,27,28,32,33
<i>Allonais</i> sp	16,19,24,25	NOTONECTIDAE	
TUBIFICIDAE		<i>Buenoa</i> sp	13,16,18,19,23,24,25,26,31,33
<i>Bothrioneurum</i> sp	16,21	MESOVELIIDAE	
<i>P. descolei</i>	15,22,24	<i>Mesovelia</i> sp	13,23,29,30,31
GLOSSIPHONIIDAE		NOTONECTIDAE	
<i>Helobdella</i> sp	14,28,30,31	<i>Notonecta</i> sp	21,23,30
<i>Gloiobdella</i> sp.	19,22	SALDIDAE	
ERPOBDELLIDAE		Saldidae gen sp	12,24
<i>Erpobdella</i> sp.	25,26,31	PLEIDAE	
PLANORBIIDAE		<i>Neoplea</i> sp	29,30,31,32,33
<i>B. straminea</i>	12,14,17,20,21,23,28,29,31,32,33	GELASTOCORIDAE	
<i>Drepanotrema</i> sp.	12,24,26,32,33	<i>Gelastocoridae</i> gen spp	235,30
<i>P. lineata</i>	22,30,31	NEPIDAE	
PHYSIDAE		<i>Ranatra</i> sp	14,32
<i>Physella</i> sp	16,26,28,30,31,32	CORIXIDAE	
THIARIDAE		<i>Heterocorixa</i> sp	14,17,30,31,32,33
<i>M. turbeculata</i>	12,20,22	NAUCORIDAE	
THAMNOCEPHALIDAE		<i>Pelocoris</i> sp	23,30,31,33
<i>Dendrocephalus</i> sp	14,17,19,21,25,27,29,31,33	VELIIDAE	
BAETIDAE		<i>Microvelia</i> sp	15,17,23
<i>Callibaetis</i> sp	13,14,21,23,24,26,28,32	GRYLLOTALPIDAE	
CAENIDAE		Gryllotalpidae gen sp	12
<i>Caenis</i> sp	25,30,32,33	APHIDIDAE	
GOMPHIDAAE		Aphididae gen. sp	22,30,31
<i>Aphylla</i> sp	27,31	PYRALIDAE	
LIBELLULIDAE		Pyrilidae gen sp	14,17,30,32,33
<i>Erythrodiplax</i> sp	14,18,23,25,29,30,32	BRANCHYCENTRIDAE	
<i>Erythemis</i> sp	22,24	<i>Branchycentrus</i> sp	19,26,31

APÊNDICE 5.2. Continuação.

Espécies	Lagoa (ver: tabela 1)	Espécies	Lagoa (ver: tabela 1)
HYDROPHILIDAE		CHIRONOMIDAE	
<i>Berosus</i> sp	12,16,19,29,30,31,32,33	<i>Ablabesmyia</i> sp	13,22,28,29,30
<i>Derallus</i> sp	30,32,33	<i>Clinotanypus</i> sp	16,19,27
<i>Enochrus</i> sp	30,32,33	<i>Coelotanypus</i> sp	13,14,21,24,26,28,31,32,33
<i>Hydrobius</i> sp	12,16,32	<i>Dicrotendipes</i> sp	15,18,19,29
<i>Tropisternus</i> sp	12,13,15,16,17,18,19,23,24,30,31,32,33	<i>Goeldichironomus</i> sp	13,14,19,24,30
DYTISCIDAE		<i>Monopelopia</i> sp	13,18,21,24,26,28,29
<i>Cybister</i> sp	14,15,21,22,23,27	<i>Parachironomus</i> sp	12,13,29
<i>Derovatellus</i> sp	13,14,19,29,30,31,32,33	<i>Pentaneura</i> sp	21,25
<i>Laccodytes</i> sp	26,30,31,33	<i>Polypedilum</i> sp	15,21,30,31
<i>Laccophilus</i> sp	12,21,29,33	<i>Procladius</i> sp	14,15,17,20
<i>Thermonectus</i> sp	12,14,26,27,32,33	<i>Tanytarsus</i> spp	14,17,21,22
<i>Uvarus</i> sp	14,26	<i>Zavreliella</i> sp	17,28,32,33
NOTERIDAE		CULIDAE	
<i>Mesonoterus</i> sp	16,19,25,29,30,32,33	<i>Aedes</i> sp.	13,19,21,24,32
ELMIDAE		<i>Anopheles</i> sp	13,21,23
<i>Stenelmis</i> sp	12,14,29,30,31,33	<i>Culex</i> sp	15,24,26
STAPHYLINIDAE		EPHYDRIDAE	
Staphylinidae gen sp	12,29,32	<i>Hydrellia</i> sp	19,23,32
CHRYSOMELIDAE		STRATIOMYIDAE	
Chrysomelidae gen spp	12,29,32	<i>Odontomyia</i> sp.	29,30,32,33
DRIOPIDAE		SYRPHIDAE	
Driopidae gen sp.	29	<i>Eristalis</i> sp	13,30
CURCULIONIDAE		TABANIDAE	
Curculionidae gen spp	12,15,19,21,24,30,32	<i>Tabanus</i> sp	12,21,26,28
HYDRAENIDAE		CHAOBORIDAE	
Hydraenidae gen spp	30,32	<i>Chaoborus</i> sp	29,30
CARABIDAE		DOLOCHOPODIDAE	
Carabidae gen spp	12,30	Dolichopodidae gen spp	14,26,27
CERATOPOGONIDAE		SCIOMYZIDAE	
<i>Ceratopogoninae</i> gen spp	13,14,16,17,18,19,22,23,28	Sciomyzidae gen spp	17,20

VI– DIVERSIDADE DE MACROINVERTEBRADOS EM LAGOAS INTERMITENTES COM DIFERENTES NÍVEIS DE ESTABILIDADE HIDROLÓGICA

6.1. Introdução

A diversidade de espécies varia muito no espaço e no tempo. Muitas hipóteses têm sido formuladas sobre os fatores que influenciam na riqueza e em outras medidas de diversidade de espécies (Palmer 1994). A maioria dos autores postula que apenas um pequeno número de fatores seja os responsáveis pela maioria das variações da riqueza na natureza.

Quatro importantes hipóteses sobre o papel funcional da diversidade de espécies em ecossistemas foram formulados: (i) *hipótese diversidade-estabilidade* (MacArthur 1955), prediz que as comunidades ecológicas aumentarão em produtividade e em habilidade para se recuperarem de perturbação com o aumento do número de espécies. Assim, todas as espécies são importantes para o desempenho do ecossistema; (ii) *hipótese do ‘rebite’* (Ehrlich & Ehrlich 1991) assume uma relação não linear entre riqueza de espécies e a função do ecossistema; (iii) *hipótese do ‘seguro’ ou da ‘redundância’* (Walker 1992) amplia a *hipótese do ‘rebite’* pela segregação de espécies em grupos funcionais. A perda de uma de várias espécies afiliadas ao mesmo grupo funcional é de pequena consequência para o desempenho do ecossistema em relação a uma perda de espécies sem análogo funcional. A *hipótese da ‘redundância’* é um refinamento da *hipótese do ‘rebite’*; e (iv) *hipótese ‘idiosincrática’* (Lawton 1994) propõe a importância de todas as espécies para os processos do ecossistema.

Dos quatro conceitos acima, a *hipótese da ‘redundância’* é apoiada fortemente pelo modelo de Yachi & Loreau (1999) que descobriu dois dos principais seguros sobre a riqueza de espécies e a produtividade do ecossistema. Evidência experimental, originada principalmente de sistemas terrestres, sugere um aumento mais lento na produtividade (Naeem *et al.* 1994, Tilman *et al.* 1996), ‘confiabilidade’ (Naeem & Li 1997) e estabilidade (Tilman & Downing 1994) em comunidades de planta com o aumento da riqueza de espécies. Existe também evidência para rejeitar a visão de que melhoria dos processos de ecossistema depende de riqueza de espécies mais alta (Wardle *et al.* 1997, McGrady-Steed & Morin 2000).

A perturbação é tida como um dos principais fatores que influencia na variação da diversidade de espécies (*e.g.*, Connell 1978, Huston 1979, 1994, Noss 1996, Buckling *et al.* 2000). A intensidade, freqüência e a área da perturbação podem determinar a abundância e a riqueza de espécies de uma comunidade (Abugov 1982, Sousa 1985, Huston 1994, Townsend *et al.* 1997). O aumento da intensidade da perturbação pode remover mais indivíduos, mais espécies e mais recursos alimentares necessários na recolonização. Se a freqüência da perturbação for maior que a taxa de exclusão competitiva, a diversidade pode ser mantida em um nível alto (Huston 1979). Aumentando a extensão da área perturbada remove-se mais indivíduos, reduzindo conseqüentemente o “pool” local de colonizadores em potencial. Embora todos os três aspectos da perturbação possam afetar a riqueza de espécies (Sousa 1985), pouco se sabe sobre as suas interações (Death & Winterbourn 1995).

Talvez o conceito mais difundido de manutenção da diversidade sob condições de não equilíbrio seja o da hipótese da perturbação intermediária - HPI (Grime 1973a, b, Horn 1975, Connell 1978, Huston 1979, 1994), a qual continua sendo uma hipótese importante

para explicar os efeitos de perturbação ecológica (Collins *et al.* 1995; Hiura 1995; Hacker & Gaines 1997; Dial & Roughgarden 1998; Wilkinson 1999). Esta hipótese postula: (i) que a perturbação física impede as espécies dominantes de excluir outras espécies da comunidade e (ii) que a coexistência de espécies em frequências intermediária de perturbação requer um meio termo entre eficácia competitiva e tolerância à perturbação (Petraitis *et al.* 1989) e, uma estrutura de metapopulação, com a perturbação afetando apenas uns poucos “patches” num dado momento (Rosenzweig 1995, Levin & Paine 1974).

A HPI está baseada na premissa de que a identidade de espécies dominantes muda após as perturbações, com táxons que imigram e se reproduzem rapidamente (estrategistas r) sendo os primeiros a explorar os habitats recentemente expostos, mas que são progressivamente deslocados por espécies mais competitivas que apresentam taxa de imigração mais lenta (estrategistas k) (Biggs & Smith 2002). Em intensidades intermediárias ou frequentes de perturbação, há um equilíbrio entre exclusão competitiva e perda de dominantes competitivos pela perturbação. Assim, um pico em diversidade deveria ocorrer em graus de intensidades intermediárias de perturbação, bem como em tempo intermediário desde a última perturbação.

A HPI foi testada em comunidades marinha, de água doce e terrestre (Collins & Glenn 1997) e tem recebido suporte tanto de estudos de campo (Floder & Sommer 1999, Sousa 1979) quanto de laboratório (Gaedeke & Sommer 1986, Weider 1992). Não obstante, a HPI tem sido criticada por ser muito simplista em explicar a estrutura de comunidades (McGuinness 1987). Esta hipótese também depende de um meio termo entre colonização e a habilidade competitiva (Collins & Glenn 1997) que pode não ser realística para comunidades de espécies altamente móveis (*e.g.*, invertebrados de ecossistemas aquáticos temporários). Finalmente, a HPI assume que as perturbações afetam apenas as

espécies que competem em um único nível trófico, de modo que, as suas predições podem não ter suporte se as espécies de diferentes níveis tróficos forem analisadas (Wootton 1998). O modelo dinâmico de equilíbrio de Huston (1979, 1994) oferece uma maior gama de predições que a HPI clássica. Dependendo das taxas de exclusão competitiva e das taxas de crescimento da população, a diversidade de espécies pode culminar em níveis baixos, altos ou intermediário de perturbação (**Figura 5** em Huston 1994).

Pickett *et al.* (1989) desenvolveram o conceito ecológico de perturbação que é adotado nesta tese. De acordo com sua estrutura, os níveis ecológicos, i.e., os indivíduos, comunidades ou ecossistemas, são constituídas por entidades, i.e., unidades de interesse ecológico. A interação de entidades representa uma estrutura mínima que permite a persistência ecológica do nível mais alto que a constitui. Qualquer fator externo que muda esta estrutura mínima resultará em uma perturbação no nível mais alto.

O objetivo deste estudo foi comparar a diversidade da comunidade de macroinvertebrados frente à perturbação hidrológica (seca) em três lagoas intermitentes com diferentes níveis de estabilidade hidrológica.

6.2. Material e Métodos

As lagoas estudadas foram: Couro, Jurema e João Abreu. As coletas dos macroinvertebrados foram realizadas durante o ciclo hidrológico de 1999 e 2001. Em 2000, estas lagoas não foram inundadas, devido à pequena incidência de chuvas nos locais de estudo.

Durante a fase úmida, na Lagoa Couro ocorre à afloração de sete espécies de macrófitas aquáticas e nas Lagoas Jurema e João Abreu, de apenas uma única espécie (Maltchik 1999).

6.2.1. Medidas de diversidade

A escolha de um índice de diversidade é complicada pelo fato da diversidade incluir dois componentes: a riqueza de espécie e a uniformidade. Embora alguns índices combinem ambos os componentes, isto pode obscurecer informações importantes. Baseado na percepção de que a diversidade era um assunto importante em dinâmica de comunidade, alguns ecólogos dedicaram considerável atenção a sua medida e, atualmente, há muitas fórmulas a escolher (veja Washington 1984 para uma revisão completa). Apesar das extensivas revisões dos índices de medida de diversidade (e.g. May 1975, Pielou 1975, Southwood 1978, Washington 1984, Ludwig & Reynolds 1988, Magurran 1988) existe ainda pouco consenso sobre qual deles é o ideal para tal propósito. Nesta tese, foram usados os seguintes índices:

- *Índice de Diversidade de Simpson* (Simpson 1949) – Este índice é considerado bastante robusto por alguns autores, inclusive May (1975) e Washington (1984). Isso se deve ao fato dele refletir melhor, a distribuição da abundância das espécies, do que outros índices da mesma fórmula geral (e.g., Índice de Shannon). Este índice é expresso pela fórmula:

$$S = 1 - \sum (n_i / N)^2, \text{ onde:}$$

n_i = valor de importância de cada espécie;

N = total dos valores de importância.

- *Índice de Riqueza em Espécies de Margalef* (Clifford & Stephenson 1975) – Este é um índice simples de medida de riqueza, cuja fórmula é:

$$d = (S - 1) / \log N, \text{ onde:}$$

S = número de espécies;

N = número de indivíduos.

- *Índice de Uniformidade de Pielou (J')* (Magurran 1988) – foi calculado com base na fórmula:

$$J' = H' / \ln S, \text{ onde:}$$

H' = Índice de Diversidade de Shannon;

S = número de espécies;

Além dos índices mencionados acima, foram calculadas a dominância (D), Dominância Máxima (DM) e a Presença de espécies. A *dominância* corresponde ao percentual da relação entre o número de indivíduos de determinada espécie em uma coleta e a soma de todos os indivíduos nesta coleta. *Dominância Máxima* é o maior valor percentual da dominância em cada coleta ao longo do período de amostragem. Por sua vez, a *Presença de espécie* corresponde ao percentual da relação entre o número de vezes que determinada espécie aparece ao longo de todas as coletas e o número total de coletas.

Informações complementares sobre a área de estudo e os métodos encontram-se nos capítulos III e IV desta tese.

6.4. Resultados

Na Lagoa Couro a superfície inundada e a profundidade variaram de 0–395 m² e 0–32,5 cm em 1999 e de 0–431 m² e 0–28,8 cm em 2001, respectivamente. A duração da fase úmida, nesta lagoa, estendeu-se por 165 dias em 1999 e por 105 dias em 2001. Já na Lagoa Jurema, a superfície inundada variou de 0–770 e 0–465 m² e a profundidade de 0–33,1 e 0–29,8 cm, com o tempo de inundação de 121 e 115 dias em 1999 e 2001, respectivamente.

Na Lagoa João Abreu a superfície inundada variou entre 0–221 m² e a profundidade entre 0–24,9 cm, com um período de inundação que se prolongou por 121 dias, observado apenas em 2001.

As Lagoas Couro, no primeiro ciclo hidrológico estudado, e a João Abreu durante o segundo, tiveram duas fases de cheias intercaladas por uma fase seca de curta duração. Nestas lagoas, a duração da primeira inundação, a superfície inundada e a profundidade foram de 55 e 69 dias; 0–195 e 0–221 m² e de 0–28,5 e 0–24,9 cm, respectivamente. Por outro lado, a segunda inundação teve duração de 110 e 52 dias; a superfície inundada foi de 0–395 e 0–218 m² e a profundidade de 0–32,5 e 0–21,5 cm.

Um total 26.270 indivíduos pertencentes a 88 espécies de macroinvertebrados, distribuídas em 53 famílias foram encontradas nas amostras das três lagoas durante ambos os ciclos hidrológicos estudados. A Lagoa Couro foi a que apresentou maior riqueza taxonômica (73 espécies), seguida pelas Lagoas Jurema com 52 espécies e João Abreu com apenas 39 [**Tabela 6.1**]. Das 53 famílias identificadas, quatro (Gelastocoridae, Cicadellidae, Ephydriidae e Dolochoopodidae) foram encontradas apenas em 1999 e outras nove (Ampulariidae, Pyralidae, Nepidae, Aphididae, Elmidae, Chrysomelidae, Hydraenidae, Syrphidae e Sciomyzidae) em 2001.

O número de famílias e espécies registradas em cada ordem nas três lagoas durante este estudo é mostrado na **Tabela 6.2**. Os insetos mais comuns foram Chironomidae e Culicidae (Diptera), Dytiscidae e Hydrophilidae (Coleoptera) e Libellulidae (Odonata). Já entre os não insetos [**Tabela 6.3**], as espécies de Naididae e Tubificidae (Haplotaxida) foram as mais comuns.

O número de espécies e de indivíduos por data de coleta, em cada lagoa, é mostrado na **Figura 6.1**. Em 1999, na Lagoa Couro, foram identificadas 64 espécies com uma

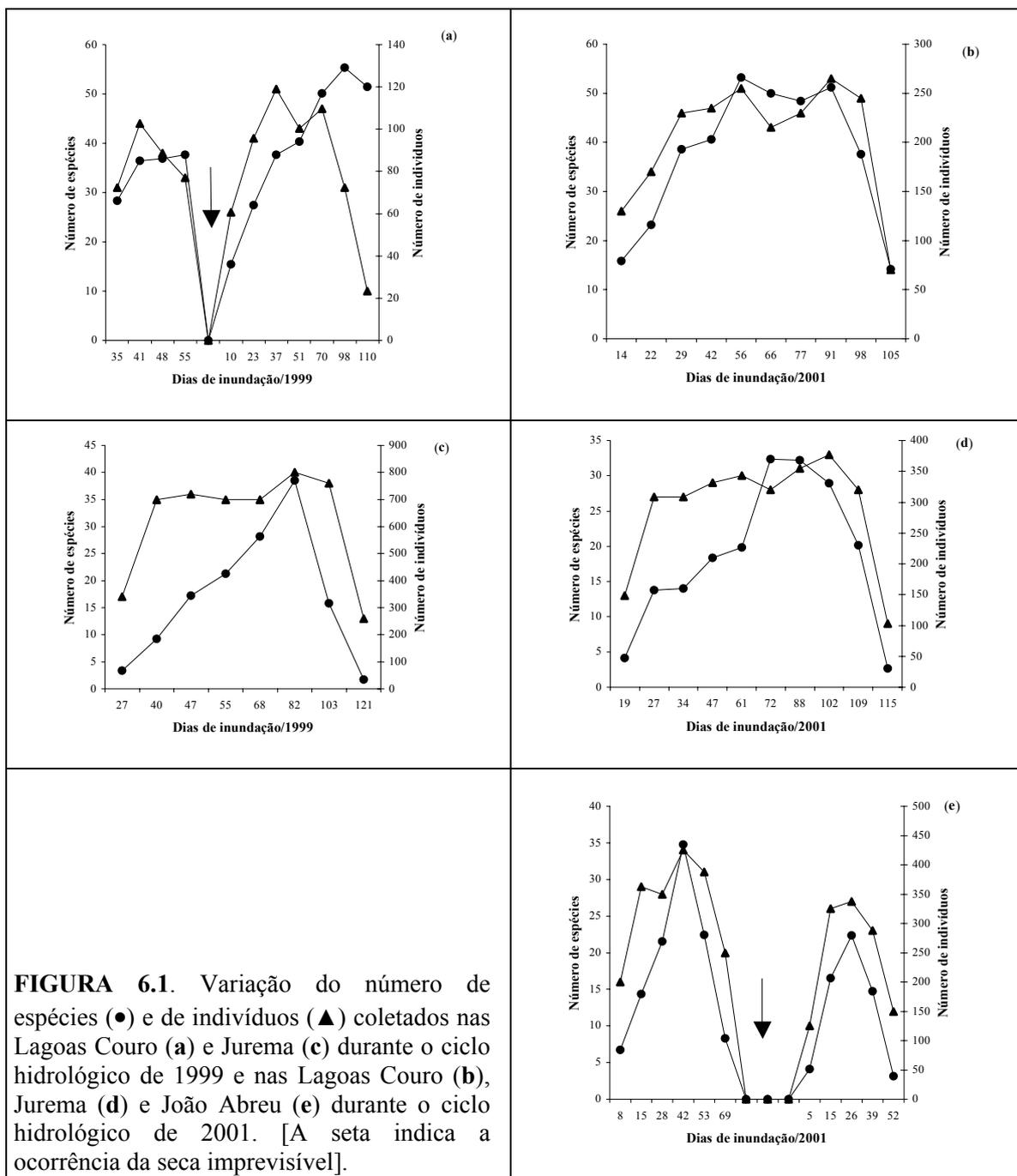
TABELA 6.1. Lista dos táxons coletados nas Lagoas Couro (1), Jurema (2) e João Abreu (3) ao longo do ciclo hidrológico de 1999 e 2001

Espécies	Lagoas	Espécies	Lagoas
DORYLAIMIDAE		NAUCORIDAE	
<i>Eudorylaimus</i> sp.	2	<i>Pelocoris</i> sp.	1,2,3
ALLUROIDIDAE		PLEIDAE	
<i>B. americanus</i> Brinkhurst	1,2	<i>Neoplea</i> sp.	1,3
NAIDIDAE		NOTONECTIDAE	
<i>A. paraguayensis</i> Michaelsen	1,2	<i>Buenoa</i> sp.	1,2,3
<i>P. proboscidea</i> Beddard	1,3	MESOVELIIDAE	
<i>D. obtusa</i> Michaelsen	1,2	<i>Mesovelgia</i> sp.	1,2,3
<i>Dero</i> (A.)	3	VELIIDAE	
<i>Nais</i> sp.	3	<i>Microvelia</i> sp.	1
TUBIDICIDAE		CORIXIDAE	
<i>Bothrioneurum</i> sp.	1	<i>Heterocorixa</i> sp.	1,2,3
<i>P. descolei</i> Gavrilov	1	BELOSTOMATIDAE	
GLOSSIPHONIIDAE		<i>Belostoma</i> sp.	1,2
<i>Helobdella</i> sp.	1,2	GELASTOCORIDAE	
<i>Gloioddella</i> sp.	3	Gelastocoridae gen. spp.	1
PLANORBIDAE		NEPIDAE	
<i>B. straminea</i> Dunker	1,2,3	<i>Ranatra</i> sp.	1,2
PHYSIDAE		APHIDIDAE	
<i>Physella</i> sp.	1,3	Aphididae gen. sp.	1
AMPULLARIIDAE		CICADELLIDAE	
<i>P. lineata</i> Spix	3	Cicadellidae gen. sp.	1
THAMNOCEPHALIDAE		PYRALIDAE	
<i>Dendrocephalus</i> sp.	1,2,3	Pyralidae gen. sp.	1
SMINTHURIDAE		BRANCHYCENTRIDAE	
Sminthuridae gen. sp.	1	<i>Branchycentrus</i> sp.	1
BAETIDAE		HYDROPHILIDAE	
<i>Callibaetis</i> sp.	1,2,3	<i>Berosus</i> sp.	1,2,3
CAENIDAE		<i>Tropisternus</i> sp.	1,2,3
<i>Caenis</i> sp.	1	<i>Derallus</i> sp.	3
LESTIDAE		<i>Enochrus</i> sp.	1
<i>Lestes</i> sp.	1,2,3	<i>Hydrobius</i> sp.	1,2,3
LIBELLULIDAE		DYTISCIDAE	
<i>Erythemis</i> sp.	1	<i>Laccophilus</i> sp.	1,2,3
<i>Treamea</i> sp.	1,2	<i>Laccodytes</i> sp.	1,2,3
<i>Erythrodiplax</i> sp.	1,2	<i>Cybister</i> sp.	1,2
<i>Orthemis</i> sp.	1	<i>Bidessonotus</i> sp.	1,2
<i>Pantala</i> sp.	1,2	<i>Hydactus</i> sp.	2
<i>Mycrathyria</i> sp.	1	<i>Uvarus</i> sp.	1,2
AESHNIDAE		<i>Thermonectus</i> sp.	1,2,3
<i>Anax</i> sp.	1,2,3	<i>Derovatellus</i> sp.	1,2,3
<i>Coryphaeschna</i> sp.	1	HALIPLIDAE	
COENAGRIONIDAE		<i>Haliphus</i> sp.	1,2
Coenagrionidae gen. spp.	1,2,3	CHRYSOMELIDAE	

TABELA 6.1. Continuação.

