

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

YARA MORETTO BAGATINI

Estrutura e conteúdo de energia da comunidade de invertebrados aquáticos em
reservatórios neotropicais no Estado do Paraná, Brasil

Maringá
2008

YARA MORETTO BAGATINI

Estrutura e conteúdo de energia da comunidade de invertebrados aquáticos em
reservatórios neotropicais no Estado do Paraná, Brasil

Tese 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
Doutor em Ciências Ambientais.
Área de Concentração: Ciências Ambientais.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Evanilde Benedito
Co-orientadora: Dr^a. Janet Higuti

Maringá
2008

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

B144e Bagatini, Yara Moretto, 1978-
Estrutura e conteúdo de energia da comunidade de invertebrados aquáticos em reservatórios neotropicais no Estado do Paraná, Brasil / Yara Moretto Bagatini. -- Maringá, 2008.
69 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2008.

Orientador: Profª Drª Evanilde Benedito.

Co-Orientador: Janet Higuti.

1. Invertebrados aquáticos - Biomassa - Reservatórios - Paraná (Estado). 2. Invertebrados aquáticos - Calorimetria - Reservatórios - Paraná (Estado). I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em "Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais".

CDD 22. ed. -592.176313098162
NBR/CIP - 12899 AACR

FOLHA DE APROVAÇÃO

YARA MORETTO BAGATINI

Estrutura e conteúdo de energia da comunidade de invertebrados aquáticos em reservatórios neotropicais no Estado do Paraná, Brasil

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais pela comissão julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof^a Dr^a Evanilde Benedito
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof^a Dr^a Gilza Maria de Souza-Franco
Universidade Comunitária de Chapecó (UNOCHAPECÓ)

Prof. Dr. Raoul Henry
Universidade Estadual Paulista Júlio Mesquita Filho (UNESP-Botucatu)

Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Luiz Felipe Machado Velho
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 05 de setembro de 2008.

Local da defesa: Anfiteatro do Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Á Jeová Deus que me deu força e coragem para chegar até aqui, me sustentando nos momentos mais difíceis. “Não tenhas medo, pois estou contigo. Não olhes em volta, pois eu sou teu Deus. Vou fortificar-te. Vou realmente ajudar-te. Vou deveras segurar-te firmemente com a minha direita de justiça” (Isa. 41:10).

Ao meu amado esposo Ailton Bagatini por todo amor, carinho, confiança, apoio e principalmente pela sua paciência que foram fundamentais para que eu chegasse até aqui. Por suportar minhas ausências e estar ao meu lado em todos os momentos.

Aos meus amados pais Antonio P. Moretto e Maria F. Moretto por todo amor, dedicação e incentivo durante toda a minha vida.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

À Profa. Dra. Evanilde Benedito agradeço a confiança, oportunidade, respeito, amizade, e orientação, os quais permitiram que eu cumprisse mais essa etapa da minha vida profissional.

À Dra. Janet Higuti pela grande amizade, orientação, carinho e confiança. Janet você sabe o quanto suas sugestões e ajuda foram valiosas para a minha formação profissional e para que eu chegasse até aqui.

Aos membros da banca, Drs. Raoul Henry, Gilza Maria de Souza-Franco, Luiz Felipe Machado Velho e Ângelo Antônio Agostinho, e aos suplentes Drs. Suzana Trivinho-Strixino e Fabio Amodêo Lansac Tôha, pelo aceite em participar da banca examinadora e concordância em ler a tese em um curto período de tempo.

Aos órgãos financiadores do Projeto Pronex e ao CNPq pela concessão da bolsa.

Ao PEA pela oportunidade e aos coordenadores Profs. Drs. Fabio (2004-2006) e Erivelto (2006-2008) pelo carinho e atenção, e em especial à secretária Aldenir pela presteza e carinho e também à Mércia e Jocemara..

Aos Drs. Cláudia Tasso Callil, Gilza Maria de Souza-Franco, Izabel de Fátima Andrian, Jose Antonio Arenas Ibarra, Luiz Felipe Machado Velho, Sandra Maria de Mello, Msc. Erica Mayumi Takahashi e Flávia pela confirmação e/ou identificação dos invertebrados.

Ao corpo docente do PEA, pelas valiosas contribuições a minha formação profissional, em especial aos professores Drs. Alberto Prioli, Ângelo Antonio Agostinho, Cláudia Bonecker, Erivelto Goulart, Fabio Amodêo Lansac Tôha, Sidnei Magela Thomaz e Luís Carlos Gomes, pelas valiosas sugestões e explicações.

A todo pessoal que participou da coleta de dados, no projeto Pronex, em especial à Janet, Luzia, Felipe, Claudinha, Mariza, Márcia, Suzi, Sirlene, Celso, Alfredo e Tião, pela ajuda na triagem do material em campo e por tornarem o nosso trabalho mais harmonioso.

Ao pessoal do Laboratório de Limnologia, Thomaz, Raul e Dú pelas análises limnológicas.

À Mariazinha pela amizade, apoio e auxílio em muitos momentos dessa minha caminhada.

À Cassiana de Lima Amaro pela amizade, carinho e ajuda na triagem do material.

Ao Maurício e a Iuli pela identificação das larvas de Chironomidae.

Ao Mozer Silveira, Sara e Elza pela ajuda na obtenção dos dados calorimétricos, ao Fábio Azevedo pelo auxílio com a balança micro analítica e ao Wladimir e Márcio pela ajuda com a bomba calorimétrica.

À Prof. Dra. Carolina Viviane Minte-Vera, Msc. Rodrigo Fernandez e Msc. Priscila Carvalho pelo auxílio e presteza com as análises estatísticas.

À Salete, João Fábio e Márcia pela competência, presteza e excelentes trabalhos desenvolvidos na biblioteca do Nupélia.

À Lú pela amizade e ajuda em muitos momentos, principalmente pela leitura e sugestões ao manuscrito e auxílio com o programa Statistica.

A todo pessoal do laboratório de Ecologia energética, em especial à Gislaine, Michele, e Sara.

Às amigas Mariza, Érica, Geziele, Lú, Vânia, Suzi, Nandy, Carla, Evelize, Aline e Cláudia e amigos Leandro, Gustavo, Fábio e aos demais colegas dos laboratórios de Zooplâncton, Fitoplâncton e Limnologia que sempre estiveram prontos a ajudar.

Ao Job e ao Antônio pelo ajuda na área de informática e ao Jaime pela confecção do mapa

À amiga Renata Panarari pelo carinho e ajuda em vários momentos da nossa vida acadêmica.

A todos os amigos do curso de pós-graduação (mestrado e doutorado) cuja nomeação poderia injustamente suprimir alguém, pela amizade e boas recordações.

Ao pessoal da secretaria do Nupélia pela presteza e ajuda em muitos momentos e a todos os amigos do Nupélia que torceram para que eu avançasse mais este degrau na minha vida profissional.

Aos meus amados amigos e irmãos que me deram força nos momentos mais difíceis dessa caminhada e me ajudaram a chegar até aqui: Guida, Godoy, Viviane, Eduardo, Rose, Francinne, Michele e Ana Paula.

Aos meus sogros Antonio e Maria, meu irmão Renato, meus cunhados Marco, Gizélia e Silvana e minha linda sobrinha Beatriz, por entender a minha ausência em muitos momentos.

A todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho.

Estrutura e conteúdo de energia da comunidade de invertebrados aquáticos em reservatórios neotropicais no Estado do Paraná, Brasil

RESUMO

Os fatores ambientais controladores da riqueza, biomassa, diversidade e conteúdo de energia de invertebrados aquáticos foram analisados sazonalmente e espacialmente em trinta reservatórios neotropicais. A sazonalidade foi um importante direcionador dos atributos e do conteúdo de energia dessa comunidade. Maiores valores de riqueza, biomassa e diversidade de táxons foram registrados no período seco, devido a maior estabilidade do ambiente, a qual aumenta a disponibilidade de habitat e o processamento de material autóctone e alóctone. Por outro lado, maiores conteúdos de energia dos invertebrados foram registrados no período chuvoso e para a fauna fitófila. A entrada de material alóctone durante este período, aliado a maior complexidade da teia alimentar na vegetação aquática, em geral, proporcionou uma maior disponibilidade de recurso alimentar para estes organismos, especialmente para os detritívoros e onívoros. As diferenças nos valores de energia, entre as guildas tróficas, foram atribuídas à grande flexibilidade alimentar dos invertebrados em regiões neotropicais, a qual está relacionada à disponibilidade de recursos alimentares e em menor grau à seletividade. Quando analisada a variação espacial, maiores valores de riqueza, diversidade e equitabilidade foram observados nas margens, enquanto a biomassa foi maior no centro dos reservatórios. A heterogeneidade do substrato, menor profundidade e maior concentração de oxigênio dissolvido foram fatores determinantes para os maiores valores destes atributos nas margens. Os reservatórios mesotróficos se destacaram pela maior riqueza, biomassa, diversidade e densidade calórica de invertebrados. O enriquecimento destes ambientes pelo aporte de nutrientes na época da chuva, e conseqüente incremento na produção primária influenciou na estrutura e funcionamento da comunidade de invertebrados aquáticos em reservatórios neotropicais. Assim, tanto os fatores sazonais quanto espaciais foram importantes para a variação da riqueza, biomassa, diversidade, equitabilidade e conteúdo calórico dos invertebrados aquáticos em reservatórios neotropicais do Estado do Paraná.

Palavras-Chave: Invertebrados. Biomassa. Conteúdo de energia. Reservatórios. Variação espacial e sazonal.

Structure and energy content of the aquatic benthic invertebrates community in neotropical reservoirs in the Paraná State, Brazil

ABSTRACT

Environmental factors controlling the richness, biomass, diversity and energy content of aquatic invertebrates were examined seasonally and spatially in thirty neotropical reservoirs. The seasonality was an important driving to the attributes and energy content of this community. Higher values of richness, biomass and diversity of taxa were recorded in the dry season, due to increased stability of the environment, which increases the availability of habitat and processing of allochthonous and autochthonous material. Moreover, higher energy content of invertebrates was recorded during the rainy season and for phytophilous invertebrates. The input of allochthonous material during this period, combined with the higher complexity of the food web in aquatic vegetation in general, provide greater availability of food resources for these invertebrates, especially for detritivorous and omnivorous. Differences in values of energy, between the feeding guilds, were attributed to the great flexibility of food invertebrates in neotropical regions, which is related to the availability of food resources and also to the selectivity. When analyzed the spatial variation, higher values of richness, diversity and evenness were found at the margins, while the biomass was greater in the center of the reservoirs. The heterogeneity of the substrate, less depth and greater concentration of dissolved oxygen were determining factors for the higher values of these attributes on the margins. The mesotrophic reservoirs are highlighted by the greater richness, biomass, diversity and caloric density of invertebrates. The enrichment of these environments by the intake of nutrients during the rain, and consequent increase in primary production influence the structure and functioning of the community of aquatic invertebrates in neotropical reservoirs. Thus, both the seasonal and spatial factors were important to the variation in richness, biomass, diversity, evenness and caloric content of aquatic invertebrates in neotropical reservoirs from the Paraná State.

Keywords: Invertebrates. Biomass. Energy content. Reservoirs. Seasonal and Spatial variability.

SUMÁRIO

Capítulo 1. Fatores controladores da estrutura da comunidade bentônica em reservatórios neotropicais do Estado do Paraná, Brasil

INTRODUÇÃO.....	10
MATERIAL E MÉTODOS.....	11
Área de estudo.....	11
Coletado de dados.....	11
Tratamento dos dados.....	14
RESULTADOS.....	16
Variáveis abióticas.....	16
Composição taxonômica e abundância relativa.....	19
Variação temporal da comunidade bentônica.....	21
Variação espacial da comunidade bentônica.....	22
Comunidade bentônica e variáveis abióticas.....	25
Estado trófico dos reservatórios.....	29
DISCUSSÃO.....	32
Variação temporal.....	32
Variação espacial.....	33
Estado trófico dos reservatórios.....	36
REFERÊNCIAS.....	38

Capítulo 2. Efeito dos fatores ambientais sobre o conteúdo calórico de invertebrados bentônicos e fitófilos em reservatórios neotropicais do Estado do Paraná, Brasil

INTRODUÇÃO.....	50
MATERIAL E MÉTODOS.....	51
Área de estudo.....	51
Coletado de dados.....	52
Determinação do conteúdo calórico.....	52
Análise dos dados.....	53

RESULTADOS.....	53
DISCUSSÃO.....	60
REFERÊNCIAS.....	64

Este trabalho está apresentado conforme as normas da revista Brasileira de Zoologia.

Fatores controladores da estrutura da comunidade bentônica em reservatórios neotropicais no Estado do Paraná, Brasil

RESUMO

O presente estudo objetivou identificar a influência da estabilidade e da complexidade do habitat sobre alguns atributos da comunidade de invertebrados bentônicos em trinta reservatórios neotropicais no Estado do Paraná. A riqueza, biomassa e diversidade da comunidade bentônica foram determinadas sazonal (seca e chuva) e espacialmente (margem e centro) nos reservatórios. Além disso, foram analisadas as variáveis abióticas da água, heterogeneidade do sedimento e o grau de trofia dos reservatórios, intervenientes na estruturação desta comunidade. Os invertebrados bentônicos foram coletados em trinta reservatórios, pertencentes a seis bacias hidrográficas, nos períodos de seca e chuva de 2001. Foram registrados 138 táxons, dos quais Annelida e Insecta foram os grupos mais diversos e abundantes. Os maiores valores de riqueza e diversidade foram observados na margem e no período seco, enquanto a biomassa foi maior na região central dos reservatórios. *Bothrioneurum* sp., *Tanytarsus*. e *Corbicula fluminea* foram os invertebrados mais abundantes nos reservatórios. A heterogeneidade do substrato na margem, aliado aos menores valores de profundidade e maiores concentrações de oxigênio dissolvido foram os principais fatores que influenciaram na riqueza, diversidade e biomassa dos invertebrados. Este fato está relacionado à maior complexidade de habitat verificado nessa região. Por outro lado, a maior estabilidade do ambiente no período seco e na região central dos reservatórios também favoreceu a biomassa dos invertebrados. De acordo com o grau de trofia dos reservatórios, maiores valores de riqueza, biomassa e diversidade foram registrados nos reservatórios mesotróficos, devido às condições ambientais mais favoráveis (nutrientes e disponibilidade de oxigênio dissolvido). Assim, os resultados do presente estudo evidenciaram que os ambientes mais estáveis e complexos contribuíram para o aumento da riqueza, diversidade e biomassa dos invertebrados bentônicos. Da mesma forma, reservatórios com características tróficas intermediárias (mesotróficos) foram mais favoráveis ao desenvolvimento e estruturação dos invertebrados.

Palavras-chave: Invertebrados bentônicos. Biomassa. Sazonalidade. Complexidade do hábitat. Grau de trofia. Reservatórios.

Factors controlling the benthic community structure in neotropical reservoirs in the Paraná State, Brazil

ABSTRACT

The main of the present study was to identify the habitat stability and complexity on some attributes of the benthic invertebrate community in thirty neotropical reservoirs in the Paraná State. The richness, biomass and diversity of the benthic community were evaluated seasonally (dry and rainy) and spatially (littoral and profundal) in the reservoirs. Furthermore, the abiotic variables of the water and sediment, the substrate heterogeneity and the trofic status of the reservoirs were tested as intervenient factors in the structure of this community. The benthic invertebrates were collected in thirty reservoirs, belonging to six watersheds during the dry and rainy seasons of 2001. A total of 138 taxa were recorded, of which Annelida and Insecta were the groups most diverse and abundant. The highest values of diversity and richness were observed in the margin and in the dry period, while the biomass was greater in the central region of the reservoirs. *Bothrioneurum* sp., *Tanytarsus* sp. and *Corbicula fluminea* and were the most abundant invertebrates in the reservoirs. The heterogeneity of the substrate in the margin, the lowest values of depth and higher concentrations of dissolved oxygen were the main factors that influenced the richness, diversity and biomass, due to the greater complexity of that region. Moreover, the environmental stability in the dry season and in the central region of the reservoirs, also favored the biomass of invertebrates. According to the trofic status of the reservoirs, higher values of richness, biomass and diversity were recorded in the mesotrophic reservoirs, due to the more favorable environmental conditions (dissolved oxygen and nutrients). Thus, the results of this study stated that environments more stable and complex contribute to the increase of the richness, diversity and biomass of the benthic invertebrates. Besides, reservoirs with intermediate trophic status (mesotrophic) were more favorable to the development and structure of the invertebrates.

Keywords: Benthic invertebrates. Biomass. Seasonality. Habitat complexity. Trophic status. Reservoirs.

Introdução

As modificações nas características originais do ambiente aquático, nos seus aspectos físicos, químicos e biológicos e o aumento ou diminuição do aporte de nutrientes e produtividade biótica estão entre os eventos advindos da construção de reservatórios (Matsumura-Tundisi *et al.*, 2006). De maneira geral, essas alterações resultam em ambientes com distintos estados tróficos, os quais podem, direta ou indiretamente, interferir no componente biótico, e especialmente na composição, distribuição e abundância dos organismos bentônicos (Pamplin *et al.*, 2006).

A abundância e, principalmente, a produção da comunidade bentônica, geralmente expressas através da biomassa, têm sido mais estudadas nos últimos anos, especialmente em regiões de clima temperado (Waide *et al.*, 1999; Poepperl, 2000; De Lange *et al.*, 2004; Bergtold & Traunspurger, 2005). No entanto, em reservatórios neotropicais, estudos enfocando a biomassa da comunidade de invertebrados bentônicos, ainda são escassos e na sua maioria, restringem-se a aspectos ecológicos de grupos específicos de moluscos (Henry & Simão, 1984, 1986; Bagatini *et al.*, 2007), quironomídeos (Leal & Esteves, 1999; Callisto *et al.*, 2002; Takahashi *et al.*, 2008; Henry & Santos, 2008) e oligoquetas (Peralta *et al.*, 2002; Bagatini, 2008).

O estudo das inter-relações entre as comunidades biológicas e as variáveis ambientais nos ecossistemas aquáticos tem papel fundamental no entendimento da estruturação dessas comunidades. No caso dos invertebrados bentônicos, fatores bióticos como a disponibilidade de alimento e presença de predadores, e as características morfológicas e hidrológicas da região, complexidade física e química do ambiente e estado trófico, estão entre os componentes abióticos que influenciam a estrutura da comunidade bentônica (Prat *et al.*, 1991). No entanto, a heterogeneidade do substrato tem sido considerada o principal fator estruturador para os organismos bentônicos (Holomuzki 2003), pois torna o ambiente mais complexo.

A complexidade e a estabilidade dos ambientes aquáticos podem ser alteradas nos seus aspectos físicos e químicos, os quais influenciam nos atributos ecológicos das comunidades aquáticas, especialmente na diversidade (Death & Winterbourn, 1995) e biomassa (Shostell & Willians, 2007). Aliado a isso, a distribuição agregada dos invertebrados bentônicos, os quais colonizam diferentes partes de um habitat, também são favorecidos pela complexidade do ambiente (Hansen & Closs, 2007; Shostell & Willians, 2007). Alguns estudos têm evidenciado que ambientes estáveis e complexos são mais favoráveis às comunidades

biológicas (Death & Winterbourn, 1995; Baptista *et al.*, 2001; McAbendroth *et al.*, 2005), especialmente a bentônica.

Considerando a influência temporal e espacial de ambos os fatores, estabilidade e complexidade, na abundância e diversidade dos invertebrados bentônicos as seguintes hipóteses foram testadas: 1) a riqueza, abundância e diversidade dos invertebrados bentônicos aumentam com a heterogeneidade do sedimento, que torna o ambiente mais complexo; 2) maiores valores destes atributos são esperados no período seco devido à maior estabilidade do ambiente; 3) a abundância é diretamente proporcional ao grau de trofia dos reservatórios, enquanto a riqueza e diversidade são inversamente proporcionais.

Material e Métodos

Área de Estudo

Os trinta reservatórios amostrados estão inseridos em seis bacias hidrográficas, (Piquiri, Ivaí, Tibagi, Iguaçu, Paranapanema e Litorânea), incluindo reservatórios do Estado do Paraná e situados na divisa entre os Estados do Paraná e São Paulo (Fig. 1). Estes reservatórios possuem diferentes graus de ocupação antropogênica, características limnológicas peculiares e usos múltiplos distintos, tais como a produção de energia elétrica, abastecimento público e lazer. Além disso, contemplam ambientes com diferentes áreas de drenagem, profundidade, morfometria, idade e tempo de residência da água (Júlio Jr. *et al.*, 2005) (Tabela 1).

Coleta de dados

Este trabalho está inserido no projeto “Produtividade em reservatórios: relações com o estado trófico e a predação” (Pronex/CNPq), o qual teve como objetivo básico, o diagnóstico da qualidade da água e das várias comunidades que habitam reservatórios, além da proposição de índices de estado trófico, de integridade biótica e a identificação de espécies indicadoras de degradação ambiental. No delineamento amostral do referido projeto foi determinado somente uma estação de amostragem, próximo à barragens dos reservatórios.

As coletas dos invertebrados bentônicos foram realizadas em 2001, nos períodos de seca (julho) e chuva (novembro), com amostrador de fundo Petersen modificado (0,0180m²), no centro e na margem (regiões) dos trinta reservatórios, próximo à barragem. Em cada ponto, foram obtidas três amostras para a análise biológica e uma para a análise granulométrica e conteúdo de matéria orgânica do sedimento.

Tabela 1. Características dos reservatórios estudados (www.nupelia.uem.br/Pronex).

