

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE  
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

ANA PAULA DOS SANTOS BERTONCIN

**Eventos climáticos extremos:** a homogeneização da comunidade aquática  
pela seca em escala local

Maringá  
2017

ANA PAULA DOS SANTOS BERTONCIN

**Eventos climáticos extremos: a homogeneização da comunidade aquática  
pela seca em escala local**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.  
Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Roger Paulo Mormul  
Coorientadora: Dr.<sup>a</sup> Gisele Daiane Pinha

Maringá  
2017

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"  
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

B547e Bertoncin, Ana Paula dos Santos, 1993-  
Eventos climáticos extremos : a homogeneização da comunidade aquática pela seca em escala local / Ana Paula dos Santos Bertoncin. -- Maringá, 2017.  
28 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--  
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2017.  
Orientador: Prof. Dr. Roger Paulo Mormul.  
Coorientadora: Dr.<sup>a</sup> Gisele Daiane Pinha.

1. Ecologia de comunidades - Mudanças climáticas - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Macroinvertebrados bentônicos - Comunidades, Ecologia de - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Seca prolongada - Efeitos - Comunidade aquática. 4. Chironomidae (Diptera) - Morfoespécie - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -577.822209816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

ANA PAULA DOS SANTOS BERTONCIN

**Eventos climáticos extremos: a homogeneização da comunidade aquática pela seca em escala local**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Roger Paulo Mormul  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Adriano Sanches Melo  
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Dr.<sup>a</sup> Juliana Deo Dias  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 12 de abril de 2017.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

*Dedico minha dissertação à maior guerreira que já conheci na vida. Minha avó, que mesmo analfabeta, me mostrou os maiores ensinamentos da vida. Dona Zulmira.*

## AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Sandra e Gilnei, por todo amor, dedicação, incentivo aos estudos e formação do meu caráter, e às minhas irmãs, Mariana e Natália, pelo companheirismo, risadas, brigas e paciências;

Aos amigos que fiz durante a graduação e continuo levando sempre comigo, foi a melhor turminha de catequese que eu poderia ter, responsáveis por inúmeras risadas, mágicas, viagens e bares;

Aos meus eternos chicleiros, por todos esses anos de amizade, por todas as pinguinhas dos Brothers, festas e muito amor. Em especial minhas Darlings, sempre presentes, psicólogas em qualquer situação. Agradeço também ao apoio e a compreensão devido à minha ausência, as vezes necessária, nessa reta final;

Aos meus amigos do laboratório de Zoobentos, por toda ajuda, parceria nas coletas, momentos de descontração e muitas risadas. Em especial ao Prof. Dr. Roger Paulo Mormul, por ter aceitado me orientar e desde o início, ter me acolhido, ajudado e dado tantas oportunidades e a Dr.<sup>a</sup> Gisele Daiane Pinha, por ter aceitado ser minha coorientadora, que me acolheu logo no meu primeiro dia de laboratório, além de ser uma amiga que nunca mediu esforços para me ajudar e aconselhar;

Aos meus pseudoamigos, que de pseudo não têm nada. Seres iluminados que entraram na minha vida graças à pós-graduação, aliviaram aqueles momentos tensos, nunca negando um barzinho. Parceiros de todo almoço, de yoga, de hambúrguer, churrascos, carnaval, praia e os melhores fundadores e mais animados da inigualável festa da maldade. Vocês são maravilhosos e fizeram muita diferença nesse ano;

Ao Nupélia e a todos que fazem parte da sua história, pela infra-estrutura e recursos oferecidos para realização deste trabalho. Aos meus professores, que contribuíram para meu avanço profissional e formação pessoal;

À CAPES, pelo apoio financeiro e concessão da bolsa; ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq e ao Ministério da Ciência e Tecnologia – MCT por financiar o projeto “Pesquisas Ecológicas de Longa Duração – PELD”, do qual esse trabalho faz parte, além do agradecimento a todos que fazem o PELD acontecer, em especial ao melhor barqueiro e ajudante que eu tive a honra de conhecer, Lucão.

## **Eventos climáticos extremos: a homogeneização da comunidade aquática pela seca em escala local**

### **RESUMO**

Eventos hidrológicos extremos e períodos mais prolongados de seca tendem a se tornar mais comuns com o aumento da temperatura global e promover mudanças na composição e dominância de espécies. Assim, macroinvertebrados bentônicos foram utilizados para testar a hipótese de que os eventos de seca extrema promovem homogeneização biótica local nos ambientes aquáticos contidos em planícies de inundação. Amostras de sedimento foram obtidas em três pontos de uma lagoa, durante meses de referência, que compõem um ciclo hidrológico normal, e meses de seca prolongada, com ciclo hidrológico atípico. Os resultados indicaram aumento na densidade, riqueza e diversidade de Shannon para os meses de seca prolongada. Notou-se segregação da composição das comunidades entre os períodos de referência e seca prolongada, com variações significativas na composição, mostrando que espécies capazes de sobreviver em condições desfavoráveis conseguiram manter-se no ambiente. Considerando o valor médio da diversidade beta espacial obtida durante o período de referência e seca prolongada, foram observadas diferenças significativas, com menores valores de distância ao centroide observados durante a seca prolongada. Dessa forma, em um cenário de mudanças climáticas no qual eventos extremos se tornarão mais frequente, espera-se que eventos de seca extrema causem um impacto negativo sobre as comunidades aquáticas, acarretando na homogeneização das comunidades. Além disso, os resultados indicam que o prolongamento de um evento de seca poderia elevar o tempo de resiliência da comunidade, pois ao final do período de seca a comunidade não retornou à estrutura registrada anterior à seca. Sendo assim, o aumento na frequência de ocorrência de períodos prolongados de seca, poderia promover uma estrutura de comunidade alternativa e potencialmente causar um regime de alternância entre estruturas de comunidades.

**Palavras-chave:** Similaridade biótica. Diversidade beta. Substituição de espécie. Planície de inundação. Resiliência. Macroinvertebrados bentônicos.

## **Extreme climatic events: aquatic community homogenization by drought in local scale**

### ***ABSTRACT***

Extreme hydrological events tend to become frequent together with global warming and promote changes in species composition and dominance. Thus, we used benthic macroinvertebrates to test the hypothesis that drought events determine local biotic homogenization in shallow floodplain lakes. We took sediment samples in three sampling areas of shallow floodplain lake during reference months, a normal hydrological cycle, and during a prolonged drought in an atypical hydrological cycle. Our findings indicate that species density, richness and diversity increased during the droughts. However, community composition significantly differed between reference and drought periods, in which only species adapted to unfavorable environmental conditions occurred. Beta diversity measured spatially during the reference and drought periods was significantly different, with lower centroid distances in the drought period. Then, in scenarios of climate change with frequent extreme events, we expect that droughts may cause negative impacts on aquatic communities, leading to biotic homogenization. Moreover, our findings indicate that prolonged droughts could increase the time needed to community recovery, suggesting low resilience. Therefore, increasing frequency of extreme drought events may promote an alternative community structure and potentially generate a community structure regime shift.

**Keywords:** Biotic similarity. Beta diversity. Species turnover. Floodplain. Resilience. Benthic macroinvertebrates.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Freshwater Science*. Disponível em:

<<http://www.journals.uchicago.edu/journals/fws/instruct#instructions>>

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	09
<b>2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	11
2.1	ÁREA DE ESTUDO .....	11
2.2	COLETA DE DADOS .....	13
2.3	ANÁLISE DE DADOS .....	14
<b>3</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	15
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	19
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	22

## 1 1 INTRODUÇÃO

2 Mudanças climáticas têm se tornado foco de estudos ecológicos, pois diferentes  
3 comunidades biológicas tendem a responder distintamente não apenas as alterações das  
4 condições climáticas, mas também as variações na frequência e intensidade de eventos  
5 extremos (Easterling et al. 2000, Jentsch e Beierkuhnlein 2008). Ecossistemas aquáticos  
6 são vulneráveis a alterações climáticas, as quais podem afetar os ciclos hidrológicos  
7 causando variações nos regimes de cheias e secas desses ecossistemas. Distúrbios nos  
8 ciclos de cheia e seca, por sua vez, trazem profundas e complexas consequências para  
9 estrutura e dinâmica do ambiente aquático (Lake 2011), alterando o regime de  
10 escoamento, as características químicas da água, assim como a comunidade biótica  
11 (Wood e Petts 1999).

