



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

LARISSA DA SILVA PINHA

**Influência da conexão sobre as respostas da diversidade local e beta de
macroinvertebrados bentônicos para oscilações no nível hidrológico**

Maringá
2022

LARISSA DA SILVA PINHA

Influência da conexão sobre as respostas da diversidade local e beta de macroinvertebrados bentônicos para oscilações no nível hidrológico

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

Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientador: Prof. Dr. Roger Paulo Mormul

Maringá
2022

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

P654i Pinha, Larissa da Silva, 1995-
Influência da conexão sobre as respostas da diversidade local e beta de macroinvertebrados bentônicos para oscilações no nível hidrológico / Larissa da Silva Pinha. -- Maringá, 2022.
34 f. : il. color.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2022.
Orientador: Prof. Dr. Roger Paulo Mormul.

1. Macroinvertebrados bentônicos de água doce - Comunidades, Ecologia de -
Estrutura - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Lagos temporários e permanentes
- Conexão - Regime hidrológico - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I.
Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-
Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -592.178209816

LARISSA DA SILVA PINHA

Influência da conexão sobre as respostas da diversidade local e beta de macroinvertebrados bentônicos para oscilações no nível hidrológico

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

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof. Dr. Bruno Renaly Souza Figueiredo
Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC)

Dr. Fernando Miranda Lansac-Tôha
Universidade Estadual de Maringá (Pós-doutorando PEA/UEM)

Aprovada em: 29 de abril de 2022.

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

AGRADECIMENTOS

Ao finalizar mais uma etapa de minha formação acadêmica, gostaria de agradecer a todas as pessoas que de alguma forma estiveram presentes e contribuíram ou de certa forma facilitaram este processo.

Em um primeiro momento, gostaria de agradecer imensamente aos meus familiares por se fazerem sempre presente e me apoiarem durante toda essa caminhada, a qual foi muito prazerosa e árdua ao mesmo tempo. Agradeço de forma especial, aos meus pais Márcia Regina da Silva Pinha e Jaime Luís Pinha, por me possibilitarem chegarem até aqui e mesmo não entendendo muitas vezes os mecanismos envolvidos no processo, por serem pessoas simples, estavam sempre ao meu lado e não mediram esforços para dar seguimento na minha formação. Agradeço também ao meu irmão e ao meu namorado pelo apoio prestado nos dias difíceis. Relato aqui também meu agradecimento, a minha grande amiga Jaqueline Dantas, a qual esteve comigo durante todo esse período, desde a graduação até o presente momento, compartilhando momentos felizes e momentos de dificuldade.

Ao Prof. Dr. Roger Paulo Mormul, meu orientador por aceitar me auxiliar nessa caminhada, por me possibilitar a realização do mestrado, por todo incentivo e conselhos durante as reuniões, por todo o conhecimento passado durante este período, pela amizade e acima de tudo por ser tão zeloso com os orientandos sempre se preocupando com nosso desenvolvimento acadêmico e pessoal.

A doutorando Dieison André Moi, o qual não foi o meu coorientador, mas é como se fosse, pois é assim que o considero. Agradeço pelo socorro prestado nos momentos complicados, pelas correções e sugestões, as quais foram de suma importância para o presente estudo.

Agradeço aos docentes e pós-graduandos que participaram da minha banca no EPGPEA, Prof. Dr.^a Danielle Katharine Petsch e Doutorando Dieison André Moi e no EGQ, Prof. Dr. Bruno Renaly Souza Figueiredo e Prof. Dr. André Andrian Padial, por disponibilizarem tempo para ler o trabalho e pelas contribuições.

Agradeço aos docentes do PEA por todo o conhecimento adquirido durante as aulas.

Ao pessoal da secretária, e de forma especial a Bete, por todo o auxílio prestado durante o período do mestrado.

Aos meus colegas de mestrado e do laboratório, especialmente, Jaqueline Dantas, Gustavo Alda Martins e Gabriela Hein por estarem sempre presente, por partilharmos juntos momentos de felicidade e também momentos turbulentos.

Aos membros da banca por disponibilizarem um tempo e terem aceito contribuir com este trabalho.

A Universidade Estadual de Maringá e ao Nupélia pela estrutura.

E ao CNPQ pelo apoio financeiro, por meio da concessão da bolsa.

Influência da conexão sobre as respostas da diversidade local e beta de macroinvertebrados bentônicos para oscilações no nível hidrológico

RESUMO

O regime hidrológico é o principal direcionador dos ecossistemas de planície de inundação, pois apresenta forte controle sobre variáveis ambientais e biológicas. Os sistemas de planície são compostos por diferentes tipos de lagos, incluindo aqueles esporadicamente (LE) conectados e aqueles permanentemente (LP) conectados aos rios. É esperado que as variações no nível hidrológico exerçam pressões distintas sobre esses dois tipos de lagos, influenciando diretamente a estrutura das comunidades desses *habitats*, assim como os macroinvertebrados bentônicos. Evidências de como a biodiversidade das comunidades de macroinvertebrados respondem a variações hidrológicas em LE e LP ainda são escassas e oriundas de estudos em pequenas escalas espaciais e temporais. Investigou-se como a riqueza, densidade e diversidade beta da comunidade de macroinvertebrados respondem a diferentes períodos hidrológicos (períodos de nível baixo, intermediário e alto) em LE e LP. Utilizou-se uma série temporal de 14 anos do nível hidrológico e amostragens biológicas de seis lagos rasos (3 LE e 3 LP) da planície de inundação do alto rio Paraná. Obteve-se maior riqueza e densidade em períodos de oscilações intermediárias e menor em períodos de baixa e alta oscilações hidrológicas. Essas relações curvilíneas ocorreram tanto LE quanto para LP. Contudo, a diversidade beta de macroinvertebrados bentônicos diferiu entre períodos de oscilações baixa, intermediária e alta apenas em LE. Os LE contribuíram mais para a diversidade beta regional (nível de planície) durante períodos de baixo nível de água (LCBD maior), os LP contribuíram mais durante períodos de nível alto de água. De acordo com a Análise de Redundância (RDA), tanto em LE quanto em LP a diversidade dos macroinvertebrados foi fortemente estruturada por fatores ambientais (i.e., oxigênio, condutividade, turbidez, densidade de peixes e riqueza de macrófitas) durante períodos de baixo nível de água. Durante períodos de nível hidrológico alto, o nível hidrológico foi a única força estruturante da diversidade dos macroinvertebrados. Mediante os resultados obtidos, as respostas da comunidade de macroinvertebrados para as oscilações hidrológicas tendem a ser diferentes em LE e LP. Especificamente, essas respostas são mais pronunciadas em LE, onde os fatores ambientais locais exercem um papel estruturante mais forte. A maior contribuição que LE e LP tem para diversidade de macroinvertebrados ocorre em períodos hidrológicos distintos. Portanto, isso evidencia que preservar a grande variedade de LE e LP em planície de inundação é fundamental para manter a biodiversidade local e regional de comunidades bióticas.

Palavras-chave: Períodos hidrológicos. Conectividade. Planície de inundação. Macroinvertebrados bentônicos. Regime de cheia e seca.

Influence of connection on local and beta diversity responses of benthic macroinvertebrates to hydrological level oscillations

ABSTRACT

The hydrological regime is the main driver of ecosystems, as it has strong control over environmental and biological variables. The types of lake systems comprise different, including those sporadically isolated and isolated individuals (LP) to isolated individuals. It is expected that variations in the hydrological level exert different types of habitats on these two types of communities, directly influencing the structure of the communities of these vertebrates, as well as the benthic macroinvertebrates. Evidence of biodiversity from macroinvertebrate communities and LPs to hydrological variations still in LE is scarce and comes from small in spatial and temporal scales. Invest as a richness, density and beta diversity of macroinvertebrates of the community at different hydrological periods (lower, intermediate and high-level periods in LE and LP). A time series of 1 of the hydrological level and biological samples from six lakes were used (LE and 3 LP) from 3 biological years of the upper Paraná River flooding. Richness was obtained in periods of major and minor oscillations and high density in periods of hydrological oscillations. These curvilinear relationships are both LE and for LP, the diversity of benthic macroinvertebrates between periods of low oscillations differed, high beta only in LE. The low regional level periods more for water level beta diversity) the low water level periods BD, the LP higher. According to Redundancy Analysis (RDA), both in LE and macroinvertebrate diversity was mainly structured by environmental factors (ie, oxygen, consonance, turbidity, fish density and macrophyte richness) during periods of low water level. On the other hand, during periods of high hydrological level, the hydrological level was a single structuring forcing of macroinvertebrate diversity. Based on the results obtained, the responses of the macroinvertebrate community to hydrological oscillations tend to be different in LE and LP. Specifically, these are the most pronounced responses in LE, where local environmental factors play a stronger structuring role. The greatest contribution that LE and LP occur to macroinvertebrate diversity in different hydrological periods. Therefore, this evidence that preserves the wide variety of LE and LP in the floodplain is critical to maintaining local and regional biotic communities.