Reservatórios	Coordenadas	Bacias	Área (Km ²)	Ano de fechamento
Santa Maria (1)	S24 °59'54"W051 °50'05"	Piquiri	0.05	1975
Melissa (2)	S24 °32'2,5"W053 °12'15"	Piquiri	0.05	1962
Mourão (3)	S24 °06'25"W052 °19'46"	Ivaí	11.2	1964
Rio dos Patos (4)	S25°10'37"W050 °56'39"	Ivaí	1.3	1949
Harmonia (5)	S24 °18'28"W050 °35'49"	Tibagi	0.64	1942
Alagados (6)	S25 °01'05"W050 °03'42"	Tibagi	7.31	1968
Julio Mesquita Filho (7)	S25 °34'28"W053 °06'52"	Iguaçu	0.45	1970
Salto Santiago (8)	S25 °36'01"W052 °37'01"	Iguaçu	208	1980
Salto Caxias (9)	S25 °31'36"W053 °29'18"	Iguaçu	141.43	1998
Piraquara (10)	S25 °30'19"W049 °01'24"	Iguaçu	3.3	1979
Irai (11)	S25 °25'24"W049 °06'46"	Iguaçu	14.4	1999
Passaúna (12)	S25 °31'48"W049 °01'19"	Iguaçu	14	1990
Jordão (13)	S25 °44'59"W052 °04'12"	Iguaçu	3.35	1996
Salto do Vau (14)	S26 °02'10"W051 °11'15"	Iguaçu	0.4	1959
Cavernoso (15)	S25 °29'29"W052 °12'49"	Iguaçu	0.05	1965
Salto Segredo (16)	S25 °47'47"W052 °08'07"	Iguaçu	80.4	1992
Foz do Areia (17)	S26 °00'08"W051 °39'48"	Iguaçu	139	1980
Salto Osório (18)	S25 ° 31'22"W053 °01'04"	Iguaçu	62.9	1975
Curucaca (19)	S25 °32'14"W051 °48'41"	Iguaçu	0.8	1982
Chavantes (20)	S23 °08'43"W049 °44'56"	Paranapanema	242.4	1970
Salto Grande (21)	S22°53'56"W049 °59'52"	Paranapanema	8.4	1958
Capivara (22)	S22 °39'14"W051 ° 20'54"	Paranapanema	515	1977
Canoas II (23)	S22 °56'35"W049 °44'07"	Paranapanema	22.54	2000
Canoas I (24)	S22 °56'39"W050 °30'51"	Paranapanema	30.85	1999
Taquaruçu (25)	S22 °32'35"W051 °59'27"	Paranapanema	40.8	1993
Rosana (26)	S22 °36'25"W052 °51'50"	Paranapanema	220	1987
Parigot de Souza (27)	S25 °08'33"W048 °52'07"	Leste	13	1970
Vossoroça (28)	S25 °49'14"W049 °04'04"	Leste	5.1	1949
Salto do Meio (29)	S25 °48'32"W048 °59'38"	Leste	0.12	1931
Guaricana (30)	S25 °42'29"W048 °58'25"	Leste	0.86	1957

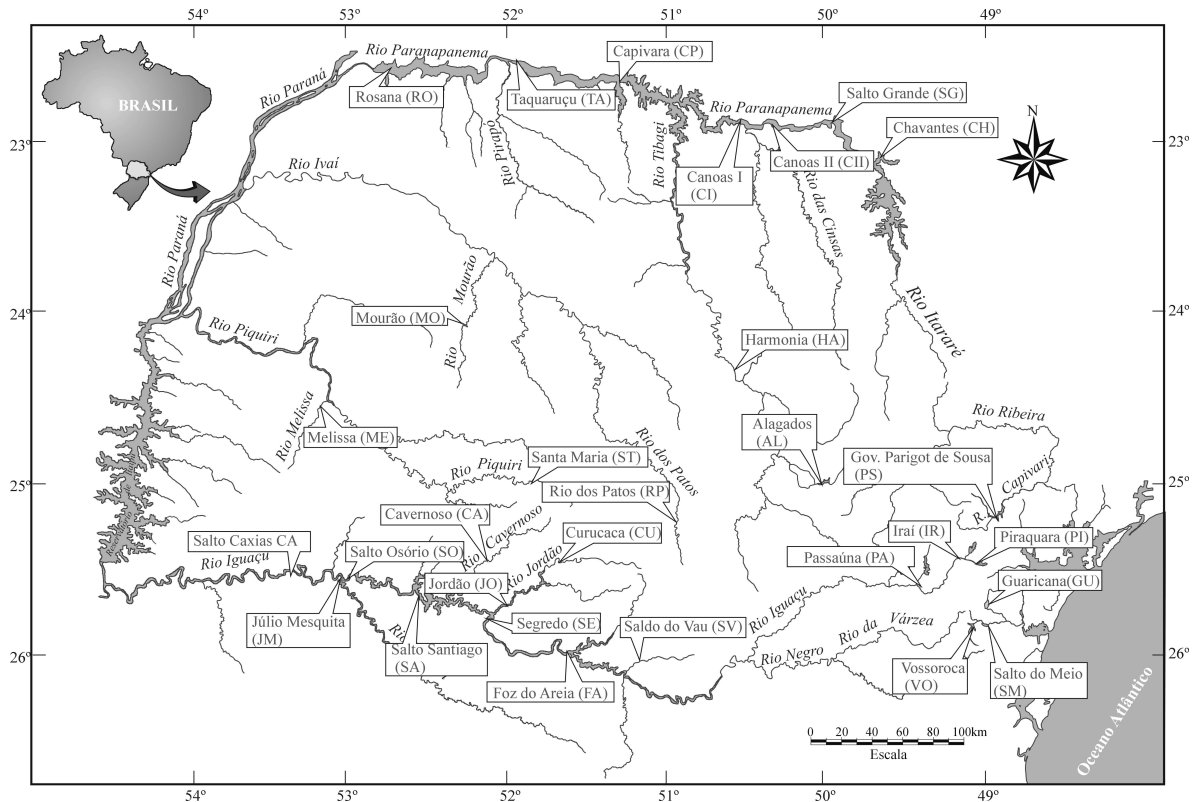


Figura 1. Localização dos 30 reservatórios amostrados.

As amostras de invertebrados bentônicos foram pré-triadas em um sistema de peneiras com diferentes aberturas de malhas (2, 1 e 0,2 mm) e o material retido na menor malha foi fixado em formol 4% tamponado com carbonato de cálcio (Bagatini *et al.*, 2007), para posterior triagem sob microscópio estereoscópico. Vários autores têm evidenciado que o formol é o fixador mais adequado em estudos de biomassa, pois produz menor perda de peso, quando comparado a outros fixadores (Howmiller *et al.*, 1972; Dumont *et al.*, 1975; Benke *et al.*, 1999). Além disso, o processo de tamponamento, que pode ser realizado com carbonato de cálcio ou tetraborato, neutraliza o pH dessa solução e evita danos às estruturas do corpo dos organismos (Wetzel *et al.*, 2005; Blettler & Bonecker, 2006).

Os invertebrados bentônicos foram identificados ao menor nível taxonômico possível, de acordo com chaves de identificação especializadas: Ringuelet (1968), Needan & Needan (1982), Brinkhurst & Marchese (1992), Epler (1982), Mansur *et al.*, (1987), Pérez (1988), Thorp & Covich (1991), Reid (1995), Trivinho-Strixino & Strixino (1995), Merrit & Cummins (1996), MacCafferty (1998), Fernandez & Dominguez (2001), Pés *et al.* (2005).

Para a determinação da biomassa (mg.m^{-2}), adotou-se o seguinte procedimento: as amostras com baixo número de organismos foram secas e pesadas na sua totalidade; e para os táxons mais abundantes, o peso seco de vários indivíduos, de diferentes reservatórios, foi

determinado e posteriormente estimado para os demais. Anteriormente à pesagem, os organismos foram mantidos em água destilada, por aproximadamente uma hora, para retirada do excesso de formol. Em seguida foram secos em estufa (60°C, 24 h), resfriados em dessecador e pesados em balança de precisão Sartorius Ultramicro (10⁻⁴mg).

Para os Harpacticoida (Copepoda), optou-se por utilizar o biovolume, devido ao número insuficiente de organismos para pesagem em balança. A equação para forma do corpo cilíndrica, foi usada segundo Ruttner-Kolisko (1977). Os valores de biovolume foram convertidos em peso úmido e posteriormente obteve-se o peso seco (PS), que foi estimado como 10% do peso úmido (Pace & Orcutt, 1981). Para o cálculo do peso úmido considerou-se que 10⁶µm³ equivalem a 1µg de peso úmido (Bottrel *et al.*, 1976), o qual foi transformado em mg PS.m⁻².

As medidas e análises das variáveis ambientais, tais como temperatura da água, pH, condutividade elétrica (medidor portátil Digimed), oxigênio dissolvido (oxímetro Horiba), transparência da água (Secchi), sêston total (gravimetria), nitrogênio total (Zagatto *et al.*, 1981), fósforo total, fosfato inorgânico e clorofila *a* (Golterman *et al.*, 1978) foram realizadas pelos pesquisadores do Laboratório de Limnologia Básica do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá (UEM). A temperatura da água, oxigênio dissolvido, pH e condutividade elétrica foram medidas no fundo (próximas ao sedimento) das regiões marginais e centrais dos reservatórios, enquanto os valores de transparência da água, fósforo total, nitrogênio total, clorofila *a* e sêston total foram coletadas na superfície e somente na região central.

A composição granulométrica foi determinada segundo Suguio (1973) utilizando-se a escala de Wentworth (Wentworth 1922). A porcentagem de matéria orgânica do sedimento foi determinada através da calcinação de uma subamostra em mufla a 560°C, durante 4 horas.

Tratamento dos dados

A eventual similaridade na composição e biomassa da comunidade de invertebrados bentônicos nos trinta reservatórios foi avaliada nas escalas sazonal e espacial, através de uma análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS). O NMDS é um dos métodos de ordenação mais robustos a situações não lineares (Clarke 1993). As distâncias foram calculadas através do índice de similaridade de Jaccard, para a matriz de presença e ausência (composição), e do índice de Bray-Curtis para a matriz de abundância (biomassa). A distorção da resolução em duas dimensões é expressa pelo valor *S* (*stress*). Quanto mais

próximo de zero o *stress*, melhor o ajuste entre a distância original dos objetos e a configuração obtida pela análise (Legendre & Legendre 1998).

Para mostrar eventuais diferenças nas escalas sazonal (seca e chuva), espacial (regiões e bacias hidrográficas) e do estado trófico dos reservatórios, a riqueza (S), biomassa, diversidade (H') de Shannon-Wiener (Magurran 1988) e equitabilidade (E) (Pielou 1966), expressas em biomassa, foram calculadas.

Uma ANOVA paramétrica foi realizada para testar possíveis diferenças nos atributos da comunidade, relacionadas à variação temporal e espacial. Em caso de diferenças significativas, foram realizados testes *a posteriori* de Tukey. Quando o pressuposto de homocedasticidade de variâncias não foi atingido, utilizou-se um teste não-paramétrico (Kruskal-Wallis) para avaliar as possíveis diferenças significativas. O mesmo procedimento foi utilizado para testar diferenças nos atributos entre os estados tróficos dos reservatórios.

As associações entre (1) riqueza, (2) diversidade, (3) equitabilidade (4), biomassa total dos invertebrados e as variáveis ambientais (profundidade, temperatura da água, pH, condutividade elétrica, oxigênio dissolvido, transparência da água, clorofila *a*, sêston total, fósforo total, nitrogênio total, tipo de sedimento e matéria orgânica) foram testadas através da Análise de Correlação de Spearman.

No entanto, para verificar a influência dos fatores abióticos intervenientes na distribuição dos táxons de invertebrados foi realizada uma análise de correspondência canônica (CCA). Utilizou-se uma matriz com os valores de biomassa dos táxons, cujo peso seco total foi superior a 100 mg.m⁻², e outra matriz contendo as variáveis abióticas (temperatura da água, pH, condutividade elétrica, oxigênio dissolvido, matéria orgânica e tipo de sedimento), coletadas em ambos os períodos e regiões dos trinta reservatórios. Os eixos retidos para a interpretação foram selecionados através do teste de Monte Carlo ($p < 0,05$). A matriz com os dados biológicos foi transformada através da raiz quadrada e para a matriz abiótica utilizou-se $\log(x+1)$, exceto para o pH.

O estado trófico dos reservatórios foi estimado através do Índice de Estado Trófico (IET) de Carlson (1974) modificado por Toledo et al. (1983). O IET médio considera os valores obtidos através de equações, que utilizam a transparência da água, fósforo total, fosfato inorgânico e clorofila. A partir dos valores IET médio, adotou-se o seguinte critério de classificação dos reservatórios: oligotrófico ≤ 44 ; 44 < mesotrófico < 54; eutrófico ≥ 54 .

O método do valor indicador (IndVal) (Dufrene & Legendre, 1997) foi utilizado com a finalidade de testar o potencial dos invertebrados como indicadores das condições tróficas dos reservatórios. O IndVal é dado pela expressão: $IV = A*B*100$, onde A é a abundância relativa

de espécies e B é a frequência relativa de ocorrência das espécies. A importância de cada espécie selecionada pelo índice foi verificada através dos valores p ($<0,05$) (Dufrene & Legendre, 1997).

A ANOVA e a correlação de Spearman foram realizadas no programa Statistica 7.1 (Stat Soft Inc, 2005). As análises CCA, NMDS, IndVal, diversidade e equitabilidade foram realizadas utilizando o programa PC-ORD (McCune & Mefford, 1999).

Resultados

Variáveis abióticas

A temperatura média da água variou de 12,3°C a 22,7°C no centro e de 16,1°C a 24,1°C na margem dos reservatórios. Os maiores valores médios de profundidade foram registrados na região central (3,7m a 135m) enquanto a margem, em geral, foi mais rasa (0,45m a 12m), exceto nos reservatórios Salto Caxias (27m) e Salto Santiago (30m). Os valores médios de pH variaram de ácido a alcalino tanto no centro (5,1 a 8,2) como na margem (6,2 a 8,3). As maiores oscilações foram registradas para a condutividade elétrica e a concentração de oxigênio dissolvido. Os valores de condutividade elétrica variaram de 21,55 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ a 141,8 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ no centro e de 21,15 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ a 126,8 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ na margem dos reservatórios. Os menores valores de oxigênio dissolvido foram verificados na região central (0,04 a 8,5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$), enquanto os maiores valores (6,2 a 10,0 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) nas margens. A porcentagem de matéria orgânica no sedimento oscilou entre 1,7% a 53,5% na região central a 1,9% a 38,8% na margem. A composição granulométrica do sedimento dos reservatórios foi constituída, em geral, por partículas heterogêneas (diferentes tamanhos) de sedimento. Nas margens houve o predomínio de partículas de sedimento maiores, enquanto no centro dos reservatórios, as partículas de sedimento foram menores (Tabela 2).

Tabela 2. Valores médios e coeficiente de variação (entre parênteses), das variáveis físicas e químicas da água e do conteúdo de matéria orgânica e o sedimento predominante, na margem e no centro de trinta reservatórios neotropicais (SE = seixos (4mm), GR = grânulos (2mm), AG = areia grossa (0,5mm), AM = areia média (0,25mm), AF = areia fina (0,125mm), AMF = areia muito fina (0,63mm), LA = lama (<0,63mm)).

Reservatórios	Temperatura da água	Profundidade	pH	Condutividade elétrica	Oxigênio dissolvido	Matéria orgânica	Sedimento
Margem	(°C)	(m)		($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	(%)	(> %)
Santa Maria	16,7 (17,8)	2,6 (88,0)	6,6 (5,3)	40,6 (3,6)	8,1 (11,1)	22,1 (2,9)	LA
Melissa	17,8 (34,6)	1,0 (0)	6,6 (6,4)	32,5 (8,0)	8,6 (14,6)	13,5 (29,9)	LA
Mourão	21,1 (28,2)	1,5 (47,1)	7,2 (15,9)	21,5 (11,7)	8,6 (4,3)	17,6 (4,2)	AF
Rio dos Patos	17,8 (34,5)	2,0 (35,4)	6,5 (8,0)	40,8 (23,7)	8,0 (23,7)	10,0 (8,6)	LA
Harmonia	20,4 (23,3)	2,2 (47,1)	7,1 (1,0)	28,8(14,6)	10,1 (10,5)	3,7 (8,2)	AF
Alagados	19,7 (27,9)	2,0 (0)	7,4 (8,9)	40,1 (7,4)	8,5 (17,3)	2,2 (48,7)	SE
Julio Mesquita Filho	20,1 (23,9)	2,1 (74,0)	6,7 (7,4)	37,7 (10,3)	8,6 (3,9)	17,1 (9,4)	AMF
Salto Santiago	18,9 (0)	30,0 (0)	7,0 (0)	39,7 (0)	9,3 (0)	15,1 (21,5)	LA
Salto Caxias	21,0 (16,2)	27,0 (125,7)	6,7 (10,4)	36,9 (10,3)	8,0 (0,9)	12,8 (17,9)	AM
Piraquara	20,2 (27,0)	2,1 (42,7)	2,8 (7,8)	23,4 (3,0)	8,0 (19,7)	10,4 (46,1)	AM
Iraí	20,0 (31,4)	1,6 (12,8)	6,8 (3,0)	50,9 (2,7)	7,5 (19,3)	15,6 (15,5)	LA
Passaúna	20,0 (28,9)	1,2 (28,2)	8,3 (9,1)	126,8 (2,1)	6,9 (25,7)	11,8 (1,2)	AM
Jordão	20,6 (10,9)	6,7 (109,9)	6,9 (0)	23,8 (0)	7,3 (5,8)	38,8 (46,6)	AG
Salto do Vau	16,1 (31,6)	2,0 (0)	6,3 (4,5)	21,1 (11,7)	9,4 (8,2)	10,5 (1,6)	AF
Cavernoso	20,0 (24,3)	0,8 (24,9)	7,2 (4,6)	31,6 (6,9)	8,1 (2,5)	17,5 (24,9)	AMF
Salto Segredo	20,8 (12,5)	1,5 (47,1)	6,3 (2,1)	36,9 (14,3)	7,8 (3,4)	13,6 (11,7)	LA
Foz do Areia	21,0 (24,5)	1,9 (112,4)	7,1 (17,7)	37,7 (7,5)	8,2 (21,3)	13,4 (12,0)	AG
Salto Osório	21,5 (16,7)	1,3 (15,7)	7,3 (22,1)	36,7 (7,5)	8,9 (10,7)	12,4 (10,4)	AM
Curucaca	18,2 (38,4)	0,6 (47,1)	6,6 (0)	31,3 (0)	7,8 (0)	14,8 (36,7)	SE
Chavantes	22,0 (20,8)	4,7 (7,4)	7,0 (3,8)	7,2 (11,6)	7,7 (10,0)	1,9 (104,1)	AMF
Salto Grande	21,9 (24,5)	2,5 (16,9)	6,6 (7,0)	59,3 (8,1)	7,3 (13,8)	8,3 (127,0)	LA
Capivara	23,9 (23,3)	3,7 (65,9)	7,2 (9,1)	58,9 (2,5)	7,8 (3,3)	7,4 (59,3)	AMF
Canoas II	23,7 (24,5)	0,4 (15,7)	7,2 (4,6)	59,5 (4,2)	8,2 (5,7)	13,6 (49,5)	AMF
Canoas I	23,8 (23,4)	0,4 (15,7)	6,9 (9,1)	60,7 (5,9)	8,2 (14,7)	8,7 (37,4)	AF
Taquaruçu	23,2 (21,6)	2,2 (47,1)	7,1 (0,4)	57,5 (0,9)	8,1 (13,8)	11,6 (52,2)	AF
Rosana	24,1 (21,9)	1,5 (0)	7,3 (3,6)	58,1 (0,4)	7,8 (16,4)	8,1 (123,8)	AM
Parigot de Souza	20,5 (22,1)	2,1 (42,8)	7,3 (11,3)	60,7 (7,5)	7,9 (4,6)	5,7 (13,6)	AM
Vossorooca	19,2 (25,0)	1,3 (54,4)	6,7 (15,1)	37,7 (7,8)	8,4 (8,5)	8,6 (11,4)	AM
Salto do Meio	18,2 (3,5)	3,5 (0,7)	6,7 (0,1)	38,2 (0,7)	9,2 (0,9)	15,6 (3,0)	LA
Guaricana	20,0 (18,9)	5,7 (20,2)	6,2 (2,4)	25,7 (2,0)	9,8 (10,2)	17,5 (19,5)	LA

Reservatórios	Temperatura da água	Profundidade	pH	Condutividade elétrica	Oxigênio dissolvido	Matéria orgânica	Sedimento
Centro	(°C)	(m)		($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	(%)	(> %)
Santa Maria	16,0 (21,5)	4,4 (3,2)	6,6 (7,3)	39,8 (3,2)	8,3 (8,1)	23,8 (1,8)	LA
Melissa	17,7 (35,1)	5,1 (4,1)	6,5 (6,7)	32,6 (8,0)	8,4 (11,9)	19,6 (5,5)	LA
Mourão	19,0 (26,8)	12,2 (8,6)	6,3 (10,1)	24,2 (17,2)	3,3 (64,3)	20,6 (7,6)	AM
Rio dos Patos	18,1 (35,9)	5,6 (3,1)	6,7 (5,9)	41,0 (23,1)	7,4 (15,0)	4,2 (15,6)	AM
Harmonia	14,4 (7,8)	12,7 (8,3)	5,9 (9,2)	45,1 (49,6)	1,0 (141,4)	17,5 (0,1)	AG
Alagados	18,6 (25,8)	9,2 (3,8)	6,8 (1,9)	41,2 (8,8)	5,1 (92,3)	16,8 (14,9)	LA
Julio Mesquita Filho	20,0 (23,3)	6,0 (0)	6,9 (7,6)	43,0 (27,3)	8,0 (7,1)	18,6 (4,2)	AMF
Salto Santiago	16,0 (1,7)	76,0 (3,7)	6,4 (9,5)	49,5 (17,2)	1,6 (133,8)	18,6 (8,3)	AG
Salto Caxias	17,9 (8,2)	52,6 (0,9)	6,4 (5,6)	38,9 (17,0)	5,6 (38,3)	16,9 (14,1)	AM
Piraquara	16,3 (7,8)	18,0 (0)	5,9 (1,2)	25,9 (10,0)	3,4 (102,7)	24,3 (6,6)	LA
Iraí	17,9 (16,9)	8,2 (4,2)	6,6 (4,3)	50,3 (8,0)	3,8 (137,0)	36,8 (8,1)	LA
Passaúna	16,0 (1,7)	14,2 (2,4)	8,0 (4,5)	141,8 (13,1)	2,8 (141,4)	22,8 (4,4)	LA
Jordão	11,8 (2,9)	59,5 (1,19)	6,5 (12,0)	78,4 (29,4)	0,04 (141,4)	38,8 (5,3)	AG
Salto do Vau	15,9 (31,1)	3,7 (0,94)	6,2 (12,0)	21,5 (10,8)	7,2 (19,7)	1,7 (62,0)	AF
Cavernoso	19,3 (25,9)	8,0 (4,39)	7,0 (4,8)	32,1 (7,2)	7,8 (0,0)	52,7 (48,9)	LA
Salto Segredo	13,9 (3,5)	100,0 (0)	6,3 (11,8)	33,7 (9,4)	4,8 (83,3)	19,2 (3,6)	AG
Foz do Areia	12,3 (1,1)	135,0 (0)	5,7 (0,2)	59,7 (4,1)	0,7 (131,8)	17,7 (12,5)	AG
Salto Osório	18,7 (2,2)	42,5 (1,6)	6,5 (9,4)	38,4 (11,0)	6,1 (18,9)	16,7 (0)	AG
Curucaca	17,0 (30,7)	11,2 (9,4)	6,6 (4,9)	28,8 (21,8)	7,1 (13,9)	22,8 (2,2)	LA
Chavantes	18,3 (3,0)	66,5 (24,4)	6,4 (3,6)	57,8 (7,9)	4,0 (96,8)	9,6 (34,4)	AM
Salto Grande	21,3 (23,5)	9,6 (5,8)	6,9 (2,9)	61,3 (11,8)	6,9 (16,3)	10,0 (89,6)	LA
Capivara	19,3 (14,9)	51,7 (2,0)	6,7 (6,4)	57,2 (3,8)	3,2 (129,6)	20,7 (35,9)	AM
Canoas II	21,8 (20,3)	16,5 (0)	7,0 (2,2)	61,8 (1,3)	6,8 (17,9)	16,3 (2,9)	LA
Canoas I	22,3 (21,2)	26,5 (2,6)	6,8 (2,4)	61,8 (6,0)	6,2 (28,1)	17,2 (2,5)	LA
Taquaruçu	21,4 (15,2)	26,7 (1,3)	7,0 (2,1)	56,6 (2,5)	7,1 (20,3)	9,1 (73,4)	AM
Rosana	22,7 (19,5)	25,5 (2,7)	7,0 (1,8)	59,4 (1,4)	6,8 (23,3)	7,37 (8,4)	AM
Parigot de Souza	14,7 (1,4)	40,0 (10,6)	6,5 (1,6)	64,2 (6,6)	0,0 (28,2)	16,0 (8,7)	AG
Vossoroça	14,3 (2,4)	11,7 (9,0)	6,0 (4,4)	39,6 (1,7)	2,0 (139,3)	15,40 (4,0)	AM
Salto do Meio	18,3 (17,7)	6,6 (8,5)	6,7 (5,9)	37,6 (1,8)	8,3 (1,0)	20,2 (9,8)	LA
Guaricana	15,3 (21,6)	14,5 (24,3)	5,7 (8,5)	28,1 (1,0)	5,8 (27,6)	18,1 (5,2)	LA

Composição taxonômica e abundância relativa

Foi registrada a ocorrência de 138 táxons de invertebrados bentônicos, nos trinta reservatórios analisados, distribuídos em quatro filos: Nematoda, Mollusca (Gastropoda e Bivalvia), Annelida (Hirudinea e Oligochaeta) e Arthropoda (Acari, Crustacea e Insecta) (Tab. 3).