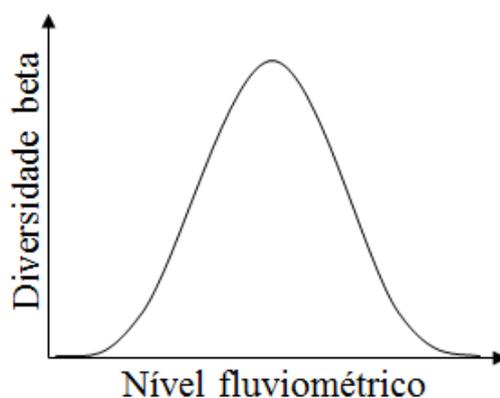
12 O aquecimento global é uma das mudanças climáticas que pode favorecer o  
13 aumento de eventos hidrológicos extremos como, por exemplo, cheias e secas mais  
14 intensas, as quais também podem se tornar cada vez mais frequentes (Watson et al. 1998).  
15 Especialmente os eventos de seca tendem a ocorrer em maior frequência e duração, bem  
16 como com mais intensidade nas próximas décadas (Milly et al. 2005, Seneviratne et al.  
17 2012). Essas variações em eventos climáticos relacionado com o ciclo hidrológico podem  
18 ser ainda mais intensificadas em planícies de inundação, onde o pulso de inundação é um  
19 fator chave na manutenção dos processos ecossistêmicos e padrões de biodiversidade  
20 (Junk et al. 1989, Neiff 1990, Thomaz et al. 2007). Isso porque eventos extremos, como  
21 secas intensas, além de serem imprevisíveis, podem alterar também a estabilidade dos  
22 ecossistemas, com implicações negativas sobre a resiliência ecossistêmica (Scheffer et al.  
23 2001), mesmo para comunidades adaptadas a viver em rios ou planícies de inundação  
24 propensos à eventos periódicos de seca (Bond et al. 2008).

25 A biota aquática pode apresentar diferentes formas de resposta aos distúrbios  
26 ambientais (Lake 2000). Contudo, a sobrevivência após um estresse de seca depende tanto  
27 de características específicas desenvolvidas para suportar um distúrbio, como da  
28 resistência à dessecação e da capacidade de colonizar rapidamente *habitats* por meio da  
29 deriva, dispersão aérea e/ou oviposição (Williams 1987, 1996, Boulton 1989). Neste  
30 cenário, alterações ambientais podem promover mudanças na composição da biota, e  
31 espécies menores, generalistas, com ciclo de vida rápido e tolerantes às situações de  
32 hipoxia, tendem a ser favorecidas (Barclay 1966, Boulton e Lake 1990, Williams 1996,  
33 Magoulick e Kobza 2003, Acuña et al. 2005, Arscott et al. 2010).

34 Eventos de seca extrema em ambientes aquáticos continentais podem levar a

35 consequências mais complexas do que alterações na densidade e riqueza e causar  
36 homogeneização biótica (revisado em Petsch 2016). Esse processo ocorre quando a  
37 dominância de espécies generalistas em detrimento das mais especialistas e raras torna a  
38 composição de espécies nas comunidades mais similares (Elton 1958, McKinney e  
39 Lockwood 1999, Olden et al. 2004). Nesse processo, algumas diferenças biológicas são  
40 perdidas (Olden et al. 2011), e o aumento dessa similaridade pode ocorrer em aspectos  
41 filogenéticos, funcionais, genéticos e taxonômicos, sendo esse último o mais comumente  
42 estudado (Olden e Rooney 2006).

43 Estudos realizados em planícies de inundação neotropicais indicam que a variação  
44 do nível de água pode afetar a heterogeneidade ambiental (Hamilton e Lewis 1990,  
45 Bozelli 1992, Thomaz et al. 2004), além de alterar a temperatura e a disponibilidade de  
46 oxigênio dissolvido, afetando a estrutura da biota aquática (Hille et al. 2014). Variações  
47 na composição das comunidades, sejam temporais ou espaciais, são importantes  
48 componentes ecológicos, que podem ser entendidos como diversidade beta (Anderson et  
49 al. 2011). Esse componente da biodiversidade é relevante para a compreensão da  
50 homogeneização biótica (Smart et al. 2006), pois pode indicar se a variação na  
51 composição de espécies é reduzida (Whittaker 1960, Melo *et al.* 2011) perante um  
52 distúrbio. Modelos conceituais para rios intermitentes predizem a máxima diversidade  
53 beta quando a conectividade e dispersão entre manchas são intermediárias (Larned et al.  
54 2010). Dessa forma, é esperado que variações no pulso de inundação, tanto em eventos  
55 de seca quanto de cheia possam reduzir a diversidade beta das comunidades aquáticas  
56 (Fig. 1).



57

58 Figura 1 – Modelo conceitual sobre as variações da diversidade beta em relação às flutuações do  
59 nível fluviométrico em planícies de inundação.

60

61 O pulso de inundação em áreas de planície pode aumentar a similaridade abiótica

62 e biótica entre os ambientes durante o período de cheia, sugerindo um efeito  
63 homogeneizador (Thomaz et al. 2007, Bozelli et al. 2015). Porém, há uma necessidade  
64 de entender os efeitos de eventos de seca sobre a similaridade das comunidades aquáticas,  
65 principalmente os efeitos das mudanças climáticas em planícies de inundação tropicais  
66 (Scheffer e Carpenter 2003, Van Geest et al. 2007). Assim, embora o efeito da cheia sobre  
67 a fauna aquática seja bem documentado (Lytle 2000), ampliar o conhecimento sobre os  
68 efeitos causados pela seca sobre as comunidades biológicas torna-se fundamental em  
69 sistemas rio-planície de inundação, uma vez que tais eventos tendem a se tornar mais  
70 frequentes (Milly et al. 2005, Seneviratne et al. 2012).

71 Macroinvertebrados bentônicos são organismos com elevado potencial para  
72 análise das relações do impacto de eventos de seca sobre a composição de espécies, pois  
73 tendem a responder de maneira similar aos distúrbios em diferentes regiões (Iwasaki e  
74 Ormerod 2012). Eventos de seca promovem efeitos diretos sobre a perda de água, de  
75 habitat e de organismos, onde apenas espécies resistentes conseguem se estabelecer,  
76 levando a alterações nas estruturas populacionais (Lake 2003, Ledger et al. 2013). Dessa  
77 forma, os macroinvertebrados bentônicos são importantes indicadores da qualidade do  
78 meio em que se encontram (Wilhm e Dorris 1968, Baptista et al. 2014).

79 Testamos a hipótese de que, similarmente aos eventos de cheia, os eventos de seca  
80 extrema promovem homogeneização biótica. Para isso, utilizamos três anos de  
81 amostragens de zoobentos de uma lagoa da planície de inundação do alto rio Paraná, que  
82 passou por um período de seca extrema na última década. Porém, diferentemente dos  
83 eventos de cheia, os quais resultam na homogeneização no sistema rio-planície de  
84 inundação em ampla escala, os eventos de seca extrema podem promover  
85 homogeneização biótica local nos ambientes aquáticos contidos no sistema rio-planície  
86 de inundação. Sendo assim, espera-se que durante a seca a densidade de organismos  
87 resistentes se eleve, a diversidade alfa de espécies seja reduzida, e a diversidade beta de  
88 macroinvertebrados bentônicos entre locais da lagoa também seja reduzida, indicando um  
89 processo de homogeneização biótica em menor escala.

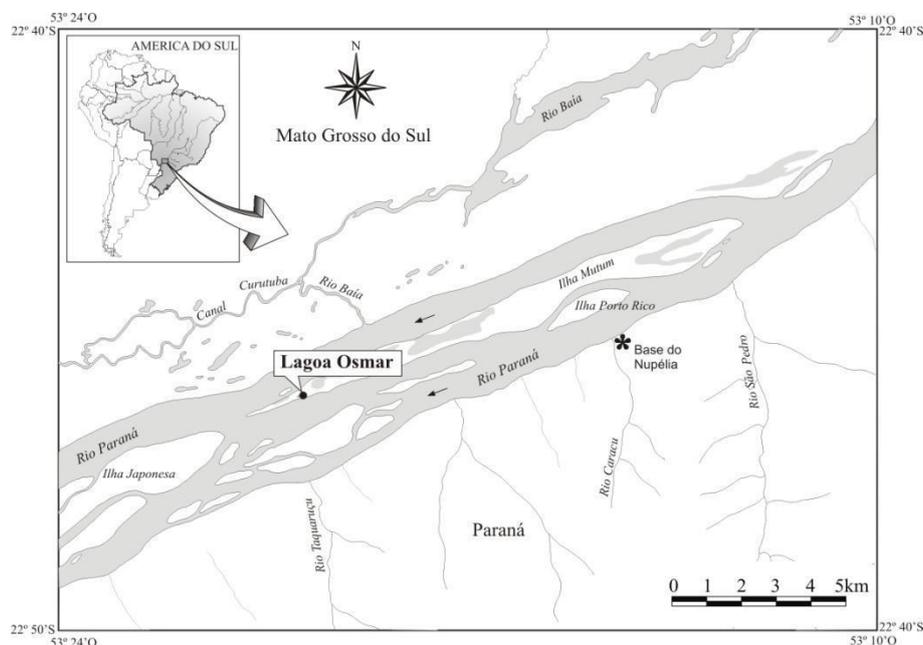
90

## 91 **2 MATERIAL E MÉTODOS**

### 92 **2.1 ÁREA DE ESTUDO**

93 A planície de inundação do alto rio Paraná é composta por uma ampla variedade  
94 de ambientes, incluindo rios, canais secundários e lagoas. O clima da região é classificado  
95 como Cfa (clima tropical-subtropical), de acordo com o sistema de Köppen, apresentando