Keywords: Hydrological periods. Connectivity. Floodplain. Benthic macroinvertebrates. Flood and drought regime.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas de publicação científica *Hydrobiologia*.

Disponível em:

<<https://www.springer.com/journal/10750/submission-guidelines> >

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	MATERIAIS E MÉTODOS	12
2.1	Área de estudo	12
2.2	Dados hidrológicos	13
2.3	Coleta de dados biológicos.....	14
2.4	Variáveis ambientais.....	14
2.5	Análise de dados	15
3	RESULTADOS.....	16
3.1	Riqueza e densidade de macroinvertebrados bentônicos	16
3.2	Diversidade beta entre os períodos hidrológicos para cada tipo de lago	18
3.3	Comparação da diversidade beta entre lagos esporadicamente e permanentemente conectados durante os diferentes períodos hidrológicos.....	19
3.4	Análise de redundância de lagos esporadicamente e permanentemente conectados entre os diferentes períodos hidrológicos	20
4	DISCUSSÃO.....	23
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	28
	REFERÊNCIAS	29

1 INTRODUÇÃO

Os sistemas rio-planície de inundação sustentam uma grande variedade de ambientes aquáticos, entre eles o rio principal, canais e lagoas temporárias, permanentes, isoladas e conectadas, que conferem a esse sistema uma elevada heterogeneidade de *habitats* (Thomaz et al., 2007) apresentando alta diversidade biológica (Ward et al., 1999; Neiff, 2001; Agostinho et al., 2004). O mosaico de *habitats* dos sistemas rio-planície de inundação, exibe grande variabilidade quanto as características ambientais e biológicas do meio, principalmente em função do regime hidrológico e da intensidade da conexão do lago com o rio principal (Junk et al., 1989; Thomaz et al., 2007).

Ecosistemas de planície de inundação são constantemente submetidos a oscilações no regime hidrológico natural, caracterizados por período de cheia e seca, que implicam diretamente no funcionamento e biota do meio aquático (Junk et al., 1989; Thomaz et al., 2007). Os períodos hidrológicos de águas altas (cheia) tendem a aumentar a conectividade entre os ambientes, conexão esta que pode ser considerada um fator-chave no cenário de planície de inundação, pois promove a troca de recursos e energia entre os *habitats* (Western et al., 2001; Pringle, 2003; Reckendorfer et al. 2006; Paillex et al., 2006; Freeman et al., 2007).

Independentemente do tipo de *habitat* da planície, isto é, conectado ou isolado, no período de cheia, a grande maioria dos *habitats* encontram-se altamente conectados, acarretando na redução da variabilidade de fatores ambientais e biológicos e potencializando a dispersão da biota aquática (Thomaz et al., 2007; Agostinho et al., 2009; Warfe et al., 2013). Devido a elevada conectividade hidrológica durante os períodos de nível alto de água, os ambientes tornam-se mais similares entre si, uma vez que são fortemente influenciados por fatores regionais, levando ao processo conhecido como homogeneização biótica (Thomaz et al., 2007; Lansac-Tôha et al., 2016; Petsch, 2016), promovendo a diminuição da riqueza, densidade e diversidade beta do *habitat* (Amoros & Bornette, 2002; Lopes et al., 2014; Piniewski et al., 2016; Mormul et al., 2022).

Em contrapartida, no período de águas baixas (seca), ocorre redução na conexão entre os ambientes, dessa forma, a estrutura das comunidades é fortemente influenciada por fatores locais, como mudanças nas características limnológicas, competição e flutuação dos recursos (Junk et al., 1989; Thomaz et al., 2007), os quais atuam de forma diferente sobre cada *habitat*, proporcionando ambientes bastante dissimilares entre si (Bozelli et al., 2015; Lansac-Tôha et al., 2016). A dissimilaridade das condições ambientais e bióticas entre os períodos de água alto e baixo do meio seleciona organismos mais tolerantes a perturbações (Thomaz et al., 2007;

Bertoncin et al., 2019).

A máxima diferenciação entre os *habitats*, altera a estrutura da comunidade de macroinvertebrados, originando comunidades mais distintas e elevando a riqueza de espécies e a diversidade beta (Santos & Thomaz, 2007; Bozelli et al., 2015; Bertoncin et al., 2019; Leigh et al., 2019; Mormul et al., 2022). A menor conexão ou a ausência de conexão entre os *habitats*, a qual pode ocorrer devido à morfologia e gênese do ecossistema, ou, devido à redução de nível hidrológico em planícies de inundação, pode acarretar em alterações na biodiversidade aquática (Ward & Stanford, 1995; Santos & Thomaz, 2007; Bozelli et al., 2015). Independente do período hidrológico, a intensidade de conexão entre os *habitats* pode influenciar, positivamente ou negativamente, as comunidades aquáticas e a dinâmica do ecossistema aquático (Thomaz et al., 2007; Lansac-Tôha et al., 2016).

Dentre as comunidades aquáticas, a de macroinvertebrados bentônicos são organismos particularmente importantes em planícies de inundação, pois frequentemente respondem as oscilações no regime hidrológico, resultando em mudanças significativas na estrutura da comunidade tais como riqueza, diversidade e densidade (Chessman et al., 2010; Ledger et al., 2012; Moi et al., 2020). Alguns táxons da comunidade de macroinvertebrados bentônicos possuem maior sensibilidade a alterações ambientais, enquanto outros são mais resistentes, sendo bons indicadores de qualidade de *habitat* (Bertoncin et al., 2019). Conseqüentemente, espécies sensíveis podem desaparecer e espécies resistentes se estabelecem após distúrbios, como por exemplo, algumas espécies de quironomídeos (Lake, 2003). Portanto, esses organismos podem auxiliar na avaliação de efeitos das oscilações hidrológicas e do tipo de conexão na dinâmica do ecossistema.

No entanto, encontra-se poucas evidências que indiquem como oscilações hidrológicas e intensidade da conexão podem modificar a composição e diversidade das comunidades aquáticas. A maior parte dos estudos voltados especificamente para a comunidade bentônica, foram realizados em pequenas escalas temporais (por exemplo, Bertoncin et al., 2019) ou pequenas escalas espaciais (Mormul et al., 2022). Portanto, pouco se sabe sobre como a diversidade regional das comunidades bentônicas pode ser alterada, em *habitats* esporadicamente e permanentemente conectados da planície de inundação, que comumente são submetidos a oscilações sazonais no regime hidrológico (seca e cheia), tendo em vista a facilitação no manejo desses *habitats* em ampla escala espacial.

Dessa forma, investigou-se como a conexão influencia as respostas da riqueza, densidade e diversidade beta de macroinvertebrados bentônicos para diferentes períodos

hidrológicos. Aqui, testou-se a hipótese: (i) a densidade e riqueza de macroinvertebrados é mais afetada pelos períodos de nível baixo e nível alto de água em lagos esporadicamente conectados do que em lagos permanentemente conectados. Espera-se que durante os períodos de nível alto de água, a densidade e a riqueza de macroinvertebrados bentônicos sejam mais reduzidas, sendo esse efeito mais acentuado em lagos esporadicamente conectados, enquanto no nível baixo de água esses atributos da comunidade aumentam em lagos esporadicamente conectados, mas não em lagos permanentemente conectados.

Também se testou a hipótese de que (ii) a diversidade beta da comunidade de macroinvertebrados bentônicos responde mais fortemente as mudanças nos períodos hidrológicos em lagos esporadicamente conectados do que em lagos permanentemente conectados. Espera-se que a diversidade beta de macroinvertebrados diminua no período de nível alto de água em lagos esporadicamente conectados, mas não em lagos permanentemente conectados e devido à ausência de conexão, a diversidade beta de macroinvertebrados aumente durante períodos de nível baixo de água em lagos esporadicamente conectados, mas não em lagos permanentemente conectados.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A área de estudo compreende a planície de inundação do alto rio Paraná, que faz parte da Área de Proteção Ambiental das Ilhas e Várzeas do Rio Paraná, sendo o único trecho do rio Paraná livre de barragens, em território brasileiro. Essa área está localizada entre os reservatórios de Porto Primavera e Itaipu, com uma extensão de aproximadamente 230 km (Orfeo & Stevaux, 2002). De acordo com o sistema de Köppen, o clima da região é classificado como tropical-subtropical, apresentando temperatura média anual de 22°C e a precipitação média anual é de 1500 mm (Stevaux, 2000). Foram amostrados seis lagos de três sub-bacias da planície de inundação do alto rio Paraná: Paraná, Baía e Ivinhema. Os lagos rasos da sub-bacia Paraná correspondem a Garças e Osmar; sub-bacia Baía corresponde Guaraná e Fechada e sub-bacia Ivinhema corresponde a Patos e Ventura. Dentre os lagos amostrados três possuem canais de conexão com o rio (Garças, Guaraná e Patos), e, por isso, são considerados lagos permanentes (LP). Os outros três lagos (Osmar, Fechada e Ventura) não possuem canais de conexão com o rio, conectando com o rio principal apenas quando a água do rio ultrapassa o dique marginal entre o rio e o lago, e, por isso, são considerados como lagos esporadicamente conectados (LE). Estes diferentes ambientes propiciam um mosaico ambiental, diferindo-se

quanto às características físicas, químicas e biológicas.