Tabela 3. Inventário faunístico de invertebrados bentônicos nos reservatórios estudados

Filo Nematoda	<i>Phyllocycla</i> sp.
Nematoda	Família Libellulidae
Filo Mollusca	<i>Perithemis</i> sp.
Classe Gastropoda	Ordem Hemiptera
Família Planorbidae	Família Corixidae
Família Thiaridae	<i>Hesperocorixa</i> sp.
<i>Aylacostoma</i> sp.	Ordem Coleoptera
<i>Melanoides tuberculata</i>	Família Elmidae
Classe Bivalvia	<i>Macrelmis</i> sp.
Família Mycetopodidae	Ordem Trichoptera
Família Sphaeridae	Família Glossomatidae
<i>Pisidium</i> sp.	<i>Itaura</i> sp.
Família Corbiculidae	Família Leptoceridae
<i>Corbicula fluminea</i>	<i>Nectopsyche</i> sp.
Filo Annelida	<i>Oecetis</i> sp.
Classe Oligochaeta	Família Polycentropodidae
Família Enchytraeidae	<i>Cernotina</i> sp.
Família Opistocystidae	<i>Cyrenellus</i> sp.
<i>Opistocysta funiculus</i>	Ordem Lepidoptera
Família Naididae	Família Pyralidae
<i>Dero (Aulophorus) borelii</i>	Ordem Diptera
<i>Dero (Dero) digitata</i>	Família Chaoboridae
<i>Pristina americana</i>	<i>Chaoborus americanus</i>
<i>Pristina breviseta</i>	Família Ceratopogonidae
<i>Pristinella longissima</i>	<i>Probezzia</i> sp.
<i>Stephensoniana trivandrana</i>	Família Psychodidae
Família Tubificidae	Família Chironomidae
<i>Aulodrilus pigueti</i>	Subfamília Tanypodinae
<i>Aulodrilus</i> sp.	<i>Ablabesmyia (Karelia)</i>
<i>Bothrioneurum</i> sp.	<i>Ablabesmyia annulata</i>
<i>Branchiura sowerbyi</i>	<i>Coelotanypus</i> sp.
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	<i>Djalmabatista pulcher</i>
Família Narapidae	<i>Djalmabatista</i> sp. 2
<i>Narapa bonettoi</i>	<i>Larsia</i> sp.
Família Alluroididae	<i>Labrundinea</i> sp.
<i>Brinkhurstia americanus</i>	<i>Procladius</i> sp.

Ordem Hirudinea**Família Glossiphoniidae***Helobdella scutifera**Helobdella triserialis**Helobdella* sp. 3**Filo Arthropoda****Subclasse Acari****Família Limnesiidae***Limnesia* sp.**Família Unionicolidae***Koenikia* sp.*Neumania* sp.*Unionicola* sp.**Família Arrenuridae***Arrenurus* sp.**Família Hydrozetidae***Hydrozetes* sp. 1*Hydrozetes* sp. 2**Subfilo Crustacea****Ordem Cladocera****Família Chydoridae***Ilyocryptus spinifer***Classe Ostracoda****Família Cyprididae***Bradleystrandesia obtusata**Cypricercus centrura**"Ilyodromus"* n.gen. n.sp.*Isocypris beauchampi**Stenocypris major**Stenocypris* sp. 2**Família Candonidae***Candonopsis brasiliensis***Família Limnocytheridae***Cytheridella ilosvayi**Limnocythere* sp. 1**Família Darwinulidae***Alicenula serricaudata**Darwinula stevensoni**Penthesilenula brasiliensis**Vestalenula pagliolii***Classe Copepoda****Ordem Cyclopoida****Família Cyclopidae***Paracyclops chiltoni***Família Cyclopidae***Tanytus stellatus***Subfamília Chironominae***Aedokritus* sp.*Apedilum* sp.*Axarus* sp.*Beardius* sp. 1*Beardius* sp. 2*Caladomyia ortonii**Caladomyia* sp.*Chironomus* gr. *decorus**Chironomus* gr. *riparius**Chironomus* gr. *salinarius**Cladopelma* sp.*Cryptochironomus* sp. 1*Cryptochironomus* sp. 2*Dicrotendipes* sp. 2*Dicrotendipes* sp. 3* *Dicrotendipes* 1*Fissimentum desiccatum**Fissimentum* sp. 2* *Fissimentum* 1*Goeldichironomus* gr. *pictus**Harnischia* sp. 1*Harnischia* sp. 2*Nilothauma* sp. 1*Nilothauma* sp. 2*Parachironomus* sp. 1*Parachironomus* sp. 2* *Parachironomus* 1*Paralauterborniella* sp.*Polypedilum* sp. 1*Polypedilum* (*Polypedilum*) sp. 2*Polypedilum* (*Asheum*)*Polypedilum* (*Tripodura*)* *Polypedilum* 1*Polypedilum* gr. *fallax**Pseudochironomus**Saetheria* (?)*Stenochironomus* sp.*Rheotanytarsus* sp. 1*Rheotanytarsus* sp. 2*Stempellina**Tribelos* sp. 1*Tribelos* sp. 2*Tanytarsus* sp.

<i>Ectocyclops ensifer</i>	Chironomini 1
Ordem Harpacticoida	Chironomini 2
Família Canthocamptidae	Chironomini 3
Classe Insecta	Chironomini 4
Ordem Collembola	Chironomini 5
Família Entomobryidae	Chironomini 6
Família Hypogastruridae	Tanytarsini 1
Ordem Ephemeroptera	Tanytarsini 2
Família Caenidae	Subfamília Orthoclaadiinae
<i>Caenis</i> sp.	<i>Cricotopus</i> sp. 1
Família Ephemeridae	<i>Cricotopus</i> sp. 2
<i>Hexagenia (Pseudeatonica) albivitta</i>	* <i>Cricotopus</i> 1
Família Leptohyphidae	<i>Lopescladius</i> sp.
<i>Tricorythodes</i> sp.	<i>Gimnometriochinemus</i> sp.
Família Polymitarcyidae	<i>Parakieferiella</i> sp.
<i>Campsurus</i> sp.	<i>Thienemaniella</i> sp.
Ordem Odonata	* Orthoclaadiinae 1
Família Gomphidae	

* Táxons de Chironomidae não encontrados em Trivinho-Strixino & Strixino (1995)

Variação temporal da comunidade bentônica

A análise de similaridade (NMDS) evidenciou valor de *stress* situado em torno de 0,03, garantindo uma boa confiabilidade na interpretação dos resultados de composição e abundância (Fig. 2). A composição, entre os períodos foi, em geral, semelhante (mostrado na figura 2a pela sobreposição da maioria dos pontos abertos sobre os fechados), exceto por alguns reservatórios (pontos nas extremidades). Quando analisada a biomassa, também foram observadas semelhanças entre os períodos, porém com alguns extremos (pontos mais distantes). No período seco, a semelhança na composição (Fig. 2a) e biomassa (Fig. 2b) foi maior que no chuvoso, detectada pela maior proximidade dos seus pontos.

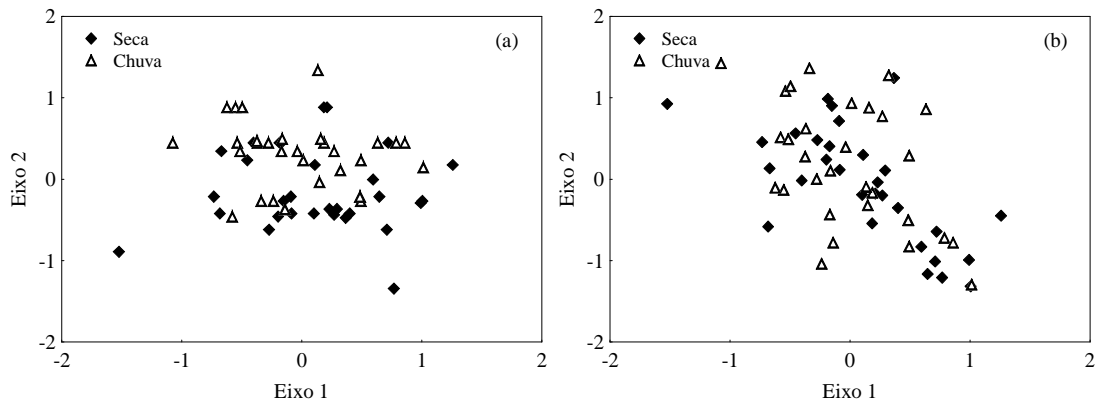


Figura 2. Análise de escalonamento multidimensional não métrica (NMDS) sobre a composição (a) e biomassa (b) dos invertebrados bentônicos, nos períodos de seca e chuva, em trinta reservatórios neotropicais.

Os maiores valores de riqueza, biomassa, diversidade de táxons, e equitabilidade dos invertebrados foram registrados no período seco (Fig. 3). No entanto, as diferenças entre os períodos hidrológicos foram significativas apenas para a biomassa ($H = 4,04$; $p = 0,044$).

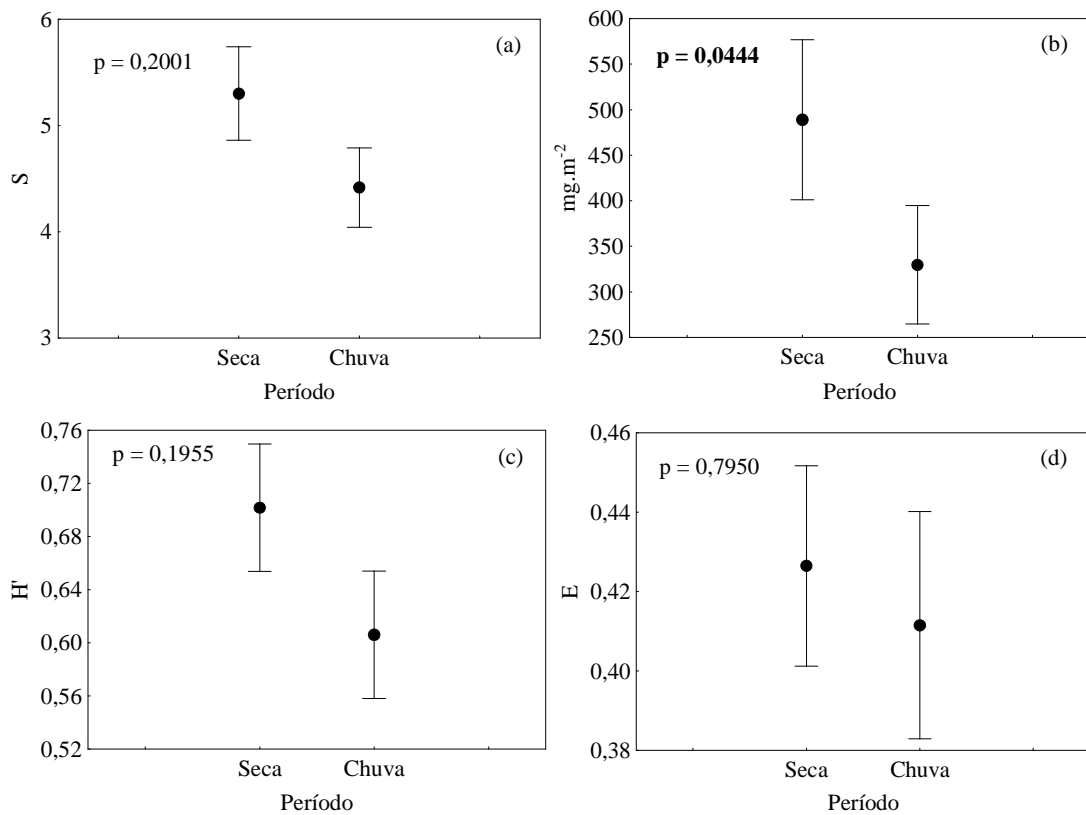


Figura 3. Valores médios e erro padrão da a) riqueza (S), b) biomassa, c) diversidade (H') e d) equitabilidade (E) nos períodos de seca e chuva. Valores significativos ($p < 0,05$) em negrito.

Varição espacial da comunidade bentônica

A análise de similaridade (NMDS) evidenciou semelhanças na composição e abundância dos invertebrados bentônicos, quando comparado margem e centro dos reservatórios. Entretanto, a composição da fauna bentônica na região central, de alguns reservatórios, foi distinta das demais, enquanto a composição nas margens apresentou maior similaridade (com poucos pontos extremos) (Fig. 4a). Da mesma forma, a biomassa foi mais similar, na maioria das margens, que no centro dos reservatórios (Fig. 4b).

Comparando as bacias hidrográficas, em geral, a composição foi semelhante, entre as bacias, para a maioria dos reservatórios (pontos mais agrupados), exceto para alguns reservatórios das bacias Iguaçu, Paranapanema e Litorânea (pontos mais dispersos na figura 4c). Quanto à biomassa, a maioria dos reservatórios da bacia Paranapanema foi semelhante entre si, com poucas exceções. Por outro lado, alguns reservatórios das bacias Tibagi, Iguaçu e Litorânea foram menos similares entre si e em relação às demais bacias (pontos mais distantes na figura 4d).

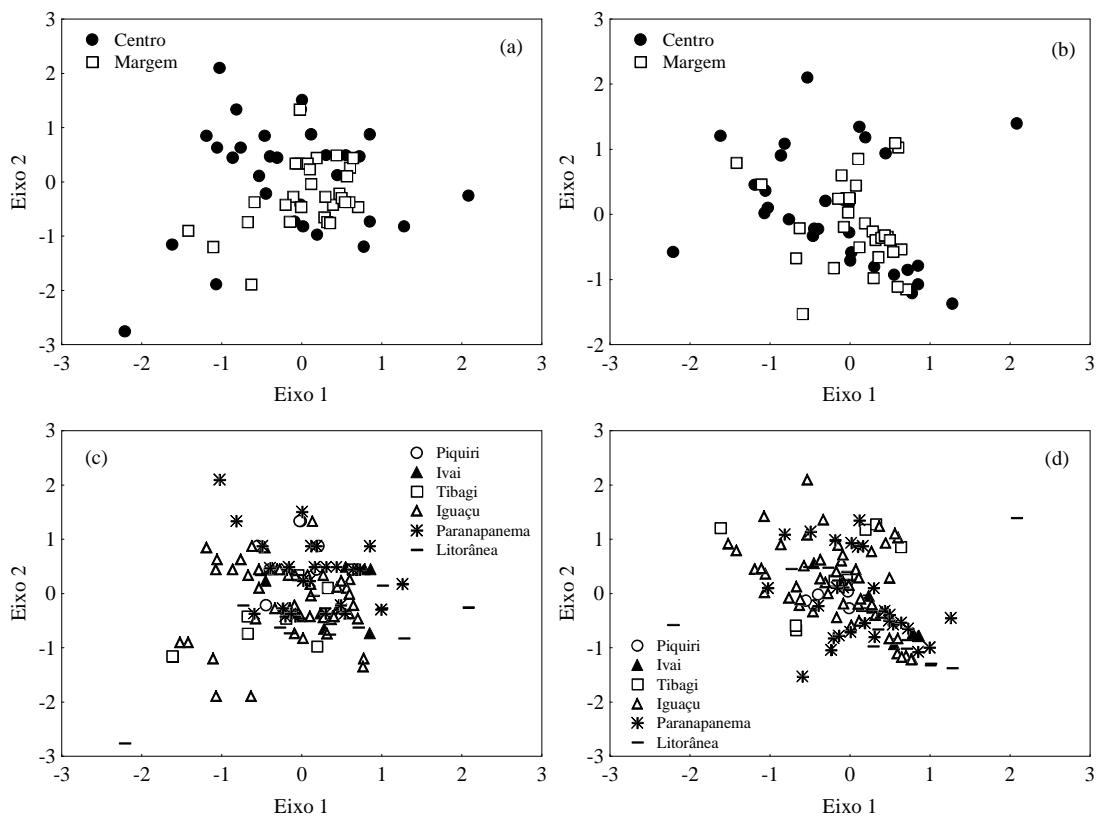


Figura 4. Análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) sobre a composição (a, c) e biomassa (b, d) dos invertebrados bentônicos, na margem e no centro (a, b) dos reservatórios das diferentes bacias hidrográficas (c, d).

Os maiores valores de riqueza, diversidade e equitabilidade de invertebrados bentônicos foram registrados nas margens dos reservatórios, ao passo que para a biomassa maiores valores foram constatados na região central (Figs. 5 a, b, c, d). Quando consideradas as bacias hidrográficas, maior riqueza foi verificada na bacia do Ivaí, enquanto a diversidade, abundância e equitabilidade foram maiores na bacia Litorânea (Figs. 5 e, f, g, h).

De acordo com a ANOVA Kruskal-Wallis, as diferenças nos valores de riqueza foram significativas para as regiões ($H = 61,57$; $p = 0,0000$) e bacias hidrográficas ($H = 11,48$; $p = 0,0426$). Da mesma forma, a biomassa também foi significativamente diferente entre regiões ($H = 17,44$; $p = 0,000$) e bacias ($H = 34,78$; $p = 0,000$). Por outro lado, para a diversidade de táxons ($H = 55,15$; $p = 0,000$) e equitabilidade ($H = 2,62$; $p = 0,000$) diferenças significativas foram verificadas apenas entre as regiões dos reservatórios. Quanto à riqueza, apenas as bacias Ivaí e Litorânea foram significativamente diferentes, enquanto a biomassa da fauna bentônica da bacia Iguaçu diferiu significativamente das bacias Ivaí, Paranapanema e Litorânea, e a bacia Tibagi diferiu da Litorânea (Fig. 5).

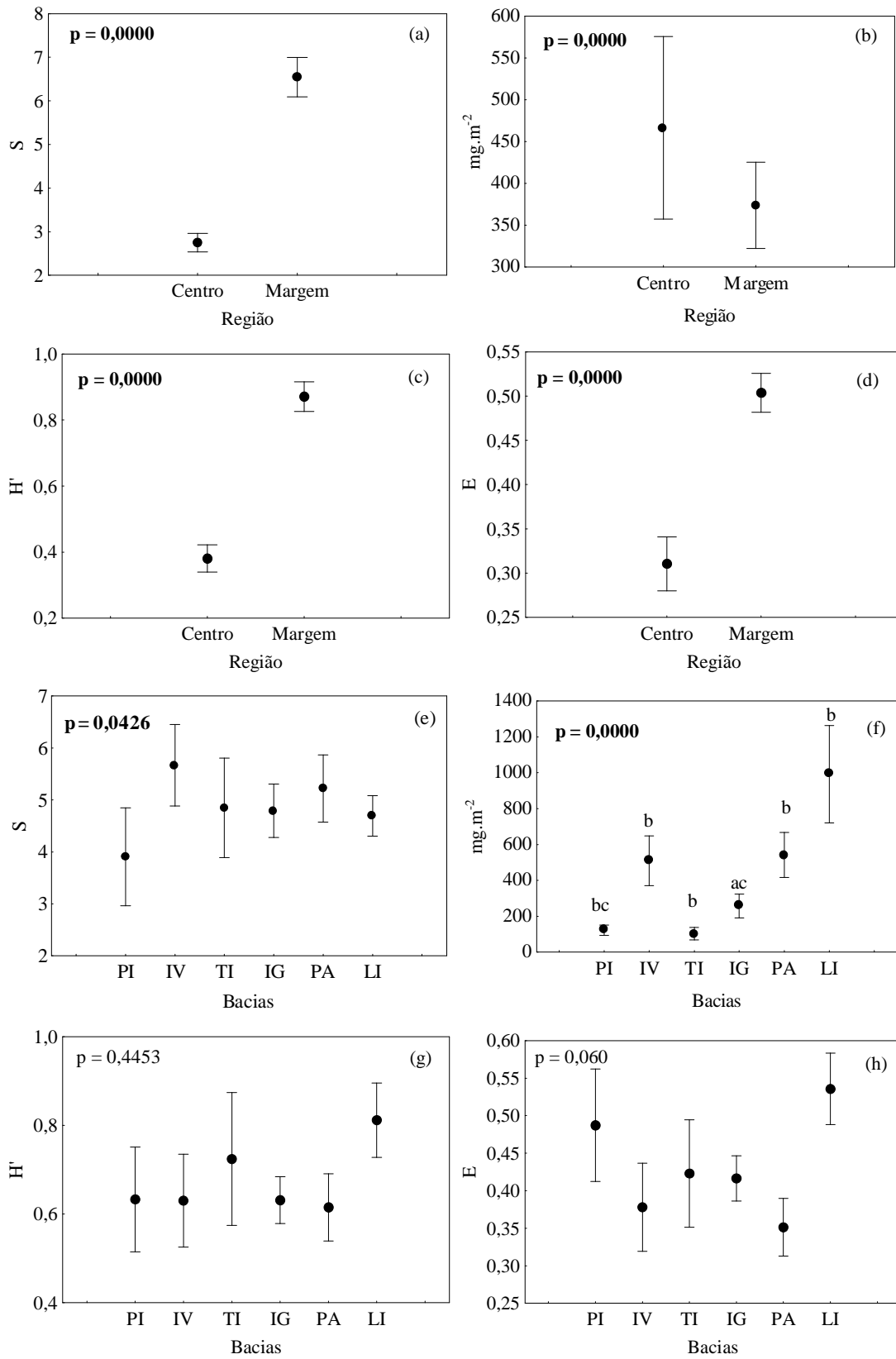


Figura 5. Valores médios e erro padrão da riqueza (S), biomassa, diversidade (H') e equitabilidade (E) em diferentes regiões (a, b, c, d) e bacias hidrográficas (e, f, g, h) (PI = Piquiri, IV = Ivaí, TI = Tibagi, IG = Iguaçu, PA = Paranapanema, LI = Litorânea). Valores significativos ($p < 0,05$) em negrito; letras acima das barras indicam diferenças significativas, de acordo com teste a posteriori.