Espécies	Lagoas	Espécies	Lagoas
Chrysomelidae gen. spp.	2,3	<i>Dicrotendipes</i> sp.	1,2,3
HYDRAENIDAE		<i>Ablabesmyia</i> sp.	1,3
Hydraenidae gen. sp.	2,3	<i>Coelotanypus</i> sp.	1,2,3
CURCULIONIDAE		<i>Monopelopia</i> sp.	1
Curculionidae gen.spp.	1,2,3	<i>Chironomus</i> spp.	1,2,3
ELMIDAE		<i>Labrundinia</i> sp.	1
<i>Stenelmis</i> sp.	2	<i>Goeldichironomus</i> sp	1
STAPHYLINIDAE		<i>Asheum</i> sp.	3
Staphylinidae gen. sp.	1,2	CHAOBORIDAE	
NOTERIDAE		<i>Chaoboris</i> sp.	1
Mesonoterus spp.	1,2,3	TABANIDAE	
SCIOMYZIDAE		<i>Tabanus</i> sp.	1,2
Sciomyzidae gen. sp.	1	CULICIDAE	
CHAOBORIDAE		<i>Aedes</i> sp.	1,2
<i>Chaoboris</i> sp.	1	<i>Culex</i> sp.	1,3
TABANIDAE		<i>Anopheles</i> sp.	1,2
<i>Tabanus</i> sp.	1,2	EPHYDRIDAE	
CERATOPOGONIDAE		<i>Hydrellia</i> sp.	3
<i>Ceratoponinae</i> gen. spp.	1,2	SYRPHIDAE	
CHRIONOMIDAE		<i>Eristalis</i> sp.	3
<i>Procladius</i> sp.	1,2	STRATIOMYIDAE	
<i>Polypedilum</i> sp.	1	<i>Odontomyia</i> sp.	1,3
<i>Parachironomus</i> sp.	1	DOLICHOPODIDAE	
<i>Tanytarsus</i> spp.	1,2,3	Dolichopodidae gen. spp.	1

diversidade elevada ($S = 0,968$), enquanto que em 2001, o número de espécies foi de 66 e a diversidade (S) igual a 0,971. Neste período, o número de espécies por coleta variou de 10–51 e de 14–53 em 1999 e 2001, respectivamente [Figura 6.1a, b]. Na Lagoa Jurema, o número de espécies foi de 42 ($S = 0,948$) em 1999 e de 44 ($S = 0,945$) em 2001. O número de espécies por coleta oscilou entre 13–40 em 1999 e entre 9–33 em 2001 [Figura 6.1c, d]. Por sua vez, na Lagoa João Abreu foram identificadas 39 espécies diferentes ($S = 0,937$) no período estudado, tendo o número de espécies alternado entre 10–34 por data de coleta [Figura 6.1e]. Durante a primeira e segunda inundação o número de espécies variou entre 31–41 e de 10–47 na Lagoa do Couro e de 16–34 e 10–27 na Lagoa João Abreu, respectivamente.



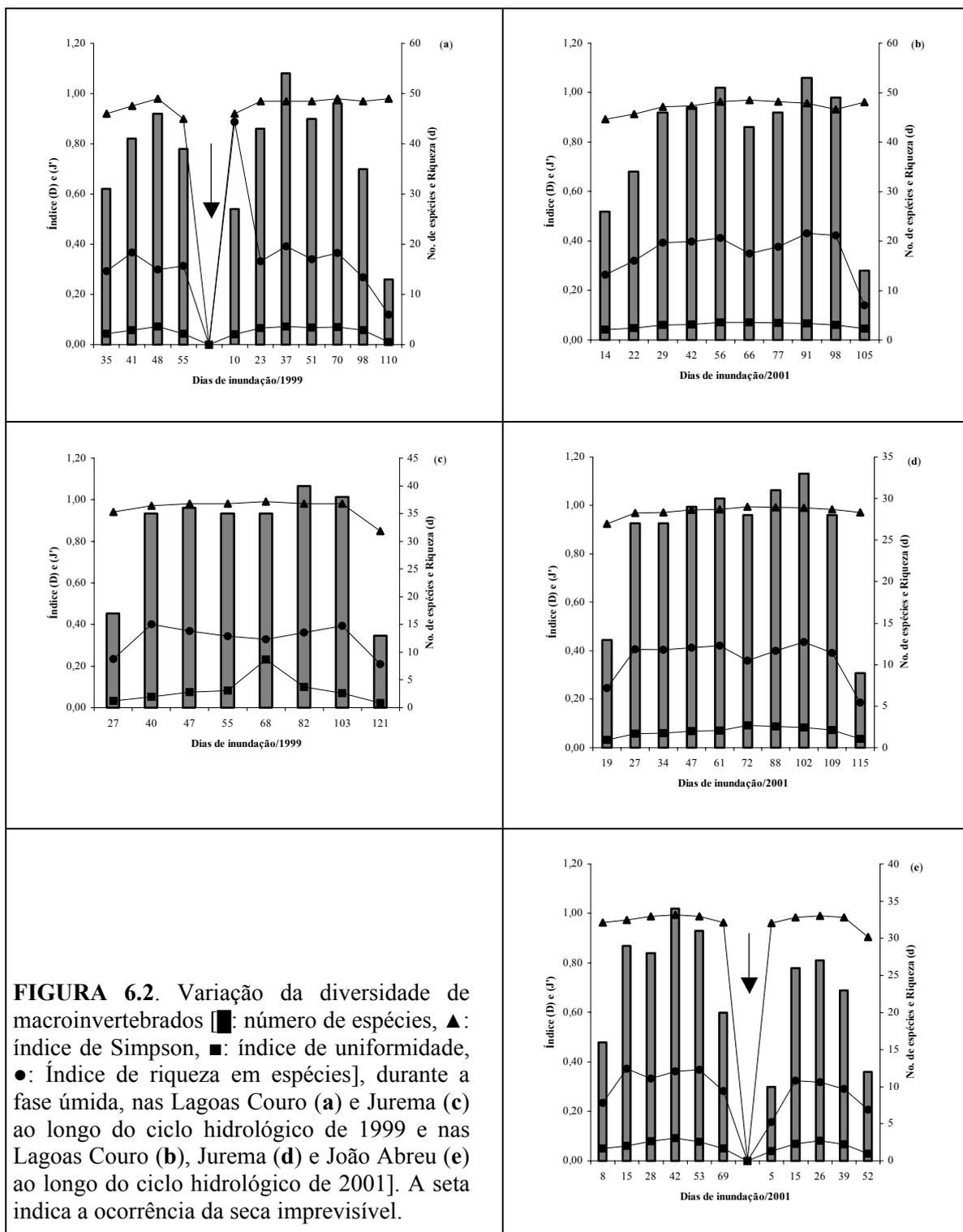
Os valores da diversidade (S) foram altos nas três lagoas e oscilou, durante a fase úmida, entre 0,90–0,98 e 0,89–0,97 nas Lagoas Couro e Jurema em 1999 e de 0,85–0,99; 0,92–0,99 e 0,91–0,99 nas Lagoas Couro, Jurema e João Abreu em 2001, respectivamente (Figura 6.2).

A riqueza em espécies (d), por data de coleta, variou entre 6,03–44,34 e 7,84–15,01 nas Lagoas Couro e Jurema durante o primeiro ciclo e de 7,02–21,11; 5,42–12,70 e 5,27–12,43 nas Lagoas Couro, Jurema e João Abreu durante o segundo ciclo hidrológico, respectivamente (**Figura 6.2**).

Os valores da uniformidade (J'), por data de coletas, foram baixos em todas as lagoas, variando de 0,01–0,07 e 0,02–0,23 nas Lagoas Couro e Jurema em 1999. Em 2001, essa variação foi de 0,04–0,07 na Couro; 0,03–0,09 na Jurema e de 0,03–0,09 na João Abreu (**Figura 6.2**).

O número de espécies e valores do índice de riqueza em espécies (d) mostraram-se altamente correlacionados nas Lagoas Jurema e João Abreu ($p < 0,0001$), mas não na Lagoa Couro ao longo do primeiro ($r = 0,96$; $p = 0,779$) e do segundo ciclo hidrológico ($r = 0,988$; $p = 0,081$). Todavia, em 2001, os valores da uniformidade (J') estavam correlacionados estatisticamente com os valores do índice de diversidade de Simpson ($p < 0,0001$) nas três lagoas.

A análise de Regressão Linear revelou que nas Lagoas Jurema e João Abreu, o número de espécies dos macroinvertebrados e os índices de diversidade de espécies medidos, não estão significativamente correlacionados ($p > 0,05$) com as seguintes variáveis: dias de inundação, superfície inundada, profundidade, condutividade elétrica, concentração de oxigênio dissolvido e temperatura da água. Contudo, na Lagoa Couro houve correlação significativa da riqueza em espécies (d) com os dias de inundação ($r = 0,679$; $p = 0,021$) e com a superfície inundada ($r = 0,689$; $p = 0,027$) durante o ciclo hidrológico de 1999. Por outro lado, em 2001, a única correlação verificada foi da diversidade de Simpson ($r = 0,717$; $p = 0,019$) com a condutividade elétrica.



A espécie com maior presença na lagoa Couro em 1999 foi *Brinkhurstia americanus*, enquanto que em 2001, foram *Allonais paraguayensis*, *B. americanus* e *Biomphalaria straminea*. Nesta lagoa, a dominância (D) variou entre 0,4% a 8,7% e de

0,3% a 9,0% durante o primeiro e segundo ciclo hidrológico, respectivamente [Figura 6.3a, b]. Já na Lagoa Jurema, *B. straminea* e *Coelotanypus* sp. foram as que tiveram maior presença em ambos os ciclos hidrológicos, enquanto que *Tropisternus* sp., Ceratoponinae gen. spp., *Chironomus* spp., *Coelotanypus* sp. e *Tanytarsus* spp. foram as que tiveram maior presença apenas 1999. A Dominância (D) de macroinvertebrados nesta lagoa variou entre 0,2-14,7% em 1999 e 0,2-11,1% em 2001 [Figura 6.4a, b]. Por sua vez, na Lagoa João Abreu, *B. americanus*, *Pomacea lineata*, *Lestes* sp., *Tropisternus* sp., *Chironomus* sp. e *Coelotanypus* sp. foram as espécies mais presentes, muito embora não ocorrendo em todas as coletas. Nesta Lagoa, a dominância (D) dos macroinvertebrados variou de 0,1% a 14,4% [Figura 6.5].

Nas Lagoas estudadas, nenhuma espécie se manteve dominante ao longo dos ciclos hidrológicos. *B. straminea* foi à espécie com maior percentual de dominância na Lagoa Couro durante ambos os ciclos [Figura 6.6], onde oito espécies se alternaram na Dominância Máxima (DM) em 1999 e cinco em 2001 [Figura 6.6a, b]. Na Lagoa Jurema cinco espécies se revezaram na dominância máxima durante o primeiro e segundo ciclo hidrológico [Figura 6.6c, d], tendo sido *Chironomus* sp., a espécie que apresentou maior percentual de dominância [Figura 6.4]. Já na Lagoa João Abreu sete espécies se alternaram na Dominância [Figura 6.6e], com *B. straminea* e *Dero* sp. sendo as espécies com maior percentual de dominância em 1999 e 2001, respectivamente. Os valores de Dominância Máxima (DM) não estavam correlacionados com a diversidade de espécies, exceto na Lagoa Couro em 2001, onde se verificou uma correlação negativa entre estas duas variáveis ($r = -0,727$; $p = 0,017$).

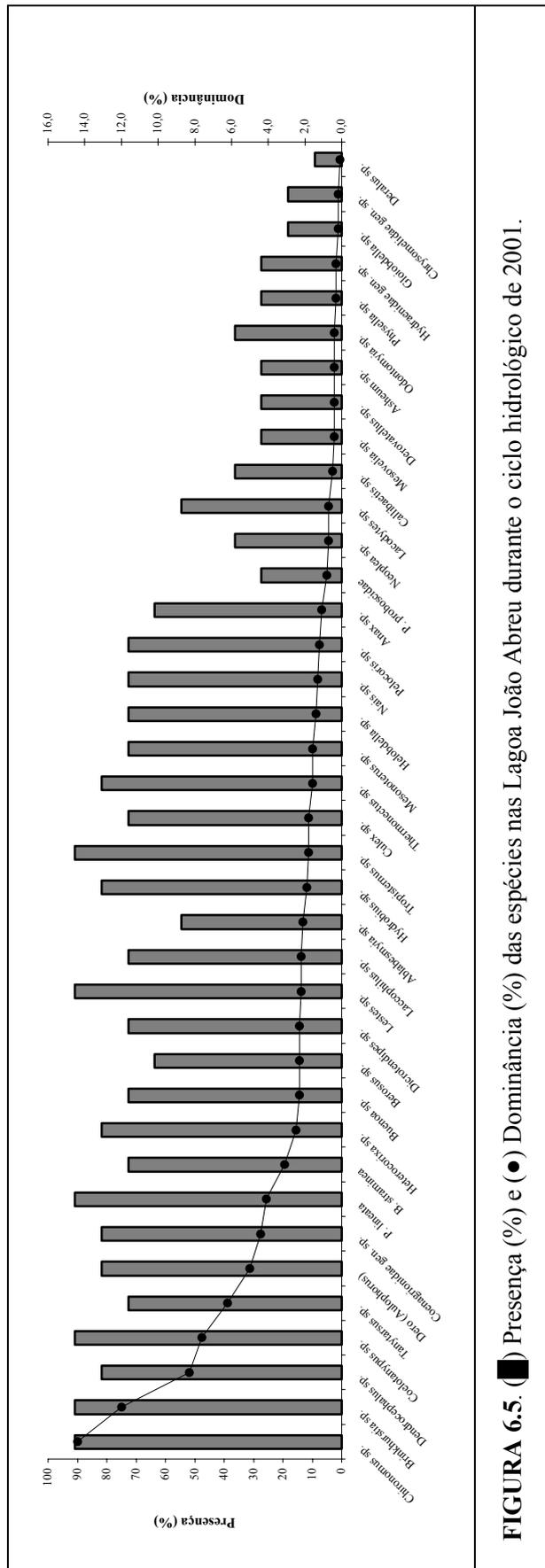


FIGURA 6.5. (■) Presença (%) e (●) Dominância (%) das espécies nas Lagoa João Abreu durante o ciclo hidrológico de 2001.

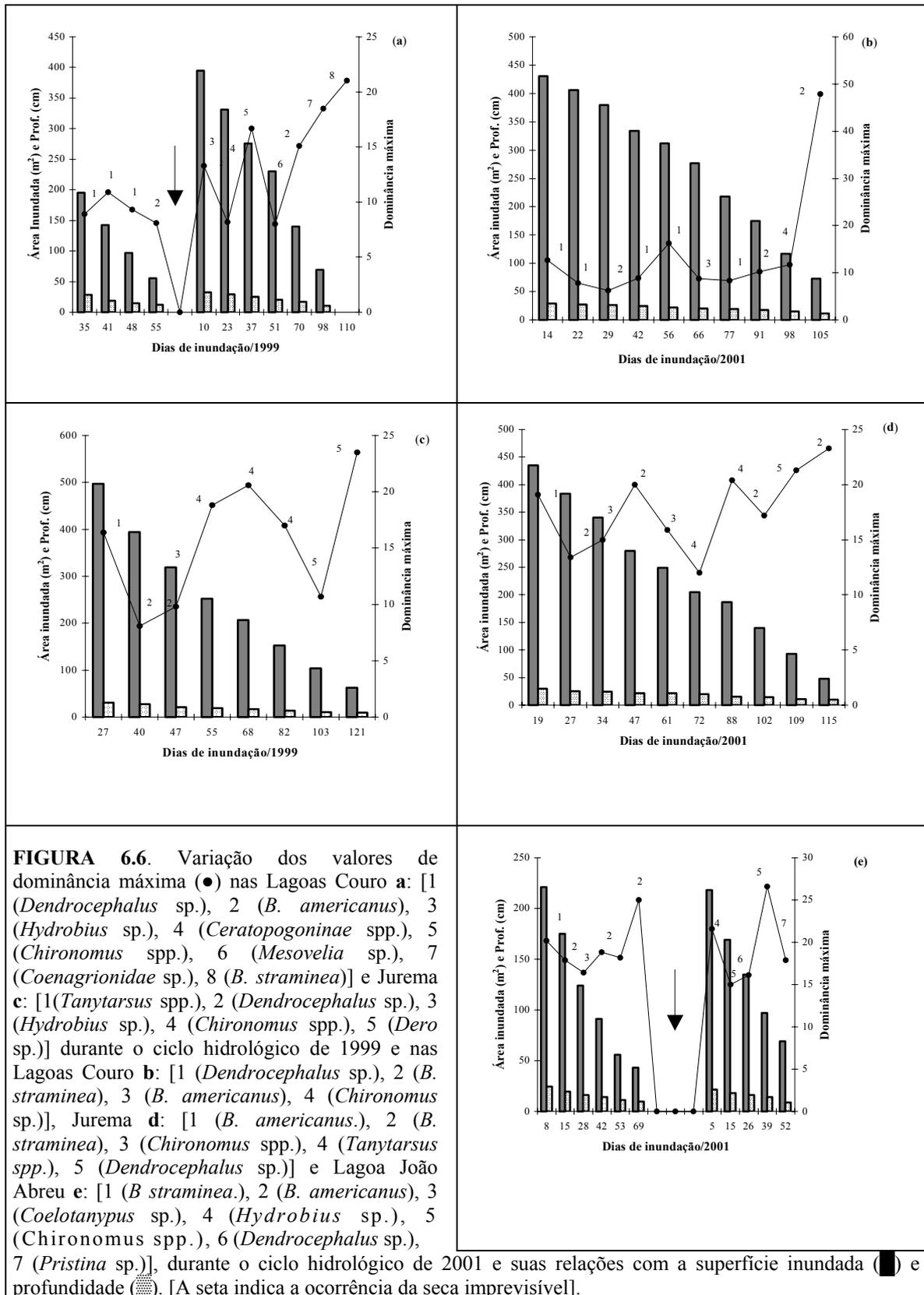


TABELA 6.3. Comparação do número de famílias (fam.) e de espécies (spp) na primeira e segunda inundação na Lagoa Couro em 1999 e João de Abreu em 2001

Táxons	Primeira inundação				Segunda inundação			
	L. Couro		L. João Abreu		L. Couro		L. João Abreu	
	Nº fam.	Nº spp.	Nº fam.	Nº spp.	Nº fam.	Nº spp.	Nº fam.	Nº spp.
Haplotaxida	3	6	2	3	3	6	2	4
Rhynchobdélida	1	1	2	2	1	1	1	1
Mesogastropoda	–	–	1	1	–	–	1	1
Basommatophora	1	1	2	2	1	1	1	1
Anostraca	1	1	1	1	1	1	1	1
Collembola	1	1	–	–	1	1	–	–
Ephemeroptera	2	2	1	1	2	2	–	–
Odonata	4	8	3	3	4	8	3	3
Hemíptera	5	5	5	5	5	5	3	3
Homoptera	–	–	–	–	1	1	–	–
Lepidoptera	–	–	–	–	1	1	–	–
Coleoptera	4	12	5	11	7	15	3	7
Díptera	5	13	3	8	7	14	2	6
Total	27	50	25	37	27	41	17	27

6.5. Discussão

No presente estudo, não houve diferença entre o período de cheia e o padrão de inundação nas três lagoas. As lagoas menos estáveis hidrológicamente foram as Lagoas Couro e João Abreu, enquanto que a Jurema foi relativamente mais estável. As zonas úmidas são caracterizadas por regimes hidrológicos dinâmicos (Seaman *et al.* 1995).

Os dados deste estudo indicam que as lagoas temporárias suportam um número relativamente pequeno de macroinvertebrados se comparadas com ecossistemas aquáticos hidrológicamente mais estáveis. Este estudo a exemplo de outros (e.g., Rzoska 1961) não fornece evidência de que as zonas úmidas intermitentes sejam pobres em número de espécies, apenas que abrigam poucos espécimes de macroinvertebrados. Estudando quatro zonas úmidas no oeste da Austrália, Butcher (1999) encontrou de 100–150 táxons de macroinvertebrados após três meses de inundação. Raros são os estudos que comparam a riqueza de espécies em zonas úmidas lânticas seja temporária ou permanente.

Ebert & Balko (1987) apresentaram um modelo conceitual relativo à riqueza de espécies em poças temporárias com a frequência e duração da inundação. O maior número de espécies é predito para hábitat onde ocorram inundações frequentes e que durem um longo tempo. Números semelhantes de espécies são prognosticados para poças inundadas esporadicamente e por longos períodos e poças inundadas frequentemente por curto períodos.

No presente estudo, a riqueza de espécies dos macroinvertebrados não mostrou correlação significativa com a superfície inundada nem com os dias de inundação. Este achado não é coerente com os resultados de Ebert & Balko (1987) e Boix *et al.* (2001) que revelaram a existência de correlação entre a riqueza de espécies e a superfície inundada, assim como, com a duração de hidroperíodo.