106 temperatura média anual de 22°C e precipitação média anual de 1500 mm (Eletrosul  
 107 1986). As coletas foram realizadas na Lagoa Osmar, uma pequena lagoa isolada (120 m  
 108 da calha do rio) localizada em uma ilha do rio Paraná (22°46'27,53''S e 53°19'57,95''W)  
 109 (Fig. 2). A lagoa apresenta aproximadamente 60 m de comprimento e 15 m de largura, e  
 110 uma vegetação ripária densa e bem preservada.



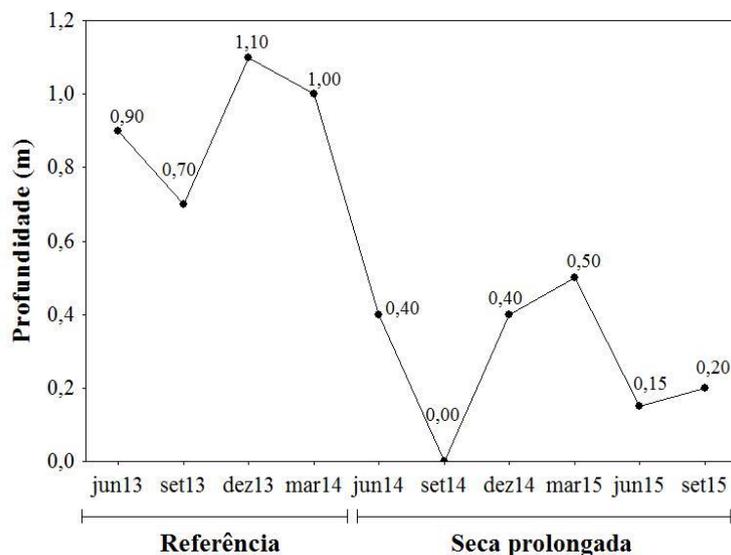
101

102 Figura 2 – Mapa da área de estudo, identificando a localização da Lagoa Osmar na planície de  
 103 inundação do alto rio Paraná.

104

105 Flutuações sazonais no nível da água da planície são afetadas principalmente pela  
 106 dinâmica pluviométrica da bacia e pelo controle das barragens situadas a montante da  
 107 planície. Altos níveis hidrométricos podem ser observados predominantemente entre os  
 108 meses de novembro e março, caracterizados como estação chuvosa, enquanto entre os  
 109 meses de abril e outubro, observam-se níveis inferiores de água, sendo caracterizados  
 110 como estação seca. Assim, ao longo do ano, variações no nível da água são observadas  
 111 devido ao ciclo hidrológico, contudo, durante o ano de 2014, a regulação dos níveis  
 112 hidrométricos do rio Paraná, somada a um período prolongado de acentuada redução dos  
 113 volumes pluviométricos, intensificou o evento de seca. Com isso, foi possível observar  
 114 um acentuado declínio do nível de água da Lagoa Osmar a partir do mês de junho, o qual  
 115 atingiu seu ápice no mês de Setembro de 2014, sendo a lagoa convertida para uma simples  
 116 área de solo hidromórfico. Nos meses seguintes, a profundidade continuou reduzida  
 117 mesmo durante os meses de cheia, caracterizando um ciclo hidrológico atípico, de seca  
 118 prolongada, quando comparado aos meses em que a variação do nível da água apresenta-

119 se como a de um ciclo hidrológico normal – ciclo de referência (Fig. 3). Dessa forma, os  
 120 meses amostrados foram agrupados em dois períodos, ciclo hidrológico de referência, e  
 121 aqueles referentes ao ciclo atípico, aqui denominado como seca prolongada.



122

123 Figura 3 – Variação da profundidade em metros da Lagoa Osmar ao longo dos meses de referência  
 124 com ciclo hidrológico normal e meses de seca prolongada.

125

## 126 2.2 COLETA DE DADOS

127

128 As amostras de sedimento para análise da comunidade de macroinvertebrados  
 129 bentônicos da Lagoa Osmar foram obtidas a partir de coletas trimestrais de junho de 2013  
 130 a setembro de 2015. Esse período contempla um ciclo hidrológico normal (junho de 2013  
 131 à março de 2014) e meses de seca prolongada, com ciclo hidrológico anormal (junho de  
 132 2014 à setembro de 2015). As coletas foram realizadas em três pontos da lagoa (duas  
 133 regiões marginais e o centro), sendo que em cada ponto de amostragem, foram obtidas  
 134 duas amostras de sedimento para análise dos invertebrados, utilizando o pegador de fundo  
 tipo Petersen modificado (0,0345m<sup>2</sup>).

135

136 Após a tomada do material em campo, o mesmo foi acondicionado em galões  
 137 separadamente e lavado com o auxílio de um sistema de peneiras com malhas 2,0; 1,0 e  
 138 0,2 mm. Os organismos retidos nas duas primeiras malhas foram imediatamente fixados  
 139 no álcool 80%, para serem identificados no laboratório. Todo material retido na última  
 140 peneira foi fixado em álcool comercial (92,6°GL) e, posteriormente em laboratório, triado  
 141 sob microscópio estereoscópico. Os organismos encontrados no processo de triagem  
 142 foram identificados à nível de grandes grupos, utilizando chaves de identificação de Pérez  
 (1988) e Mugnai et al. (2010), sendo que o nível de identificação variou entre os grupos

143 (i.e., família para alguns Diptera, ou filo para Nematoda). Organismos pertencentes a  
144 família Chironomidae foram identificados ao menor nível taxonômico possível (gênero,  
145 morfoespécie ou espécie), visto que estes eram os organismos mais abundantes nas  
146 amostras. Para a identificação, foram utilizadas literaturas especializadas de acordo com  
147 os grupos taxonômicos encontrados e guia de chave de identificação para a família de  
148 Chironomidae (Trivinho-Strixino 2011).

149

### 150 2.3 ANÁLISE DOS DADOS

151 A densidade ( $\text{ind.m}^{-2}$ ), riqueza de taxa e diversidade alfa (Shannon-Wiener) foram  
152 utilizadas para descrever a estrutura da comunidade bentônica entre os meses referência  
153 e meses de seca prolongada. A riqueza de taxa foi utilizada na forma rarefeita para que  
154 fosse controlado o efeito da abundância sobre a riqueza. A diversidade de taxa foi  
155 mensurada com o auxílio do software PCOrd versão 5.0 (McCune e Mefford 1999),  
156 enquanto que a rarefação foi calculada no software estatístico R (R Development Core  
157 Team 2015). Diferenças nos atributos da comunidade entre os períodos de amostragem  
158 foram avaliados utilizando testes de Mann-Whitney, após confirmação de que os dados  
159 não atingiram os pressupostos de normalidade e homocedasticidade. Os testes de Mann-  
160 Whitney foram realizados no software Statistica, versão 7.1 (Statsoft 2005).

161 Para avaliar os efeitos do distúrbio de uma seca prolongada sobre a composição  
162 da comunidade de invertebrados foi realizada uma Análise de Coordenadas Principais  
163 (PCoA) obtida a partir de dissimilaridades calculadas a partir dos valores transformados  
164 ( $\log[x+1]$ ) de abundância. A análise foi realizada com o índice de dissimilaridade de  
165 Bray-Curtis, no software estatístico R (R Development Core Team 2015), com a  
166 utilização do pacote *vegan* (Oksanen et al. 2013). Para testar mudanças temporais na  
167 composição das comunidades, foi realizada uma análise de variância multivariada  
168 permutacional PERMANOVA (Anderson et al. 2008), considerando as dissimilaridades  
169 das comunidades entre os períodos amostrados (referência e seca prolongada).