Os nematóides foram abundantes especialmente em alguns reservatórios da bacia do Iguaçu (58 mg.m^{-2}) e Litorânea (18 mg.m^{-2}) (Fig. 6a). Dentre os moluscos, a maior abundância foi registrada para o bivalve *Corbicula fluminea* (1300 mg.m^{-2}), que ocorreu exclusivamente nos reservatórios da bacia do Paranapanema (Fig. 6b). Os táxons mais abundantes entre os anelídeos, foram os oligoquetos. *Bothrioneurum* sp. foi abundante em praticamente todas as bacias hidrográficas e especialmente na bacia Litorânea (2000 mg.m^{-2}), enquanto *Branchiura sowerbyi* foi abundante na bacia do Paranapanema (1400 mg.m^{-2}). Por outro lado, a biomassa do hirudíneo *Hellobdella* sp. foi elevada na bacia Litorânea (200 mg.m^{-2}) (Fig. 6c). Os ácaros, representados por *Limnesia* sp. (6 mg.m^{-2}), *Hydrozetes* sp. 1 (2 mg.m^{-2}) e *Hydrozetes* sp. 2 ($2,5 \text{ mg.m}^{-2}$) foram abundantes quase que exclusivamente na bacia do Iguaçu (Fig. 6d). Dentre os crustáceos, os ostrácodes *Stenocypris major* (20 mg.m^{-2}), *Darwinula stevensoni* ($1,2 \text{ mg.m}^{-2}$) e *Alicenula serricaudata* (3 mg.m^{-2}) foram mais abundantes, ocorrendo em todas as bacias hidrográficas, exceto na bacia Litorânea (Fig. 6e). Os insetos foram representados pelas larvas de quironomídeos, especialmente, *Tanytarsus* sp. (450 mg.m^{-2}) nos reservatórios das bacias Tibagi (300 mg.m^{-2}), Iguaçu (100 mg.m^{-2}) e Paranapanema (50 mg.m^{-2}) e *Tanytus stellatus* na bacia Litorânea (250 mg.m^{-2}). Os efemerópteros *Campsurus* sp. (800 mg.m^{-2}) e *Caenis* sp. (50 mg.m^{-2}) foram abundantes na bacia do Paranapanema (Fig. 6f).

Comunidade bentônica e variáveis abióticas

Os resultados da correlação de Spearman foram significativos entre a riqueza, diversidade, equitabilidade e biomassa de Oligochaeta, Chironomidae e biomassa total e variáveis algumas das abióticas testadas. A riqueza foi positivamente correlacionada à areia média e negativamente à areia muito fina e matéria orgânica, ao passo que a diversidade de táxons e a equitabilidade foram positivamente correlacionadas ao nitrogênio total. A biomassa dos oligoquetos foi negativamente influenciada pela profundidade e areia muito grossa e positivamente por lama. As larvas de quironomídeos foram negativamente relacionadas à profundidade, lama e matéria orgânica, enquanto oxigênio dissolvido e maiores tamanhos de partículas de sedimento foram positivamente relacionados a estes táxons. A biomassa total de invertebrados foi positivamente

correlacionada ao oxigênio dissolvido e lama e, negativamente, à profundidade, nitrogênio total e grânulos (Tab. 4).

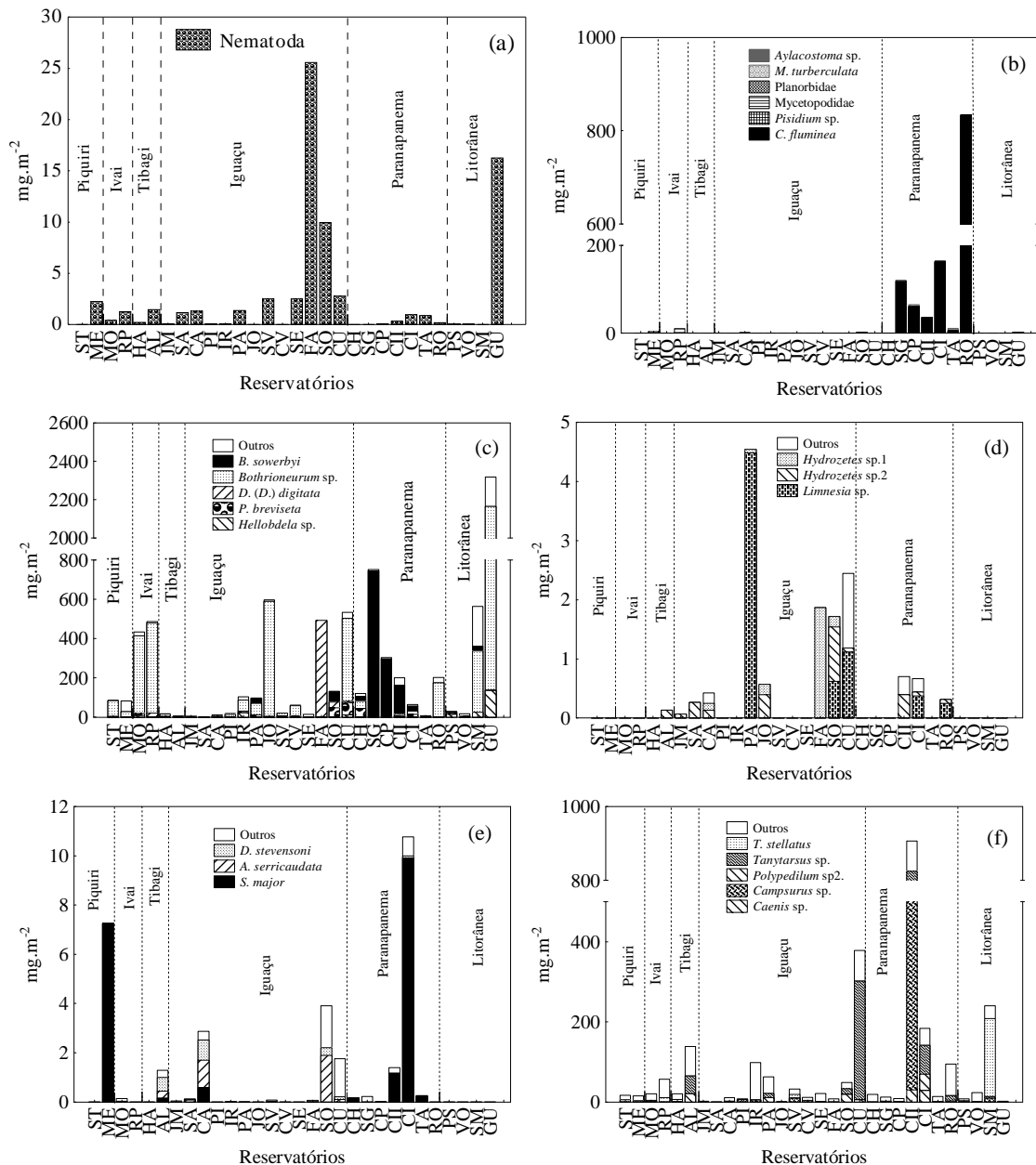


Figura 6. Biomassa média (mg.m^{-2}) de invertebrados bentônicos em trinta reservatórios neotropicais (a = Nematoda, b = Mollusca, c = Annelida, d = Acari, e = Crustacea, f = Insecta). As siglas e o nome dos reservatórios estão indicadas na tabela 1.

Os oligoquetos e quironomídeos foram os grupos taxonômicos mais diversos e abundantes nos trinta reservatórios estudados (Fig. 6). Além da textura do sedimento, a

profundidade dos ambientes e a concentração do oxigênio dissolvido foram importantes fatores na estruturação da comunidade bentônica e principalmente para Oligochaeta e Chironomidae (Fig. 7), como evidenciado pela correlação de Spearman (Tab. 4).

Tabela 4. Correlação de Spearman entre a riqueza (S), diversidade (H'), equitabilidade (E), biomassa de Oligochaeta (OL), Chironomidae (CH) e biomassa total de invertebrados (BT) com as variáveis físicas e químicas da água e do sedimento. Nível de significância: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$ (S = riqueza, H' = diversidade, E = equitabilidade, PR = profundidade, OD = oxigênio dissolvido, NT = nitrogênio total, SE = seixos; GR = grânulos, AMG = areia muito grossa; AM = areia média, AMF = areia muito fina, LA = lama, MO = matéria orgânica).

	S	H'	E	OL	CH	BT
PR				r = - 0,27 ***	r = -0,55 ***	r = -0,39 ***
OD					r = 0,37 ***	r = 0,20 *
NT		r = 0,28 *	r = 0,31 **			r = -0,36 ***
SE					r = 0,25 ***	
GR					r = 0,24 ***	r = - 0,19 *
AMG				r = -0,21 *		
AM	r = 0,20 *					
AMF	r = -0,19 *					
LA				r = 0,27 ***	r = - 0,19 *	r = 0,25 ***
MO	r = -0,18 *				r = - 0,33 ***	

Os valores de profundidade e concentração de oxigênio dissolvido foram significativamente e inversamente relacionados entre si ($r = - 0,54$ e $p = 0,0000$) (Fig. 7 a). Quando analisadas as relações entre a biomassa total de invertebrados, biomassa de oligoquetos e quironomídeos e a variável profundidade observou-se relação inversa, ou seja, maiores valores de biomassa foram registrados nos ambientes menos profundos. Por outro lado, a relação entre a biomassa total de invertebrados e a biomassa de quironomídeos e a concentração de oxigênio dissolvido foi direta, pois quanto maior o teor de oxigênio, maior a biomassa destes invertebrados. Apenas os oligoquetos não foram significativamente relacionados à concentração de oxigênio dissolvido, embora maiores valores de biomassa desse grupo tenham sido observados nos ambientes mais oxigenados (Fig. 7b e c).

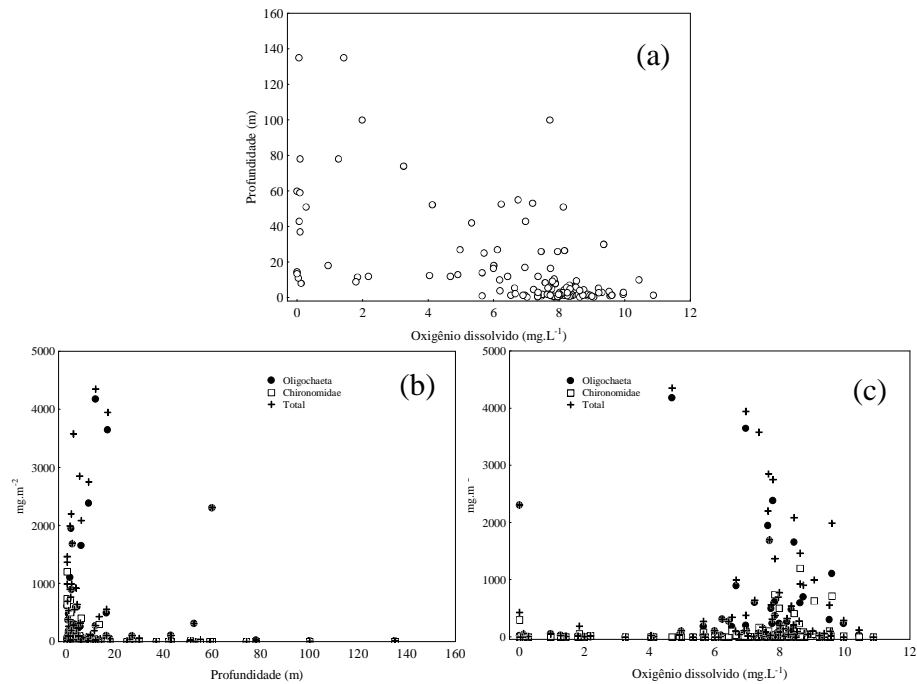


Figura 7. Correlação entre as variáveis profundidade e o oxigênio dissolvido (a), entre a biomassa total de invertebrados, biomassa de Oligochaeta e Chironomidae e profundidade (b) e oxigênio dissolvido (c).

Os dois primeiros eixos canônicos (CCA) foram significativos, de acordo com o teste de Monte Carlo ($p < 0,05$), evidenciando padrões espaciais referentes às regiões marginal e central dos reservatórios. Os dois eixos explicaram 73,5% (eixo 1= 43,7% e eixo 2= 29,8%) da variabilidade total dos dados (Fig. 8).

Os escores do eixo 1 correlacionaram-se positivamente com a profundidade, condutividade elétrica, temperatura da água e pH, e negativamente com o oxigênio dissolvido. No eixo 2, os reservatórios foram ordenados principalmente quanto ao tamanho das partículas de sedimento. Correlações negativas foram registradas para partículas de sedimento maiores (seixos, grânulos, areia muito grossa e areia grossa), enquanto partículas menores (areia muito fina e lama) e matéria orgânica foram positivamente correlacionadas a este eixo (Fig. 8 a).

Quando analisada a variação temporal, não foi observado um padrão nítido entre os períodos hidrológicos, de acordo com as variáveis físicas e químicas da água e do sedimento e também para os táxons (Fig. 8 a, c).

Por outro lado, as variáveis físicas e químicas da água e do sedimento evidenciaram um padrão espacial para as regiões dos reservatórios. A maioria das margens foi rasa, oxigenada e

com predomínio de partículas de sedimento maiores (seixos, grânulos e areias grossas), além de baixa porcentagem de matéria orgânica. Por outro lado, a região central dos reservatórios foi caracterizada por elevadas profundidades, baixa concentração de oxigênio dissolvido, maiores porcentagens de matéria orgânica e predomínio de lama, areia fina e muito fina (Fig. 8 a, d).

O gradiente espacial estabelecido para as regiões (margem e centro) através das variáveis limnológicas e do sedimento também permitiu estabelecer um padrão quanto à distribuição dos táxons. Os efemerópteros *Caenis* sp. e *Campsurus* sp., o odonata *Phyllocycla* sp., assim como o oligoqueta *Dero* (*Dero*) *digitata* e Diptera foram abundantes, exclusivamente, nas margens rasas, onde a concentração de oxigênio dissolvido e as partículas de sedimentos foram maiores. Por outro lado, a biomassa dos quironomídeos *Pseudochironomus* sp. e *Polypedilum* sp. foram relacionados às maiores profundidades, enquanto, *Coelotanypus* sp, *Tanypus stellatus*, *Polypedilum* (*Tripodura*), *Caladomyia ortonii* e *Djalmabatista pulcher* foram associados ao predomínio de lama e areia muito fina. As larvas de *Tanytarsus* sp. e *Goeldichironomus* gr. *pictus* (Chironomidae), assim como *Botthrioneurum* sp., *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Dero* (*Dero*) *borelii* (Oligochaeta) e *Hellobdela triserialis* e *Hellobdela* sp. (Hirudinea) foram associados às maiores concentrações de matéria orgânica no sedimento, enquanto *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta) relacionou-se aos maiores valores de condutividade elétrica (Fig. 8 a, b).

Estado trófico dos reservatórios

O estado trófico dos reservatórios variou de acordo com o período hidrológico (seca e chuva), conforme indicado pelos valores do IET médio. A maioria dos reservatórios foi classificada como oligotrófica em ambos os períodos hidrológicos. Por outro lado, os reservatórios Melissa, Rio dos Patos, Passaúna e Salto do Meio, considerados oligotróficos no período seco, foram classificados como mesotróficos no período chuvoso, enquanto o reservatório de Julio Mesquita Filho passou de oligotrófico na seca à eutrófico na chuva. Apenas o reservatório Iraí foi classificado como eutrófico em ambos os períodos estudados (Tab. 5).

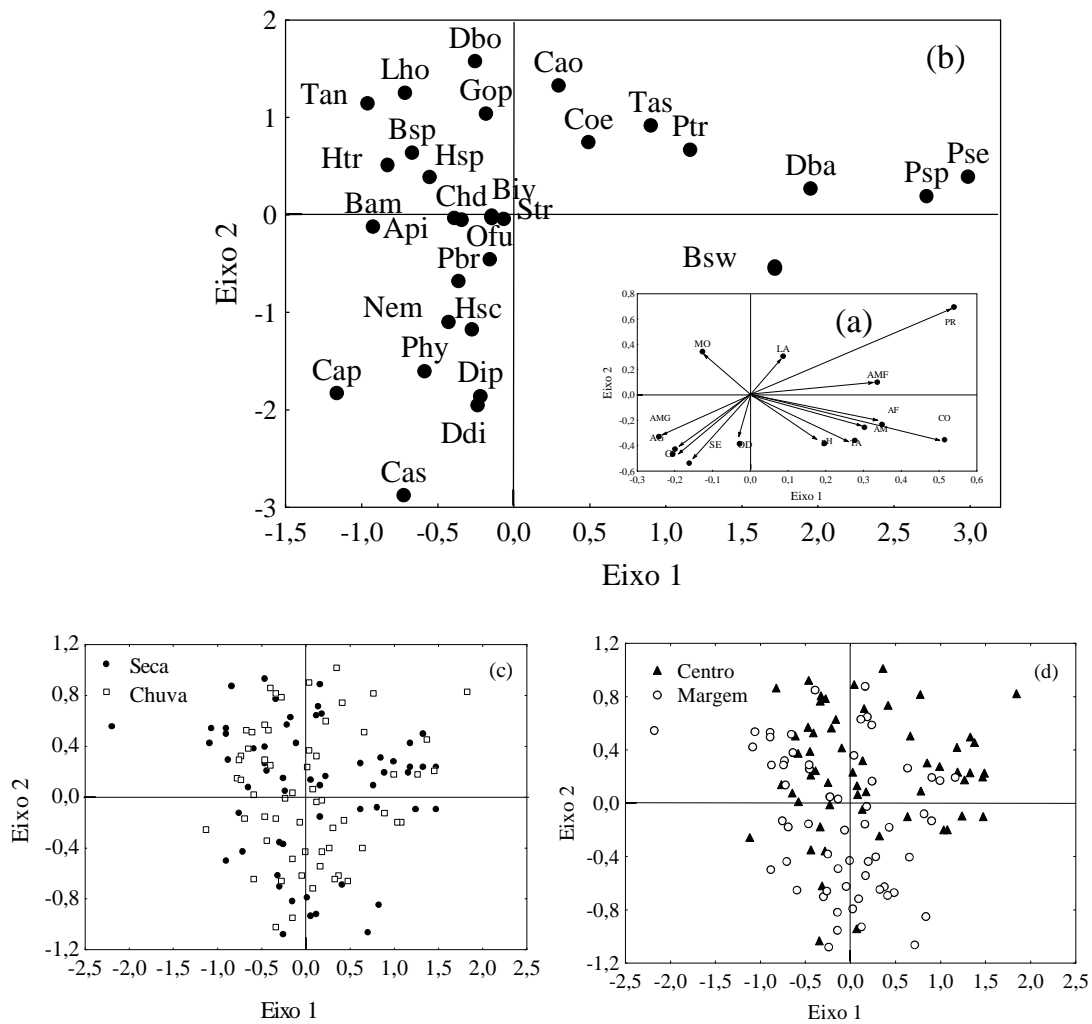


Figura 8. Distribuição dos escores da Análise de Correlação Canônica (CCA) derivados das (a) variáveis físicas e químicas da água e do sedimento, (b) biomassa dos táxons e (c) períodos e (d) regiões (TA = temperatura da água, OD = oxigênio dissolvido, PR = profundidade, CE = condutividade elétrica, SE = seixos, GR = grânulos, AMG = areia muito grossa, AG = areia grossa, AM = areia média, AF = areia fina, AMF = areia muito fina, LA = lama, MO = matéria orgânica, Nem = Nematoda, Biv = Bivalvia, Ofu = *O. funiculus*, Pbr = *Pristina breviseta*, Ddi = *D. (D.) digitata*, Dbo = *D. (A.) borelii*, Str = *S. trivandrana*, Lho = *L. hoffmeisteri*, Api = *A. pigueti*, Bsp = *Bothrioneurum* sp., Bsw = *B. sowerbyi*, Bam = *B. americanus*, Hsc = *H. scutifera*, Htr = *H. triserialis*, Hsp = *Helobdella* sp., Cas = *Caenis* sp., Cap = *Campsurus* sp., Phy = *Phyllocycla* sp., Coe = *Coelotanypus* sp., Dbal = *Djalmabatista pulcher*, Tas = *Tanypus stellatus*, Chd = *Chironomus* gr. *decorus*, Gop = *Goeldichironomus* gr. *pictus*, Psp = *Polypedilum* sp. 2, Ptr = *Polypedilum (Tripodura)*, Pse = *Pseudochironomus* sp., Cao = *Caladomyia orton*, Tan = *Tanytarsus* sp., Dip = Diptera).

Os maiores valores de riqueza, biomassa, diversidade e equitabilidade de invertebrados bentônicos foram registrados nos reservatórios mesotróficos (Fig. 9). No entanto, estas diferenças foram significativas apenas para a abundância ($F = 6,94$; $p = 0,0312$). Através do teste a

posteriori de Tukey ($p < 0,05$) verificou-se que a biomassa nos reservatórios eutróficos foi significativamente diferente dos meso e oligotróficos (Fig. 9b).

Tabela 5. Índice de Carlson modificado por Toledo (1983) para trinta reservatórios neotropicais (IET = índice de estado trófico, S = seca, C = chuva, OL = oligotrófico, ME = mesotrófico, EU = eutrófico). Os códigos referentes aos nomes dos reservatórios estão listados na Tabela 1.