A fase secando pode afetar todos os níveis ecológicos de organização, sendo assim, ela poder ser vista como determinante no padrão e processos de organização em muitos ecossistemas de regiões áridas e semi-áridas (Poff & Ward 1989, Boulton 1989). A flutuação da água também exerce um papel fundamental sobre a comunidade de macroinvertebrados em águas temporárias (Batzer *et al.* 1993, Bataille 1993), juntamente com o evento da seca.

As comunidades de macroinvertebrados, neste estudo, eram constituídas de populações que variam em abundância, principalmente, as menos frequentes. A variabilidade destas populações, mais uma vez, é atribuída as variações hidrológicas que também impedem a formação de táxons dominantes e levam a alternância entre os táxons com dominância máxima e/ou impedem a sua formação ao longo do ciclo hidrológico. O resultado deste estudo reforça tal evidência. Nas lagoas menos estáveis (Couro e João

Abreu), por exemplo, a alternância dos táxons com dominância máxima foi maior do que na Lagoa Jurema.

Na Lagoa Couro o número de espécies foi maior durante a cheia ocorrida logo em seguida a seca imprevisível, mas esta expectativa de aumento do número de espécies, após a ocorrência de evento similar, não foi confirmada na Lagoa João Abreu.

Ademais, foi verificado um aumento no número de táxons com a extensão do período da inundação. Este resultado está de acordo com os de Driver (1977), Kownacki (1985) e Eyre *et al.* (1992) e contrasta com os de Neckles *et al.* (1990) que não observaram este fenômeno com o aumento da permanência da água em uma zona úmida no centro sul de Manitoba, Canadá.

Após a seca imprevisível, foi constatado que algumas espécies encontradas durante a primeira cheia não voltaram a integrar a comunidade destas lagoas até o final do ciclo hidrológico, enquanto que outras espécies, ausentes antes da ocorrência deste evento, foram registradas a partir de então. Por outro lado, ficou evidente que algumas espécies após a perturbação imprevisível levaram um tempo maior para voltar a compor a comunidade em relação a primeira inundação nas respectivas lagoas.

A frequência e a intensidade de perturbação pode influenciar o padrão resultante da estrutura da comunidade (McGrady-Steed & Morin 1996). Estudos teóricos (Connell 1978, Huston 1979) e de campo (Lubchenco 1978, Sousa 1979) sugerem que a riqueza de espécies atinge o seu pico em frequência ou intensidade intermediária de perturbação. Nas lagoas estudadas, apesar das secas frequentes, a riqueza de espécies registrada foi relativamente alta devido a um conjunto de fatores, tais como: estratégias de sobrevivência e capacidade de resiliência e resistência das espécies residentes. Todavia em consequência dos extremos hidrológicos e da ocorrência de secas imprevisíveis que provocam grande

mortalidade e a dispersão de indivíduos de diferentes táxons, o que leva a um freqüente e intenso declínio na riqueza taxonômica, é improvável que sejam geradas nestes ecossistemas intermitentes, os padrões de diversidade unimodal, prevista pela Hipótese da Perturbação Intermediária.

A perturbação pode gerar resultados semelhantes em outros sistemas bastante diferentes, dependendo da freqüência, intensidade e tamanho da perturbação, como também, das estratégias de história de vida dos organismos residentes. Ambos Connell (1978) e Lubchenco (1978) sugerem que a diversidade diminui sob efeitos de perturbação muito alta ou baixa ou pressão predatória.

A perturbação imposta pela seca regular sobre a comunidade de macroinvertebrados das lagoas intermitentes, não parece contribuir para a manutenção da diversidade nestes ambientes. Warner & Chesson (1985) sugerem que as interações entre variação ambiental e as características da história de vida das espécies, as quais favorecem o recrutamento, podem manter a diversidade. Nas lagoas intermitentes a extensão da fase úmida, em vez da simples freqüência da perturbação da seca, poderia contribuir para aumento da diversidade de espécies nesta zona úmida do semi-árido paraibano.

Em uma escala de tempo ecológica, pode-se observar em ambientes instáveis uma alta diversidade como resultado da presença de muitas espécies, algumas se estabelecendo, outras em seus picos populacionais e outras em declínio (Schlosser 1990). Deste modo, a ausência de estabilidade pode virtualmente aumentar a diversidade de espécies a qualquer tempo (Moss 1973, Abele 1976, Porter 1977). Com base nos resultados, foi deduzido que apesar da ausência da estabilidade da comunidade de macroinvertebrados nas lagoas estudadas a sua diversidade e a riqueza foram maiores na Lagoa do Couro (menos estável do ponto de vista hidrológico). A relação entre a diversidade de espécies e a estabilidade de

ecossistemas é bastante complexa, de modo que um ecossistema estável pode levar a uma alta diversidade, embora o contrário não seja necessariamente verdadeiro (Odum 1988). Neste estudo, não foi identificado o padrão de diversidade dos macroinvertebrados, já que em cada ciclo hidrológico parece ter havido um modelo peculiar de diversidade. A maior diversidade encontrada pode ser explicada pela extensão da fase úmida, permitindo a invasão por mais espécies.

Este trabalho amplia o conhecimento sobre a comunidade de macroinvertebrados e, pode servir de base para futuros estudos de dinâmica de comunidade e/ou para o aprofundamento da discussão dentro do marco teórico de perturbação, estabilidade e diversidade ecológica em zonas úmidas intermitentes do semi-árido brasileiro.

6.6. **Bibliografia**

- Abele, L. G., 1976. Comparative species richness in fluctuating and constant environments: coral-associated decapod crustaceans. *Science* 192: 461-463.
- Abugov, R., 1982. Species diversity and phasing of disturbance. *Ecology* 63: 289-293.
- Bataille, K. L. & G. A. Baldassarre, 1993. Distribution and abundance of aquatic macroinvertebrate following drought in three prairie pothole wetlands. *Wetland* 13: 260-269.
- Batzer, D. P., M. McGee, V. H. Resh & R. R. Smith, 1993. Characteristics of invertebrates consumed by mallards and prey response to wetland flooding schedules. *Wetlands* 13: 41-49.
- Biggs, J. F. & R. A. Smith, 2002. Taxonomic richness of stream benthic algae: Effects of flood disturbance and nutrients. *Limnology and Oceanography* 47: 1175-1186.

- Boix, D., J. Sala & R. Moreno-Amich, 2001. The faunal composition of espolla pond (NE Iberian peninsula): The neglected biodiversity of temporary water. *Wetlands* 21: 577-592.
- Boulton, A.J., 1989. Over-summering refuges of aquatic macroinvertebrates in two intermittent streams in central Victoria. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 113: 23-34.
- Buckling, A., R. Kassen, G. Bell & P. B. Rainey, 2000. Disturbance diversity in experimental microcosms. *Nature* 408: 961-964.
- Butcher, R. J., 1999. Assessing biodiversity in temporary and permanent wetlands. In W. Ponder & D. Lunney (eds), *The Other 99%: The Conservation and Biodiversity of Invertebrates*. *Transactions of the Royal Zoological Society of NSW* 1999, Australian Museum, Sydney: 50-53.
- Clifford, J. H. & W. P. Stephenson, 1975. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Collins, S. L. & S. M. Glenn, 1997. Intermediate disturbance and its relationship to within- and between-patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 102-110.
- Collins, S. L., S. M. Glenn & D. J. Gilbson, 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* 76: 486-492.
- Connell, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1309.
- Death, R. G. & M. J. Winterbourn, 1995. Diversity patterns in stream benthic invertebrate communities: The influence of habitat stability. *Ecology* 76: 1446-1460.
- Dial, R. & J. Roughgarden, 1998. Theory of marine communities: the intermediate disturbance hypothesis. *Ecology*, 79: 1412-1424.

- Driver, E. A., 1977. Chironomid communities in small prairie ponds: some characteristics and controls. *Freshwater Biology* 7: 121-133.
- Ebert, T. A. & M. L. Balko, 1987. Temporary pools as islands in space and in time: The biota of vernal pools in San Diego. Southern California, USA. *Archiv für Hydrobiologie* 110: 101-124.
- Ehrlich, P. & A. Ehrlich, 1991. *Extinction: Causes and consequences of the disappearance of species*. Random House, New York, USA: 400 pp.
- Eyre, M. D., R. Carr, R. P. McBlane & G. N. Foster, 1992. The effects of varying site-water duration on the distribution of water beetle assemblages, adults and larvae (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Hydrophilidae). *Archiv für Hydrobiologie* 124: 281-291.
- Floder, S. & U. Sommer, 1999. Diversity in planktonic communities: An experimental test of the intermediate disturbance hypothesis. *Limnology and Oceanography* 44: 1114-1119.
- Gaedeke, A. & U. Sommer, 1986. The influence of the frequency of periodic disturbances on the maintenance of phytoplankton diversity. *Oecologia* 71: 25-28.
- Grime, J. P., 1973a. Control of species diversity in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1: 151-167.
- Grime, J. P., 1973b. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.
- Hacker, S. D. & S. D. Gaines, 1997. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology* 78: 1990-2003.
- Hiura, T., 1995. Gap formation and species diversity in Japanese beech forests: a test of the intermediate disturbance hypothesis on a geographic scale. *Oecologia* 104: 265-271.

- Horn, H. S., 1975. Markovian properties of forest succession. In M. L. Cody & J. M. Diamond (eds), *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap, Cambridge, Massachusetts, USA: 196-211.
- Huston, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113: 81-101.
- Huston, M. A., 1994. *Biological Diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 681 pp.
- Kownacki, A., 1985. Effects of drought on the invertebrate communities of high mountain streams. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Limnologie* 22: 2069-2072.
- Lawton, J., 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71: 367-374.
- Levin S. & R. Paine, 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 71: 2744-2747.
- Lubchenco, J., 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *The American Naturalist* 112: 23-29.
- Ludwig J. A. & J. F. Reynolds, 1988. *Statistical Ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, New York: 339 pp.
- MacArthur, R. H., 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community. *Ecology* 36: 533-536.
- Magurran, A. E., 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Croom Helm, London, UK, 179 pp.
- Maltchik, L., 1999. Biodiversidade e Estabilidade em lagoas do semi-árido. *Ciência Hoje* 25: 64-67.

- May, R. M., 1975. Patterns of species abundance and diversity. In M. L. Cody & J. M. Diamond (eds), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA: 81-120.
- McGrady-Steed, J. & P. Morin, 1996. Disturbance and the species composition of rain pool microbial communities. *Oikos* 76: 93-102.
- McGrady-Steed J. & P. Morin, 2000. Biodiversity, density compensation, and the dynamics of populations and functional groups. *Ecology* 81: 361-373.
- McGuinness, K. A., 1987. Disturbance and organisms on boulders. I. Patterns in the environment and the community. *Oecologia* 71: 409-419.
- Moss, B., 1973. Diversity in freshwater plankton. *The American Midland Naturalist* 90: 341-355.
- Naeem, S. & S. Li, 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390: 507-509.
- Naeem, S., L. Thompson, S. Lawler, J. Lawton & R. Woodfin, 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-737.
- Neckles, H. A., H. R. Murkin & J. A. Cooper, 1990. Influence of seasonal flooding on macroinvertebrate abundance in wetland habitats. *Freshwater Biology* 23: 311-322.
- Noss, R. S., 1996. Conservation of biodiversity at the landscape scale. In R. C. Szaro & D. W. Johnston (eds), *Biodiversity in managed landscapes: theory and practice*. Oxford University Press, New York, USA: 574-589.
- Odum, E. P., 1988. *Ecologia*. Editora Guanabara, Rio de Janeiro: 434 pp.
- Palmer, M. V., 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, Praha* 29: 511-530.

- Petraitis, P. S., R. E. Latham & R. A. Niesenbaum, 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology* 64: 393-418.
- Pickett, S., J. Kolasa, J. Armesto & S. Collins, 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.
- Pielou, E. C., 1975. *Ecological Diversity*. Wiley Interscience, New York, USA: 165 pp.
- Poff, N. L. & J. V. Ward, 1989. Implications of streamflow variability and predictability for lotic community structure: a regional analysis of streamflow patterns. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* 46: 1805-1817.
- Porter, K. G., 1977. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *The American Scientist* 65: 159-170.
- Rosenzweig, M. L., 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 436 pp.
- Rzoska, J., 1961. Observation on tropical rainpools and general remarks on temporary waters. *Hydrobiologia* 17: 265-286.
- Schlosser, I. J., 1990. Environmental variation, life history attributes, and community structure in stream fishes: Implications for environmental management and assessment. *Environmental Management* 14: 621-628.
- Seaman, M. T., D. J. Kok & S. Meintjes, 1995. The description and preliminary prediction of the inundation pattern in a temporary habitat of Anostraca, Notostraca and Conchostraca in South Africa. *Hydrobiologia* 298: 93-104.
- Simpson, E. H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Sousa, W., 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium of species diversity. *Ecology* 60: 1225-1239.

- Sousa, W. P., 1985. Disturbance and patch dynamics on rocky intertidal shores. In S. T. A. Pickett & P. S. White (eds), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego, USA: 101-124.
- Southwood, T. R. E., 1978. *Ecological methods with particular reference to the insect populations*. 2nd edition, Chapman & Hall. England, UK: 524 pp.
- Tilman, D. & J. Downing, 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D., D. Wedin & J. Knops, 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718-720.
- Townsend, C. R., M. R. Scarsbrook & S. Doledec, 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography* 42: 938-949.
- Walker, B., 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.
- Wardle, D. A., K. I. Bonner & K. S. Nicholson, 1997. Biodiversity and plant litter: Experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* 79: 247-258.
- Warner, R. R. & P. K. Chesson, 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *The American Naturalist* 125: 769-789.
- Washington, H. G., 1984. Diversity, biotic and similarity indices: a review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Research* 18: 653-694.
- Weider, L. J., 1992. Disturbance, competition and the maintenance of clonal diversity in *Daphnia pulex*. *Journal of Evolutionary Biology*: 5: 505-522.

- Wilkinson, D. M., 1999. The disturbing history of intermediate disturbance. *Oikos*, 84: 145-147.
- White, P. S. & S. T. A., 1985. The disturbing history of intermediate disturbance. *Oikos*, 84: 145-147.
- Wootton, J. T., 1998. Effects of disturbance on species diversity: a multitrophic perspective. *The American Naturalist* 152: 803-825.
- Yachi, S. & M. Loreau, 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceeding of the National American of Science* 96: 1463-1468.

VII—RESISTÊNCIA E RESILIÊNCIA DA COMUNIDADE DE MACROINVERTEBRADOS FRENTE À PERDA DE HABITAT

7.1. Introdução

Zonas úmidas temporárias são corpos de água que experimentam uma fase de seca periódica numa base anual mais ou menos previsível; enquanto que em zonas úmidas episódicas temporárias a duração da fase úmida e o padrão do desaparecimento da água são imprevisíveis (Williams 2000).

Numa tentativa de estabelecer um marco conceitual funcional para as lagoas intermitentes do semi-árido brasileiro, foram encontrados poucos elementos desenvolvidos. As diferenças principais entre lagoas e reservatórios, os quais constituem os ecossistemas aquáticos brasileiros mais estudados (Tundisi & Matsumura-Tundisi 1995), estão relacionadas com as análises limnológicas do grau de interação entre a massa de água e a área de drenagem. A influência do ecossistema terrestre é máxima nas lagoas temporárias e declina quando a relação entre área de inundação/volume da água diminui.

Em ecossistemas lóticos, a perturbação física causada pela cheia pode afetar negativamente os organismos residentes (McAuliffe 1984, Feminella & Resh 1990) e esses efeitos podem ser enquadrados em duas categorias: mortalidade causada diretamente pela perturbação de uma cheia rápida (Boulton *et al.* 1992; Grimm 1993), e indiretamente pelos efeitos da perturbação que reduz a disponibilidade de recurso (Fisher *et al.* 1982, Grimm & Fisher 1989) ou aumenta interações competitivas ou predatórias (Hemphill 1991, Grimm 1993), e conseqüentemente reduz as populações. Em ecossistemas lênticos (pequenos lagos, brejos, pântanos, poças de chuva e/ou lagoas temporárias) a seca pode ter efeitos negativos semelhante à cheia em rios (cf. Fisher *et al.* 1982, Boulton & Lake 1992,

Maltchik & Silva-Filho 2000). Ciclos de seca e cheia constituem perturbações em ecossistemas aquáticos porque rompem os ciclos de vida dos indivíduos e causa mortalidade, reduzindo assim, o tamanho das populações de organismos; ademais tornam o habitat inadequado temporariamente (Boulton *et al.* 1992, Grimm 1993) e rompem os processos bióticos de densidade-dependente (Corti *et al.* 1997).

O objetivo deste estudo foi determinar o grau de resiliência e resistência da comunidade de macroinvertebrados frente à seca, através do acompanhamento da variação das suas densidades, biomassas e dos grupos funcionais tróficos de alimentação, em duas lagoas intermitentes (Lagoa Couro e João Abreu). Este estudo está focado na sucessão temporal dos macroinvertebrados.

7.2. Material e Métodos

As lagoas Couro (7°32' S e 36°26' W) e João Abreu (7°27' S e 36°26' W) estão localizadas no município de Cabaceiras e Gurjão, respectivamente. Informações mais detalhadas sobre estas lagoas encontram-se alhures nesta tese.

7.2.2. Análise estatística

Diferenças na densidade de macroinvertebrados e na biomassa quantificadas durante o ciclo hidrológico foram estimadas estatisticamente, através de teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis, enquanto que entre os períodos de cheias através do teste não-paramétrico de Mann-Whitney (nível de significância $\alpha = 0,05$) (Conover 1971). Já para a análise da relação entre os parâmetros bióticos e abióticos foi empregado o modelo de Regressão Linear.

Informações complementares sobre a área de estudo e os métodos encontram-se nos capítulos III e IV desta tese.

7.3. Resultados

Ao longo deste estudo, as Lagoas Couro e João Abreu apresentaram duas fases úmidas, intercaladas por uma fase seca de curta duração. Na Lagoa Couro, a primeira cheia ocorreu em 24 de janeiro e a segunda em 1 abril. Ao fim da segunda inundação ocorrida no mês de julho, esta lagoa permaneceu seca pelo restante do ciclo hidrológico de 1999. No total, a sua fase úmida durou cerca de seis meses. A superfície inundada desta lagoa foi de no máximo 531 m² e a profundidade média de 32,5 cm. Os valores da profundidade mostraram uma correlação negativa forte em relação ao número de dias após a inundação ($r = -0,86$; $p = 0,0015$) e com a superfície inundada ($r = -0,79$; $p = 0,0066$).

Por sua vez, a Lagoa João Abreu foi inundada inicialmente em Março, vindo a sofrer uma seca imprevisível no final de maio, que se estendeu por quase um mês. Esta seca foi interrompida por uma cheia em consequência de chuvas torrenciais ocorridas no início de Junho. Esta última inundação do ciclo hidrológico estudado persistiu por cerca de dois meses. A superfície inundada e a profundidade máxima desta lagoa foram de 221 m² e 24,7 cm, respectivamente. Estas duas variáveis não apresentaram correlação significativa com a concentração de oxigênio dissolvido, condutividade elétrica e/ou dias de inundação ($p > 0,05$).

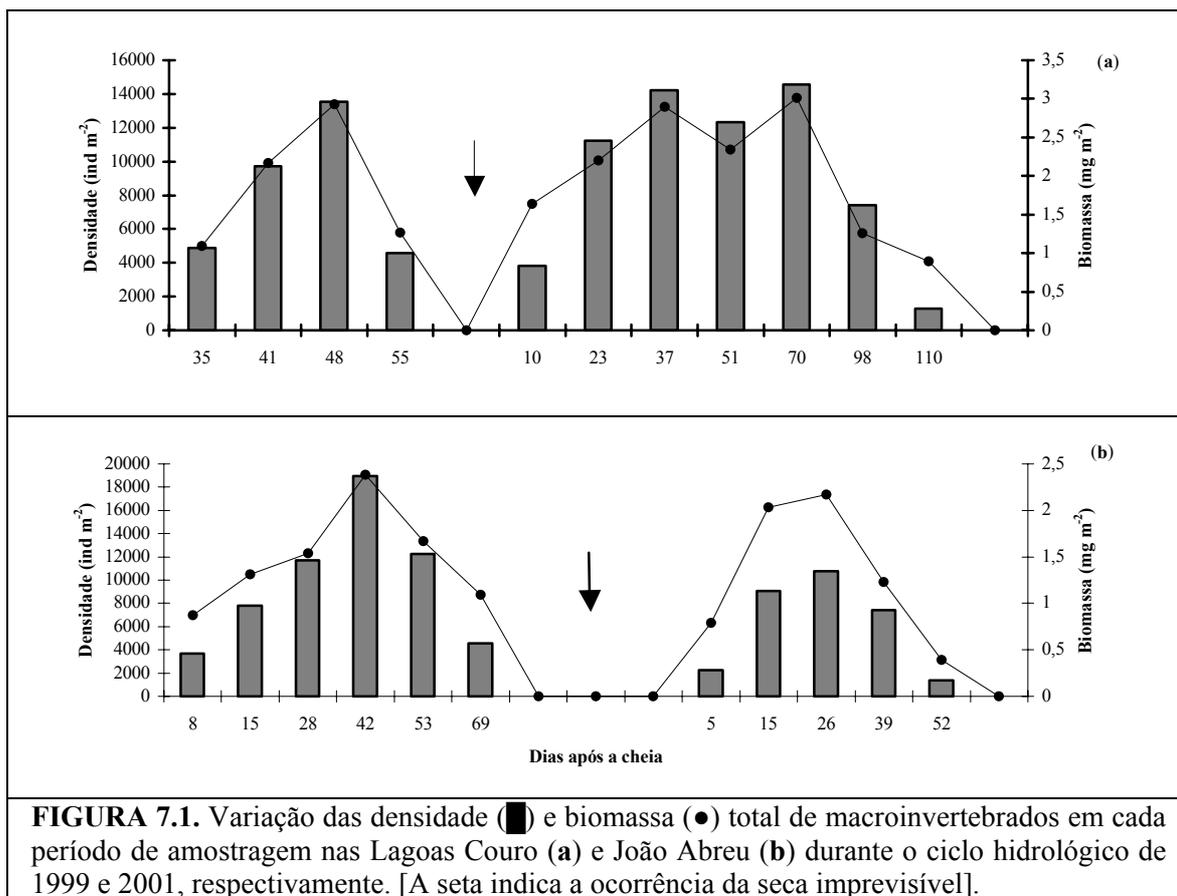
As características físicas e químicas das lagoas, no período estudado, são mostradas na **Tabela 7.1**. Os valores de concentração do oxigênio da água diminuíram inversamente aos valores de condutividade no final de cada período de cheia em ambas lagoas.

Os valores da abundância relativa dos macroinvertebrados por coleta foram muito variáveis na Lagoa Couro (Kruskal-Wallis = 37,5; $p < 0,0001$), enquanto que na Lagoa João Abreu a variação da abundância não foi significativa (Kruskal-Wallis = 18,3; $p = 0,0504$). A estrutura da comunidade também diferiu entre os períodos de cheias em ambas as lagoas (U-teste de Mann-Whitney, $p < 0,008$).