170 Para avaliar a variação da diversidade beta espacial ao longo do tempo, foram  
171 obtidos os valores da diversidade beta espacial das regiões amostradas da lagoa (margens  
172 e centro) para cada mês amostrado. Para isso, os três valores da diversidade beta (margens  
173 e centro) foram utilizados para gerar uma média das distâncias ao centróide em um espaço  
174 multidimensional de uma PCoA, procedimento conhecido como PERMDISP (Anderson  
175 et al. 2006). Os valores da diversidade beta espacial foram então categorizados entre os  
176 meses de referência e de seca prolongada para verificar a existência de diferenças

177 significativas entre os dois agrupamentos. Em seguida, a influência da seca prolongada  
178 sobre a homogeneização biótica foi interpretada a partir da variação temporal da  
179 diversidade beta espacial, pelo uso do coeficiente de variação (CV) de cada mês  
180 amostrado.

181 Todas as análises e gráficos foram realizados separadamente para as matrizes de  
182 organismos identificados a nível de grandes grupos; matrizes com organismos  
183 identificados em grandes grupos retirando a família de Chironomidae e matrizes contendo  
184 apenas Chironomidae identificados a nível de espécie, visto que estes foram os  
185 organismos mais abundantes. Isso porque as altas abundâncias da família Chironomidae  
186 em todos os meses de amostragens poderiam interferir nos resultados, omitindo possíveis  
187 diferenças nos demais grupos de invertebrados entre os períodos. Além disso,  
188 Chironomidae apresenta dispersão aérea quando adultos (e.g., Petsch et al. 2017), e uma  
189 ampla gama de espécies, tanto sensíveis quanto tolerantes às alterações nas condições  
190 ambientais (e.g., Cranston 1995), com várias espécies diferindo quanto suas respostas a  
191 tais alterações (Bêche e Resh 2007).

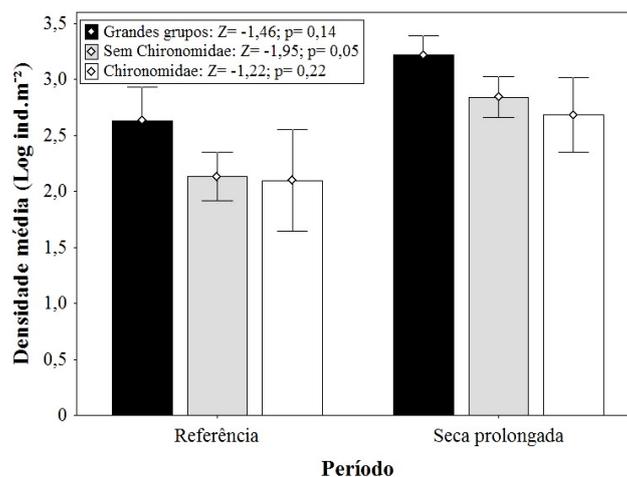
192

### 193 **3 RESULTADOS**

194 Um total de 3925 indivíduos, a nível de grandes grupos, foram encontrados ao  
195 longo de todos os meses amostrados, sendo estes pertencentes a 20 *taxa* diferentes.  
196 Quando observado a de nível de morfoespécie, foram encontrados 2004 indivíduos da  
197 família Chironomidae, pertencentes a 55 espécies.

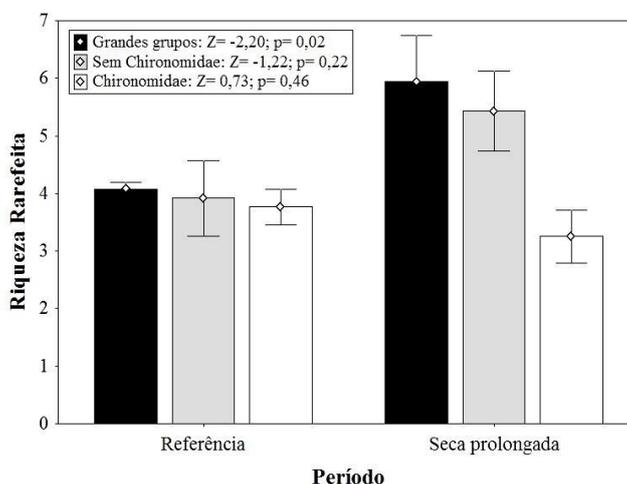
198 A densidade média dos organismos foi maior nos meses de seca prolongada,  
199 quando comparado aos meses de referência. Porém, a diferença na densidade foi  
200 estatisticamente significativa apenas para os dados de grandes grupos retirando a família  
201 Chironomidae ( $Z = -1,95$ ;  $p = 0,05$ ) (Fig. 4). Diferenças significativas para a riqueza de  
202 taxa foram observadas apenas para os dados de grandes grupos ( $Z = -2,20$ ;  $p = 0,02$ ) (Fig.  
203 5), sendo a maior riqueza observada nos meses de seca prolongada. Resultados similares  
204 foram observados para os dados de grandes grupos retirando a família Chironomidae ( $Z =$   
205  $-1,22$ ;  $p = 0,22$ ), entretanto, não houve diferença significativa entre os períodos (Fig. 5).  
206 Por outro lado, não foi observada variação significativa para os dados das espécies de  
207 Chironomidae ( $Z = 0,73$ ;  $p = 0,46$ ), sendo a maior riqueza registrada nos meses de  
208 referência. Para a diversidade de Shannon, os maiores valores médios, para as três  
209 matrizes de dados, foram registrados na seca prolongada, entretanto, diferenças  
210 significativas foram observadas apenas para os dados de grandes grupos ( $Z = -2,20$ ;  $p =$

211 0,02) e grandes grupos retirando a família Chironomidae ( $Z = -2,20$ ;  $p = 0,02$ ) (Fig. 6).



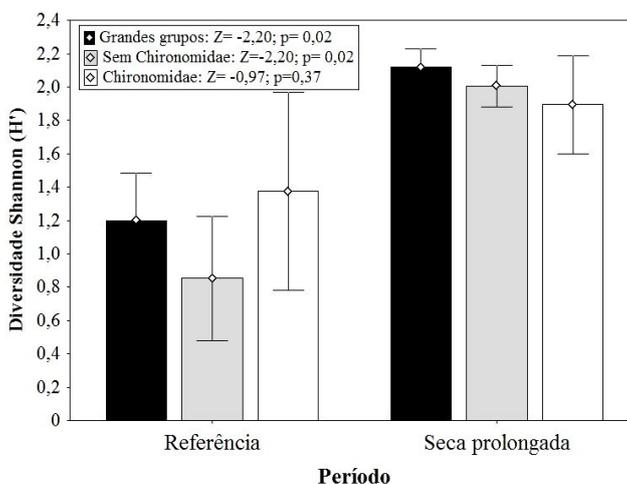
212

213 Figura 4 – Média e erro padrão da densidade de invertebrados nos meses de referência e seca  
214 prolongada, considerando as três matrizes de dados utilizadas.



215

216 Figura 5 – Média e erro padrão da riqueza rarefeita nos meses de referência e seca prolongada,  
217 considerando as três matrizes de dados utilizadas.