Reservatórios	IET		Trofia		Reservatórios	IET		Trofia	
	S	C	S	C		S	C	S	C
ST	27,4	41,5	OL	OL	SE	43,6	35,8	OL	OL
ME	43,0	50,2	OL	ME	FA	39,0	39,5	OL	OL
MO	38,4	38,9	OL	OL	OS	35,5	37,6	OL	OL
RP	40,8	44,9	OL	ME	CU	31,8	29,2	OL	OL
HA	42,9	41,8	OL	OL	CH	27,7	36,7	OL	OL
AL	42,2	41,9	OL	OL	SG	35,7	31,7	OL	OL
JM	41,1	54,8	OL	EU	CP	38,0	34,3	OL	OL
SA	31,6	39,5	OL	OL	CII	40,7	40,1	OL	OL
CA	34,7	42,2	OL	OL	CI	38,9	36,1	OL	OL
PI	30,5	33,4	OL	OL	TA	39,7	36,5	OL	OL
IR	57,4	63,6	EU	EU	RO	41,8	33,5	OL	OL
PA	30,5	46,8	OL	ME	PS	35,0	35,3	OL	OL
JO	29,5	27,4	OL	OL	VO	31,8	34,3	OL	OL
SV	25,8	28,2	OL	OL	SM	40,0	45,5	OL	ME
CV	29,4	37,6	OL	OL	GU	43,3	36,9	OL	OL

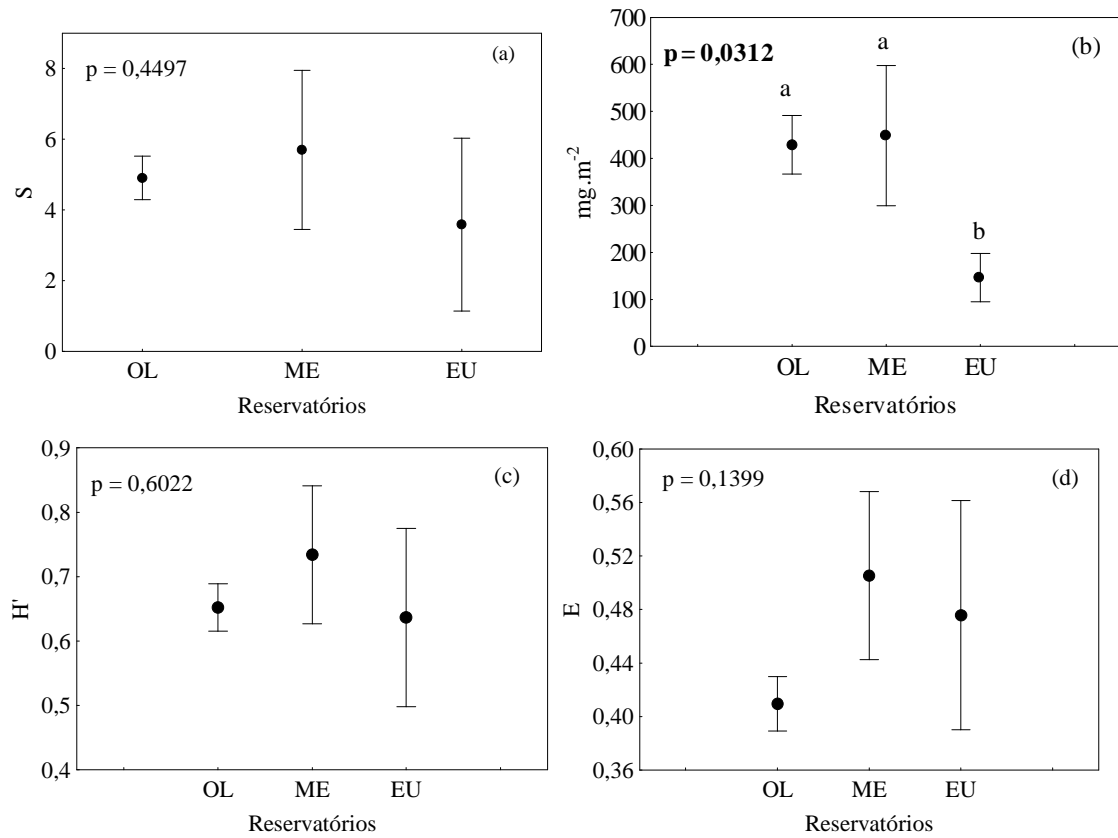


Figura 9. Valores médios e erro padrão da a) riqueza, b) biomassa, c) diversidade e d) equitabilidade nos diferentes estados tróficos dos reservatórios (OL = oligotrófico, ME = mesotrófico, EU = eutrófico). Valores significativos ($p < 0,05$) em negrito; letras acima das barras indicam diferenças significativas, de acordo com teste a posteriori.

A análise de espécies indicadoras (IndVal) evidenciou cinco espécies indicadoras das condições de trofia (IET) dos reservatórios. Os táxons *Chironomus gr. decorus*, *Goeldichironomus gr. pictus* (Chironomidae) e *Helobdella triserialis* (Hirudinea) foram indicadores de reservatórios eutróficos, ao passo que *Stephensoniana trivandrana* e *Aulodrilus pigueti* (Oligochaeta) foram indicadoras de reservatórios mesotróficos (Tab. 6).

Tabela 6. Táxons indicadores do estado trófico dos reservatórios (OL = oligotrófico, ME = mesotrófico, EU = eutrófico, A = abundância relativa, F = frequência relativa, IV = valor indicador, G = grupo). Valores significativos em negrito ($p < 0,05$).

Trofia Táxons	OL			ME			EU			G	p
	A	F	IV	A	F	IV	A	F	IV		
<i>S. trivandranana</i>	28	13	3	72	50	36	0	0	0	ME	0,0260
<i>A. pigueti</i>	6	8	0	93	38	35	1	17	0	ME	0,0130
<i>H. triserialis</i>	30	5	1	0	0	0	70	33	23	EU	0,0460
<i>C.gr. decorus</i>	7	4	0	0	0	0	93	50	47	EU	0,0020
<i>G. gr. pictus</i>	3	3	0	0	0	0	97	33	32	EU	0,0020

Discussão

A estabilidade e complexidade do habitat foram os principais fatores determinantes na estrutura da comunidade bentônica nos reservatórios neotropicais do presente trabalho. Diversos estudos têm demonstrado que a maior complexidade estrutural de um habitat, assim como a estabilidade aumenta sua capacidade de sustentar comunidades mais diversas e abundantes que aqueles com estrutura mais simples (Beisel *et al.* 1998; McAbendroth *et al.*, 2005; Shostell & Willians, 2007). Nesse sentido, as características ambientais intermediárias entre rios e lagos (Thornton 1990) conferem aos reservatórios certa medida de complexidade que influenciou na estruturação das comunidades aquáticas.

Variação temporal

A análise temporal é um fator importante, especialmente em reservatórios, pois as flutuações do nível da água, determinadas pela vazão, podem influenciar de modo significativo na estrutura da comunidade bentônica (Devine & Vanni, 2002; Santos *et al.*, 2005). Assim, o maior tempo de residência da água favorece a estabilidade do habitat, além de influenciar nas características limnológicas e nos processos de mistura da coluna de água, as quais se tornam mais semelhantes às de lagos naturais (Nogueira *et al.*, 2005). No presente estudo, os dados de vazão e nível hidrológico não foram obtidos para a maioria dos reservatórios. No entanto, os valores de profundidade da camada de mistura (Z_{max}) e da zona eufótica (Z_{eu}) (ver Rodrigues *et al.*, 2005), nos permitiram inferir sobre a influência destes fatores sobre a comunidade bentônica.

A riqueza, diversidade e abundância da fauna de invertebrados nos trinta reservatórios, aqui analisados, foram influenciadas pelo período hidrológico, as quais foram maiores no período seco, corroborando nossa hipótese inicial sobre maiores valores destes atributos neste período do ano. Além disso, a extensa zona eufótica e mistura completa na coluna de água (Rodrigues *et al.*,

2005) na maioria dos reservatórios, favoreceram o aumento da riqueza, diversidade e biomassa neste período, pois a maior luminosidade promove um incremento na produtividade primária, a qual serve como fonte alimentar para a maioria dos invertebrados. Nossos resultados corroboraram com os estudos desenvolvidos por Bêche *et al.* (2006) e Pamplin *et al.* (2006), os quais ressaltaram uma tendência no aumento da abundância de invertebrados bentônicos no período seco.

Nesse período, a composição e a biomassa da comunidade de invertebrados bentônicos também foi mais semelhante entre si, conforme evidenciado pela análise de similaridade, devido à maior estabilidade do ambiente, que favorece o incremento de microhabitat. De acordo com Baptista *et al.* (2001), o período seco favorece o estabelecimento do substrato e do processamento da matéria orgânica pelos invertebrados, devido ao maior tempo para a colonização do habitat e à menor variação no fluxo de água. Essa maior estabilidade torna o ambiente favorável à colonização e ao aumento da diversidade (Death & Winterborn, 1995) e abundância.

Os táxons mais diversos e abundantes no período seco foram, em geral, anelídeos, insetos e moluscos, ao passo que no período chuvoso, apenas os anelídeos e insetos permaneceram diversos e abundantes. A diminuição na riqueza, diversidade e biomassa dos invertebrados, no período chuvoso, podem estar relacionadas às alterações decorrentes do regime pluvial, assim como pelo controle de nível exercido pelas usinas hidrelétricas. Além disso, a elevada turbidez abiogênica, devido ao aporte de material alóctone, reduziu a extensão da zona eufótica, principalmente, nos reservatórios menores (Rodrigues *et al.*, 2005). Alterações ambientais, decorrentes do período chuvoso e também do enchimento de reservatórios, causam instabilidade no substrato, afetando a estrutura da comunidade bentônica (Santos *et al.*, 2005).

Varição espacial

Vários estudos têm relatado a importância das regiões litorâneas para a colonização e abundância dos invertebrados bentônicos (Moretto *et al.*, 2003; Ayres-Peres *et al.*, 2006; Beauger *et al.*, 2006). As melhores condições à sobrevivência de invertebrados, proporcionadas pela maior disponibilidade de oxigênio dissolvido, menores profundidades, material alóctone (macrófitas aquáticas e vegetação ripária) e microhabitats (Ayres-Peres *et al.*, 2006) tornam as margens favoráveis aos invertebrados bentônicos.

Maiores valores de riqueza, diversidade e biomassa de invertebrados nas margens dos reservatórios foram devidos especialmente à heterogeneidade do sedimento. Este fato confirma nossa hipótese inicial sobre a influência do tamanho das partículas do sedimento, como principal fator estruturador da comunidade de invertebrados bentônicos. Vários estudos têm sido realizados evidenciando o aumento da biomassa e diversidade dos invertebrados, em escala espacial, devido à maior complexidade do substrato, especialmente naqueles ambientes constituídos por partículas heterogêneas de sedimento (Benke, 1984; Stoffels *et al.*, 2005; Shostell & Williams, 2007). No entanto, as diferenças nas características físicas e químicas da água, como menores profundidades e elevada concentração de oxigênio dissolvido, nos reservatórios do presente estudo, também contribuíram para a variação espacial.

Por outro lado, na região central houve o predomínio de lama, o qual favoreceu os oligoquetos e quironomídeos como evidenciado pelas fortes correlações. O oligoqueto, *Bothrioneurum*, é um gênero característico de regiões neotropicais (Pascari 1987) e possui distribuição cosmopolita (Schenkova *et al.*, 2006), enquanto *B. sowerbyi* (Oligochaeta) é favorecida por sedimento fino e ambientes ricos em matéria orgânica (Lin & Yo, 2008). A elevada abundância de *B. sowerbyi* no reservatório de Salto Grande (Bacia do Paranapanema) pode estar associada à presença de macrófitas aquáticas próximas à região central, além do predomínio de lama. De acordo com Strixino & Trivinho-Strixino (1998), *Tanytus* sp. (Chironomidae) tem preferência por ambientes bem oxigenados e sedimento fino, desta forma a elevada biomassa de *T. stellatus* no reservatório Salto do Meio pode estar relacionada a estas condições ambientais.

Os maiores valores de biomassa de *Bothrioneurum* sp. e *D. (D.) digitata* (Oligochaeta), *Corbicula fluminea* (Bivalvia), *Campsurus* sp. (Ephemeroptera) e *Tanytarsus* sp. (Chironomidae), nas margens dos reservatórios e nas bacias Iguaçu e Litorânea estiveram relacionadas aos requisitos ecológicos de cada táxon, como por exemplo, o tipo de substrato, concentração de oxigênio dissolvido e profundidade. Vários autores têm demonstrado associações entre os grupos taxonômicos e estas características ambientais. De acordo com Salles (2006), a heterogeneidade do substrato é um fator importante para as ninfas de efemerópteros, as quais possuem preferência por substratos constituídos por seixos, grânulos e areias. Os naidídeos (*Dero*) estão distribuídos em ambientes com menores concentrações de matéria orgânica e sedimentos mais grosseiros (Armendáriz 2000), características observadas na maioria das

margens. Santos & Henry (2001) estudando a fauna de quironomídeos na represa de Jurumirin, também verificaram elevada abundância, especialmente de *Tanytarsus* relacionadas à profundidade e ao tipo de sedimento.

A elevada abundância e diversidade de táxons, especialmente na bacia Litorânea, podem estar relacionadas ao fato dos reservatórios possuírem maior velocidade de correnteza e vegetação marginal preservada em seu entorno, pois estão localizados na Serra do Mar (Júlio Jr. *et al.*, 2005). Essas características, em geral, favoreceram a maior biomassa dos invertebrados bentônicos, especialmente *Bothrioneurum* sp. e *T. stellatus*, diferenciando-os da maioria dos reservatórios, como indicado pela análise de similaridade.

Nos reservatórios pertencentes à bacia do Paranapanema, destacou-se especialmente a abundância do molusco exótico *C. fluminea*. As características invasoras desta espécie (rápida dispersão e reprodução), além das águas oxigenadas, sedimento arenoso e presença de macrófitas nos reservatórios da bacia do Paranapanema, provavelmente contribuíram para a elevada biomassa de *C. fluminea* e de outros moluscos quase que exclusivamente nestes reservatórios. As margens rasas e as partículas de sedimento maiores foram os principais preditores da biomassa dessa espécie em um reservatório da mesma bacia hidrográfica (Bagatini *et al.*, 2007). Além disso, o desenvolvimento de uma comunidade dominada por moluscos, está relacionado ao tipo de sedimento e às características químicas da água (Henry & Simão, 1986) e também à presença de macrófitas aquáticas as quais se tornam substrato para o perifíton, servindo como fonte alimentar para estes invertebrados (Callisto *et al.*, 2005).

No presente estudo, a amplitude de variação da profundidade e do oxigênio dissolvido foi elevada, e estas variáveis são, geralmente, dependentes do tamanho e da morfologia do reservatório. Conseqüentemente, os efeitos destas oscilações afetaram a comunidade bentônica, em especial, os grupos mais diversos e abundantes, como Oligochaeta e Chironomidae. Vários estudos têm demonstrado que a variação da profundidade tem sido considerada um fator chave na estruturação das comunidades bentônicas em ecossistemas aquáticos (Saether, 1979; Real & Prat, 1992; Verneaux & Allie, 1998).

Nesse sentido, a exploração das diferentes profundidades (litoral, sublitoral e profunda) dos ambientes, através de estudos batimétricos, tem sido utilizada para vários grupos taxonômicos (Real & Prat, 1992; Verneaux & Allie, 1998; Corbi & Trivinho-Strixino, 2002; Pamplin & Rocha, 2007), trazendo resultados satisfatórios sobre a distribuição desta comunidade.

De acordo com Corbi & Trivinho-Strixino (2002) a análise batimétrica revelou padrões diferenciados na distribuição dos invertebrados bentônicos, dependendo da profundidade das regiões. Assim, especialmente em ecossistemas lênticos, a utilização da batimetria pode fornecer resultados mais consistentes sobre a colonização e estrutura da comunidade bentônica.

Estado trófico dos reservatórios

As implicações advindas da mudança de estado trófico, em geral, são mais evidentes na região lacustre dos reservatórios, devido à menor velocidade de correnteza e maior tempo de retenção da água, os quais contribuem para que os processos químicos relacionados à eutrofização sejam mais acentuados nessa região do reservatório.

O elevado número de reservatórios oligotróficos no presente estudo, pode ser atribuído ao tempo de residência da água, tamanho e idade do reservatório e processos de sedimentação, especialmente naqueles reservatórios em cascata. Dentre estes, a sedimentação possui grande influência na trofia dos ambientes aquáticos, pois determina um mosaico de diferentes naturezas de substrato e promovem a diminuição na concentração de material em suspensão e nutrientes, no sentido rio-barragem (Thornton 1990). Pagioro *et al.* (2005) analisando a zonação longitudinal na concentração de nutrientes em alguns dos reservatórios analisados no presente estudo verificou a diminuição na concentração de nutrientes em direção à barragem. Estes autores demonstraram ainda, a importância de se considerar todos os gradientes (verticais, longitudinais e laterais) da coluna de água em análises preditivas, relacionadas ao estado trófico de reservatórios.

O processo de eutrofização nos reservatórios mesotróficos, aqui estudados, foi iniciado a várias décadas a partir de atividades agrícolas em seu entorno ou por estarem próximos às regiões urbanas (Júlio Jr. *et al.*, 2005). Esse processo geralmente se intensifica com o período de chuvas, devido ao maior aporte de nutrientes carregado das áreas de cultivo para os ambientes aquáticos. Alguns desses reservatórios (especialmente Melissa, Rio dos Patos e Julio Mesquita Filho) estão mais vulneráveis aos processos de carreamento e entrada de material alóctone com o período chuvoso, devido ao seu menor tamanho, localização em áreas próximas a culturas agrícolas e vegetação ripária menos preservada. Esses fatores, provavelmente influenciaram nas mudanças de estado trófico (de oligo para meso ou eutrófico) no período chuvoso. Matsumura-Tundisi *et al.* (2006) também verificaram que dependendo do período do ano, os reservatórios podem mudar suas características tróficas, que tendem a aumentar com o período de chuvas.

Por outro lado, o grau de eutrofização verificado no reservatório Iraí (o único eutrofizado em ambos os períodos hidrológicos), pode ser atribuído ao seu reduzido tempo de vida e elevado tempo de residência da água. Estes fatores proporcionam condições ideais aos processos de sedimentação, ciclagem de nutrientes (alóctones e autóctones) e liberação na coluna de água (Pagioro *et al.*, 2005; Henry *et al.*, 2004). Estas condições contribuem para que este reservatório permaneça eutrofizado durante todo o ano. No entanto, a degradação da qualidade da água do reservatório Iraí, pela elevada carga de nutrientes e produtividade, aliada ao déficit de oxigênio dissolvido, na camada hipolímica, podem ter sido fatores limitantes à maioria dos invertebrados aquáticos neste reservatório, onde apenas àqueles organismos melhor adaptados para viver em condições extremas conseguem sobreviver. Embora, essas conclusões sejam baseadas em apenas um reservatório verdadeiramente eutrófico, é provável que tenha ocorrido condições limitantes aos invertebrados, como evidenciado pela forte correlação negativa entre a biomassa total e a concentração de nitrogênio, as quais não interferiram na composição e abundância dos invertebrados nos demais reservatórios (meso e oligotróficos).

Os quironomídeos (*Chironomus gr. decorus*, *Goeldichironomus gr. pictus*) e o hirudíneo (*Helobdella triserialis*) indicadores das condições eutróficas e os oligoquetas (*Stephensoniana trivandrana* e *Aulodrilus pigueti*) indicadoras de ambientes mesotróficos, são conhecidos pela sua adaptação à ambientes impactados. A variação no grau de trofia dos ambientes aquáticos influencia diretamente na composição e abundância da comunidade de macroinvertebrados (Real & Prat, 1992; Woodcock & Huryn, 2007; Lin & Yo, 2008). À medida que aumenta o estado trófico, a comunidade fica restrita a grupos mais tolerantes como oligoquetas, hirudíneos, dípteras (principalmente quironomídeos) e moluscos, conforme verificado por Lin & Yo (2008), os quais geralmente apresentam elevada abundância.

Estudos anteriores realizados apenas com a fauna de Chironomidae, para os mesmos reservatórios aqui analisados, também evidenciaram que os táxons *C. gr. decorus* e *G. gr. pictus* foram selecionados como indicadores de reservatórios eutróficos (Higuti *et al.*, 2003) e impactados (Resende 2005). Da mesma forma, Takahashi *et al.* (2008) estudando três reservatórios paranaenses com distintos estados tróficos, verificaram que a biomassa de *C. gr. decorus* e *G. gr. pictus* foi maior no ambiente eutrófico. Este fato pode ser atribuído ao hábito alimentar detritívoro destas larvas, as quais são favorecidas por ambientes enriquecidos com detritos orgânicos (Higuti *et al.*, 2003; Takahashi *et al.*, 2008), além de serem abundantes em

ambientes eutróficos e poluídos (Strixino & Trivinho-Strixino, 1998; Marques *et al.*, 1999). O hirudíneo *H. triserialis* também foi indicador de condições eutróficas, esse táxon está adaptado às condições mais extremas dos ambientes eutrofizados (Lin & Yo, 2008).

Os maiores suprimentos de alimento (sêston, algas, detritos) e nutrientes nesses ambientes provavelmente favoreceram os oligoquetos *S. trivandrana* e *A. pigueti* nos reservatórios mesotróficos. De acordo com Löhein (1999), ambientes com variações no fluxo de nutrientes, ao longo do ano, podem favorecer as populações de naidídeos, entre eles, *S. trivandrana*. O detrito orgânico (sêston) também representa um importante recurso, principalmente para os tubificídeos (*A. pigueti*), que assim como os naidídeos, são diretamente influenciados pelo tipo de alimento no substrato (Verdonschot 1989).

No presente estudo, a hipótese da influência do estado trófico sobre a riqueza, diversidade e abundância dos invertebrados bentônicos, pôde ser parcialmente confirmada, pois os valores de biomassa foram elevados nos reservatórios meso e oligotróficos e menores no eutrófico, no entanto para a riqueza e diversidade nossa hipótese pôde ser confirmada.

Referências

- Armendáriz, L. 2000. Population dynamics of *Stylaria lacustris* (Linnaeus, 1767) (Oligochaeta, Naididae) in Los Talas, Argentina. **Hydrobiologia** **438**: 217-226.
- Ayres-Peres, L., C.C. Sokolowicz & S. Santos. 2006. Diversity and abundance of the benthic macrofauna in lotic environments from the central region of Rio Grande do Sul State, Brazil. **Biota Neotropica** **6**: 1-11.
- Bagatini, Y.M., J. Higuti & E. Benedito. 2007. Temporal and longitudinal variation of *Corbicula fluminea* (Mollusca, Bivalvia) biomass in the Rosana Reservoir, Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia** **19**: 117-130.
- Bagatini, Y.M. 2008. A textura do sedimento e o estado trófico como reguladores da biomassa de Oligochaeta (Annelida) em reservatórios paranaenses. Exame Geral de Qualificação (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais), Maringá.
- Baptista, D.F., D.F. Buss, L.F.M. Dorvillé & J.L. Nessimian. 2001. Diversity and habitat preference of aquatic insects along the longitudinal gradient of the Macaé River Basin, Rio de Janeiro, Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** **61**: 249-258.