TABELA 7.1. Valores máximos e mínimos das variáveis físicas e químicas das Lagoas Couro e João Abreu durante o ciclo hidrológico de 1999 e 2001, respectivamente

Variável	Lagoa Couro		Lagoa João Abreu	
	Cheia - 1 (mín.–máx.)	Cheia - 2 (mín.–máx.)	Cheia - 1 (mín.–máx.)	Cheia - 2 (mín.–máx.)
Temperatura da água (°C)	28,5 – 31,5	28 – 30	27,5 – 31,0	28,5 – 31,0
Condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	135 – 163	112 – 177	107 – 120	110 – 131
Oxigênio dissolvido (mg L^{-1})	5,4 – 8,7	4,0 – 8,8	5,6 – 7,3	5,4 – 6,4
Área (m^2)	55 – 195	69 – 395	43 – 221	69 – 218
Profundidade (cm)	12,0 – 28,8	10,7 – 32,5	9,7 – 24,7	9,0 – 21,5

A densidade dos macroinvertebrados tendeu a um aumento ao longo do tempo. A densidade total e a biomassa na Lagoa Couro atingiram seus valores máximos em 48 dias no período da primeira inundação e em 70 dias no período da segunda [Figura 7.1a]. Por sua vez, na Lagoa João Abreu os valores destas variáveis alcançaram seus máximos em 42 e 26 dias durante a primeira e segunda inundação [Figura 7.1b]. A concentração de oxigênio dissolvido; condutividade; profundidade; superfície inundada e o tempo, em termos de dias, após a perturbação não apresentaram correlação estatística com a densidade total e a biomassa de macroinvertebrados ($p > 0,05$).



A **Figura 7.2a, b** mostra a densidade dos grupos funcionais de alimentação. A densidade da composição dos grupos funcionais diferiu entre o primeiro e segundo período de inundação (Mann-Whitney, $p = 0,0011$). A organização dos grupos funcionais de alimentação [**Figura 7.3a, b**] indica um domínio claro de predadores, diminuindo no final de cada ciclo de cheia. As taxas de predador/não-predador foram altas, principalmente, na Lagoa Couro aonde chegou a 1 : 1,6 em 51 dias durante a segunda cheia, entretanto estes valores foram menores no final da fase secando [**Tabela 7.2**].

A variação da densidade total dos grupos tróficos funcionais durante a primeira e segunda cheia é apresentada na **Figura 7.4a, b**. Considerando todo o ciclo hidrológico, os raspadores representaram 20,3 e 26,7% da abundância total, seguido pelos coletores (16,3 e 21,0%), filtradores (15,2 e 16,3%), enquanto que as menores participações foram

de sugadores (2,6 e 1,9%) e fragmentadores (2,2 e 0,2%) nas lagoas Couro e João Abreu, respectivamente. Todavia, dentro dos grupos funcionais, a densidade foi mais expressiva em alguns táxons. Os coletores foram representados principalmente por *Chironomus* sp. (55,7% e 68,4%); os detritívoros-herbívoros por *Brinkhurstia* sp. (43,9% e 62,7%); os raspadores por *Biomphalaria straminea* e *Pomacea lineata* (87% e 54,45), os fragmentadores por Curculionidae gen. sp. (67,3%) e Chrysomelidade gen. sp. (100%), enquanto que *Dendrocephalus* sp. representou 40,4% e 50,9% dos filtradores nas Lagoas Couro e João Abreu, respectivamente. Por sua vez, *Hydrobius* sp. abrangeu 100% do total de sugadores em ambas as lagoas. Na guilda dos predadores a abundância foi mais amplamente distribuída entre os diferentes táxons. Por exemplo, os mais abundantes foram

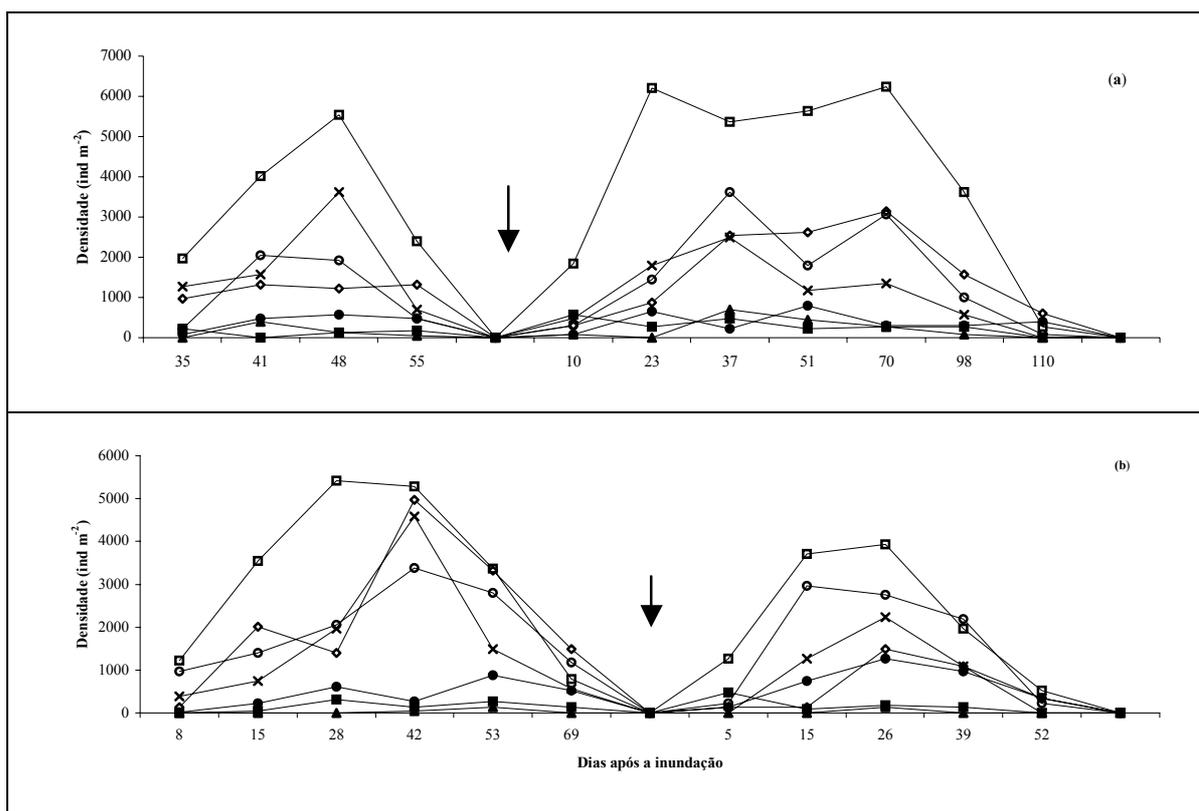
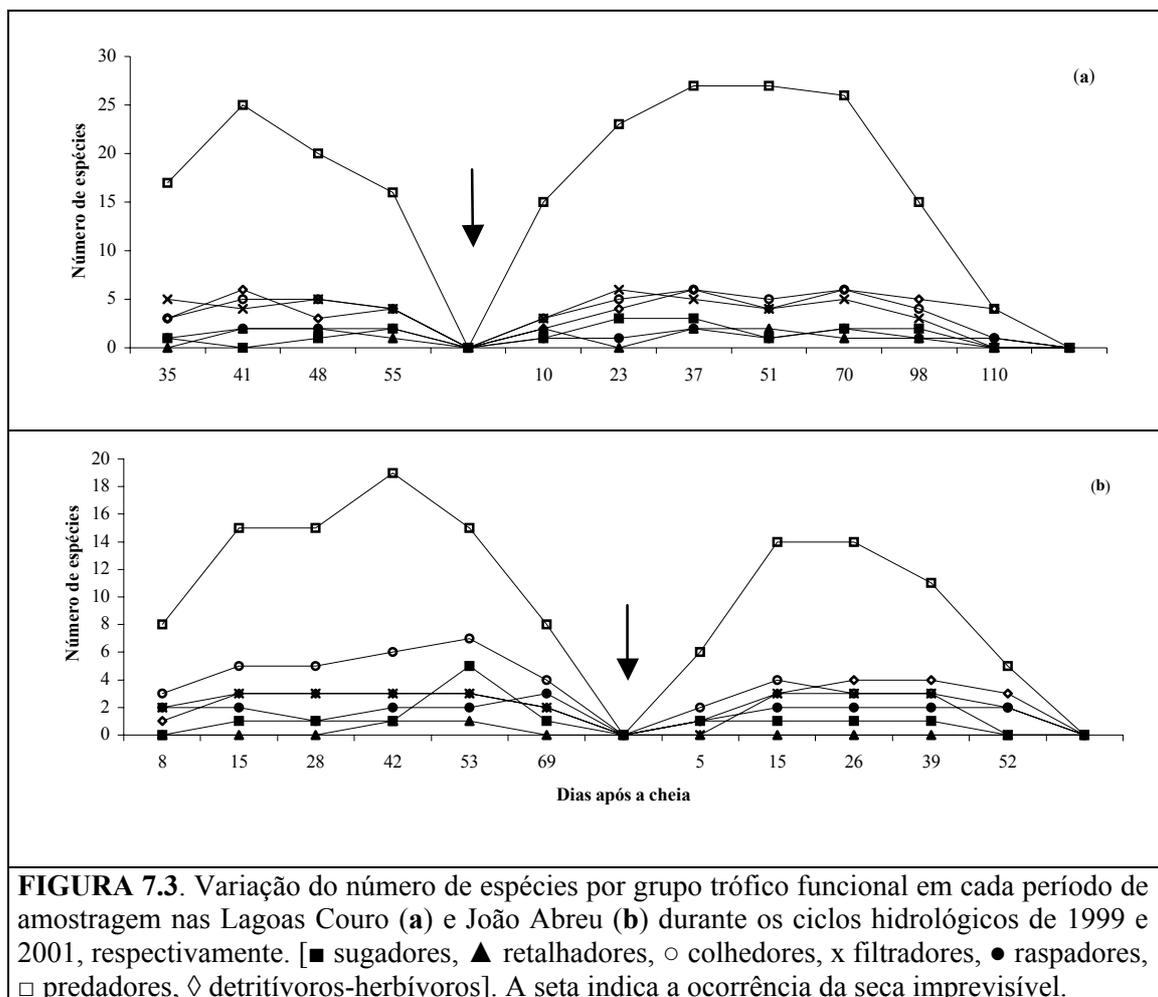


FIGURA 7.2. Variação da densidade total por grupo trófico funcional em cada período de amostragem nas Lagoas Couro (a) e João Abreu (b) durante o ciclo hidrológico de 1999 e 2001, respectivamente. [■ sugadores, ▲ retalhadores, ○ colhedores, x filtradores, ● raspadores, □ predadores, ◇ detritívoros-herbívoros]. A seta indica a ocorrência da seca imprevista.

TABELA 7.2. Proporção de espécies Predadoras/Não-predadoras (P/N-P) na Lagoa Couro e João Abreu durante a primeira e a segunda fase úmida de Fevereiro a Julho de 1999 e Março e Agosto 2001, respectivamente

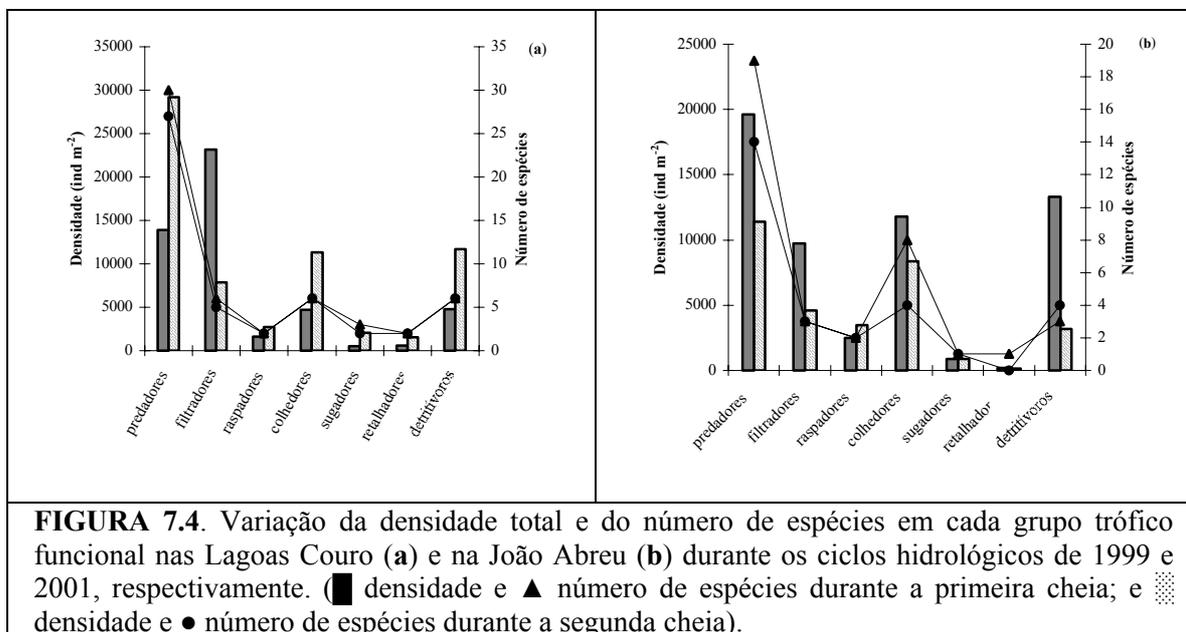
	PRIMEIRA CHEIA										SEGUNDA CHEIA					
	27 Fev.	6 Março	13 Março	20 Março	11 Abril	24 Abril	8 Maio	22 Maio	10 Junho	8 Julho	20 Julho	16 Junho	26 Junho	7 Julho	20 Julho	2 Agosto
Data da coleta																
Número de dias de cheia	35	41	48	55	10	23	37	51	70	98	110					
Nº de espécies predadoras	17	25	20	15	15	23	27	28	27	15	4					
Nº de espécies N-Predadoras	14	19	18	17	12	19	24	17	22	16	6					
P/N-P	1,2	1,3	1,1	0,9	1,2	1,2	1,1	1,6	1,2	0,9	0,6					
LAGOA JOÃO ABREU/2001																
	PRIMEIRA CHEIA										SEGUNDA CHEIA					
	10 Março	17 Março	30 Março	13 Abril	24 Abril	10 Maio	16 Junho	26 Junho	7 Julho	20 Julho	2 Agosto	16 Junho	26 Junho	7 Julho	20 Julho	2 Agosto
Data da coleta																
Número de dias de cheia	8	15	28	42	53	69	5	15	26	39	52					
Nº de espécies predadoras	8	15	15	19	15	8	6	14	14	11	5					
Nº de espécies N-Predadoras	8	14	13	17	21	13	5	13	13	13	6					
P/N-P	1,0	1,1	1,1	1,1	0,7	0,6	1,2	1,1	1,1	0,8	0,8					

Odonata Coenagrionidae gen. spp. e *Coelotanypus* sp. que participaram com 9,1% e 22,3%, enquanto os menos abundantes foram *Tabanus* sp. e *Gloiobdela* sp. com apenas 0,8% e 0,6% da abundância total de predadores nas Lagoas Couro e João Abreu, respectivamente.



Os predadores, coletores, filtradores, raspadores, fragmentadores e sugadores colonizaram ambas lagoas rapidamente após a perturbação hidrológica ocorrida ao longo dos períodos estudados. Na lagoa Couro as suas densidades, em 23 a 37 dias de colonização, foram comparáveis àquelas observadas antes da seca imprevisível, enquanto que na Lagoa João Abreu os seus valores de densidades foram iguados ou superados mais rapidamente (dentro 5 a 15 dias). Entre as guildas, os fragmentadores na Lagoa João

Abreu podem ser considerados os menos resiliêntes, já que não se recuperaram após a perturbação.



No geral, a recuperação dos macroinvertebrados a seca, em termos de densidade e biomassa, foi relativamente rápida. As populações mais resiliêntes recuperaram-se dentro de 5 a 51 dias após a perturbação [Tabela 7.3]. Ao contrário de *Orthemis* sp., *Monopelopia* sp. e *Tabanus* sp. na Lagoa Couro e *Gloiobdela* sp., *Physella* sp., *Callibaetis* sp., *Neoplea* sp., *Mesovelina* sp., *Hydraenidae* gen. sp., *Chrysomelidae* gen. sp., *Asheum* sp. e *Odotomyia* sp. na Lagoa João Abreu que foram os menos resiliêntes. Eles foram eliminados pela seca imprevisível e não voltaram a colonizar a lagoa até o final do ciclo hidrológico. A densidade e a biomassa total dos macroinvertebrados igualou ou excedeu os valores de densidade registrados antes de evento da seca dentro de 23 e 10 dias, respectivamente, na Lagoa Couro e de 15 dias na Lagoa João Abreu.

A resistência à seca (“drought”) de *Brinkhurstia* sp., *Allonais paraguayensis*, *Dero* sp., *B. straminea*, *Coenagrionidae* gen. sp., *Procladius* sp., *Dicrotendipes* sp., e *Labrundinia* sp. na Lagoa Couro e de *Brinkhurstia* sp., *P. lineata*, *Lestes* sp.,

TABELA 7.3. Taxa de resiliência dos macroinvertebrados após a seca imprevisível nas Lagoas Couro e João Abreu. (símbolos: ● - dentro de 5 dias, ▼ - 10 dias, ■ - 15 dias, ◆ - 23 dias, ▲ - 26 dias, ◇ - 37 dias, □ - 39 dias, ► - 51 dias)

Espécies	L. Couro	L. João Abreu	Espécies	L. Couro	L. João Abreu
<i>Pelocoris</i> sp.		●	<i>Procladius</i> sp.	◆	
<i>Heterocorixa</i> sp.		●	<i>B. straminea</i> sp.	◆	
<i>Tropisternus</i> sp.		●	Sminthuridae sp.	◆	■
<i>Thermonectus</i> sp.	◆	●	<i>Pantala</i> sp.	◆	
<i>Mesonoterus</i> sp.		●	<i>Buenoa</i> sp.	▼	▲
<i>Helobdella</i> sp.;		■	<i>Enochrus</i> sp.	◆	
<i>P. lineata</i>		■	<i>Ablabesmyia</i> sp.	◆	●
<i>Dendrocephalus</i> sp.	▼	■	<i>Coelotanympus</i> sp.		■
<i>Laccophilus</i> sp.	▼	●	<i>Culex</i> sp.	◆	
<i>Laccodytes</i> sp.	▼	□	<i>A. paraguayensis</i>	◆	
<i>Anax</i> sp.		■	<i>Tanytarsus</i> sp.	◇	
<i>Lestes</i> sp.		■	<i>Buenoa</i> sp.	▼	
<i>Hydrobius</i> sp.	▼	■	<i>Nais</i> sp.		▲
<i>Halipilus</i> sp.	▼	■	<i>Odontomyia</i> sp.	◇	
<i>Chironomus</i> sp.	▼	■	<i>Helobdella</i> sp.		■
<i>P. proboscidea</i>		▲	Coenagrionidae gen. sp.	◇	■
<i>Brinkhurstia</i> sp.	◆		<i>Bothrioneurum</i> sp.	◇	
<i>Dero</i> sp.	◆		<i>Labrundinia</i> sp.	◇	
<i>Belostoma</i> sp.	▼		<i>Cybister</i> sp.	▲	
<i>Ceratoponiinae</i> gen. sp.	◆		<i>Goeldichironomus</i> sp.	▲	

Coenagrionidae gen. sp., *Tropisternus* sp., *Chironomus* sp., e *Coelotanypus* sp. na Lagoa João Abreu foram relativamente alta. Estes macroinvertebrados foram encontrados no final da fase úmida quando o volume de água das lagoas era mínimo.

Os valores da média dos Coeficientes de variação da abundância foram altos, considerando o conjunto das coletas [Apêndice 7.1]. A média dos coeficientes de variação computados em todas as amostras foi de 125% na Lagoa Couro e 137% e Lagoa João Abreu. Não obstante, a média dos coeficientes de variação das coletas realizadas durante a primeira cheia foi de 92% e 100%, enquanto que durante a segunda cheia a média foi de 116% e 95% nas Lagoas Couro e João Abreu, respectivamente. As estimativas do coeficiente de variação não diferiram significativamente (U-teste de Mann-Whitney, $p = 0,429$) entre as fases úmidas.

A classificação das populações, baseada no coeficiente de variação, indicou que de 1,6% a 2,6% das populações se enquadraram, ao longo da primeira cheia, como 'estável', de 9,7% a 7,9% 'moderadamente estável' e de 25,8% a 31,6% como 'moderadamente flutuante'. Todavia, durante a segunda cheia, 2,6% das populações apareceram como 'moderadamente estáveis' e de 6,4% a 26,3% 'moderadamente flutuante'. Considerando os ciclos hidrológicos como um todo, de 1,6% a 2,6% das populações apareceram 'moderadamente estável', de 6,4% a 23,7% 'moderadamente flutuante' e de 80,6% a 71,0% 'flutuante' nas lagoas Couro e João Abreu, respectivamente.

7.4. Discussão

Apesar da densidade e biomassa não apresentarem uma correlação estatística significativa com a profundidade e a superfície de inundação, os resultados mostram empiricamente que estas variáveis físicas têm uma influência forte na biota residente.

A fase secando, como definido por Lake *et al.* (1989) foi muito curta nas Lagoas estudadas. Na última amostragem, antes das lagoas terem secado completamente, a superfície delas estavam coberta por macrofitas aquáticas vivas, morrendo e mortas. Além disso, esta fase foi marcada por uma condutividade elétrica relativamente alta; baixa concentração de oxigênio e de predadores. Aparentemente, os macroinvertebrados remanescentes foram representados por organismos com maior capacidade de suportar a aspreza imposta pela condição da seca ou por se tratar de invertebrados incapazes de dispersão ativa.

Entre os fatores mais importantes que influenciam organismos que vivem em habitats temporários está o comprimento da fase aquática (Williams 1997), como a água desaparece e se este padrão de desaparecimento é previsível ou não (Collinson *et al.* 1995). A seca resultou em uma extensiva mortalidade, como pode ser comprovada pelo grande número de conchas vazias de *B. straminea* observadas por todo sedimento da lagoa Couro e de *P. lineata* na lagoa João Abreu. A seca também induziu os moluscos a entrar em estivação até a próxima fase úmida. Estes organismos estão entre os primeiros colonizadores ativos nas lagoas após a fase seca, juntamente com anostracas e anelídeos. Tal fato sugere que estes organismos possam sobreviver as fases de seca através de encistamento. Esta hipótese está baseada em evidência empírica (não só neste estudo).

Um aspecto importante da recuperação após um distúrbio é encontrar padrões de recolonização que influenciem a composição de comunidade (Gray & Fisher 1981). Nas Lagoas estudadas, a recolonização foi um fenômeno geral. Aqui, não foram identificados colonizadores especializados que apareçam normalmente após uma perturbação. As espécies mais comuns achadas antes de uma perturbação ainda eram muito comuns após este evento e permaneceram comuns na fase de recolonização subsequente. Reice (1984)

relatou resultados semelhantes em um rio da Carolina do Norte (EUA) e Silva-Filho & Maltchik (2000) em rios do semi-árido brasileiro.