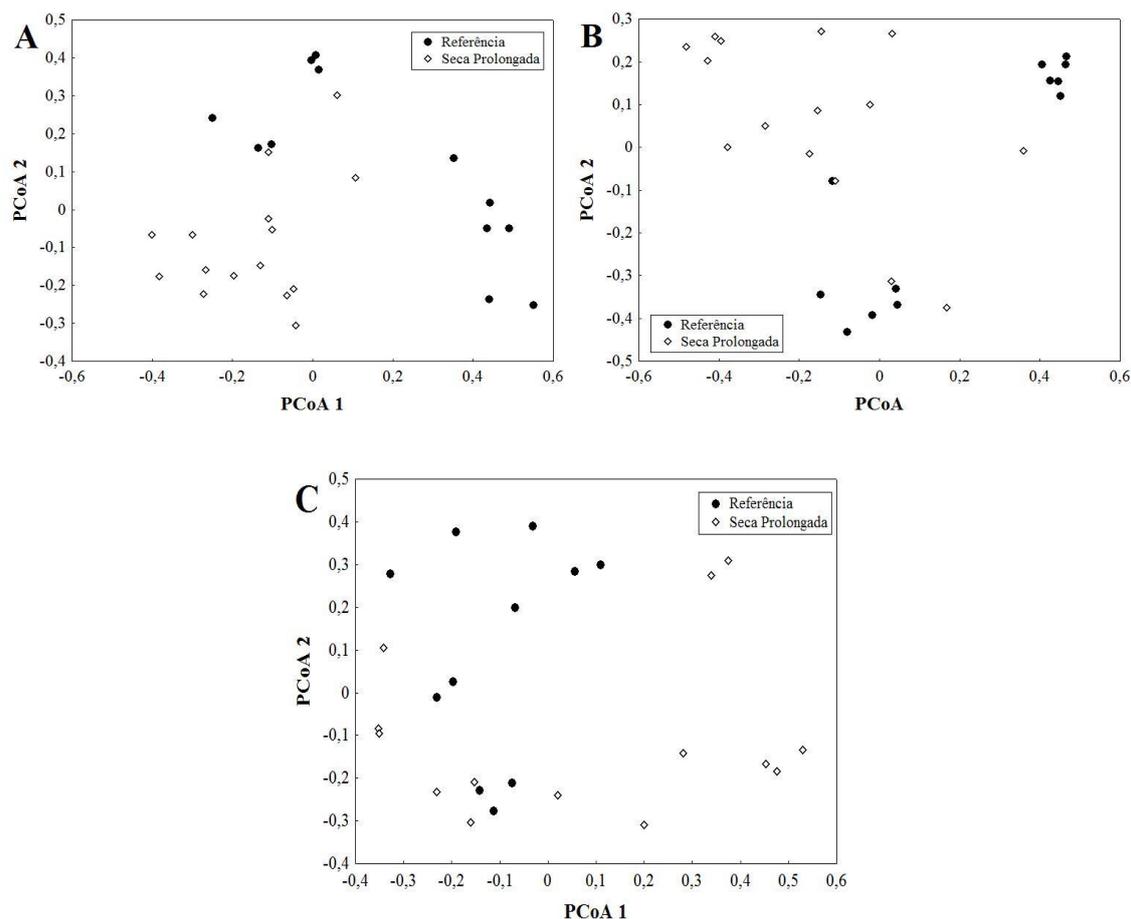
218

219 Figura 6 – Média e erro padrão da diversidade de Shannon-Wiener nos meses de referência e  
220 seca prolongada, considerando as três matrizes de dados utilizadas.

221

222 Foi possível observar uma segregação da composição das comunidades entre os  
 223 períodos de referência e seca prolongada, para todos os conjuntos de dados (Fig. 7), com  
 224 variações significativas na composição para os dados de grandes grupos ( $F = 7,018$ ;  $P =$   
 225  $0,001$ ), para os dados de grandes grupos retirando a família Chironomidae ( $F = 4,041$ ;  $P =$   
 226  $0,001$ ) e para os dados de espécies de Chironomidae ( $F = 2,352$ ;  $P = 0,006$ ).

227

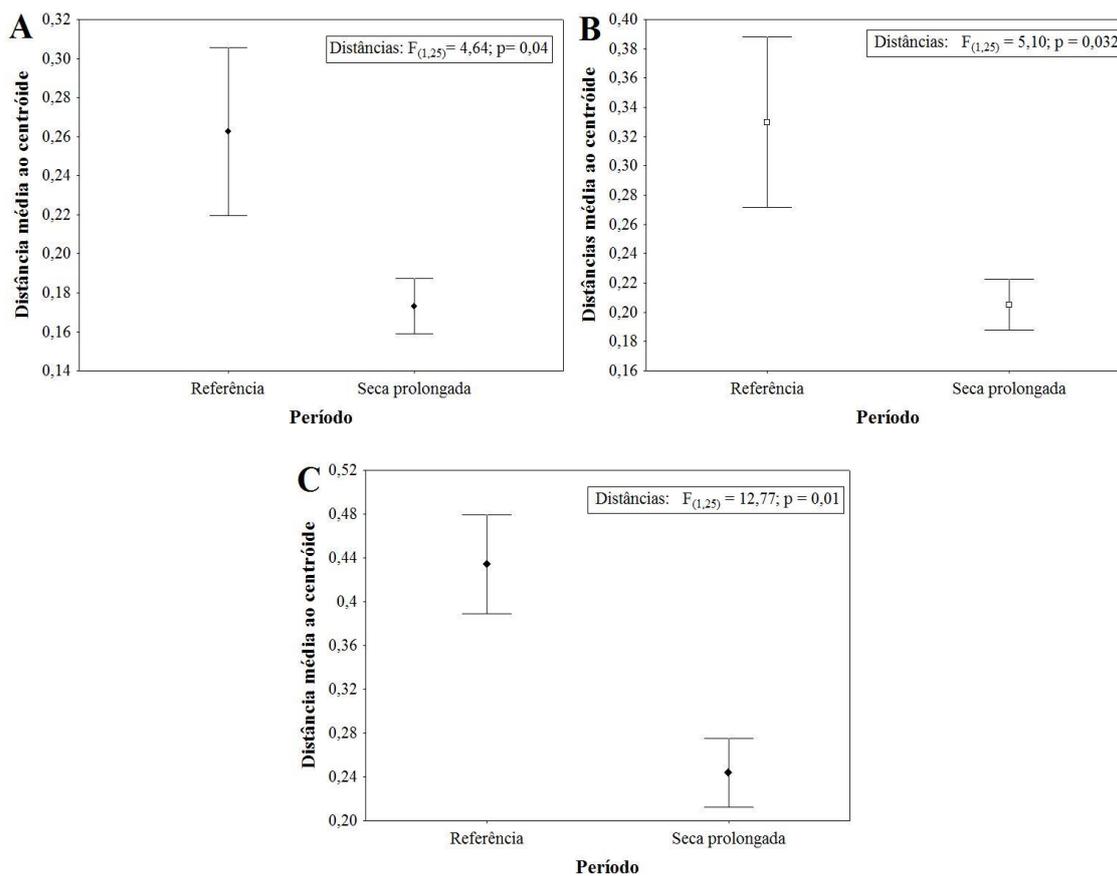


228

229 Figura 7 – Diagrama de ordenação da PCoA baseado nas dissimilaridades de Bray-Curtis das  
 230 diferentes matrizes de dados em relação aos períodos amostrados. A= grandes grupos; B= grandes  
 231 grupos com remoção da família Chironomidae; C= espécies de Chironomidae.  
 232

233 Considerando o valor médio da diversidade beta espacial obtida durante o período  
 234 de referência e seca prolongada, foram observadas diferenças estatisticamente  
 235 significativas para todos os conjuntos de dados analisados (Fig. 8). Os menores valores  
 236 de distância ao centróide foram observados durante a seca prolongada para todas as  
 237 matrizes de dados, indicando uma maior similaridade da comunidade local,  
 238 consequentemente, homogeneização biótica.

239



240

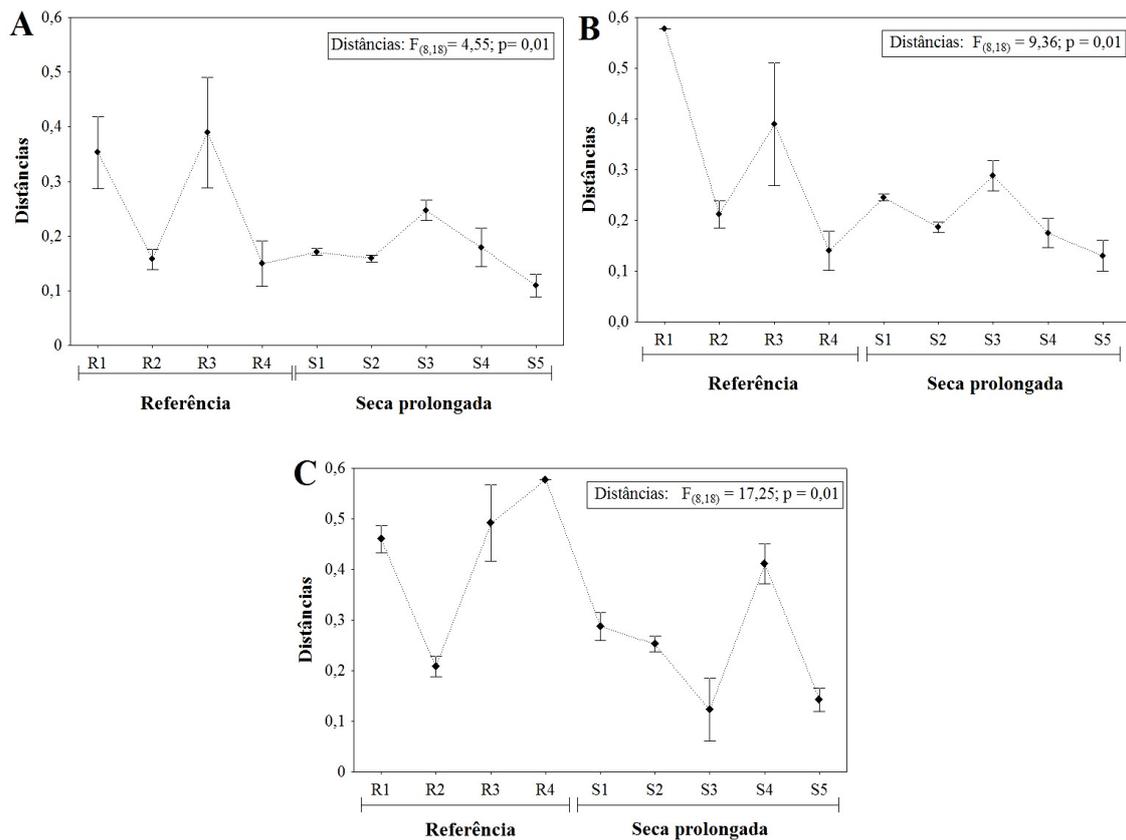
241

242 Figura 8 – Diversidade beta média agrupada entre os períodos de referência e seca prolongada  
 243 (considerando a média e erro-padrão dos valores). A= matriz de grandes grupos; B= grandes  
 244 grupos retirando a família Chironomidae; C= espécies de Chironomidae.