- Beauger, A., N. Lair; P. Reyes-Marchant & J.L. Peiry. 2006. The distribution of macroinvertebrate assemblages in a reach of the River Allier (France), in relation to riverbed characteristics. **Hydrobiologia** **571**: 63-76.
- Bêche, L., E.P. Mcelravy & V.H. Resh. 2006. Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean climate streams in California, USA. **Freshwater biology** **51**: 56-75.
- Beisel, J.N., P. Usseglio-Polatera; S. Thomas & J.C. Moreteau. 1998. Stream community structure in relation to spatial variation: the influence of mesohabitat characteristics. **Hydrobiologia** **389**: 73-88.
- Benke, A.C., T.C. Van Arsdall Jr., D.M. Gillespie, F.K. Parrish. 1984. Invertebrate productivity in a subtropical blackwater river: the importance of habitat and life history. **Ecological Monographs** **54**: 25-63.
- Benke, A.C., A.D. Huryn, L.A. Smock & J.B. Wallace 1999. Length mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. **Journal of the North American Benthological Society** **18**: 308-343.
- Bergtold, M. & W. Traunspurger. 2005. Benthic production by micro-, meio-, and macrobenthos in the profundal zone of an oligotrophic lake. **Journal of the North American Benthological Society** **24**: 321-329.
- Blettler, M.C.M. & C.C. Bonecker 2006. Avaliação da biomassa de microcrustáceos em ambientes aquáticos continentais. **Interciência** **31**: 591-597.
- Bottrell, H.H., A. Duncan, Z.M. Gliwicz, E. Grigierek, A. Herzig, A. Hillbricht-Ilkowska, H.P.T. Kurasawa. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. **Norwegian Journal of Zoology** **24**: 419-456.
- Callisto, M., P. Moreno, J. Gonçalves, J. Fonseca & Esteves F., 2002. Diversity and biomass of Chironomidae (Diptera) larvae in an impacted coastal lagoon in Rio de Janeiro, Brazil. **Brazilian Journal of Biology** **62**: 77-84.
- Callisto, M., M. Goulart, F.A.R., O. Barbosa Rocha. 2005. Biodiversity assessment of benthic macroinvertebrates along a reservoir cascade in the lower São Francisco River (Northeastern Brazil). **Brazilian Journal of Biology** **65**: 229-240.

- Corbi, J.J. & S. Trivinho-Strixino. 2002. Spatial and bathymetric distribution of the macrobenthic fauna of the Ribeirão das Anhumas reservoir (Américo Brasiliense-SP, Brazil). **Acta Limnologica Brasiliensia** **14**: 35-42.
- De Lange, H.J., J. De Jonge, P.J. Den Besten, J. Oosterbaan, E.T.H.M. Peeters. 2004. Sediment pollution and predation affect structure and production of benthic macroinvertebrate communities in the Rhine–Meuse delta, The Netherlands. **Journal of the North American Benthological Society** **23**: 557-579.
- Death, R.G. & M.J. Winterbourn 1995. Diversity Patterns in Stream Benthic Invertebrate Communities: The Influence of Habitat Stability. **Ecology** **76**: 1446-1460.
- Devine, J.A. & M.J. Vanni. 2002. Spatial and seasonal variation in nutrient excretion by benthic invertebrates in a eutrophic reservoir. **Freshwater Biology** **47**: 1107-1121.
- Dufrêne M. & P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs** **67**: 345-366.
- Dumont, H.J., I.V. Velde & S. Dumont. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from plankton, periphyton and benthos of continental waters. **Oecologia** **19**: 75-97.
- Golterman, H.L., R.S. Clymo, M.A.M. Ohmstad. 1978. **Methods for physical and chemical analysis of freshwaters**. Blackwell Scientific Publication, London. 180p.
- Goulart, M. & M. Callisto. 2001. Mayfly distribution along a longitudinal gradient in Serra do Cipó, southeastern Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia** **17**: 1-13.
- Hansen, E. & G.P. Closs. 2007. Temporal consistency in the long-term spatial distribution of macroinvertebrate drift along a stream reach. **Hydrobiologia** **575**: 361-371.
- Henry, R. & C.A. Simão. 1984. Evaluation of density and biomass of a bivalve population (*Diplodon delodontus* expansus) (Küster, 1856) in a small tropical reservoir. **Revista Hydrobiologia Tropical** **17**: 309-318.
- Henry, R. & C.A. Simão. 1986. Abundância, diversidade e biomassa de Mollusca na represa de Piraju (Rio Paranapanema, SP). **Revista Brasileira de Biologia** **46**: 507-516.
- Henry, R. & C.M. Santos. 2008. The importance of excretion by *Chironomus* larvae on the internal loads of nitrogen and phosphorus in a small eutrophic urban reservoir. **Brazilian Journal of Biology** **68**: 349-357.

- Henry, R., C.F. Carmo & D.C. Bicudo. 2004. Trophic status of a Brazilian urban reservoir and prognosis about the recovery of water quality. **Acta Limnologica Brasiliensia** **16**: 251-262.
- Higuti, J., I.P. Zviejkovski, M.A. Takahashi, V.G. Dias & J.A. Quirino. 2003. Larvas de quironomídeos bênticos como indicadores de estado trófico em reservatórios paranaenses. p. 145-152. *In*: Rodrigues, L., S.M. Thomaz, A.A. Agostinho, L.C. Gomes (Eds). Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais, Rima, São Carlos, 321p.
- Holomuzki, J.R. 2003. Sediment texture mediates high-flow effects on lotic macroinvertebrates. **Journal of the North American Benthological Society** **22**: 542-553.
- Howmiller, R.P. 1972. Effects of preservatives on weights of some common macrobenthic invertebrates. **Transactions of the American and Fisheries Society** **101**: 743-746.
- Júlio Jr., H.F., S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & J.D. Latini. 2005. Distribuição e caracterização dos reservatórios. p. 1-17. *In*: Rodrigues, L., S.M. Thomaz, A.A. Agostinho, L.C. Gomes (Eds). Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais, Rima, São Carlos, 321p.
- Leal, J.J.F. & F.A. Esteves, 1999. Density and biomass of *Campsurus* sp.(Ephemeroptera) and other macroinvertebrates in an Amazonian lake impacted bauxite tailings (Lago Batata, Para, Brazil). **Amazoniana** **15**: 193-209.
- Legendre, P. & Legendre L. 1998. **Numerical ecology**. Developments in Environmental Modelling, Elsevier, Amsterdam, 853p.
- Lin, K.J. & S.P. Yo. 2008. The effect of organic pollution on the abundance and distribution of aquatic oligochaetes in an urban water basin, Taiwan. **Hydrobiologia** **596**: 213-223.
- Löhlein, B. 1999. Assessment of secondary production of Naididae (Oligochaeta): an example from a North German lake. *In*: Healy, B.M., T.B. Reynoldson & K.A. Coates (Eds). Aquatic Oligochaetes. **Hydrobiologia** **406**: 191-198.
- Magurran, A.E. 1988. **Ecological diversity and its measurement**. Chapman and Hall, London, 192p.
- Marques, M.M.G.S.M., Barbosa F. A., Callisto M., 1999. Distribution and abundance of Chironomidae (Diptera, Insecta) in an impacted watershed in south-east Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** **50**: 553-561.
- Matsumura-Tundisi, T., A.P. Luzia & J.G. Tundisi. 2006. Estado trófico dos reservatórios em cascata do médio e baixo Tietê (SP) e manejo para o controle da eutrofização. 141-160. *In*:

- Tundisi J.G., T. Matsumura-Tundisi & C.S. Galli (Eds). Eutrofização na América do Sul, Instituto Internacional de Ecologia, São Carlos, 532p.
- McAbendroth, L., P.M. Ramsay, A. Foggo, S.K. Rundle, D.T. Bilton. 2005. Does macrophytes fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? **Oikos** **111**: 279-290.
- McCune, B. & M.J. Mefford. 1999. PC-ORD. **Multivariate Analysis of Ecological Data**, Version 3.15. Gleneden Beach, MJM Software, Oregon.
- Moretto Y., J. Higuti & A.M. Takeda. 2003. Spatial variation of the benthic community in the Corumbá reservoir, Goiás, Brazil. **Acta Scientiarum** **25**: 23-30.
- Nogueira, M.G., A. Jorcin, N.C. Vianna & Y.C.T. Britto. 2005. Reservatórios em cascata e os efeitos na limnologia e organização das comunidades bióticas (Fitoplâncton, Zooplâncton e Zoobentos) – um estudo de caso no rio Paranapanema (SP/PR). p. 83-126. *In*: Nogueira M.G., R. Henry & A. Jorcin. Ecologia de Reservatórios: impactos potenciais ações de manejo e sistemas em cascata. Rima, São Carlos, 457p.
- Pace, M.L. & J.D. Orcutt Jr. 1981. The relative importance of protozoans, rotifers and crustaceans in a freshwater zooplankton community. **Limnology and Oceanography** **26**: 822-830.
- Pagioro, T.A., S.M. Thomaz & M.C. Roberto. 2005. Caracterização limnológica abiótica dos reservatórios. p. 17-37. *In*: Rodrigues, L., S.M. Thomaz, A.A. Agostinho, L.C. Gomes (Eds). Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais, Rima, São Carlos, 321p.
- Pamplin, P.A.Z, T.C.M. Almeida & O. Rocha. 2006. Composition and distribution of benthic macroinvertebrates in Americana Reservoirs (SP, Brazil). **Acta Limnologica Brasiliensia** **18**: 21-22.
- Pamplin, P.A.Z. & O. Rocha. 2007. Temporal and bathymetric distribution of benthic macroinvertebrates in the Ponte Nova Reservoir, Tietê River (São Paulo, Brazil). **Acta Limnologica Brasiliensia** **19**: 430-452.
- Pascar, C.G. 1987. Aquatic Oligochaeta in some tributaries of the Río de La Plata, Buenos Aires, Argentina. **Hydrobiologia** **144**: 125-130
- Peralta, L., E. Escobar, J. Alcocer & A. Lugo. 2002. Oligochaetes from six tropical crater lakes in Central México: species composition, density and biomass. **Hydrobiologia** **467**: 109-116.

- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collection. **Journal of Theoretical Biology** **13**: 131-144.
- Poepperl, R. 2000. Benthic secondary production and biomass of insects emerging from a northern Germany temperate stream. **Freshwater Biology** **44**: 199-211.
- Prat, N., F. Sanz & E. Martinez-Ansemil. 1991. El bentos profundo y litoral de una cadena de Tres Embalses Españoles del Río Guadiana (SW España). **Limnetica** **7**: 133-152.
- Real, M. & N. Prat. 1992. Factors influencing the distribution of chironomids and oligochaetes in profundal areas of Spanish reservoirs. **Netherlands Journal of Aquatic Ecology** **26**: 405-410.
- Resende, D.L.M.C. 2005. Estrutura da comunidade de Chironomidae em reservatórios paranaenses. Tese (Doutorado), Universidade Estadual de Maringá.
- Rodrigues, L.C., S. Train, B.M. Pivato, V.M. Bovo, P.A.F. Borges & S. Jati. 2005. Assembléias fitoplanctônicas de trinta reservatórios do Estado do Paraná. 57-72. *In*: Rodrigues, L., S.M. Thomaz, A.A. Agostinho, L.C. Gomes (Eds). Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais, Rima, São Carlos, 321p.
- Ruttner-Kolisko, A. 1977. Suggestions for biomass calculations of plankton rotifers. **Archive für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse Limnologie** **8**: 71-76.
- Saether, O.A. 1979. Chironomid communities as water quality indicators. **Holarctic Ecology** **2**: 65-74.
- Santos, C.M. & R. Henry 2001. Composição, distribuição e abundância de Chironomidae (Diptera, Insecta) na Represa de Jurumirim (Rio Paranapanema-SP). **Acta Limnologica Brasiliensis** **13**: 99-115.
- Santos, C.M., R.A.R. Ferreira & R. Henry. 2005. Alterações na organização da comunidade bentônica no complexo Canoas (Rio Paranapanema-SP) durante as fases pré e pós-enchimento. p. 183-204. *In*: Nogueira M.G., R. Henry & A. Jorcin. Ecologia de Reservatórios: impactos potenciais, ações de manejo e sistemas em cascata. São Carlos: Rima, 457p.
- Schenková, J., J. Helesic & J. Jarkovský. 2006. Seasonal dynamics of *Bythonomus lemani* and *Bothrioneurum vej dovskyanun* (Oligochaeta, Annelida) in relation to environmental variables. **Biologia Bratislava** **61**: 517-523.

- Shostell, J.M. & B.S. Williams. 2007. Habitat complexity as a determinate of benthic macroinvertebrate community structure in cypress tree reservoirs **Hydrobiologia** **575**: 389-399.
- Stat Soft Inc., 2005. Statistica (data analysis software system) version 7.1, www.statsoftinc.com.
- Stoffels, R.J., K.R. Clarke & G.P. Closs. 2005. Spatial scale and Takahashi et al. (2008) benthic community organisation in the littoral zones of large oligotrophic lakes: potential for cross-scale interactions. **Freshwater Biology** **50**: 1131-1145.
- Strixino, G. & S. Trivinho-Strixino. 1998. Povoamentos de Chironomidae (Diptera) em lagos artificiais. p. 141-154. *In*: Nessimian J.L. & A.L. Carvalho (Ed.). Ecologia de insetos aquáticos. Rio de Janeiro: UFRJ. Instituto de Biologia. Departamento de Ecologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. (Oecologia Brasiliensis).
- Suguió, K. 1973. **Introdução à sedimentologia**. Edgard Blücher, São Paulo, 317p.
- Takahashi, M.A. & J. Higuti, Y.M. Bagatini, I.P. Zviejkovski & L.F.M. Velho. 2008. Composition and biomass of larval chironomid (Insecta, Diptera) as potential indicator of trophic conditions in southern Brazil reservoirs. **Acta Limnologica Brasiliensis** **20**: 5-13
- Thornton, K.W. 1990. Perspectives on reservoir limnology. p. 1-14. *In*: Thornton K.W., B.L. Kimmel & F.E. Payne (Eds.). Reservoir Limnology: ecological perspectives. Wiley-Interscience Publication. John Wiley & Son, Inc. New York, 246p.
- Toledo-Jr., A.P., M. Talarico, S.J. Chinez & E.G. Agudo. 1983. A aplicação de modelos simplificados para a avaliação do processo da eutrofização em lagos e reservatórios tropicais. Congresso Brasileiro de Engenharia Sanitária e Ambiental. Balneário Camboriú, p. 1-34.
- Trivinho-Strixino, S. & G. Strixino. 1995. **Larvas de Chironomidae (Diptera) do Estado de São Paulo: guia de identificação e diagnose dos gêneros**. São Paulo: PPG-ERN/UFSCAR.
- Verdonschot, P.F.M. 1989. The role of oligochaetes in the management of waters. *In*: Kaster, J.L. (ed.) Aquatic Oligochaete Biology. **Hydrobiologia** **180**: 213-227.
- Verneaux, V. & L. Aleya. 1998. Bathymetric distributions of chironomid communities in ten French lakes: implications on lake classification. **Archive für Hydrobiologie** **142**: 209-228.
- Waidel, R.B., M.R. Willig, C.F. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S.I. Dodson, G.P. Juday & R. Parmenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. **Annual Review of Ecology Systems** **30**: 257-300.

- Wentworth, C.K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. **Journal of Geology** **30**: 377-392.
- Wetzel, M.A., H. Leuchs & J.H.E. Koop. 2005. Preservation effects on wet weight, dry weight and ash-free dry weight biomass estimates of four common estuarine macro-invertebrates: no difference between ethanol and formalin. **Helgol Marine Research** **59**: 206-213.
- Woodcock, T.S. & A.D. Huryn. 2007. The response of macroinvertebrate production to a pollution gradient in a headwater stream. **Freshwater Biology** **52**: 177-196.
- Zagatto, E.A.G., A.O. Jacintho, B.F. Reis, F.J., H. Bergamin, L.C.R. Pessenda, J. Mortatti & M.F. Giné. 1981. Manual de análises de plantas empregando sistemas de injeção em fluxo. Universidade de São Paulo, Piracicaba.

Efeito dos fatores ambientais sobre o conteúdo calórico de invertebrados bentônicos e fitófilos em reservatórios neotropicais no Estado do Paraná, Brasil

RESUMO

O objetivo do presente estudo foi analisar a variação do conteúdo calórico de invertebrados bentônicos e fitófilos, em reservatórios neotropicais, além de investigar os fatores intervenientes no conteúdo de energia destes invertebrados. Foram realizadas coletas em trinta reservatórios, para a fauna bentônica e fitófila, nos períodos de seca e chuva. A densidade calórica dos invertebrados foi determinada a partir da biomassa seca, em semi-microbomba calorimétrica Parr 1261. O conteúdo calórico foi obtido para 23 táxons de invertebrados bentônicos e fitófilos. Os resultados demonstraram a influência da sazonalidade e do grau de trofia sobre o conteúdo de energia dos invertebrados, os quais foram maiores no período chuvoso e nos reservatórios mesotróficos, devido ao aporte de material alóctone trazidos com as chuvas. Os maiores valores de energia foram registrados para os invertebrados carnívoros e detritívoros. As diferenças observadas entre o conteúdo calórico das guildas tróficas estiveram primariamente relacionadas à flexibilidade alimentar dos mesmos, que pode ser considerada um dos principais fatores controladores do fluxo de energia de invertebrados bentônicos e fitófilos em regiões neotropicais.

Palavras-chave: Invertebrados aquáticos. Conteúdo de energia. Sazonalidade. Guildas tróficas. Reservatórios.

Effect of the environmental factors on the caloric content of benthic and phytophilous invertebrates in neotropical reservoirs in the Paraná State, Brazil

ABSTRACT

The aim of the present study was to analyze the variation in the caloric content of benthic and phytophilous invertebrates in neotropical reservoirs, besides to investigate the factors intervenient in the energy content of the invertebrates. The samples were collected in the dry and rainy seasons of thirty reservoirs to the benthic and phytophilous invertebrates. The caloric content of the invertebrates was determined from the dry biomass in a semi-microbomb calorimetric Parr 1261. The caloric content was obtained for 23 taxa of benthic and phytophilous invertebrates. The results showed the influence of the seasonality and trophic status on the energy content of invertebrates, which were higher in the rainy season and in the mesotrophic reservoirs, due to the input of allochthonous material with the rainy. Higher caloric content were recorded to carnivorous and detritivorous. The differences in the trophic guild were primarily related to the flexibility on food search, which may be considered one of the main factors controlling the energy flow of benthic and phytophilous invertebrates in neotropical regions.

Keywords: Aquatic invertebrates. Energy content. Seasonality. Trophic guild. Reservoirs.

Introdução

A dinâmica da energia em ecossistemas aquáticos pode ser melhor compreendida através do conhecimento do conteúdo calórico dos organismos (Munn & Brusven, 1991). No entanto, no que concerne à fauna de invertebrados aquáticos, seu pequeno tamanho, freqüentemente se torna um problema para a obtenção de medidas energéticas (Feller & Warwick, 1988; Lucas 1992).

Desde que Lindeman (1942) iniciou seus estudos sobre fluxo de energia nos ecossistemas aquáticos, várias técnicas foram desenvolvidas para a quantificação da energia tanto de animais quanto de vegetais (Goley, 1961; Slobodkin & Richman, 1961; Verduin, 1961; Phillipson, 1966; Cummins & Wuycheck, 1971). Entre os vários métodos existentes, a determinação direta do conteúdo calórico, através de bombas calorimétricas tem proporcionado uma maior acuracidade nos resultados (Cummins & Wuycheck, 1971; Salonen *et al.*, 1976; Feller & Warwick, 1988; Normant *et al.*, 2004).

A maioria dos trabalhos sobre densidade calórica de invertebrados tem sido realizada, já há muitas décadas, em ambientes aquáticos de água doce e marinho de regiões temperadas (Lindeman, 1942; Verduin, 1961; Golley, 1961; Cummins & Wuycheck, 1971; Wissing & Hassler, 1971; Driver *et al.*, 1974; Salonen *et al.*, 1976; Stanczykowska & Lawacz, 1976; Clarke *et al.*, 1985; Dauvin & Joncourt, 1989; Beukema, 1997; Doyle *et al.*, 2007). No entanto, mesmo nessas regiões o conhecimento do conteúdo calórico de muitos organismos ainda permanece incompleto (Doyle *et al.*, 2007). Da mesma forma e em uma situação menos privilegiada, enquadram-se os estudos sobre o conteúdo calórico em ecossistemas aquáticos neotropicais. A quantificação do conteúdo de energia destes organismos ainda é escassa e têm sido restritas principalmente à ictiofauna (Ngan *et al.*, 1993; Dória & Andrian 1997; Dourado *et al.*, 2003, 2005; Benedito-Cecilio *et al.*, 2004, Santana *et al.*, 2005; Espínola *et al.*, 2008), macrófitas aquáticas (Esteves & Thomaz, 1990; Dourado *et al.*, 2004; Lopes *et al.*, 2006) e poucos tratam de invertebrados (Higuti *et al.*, 2003; Bagatini *et al.*, 2007).

O importante papel desempenhado pelos invertebrados aquáticos na dinâmica trófica dos ecossistemas de água doce, através da ciclagem de nutrientes e detritos (Henry & Santos, 2008) e por se integrarem à dieta de outros invertebrados e vertebrados, torna indispensável o conhecimento acerca do conteúdo de energia que esses organismos disponibilizam para o ambiente (Cyr & Dowing, 1988; Van den Brink *et al.*, 1994) através da cadeia alimentar. Com

isso, modelos de fluxo podem ser elaborados para auxiliar no manejo e entendimento do funcionamento dos ecossistemas aquáticos (Dourado *et al.*, 2005).

Entretanto, é necessário conhecer os vários fatores que podem influenciar no conteúdo de energia dos organismos. As diferenças na sazonalidade, hábitat, estágio reprodutivo e de desenvolvimento e o hábito alimentar estão entre os principais fatores intervenientes na variação da energia dos invertebrados aquáticos (Bryan *et al.*, 1996; Brey *et al.*, 1998). Estas variações tendem a ser maiores em ecossistemas neotropicais, devido a maior complexidade das relações tróficas entre os organismos e com o ambiente, em relação às regiões temperadas (Higuti *et al.*, 2003).

O maior aporte de material alóctone no período chuvoso, e a elevada quantidade de nutrientes e produtividade primária influenciam na elevação da energia dos invertebrados (Gupta & Pant, 1983). Além disso, a vegetação aquática abriga uma rica fauna de invertebrados e vertebrados, além do perifiton, que formam uma complexa teia alimentar neste hábitat. Maior quantidade de energia nos organismos herbívoros e um decréscimo no conteúdo calórico à medida que se eleva o nível trófico (Odum 1988). Por outro lado, a maioria dos invertebrados bentônicos participa da cadeia detritívora (Phillipson 1966), a qual também possui maior densidade calórica, pois ambos se encontram na base da cadeia trófica (Odum 1988).

Nesse contexto, as seguintes questões foram investigadas: 1) maiores valores de energia são esperados no período chuvoso e para a fauna fitófila; 2) os valores calóricos dos invertebrados, bentônicos e fitófilos, aumentam com o incremento do estado trófico dos reservatórios; 3) o conteúdo de energia dos invertebrados aquáticos é influenciado pela guilda trófica, sendo esperado uma diminuição na quantidade de energia com o aumento do nível trófico.

Material e métodos

Área de Estudo

Os vinte e sete reservatórios amostrados estão inseridos em seis bacias hidrográficas, (Piquiri, Ivaí, Tibagi, Iguaçu, Paranapanema e Litorânea), que abrangem todo o Estado do Paraná, incluindo os reservatórios situados na divisa entre os Estados do Paraná e São Paulo (Júlio Jr. *et al.*, 2005) (Fig. 1). Os reservatórios estudados contemplam ambientes com

diferentes áreas de drenagem, profundidades, morfometrias, idades e tempo de residência da água.