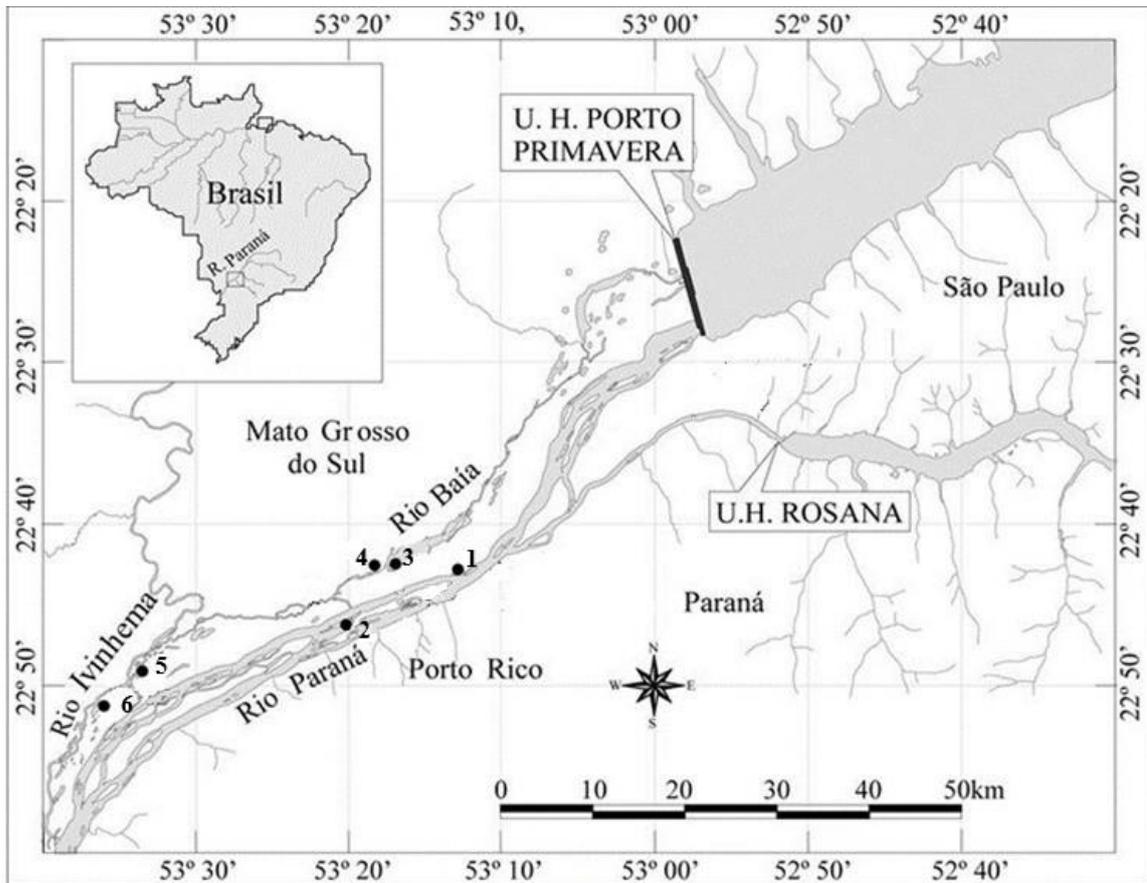


Figura 1. Mapa da área de estudo, identificando a localização dos Lagos: 1- Garças (LP); 2- Osmar (LE); 3- Fechada (LE); 4- Guaraná (LP); 5- Patos (LP); 6- Ventura (LE) na planície de inundação do alto rio Paraná.

2.2 Dados hidrológicos

Uma longa série temporal de 14 anos do nível de água dos lagos foi analisado para estabelecer uma categorização do nível de água dos lagos das sub-bacias Paraná, Baía e Ivinhema. Para categorização dos níveis de água dos lagos, foram utilizados os dados abióticos de profundidade coletados durante amostragens do Programa Ecológico de Longa Duração – PELD/CNPq. Para cada um dos lagos, consideramos a média das máximas e mínimas históricas do nível de água durante os anos de 2000-2014, para determinar três categorias de oscilações do nível de água dos lagos (Tabela 1): (i) período hidrológico de águas alta - períodos em que o nível de água estava acima da média dos 8 maiores valores de nível de água; (ii) período hidrológico de águas baixas, períodos em que o nível de água ficou abaixo da média dos 8 menores valores de nível de água; (iii) período hidrológico de nível de água intermediário,

períodos em que o nível de água ficou entre 8 maiores e 8 menores valores de nível de água.

Tabela 1. Categorização dos níveis hidrológicos para cada lago (alto, intermediário e baixo).

Sub-bacia	Lagos	Nível Baixo	Nível Intermediário	Nível Alto
Baía	Fechada (LE)	$\leq 2,3$	2,4 a 3	$\geq 3,1$
Baía	Guaraná (LP)	$\leq 1,6$	1,7 a 2,9	≥ 3
Ivinhema	Ventura (LE)	$\leq 1,9$	2,0 a 2,9	≥ 3
Ivinhema	Patos (LP)	$\leq 3,25$	3,26 a 3,9	≥ 4
Paraná	Osmar (LE)	$\leq 0,9$	1 a 2,9	≥ 3
Paraná	Garças (LP)	$\leq 1,45$	1,46 a 2,4	$\geq 2,5$

2.3 Coleta de dados biológicos

As amostras de sedimento para análise da comunidade de macroinvertebrados bentônicos foram coletadas trimestralmente de 2000 a 2014. Essa longa série temporal abrange oscilações hidrológicas regulares e oscilações hidrológicas extremas, com meses de inundações e secas duradouras. Em cada lago, foram coletadas três amostras de sedimento para análise biológica (duas em margens opostas do lago e uma no centro), utilizando o pegador de fundo tipo Petersen modificado (0,0345m²). O sedimento coletado nos três pontos foi combinado em uma única amostra e foi lavado com o auxílio de um sistema de peneiras com malhas (2,0; 1,0 e 0,2 mm). Os organismos retidos nas duas primeiras malhas das peneiras foram imediatamente identificados e quantificados. O restante do material retido na terceira peneira foi fixado em álcool 92,6° para posterior identificação e contagem em microscópio estereoscópico no laboratório. Os organismos quantificados no processo de triagem foram identificados a nível de grandes grupos, como ordem e família.

2.4 Variáveis ambientais

Simultaneamente às amostragens de macroinvertebrados bentônicos, em cada um dos lagos estudados foram mensuradas algumas variáveis ambientais que poderiam influenciar a comunidade de macroinvertebrados bentônicos. Entre as variáveis medidas estão: oxigênio dissolvido (mg.L⁻¹), que foi obtido com um oxímetro digital (Digimed); a condutividade elétrica ($\mu\text{S.cm}^{-1}$), que foi mensurada com um condutivímetro digital (Digimed), o pH medido com um pHmetro digital (Digimed), a turbidez (NTU), que foi medida utilizando um turbidímetro (LaMotte, Chestertown, MD, EUA), e, a transparência da água, mensurada com disco Secchi.

2.5 Análise de dados

As diferenças na estrutura da comunidade de macroinvertebrados bentônicos foram avaliadas de acordo com os seguintes atributos: riqueza de táxons (S); densidade de táxons; e diversidade beta. A hipótese (i) que visa avaliar o efeito do nível hidrológico (alto, intermediário e baixo) sobre os atributos da comunidade de macroinvertebrados bentônicos (densidade e riqueza) foram utilizados modelos lineares mistos generalizados (GLMMs), nos quais foram considerados o nível hidrológico como fator fixo e conexão (esporádica e permanente) como fator randômico. Os GLMMs foram ajustados usando a função *glmer* do pacote *lme4* (Bates et al., 2015), usando uma família *negative.binomial* para levar em conta a dispersão excessiva dos dados. O plote prévio da riqueza e densidade dos macroinvertebrados *vs* nível da água, mostrou uma tendência quadrática entre ambos. Portanto, foram adicionados termos quadráticos aos modelos. Para verificar a homogeneidade, a normalidade e a independência dos resíduos dos modelos, estes foram inspecionados visualmente. A normalidade e a homogeneidade de variância dos resíduos foram analisadas usando histogramas e plotando os resíduos *vs* valores ajustados.