245

246 Apesar de todos os conjuntos de dados apresentarem diferenças significativas na  
 247 diversidade beta espacial ao longo do tempo (Fig. 9), os coeficientes de variação (CV)  
 248 foram mais reduzidos nos meses de seca prolongada para os dados de grandes grupos  
 249 ( $CV_{\text{referência}} = 0,48$ ;  $CV_{\text{seca prolongada}} = 0,28$ ) e grandes grupos sem Chironomidae  
 250 ( $CV_{\text{referência}} = 0,54$ ;  $CV_{\text{seca prolongada}} = 0,13$ ). Entretanto, tal redução não foi observada para  
 251 a matriz de espécies de Chironomidae ( $CV_{\text{referência}} = 0,36$ ;  $CV_{\text{seca prolongada}} = 0,40$ ).

252



253

254

255 Figura 9 – Flutuação da média e erro padrão das distâncias de Bray-Curtis (diversidade beta)  
 256 calculadas espacialmente nos períodos de referência e seca prolongada. A= matriz de grandes  
 257 grupos; B= matriz de grandes grupos retirando a família Chironomidae; C= espécies de  
 258 Chironomidae. R1 a R4 = amostragens referentes aos meses de jun/13, set/13, dez/13 e mar/14.  
 259 S1 a S5 = amostragens referentes aos meses de jun/14, dez/14, mar/15, jun/15 e set/15.

260

## 261 4 DISCUSSÃO

262 A hipótese inicial de que a seca prolongada promoveria uma homogeneização da  
 263 comunidade em nível local foi corroborada para todos os conjuntos de dados analisados.  
 264 Por outro lado, apesar do aumento da densidade dos organismos na seca prolongada, a  
 265 seca não reduziu a riqueza e a diversidade alfa como esperado, uma vez que as maiores  
 266 riquezas e diversidade alfa foram, com exceção de Chironomidae, encontradas neste  
 267 período.

268 Mesmo com a elevada riqueza e diversidade alfa observada para as matrizes de  
 269 grandes grupos, e grandes grupos retirando a família de Chironomidae, é provável que os  
 270 mesmos *taxa* tenham sido persistentes ao longo dos meses de seca prolongada, visto que  
 271 os menores valores do coeficiente de variação foram observados nesse período. Da  
 272 mesma forma, a elevada densidade de organismos de todas as matrizes testadas  
 273 encontrada durante os meses de seca prolongada pode estar relacionada com a alta

274 resistência de alguns indivíduos em situações desfavoráveis, como os organismos mais  
275 generalistas, que normalmente apresentam um tamanho corporal reduzido (Lancaster e  
276 Hildrew 1993). Além disso, em situações de seca, os macroinvertebrados bentônicos  
277 podem ser favorecidos pelo declínio no número de predadores, visto que eles servem  
278 como fonte de alimento para vários peixes.

279 Algumas mudanças ecológicas que ocorrem ao longo de um processo de seca  
280 podem apresentar-se inicialmente de maneiras graduais, entretanto, o cessar total de fluxo  
281 leva a consequências imediatas, como perda de *habitat* e alteração nas condições físico-  
282 químicas do corpo d'água (Lake 2003). Tais argumentos podem corroborar à menor  
283 riqueza de Chironomidae encontrada durante a seca prolongada. Os rápidos ciclos de vida  
284 de Chironomidae (Ledger et al. 2011) e a habilidade de dispersão ativa aérea quando  
285 adultos (Petsch et al. 2017) são possíveis estratégias que permitem que estes evitem o  
286 ressecamento local. Adicionalmente, segundo Hille (2014), apesar de Chironomidae  
287 apresentar grande capacidade de explorar a zona hiporréica, é improvável que esses  
288 invertebrados utilizem tal região como refúgios durante a seca.

289 A substituição esperada das espécies generalistas em detrimento daquelas mais  
290 sensíveis às mudanças ambientais (Olden e Rooney 2006, Magalhães et al. 2007, Olden  
291 et al. 2011), pode ter determinado que apenas aquelas capazes de sobreviver em condições  
292 desfavoráveis conseguiram se manter no ambiente. Consequentemente, o aumento nas  
293 densidades dos *taxa* mais generalistas, como observado no resultado da PERMANOVA,  
294 indica que a composição de espécies foi alterada entre o período de referência e seca  
295 prolongada. Tais variações podem ser resultantes do fato de que perante eventos de seca,  
296 os invertebrados tendem a apresentar de baixa a moderada resistência, de acordo com a  
297 duração do evento (Boulton 2003) e variações na resiliência em relação a composição,  
298 riqueza e abundância da comunidade (Caruso 2002, Bêche et al. 2009), com respostas  
299 espécie-específicas (Boulton 2003, Lake 2003). Resultados similares mostrando  
300 mudanças nas comunidades perante períodos de seca e períodos sem relato desta, foram  
301 também encontrados para invertebrados de riachos (e.g., Bêche e Resh 2007, Bêche et al.  
302 2009, Sponseller et al. 2010).

303 A diversidade beta espacial revelou quedas nas variações dos valores durante todo  
304 o período de seca prolongada, principalmente para os dados de grandes grupos e grandes  
305 grupos sem Chironomidae. Tais diferenças indicam que, apesar das taxas de substituição  
306 das espécies entre os meses terem sido similares, quando analisada a diversidade beta  
307 dentro de cada mês, as comunidades foram mais similares entre si nos períodos de seca

308 do que nos de referência, ressaltando os efeitos da seca sobre a homogeneização local das  
309 comunidades biológicas. Isto porque eventos de seca extrema podem promover a seleção  
310 de apenas alguns subconjuntos de espécies adaptadas a tais condições, agindo como filtro  
311 ambiental sobre as comunidades (Chase 2007).

312 Tendo em vista o aumento na frequência e intensidade de eventos extremos nos  
313 próximos anos (Milly et al. 2005, Seneviratne et al. 2012), e considerando a  
314 homogeneização das comunidades observada neste estudo para o período de seca  
315 prolongada, é previsto uma maior similaridade entre as comunidades locais. Com isso,  
316 outras consequências podem ser esperadas, como alta vulnerabilidade à outras mudanças  
317 ambientais devido à sincronia entre comunidades, com alterações na estabilidade destas,  
318 além dos danos causados aos serviços e funções ecossistêmicas, como por exemplo, a  
319 redução da resiliência ecossistêmica e a consequente perda de variabilidade funcional das  
320 comunidades (Olden et al. 2004). Isso porque períodos de seca prolongada podem causar  
321 desde perdas no número de espécies até extinções locais, tanto para as comunidades de  
322 invertebrados (Boulton 2003) quanto para as comunidades de peixes (Magalhães et al.  
323 2007).

324 Uma vez que, apenas o mesmo grupo de organismos foi capaz de permanecer ao  
325 longo dos meses de seca prolongada, como evidenciado pelos resultados do coeficiente  
326 de variação da dispersão multivariada, é esperada que a substituição da comunidade entre  
327 esses meses também tenha sido reduzida. Desta forma, a redução na substituição da  
328 comunidade associada à alta tolerância de apenas alguns organismos podem ter sido os  
329 principais mecanismos responsáveis pelo aumento da similaridade das comunidades  
330 observado pelos resultados da PERMDISP neste período.