A recolonização começou rapidamente durante a segunda inundação depois de um curto período seca. Presumivelmente, isto ocorreu pela eclosão de ovos depositados por insetos aéreos adultos (por exemplo, odonatas, efemerópteros, e dípteros) e por re-invasão de insetos adultos (por exemplo, coleópteros e hemípteros) residindo em águas permanentes durante a fase seca. Hemiptera e Coleoptera estão entre os primeiros colonizadores neste estudo, assim como, em outros corpos de água temporários (cf. Peterson & Fernando 1969; Fernando & Galbraith 1973). Em ambas as ordens, os adultos estão presentes na população e abandonam esses ambientes sempre que tornarem inconveniente para eles (Popham 1964). Embora requerendo validação experimental, parece que a grande mobilidade (migração de insetos) e ciclo de vida curto (*e.g.*, de Chironomidae) sejam provavelmente a principal estratégia utilizada pelos macroinvertebrados nas lagoas do semi-árido brasileiro. De acordo com Gray (1981), o tempo de desenvolvimento do ovo até a eclosão pode ser curto, cerca de 6-15 dias para Chironomidae e de 10-19 dias para *Baetis* spp. num rio do Deserto de Sonoran (EUA).

O número de predadores foi alto durante todo período estudado; entretanto houve uma tendência a uma diminuição de tais valores, à medida que o final da fase úmida se aproximava. A abundância numérica de predadores aumentou ao longo do tempo, atingindo o ápice no dia 51. No geral, a proporção predador : não-predador foi muito alta, principalmente no início da segunda cheia, se for comparado com a média de predador : não-predador de 0,36 apontada por Jeffries & Lawton (1985) para comunidades de invertebradas de água doce. Uma explicação para isto é que os predadores possam estar se alimentando de outras presas e não apenas da fauna de macroinvertebrados, mas

também de representantes da fauna meiobentônica e de organismos planctônicos, os quais podem ser encontrados em grande abundância nas lagoas estudadas (observação pessoal: Silva-Filho). Outros autores já chamaram a atenção para a alta abundância de predadores que podem ser registradas em águas temporárias (cf., Barclay 1966, Williams 1983, Lake *et al.* 1989, Bazzanti *et al.* 1996, Jones *et al.* 1996).

Ao contrário dos resultados de Ulfstrand *et al.* (1974) e Allan (1975), neste estudo os primeiros organismos a colonizarem as lagoas estudadas não devem tirar proveito da ausência de competidores, como podem ser notados pelo grande número de predadores considerados bons colonizadores, i.e., coleópteros Hydrophilidae e Dytiscidae, e hemípteros Belostomatidae. Os dados deste estudo confirmam as observações de Boulton & Lake (1992) em rios intermitentes australianos, indicando que as respostas discrepantes de diferentes grupos funcionais de alimentação, provavelmente, refletem mais a disponibilidade destes táxons do que exigências dietéticas dos mesmos.

Como regra geral, as comunidades tendem a estabilizar durante inundações longas (Meintjes 1996), todavia as fases úmidas das lagoas no presente estudo foram curtas. A fase úmida variou de cinco a seis meses durante, a qual a sucessão de macroinvertebrados foi interrompida por uma seca imprevisível. Os valores de densidade e biomassa variaram desordenadamente durante todo o ciclo hidrológico, não sendo observados padrões regulares. Em termos de número de biomassa e densidade de macroinvertebrados, não foi encontrada qualquer evidência de um ponto estável ou de equilíbrio alcançado. As zonas úmidas intermitentes se assemelham a tais padrões de sucessão como aqueles achados em carne putrefata (Schoenly & Reid 1987), epibentos marinho (Sutherland & Karlson 1977) e em comunidades de rios de zonas áridas e semi-áridas depois de cheias (Fisher *et al.* 1982,

Silva-Filho & Maltchik 2000). O padrão de sucessão nas lagoas aqui estudadas (se houver algum) não foi evidente.

Apesar das amplas condições hidrológicas das zonas úmidas durante cada data de amostragem, neste estudo, a resistência da comunidade de macroinvertebrados foi relativamente alta a tais variações hidrológicas. A recuperação da perturbação foi também marcada por um retorno relativamente rápido a uma condição de pre-perturbação. Assim sendo, suponho que as comunidades de macroinvertebrados estudadas sejam bastante resilientes (*sensu* Grimm & Fisher 1989) ao efeito da perturbação da seca.

Os resultados deste estudo mostraram que as populações de macroinvertebrados variaram substancialmente (média do CV 125% a 137% para os conjuntos de dados). De acordo com critérios sugeridos por Freeman *et al.* (1988), *Brinkhurstia* sp., *A. paraguayensis*, *B. straminea*, e *Berosus* sp. tenderam a ser 'estáveis', enquanto que os demais pareceram 'flutuantes'. Não obstante, mais dados fazem-se necessário para examinar as generalidades destas descobertas. Os altos valores de CV obtidos são atribuídos aos extremos hidrológicos e não a possíveis ruídos das amostras coletadas.

Os resultados deste estudo mostraram empiricamente que as comunidades analisadas provavelmente não estão em equilíbrio (*sensu* McArthur & o Wilson 1967). Os dados sugerem ainda que as comunidades de macroinvertebrados são constituídas de populações que variam substancialmente durante o ciclo hidrológico. Isto é devido à variação do nível de água e pelos impactos causados pela seca (anual ou imprevisível) na lagoa estudada. A mitigação dos efeitos da perturbação não deveria ser interrompida até que a média das abundâncias e das biomassas e a variabilidade das comunidades atingissem o nível aproximado daqueles da pré-perturbação. Esta conclusão exige dados referentes à dinâmica da pré-perturbação da comunidade, dados que não só estão faltando

para o tipo de zona úmida estudada aqui, mas também para as demais zonas úmidas do semi-árido brasileiro. Por conseguinte, mais estudos de longo prazo (10, 20 anos) das populações de macroinvertebrados em zonas úmidas intermitentes são necessários para que se possa avaliar o equilíbrio das comunidades e prover um banco de dados que possa ser usado para comparar sistemas perturbados e não perturbados.

7.5. Bibliografia

- Allan, J. D., 1975. The distributional ecology and diversity of benthic insects in Cement Creek, Colorado. *Ecology* 55: 1040-1053.
- Barclay, M. H., 1966. An ecological study of a temporary pond near Auckland, New Zealand. *Australian Journal of Marine Freshwater Research* 17: 239-258.
- Bazzanti, M., S. Baldoni & M. Seminara, 1996. Invertebrate macrofauna of a temporary pond in Central Italy: composition, community parameters and temporal succession. *Archiv für Hydrobiologie* 137: 77-94.
- Boulton, A. J. & P. S. Lake, 1992. The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. III. Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology* 27: 123-138.
- Boulton, A. J., H. M. Vallet & S. G. Fisher, 1992. Spatial distribution and taxonomic composition of the hyporheos of several desert streams. *Archiv für Hydrobiologie* 125: 37-61.
- Collinson, N. H., J. Biggs, A. Corfield, M. J. Hodson, D. Walker & P. J. Williams, 1995. Temporary and permanent ponds: an assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. *Biological Conservation* 74: 125-133.
- Conover, W. J., 1971. *Practical nonparametric statistics*. John Wiley & Sons, New York, USA: 462 pp.
- Corti, D., S. L. Kohler & R. E. Sparks, 1997. Effects of hydrological and predation on a

- Mississippi River floodplain invertebrate community. *Ecology* 109: 154-165.
- Feminella, W. J. & V. H. Resh, 1990. Hydrologic influences, disturbance, and intraspecific competition in stream caddisfly population. *Ecology* 71: 2083-2094.
- Fernando, C. H. & D. Galbraith, 1973. Seasonality and dynamics of aquatic insects colonising small habitats. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Limnologie* 18: 1564-1575.
- Fisher, S. G., L. J. Gray, N. B. Grimm & D. E. Bush, 1982. Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding. *Ecological Monographs* 52: 93-110.
- Freeman, M. C., M. K. Crawford, J. C. Barrett, D. E. Facey, M. G. Flood, J. Hill, D. J. Stouder & G. R. Grossman, 1988. Fish assemblage stability in a southern Appalachian stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 45: 1949-1958.
- Gray, L. J. 1981. Species composition and life histories of aquatic insects in a lowland Sonoran Desert stream. *The American Midland Naturalist* 106: 229-242.
- Gray, L. J. & S. G. Fisher, 1981. Postflood recolonization pathways of macroinvertebrates in a lowland Sonoran Desert Stream. *The American Midland Naturalist* 106: 249-257.
- Grimm, N. B., 1993. Implications of climate change for stream communities. In S. P. Kareiva, J. G. Kingsolver & R. B. Huey (eds), *Biotic interactions and global change*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA: 293-314.
- Grimm, N. B. & S. G. Fisher, 1989. Stability of periphyton and macroinvertebrates to disturbance by flash floods in a desert stream. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 293-307.
- Grossman, G. R., J. F. Dowd & M. Crawford, 1990. Assemblage stability in stream fish: a review. *Environmental Management* 14: 661-671.

- Hemphill, N., 1991. Disturbance and variation in composition between two stream insects. *Ecology* 72: 864-873.
- Jeffries, M. J. & J. H. Lawton, 1985. Predators-prey ratios in communities of freshwater invertebrates: the role of enemy-free space. *Freshwater Biology* 15: 105-112.
- Jones, D. H., R. B. Atkinson & J. Cairns Junior, 1996. Macroinvertebrate assemblages of surface mine wetlands of Southwest Virginia, USA. *Journal of Environmental Sciences* 8: 1-14.
- Lake, P. S., I. A. E. Bayly & D. W. Morton, 1989. The phenology of a temporary pond in western Victoria, Australia, with special reference to invertebrate succession. *Archiv für Hydrobiologie* 115: 171-202.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson, 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA: 203 pp.
- Maltchik, L. & M. I. Silva-Filho, 2000. Resistance and resilience of the macroinvertebrate communities to disturbance by flood and drought in a Brazilian semiarid ephemeral stream. *Acta Biológica Leopoldensia* 22: 171-184.
- McAuliffe, J. R., 1984. Competition for space, disturbance, and the structure of a benthic stream community. *Ecology* 65: 894-908.
- Meintjes, S., 1996. Seasonal changes in the invertebrate community of small shallow ephemeral pans at Bain's Vley, South Africa. *Hydrobiologia* 317: 51-64.
- Peterson, C. G. & C. H. Fernando, 1969. Macroinvertebrate colonisation of the marginal zone of a small impoundment in eastern Canada. *Canadian Journal of Zoology* 47: 1229-1238.
- Popham, E. J., 1964. The migration of aquatic bugs with special reference to the Corixidae (Hemiptera: Heteroptera). *Archiv für Hydrobiologie* 60: 450-496.

- Reice, S. R., 1984. The impact of disturbance frequency on the structure of a lotic riffle community. *Verhandlung Internationale Vereinigungun für Limnologie* 22: 1906-1910.
- Schoenly, K. & W. Reid, 1987. Dynamic of heterotrophic succession in carrion arthropod assemblages: discrete series or a continuum of change? *Oecologia* 73: 192-202.
- Silva-Filho, M. I. & L. Maltchik, 2000. Stability of macroinvertebrates to hydrological disturbance by flood and drought in a Brazilian semi-arid river (NE, Brazil). *Verhandlung Internationale Vereinigungun für Limnologie* 27: 2461-2466.
- Southerland, J. P. & R. H. Karlson, 1977. Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecological Monographs* 47: 33-45.
- Tundisi, J. G. & T. Matsumura-Tundisi, 1995. The Lobo-Broa Ecosystem Research. In J. G. Tundisi, C. E. M. Bicudo & T. Matsumura-Tundisi (eds), *Limnology in Brazil*, Academia Brasileira de Ciências, São Paulo, Brasil: 219-244.
- Ulfstrand, S., L. M. Nilsson & A. Stergar, 1974. Composition and diversity of benthic species collectives colonizing implanted substrates in a south Swedish stream. *Entomologica Scandinavia* 5: 115-122.
- Williams, D. D., 1983. The natural history of a Nearctic temporary pond in Ontario with remarks on continental variation in such habitats. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 68: 239-253.
- Williams, D. D., 1997. Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquatic Conservations: Marine and Freshwater Ecosystems* 7: 105-117.
- Williams, W. D., 2000. Biodiversity in temporary wetlands of dryland regions. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Limnologie* 27: 141-144.

VIII–A RELAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE E ESTABILIDADE ECOLÓGICA: UMA APROXIMAÇÃO EMPÍRICA COM MACROINVERTEBRADOS

8.1. Introdução

A proposta da correlação positiva entre a diversidade de espécies e a estabilidade de comunidades, a hipótese da diversidade-estabilidade (Elton 1958, MacArthur 1955), é um tópico que tem resultado num acalorado e longo debate (e.g., Goodman 1975, King & Pimm 1983, Pimm & Lawton 1984, Frank & McNaughton 1991, Givnish 1994, Tilman & Downing 1994). A concepção original desta hipótese é de que aumentando o número de espécies interagindo em uma comunidade ecológica deverá ocorrer o aumento da capacidade coletiva dos membros das populações para manter a sua abundância após uma perturbação (MacArthur 1955). Embora carecesse de evidência válida, esta hipótese era intuitivamente razoável e alcançou quase o status de um axioma amplamente aceito deste que foi demonstrada teoricamente.

Não obstante, May (1972) revelou que modelos simples de competição interespecífico se tornaram menos estáveis – medida de sua capacidade para retornar ao equilíbrio de multiespécies após a perturbação – quando o número de espécies interagindo cresceu. May (1974) mostrou que a abundância da comunidade total poderia ser menos variável do que das espécies individuais. Goodman (1975) revisou, principalmente, a evidência teórica e concluiu que não havia dependência consistente entre a estabilidade e a diversidade. McNaughton (1977) contestou energicamente a rejeição desta hipótese, principalmente, pelo fato de tal rejeição ter sido feita, apenas, com base na teoria da hipótese.

Recentes testes empíricos da hipótese da diversidade-estabilidade, aparentemente, têm confirmado esta hipótese (e.g., McNaughton 1985, Tilman & Downing 1994, Tilman 1996).

A maioria dos estudos da relação diversidade-estabilidade de comunidade foi realizado em ecossistemas terrestres (McNaughton 1968, Singh & Misra 1969, Frank & McNaughton 1991, Rodríguez & Gomez-Sal 1994, Tilman *et al.* 1996), sendo raros os trabalhos que relacionam a diversidade com a estabilidade em ecossistemas aquáticos (Margalef 1965). A compreensão do paradigma da relação entre diversidade-estabilidade de comunidade em ecossistemas aquáticos intermitentes torna-se ainda mais complexa devido às variações hidrológicas nestes ecossistemas (Maltchik 1999).

Aqui, o conceito de perturbação está diretamente relacionado com a estabilidade do ecossistema e envolve processos de resistência e resiliência (Webster *et al.* 1975). Resistência (capacidade da comunidade para evitar deslocamento frente à perturbação) e resiliência (velocidade com que uma comunidade volta ao seu estado original após uma perturbação que a deslocou de seu estado original) são características mensuráveis de estabilidade que foi usada para caracterizar o ecossistema ou resposta da comunidade.

O objetivo deste estudo foi verificar de forma direta a relação entre diversidade e estabilidade da comunidade de macroinvertebrados em três ecossistemas lênticos intermitentes sujeitos a extremos hidrológicos de cheia e seca no semi-árido brasileiro.

8.2. Área de estudo

O presente estudo foi realizado nas Lagoas Couro, Jurema e João Abreu localizadas no semi-árido paraibano, durante o ciclo hidrológico de 1999 e 2001. As descrições da área de estudo foram descritas alhures nesta tese (veja os capítulos III e VI).

8.3. Material e Métodos

A relação entre estabilidade e diversidade de macroinvertebrados, nas três lagoas intermitentes estudadas, foi avaliada em resposta a extremos hidrológicos de cheia e de seca. A instabilidade foi medida pela flutuação da riqueza, biomassa total e de grupos tróficos funcionais.

Riqueza de espécies é simplesmente o número de espécie amostrada em cada grupo trófico funcional. A abundância relativa não foi usada pelo fato desta medida incorrer numa perda de informação: uma mudança na abundância relativa de uma espécie automaticamente resulta em uma mudança oposta de pelo menos uma ou outra espécie, podendo não ficar evidente quais espécies mudaram, ou se mais de uma espécie mudou em detrimento do número de indivíduos (Hurd & Wolf 1974).

A diversidade de espécies da comunidade de macroinvertebrados de cada lagoa e de cada grupo trófico funcional foram determinadas. O índice de diversidade empregado foi o de Shannon-Weaver (Magurran 1988), cuja fórmula é:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i, \text{ onde:}$$

p_i = probabilidade de cada espécie = (n/N) .

Medidas de uniformidade foram usadas para determinar se a resposta ao efeito da seca entre os diferentes grupos tróficos funcionais resultou de um aumento global no número de indivíduos entre espécies, como oposição ao enriquecimento diferencial de algumas espécies que poderiam levar a um aumento desigual em abundância por algumas espécies. O índice de uniformidade usado foi o de Pielou (Magurran 1988), calculado com base na fórmula:

$$J' = H' / \ln S, \text{ onde:}$$

H' = Índice de Diversidade de Shannon-Weaver;

S = número de espécies.

Para avaliar o padrão de estabilidade de comunidade, foi empregado ainda o coeficiente de variação (CV) associado ao tamanho de população (Freeman *et al.* 1988, Grossman *et al.* 1990), para cada um dos táxons, no seu menor nível de identificação possível, dentro de cada grupo trófico funcional encontrado.

Informações adicionais sobre este tópico estão disponíveis nos Capítulos IV e VI desta tese.

8.4. Resultados

O ecossistema mais estável hidrológicamente foi a Lagoa Jurema. Nesta lagoa a fase úmida em 1999 e 2001, foi contínua, enquanto que nas demais houve intercalação entre a fase de cheia e seca, ao longo de pelo menos um ciclo hidrológico. Não obstante, o período da fase úmida foi similar ao registrados nas demais lagoas [Tabela 8.1]. Entre as lagoas neste estudo, a João Abreu foi a menos estável. Em 1999, essa lagoa permaneceu seca durante todo o ano.

A Tabela 8.2 mostra algumas características da comunidade de macroinvertebrados em cada lagoa estudada. A Lagoa Couro foi a mais diversificada das três, seguida pela Lagoa Jurema e João Abreu. O maior número de macroinvertebrados foi coletado na Lagoa Jurema, entretanto, a Lagoa Couro foi a que apresentou maior riqueza de espécies e de diversidade (H'). Neste período, o número de espécies por coleta nas Lagoas Couro e Jurema variou de 6–54 e 13–38 em 1999 e de 16–55 e 5–33 em 2001, respectivamente. Durante a primeira e segunda inundação o número de espécies oscilou entre 31–46 e de 16–55 na Lagoa do Couro e de 16–35 e 10–36 na Lagoa João Abreu, respectivamente [Figura 8.1]. Nas lagoas onde ocorreram secas imprevisíveis ao longo do ciclo hidrológico (Couro

TABELA 8.1. Valores médios e desvio padrão das variáveis físicas e químicas das Lagoas Couro, Jurema e João Abreu durante o período estudado (ciclo hidrológico de 1999 e 2001)

	Couro		Jurema		João Abreu	
	1999 (média ± Desvio)	2001 (média ± Desvio)	1999 (média ± Desvio)	2001 (média ± Desvio)	1999 (média ± Desvio)	2001 (média ± Desvio)
Condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	142,5 ± 19,4	144,3 ± 35,3	119,6 ± 15,5	124,1 ± 12,7	118,3 ± 7,7	118,3 ± 7,7
Temperatura (°C)	29,5 ± 1,0	31,0 ± 1,8	29,5 ± 1,0	29,3 ± 0,8	29,6 ± 1,0	29,6 ± 1,0
Oxigênio (mg L^{-1})	6,2 ± 1,8	6,1 ± 1,5	6,3 ± 0,6	4,7 ± 0,2	6,3 ± 0,8	6,3 ± 0,8
Superfície inundada (m^2)	193,0 ± 108,2	272,3 ± 116,8	248,6 ± 138,8	236,1 ± 119,5	127,1 ± 59,5	127,1 ± 59,5
Profundidade (cm)	21,1 ± 7,3	21,1 ± 5,4	18,8 ± 7,1	19,2 ± 6,2	15,9 ± 4,7	15,9 ± 4,7
Extensão da inundação (dias)	55 a 110	105	121	115	69 a 52	69 a 52

e João Abreu), houve um maior número de espécies se alternando na dominância. Neste estudo, não houve diferença significativa da uniformidade (J') entre a primeira e segunda inundação nas Lagoas Couro e João Abreu, nem entre o primeiro e segundo ciclo hidrológico nas Lagoas Couro e Jurema (Mann-Whitney Test, $p > 0,05$).

Os macroinvertebrados exibiram pelo menos um pequeno pico de crescimento de biomassa em cada lagoa durante este estudo – um em 10 de junho e 20 de maio em 1999 nas Lagoas Couro e Jurema e outro em 14, 13 e 24 de abril de 2001 nas Lagoas Couro, Jurema e João Abreu, respectivamente [Figura 8.2]. Os picos ligeiramente maiores de biomassa foram registrados na Lagoa Jurema e o menor na Lagoa João Abreu. As espécies responsáveis por estes picos de crescimento na Lagoa Couro foram: *Brinkhurstia* sp. (detritívoros) e *Chironomus* sp. (coletores) em 1999 e *Dendrocephalus* sp. (filtradores) em 2001. Na Lagoa Jurema, *Chironomus* sp. e *Tanytarsus* sp. (filtradores) em 1999 e *Biomphalaria straminea* (raspadores) em 2001 foram os que tiveram maior participação no aumento da biomassa. Por sua vez, *Brinkhurstia* sp., *Chironomus* sp. e *Tanytarsus* sp. foram os que mais contribuíram para o pico de biomassa registrada na Lagoa João Abreu em 2001.

A maior riqueza de espécies nas Lagoas Couro, Jurema e João Abreu, dentro dos grupos tróficos funcionais, não parece ter sido seguida de um aumento na uniformidade (J') [Figura 8.3 a 8.7].