Para avaliar a hipótese de que (ii) a diversidade beta e sumarizar a variação temporal na composição (presença e ausência) e estrutura dos macroinvertebrados bentônicos entre os diferentes tipos de conexão (esporádica e permanente) e períodos hidrológicos (alto, intermediário e baixo) foi aplicado uma análise de coordenadas principais (PCoA), utilizando a função “*vegdist*” do pacote *vegan*. A análise foi realizada utilizando o índice de Jaccard para composição de taxa e o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis para a abundância de taxa. As diferenças na composição e estrutura entre lagos esporadicamente e permanentemente conectados ao rio e os períodos hidrológicos, bem como a interação desses fatores foi avaliada por meio de uma análise de Dispersão Permutacional Multivariada (PERMDISP; Anderson et al., 2006). Essa análise testa a diferença na distância dos pontos amostrais em relação ao centroide, interpretada como diversidade β . Para testar a significância da PCoA foi realizado um teste de permutação (PERMANOVA), usando 999 permutações. Por fim, foi aplicado um teste de *Tukey* para estimar as diferenças estatísticas ($p < 0,05$) do teste de Dispersão Permutacional Multivariada.

Para analisar como os lagos esporadicamente (LE) conectados e permanentemente (LP) conectados contribuem para a diversidade beta regional de macroinvertebrados entre os diferentes períodos hidrológicos, foi necessário calcular a singularidade ecológica “*ecological uniqueness* (LCBD)” desses dois tipos de lagos (*sensu* Legendre and De Cáceres 2013). Para

isso, utilizou-se uma matrix de abundância de macroinvertebrados que foi submetido a uma transformação de Hellinger e computado uma matrix de distância Euclidiana. A LCBD foi calculada para cada tipo de lago separadamente (ou seja, lagos esporadicamente (LE) conectados e permanentemente (LP) conectados em cada período hidrológico (nível baixo, intermediário e alto). Comparou-se os valores de LCBD entre os lagos esporadicamente (LE) conectados e permanentemente (LP) conectados em cada período hidrológico usando um teste *t*. Para o cálculo do LCBD foi utilizada a função “beta.div” do pacote adespatial no programa R (Legendre & De Cáceres, 2013).

Por fim, uma Análise de Redundância (RDA) foi realizada para avaliar a relação entre composição de espécies de macroinvertebrados e variáveis ambientais, incluindo nível hidrológico, oxigênio dissolvido, condutividade, turbidez, pH, densidade de peixes e riqueza de macrófitas. Para isto, utilizou-se uma matriz com os valores de densidade dos táxons e outra matriz com as variáveis abióticas mensuradas. Antes da análise, os dados foram transformados em logaritmo ($\log_{10}(x + 1)$). A RDA foi rodada separadamente para cada tipo de lago (esporadicamente e permanentemente conectado), utilizando a função “rda” do pacote vegan. Para testar a significância da RDA foi realizado um teste de permutação, usando 9999 permutações. Todas as análises foram realizadas no software R (R Core Team, 2020).

3 RESULTADOS

3.1 Riqueza e densidade de macroinvertebrados bentônicos

O nível hidrológico teve efeito significativo sobre a riqueza ($R^2 = 0,194$; $p = 0,038$) e densidade ($R^2 = 0,153$; $p = 0,0001$) dos macroinvertebrados, havendo relação curvilínea com ambas as variáveis (**Figura 2**). Assim, tanto a riqueza quanto a densidade de macroinvertebrados sofreram redução nos períodos de oscilação hidrológica alta e baixa, aumentando em períodos de oscilações intermediárias. Este mesmo padrão foi observado tanto para lagos permanentemente conectados quanto para lagos esporadicamente conectados (**Figura 2**).

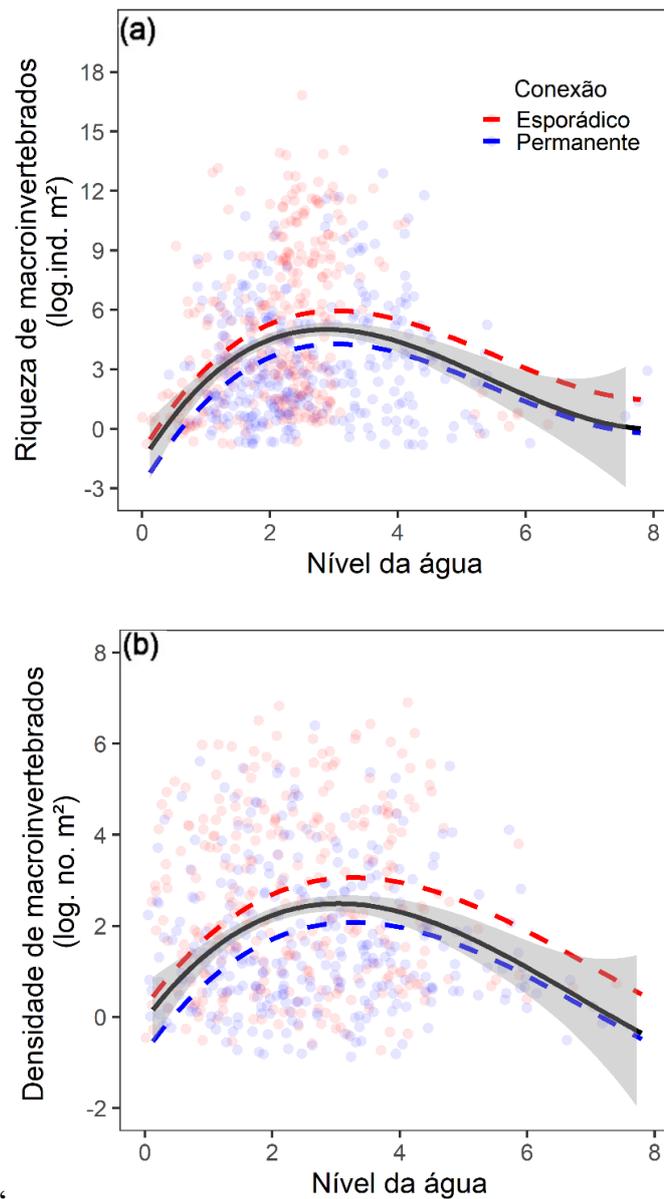


Figura 2. Modelos lineares mistos generalizados representando a variação nos atributos dos macroinvertebrados bentônicos (riqueza e densidade) em relação ao nível de água dos lagos. A curva suave e a área em cinza representam os valores previstos pelos modelos lineares mistos generalizados. (a) Riqueza de macroinvertebrados; (b) Densidade de macroinvertebrados. A curva pontilhada em vermelho representa os valores previstos pelos modelos lineares mistos generalizados para lagos com conexão esporádica pelo nível de água. A curva pontilhada em azul representa os valores previstos pelos modelos lineares mistos generalizados para lagos com conexão permanente pelo nível de água.

3.2 Diversidade beta entre os períodos hidrológicos para cada tipo de lago

Observou-se que a diversidade beta de macroinvertebrados bentônicos diferiu entre períodos hidrológicos em lagos esporadicamente conectados ao rio. Essas diferenças foram significativas tanto para o índice de Bray-Curtis ($F = 57,656$; $p = <0,0001$) quanto para Jaccard ($F = 65,386$; $p = <0,0001$; **Figura 3**). Os maiores valores de dispersão foram observados no período de nível baixo de água, enquanto que os menores valores de dispersão foram observados no período de nível alto de água, independente do índice utilizado. Contudo, a diversidade beta não diferiu significativamente entre períodos hidrológicos nos lagos permanentemente conectados.