331 Além das diferenças na dispersão dos grupamentos quando comparados apenas os  
332 períodos de referência e seca prolongada, as composições dos *taxa* também foram  
333 distintas entre os períodos. Em um cenário de mudanças globais em que a presença de  
334 eventos extremos se tornará mais frequente, é esperada uma interferência na recuperação  
335 total das comunidades, na qual um outro fator preocupante seria a maior susceptibilidade  
336 destes locais à invasão de espécies (Woodward et al. 2010). Tal fato está relacionado  
337 possivelmente ao aumento tanto da similaridade das comunidades (Olden 2006), quanto  
338 às mudanças de nicho das espécies e a presença de nichos vagos (Hiero et al. 2005,  
339 Broennimann et al. 2007), uma vez que, como demonstrado aqui, apenas um pequeno  
340 conjunto de espécies consegue se estabelecer em condições de seca prolongada.

341 Apesar da escassez de eventos extremos até então observados, o que justifica o

342 reduzido número de réplicas utilizados, a homogeneização biótica encontrada serve de  
343 alerta para os próximos anos, os quais tenderão a ser mais secos em determinadas regiões  
344 do globo (Seneviratne et al. 2012). Diante dessas evidências, é possível que, com a  
345 previsão de aumento na frequência de eventos extremos, a comunidade não mais se  
346 reconstitua. Isso porque, como observado neste estudo, durante toda a seca prolongada, a  
347 comunidade apresentou um baixo coeficiente de variação dos valores de similaridade.  
348 Dessa forma, a redução na substituição das espécies nesse período (i.e., baixo *turnover*),  
349 pode indicar que o sistema tenha sua resiliência reduzida, impedindo que este retorne às  
350 suas características originais após determinados eventos extremos, como secas  
351 prolongadas. Além disso, o aumento na frequência de ocorrência de períodos prolongados  
352 de seca, poderia promover uma estrutura de comunidade alternativa e potencialmente  
353 causar um regime de alternância entre estruturas de comunidades.

354

355

## 356 REFERÊNCIAS

- 357 Acuña, V., I. Muñoz, A. Giorgi, M. Omella, F. Sabater, e S. Sabater. 2005. Drought and  
358 postdrought recovery cycles in an intermittent Mediterranean stream: structural  
359 and functional aspects. *Journal of the North American Benthological Society*,  
360 24:919-933.
- 361 Anderson, M. J., K. E. Ellingsen, e B. H. McArdle. 2006. Multivariate dispersion as a  
362 measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9:683-693.
- 363 Anderson, M. J., R. N. Gorley, e K. R. Clarke. 2008. *Permanova For Primer: Guide to*  
364 *Software and Statistical Methods*. Plymouth, Primer-E Ltd.
- 365 Anderson, M. J., T. O. Crist, J. M. Chase, M. Vellend, B. D. Inouye, A. L. Freestone, N.  
366 J. Sanders, H. V. Cornell, L. S. Comita, K. F. Davies, S. P. Harrison, N. J. B.  
367 Kraft, J. C. Stegen, e N. G. Swenson. 2011. Navigating the multiple meanings of  
368  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14:19-28.
- 369 Arscott, D. B., S. Larned, M. R. Scarsbrook, e P. Lambert. 2010. Aquatic invertebrate  
370 community structure along an intermittence gradient: Selwyn River, New  
371 Zealand. *Journal of the North American Benthological Society* 29:530-545.
- 372 Baptista V. A., M. B. Antunes, A. R. Martello, N. S. B. Figueiredo, A. M. B. Amaral, E.  
373 Secretti, e B. Braun. 2014. Influence of environmental factors on the distribution  
374 of families of aquatic insects in rivers in southern Brazil. *Ambiente e Sociedade*

- 375 17:153-174.
- 376 Barclay, M. H. 1966. An ecological study of a temporary pond near Auckland, New  
377 Zealand. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 17: 239-258.
- 378 Bêche L. A, e V. H. Resh. 2007. Short-term climatic trends affect the temporal variability  
379 of macroinvertebrates in California 'Mediterranean' streams. *Freshwater Biology*,  
380 52:2317-2339.
- 381 Bêche L. A, P. G. Connors, V. H. Resh, e A. M. Merenlender. 2009. Resilience of fishes  
382 and invertebrates to prolonged drought in two California streams. *Ecography*  
383 32:778-788.
- 384 Bond, N. R., P. S. Lake, A. H. Arthington. 2008. The impacts of drought on freshwater  
385 ecosystems: an Australian perspective. *Hydrobiologia* 600:3-16.
- 386 Boulton, A. J. 1989. Over-summering refuges of aquatic macroinvertebrates in two  
387 intermittent streams in central Victoria. *Transactions of the Royal Society of*  
388 *South Australia* 113: 23-34.
- 389 Boulton, A. J., e P. S. Lake. 1990. The ecology of two intermittent streams in Victoria,  
390 Australia. I. Multivariate analyses of physicochemical features. *Freshwater*  
391 *Biology* 24:123-141.
- 392 Boulton A. J. 2003. Parallels and contrasts in the effects of drought on stream  
393 macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, 48:1173-1185.
- 394 Bozelli, R. L. 1992. Composition of the zooplankton community of Batata and Mussura  
395 lakes and the Trombetas River, State of Paraná, Brazil. *Amazoniana-Limnologia*  
396 *et Oecologia Regionalis Systemae Fluminis Amazonas* 12:239-261.
- 397 Bozelli, R. L., S. M. Thomaz, A. A. Padial, P. M. Lopes, e L. M. Bini. 2015. Floods  
398 decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an  
399 Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia* 753:233-241.
- 400 Broennimann, O., U. A. Treier, H. Müller-Schärer, W. Thuiller, A. T. Peterson, e A.  
401 Guisan. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion.  
402 *Ecology Letters*, 10:701-709.
- 403 Chase, J. M. 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly.  
404 *PNAS*, 104:17430–17434.
- 405 Clarke A, R. MacNally, N. Bond N, e P. S. Lake. 2010. Flow permanence affects aquatic  
406 macroinvertebrate diversity and community structure in three headwater streams  
407 in a forested catchment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*

- 408 67:1649-1657.
- 409 Caruso, B. S. 2002. Temporal and spatial patterns of extreme low flows and effects on  
410 stream ecosystems in Otago, New Zealand. *Journal of Hydrology* 257:115-133.
- 411 Cranston, P. S. 1995. Biogeography. Página 62-84 in P. Armitage, L.C. Pinder, P. S.  
412 Cranston. (editores.) *The Chironomidae: The biology and ecology of non-biting*  
413 *midges*. Chapman and Hall, Londres.
- 414 Easterling, D. R., G. A. Meehl, C. Parmesan, S. A. Changnon, T. R. Karl, e L. O. Mearns.  
415 2000 Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science* 289:2068-  
416 2074.
- 417 Eletrosul. 1986. Ilha Grande: A vegetação da área de influência do reservatório da Usina  
418 Hidrelétrica de Ilha Grande (PR/MS). Florianópolis.
- 419 Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. University of Chicago  
420 Press, Chicago.
- 421 Hamilton, S. K., e W. M. 1990. Lewis Basin morphology in relation to chemical and  
422 ecological characteristics of lakes on the Orinoco River floodplain, Venezuela.  
423 *Archiv für Hydrobiologie* 119:393-425.
- 424 Hille S., E. A. Kristensen, D. Graeber, T. Riis, N. K. Jorgensen, e A. Baattrup-Pedersen.  
425 2014. Fast reaction of macroinvertebrate communities to stagnation and drought  
426 in streams with contrasting nutrient availability. *Freshwater Science* 33:847-859.
- 427 Hierro J. L., e J. L. Maron, R. M. Callaway. 2005. A biogeographical approach to plant  
428 invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range.  
429 *Journal of Ecology* 93:5-15.
- 430 Iwasaki, Y., e S. J. Ormerod. 2012. Estimating safe concentrations of heavy metals from  
431 inter-continental field data on river macroinvertebrates. *Environmental Pollution*,  
432 166:182-166.
- 433 Jentsch, A. e C. Beierkuhnlein. 2008. Research frontiers in climate change: effects of  
434 extreme meteorological events on ecosystems. *Comptes Rendus Geoscience*  
435 340:621-628.
- 436 Junk, W. J., P. B. Bayley e R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain  
437 systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 106:110-127.
- 438 Lake, P. S. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of North*  
439 *American Benthological Society* 19:573-592.
- 440 Lake, P. S. 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters.