Coleta de dados

As coletas dos invertebrados foram realizadas em julho (seca) e novembro (chuva) de 2001. Os invertebrados bentônicos foram coletados com pegador Petersen modificado, na margem e no centro dos reservatórios, enquanto a fauna fitófila foi coletada às margens, com o auxílio de peneiras e pinças, na vegetação aquática e ripária alagada. A triagem das amostras e identificação dos organismos foi realizada em campo. Os invertebrados foram acondicionados em papel alumínio e imediatamente congelados em nitrogênio líquido, para posterior análise no Laboratório de Ecologia Energética do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá (UEM).

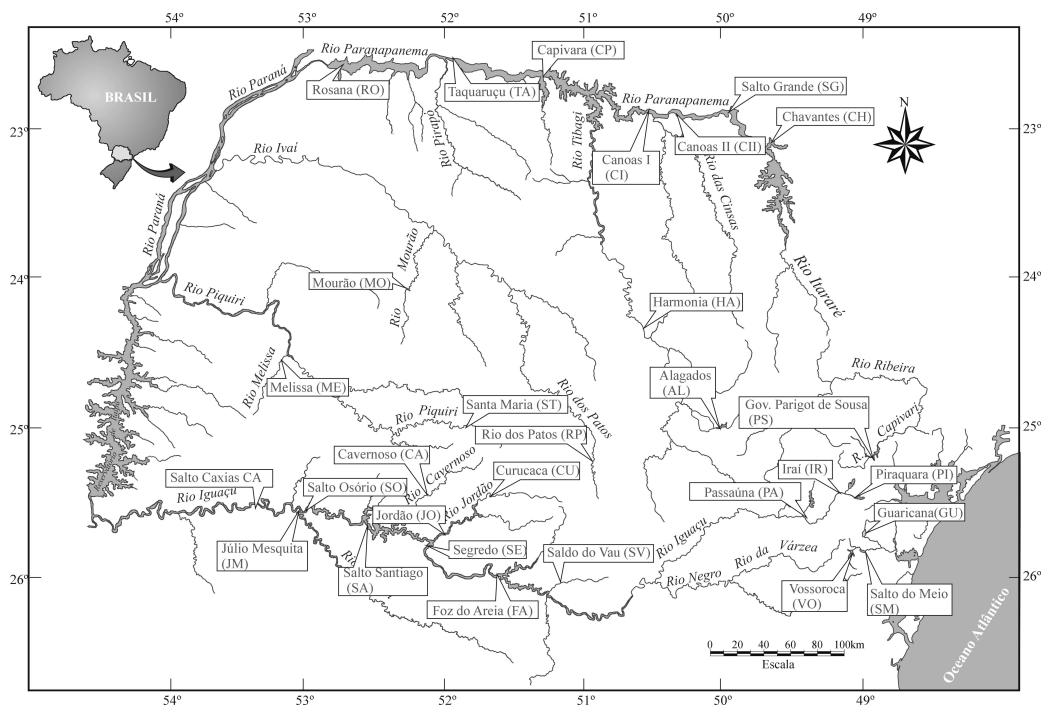


Figura 1. Localização dos 30 reservatórios amostrados.

Determinação do conteúdo calórico

Os invertebrados foram secos em estufa a 60°C, durante 24 horas, resfriados em dessecador e homogeneizados, com cadinho e pistilo, para a formação de “pellets” que facilitam a pesagem e a queima das amostras (Cummins & Wuycheck, 1971).

A partir da biomassa seca, a caloria por grama dos invertebrados foi determinada em semi-microbomba calorimétrica modelo Parr 1261. Esse calorímetro necessita que as amostras possuam um peso seco mínimo (0,025 g) para a combustão. As análises do conteúdo calórico dos invertebrados foram realizadas procurando-se obter medidas de no mínimo três amostras (n) para cada grupo taxonômico, a fim de identificar eventual variabilidade calórica (Flat & Diana, 1985; Economids *et al.*, 1981).

Análise dos dados

O Índice de Estado Trófico (IET) de Carlson (1974) modificado por Toledo *et al.* (1983) foi utilizado na caracterização do estado trófico dos reservatórios (ver capítulo 1).

A classificação dos invertebrados em guildas tróficas, no presente estudo, foi baseada em trabalhos sobre a dieta de invertebrados bentônicos e fitófilos de regiões temperadas (Merritt & Cummins, 1996) e neotropicais (Bento & Buckup, 1999; Callisto *et al.*, 2001; Souza-Franco, 2003; Mota & Uieda, 2004; Souza & Abílio, 2006).

Eventuais diferenças no conteúdo de energia dos invertebrados foram determinadas através de ANOVA paramétrica, e quando o pressuposto de homocedasticidade de variâncias não foi atingido utilizou-se uma ANOVA não-paramétrica (Kruskal-Wallis). Foram testadas as diferenças no conteúdo de energia dos invertebrados bentônicos e fitófilos, entre os períodos hidrológicos (seca e chuva), estados tróficos (oligotrófico, mesotrófico e eutrófico) e guildas tróficas (herbívora, carnívora, detritívora e onívora). A ANOVA foi realizada no programa Statistica 7.1 (Stat Soft Inc., 2005).

A similaridade no conteúdo calórico dos invertebrados foi verificada através de uma análise de agrupamento (Cluster), pelo método de Ward's utilizando-se a distância de Bray-Curtis. Essa análise foi realizada através do Programa PC-ord (McCune & Mefford, 1999).

Resultados

No presente estudo, foi obtido o valor calórico para 23 táxons de invertebrados bentônicos e fitófilos (Tab. 1) em 27 reservatórios neotropicais. Entre os grupos taxonômicos, os maiores

valores foram registrados para coleópteros bentônicos e tricópteros fitófilos. Por outro lado, os menores conteúdos de energia foram obtidos para os gastrópodes, em ambos os habitat.

Tabela 1. Valores médios de conteúdo calórico (cal.g^{-1} de peso seco), coeficiente de variação (entre parênteses) e número de amostras (n), dos invertebrados bentônicos e fitófilos em reservatórios neotropicais.

	Bentônicos	Fitófilos
Gastropoda	3677 (3,51) n = 5	3733 (0) n = 1
<i>Pomacea</i> sp.	5221 (0) n = 1	3934 (0) n = 1
<i>Aylacostoma</i> sp.	3702 (10,75) n = 9	
Bivalvia	5059 (5,34) n = 4	
<i>C. fluminea</i>	4891 (13,80) n = 35	
Oligochaeta	4525 (14,16) n = 11	
<i>B. sowerbyi</i>	3761(0) n = 1	
Hirudínea	4450 (0) n = 1	
Amphipoda		5177 (0) n = 1
Hemiptera		4978 (4,14) n = 4
Belostomatidae	4530 (11,16) n = 2	5050 (8,13) n = 13
Ephemeroptera	4463 (15,80) n = 28	5119 (8,52) n = 11
Polymitarcyidae	4467 (0) n = 1	
Trichoptera		5796 (0) n = 1
Anisoptera	5034 (1,95) n = 3	4746 (6,00) n = 11
Gomphidae	5013 (8,26) n = 4	4478 (3,60) n = 2
Zygoptera	4805 (8,70) n = 9	5015 (8,41) n = 15
Megaloptera		5161 (0) n = 1
Coleoptera adulto		4516 (3,25) n = 2
Coleoptera larva	5761 (8,08) n = 2	5498 (179) n = 3
Chironomidae	4707 (13,06) n = 6	5437 (16,60) n = 4
<i>Chironomus</i> sp.	3945 (13,10) n = 4	

Os maiores valores calóricos foram registrados para os invertebrados fitófilos, em ambos os períodos hidrológicos (Fig. 2). No período seco, hemípteros e efemerópteros foram os invertebrados fitófilos com maior quantidade de energia, enquanto a fauna bentônica foi representada por odonatas e bivalves (Fig. 2a). No período chuvoso, os maiores conteúdos calóricos foram obtidos para quironomídeos e tricópteros fitófilos, enquanto oligoquetos, bivalves, odonatas e coleópteros foram os representantes bentônicos com maior valor de energia, neste período (Fig. 2b).

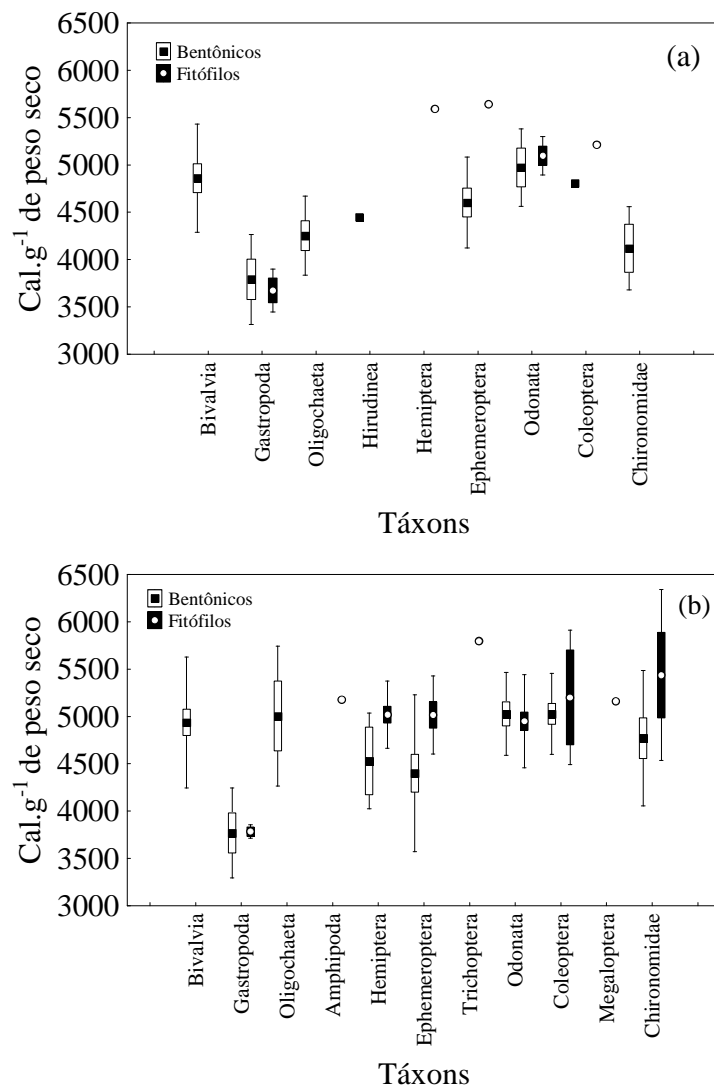


Figura 2. Valores médios, erro e desvio padrão do conteúdo calórico (cal.g⁻¹ de peso seco) de invertebrados aquáticos, nos períodos de seca (a) e chuva (b), em reservatórios neotropicais.

Os conteúdos de energia dos invertebrados foram influenciados pela sazonalidade (seca e chuva) e pelo tipo de habitat (bentônico e fitófilo). Os valores de energia dos invertebrados fitófilos (5150 cal.g^{-1}) foram maiores no período seco, ao passo que para os bentônicos (4750 cal.g^{-1}) maiores valores foram registrados no período chuvoso. De acordo com a ANOVA (one-way) a diferença no conteúdo de energia dos invertebrados fitófilos ($F = 0,13$ e $p = 0,72$), entre os períodos hidrológicos, não foi significativa. Por outro lado, para a fauna bentônica ($H = 3,80$ e $p = 0,05$) essa diferença foi significativa (Fig. 3).

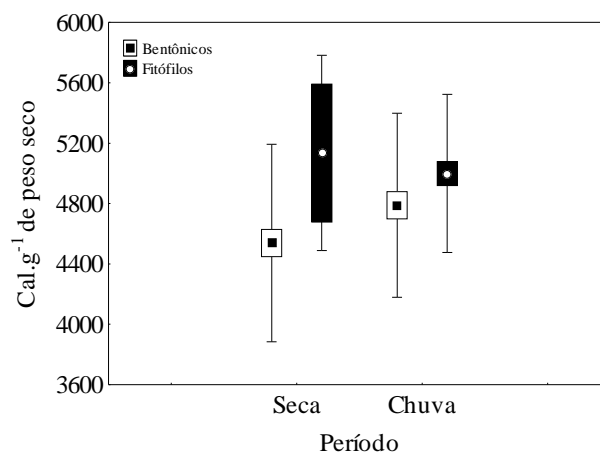


Figura 3. Valores médios, erro e desvio padrão do conteúdo calórico (cal.g^{-1} de peso seco) de invertebrados bentônicos e fitófilos, em diferentes períodos hidrológicos, em reservatórios neotropicais.

Os valores calóricos dos invertebrados bentônicos e fitófilos, também foram diferentes entre os estados tróficos dos reservatórios. Os maiores conteúdos de energia foram registrados para a fauna fitófila nos reservatórios mesotróficos (5050 cal.g^{-1}) e oligotróficos (5000 cal.g^{-1}), assim como para os invertebrados bentônicos, porém com valores calóricos inferiores. No entanto, as diferenças no conteúdo de energia dos invertebrados fitófilos ($H = 0,37$ e $p = 0,8303$) e bentônicos ($H = 2,36$ e $p = 0,3080$), entre os estados tróficos, não foram significativas (Fig. 4).

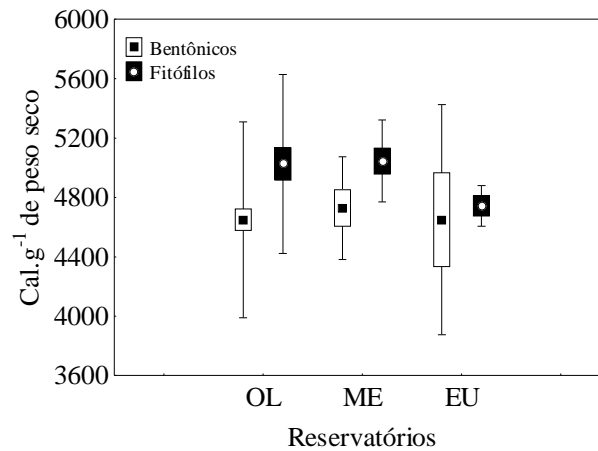


Figura 4. Valores médios, erro e desvio padrão do conteúdo calórico de invertebrados aquáticos (cal.g^{-1} de peso seco) em diferentes graus de trofia dos reservatórios (OL = oligotrófico, ME = mesotrófico, EU = eutrófico).

Os invertebrados bentônicos e fitófilos foram classificados, de acordo com a literatura, em quatro guildas tróficas (herbívora, carnívora, detritívora e onívora). A guilda carnívora foi predominante na fauna fitófila, enquanto carnívoros e herbívoros foram maioria na fauna bentônica (Tab. 2).

Tabela 2. Guilda trófica de invertebrados bentônicos e fitófilos em reservatórios neotropicais e da literatura (HE = herbívoro, CA = carnívoro, DE = detritívoro, ON = onívoro, la = larva, ad = adulto).

	Presente estudo	Merritt & Cummins, 1996	Bento & Backup, 1999	Callisto <i>et al.</i> , 2001	Souza-Franco, 2003	Motta & Uieda, 2004	Souza & Abílio, 2006
Invertebrados fitófilos	Guildas tróficas						
Gastropoda	HE						HE
<i>Pomacea</i> sp.	HE						
Amphipoda	DE		DE				
Ephemeroptera	DE					DE	
Anisoptera	CA				CA	CA	
Gomphidae	CA				CA	CA	
Zygoptera	CA				CA	CA	
Hemiptera	CA	CA			CA	CA	
Belostomatidae	CA	CA			CA	CA	
Coleoptera la	CA					CA	
Coleoptera ad	CA					CA	
Trichoptera	DE					DE	
Megaloptera	CA	CA					
Chironomidae	ON	HE/CA/DE/ON				DE	

	Presente estudo	Merritt & Cummins, 1996	Bento & Buckup, 1999	Callisto <i>et al.</i> , 2001	Souza-Franco, 2003	Motta & Uieda, 2004	Souza & Abílio, 2006
Invertebrados bentônicos							
Bivalvia	HE						HE
<i>C. fluminea</i>	HE						
Gastropoda	HE						HE
<i>Pomacea</i> sp.	HE						HE
<i>Aylacostoma</i> sp.	HE						
Oligochaeta	DE						DE
<i>B. sowerbyi</i>	DE						
Hirudinea	CA						CA
Ephemeroptera	DE					DE	
Polymitarcyidae	DE						
Anisoptera	CA	CA		CA			
Gomphidae	CA	CA		CA			
Zygoptera	CA	CA		CA			CA
Belostomatidae	CA	CA		CA			
Coleoptera la	CA			CA			
Chironomidae	ON	HE/CA/DE/ON		DE			
<i>Chironomus</i> sp.	DE	HE / DE					

Os maiores valores de energia foram registrados para os invertebrados fitófilos onívoros (6100 cal.g^{-1}), seguidos pelos detritívoros (5400 cal.g^{-1}), carnívoros (5050 cal.g^{-1}) e herbívoros (3900 cal.g^{-1}). Por outro lado, maiores conteúdos de energia foram evidenciados para os invertebrados bentônicos carnívoros (5090 cal.g^{-1}), herbívoros (5050 cal.g^{-1}), onívoros (4780 cal.g^{-1}) e detritívoros (4300 cal.g^{-1}) (Fig. 5).

Quando analisados os valores de energia, entre as guildas tróficas dos invertebrados bentônicos e fitófilos, diferenças significativas foram registradas para a da fauna fitófila ($F = 15,54$ e $p = 0,0004$). De acordo com o teste *a posteriori* de Tukey, o conteúdo calórico dos invertebrados fitófilos herbívoros foi significativamente diferente, dos carnívoros, onívoros e detritívoros. Por outro lado, não houve diferenças significativas ($F = 1,72$ e $p = 0,2126$) no conteúdo de energia para as guildas tróficas bentônicas (Fig. 5).

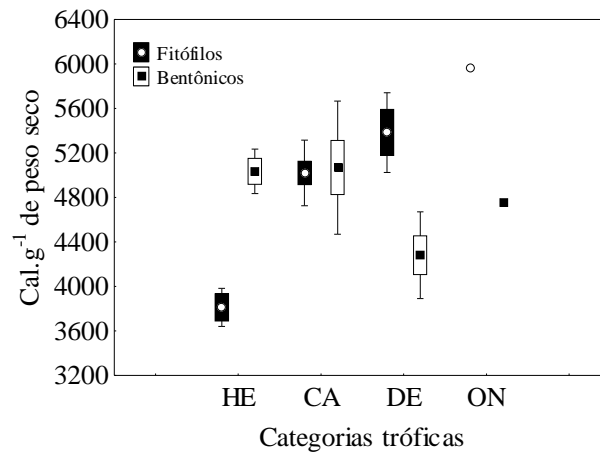


Figura 5. Valores médios, erro e desvio padrão do conteúdo calórico (cal.g^{-1} de peso seco) de invertebrados, bentônicos e fitófilos, em diferentes categorias tróficas (HE = herbívoros, CA = carnívoros, DE = detritívoros, ON = onívoros).

Os baixos valores de energia registrados para os moluscos fitófilos e bentônicos (exceto *Pomacea* sp. e *Corbicula fluminea*), foram devidos à elevada quantidade de carbonato no corpo dos mesmos, o qual interfere na determinação da energia destes invertebrados. Assim, optou-se por excluir os dados referentes apenas aos gastrópodes bentônicos na figura 5, principalmente devido à *Aylacostoma* sp. Esta espécie possuía em seu conteúdo digestório grande quantidade de gastrópodes, que mesmo retirados anteriormente à combustão, deixaram resquícios de carbonato na amostra, e se incluídos aos demais herbívoros estariam subestimando o valor de energia para esta guilda trófica.

Através da análise de similaridade, foi possível identificar a formação de dois grupos, relacionados à guilda trófica e a fauna de invertebrados (fitófilos e bentônicos). O primeiro grupo (1) foi subdividido em dois conjuntos de organismos, o primeiro (a) constituído basicamente por invertebrados fitófilos com hábito carnívoros (Hemiptera, Odonata e Megaloptera), enquanto o segundo (b) foi composto principalmente pela fauna bentônica, em especial, pelos e detritívoros (Oligochaeta e Ephemeroptera) e carnívoros (Odonata, Hirudinea e Coleoptera). Por outro lado, o segundo grupo (grupo 2) foi formado, na sua maioria, por organismos bentônicos de hábito herbívoro (Gastropoda) e alguns detritívoros (Fig. 6).

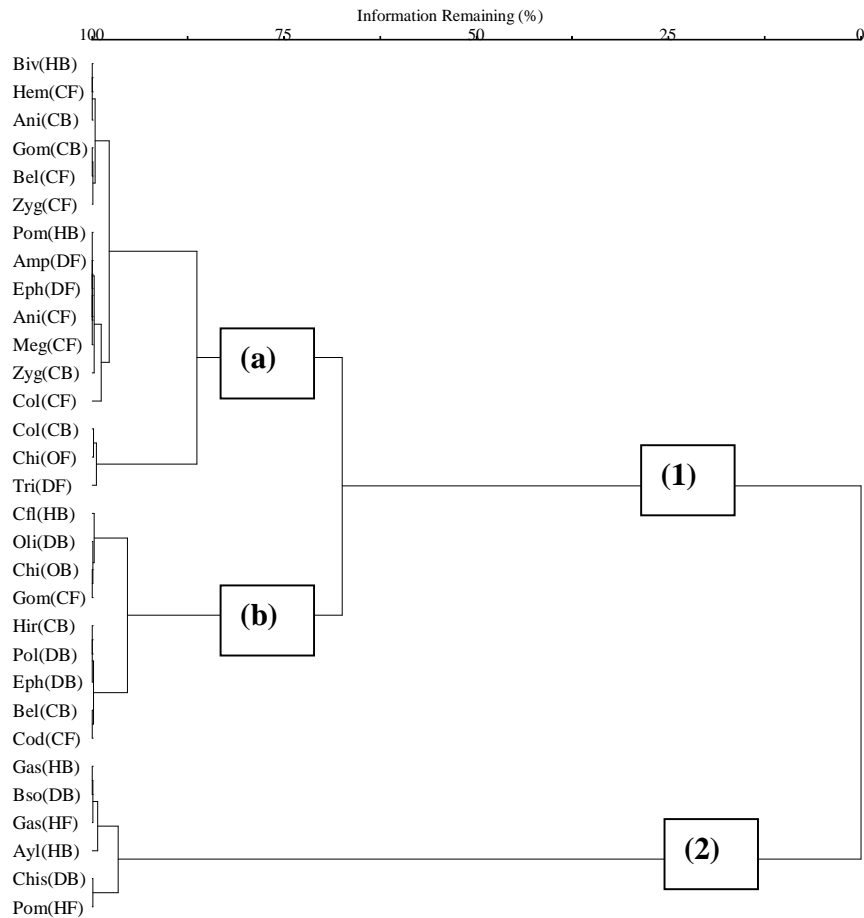


Figura 6. Dendrograma do conteúdo calórico dos invertebrados bentônicos (B) e fitófilos (F) em reservatórios neotrópicos (H = herbívoro, C = carnívoro, D = detritívoro, O = onívoro, Biv-Bivalvia, Cfl-*C. fluminea*, Gas-Gastropoda, Pom-*Pomacea* sp., Ayl-*Aylacostoma* sp., Oli-Oligochaeta, Bsw-*B. sowerbyi*, Hir-Hirudinea, Eph-Ephemeroptera, Pol-Polymitarcyidae, Ani-Anisoptera, Gom-Gomphidae, Zyg-Zygoptera, Bel-Belostomatidae, Col-Coleoptera, Chi-Chironomidae, Chis-*Chironomus* sp.).