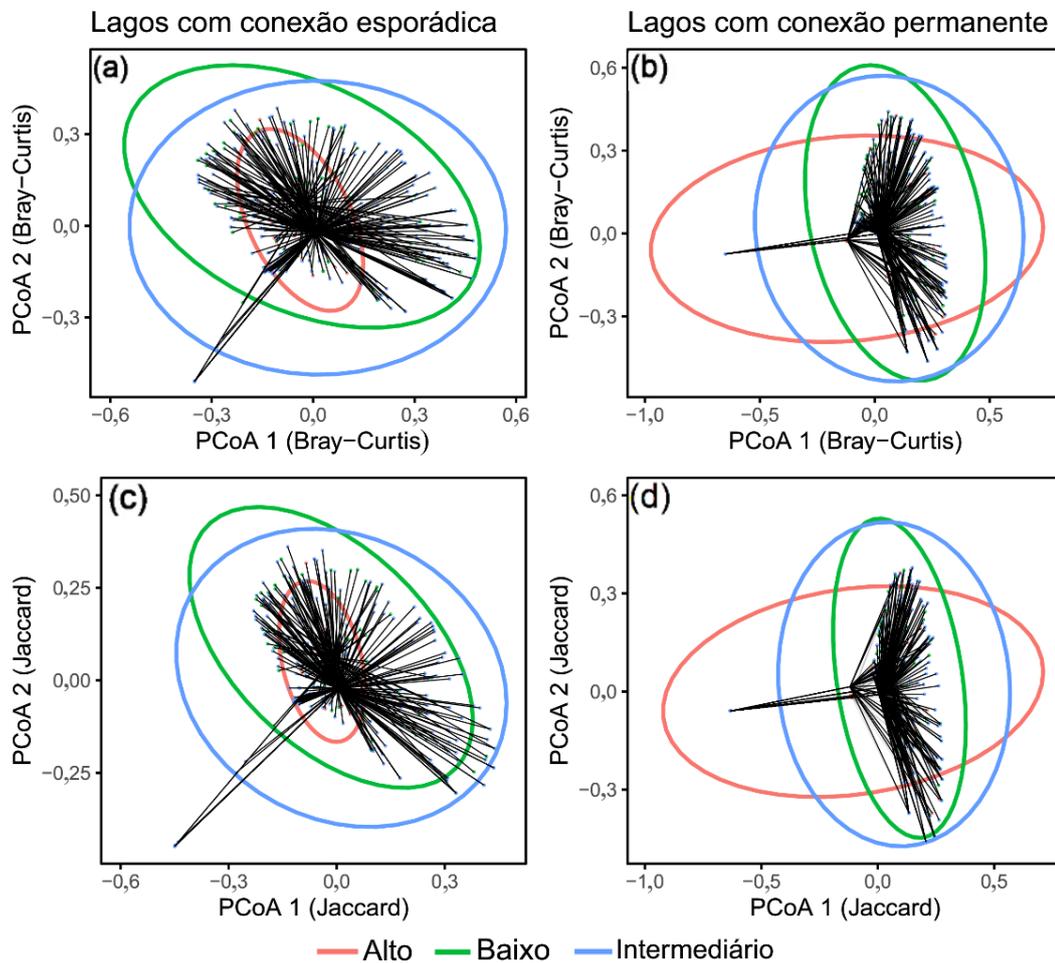


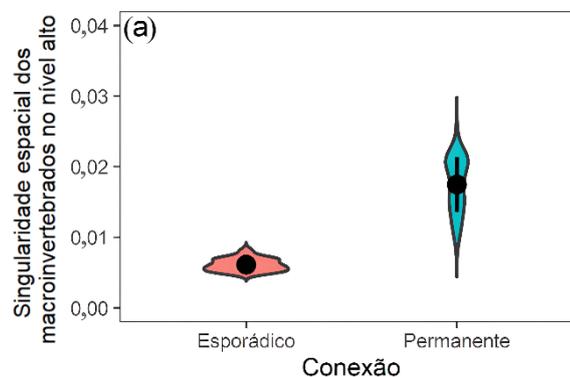
Figura 3. Representação dos eixos da PCoA, utilizando os índices de Bray-Curtis e Jaccard exibindo a dispersão das amostras nos ambientes com diferentes conexões e entre os diferentes períodos hidrológicos (nível alto= vermelho, nível baixo= verde e nível intermediário= azul).

3.3 Comparação da diversidade beta entre lagos esporadicamente e permanentemente conectados durante os diferentes períodos hidrológicos

Foi encontrado que a singularidade dos macroinvertebrados em lagos esporadicamente (LE) conectados e permanentemente (LP) conectados difere significativamente em cada período hidrológico (**Tabela 2**). Em particular, a singularidade dos macroinvertebrados (LCBD) foi significativamente maior nos lagos permanentemente (LP) conectados (média LCBD = 0,0174) do que nos lagos esporadicamente (LE) conectados (média LCBD = 0,0061) durante o período de nível alto de água (**Figura 4A, Tabela 2**). A singularidade dos macroinvertebrados foi significativamente maior nos lagos esporadicamente (LE) conectados (média LCBD = 0,0087) do que nos permanentemente (LP) conectados (média LCBD = 0,0035) durante os períodos de nível baixo de água (**Figura 4B, Tabela 2**). A singularidade dos macroinvertebrados também não diferiu entre os lagos esporadicamente (LE) conectados (média LCBD = 0,0025) e permanentemente (LP) conectados (média LCBD = 0,0022) durante os períodos de nível intermediário de água (**Figura 4C, Tabela 2**).

Tabela 2. Teste t comparando a LCBD dos macroinvertebrados lagos permanentemente (LP) conectados e esporadicamente (LE) conectados para os três períodos hidrológicos (Nível alto, baixo e intermediário) de água.

Preditores	Singularidade dos macroinvertebrados			Média dos lagos	
	t-value	df	P-value	(LP)	(LE)
Alto	-18,982	49,79	< 0,0001	0,0174	0,0061
Baixo	17,835	124,06	< 0,0001	0,0035	0,0087
Intermediário	1,233	543,36	0,05819	0,0022	0,0025



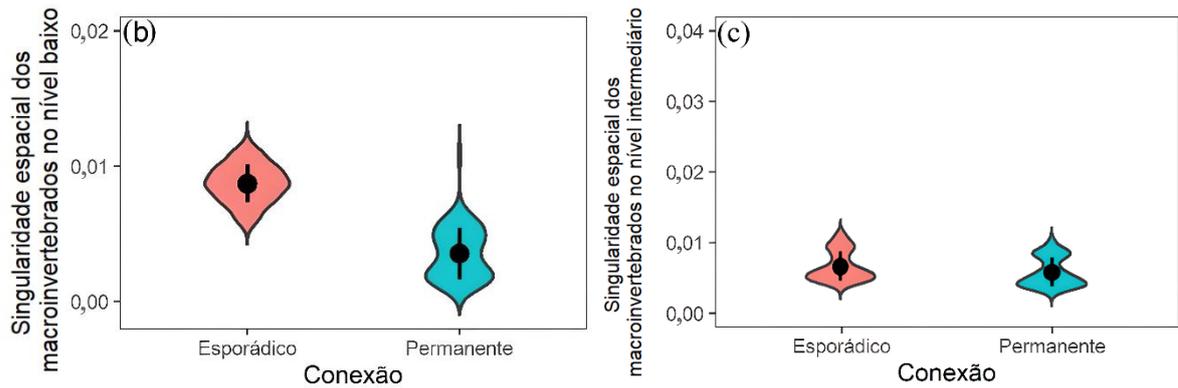


Figura 4. Contribuição Local para a Diversidade Beta (LCBD) ou Singularidade Ecológica Espacial dos macroinvertebrados bentônicos (a) Período hidrológico de nível alto para as diferentes conexões; (b) Período hidrológico de nível baixo de água para as diferentes conexões e (c) Período hidrológico de nível intermediário de água para as diferentes conexões.

3.4 Análise de redundância de lagos esporadicamente e permanentemente conectados entre os diferentes períodos hidrológicos

Os resultados obtidos por meio de dados abióticos e bióticos na Análise de Redundância (RDA) explicaram cerca de 40 % da variabilidade total dos dados para lagos esporadicamente (LE) conectados. A porcentagem de explicação fornecida pela análise também foi significativa ($p < 0,005$) para algumas variáveis de acordo com o tipo de ambiente considerado (**Tabela 3 e 4**). Para lagos esporadicamente (LE) conectados, observou-se que riqueza de macrófitas ($F=4,1929$; $p=0,001$), turbidez ($F=1,9899$; $p=0,023$), densidade de peixes ($F=2,0340$; $p=0,021$), oxigênio ($F=1,9072$; $p=0,029$) e condutividade elétrica ($F=3,3189$; $p=0,029$) foram mais importantes para estruturar a comunidade de macroinvertebrados bentônicos durante períodos de nível hidrológico intermediário e baixo (**Figura 5, Tabela 3**). Durante períodos de nível hidrológico alto, a variável nível hidrológico ($F=3,7993$; $p=0,001$), por si só foi a única força estruturante da comunidade de macroinvertebrados bentônicos (**Figura 5, Tabela 3**). Apenas o pH não teve uma associação significativa com a variação da composição desta comunidade ($F=0,4215$; $p=0,972$).

Tabela 3. Análise de redundância das variáveis ambientais e a porcentagem de explicação para cada eixo em ambiente esporadicamente conectados com o rio.