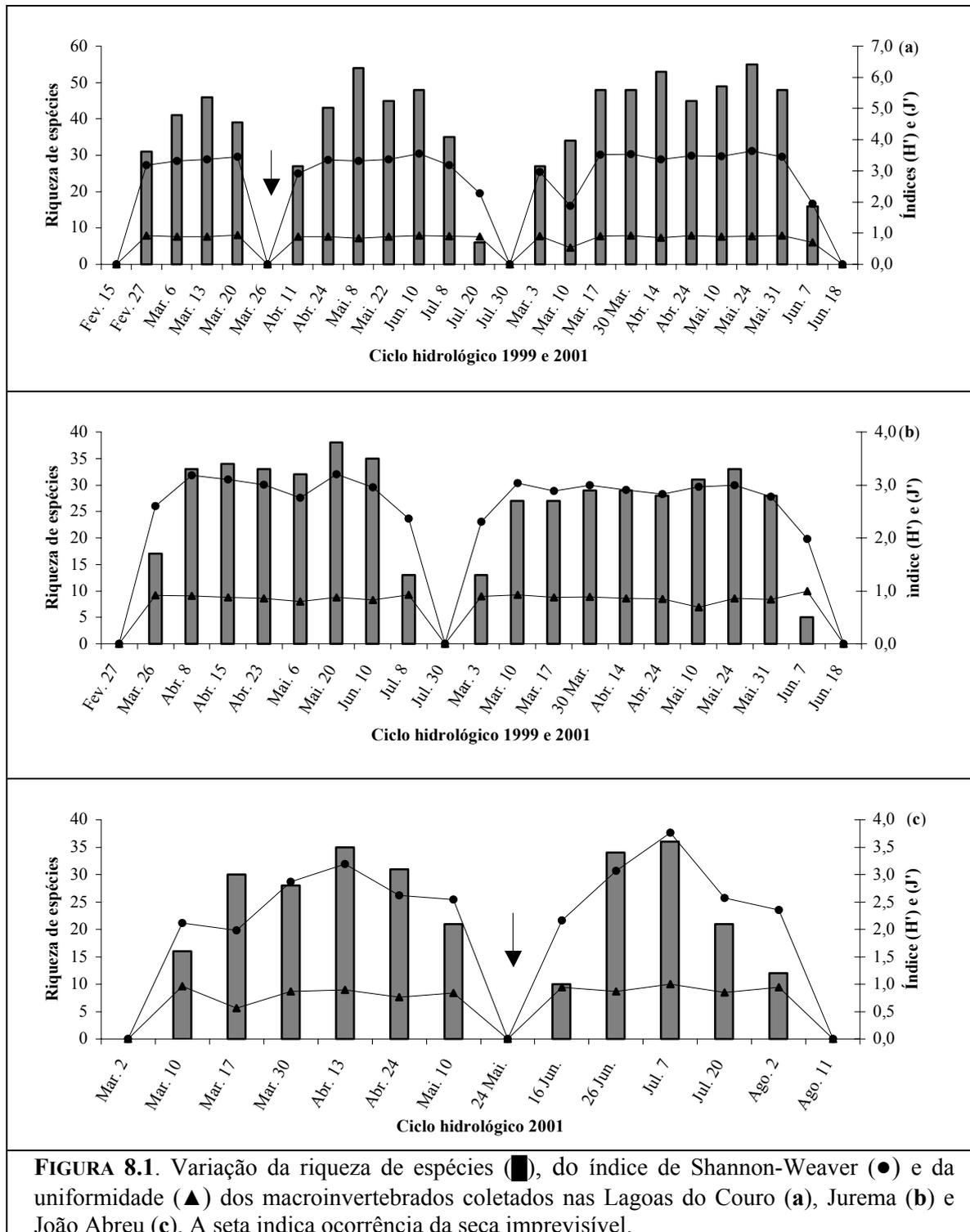
Neste estudo, a guilda dos *predadores* foi a que apresentou maior riqueza de espécies, seguida pelas guildas dos *raspadores* e *coletores*.

Após a seca imprevisível foi registrado na Lagoa Couro um aumento na riqueza de espécies *coletoras* (de seis para oito espécies), *filtradoras* (de cinco para seis) e de *predadoras* (25 para 27), enquanto que nas outras guildas a riqueza das espécies ficou inalterada. Na Lagoa João Abreu foi verificado uma redução da riqueza de espécies

TABELA 8.2. Características biológicas da comunidade de macroinvertebrados em cada uma das lagoas durante o ciclo hidrológico de 1999 e 2001 [Espécies dominantes: ^a(*Dendrocephalus* sp., *Brinkhurstia americana*, *Hydrobius* sp., *Ceratopogoninae* gen. spp., *Chironomus* spp., *Mesovelia* sp., *Coenagrionidae* sp., *Biomphalaria straminea*); ^b(*Tanytarsus* spp., *Dendrocephalus* sp., *Hydrobius* sp., *Chironomus* spp., *Dero* sp.) e ^c(*Dendrocephalus* sp., *B. straminea*, *B. americana*, *Chironomus* sp.); ^d(*B. americana*, *B. straminea*, *Chironomus* spp., *Tanytarsus* spp., *Dendrocephalus* sp.); ^e(*B. straminea*, *B. americana*, *Coelotanytus* sp., *Hydrobius* sp., *Chironomus* spp., *Dendrocephalus* sp., *Pristina* sp.)]

	Lagoa Couro		Lagoa Jurema		Lagoa João Abreu	
	1999	2001	1999	2001	2001	2001
Número de indivíduos coletados	5.919	4.487	6.047	5.699		4.231
Riqueza de espécies	64	66	42	44		39
Índice de Shannon-Weaver	3,72	3,75	3,62	2,43		3,08
Número de espécies dominantes	8 ^a	4 ^b	5 ^c	5 ^d		7 ^e

coletoras e *predadoras*, todavia a riqueza das espécies nos demais grupos tróficos se manteve igual ao do período pré-perturbação.



Pela análise dos dados interanual dos grupos tróficos, foi observado que na Lagoa Couro a riqueza das espécies *raspadoras* [Figura 8.3a], *retalhadoras* [Figura 8.4a] e

sugadoras herbívoras se mantiveram iguais às registradas em 1999, enquanto que na riqueza de espécies *coletoras* [Figura 8.5a], *filtradoras* [Figura 8.6a] e *predadoras* [Figura 8.7a] houve um aumento em 2001 em comparação com 1999. Na Lagoa Jurema em 2001, houve um aumento na riqueza, apenas, das espécies *coletoras* [Figura 8.5b]. A riqueza das espécies *raspadoras* [Figura 8.3b], *filtradoras* [Figura 8.6b] e *predadoras*

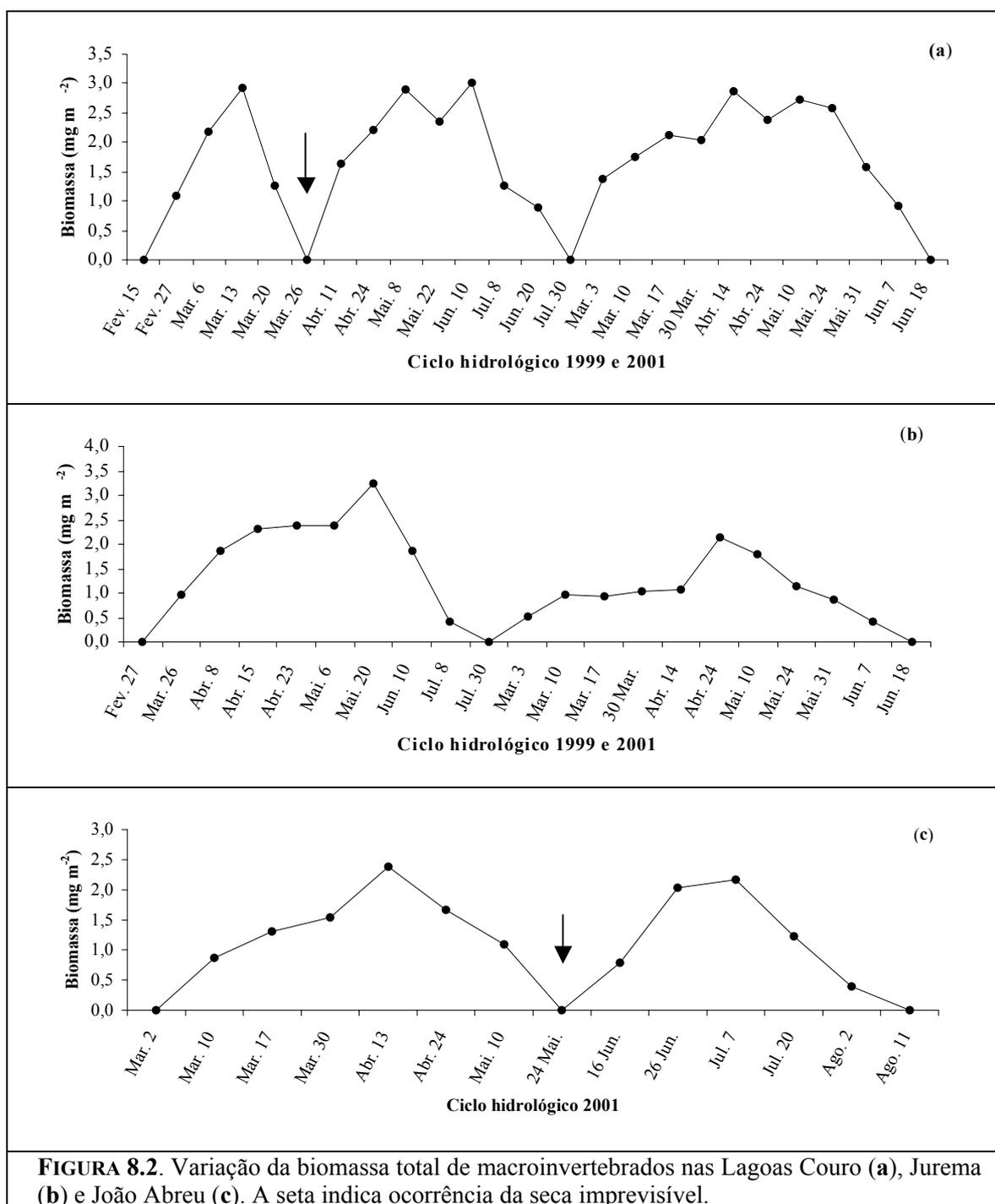
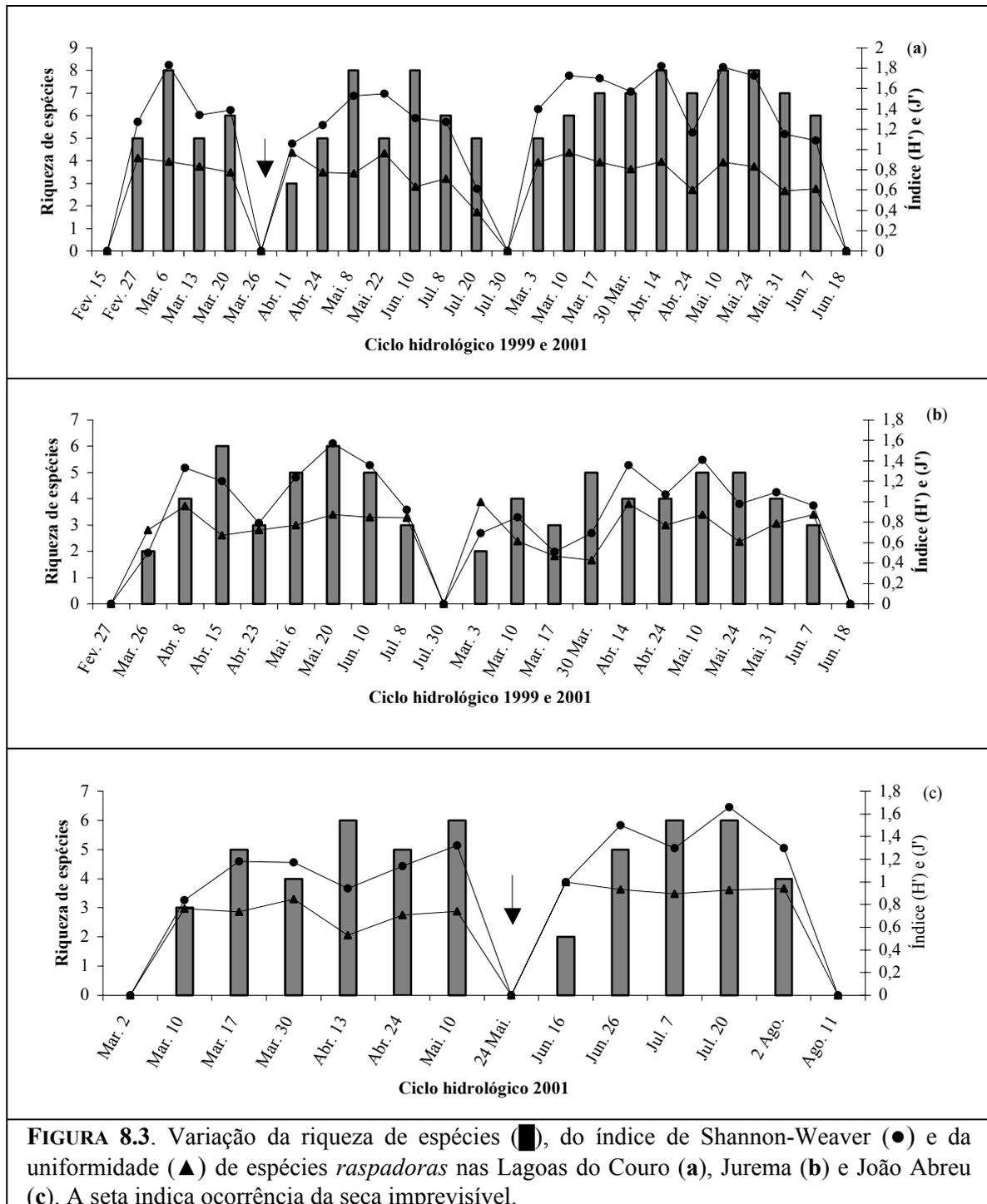


FIGURA 8.2. Variação da biomassa total de macroinvertebrados nas Lagoas Couro (a), Jurema (b) e João Abreu (c). A seta indica ocorrência da seca imprevisível.

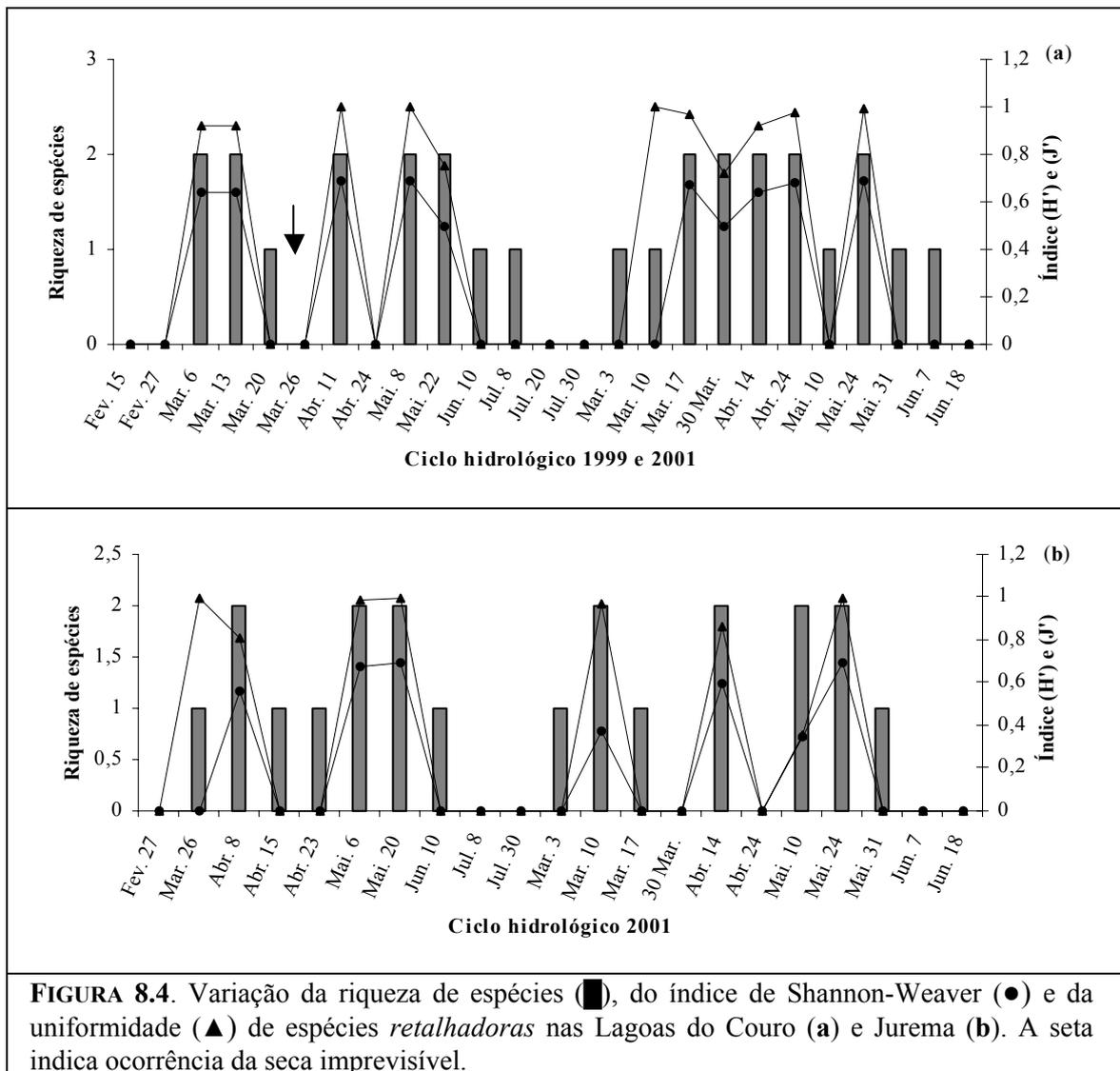
[Figura 8.7b] diminuiu, ao passo que a riqueza das espécies *retalhadoras* [Figura 8.4b] ficou igual à verificada durante o ciclo hidrológico de 1999.



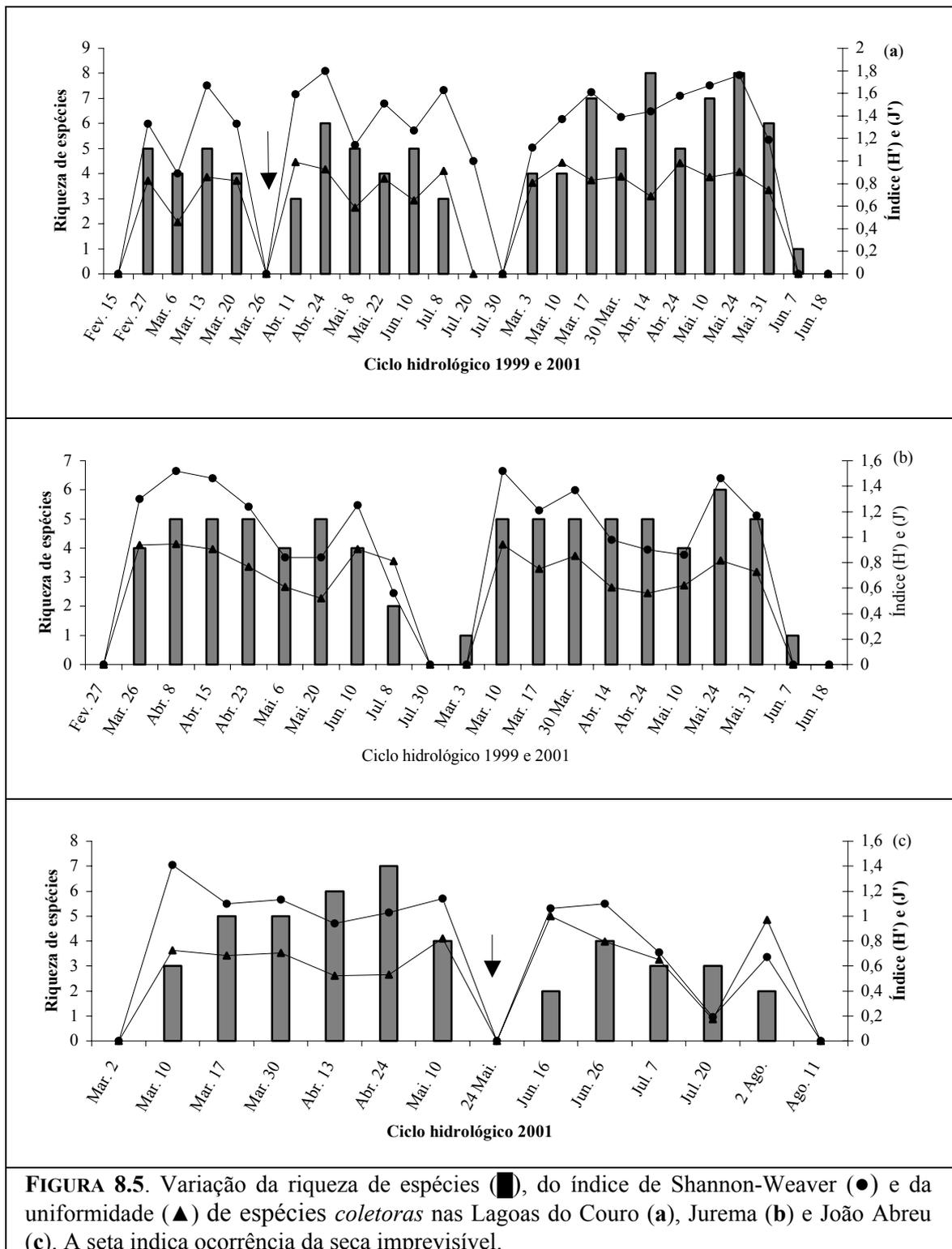
Na Lagoa Couro, a guilda dos raspadores estava constituída por 13,8% das espécies, *filtradores* por 6,9%, *coletores* por 13,8% e *predadores* por 56,9% durante os dois ciclos hidrológicos estudados, enquanto que a guilda de *sugadores herbívoros* estava

constituída por 5,2% das espécies em 1999 e por 3,5% em 2001. Nesta lagoa, segundo a classificação do CV do tamanho das populações (Freeman *et al.* 1988), as populações de: (i) *raspadores* variaram de ‘moderadamente flutuante’ (*B. straminea* em 1999 e *Dero* (Aulophorus), *B. straminea* e *Brinkhurstia* sp. em 2001) a ‘altamente flutuante’; (ii) *filtradores* variaram de ‘moderadamente flutuante’ (*Dendrocephalus* sp. em 1999 e *Aedes* sp. e *Dendrocephalus* sp. em 2001) a ‘altamente flutuante’; (iii) *coletores* foram ‘altamente flutuante’ ao longo deste estudo; (iv) *sugadores herbívoros* foram ‘altamente flutuante’ em 1999 e ‘moderadamente flutuante’ (*Hydrobius* sp.) em 2001, (v) *retalhadores* foram ‘altamente flutuante’ em 1999 e ‘moderadamente flutuante’ (Curculionidae sp.) em 2001 e (vi) *predadores* que oscilaram entre ‘moderadamente flutuante’ (*Belostoma* sp e *Laccophilus* sp. em 1999) a ‘altamente flutuante’ em 2001.

Na Lagoa Jurema, as guildas dos *raspadores*, *retalhadores*, *filtradores*, *coletores*, *sugadores herbívoros* e *predadores* estavam constituídas por 14,3%, 4,8%, 9,5%, 11,9%, 2,3% e 57,1% das espécies em 1999 e por 13,2%, 5,3%, 7,9%, 15,8%, 2,6% e 55,3% das espécies em 2001, respectivamente. Nesta lagoa, segundo a classificação de CV mencionado alhures (Freeman *et al.* 1988), as populações de: (i) *raspadores* variaram de ‘moderadamente estável’ (*B. straminea* em 1999) a ‘altamente flutuante’ (ii) *filtradores* variaram de ‘moderadamente estável’ (*Tanytarsus* sp.) a ‘altamente flutuante’ em 1999 e de ‘moderadamente estável’ (*Anopheles* sp.) a ‘altamente flutuante’ em 2001; (iii) *coletores* alternaram de ‘moderadamente estável’ (*Chironomus* sp., *Dicrotendipes* sp., *Berosus* sp. *Callibaetis* sp. em 1999 e *Chironomus* sp.) em 2001 a ‘moderadamente flutuante’; (iv e v) *sugadores* e *retalhadores* foram ‘altamente flutuantes’ ao longo dos períodos estudados e (vi) *predadores* oscilaram entre ‘moderadamente estável’ (*Heterocorixa* sp., Ceratopogoninae gen. spp. e *Coelotanypus* sp. em 1999 e *Derovatellus* sp., *Coelotanypus* sp. e *Procladius* sp. em 2001) a ‘altamente flutuante’.