- 441           Freshwater Biology 48:1161-1172.
- 442 Lake, P. S. 2011. Drought and Aquatic Ecosystems: Effects and Responses. Wiley.  
443           Chichester.
- 444 Lancaster, J. e A. G. Hildrew. 1993. Flow refugia and the microdistribution of lotic  
445           macroinvertebrates. Journal of the North American Benthological Society 12:  
446           385-393.
- 447 Larned, S. T., T. Datry, D. B. Arscott e K. Tockner. 2010. Emerging concepts in  
448           temporary-river ecology. Freshwater Biology 55:717–738.
- 449 Ledger, M. E., F. K. Edwards, L. E. Brown, A. M. Milner e G. Woodward. 2011. Impact  
450           of simulated drought on ecosystem biomass production: an experimental test in  
451           stream mesocosms. Global Change Biology 17:2288–2297.
- 452 Ledger, M. E., L. E. Brown, F. K. Edwards, L. N. Hudson, A. M. Milner e G. Woodward.  
453           2013. Extreme climatic events alter aquatic food webs: a synthesis of evidence  
454           from a mesocosm drought experiment. Páginas 343-395. *in*: G. Woodward e E. J.  
455           O’Gorman (editores). Advances in Ecological Research: Global change in  
456           multispecies systems. Elsevier Academic Press Inc. Londres.
- 457 Lytle, D. A. 2000. Biotic and abiotic effects of flash flooding in a montane desert stream.  
458           Archiv für Hydrobiologie 150:85-100.
- 459 Magalhães, M. F, P. Beja, I. J. Schlosser e M. J. Collares-Pereira. 2007. Effects of multi-  
460           year droughts on fish assemblages of seasonally drying Mediterranean streams.  
461           Freshwater Biology 52:1494-1510.
- 462 Magoulick, D. D. e R. M. Kobza. 2003. The role of refugia for fishes during drought: a  
463           review and synthesis. Freshwater Biology 48:1186-1198.
- 464 McCune, B. e M. J. Mefford. 1999. PC-ORD: Multivariate Analysis of Ecological Data;  
465           Version 5.0. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- 466 McKinney, M. L. e J. L. Lockwood. 1999. Biotic homogenization: a few winners  
467           replacing many losers in the next mass extinction. Trends in Ecology & Evolution  
468           14:450-453.
- 469 Milly, P. C. D., K. A. Dunne e A. V. Vecchia. 2005. Global pattern of trends in streamflow  
470           and water availability in a changing climate. Nature 438:347-350.
- 471 Melo, A. S., F. Schneck, L. U. Hepp, N. R. Simões, T. Siqueira, e L. M. Bini. 2011.  
472           Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity  
473           in aquatic ecosystems. Acta Limnologica Brasiliensia 23:318-331.

- 474 Mugnai R., J. L. Nessimian e D. L. Baptista. 2010. Manual de identificação de  
475 macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro. Technical Books. Rio  
476 de Janeiro.
- 477 Neiff, J. J. 1990. Ideas para la interpretacion ecologica del Parana. *Interciencia* 15: 424-  
478 441.
- 479 Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L.  
480 Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens e H. Wagner. 2013. *Vegan: Community  
481 Ecology Package*. R package version 2.0-8, 2013. Available in [http://CRAN.R-  
482 project.org/package=vegan](http://CRAN.R-project.org/package=vegan).
- 483 Olden, J. D. N. R. Poff, M. R. Douglas, M. E. Douglas e K. D. Fausch. Ecological and  
484 evolutionary consequences of biotic homogenization. 2004. *Trends in Ecology  
485 and Evolution* 19:18-24.
- 486 Olden, J. D. 2006. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation  
487 biogeography. *Journal of Biogeography* 33:2027–2039.
- 488 Olden, J. D e T. P. Rooney. 2006. On defining and quantifying biotic homogenization.  
489 *Global Ecology Biogeography* 15:113-120.
- 490 Olden, J. D., J. L. Lockwood e C. L. Parr. 2011. Biological Invasions and the  
491 Homogenization of Faunas and Floras. Páginas 224-243 *in*: R.J. Whittaker e R. J.  
492 Ladle (editores). *Conservation biogeography* Wiley-Blackwell, Oxford.  
493 Inglaterra.
- 494 Pérez, G. R. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del  
495 Departamento de Antioquia. Editorial Presencia Ltda. Bogotá.
- 496 Petsch, D. K. 2016. Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater  
497 ecosystems. *International Review of Hydrobiology* 101:113-122.
- 498 Petsch, D. K, G. D. Pinha e A. M. Takeda. 2017. Dispersal mode and flooding regime as  
499 drivers of benthic metacommunity structure in a Neotropical floodplain.  
500 *Hydrobiologia* 788:131-141.
- 501 R Development Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical  
502 computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 503 Scheffer, M, S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke, e B. Walker. 2001. Catastrophic shifts  
504 in ecosystems. *Nature* 413:591-596.
- 505 Scheffer, M. e S. R. Carpenter. 2003. Catastrophic shifts in ecosystems: linking theory to

- 506 observations. *Trends in Ecology & Evolution* 18:648–656.
- 507 Seneviratne, S. I, N. Nicholls, D. Easterling, C. M. Goodess, S. Kanae, J. Kossin, Y. Luo,  
508 J. Marengo, K. McInnes, M. Rahimi, M. Reichstein, A. Sorteberg, C. Vera e X.  
509 Zhang. 2012. Changes in Climate Extremes and their Impacts on the Natural  
510 Physical Environment. Páginas 109-230 *in*: C. B. Field, V. Barros, T. F. Stocker,  
511 D. Qin, D. J. Dokken, K. L. Ebi, M. D. Mastrandrea, K. J. Mach, G. K. Plattner,  
512 S. K. Allen, M. Tignor e P. M. Midgley (editores). *Managing the Risks of Extreme*  
513 *Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation. A Special Report*  
514 *of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change*  
515 *(IPCC)*, Cambridge University Press: Cambridge, UK and New York.
- 516 Smart, S., K. Thompson, R. H. Marrs, M. G. Le Duc, L. C. Maskell e L. G. Firbank. 2006.  
517 Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified  
518 ecosystems. *Proceedings of the Biological Royal Society* 273:2659–2665.
- 519 Sponseller, R. A., N. B. Grimm, A. J. Boulton e J. L. Sabo. 2010. Responses of  
520 macroinvertebrate communities to long-term flow variability in a Sonoran Desert  
521 stream. *Global Change Biology* 16:2891-2900.
- 522 Statsoft, Inc. 2005. Statistica (data analysis software system), version 7.1. Available in  
523 [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- 524 Thomaz, S. M., T. A. Pagioro, L. M. Bini, M. C. Roberto e R. R. A. Rocha. 2004.  
525 Limnology of the upper Paraná floodplain habitats: patterns of spatiotemporal  
526 variations and influence of the water levels. Páginas 37-41 *in*: A. A. Agostinho,  
527 L. Rodrigues, L. C. Gomes, S. M. Thomaz e Miranda LE (editores.). *Structure and*  
528 *functioning of the Paraná river and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD – Sítio*  
529 *6)*. Eduem. Maringá.
- 530 Thomaz, S. M., L. M. Bini e R. L. Bozelli. 2007. Floods increase similarity among aquatic  
531 habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579:1–13.
- 532 Trivinho-Strixino, S. 2011. Larvas de Chironomidae. Guia de Identificação.  
533 Hidrobiologia/Lab. Entomologia Aquática/UFSCar. São Carlos.
- 534 Van Geest, G. J., H. Coops, M. Scheffer e E. H. Van Nes. 2007. Long transients near the  
535 ghost of a stable state in eutrophic shallow lakes with fluctuating water levels.  
536 *Ecosystems* 10:36-46.
- 537 Watson, R. T., M. C. Zinyowera e R. H. Moss. 1998. *The regional impact of climate*  
538 *change: an assessment of vulnerability*. Cambridge University Press. Cambridge.  
539 Inglaterra.

- 540 Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California.  
541 Ecological Monographs 30:280–338.
- 542 Wilhm, J. L. e T. C. Dorris. 1968. Biological parameters for water quality criteria.  
543 BioScience 18:477–481.
- 544 Williams, D. D. 1987. The Ecology of Temporary Waters. Timber Press, Portland,  
545 Oregon.
- 546 Williams, D. D. 1996. Environmental constraints in temporary fresh waters and their  
547 consequences for the insect fauna. Journal of the North American Benthological  
548 Society 15:634–650.
- 549 Wood, P. J e G. E. Petts. 1999. The influence of drought on chalk stream  
550 macroinvertebrates. Hydrological Processes 13:387–399.
- 551 Woodward, G., D. M. Perkins e L. E. Brown. 2010. Climate change and freshwater  
552 ecosystems: impacts across multiple levels of organization. Philosophical  
553 Transactions of the Royal Society B 365:2093-2106.