Variável	Análise de Redundância			RDA	
	Variância	F	P-value	RDA1	RDA2
Nível Hidrológico	0,00761	3,7993	0,001	0,3196	-0,82098
Oxigênio (OD)	0,00382	1,9072	0,029	0,3596	0,02991
Condutividade	0,00665	3,3189	0,001	-0,5795	0,10176
pH	0,00084	0,4215	0,972	0,1171	-0,14886
Turbidez	0,00399	1,9899	0,023	-0,2038	0,42336
Peixes	0,00408	2,0340	0,021	0,2121	0,15038
Macrófitas	0,00840	4,1929	0,001	0,5055	0,64092

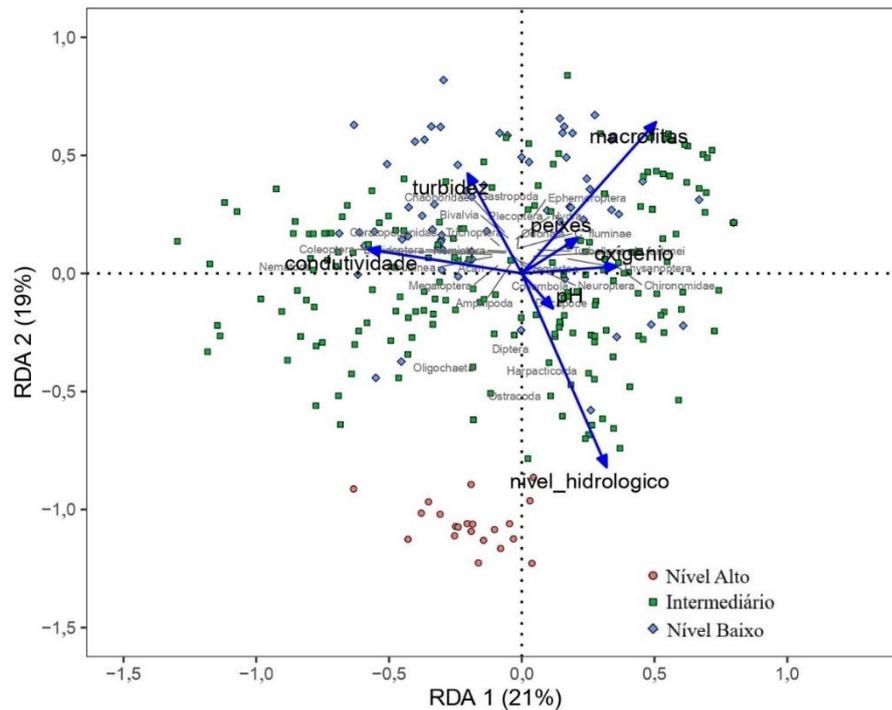


Figura 5. Análise de redundância (RDA) com a representação de todas as variáveis ambientais (Nível Hidrológico, Oxigênio (OD), Condutividade, pH, Turbidez, Peixes e Macrófitas) nos lagos esporadicamente (LE) conectados com o rio, nos três períodos de oscilação hidrológica (nível alto = círculo vermelho), (nível intermediário = quadrado verde) e (nível baixo = losango azul).

Os resultados obtidos por meio de dados abióticos e bióticos na Análise de Redundância (RDA) explicaram cerca de 24,9 % da variabilidade total dos dados para LP. A porcentagem de explicação fornecida pela análise também foi significativa ($p < 0,005$) para algumas variáveis de acordo com o tipo de ambiente considerado (**Tabela 4**). Para lagos permanentemente (LP) conectados, observou-se que macrófitas ($F=4,1408$; $p=0,001$), nível hidrológico ($F=1,9273$; $p=0,033$), turbidez ($F=1,7516$; $p=0,051$) e pH ($F=2,5710$; $p=0,007$) foram mais importantes para estruturar a comunidade de macroinvertebrados bentônicos durante períodos de nível hidrológico intermediário e baixo (**Figura 6, Tabela 4**). Durante períodos de nível hidrológico alto, apenas a variável condutividade elétrica ($F=2,5570$; $p=0,009$), foi estruturante da

comunidade de macroinvertebrados bentônicos (**Figura 6, Tabela 4**). As variáveis oxigênio dissolvido (OD) e peixes não tiveram uma associação significativa com a variação da composição desta comunidade em nenhum dos períodos hidrológicos.

Tabela 4. Análise de redundância das variáveis ambientais e a porcentagem de explicação para cada eixo em ambientes permanentemente conectados com o rio.

Variável	Análise de Redundância			RDA	
	Variância	F	P-value	RDA1	RDA2
Nível Hidrológico	0,00387	1,9273	0,033	0,139482	0,48430
Oxigênio (OD)	0,00383	1,9100	0,050	0,764976	-0,07173
Condutividade	0,00513	2,5570	0,009	-0,796248	-0,09367
pH	0,00516	2,5710	0,007	0,080323	-0,35425
Turbidez	0,00351	1,7516	0,051	-0,555393	0,23433
Peixes	0,00194	0,9680	0,448	0,092963	0,23153
Macrófitas	0,00831	4,1408	0,001	0,155294	0,77471

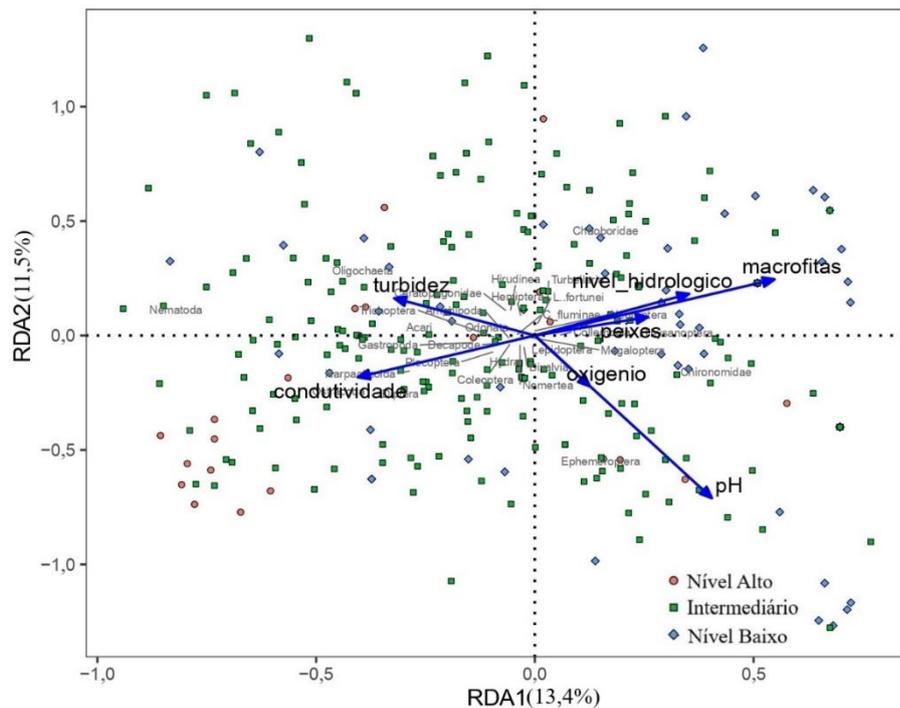


Figura 6. Análise de redundância (RDA) com a representação de todas as variáveis ambientais (Nível Hidrológico, Oxigênio (OD), Condutividade, pH, Turbidez, Peixes e Macrófitas nos lagos permanentemente (LP) conectados com o rio, nos três períodos de oscilação hidrológica (nível alto = círculo vermelho), (nível intermediário = quadrado verde) e (nível baixo = losango azul).

4 DISCUSSÃO

Evidenciou-se que a similaridade ou diferenciação de *habitats* gerada pelo tipo de conexão e pelo regime hidrológico sazonal (períodos de oscilação hidrológica de nível de água alto, baixo e intermediário) encontrados na planície, tem grande influência sobre as características bióticas, físicas e químicas no meio aquático (Zilli & Marchese, 2011), resultando em alterações na estrutura da comunidade de macroinvertebrados bentônicos. As hipóteses iniciais de que a riqueza, densidade e diversidade beta são mais afetadas em (LE) do que em (LP) para os diferentes períodos de oscilações no nível hidrológico, foram parcialmente corroboradas para os conjuntos de dados analisados.