Na Lagoa João Abreu, a guilda dos *raspadores* estava constituída por 17,9% das espécies, *filtradores* por 7,7%; *coletores* por 20,5%, *predadores* por 48,7% e *retalhadores* e *sugadores* por 2,6% das espécies, cada uma. Nesta lagoa, ainda de acordo com a classificação do CV de Freeman *et al.* (1988), as populações de: (i) *raspadores* variaram de ‘moderadamente flutuante’ (*Brinkhurstia* sp., *Dero* (*Aulophorus*) e *Pomacea lineata*) a ‘altamente flutuante’; (ii) *filtradores* alternaram de ‘moderadamente flutuante’



(*Dendrocephalus* sp.) a ‘altamente flutuante’; (iii) *coletores* oscilaram entre ‘moderadamente estável’ (*Deralus* sp.) e ‘altamente flutuante’; (iv e v) *sugadores* e *retalhadores* foram classificados como ‘altamente flutuante’ e ‘altamente flutuante’ (vi)

predadores variaram de ‘moderadamente flutuante’ (*Lestes* sp. e *Coenagrionidae* gen. spp.) a ‘altamente flutuante’.

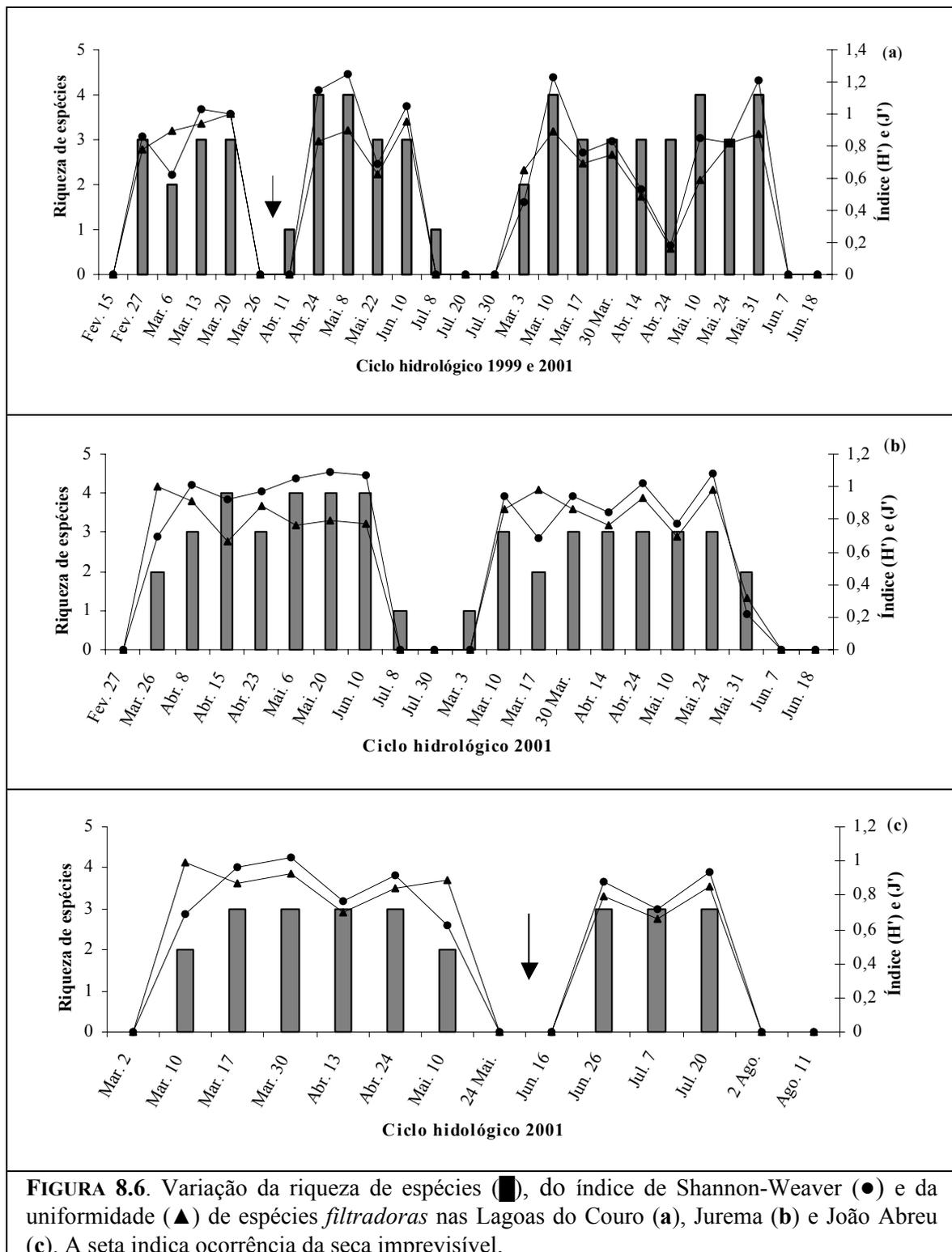
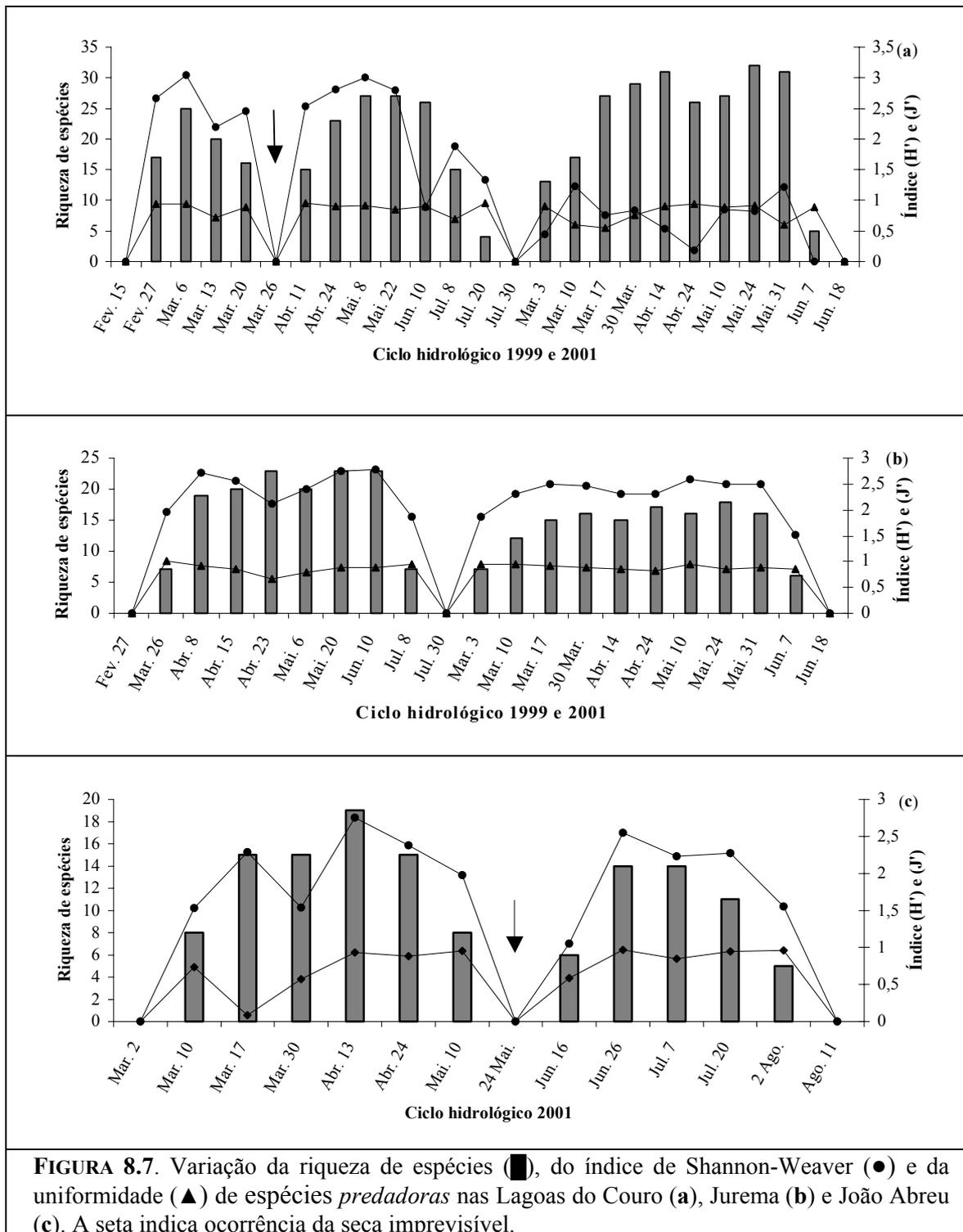


FIGURA 8.6. Variação da riqueza de espécies (■), do índice de Shannon-Weaver (●) e da uniformidade (▲) de espécies filtradoras nas Lagoas do Couro (a), Jurema (b) e João Abreu (c). A seta indica ocorrência da seca imprevisível.

Na lagoa Couro as guildas dos *coletores*, *predadores* e *sugadores* foram ‘moderadamente flutuante’ durante todo o estudo. Já a guilda dos filtradores variaram de ‘moderadamente flutuante’ a ‘altamente flutuante’, a de *retalhadores* oscilaram entre



‘moderadamente flutuante’ a ‘altamente flutuante’, enquanto que a de *raspadores* variaram de ‘moderadamente flutuante’ a ‘moderadamente estável’ durante o ciclo hidrológico de 1999 e 2001, respectivamente.

Na Lagoa Jurema as guildas dos *raspadores*, *retalhadores* e *sugadores* foram ‘altamente flutuante’ ao longo deste estudo. A guilda dos *predadores* foi ‘moderadamente flutuante’ em 1999 e 2001, ao passo que a de *coletores* e *filtradores* foram ‘altamente flutuante’ em 1999 e ‘moderadamente flutuante’ em 2001.

Por sua vez, na Lagoa João Abreu, a guilda dos *raspadores*, *coletores*, e *predadores* foram ‘moderadamente flutuante’ e a de *retalhadores*, *sugadores* e *filtradores* foram ‘altamente flutuante’ durante o ciclo hidrológico de 2001.

A persistência de várias espécies ficou bastante evidente. Por exemplo, na guilda dos raspadores (*Brinkhurstia* sp., *Allonais paraguayensis*, *Dero obtusa*, *B. straminea*, *P. lineata*) e dos coletores (*Chironomus* sp. e *Dicrotendipes* sp.) e dos predadores (*Lestes* sp., Coenagrionidae gen. sp., *Buenoa* sp. e *Tropisternus* sp.) mostraram-se bastante resistentes à seca, em oposição aos demais representantes destes grupos que desapareceram tão logo a fase secando teve início.

Nas Lagoas Couro e João Abreu seis espécies de *raspadores*, quatro de *coletores*, três e duas de *filtradores* e 16 e oito de *predadores* estavam presentes nestas lagoas no período da pré-perturbação, antes da seca imprevisível, ocorrida ao longo do ciclo hidrológico de 1999 e 2001, respectivamente.

8.5. Discussão

Embora uma das forças sugeridas como limitante da riqueza de espécies seja a variabilidade ambiental, eventos como as perturbações podem, teoricamente, permitir que um número quase ilimitado de espécies possa coexistir (May 1973, Levinton 1979).

Condições climáticas extremas como as secas, podem periodicamente diminuir as densidades populacionais e deste modo aumentar a probabilidade de extinção de espécies raras (Tilman & Haddi 1992), deste modo habitats que experimentam grandes flutuações ambientais devem apresentar maiores taxas de extinção e, conseqüentemente, menos riqueza de espécies que os ambientes mais estáveis (Levinton 1979). Os resultados obtidos nas lagoas do semi-árido brasileiro demonstraram que mesmo nas ocasiões em que a estabilidade da comunidade foi considerada baixa, a manutenção de uma alta diversidade de espécies foi possível. Este fato pode ser atribuído aos eventos de perturbação hidrológica que são freqüentes nas lagoas intermitentes do semi-árido brasileiro.

Os dados deste estudo revelaram que as lagoas com menor estabilidade hidrológica apresentaram as comunidades mais diversas, enquanto que a lagoa mais estável hidrológicamente, apresentou uma comunidade de macroinvertebrados mais estável, embora menos diversificada.

A riqueza de espécies, a uniformidade e a diversidade H' não revelaram nenhum padrão definido nas três lagoas intermitentes estudadas. Contudo, os valores destas variáveis tenderam a ser maiores no início e no final de cada ciclo hidrológico.

Dentre os macroinvertebrados no presente estudo, os que demonstraram maior capacidade de resistência ao evento da seca foram os insetos na sua forma imatura, os quais são incapazes de dispersão ativa, e os residentes permanentes (*i. e.*, moluscos) destas lagoas.

Mecanicamente, a relação entre diversidade e estabilidade pode ser explicada pela propriedade da estrutura da comunidade ou da teia alimentar que é determinada por processos de competição interespecífico e consumo intertrófico. Dentro de grupos funcionais, as populações parecem suportar pressões ambientais mais severas (Pimm 1980).

Segundo (Hurd & Wolf 1974), sistemas com maior diversidade, em geral, tendem a ser mais estáveis em virtude da complexidade trófica, de modo que o ideal seria examinar a complexidade trófica mais detidamente de uma comunidade, com base nas relações de alimentação conhecidas, ao invés de utilizar mais diversidade biótica como um índice de estabilidade.

Neste estudo, alguns grupos tróficos funcionais (i. e., *sugadores e retalhadores*) são constituídos de poucas espécies podendo, portanto ter um efeito considerável sobre o funcionamento destes ecossistemas.

A velocidade da recuperação (resiliência) das espécies dentro dos grupos tróficos funcionais ficou evidente na Lagoa Couro e João Abreu após a seca imprevisível registrada durante o período estudado.

À medida que a sucessão avançava, nas lagoas estudadas, a riqueza de espécies aumentou em cada nível trófico examinado, estando assim de acordo com a teoria da sucessão ecológica vigente (cf., Odum 1969).

Testes empíricos explícitos iniciais da hipótese de diversidade-estabilidade em sistemas aquáticos (Margalef 1965) e terrestre (McNaughton 1978, Singh & Misra 1969) usaram meios indiretos para estimar a estabilidade e proveram resultados conflitantes. Testes mais diretos obtiveram evidências encorajadoras para a comunidade de plantas (Hurd *et al.* 1971, Melliger & McNaughton 1975, Maltchik & Pedro 2000), mas não para as comunidades de artrópodes (Hurd & Wolf 1974) e peixes (Maltchik & Medeiros 2001).

Naeem *et al.* (1994) examinaram as diferenças relativas das funções do ecossistema em assembléias aleatoriamente designadas e descobriram que a produtividade primária, medida como absorção de luz por plantas e como fixação de gás carbônico, aumentou a diversidade de espécies de planta. No entanto, eles só compararam o índice relativo de função de ecossistema em assembléias artificialmente designadas, as quais não precisavam

ter interações fortes entre populações e, também, não introduziram perturbação em seus “ecotrons”. Assim, o resultado deste experimento não parece satisfatório para suportar a hipótese de diversidade-estabilidade.

Os estudos da relação da diversidade-estabilidade por Tilman e seus colegas também têm recebido atenção considerável (Johnson *et al.* 1996). Porém, os seus estudos explorando a relação entre diversidade e estabilidade em áreas de pastagem, só focalizam o efeito da riqueza de espécies de planta na estabilidade de biomassa global da comunidade de plantas. Além disso, eles só exploraram a relação dentro de um nível trófico, não no ecossistema como um todo. Por isso, a validade dos estudos de Tilman e seus colegas para provar a hipótese da diversidade-estabilidade deveriam ser considerados com certa restrição.

Devido a grande complexidade de padrões e processos, em níveis de comunidade e ecossistema, as tentativas para avaliar as relações entre diversidade de espécies e estabilidade têm gerado conclusões inconclusivas, contraditórias e controversas (Goodman 1975). Contudo esta hipótese é interessante em ecologia teórica e tem seu emprego prático em ecologia aplicada.

No presente estudo, a variabilidade da biomassa total da comunidade de macroinvertebrados, medida pelo coeficiente de variação (CV), foi menor na Lagoa Couro que apresentou maior riqueza de macroinvertebrados, enquanto que a variabilidade da abundância de populações de cada espécie (nos diferentes grupos tróficos funcionais) foi menor nas lagoas com maior riqueza de macroinvertebrados. Neste sentido, a diversidade estabilizou os processos ecossistêmicos, mas, simultaneamente, parece ter desestabilizado a dinâmica da população de espécies individuais. Tais resultados empíricos parecem coincidir com o marco teórico atual sobre o efeito da estabilidade da diversidade em processos totais de ecossistema que pode ser explicado através de vários mecanismos,

como a *hipótese do seguro* ('insurance hypothesis') e o efeito de pasta ('portfolio effect') que são um efeito inevitável do ponto de vista da teoria da amostragem tradicional (Doak *et al.* 1998, Tilman *et al.* 1998, Yachi & Loreau 1999, Hughes & Roughgarden 2000).

O resultado desta investigação de campo em uma zona úmida intermitente do semi-árido brasileiro, apoiados por pesquisas desenvolvidas em outros ecossistemas (Frank & McNaughton 1991, Tilman *et al.* 1996, Yamamura 2002), sugere que a maior diversidade proporcionou uma maior estabilidade (menor variabilidade) da biomassa total de macroinvertebrados. Não obstante, é imprescindível a realização de mais experimentos e de observações complementares antes que a natureza de qualquer relação funcional entre diversidade e estabilidade possa ser assumida com confiança. A conclusão desta aproximação da relação entre diversidade e estabilidade com macroinvertebrados nas lagoas do semi-árido brasileiro é preliminar. Apesar desta hipótese ser extremamente difícil de ser testada, a sua validade continua sendo um desafio bastante estimulante, a ser tratado com entusiasmo, seriedade e através de um esforço criativo.

8.6. Bibliografia

- Doak, D. F., D. Bigger, E. K. Harding, M. A. Mervier, R. E. O'Malley, D. Thompson, 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist* 151: 264-276.
- Cummins, K. W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 18: 83-206.
- Elton, C. S., 1958. *Ecology of invasions by animals and plants*. Chapman & Hall, London, UK: 181 pp.

- Frank, D. A. & S. J. McNaughton, 1991. Stability increases with diversity in plant communities empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. *Oikos* 62: 360-362.
- Freeman, M. C., M. K. Crawford, J. C. Barrett, D. E. Facey, M. G. Flood, J. Hill, D. J. Stouder & G. R. Grossman, 1988. Fish assemblage stability in a southern Appalachian stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 45: 1949-1958.
- Givnish, T. J., 1994. Does diversity beget stability? *Nature* 371: 113-114.
- Goodman, D., 1975. The theory of diversity-stability relationships in ecology. *The Quarterly Review of Biology* 50: 237-266.
- Grossman, G. R., J. F. Dowd & M. Crawford, 1990. Assemblage stability in stream fish: a review. *Environmental Management* 14: 661-671.
- Hughes, J. B. & J. Roughgarden, 2000. Species diversity and biomass stability. *The American Naturalist* 155: 618-627.
- Hurd, L. E. & L. L. Wolf, 1974. Stability and relation to nutrient enrichment in arthropod consumers of old-field successional ecosystems. *Ecological Monographs* 44: 465-482.
- Hurd, L. E., M. V. Melliger, L. L. Wolf & S. J. McNaughton, 1971. Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science* 173: 1134-1136.
- Hutchinson G. E., 1993. *A treatise on Limnology: The zoobenthos*. John Wiley & Sons. New York, USA: 944 pp.
- Johnson, K. H., K. A. Vogt, H. J. Clark, O. J. Schmitz & D.J. Vogt, 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*. 11: 372-377.
- King, A. W. & S. L. Pimm, 1983. Complexity, diversity, and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results. *The American Naturalist* 122: 229-239.

- Levinton, J. S., 1979. A theory of diversity equilibrium and morphological evolution. *Science* 204: 335-336.
- MacArthur, R. H., 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community. *Ecology* 36: 533-536.
- Magurran, A. E., 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Chapman and Hall, London, UK: 179 pp.
- Maltchik, L., 1999. Biodiversidade e Estabilidade em lagoas do semi-árido. *Ciência Hoje* 25: 64-67.
- Maltchik, L. & F. Pedro, 2000. Biodiversity influences community stability? Results of semiarid shallow lakes. *Ciência e Cultura Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science* 52: 127-130.
- Maltchik, L. & E. S. F. Medeiros, 2001. Does hydrological stability influence biodiversity and community stability? A theoretical model for lotic ecosystems from the Brazilian semiarid region. *Ciência e Cultura Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science* 53: 44-48.
- Margalef, R., 1965. Ecological correlations and the relationships between primary productivity and community structure. In C. R. Goldman (ed), *Primary productivity in aquatic environments*. University of California Press, Berkeley, USA: 355-364.
- May, R. M., 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238: 413-414.
- May, R. M., 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA: 292 pp.
- May, R. M., 1974. Ecosystem patterns in randomly fluctuating environments. *Progress in Theoretical Biology* 3: 1-50.
- McNaughton, S. J., 1968. Structure and function in California grassland. *Ecology* 49: 962-972.

- McNaughton, S. J., 1977. Diversity and stability of ecological communities: A comment on the role of empiricism in ecology. *The American Naturalist* 111: 515-525.
- McNaughton, S. J. 1978. Stability and diversity of ecological communities. *Nature* 274: 251–253.
- McNaughton, S. J., 1985. Ecology of grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs* 55: 259-294.
- Mellinger, M. V. & S. J. McNaughton, 1975. Structure and function of successional vascular plant communities in central New York. *Ecological Monographs* 45: 161-182.
- Merritt, W. R. & K. W. Cummins, 1996. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendal/Hunt, Dubuque, Iowa, USA: 862 pp.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawton, J. H. Lawton & R. M. Woodfin, 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-736.
- Odum, E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Pennack, R. W., 1978. Fresh-water invertebrates of the United States. Willey & Sons, New York, USA: 808 pp.
- Pimm, S. L., 1980. Properties of food webs. *Ecology* 61: 219-225.
- Pimm, S. L., & J. H. Lawton, 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321-326.
- Rodríguez, M. A. & A. Gomez-Sal, 1994. Stability may decrease with diversity in grassland communities: empirical evidence from the 1986 Cantabrian Mountains (Spain) drought. *Oikos* 71: 177-180.
- Singh, J. S. & R. Misra, 1969. Diversity, dominance, stability, and net production in the grassland at Varanasi, India. *Canadian Journal of Botany* 47: 425-427.