Discussão

Variações significativas no conteúdo calórico dos invertebrados aquáticos foram atribuídas à influência do período hidrológico, grau de trofia do ambiente e hábitos alimentares. Vários estudos também têm relatado a importância da sazonalidade, trofia e guildas tróficas sobre as variações na densidade calórica dos organismos aquáticos (Wissing & Hasler, 1971; Gupta & Pant 1983; Tomasini & Laugier, 2002).

A maior complexidade da teia alimentar nas plantas aquáticas, provavelmente favoreceu a alocação de energia para os carnívoros e detritívoros, a qual está relacionado à maior disponibilidade de invertebrados e detritos aderidos. Além disso, o perifíton juntamente com o fitoplâncton e macrófitas atuam na formação de detrito orgânico de elevada qualidade (Dourado

et al., 2004; Maxwell & Jennings, 2006). Este detrito constitui a maior fonte de energia, especialmente para os invertebrados herbívoros e detritívoros.

Além da maior disponibilidade de recursos alimentares no período chuvoso, ocorreram alterações na concentração de nutrientes e clorofila em alguns reservatórios (ver capítulo 1). A fauna bentônica está mais sujeita às alterações ocasionadas pelas chuvas ou mesmo pela variação de nível dos reservatórios, pois a estruturação do habitat pode ser modificada e inclusive as relações tróficas entre os organismos. Estudo realizado por Gupta & Pant (1983) verificou que os maiores valores calóricos dos anelídeos, que na sua maioria são detritívoros, foram devidos ao aporte de material alóctone trazido com as chuvas. No presente estudo, observações similares foram verificadas para os organismos detritívoros.

Os valores de energia dos invertebrados, do presente estudo, foram maiores nos reservatórios mesotróficos para a fauna bentônica e fitófila. Este fato pode estar relacionado ao aumento da produtividade primária (Rodrigues *et al.*, 2005), abundância de bactérias e protozoários heterotróficos com o incremento do estado trófico dos reservatórios (Pagioro *et al.*, 2005). Alguns estudos sobre o conteúdo calórico de insetos aquáticos (Higuti *et al.*, 2003) e peixes (Dourado *et al.*, 2005) realizados em alguns reservatórios paranaenses, também evidenciaram que a quantidade de energia corpórea dos organismos está na dependência da concentração de nutrientes do ambiente.

A variação sazonal também pode ser atribuída ao período reprodutivo e duração do ciclo de vida de cada espécie, especialmente para os invertebrados aquáticos de regiões neotropicais, onde a sazonalidade não é claramente definida e pode interferir no funcionamento fisiológico e na alocação de energia dos invertebrados. Embora, seja difícil afirmar a real influência destes fatores biológicos sobre o conteúdo calórico dos táxons, é bem provável que tais fatores tenham interferido na alocação de energia destes organismos. No caso dos insetos, a maior densidade calórica no período chuvoso (verão), pode estar relacionada à energia armazenada para a emergência e reprodução, que supostamente ocorre na primavera e verão para a maioria das espécies (Ward 1992). Diversas pesquisas têm indicado a influência da época reprodutiva sobre o conteúdo de energia dos invertebrados, devido ao armazenamento de energia pelas fêmeas, especialmente na forma de gordura (Cummins & Wuicheck, 1961; Tubb & Dorris, 1965; Sitaramaiah, 1967; Wissing & Hasler, 1971; Driver *et al.*, 1974), a qual é utilizada para a manutenção e sucesso reprodutivo da espécie, devido ao seu alto valor calórico.

O conteúdo de energia dos herbívoros esteve entre os mais baixos, diferentemente do esperado para esta guilda (Odum 1988). Entretanto, os dados obtidos provavelmente são subestimados visto a influência do carbonato de cálcio sobre o valor calórico destes invertebrados. Embora o conteúdo gástrico de *Aylacostoma* sp. tenha sido esvaziado, anteriormente à queima, provavelmente permaneceram resquícios de carbonato de cálcio na amostra e conseqüentemente diminuíram o valor calórico destes herbívoros. Estudo realizado por Cummins & Wuycheck (1971) também registrou baixo conteúdo de energia para gastrópodes, o qual foi atribuído ao teor de carbonatos no corpo destes invertebrados.

Por outro lado, o conteúdo de energia de *Corbicula fluminea* (Bivalvia) e *Pomacea* sp. (Gastropoda) foi mais alto que para os demais moluscos herbívoros, pois as conchas foram totalmente removidas. Nesse caso, pode-se inferir sobre a influência da origem do alimento (algas, perifíton, bactérias e vegetação) sobre a quantidade de energia para os herbívoros. Bagatini *et al.* (2007) analisando a variação espacial no conteúdo calórico da espécie *C. fluminea*, no reservatório de Rosana, verificaram que o valor calórico deste bivalve estava relacionado à fontes alternativas de alimento, como por exemplo, as bactérias, devido aos baixos valores de biomassa fitoplanctônica naquele ambiente. Da mesma forma, a maioria dos reservatórios aqui analisados evidenciou baixos valores de fitoplâncton (Rodrigues *et al.*, 2005a) e perifíton (Rodrigues *et al.*, 2005b). Nesses casos, aqueles invertebrados, cujo hábito alimentar seja generalista serão favorecidos, pois poderão aproveitar o recurso que estiver mais abundante e/ou disponível naquele momento.

Além dos herbívoros (*C. fluminea* e *Pomacea* sp.), elevados valores de energia foram registrados para os invertebrados carnívoros (Odonata e Coleoptera). Higuti *et al.* (2003) estudando o conteúdo de energia dos insetos aquáticos, também encontraram maiores valores calóricos para esta guilda, nos reservatórios analisados. As náíades de Odonata são conhecidas como predadoras vorazes, tanto de invertebrados como de larvas de peixes, enquanto Coleoptera são predadores de outros insetos (Costa *et al.*, 2006). Este fato também pode ser relacionado à qualidade nutricional (proteínas, lipídios) do alimento e maior eficiência na assimilação pelos carnívoros (Brey *et al.*, 1988; Doyle *et al.*, 2007). Os resultados de vários estudos apontam que as diferentes fontes (animal, vegetal, detrito) de alimento têm fundamental importância para a ecologia e energia das espécies (Bowen *et al.*, 1995; Doyle *et al.*, 2007).

A maioria dos quironomídeos é oportunista e possui hábito onívoro, o que lhes confere elevada flexibilidade alimentar (Nessimian & Sanseverino, 1998; Souza-Franco, 2003), permitindo ingerir tanto vegetais vivos ou em senescência, como algas e perifíton. Experimento conduzido por Richardson *et al.* (1998) revelaram que a presença de vegetação aquática aumentou significativamente o conteúdo de energia dos macroinvertebrados, devido à maior quantidade de alimento, em relação a outros tipos de habitat. Além disso, o conteúdo de energia dos invertebrados está diretamente relacionado ao elevado valor calórico dos vegetais que se mantém mesmo na forma de detritos (Tubb & Dorris, 1965).

No presente estudo, a maioria dos invertebrados, especialmente os insetos, apresentaram nichos de maior amplitude, o qual influenciou diretamente no conteúdo de energia dos táxons, explicando também a elevada variação na energia entre os grupos taxonômicos. Mota & Uieda (2004) verificaram que a flexibilidade alimentar dos insetos aquáticos leva a sua adaptação a mudanças sazonais na disponibilidade de alimento. Além disso, a plasticidade alimentar que tem sido verificada no conteúdo digestório da maioria dos insetos aquáticos, tem revelado que para regiões tropicais a classificação destes invertebrados em categorias tróficas tem sido mais apropriada que em grupos tróficos funcionais (Motta & Uieda, 2004) como a utilizada por Merritt & Cummins (1996) para os insetos da América do Norte. Estudo realizado por Souza-Franco (2003), na planície de inundação do alto Rio Paraná, também verificou que a abundância e frequência dos itens alimentares no conteúdo digestório de insetos, esteve mais relacionada à disponibilidade alimentar e plasticidade destes invertebrados do que à sua preferência por determinado recurso.

Dessa forma, através do presente estudo, foi possível confirmar algumas das hipóteses sobre a influência da sazonalidade, estado trófico dos reservatórios e guildas tróficas sobre a variação da energia dos invertebrados bentônicos e fitófilos. Sazonalmente, o aporte de material alóctone trazido com as chuvas, aliado ao enriquecimento e maior produtividade de alguns reservatórios, foram significativos na dinâmica da energia dos invertebrados, especialmente bentônicos. Entretanto, a hipótese sobre o incremento no conteúdo calórico com o aumento do estado trófico não se confirmou, pois nos reservatórios eutróficos foram verificados menores valores de energia. A disponibilidade de recursos parece ser um dos principais fatores controladores do fluxo de energia dos invertebrados aquáticos em regiões neotropicais, devido à

flexibilidade nos hábitos alimentares destes organismos, o que lhes confere uma maior capacidade de adaptação, independente das condições ou limitações do ambiente.

Referências

- Bagatini, Y.M., E. Benedito-Cecilio, J. Higuti. 2007. Caloric variability of *Corbicula fluminea* (Mollusca, Bivalvia) in Rosana Reservoir, Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology 50**: 85-90.
- Benedito-Cecilio, E., E.C.S. Dourado, C.A. Lopes, A.E.A. Faria, R.P. Pinheiro, P. Bonicci, A.L. Pereira & M. Morimoto. 2004. Estimate of the energy of producers and consumers in the Upper Paraná River floodplain. pp. 145-150. *In*: A.A. Agostinho, L. Rodrigues, L.C. Gomes, S.M. Thomaz & L.E. Miranda (Eds). Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain EDUEM/Maringá, 274p.
- Bento, M.F. & L. Buckup. 1999. Subordem Gammaridea. p. 177-188. *In*: L. Buckup & G. Bond-Buckup (Eds). Os crustáceos do rio Grande do Sul. Ed. Universidade/UFRGS, Porto Alegre, 450p.
- Beukema, J.J. 1997. Caloric values of marine invertebrates with an emphasis on the soft parts of marine bivalves. **Oceanography Marine Biology: annual review 35**: 387-414.
- Bowen, S.H., E.V. Lutts & M.O. Ahlgren. 1995. Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. **Ecology 76**: 899-907.
- Brey, T., Rumohr, H. & S. Ankar. 1988. Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 117**: 271-278.
- Callisto, M., P. Moreno & F.A.R. Barbosa. 2001. Habitat diversity and benthic functional trophic groups at Serra do Cipó, Southeast Brazil. **Revista Brasileira de Biologia 61**: 259-266.
- Clarke, A., M.R. Clarke, L.J. Holmes & T.D. Waters. 1985. Caloric value and elemental analysis of eleven species of oceanic squids (Mollusca: Cephalopoda). **Journal of Marine Biology Association U.K. 65**: 983-986.
- Costa, C., S. Ide & C.E. Simonka. 2006. **Insetos imaturos. Metamorfose e identificação**. Holos, Ribeirão Preto, 247p.

- Cummins, K.W. & J.C. Wuycheck. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. **Mitteilungen Internationale, Vereinigung Für Theoretischeundl Angewandte Limnologie 18**: 1-158.
- Cyr, H. & J.A. Downing, 1988. The abundance of phytophilous invertebrates on different species of submerged macrophytes. **Freshwater Biology 20**: 365-374.
- Dauvin, J.C. & M. Joncourt. 1989. Energy values of marine benthic invertebrates from the western English Channel. **Journal of Marine Biology Assessment U.K. 69**: 589-595.
- Doria, C.R.C. & I.F. Andrian. 1997. Variation in energy content of somatic and reproductive tissues related to the reproductive cycle and feeding of female *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae) and *Schizodon borellii* Boulenger, 1895 (Characiformes, Anostomidae). **Revista Unimar 9**: 421-437.
- Dourado, E.C.S., C. Lopes, A.C. Faria, G. Manetta, R. Pinheiro, A. Pereira, P. Bonicci, D. Guarnieri, M. Gimenes, M. Rizzato & E. Benedito-Cecilio. 2003. Variação espacial no conteúdo calórico de grupos tróficos de peixes, em reservatórios do Estado do Paraná, com diferentes graus de trofia. P. 244-249. *In*: L. Rodrigues, A.A. Agostinho, L.C. Gomes, S.M. Thomaz (Eds). Anais do Workshop Produtividade em Reservatórios e Bioindicadores. Maringá, 281p.
- Dourado, E.C.S., E. Benedito-Cecilio & J.D. Latini. 2005. O grau de trofia do ambiente influencia a quantidade de energia dos peixes? p. 211-222. *In*: L. Rodrigues, S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & L.C. Gomes (Eds). Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais. Rima, São Carlos, 321p.
- Dourado, E.C.S., D. Peretti & E. Benedito-Cecilio. 2004. Variability in the caloric content of vascular plants in two Paraná State reservoirs. **Acta Scientiarum 26**: 137-142.
- Doyle, T.K., J.D.R. Houghton, R. McDevitt, J. Davenport & G.C. Hays. 2007. The energy density of jellyfish: Estimates from bomb-calorimetry and proximate- composition. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 343**: 239–252.
- Driver, E.A., L.G. Sudgen & R.J. Kovach. 1974. Caloric, chemical and physical values of potential duck foods. **Freshwater Biology 4**: 281-292.
- Economids, P.S., J. Pantis & N.S. Margaris. 1981. Caloric content in some freshwater and marine fishes from Greece. **Cybiurn 5**: 97-100.

- Espínola, L.A., W.M. Domingues, E. Benedito-Cecilio. 2008. Variações en el contenido de energía en músculos de *Salminus brasiliensis* en diferentes estados de desenvolvimento gonadal en el area de influencia del reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia 98**: 143-147.
- Esteves, F.A. & S.M. Thomaz. 1990. Temporal variation of energy of two species of tropical aquatic macrophytes. **Revista Brasileira de Biologia 50**: 957-962.
- Feller, R.J. & R.M. Warwick. 1988. Energetics. p. 181-196. *In*: Higgins, R.P. & H. Thiel (Eds). Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, London, 488p.
- Flat, L.E. & J. Diana. 1985. Seasonal energy dynamics of the alewife in Southeastern Lake Michigan. **Transactions of the American Fisheries Society 114**: 328-337.
- Golley, F.B. 1961. Energy values of ecological materials. **Ecology 42**: 581-583.
- Gupta, P.K. & M.C. Pant 1983. Seasonal variation in the energy content of benthic macroinvertebrates of Lake Nainital, U.P., Índia. **Hydrobiologia 99**: 1573-5117.
- Henry R. & Santos, C.M. 2008. The importance of excretion by *Chironomus* larvae on the internal loads of nitrogen and phosphorus in a small eutrophic urban reservoir. **Brazilian Journal of Biology 68**: 349-357.
- Hershey, A.E., S. Beaty, K. Fortino, S. Kelly, M. Keyse, C. Luecke, W.J.S. O'Brien, C. Whalen. 2006. Stable isotope signature of benthic invertebrates in arctic lakes indicate limited coupling to pelagic production. **Limnology and Oceanography 51**: 177-188.
- Higuti, J., Y.M. Bagatini, M.A. Takahashi, I.P. Zviejkovski, V.G. Dias & E. Benedito-Cecilio. 2003. Efeito do estado trófico de reservatórios paranaenses sobre o conteúdo calórico de insetos aquáticos. p. 153-159. *In*: L. Rodrigues, A.A. Agostinho, L.C. Gomes, S.M. Thomaz (Eds). Anais do Workshop Produtividade em Reservatórios e Bioindicadores, Maringá, 281p.
- Júlio Jr. H.F., S.M. Thomaz, A.A. Agostinho, J.D. Latini, 2005. Distribuição e caracterização dos reservatórios. pp. 1-16. *In*: Rodrigues, L., Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Gomes, L.C. (Eds), Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais, Rima, São Carlos, 321p.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. p. 157-176. *In*: Real, L.A. & J.H. Brown (Eds). Foundations of Ecology: classic papers with commentaries. The University of Chicago Press, 1991, Foundational Papers, London, 905p.

- Lopes, C.A., A.C.E.A. Faria, G.I. Manetta, E. Benedito-Cecilio. 2006. Caloric density of aquatic macrophytes in different environments of the Baía river subsystem, upper Paraná River Floodplain, Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology** **49**: 835-842.
- Lucas, A. 1992. **Bioenergetics of Aquatic animals**. Taylor & Francis Ltda, London, 169p.
- Maxwell, T.A.D. & Æ.S. Jennings. 2006. Ecosystem Ecology. **Oecologia** **150**: 282-290.
- McCune, B. & M.J. Mefford. 1999. PC-ORD. **Multivariate Analysis of Ecological Data**, Version 3.15. Gleneden Beach, MJM Software, Oregon.
- Merritt, R.W. & K.W. Cummins. 1996. Trophic relations of macroinvertebrates. In: Merritt, R.W. & K.W. Cummins (Eds). *Aquatic Insects of the North America*. 3 ed. 862p.
- Motta, R.L. & V.S. Uieda. 2004. Diet and trophic groups of an aquatic insect community in a tropical stream, **Brazilian Journal of Biology** **64**: 809-817.
- Munn, M.D. & M.A. Brusven. 1991. Benthic invertebrate communities in nonregulated and regulated waters of the Clearwater River, Idaho, USA. **Regulated Rivers: Research and Management** **6**: 1-11.
- Nessimian, J.L & A.M. Sanseverino. 1998. Trophic functional characterization of chironomidae larvae (Diptera, Chironomidae) in a first order stream at mountain region of Rio de Janeiro, State, Brazil. **Vereinigung Für Theoretischeundl Angewandte Limnologie** **26**: 2115-2119.
- Ngan, P.V., V. Gomes, D.M. Morais & M.J.A. Passos. 1993. Estudos bioenergéticos de animais marinhos costeiros. *I. Paralonchurus brasiliensis* (Perciformes, Scianidae). **Bolm Institute of Oceanography** **10**: 199-215.
- Normant, M., T. Lapucki, E. Schmolz & I. Lamprecht. 2004. Direct calorimetric studies on the metabolic rate of *Gammarus oceanicus* from the brackish waters of the Baltic Sea. **Thermochemica Acta** **422**: 49-54.
- Odum, E. 1998. *Ecologia*, Guanabara Koogan, 446p.
- Pagioro, T.A., Velho, L.F.M, Lansac-Tôha, F.A., Pereira, D.G., Nakamura, A.K.S., Perenha, M.C.Z., Santos, V.D. 2005. Influência do grau de trofia sobre os padrões de abundância de bactérias e protozoários planctônicos em reservatórios do Estado do Paraná. p. 38-54. *In*: Rodrigues, L., S.M. Thomaz, A.A. Agostinho, L.C. Gomes (Eds). *Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais*, Rima, São Carlos, 321p.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. **The American Naturalist** **100**: 65.

- Phillipson, J. 1966. *Ecological Energetics*, London, 95p.
- Richardson, W.B., S.J. Zigler, M.R. Dewey. 1998. Bioenergetic relations in submerged aquatic vegetation: na experimental testo f prey use by juvenile bluegills. **Ecology of Freshwater Fisheries 7**: 1-12.
- Rodrigues, L.C., S. Train, B.M. Pivato, V.M. Bovo, P.A.F. Borges & S. Jati. 2005a. Assembléias fitoplanctônicas de trinta reservatórios do Estado do Paraná. pp. 57-72. *In*: Rodrigues, L., Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Gomes, L.C. (Eds). *Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais*, Rima, São Carlos, 321p.
- Rodrigues, L., I.A. Fonseca, J.A. Leandrini, S.A. Felisberto & E.L.V. Silva. 2005b. Distribuição espacial da biomassa perifítica em reservatórios e relação com o tipo de substrato. p. 87-96. *In*: Rodrigues, L., Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Gomes, L.C. (Eds). *Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais*, Rima, São Carlos, 321p.
- Salonen, K., J. Sarvala, I. Hakala & M.L. Viljanen. 1976. The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. **Limnology and Oceanography 21**: 724-730.
- Santana, A.R.A., E. Benedito-Cecilio & W.M. Domingues. 2005. Conteúdo energético de peixes do reservatório do rio Manso: variações espaciais e por grupo trófico. **Acta Scientiarium 27**: 391-395.
- Sitaramaiah, P. 1967. Water, nitrogen and calorific values of freshwater organisms. **Journal du conseil Permanent Internationalpour l'Exploration de la Mer 31**: 27-30.
- Slobodkin, L.B. & S. Richman 1961. Calories/gm. in species of animals. **Nature 191**: 1.
- Souza-Franco, G.M. 2003. Ecologia de insetos aquáticos associados a *Eichhornia azurea* (Schwartz) Kunth em uma lagoa de várzea na Planície de Inundação do Alto Rio Paraná. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais), Maringá.
- Souza, A.H.F.F. & F.J.P. Abílio. 2006. Zoobentos de duas lagoas intermitentes da caatinga paraibana e as influências do ciclo hidrológico **Revista de Biologia e Ciências da Terra 1**: 146-164.
- Stanczykowska, A. & W. Lawacz, 1976. Caloric value of the *Dreissena polymorpha* (Pall.) dry body weight in some Mazurian Lakes. **Polish Archive für Hydrobiologie 23**: 271-275.
- Stat Soft Inc., 2005. Statistica (data analysis software system) version 7.1, www.statsoft.inc.

- Toledo-Jr, A.P., M. Talarico, S.J. Chinez & E.G., Agudo. 1983. A aplicação de modelos simplificados para a avaliação do processo da eutrofização em lagos e reservatórios tropicais. Congresso Brasileiro de Engenharia Sanitária e Ambiental. Balneário Camboriú, pp. 1-34.
- Tomasini, J.A. & T. Laugier. 2002. Male reproductive strategy and reserve allocation in sand smelt from brackish lagoons of southern France. **Journal of Fish Biology** **60**: 521-531.
- Tubb, R.A. & T.C. Dorris. 1965. Herbivorous insect populations in oil refinery effluent holding pond series. **Limnology and Oceanography** **10**: 121-134.
- Van Den Brink, F.W.B., M.J. Beljaards, N.C.A. Boots & G. Van Der Velde. 1994. Macrozoobenthos abundance and community composition in three lower Rhine floodplain lakes with varying inundation regimes. **Regulated rivers: research and management** **9**: 279-293.
- Verduim, J. 1961. Caloric content and available energy in plant matter. **Ecology** **42**: 515.
- Ward, J.V. 1992. **Aquatic Insect Ecology: biology and habitat**. John Wiley & Sons, Inc. New York, 438 p.
- Wissings, T.E. & A.D. Hassler. 1971. Intraseasonal change in caloric content of some fresh water invertebrates. **Ecology** **52**: 371-373.