A riqueza e densidade de espécies de macroinvertebrados bentônicos foi significativamente reduzida no período de nível alto de água (cheia) e de forma similar, no período de nível baixo de água (seca) quando comparado com o período nível intermediário de água (regular), sendo essa relação mais forte para lagos esporadicamente (LE) conectados. Tais resultados indicam que apesar de períodos de secas e cheias serem componentes naturais das planícies de inundação em todo o mundo, as oscilações hidrológicas podem ser percebidas como uma perturbação natural ou um distúrbio para as comunidades aquáticas (Lake, 2000), regulando o tamanho da população e a diversidade de espécies. Nesse sentido, os regimes hidrológicos naturais tendem a corromper o equilíbrio na estrutura da comunidade de macroinvertebrados bentônicos, estabelecidos em períodos regulares de nível de água (elevada diversidade biológica) (Lytle & Poff, 2004), acarretando a redução de respostas como riqueza, diversidade e densidade (Fritz & Dodds, 2004).

A redução das respostas que estruturam a comunidade de macroinvertebrados bentônicos em períodos de nível alto de água, sugerem que conforme ocorre o aumento do nível de água os ambientes se tornam altamente conectados, causando uma redução na variabilidade espacial dos fatores ambientais e biológicos (Zilli & Marchese, 2011). Portanto, o aumento da conectividade, reflete-se diretamente nas estruturas das comunidades aquáticas, isso porque os ambientes que anteriormente não apresentavam conexão permanente com o rio (ambientes isolados), serão influenciados por fatores regionais (tudo o que está no rio é carregado para os ambientes) levando à similaridade de *habitats* e corroborando os trabalhos de Thomaz et al., 2007 (hipótese da homogeneização biótica), Warfe et al., 2012 e Bozelli et al., 2015. Estudos anteriores relataram que durante períodos de nível alto de água, são registrados menores variações nas concentrações de oxigênio dissolvido, matéria orgânica e riqueza de macrófitas, tornando as condições do ambiente mais homogêneas, mecanismo o qual pode funcionar como

um filtro para as comunidades, causando também homogeneização da própria comunidade de macroinvertebrados bentônicos (Mormul et al., 2022).

Em particular, os resultados obtidos nos períodos de nível baixo de água (seca), para ambos tipos de conexão dos lagos não apoiam nossas previsões iniciais, pois esperava-se o aumento dos atributos no período de nível baixo de água. Os impactos de períodos de nível baixo de água são comuns no regime hidrológico de planícies de inundações, no entanto, não são bem elucidados quanto os efeitos das cheias, principalmente para a comunidade de macroinvertebrados bentônicos (Boulton, 2003; McMahon & Finlayson, 2003; Wood & Armitage, 2004). Possíveis explicações para redução de riqueza e densidade de macroinvertebrados bentônicos nos períodos de nível baixo de água (seca), para lagos (LE) e (LP), seria que à medida que o nível de água diminui, frequentemente ocorre uma redução no espaço do *habitat* (Jowett et al., 1991; Stanley, Fisher & Grimm, 1997), podendo ocorrer uma redução na densidade de macroinvertebrados (Cowx, Young & Hellowell, 1984).

Um evento de seca tende a alterar parâmetros físicos e químicos do meio, reduzindo a qualidade do *habitat* para alguns organismos das comunidades aquáticas (Lake, 2003). Dessa forma, apenas algumas espécies seriam capazes de persistir no meio, normalmente espécies resistentes ou com alguma adaptação específica (Magoulick & Kobza, 2003; Bertoncin et al., 2019). Estudos anteriores relataram que as espécies mais adaptadas à seca apresentam corpos pequenos e com altas taxas reprodutivas, apresentando certo grau de resiliência à perturbação e facilitando o acesso a refúgios (Ledger et al., 2012; Chessman, 2015; Aspin et al., 2018). A redução da riqueza e densidade dos macroinvertebrados no nível baixo de água em ambientes permanentemente conectados, poderia ser explicada por menores taxas de dispersão, levando a comunidades menos diversas e com elevada dominância de determinadas espécies (Aoyagui & Bonecker, 2004; Zilli & Marchese, 2011).

Para eventos de seca, estudos ecológicos relataram que o aumento da duração e frequência da seca tende a causar fortes alterações nas comunidades de macroinvertebrados, incluindo redução da densidade ou possíveis extinções estocásticas (Bogan et al., 2013; Lancaster e Ledger, 2015; Aspin et al., 2018; Sarremejane et al., 2021). Encontrou-se uma forte relação entre os fatores abióticos (e.g., oxigênio, turbidez, condutividade) com a comunidade de macroinvertebrados durante o período de nível baixo de água em lagos esporadicamente (LE) conectados (ver resultados RDA). Tais resultados sugerem que a condutividade elétrica pode ser mais acentuada, pois a ação conjunta de fatores como ventos, bioturbação e características morfométricas dos lagos, pode causar a ressuspensão de sedimentos (Thomaz et

al., 2007). A ressuspensão de sedimentos por sua vez, tende a causar carregamentos internos, levando a alta correlação da condutividade com os diversos ambientes da planície de inundação para o período hidrológico considerado (Okada et al., 2003; Thomaz et al., 2007). O aumento da condutividade elétrica, pode também estar relacionado a transferência de nutrientes e íons do sedimento para água, por meio da ressuspensão dos sedimentos (Thomaz et al., 2004a; Pal et al., 2015).

De maneira similar aos achados desse estudo, para a comunidade de macroinvertebrados bentônicos durante períodos de nível alto de água (cheia), o estudo de Nislow et al., 2002, corrobora o padrão de redução da densidade de macroinvertebrados bentônicos após um período de inundação. Os resultados obtidos apresentam forte relação com os estudos de Greenwood e Booker (2015) e Piniewski et al., 2016, onde os autores relataram uma diminuição na riqueza e densidade da comunidade de invertebrados bentônicos em períodos de águas altas. Para eventos de nível baixo de água (seca), o estudo de Fritz & Dodds (2004), relata redução da riqueza e densidade de táxons das assembleias bentônicas. Resultados similares aos encontrados, foram relatados também por Suren e Jowett (2006), as densidades relativas de quatro táxons de macroinvertebrados apresentaram redução durante o período de águas baixas, no entanto, essa diminuição não foi um padrão consistente ao longo do estudo.

Na perspectiva de compreender alterações na estrutura das comunidades aquáticas, os menores valores de diversidade beta dos macroinvertebrados no período de nível alto de água combinado com as maiores diferenças entre lagos permanentemente (LP) e esporadicamente (LE) conectados sugerem que, o nível alto de água propicia o aumento da conexão hidrológica em lagos esporadicamente (LE) conectados, ocasionando aumento na dispersão dos organismos (Penha et al., 2017), resultando em menor variabilidade biótica e ambiental entre os habitats, diminuindo da diversidade beta (homogeneização biótica) (Thomaz et al., 2007; Lopes et al., 2014; Bozelli et al., 2015; Petsch, 2016). Considera-se que os resultados deste trabalho sugerem forte relação com uma perspectiva da teoria de Metacomunidades, o chamado “Mass effect” ou efeito de massas, o aumento da dispersão dos organismos superaria os filtros ambientais locais e poderia levar espécies pouco adaptadas a se estabelecerem em *habitats* desfavoráveis (Leibold et al., 2004; Bozelli et al., 2015; Lansac-Tôha et al., 2016).

O aumento da conectividade hidrológica favorece a troca de organismos por meio de dispersão passiva, aumentando a similaridade na composição de espécies das comunidades aquáticas, isso ocorre, pois o número de espécies compartilhadas entre os locais aumenta (Petsch et al., 2021). Os resultados deste estudo permitem inferir que para os menores valores

de beta em lagos esporadicamente (LE) conectados em períodos de águas altas, a taxa de dispersão exageradamente alta pode dar origem a um predomínio regional de espécies competitivamente superiores, as quais alteram as relações locais de espécie-nicho, tornando as comunidades locais mais homogêneas (Penha et al., 2017). Resultados similares aos achados nesse trabalho (menores valores de beta nos períodos de nível alto de água) foram relatados no trabalhos de Petsch et al., 2020 e Mormul et al., 2022 para a comunidade de macroinvertebrados e Bonecker et al., 2005 para a comunidade zooplânctonica.

Em relação à singularidade ecológica ou Contribuição Local para a Diversidade Beta (LCBD) para períodos hidrológicos de maior nível de água, lagos esporadicamente (LE) conectados apresentaram menores valores de LCBD, pode-se inferir que o aumento da dispersão e o efeito homogeneizador do ambiente e biota explicados anteriormente, apoiam os menores valores de singularidade ecológica (LCBD) (Thomaz et al., 2007; Bozelli et al., 2015; Petsch, 2016). Os maiores valores de LCBD para lagos permanentemente (LP) conectados em períodos de nível alto de água, indicam um aumento da dispersão dos organismos (Lopes et al., 2014; Lansac-Tôha et al., 2016) mecanismo o qual é dependente do tamanho e tipo da estrutura de conexão disponível para dispersão (Guimarães et al., 2014; Padial et al., 2014). Os lagos permanentemente (LP) conectados tem sua composição de espécies já influenciada por fatores regionais, isto é, fatores muito semelhantes aos do rio que estabelecem conexão e com o aumento do nível da água, a dinâmica desses ambientes permanece estável (Thomaz et al., 2009; Warfe et al., 2012; Pestch et al., 2021).