- Tilman, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77: 350-363.
- Tilman, D. & A. E. Haddi, 1992. Drought and biodiversity in grasslands. *Oecologia* 89: 257-264.
- Tilman, D. & J. A. Downing, 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D., D. Wedin, & J. Knops, 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718-720.
- Tilman, D., C. Lechman & C. E. Bristow, 1998. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *The American Naturalist* 151: 277-282.
- Webster, J. R., J. B. Waide & B. C. Patten, 1975. Nutrient recycling and the stability of ecosystems. In F. G. Howell, J. B. Gentry & M. H. Smith (eds), *Mineral cycling in southeastern ecosystem*. ERDA Symposium series, Washington, D.C., USA: 1-29.
- Yachi, S. & Loreau M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 96: 1463-1468.
- Yamamura, K., 2002. Biodiversity and stability of herbivore populations of the spatial sparseness of food plants. *Population Ecology* 44: 33-40.

IX – CONCLUSÕES GERAIS

1. A cheia e a seca são os principais agentes de perturbação nas lagoas intermitentes do semi-árido paraibano e de grande relevância para explicar o modelo de sucessão de macroinvertebrados nestes ecossistemas.
2. Não foi identificado o padrão de diversidade dos macroinvertebrados nas lagoas estudadas, pois em cada ciclo hidrológico parece ter havido um padrão peculiar de diversidade. A maior diversidade encontrada pode ser explicada pela extensão da fase úmida que permitiu a invasão por mais espécies.
3. A riqueza de espécies de macroinvertebrados nas lagoas intermitentes estudadas foi relativamente alta e o número de indivíduos baixo.
4. As comunidades de macroinvertebrados são constituídas de populações que variam bastante durante o ciclo hidrológico em função da variação do nível de água e dos impactos da seca.
5. A resistência e a resiliência da comunidade de macroinvertebrados frente à seca, de um modo geral, demonstraram ser relativamente altas.
6. A variabilidade da biomassa total da comunidade de macroinvertebrados foi menor na lagoa que apresentou maior riqueza, enquanto que a variabilidade da abundância das populações em cada espécie foi menor nas lagoas com maior riqueza de macroinvertebrados.

X–BIBLIOGRAFIA GERAL

- Ab'Saber, A. N., 1985. A originalidade da Terra. *Ciência Hoje* 3: 43-48.
- Andrade Lima, D., 1992. O domínio das caatingas. UFPE/Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária e CNPq, Recife. Pernambuco: 78 pp.
- Andrade, M. C., 1998. A terra e o homem do Nordeste: uma contribuição ao estudo das questões agrárias no Nordeste. Editora da UFPE, Recife: Brasil: 55 pp.
- Andrade, G. O., 1972. Os climas. In A. de Azevedo (ed), *Brasil – a Terra e o Homem*. Editora Nacional, São Paulo, Brasil: 397-462.
- Arraes, R. R., 1990. Estudo da fauna das águas interiores do Nordeste do Brasil (Crustacea: Decapoda). Monografia de Bacharelado, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil: 64 pp.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend, 1995. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Science, Taunton, Massachusetts, USA: 945 pp.
- Bengtsson, J., S. G. Nilsson, A. Franc & P. Menozzi, 2000. Biodiversity, disturbance, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132: 39–50.
- Borror, D. J. & D. M. DeLong, 1988. *Introdução ao Estudo dos Insetos*. Editora Edgard Blücher, São Paulo, Brasil: 653 pp.
- Brazão, J. E. M. & M. M. Santos, 1997. Vegetação. In *Recursos naturais e meio ambiente: uma visão do Brasil*. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil:35-47.
- Brinkhurst, R. O., 1971. Distribution and ecology. In R. O. Brinkhurst & B. G. M. Jamieson (eds), *Aquatic Oligochaeta of the world*. Oliver & Boyd, Edinburgh: 104-146.

- Brinkhurst, R. O. & M. R. Marchese, 1991. Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos Continentales de Sur y Centro América. Asociación de Ciencias Naturales del litoral Argentina, Argentina: 121 pp.
- Brookhaven Symposium in Biology. 1969. Diversity and stability in ecological systems. No. 22, Brookhaven National Laboratory, Upton, N.Y., USA.
- Carvalho, M. G. R. F., 1982. Estado da Paraíba: classificação geomorfológica. Editora Universitária, João Pessoa, Brasil: 86 pp.
- Carvalho, M. G. R. F., M. S. B. Travassos & V. S. Maciel, 1999. Clima, vegetação e solo. In J. L. Rodrigues (ed), Atlas Escolar da Paraíba. Grafset, João Pessoa, Paraíba, Brasil: 33-38.
- Chesson, P. & N. Huntley, 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *The American Naturalist* 150: 519-553.
- Costanza, R., 1991. Ecological economics: The science of and management of sustainability. Columbia University Press, New York, USA: 525 pp.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Forber, M. Grasso, B. Hannon, K. Linburg, S. Naeem, R. V. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Sutton & M. van den Belt, 1997. The values of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Cummins, K. W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entology* 18: 83-206.
- Cummins, K. W. & M. J. Klug, 1979. Feeding ecology of stream invertebrate. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 147-171.
- Darwin, C, 1859. A origem das Espécies. Hemus (facsimile reprint, 1979), São Paulo, Brasil: 471 pp.
- DeAngelis, D. L., 1975. Stability and connectance in food web models. *Ecology* 56: 238-243.

- Díaz, S., & M. Cabido, 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trend in Ecology and Evolution* 16: 646-655.
- Doak, D. F., D. Bigger, E. K. Harding, M. A. Marvier, R. E. O'Malley & D. Thomson, 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist* 151: 264-276.
- Elton, C. S., 1927. *Animal Ecology*. Sidgwich & Jackson, London, UK: 207 pp.
- Elton, C. S., 1958. *Ecology of invasions by animals and plants*. Chapman & Hall, London, UK: 181 pp.
- Epler, J. H., 1996. Identification manual for the water beetles of Florida (Coleoptera: Dryopidae, Dytiscidae, Elmidae, Gyrinidae, Haliplidae, Hydraenidae, Hydrophilidae, Noteridae, Psephenidae, Ptilodactylidae, Scirtidae). Florida Department of Environmental Protection, Tallahassee, Florida, USA: 368 pp
<http://www.dep.state.fl.us/labs/library/keys.htm>, acessado em 30/6/00.
- Esteves, F. A., 1988. *Fundamentos de Limnologia*. Editora Interciência Ltda/FINEP, Rio de Janeiro, Brasil: 574 pp.
- Frank, D. A. & S. J. McNaughton, 1991. Stability increases with diversity in plant communities empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. *Oikos* 62: 360-362.
- Fridley, J. D., 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why. *Oikos* 93: 514-526.
- Gardner, M. R. & W. R. Ashby, 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature* 228: 784.
- Gilpin, M. E., 1975. Limit cycles in competition communities. *The American Naturalist* 109: 51-60.

- Governo do Estado da Paraíba, 1985. Atlas Geográfico do Estado da Paraíba. Grafset, João Pessoa, Paraíba, Brasil: 100 pp.
- Golterman, H. L., 1971. Methods for chemical analysis of Freshwater. I. B. P. Handbook, vol. 8, Blackwell Science, Glasgow, Scotland, 172 pp.
- Grimm, V., 1996. A down-to-earth assessment of stability concepts in ecology: dreams, demands, and the real problems. *Senckenbergiana maritima* 27: 215-226.
- Grimm, V., E. Schmidt & C. Wissel, 1992. On the application of stability concepts in ecology. *Ecological Model* 63: 143-161.
- Grimm, W. & C. Wissel, 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109: 323-334.
- Gunderson, L. H., 2000. Ecological resilience: In theory application. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 425-439.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. C. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Höglberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E. D Schulze, A. S. D. Siamantziouras, E. M. Sphn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi & J. H. Lawton, 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286: 1123-1127.
- Hughes, J. B. & J. Roughgarden, 2000. Species diversity and biomass stability. *The American Naturalist* 155: 618-627.

- Hurlbert, S. H., G. Rodriguez & N. D. dos Santos (eds), 1981. Aquatic Biota of Tropical South American. Part I: Arthropoda. San Diego University Press, San Diego, California, USA: 323 pp.
- Hutchison G. E., 1993. A treatise on Limnology: The zoobenthos. John Wiley & Sons, New York, USA: 944 pp.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1997. Contagem da população 1996. IBGE, vol. I, Rio de Janeiro, Brasil.
- Ives, A. R., J. L. Klug & K. Gross, 2000. Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters* 3: 399-411.
- Joly, A. B., 1970. Conheça a vegetação brasileira. Editora Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil: 181 pp.
- Kleerekoper, H., 1944. Introdução ao estudo da Limnologia. Ministerio da Agricultura, Serviço de Informação Agrícola, Série Didática, vol. 4, Rio de Janeiro, Brasil: 329 pp.
- Klemm, D. J., 1996. Identification Guide for the Freshwater Leeches (Annelida: Hirudinea) of Florida. Florida Department of Environmental Protection, Tallahassee, Florida, USA: 82 pp. <http://www.dep.state.fl.us/labs/library/keys.htm>, acessado em 30/6/00.
- Lawton, J. H., 1995. Ecological experiments with model systems. *Science* 269: 328-331.
- Lawton, J. H., 2001. Biodiversity, ecosystem processes and climate change. In M. C. Press, N. J. Huntly & S. Levin (eds), *Ecology: Achievement and Challenge*. Blackwell Science, Oxford, UK: 139-160.
- Lawton, J. H. & Y. K. Brown, 1993. Redundancy in ecosystems. In E. D. Schulze & H. A. Mooney (eds), *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin, Alemanha: 255-271.
- Lehman, C. L. & D. Tilman, 2000. Biodiversity-stability, and productivity in competitive communities. *The American Naturalist* 156: 534-552.

- Li, B. L. & E. L. Charnov, 2001. Biodiversity-stability relationship revisited: scaling rules for biological communities near equilibrium. *Ecological Modeling* 140: 247-254.
- Loureau, M., 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.
- Lovelock, J., 1993. *Las edades de Gaia. Una Biografía de nuestro planeta vivo*. Tusquets Press, Barcelona, España: 266 pp.
- Lubchenco, J. & B. A. Menge, 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecological Monographs* 59: 67-94.
- MacArthur, R. H., 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community. *Ecology* 36: 533-536.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson, 1967. *The theory of island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA: 224 pp.
- MacArthur, R. H., 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row Publishers, New York, USA: 269 pp.
- Maltchik, L. & F. Pedro, 2000. Biodiversity influences community stability? Results of semiarid shallow lakes. *Ciência e Cultura Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science* 52: 127-130.
- Maltchik, L., 1996. Nossos rios temporários: desconhecidos, mas essenciais. *Ciência Hoje* 21: 64-65.
- Maltchik, L., 1999. Biodiversidade e estabilidade em lagoas do semi-árido. *Ciência Hoje* 25: 64-67.
- Maltchik, L. & M. I. Silva-Filho, 2000. Resistance and resilience of the macroinvertebrate communities to disturbance by flood and drought in a Brazilian semiarid ephemeral stream. *Acta Biológica Leopoldensia* 22: 171-184.

- Maltchik, L. & M. I. Silva-Filho, 2002. Succession of macroinvertebrates in a short-term aquatic habitat in the neotropical semi-arid region. *Verhandlung Internationale Vereinigungun für Limnologie* 28: 1156-1160.
- Maltchik, L, M. D. C. Duarte & P. P. Barreto, 1999. Resistance and Resilience of Periphyton to Disturbance by Flash Floods in a Brazilian Semiarid Ephemeral Stream (Riacho Serra Branca, NE, Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 71: 791-800.
- Margalef, R., 1965. Ecological correlation and the relationship between primary productivity and community structure. In C. R. Golterman (ed), *Primarily productivity in aquatic environments*. *Memoires Instituto Italiano di Idrobiologia*, University of California Press, Berkeley, USA: 355-364.
- Margalef, R., 1969. Diversity and stability: a practical proposal and a model of independence. *Brookshaven Symposium Biology*, 22: 25-37.
- Margalef, R., 1975. Diversidad, estabilidad y madurez en los ecosistemas naturales. In W. H. van Dobben & R. H. Lowe-McConnell (eds), *Conceptos, Unificadores en Ecología*, Blume, Barcelona, España: 190-202.
- Margalef, R., 1978. *Perspectivas de la teoría ecológica*, Editorial Blume, Barcelona, España: 110 pp.
- May, R. M., 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238: 413-414.
- May, R. M., 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, N.J., USA: 292 pp.
- May, R. M., 1980. Estabilidad en los ecosistemas: algunos comentarios. In W. H. van Dobben & R. H. Lowe-McConnell (eds), *Conceptos, Unificadores en Ecología*, Blume, Barcelona, España: 203-213.

- McCafferty, W. P., 1983. *Aquatic Entomology: the fisherman's and ecologist's illustrated guide to insects and their relatives*. Jones and Bartlett, California, USA: 448 pp.
- McGrady-Steed, J. & P. J. Morin, 2000. Biodiversity, density compensation, and the dynamics of populations and functional groups. *Ecology* 81: 361-373.
- McGrady-Steed, J., P. Harris & P. J. Morin, 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature* 390: 162-165.
- McNaughton, S. J., 1968. Structure and function in California grassland. *Ecology* 49: 962-972.
- McNaughton, S. J., 1977. Diversity and stability of ecological communities: A comment on the role of empiricism in ecology. *The American Naturalist* 111: 515-525.
- McNaughton, S. J. 1978. Stability and diversity of ecological communities. *Nature* 274: 251–253.
- McNaughton, S. J., 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs* 55: 259-294.
- Medeiros, E. S. F. & L. Maltchik, 1998. Implications of hydrological extremes in fish reproductive period in a temporary river of Brazilian semiarid (Taperoá-PB). In *Simpósio de Ecossistemas Brasileiros, 4º*, Publicação Aciesp, vol. 2, Águas de Lindóia, São Paulo, Brasil: 329-339.
- Mellinger, M. V. & S. J. McNaughton, 1975. Structure and function of successional vascular plant communities in Central New York. *Ecological Monographs* 45: 161-182.
- Merritt, W. R. & K. W. Cummins, 1996. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendal/Hunt, Dubuque, Iowa, USA: 862 pp.
- Minnich, R. A., 1983. Fire mosaics in Southern California and northern Baja California. *Science* 219: 1287–1294.

- Molles, M. C., 1999. *Ecology Concepts and Applications*. McGraw-Hill, New York, USA: 509 pp.
- Morin, P. J. & S. P. Lawler, 1995. Food web architecture and population dynamics: theory and empirical evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 505-529.
- Moulton, T. P. & S. A. P. Magalhães, 2003. Response of leaf processing to impacts in streams in Atlantic rain forest, Rio de Janeiro, Brazil: a test of the biodiversity-ecosystem functioning relationship. *Brazilian Journal of Biology* 63: 87-95.
- Muller, C. H., 1953. The association of desert annuals with shrubs. *American Journal of Botany* 40: 53-60.
- Myers, N., 1996. Environmental services of biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 93: 2764-2769.
- Naeem, S., 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12: 39-45.
- Naeem, S., 2002. Biodiversity equals instability. *Nature* 416: 23-24.
- Naeem, S. & S. Li, 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390: 507-509.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton & R. M. Woodfin, 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-736.
- Nessimian, J. L., 1995a. Composição da fauna de invertebrados de um brejo entre dunas no litoral do Estado do Rio de Janeiro. *Acta Limnologica Brasiliense* 7: 41-59.
- Nessimian, J. L., 1995b. Abundância da fauna de macroinvertebrados de um brejo entre dunas no litoral do Estado do Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia* 55: 661-683.
- Niering, W. A., R. H. Whittaker & C. H. Lowe, 1963. The saguaro: a population in relation to its environment. *Science* 142: 15-23.

- Nieser, N. & A. L. Melo, 1997. Os heterópteros aquáticos de Minas Gerais: Guia introdutório com chave de identificação para as espécies de Nepomorpha e Gerromorpha, Editora UFMG, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil: 177 pp.
- Nimer, E., 1977. Clima. In Geografia do Brasil, Região Nordeste. SERGRAF-IBGE, vol. 2, Rio de Janeiro, Brasil: 47-84.
- Odum, E. P., 1953. Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphia, USA: 546 pp.
- Orians, G., 1975. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In W. H. van Dobben & R. H. Lowe-McConnell (eds), Unifying Concepts in Ecology. Report of the Plenary Sessions of the First International Congress of Ecology, September 8-14, 1974. Dr. W. Junk, The Hague, The Netherlands: 149-189.
- Paiva, M. P., 1963. Sinopse sobre as águas interiores do nordeste brasileiro. Boletim da Sociedade Cearense de Agronomia 4: 1-15.
- Pedro, F. & Maltchik, L., 1998. Domain of attraction vs. Magnitude of disturbance: a study of macrophytes in the Brazilian semiarid. In Simpósio de Ecossistemas Brasileiros, 4º, Publicação Aciesp, vol. 2, Águas de Lindóia, São Paulo, Brasil: 340-348.
- Pennack, R. W., 1978. Fresh-water invertebrates of the United States. Willey & Sons, New York, USA: 808 pp.
- Persson, L., 1999. Trophic cascades: Abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. *Oikos*, 85: 385-397.
- Peters, R. H., 1991. A Critique for Ecology. Cambridge University Press, New York, USA: 382 pp.
- Pfisterer, A. B. & B. Schmid, 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem function. *Nature* 416: 84-86.
- Pimm, S. L., 1979. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. *Oikos* 33: 351-357.

- Pimm, S. L. & J. H. Lawton, 1978. On feeding on more than one trophic level. *Nature* 275, 542-544.
- Pimm, S. L., 1984. The complexity and stability of ecosystems, *Nature* 307: 321-326.
- Pimm, S. L., 1991. *The Balance of Nature?* University of Chicago Press, Chicago, USA: 434 pp.
- Pugnaire de Araola, F. J., C. Armas & R. Tirado, 2001. Balance de las interacciones entre plantas en ambientes mediterráneos. In R. Zamora & F. J. Pugnaire (eds), *Ecosistemas Mediterráneos: Análisis funcional*. CSIC-AEET, Granada, España: 213-235.
- Purvis, A., P. M. Agapow, J. L. Gittleman & M. G. Mace, 2000. Nonrandom extinction and the loss evolutionary history. *Science* 288: 328-330.
- Putman, R. J., 1994. *Community Ecology*. Chapman and Hall, London, England, UK: 178 pp.
- Reis, A. C. S., 1976. Clima da Caatinga. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 48: 325-335.
- Rigler, F. H. & J. A. Downing, 1984. The calculation of secondary productivity. In J. A. Downing & F. H. Rigler (eds). *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwater*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, England: 19-58.
- Rizzini, C. T. & W. B. Mors, 1976. *Botânica econômica*. EDUSP Editora, São Paulo, Brasil: 114 pp.
- Rodríguez, M. A. & A. Gomez-Sal, 1994. Stability may decrease with diversity in grassland communities: empirical evidence from the 1986 Cantabrian Mountains (Spain) drought. *Oikos* 71: 177-180.
- Root, R. B., 2001. Guilds. In S. A. Levin (ed), *Encyclopedia of biodiversity*. Academy Press, San Diego, USA: 295-302.

- Santos, R. S. B., 1962. Aspectos da hidrologia brasileira. *Revista Brasileira de Geografia* 24: 327-375.
- Schäffer, A., 1985. Fundamentos de ecologia e biogeografia das águas continentais. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil: 532 pp.
- Schwartz, M. W., C. A. Brigham, J. D. Hoecksema, K. G. Lyons, M. H. Mills & P. J. van Mantgem, 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: Implications for conservation ecology. *Oecologia* 122: 297–305.
- Shrader-Frechette, K. S. & E. D. McCoy, 1993. *Method in ecology – strategies for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 238 pp.
- Silva-Filho, M. I. & L. Maltchik, 2000. Stability of macroinvertebrates to hydrological disturbance by flood and drought in a Brazilian semi-arid river (NE, Brazil). *Verhandlung Internationale Vereinigungun für Limnologie* 27: 2461-2466.
- Silva-Filho, M. I., L. Maltchik, C. Stenert, 2003. Influence of flash floods on macroinvertebrate communities of a stream pool in the semiarid region of northeastern (Brazil). *Acta Biologica Leopoldensia* 25: 67-79.
- Simões, R. M. A., 1957. Os regimes dos rios brasileiros. *Revista Brasileira de Geografia* 19: 225-243.
- Simpson, K. W. & R. W. Bode, 1980. Common larvae of Chironomidae (Diptera) from New York state streams and rivers: with a particular reference to the fauna of artificial substrates. *Bulletin of New York State Museum*, New York, USA: 105 pp.
- Singh, J. S. & R. Misra, 1969. Diversity, dominance, stability, and net production in the grassland at Varanasi, India. *Canadian Journal of Botany* 47: 425-427.
- Sousa, W., 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium of species diversity. *Ecology* 60: 1225-1239.

- Sprugel, D. G., 1991. Disturbance, equilibrium, and environmental variability: What is “natural” vegetation in a changing environment? *Biological Conservation* 58: 1–18.
- Stehr, W., 1987. *Immature insects*. Kendall/Hunt Publishing, vol. I, Dubuque, Iowa, USA: 754 pp.
- Stehr, W., 1991. *Immature insects*. Kendall/Hunt Publishing, vol. II, Dubuque, Iowa, USA: 975 pp.
- Stiling, P. D., 1996. *Ecology: Theories and Applications*. 2nd edition, Practice Hall, New Jersey, USA: 539 pp.
- Tilman, D., 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77: 350-363.
- Tilman, D., 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1474.
- Tilman, D., 2001. Effects of diversity and composition on grassland stability and productivity. In M. C. Press, N. J. Huntly & S. Levin (eds), *Ecology: Achievement and Challenge*. Blackwell Science, Oxford, UK: 183-207.
- Tilman, D. & J. A. Downing, 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D., D. Wedin, & J. Knops, 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718-720.
- Tilman, D., C. L. Lehman, & K. T. Thomson, 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 94: 1857-1861.
- Tilman, D., C. L. Lehman & C. E. Bristow, 1998. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence. *The American Naturalist* 151: 277-282.

- Trivinho-Strixino, S. & G. Strixino, 1995. Larvas de Chironomidae (Diptera) do Estado de São Paulo: Guia de identificação e diagnose dos gêneros. PPG-ERN/UFSCar, São Carlos, São Paulo, Brasil: 129 pp.
- van Dobben, W. H. & R. H. Lowe-McConnell (eds), 1975. Unifying concepts in Ecology. Report of the Plenary Sessions of the First International Congress of Ecology, September 8-14, 1974, The Hague, The Netherlands: 302 pp.
- Waide, R. B., M. R. Willig, C. F. Steiner, G. Mitterlbach, L. Gough, S. I. Dodson, G. P. Juday & R. Parmenter, 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 257-300.
- Ward, J. V., 1976. Effects of flow patterns below large dams on stream benthos: a review. In J. F. Orsborn & C. H. Allman (eds) *Instream Flow Needs Symposium*. American Fisheries Society, Washington, D.C., USA: 235-253.
- Westman, W. E. 1985. *Ecology: Impacts assessment and environmental planning*. John Wiley & Sons, New York, USA: 532 pp.
- Wiens, J. A., 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Yachi, S. & M. Loreau, 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 96: 1463-1468.
- Yodzis, P., 1981. The stability of real ecosystems. *Nature* 289: 674-676.
- Zaret, T. M. & R. T. Paine, 1973. Species introduction in a tropical lake. *Science* 182: 449-455.