Em contrapartida, em períodos de nível baixo de água (seca), maiores valores de beta foram encontrados, apenas em lagos esporadicamente (LE) conectados. Dessa forma, os resultados obtidos ao longo desse estudo sugerem que os maiores valores de beta são resultantes da forte influência de fatores locais como alterações de características ambientais, competição, predação e outros fatores bióticos que terão papel importante na organização da assembleia de macroinvertebrados (Okada et al., 2003). Os resultados da RDA mostrando maior influência dos fatores abióticos sobre a comunidade de macroinvertebrados durante o período de nível baixo de água em lagos esporadicamente (LE) conectados corroboram essa predição. Algumas das alterações ambientais que modificam a estrutura de comunidades aquáticas durante o período de nível baixo de água em lagos esporadicamente (LE) conectados, incluem diminuição da profundidade e área do lago, diminuição das taxas de oxigênio dissolvido (OD) e transparência da água. E o aumento nas concentrações de nutrientes (perturbação do sedimento pela biota) e na condutividade elétrica, acarretando maior variabilidade na montagem das

comunidades aquáticas (Okada et al., 2003; Bleich et al., 2009; Penha et al., 2017). De acordo com os resultados da RDA encontrou-se forte associação da riqueza de macrófitas em ambientes esporadicamente (LE) conectados como fator estruturante das comunidades de macroinvertebrados. Provavelmente isso se dá pois as macrófitas podem servir como substrato para colonização, refúgio e berçário para os organismos, em particular os macroinvertebrados bentônicos (Thomaz et al., 2008).

A contribuição local para a diversidade beta (LCBD) em períodos de nível baixo de água foi parcialmente semelhante aos da diversidade beta total entre ambientes com diferentes conexões. Nesse caso, lagos esporadicamente (LE) conectados tiveram maior contribuição para a beta comparado aos lagos permanentes (LP) conectados. Fator que pode ser explicado também pela máxima diferenciação dos *habitats*, isto é, maior heterogeneidade ambiental e o aumento da dissimilaridade na composição de espécies, discutidos anteriormente para lagos esporadicamente (LE) conectados (Chase, 2007; Thomaz et al., 2007; Penha et al., 2017). Quando ocorre a ausência de conexão de lagos esporadicamente (LE) conectados, tem-se uma redução da homogeneização das comunidades locais, resultando em comunidade com alto grau de diferenciação (Heino et al., 2015a). Dessa forma, maiores valores de singularidade ecológica, podem ser apoiados pelo aumento da heterogeneidade ambiental, uma vez que ambientes com máxima diferenciação favorece a colonização de espécies com diferentes demandas biológicas e ambientais (Bozelli et al., 2015; Heino et al., 2015a). Em relação ao fator conexão, esta pode tamponar o papel dos filtros abióticos, pois nos lagos permanentemente (LP) conectados não foi encontrado uma forte influência dos filtros abióticos nos períodos de águas baixas (Mormul et al., 2022).

Forças locais podem impulsionar o aumento da diferenciação dos *habitats* em períodos de nível baixo de água, afetando a estrutura das comunidades (Mormul et al., 2022). Pode-se inferir que o período de nível baixo de água atuou como agente de distúrbio eliminando espécies mais sensíveis a perturbação no meio e favorecendo aquelas com características especialistas (Aspin et al., 2018). Forte associação foi encontrada entre fatores abióticos (e.g., oxigênio, turbidez, riqueza de macrófitas e abundância de peixes) com a comunidade de macroinvertebrados durante períodos de nível baixo de água em lagos esporadicamente (LE) conectados (ver resultados RDA). Mediante os resultados, pode-se inferir que os filtros abióticos desempenham um papel muito mais forte estruturando a comunidade de macroinvertebrados durante o período de nível baixo de água, o que é similar aos resultados encontrados por Mormul et al., (2022). Os resultados obtidos foram consistentes com estudos

anteriores, os quais relataram maiores valores de diversidade beta no período de nível baixo de água (Aspin et al., 2018; Crabot et al., 2019 e Mormul et al., 2022). Por fim, embora as cheias e secas afetem a diversidade, a maior conexão entre os ambientes tende a suavizar os impactos negativos das extremas cheias e secas (Lake, 2003; Zhang et al., 2021).

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A intensidade da conexão e as oscilações no regime hidrológico desempenham grande importância na formação e organização de padrões de distribuição das espécies e os processos que regulam a estrutura das comunidades biológicas. No caso dos seis lagos estudados, a variação na estrutura da comunidade de macroinvertebrados bentônicos em resposta a variação no nível hidrológico, a conectividade hidrológica e a dinâmica dos ecossistemas de planície de inundação, foi consistente ao longo dos 14 anos amostrados.

Os resultados indicaram que durante períodos de nível alto de água (cheias sazonais), as quais perturbam o equilíbrio do meio aquático, os mecanismos de estruturação das comunidades tanto para lagos (LE) quanto para (LP), são a influência de fatores regionais e dispersão dos organismos que levam à similaridade ambiental e biótica, sendo o efeito mais acentuado em (LE). Enquanto no baixo nível de água (seca sazonal), a influência de fatores locais em conjunto com a seleção de espécies adaptadas a esse distúrbio sazonal ou em alguns casos, extremo, foram predominantes na estruturação da comunidade de macroinvertebrados bentônicos, sendo as diferenças mais significativas para (LE).

Portanto, as variações na estrutura da comunidade em função de oscilações no nível hidrológico foram mais acentuadas em lagos esporadicamente (LE) conectados, sugere-se que esses lagos podem ser mais vulneráveis as alterações ambientais, e conseqüentemente podem estar mais susceptíveis a grandes impactos. Considera-se que mudanças climáticas e o aumento no número de reservatórios alterem cada vez mais as oscilações no regime hidrológico dos sistemas rio-planície de inundação e a dinâmica da conexão hidrológica (Thomaz et al.; 2007; Penha et al., 2017; Mormul et al., 2022), influenciando diretamente lagos com conexão esporádica (LE), tornando esses lagos prioritários para medidas de conservação dentro da planície de inundação.

REFERÊNCIAS

- Anderson, M. J., K. E. Ellingsen & B. H. McArdle (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 9: 683-693.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Veríssimo, S., Okada, E.K. (2004). Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 14:11-19.
- Agostinho, A.A., Bonecker, C. C., Gomes, L.C. (2009). Effects of water quantity on connectivity: the case of the upper Paraná River floodplain. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 9: 99-113
- Amoros, C. & Bornette, G. (2002). Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology*, 47:761-776.
- Aoyagui, A.S.M. & Bonecker, C.C. (2004). Rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain (Brazil): richness, abundance and the relationship with the connectivity. *Hydrobiologia*, 522:281-290
- Aspin, T.W.H., Matthews, T.J., Khamis, K., Milner, A.M., Wang, Z., O’Callaghan, M.J., Ledger, M.E. (2018). Drought intensification drives turnover of structure and function in stream invertebrate communities. *Ecography*, 41:1992-2004.
- Aspin, T. W. H., Khamis, K., Matthews, T. J., Milner, A. M., O’Callaghan, M. J., Trimmer, M., Ledger, M. E. (2018). Extreme drought pushes stream invertebrate communities over functional thresholds. *Global Change Biology*, 25: 230–244.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015). “Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4” *Journal of Statistical Software*, 67:1-48.
- Bertoncin, A. P. S, Pinha, G.D., Baumgartner, M. T., Mormul, R. P. (2019). Extreme drought events can promote homogenization of benthic macroinvertebrate assemblages in a floodplain pond in Brazil. *Hydrobiologia*, 826: 379-393.
- Bleich, M. E., Silveira, R. M. L., & Nogueira, F. M. B. (2009). Limnological patterns in northern pantanal lagoons. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 52: 755-764.
- Bogan, M. T., Boersma K.S., Lytle, D. A. (2013). Flow intermittency alters longitudinal patterns of invertebrate diversity and assemblage composition in an arid-land stream network. *Freshwater Biology*, 58: 1016-1028.
- Bonecker, C. C., C. L. da Costa, L. F. M. Velho & F. A. Lansac-Tôha, (2005). Diversity and abundance of the planktonic rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain (Paraná State – Mato Grosso do Sul State, Brazil). *Hydrobiologia*, 546: 405-414.
- Boulton, A. J. (2003). Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, 48:1173-1185.
- Bozelli, R. L., Thomaz, S. M., Padial, A. A., Lopes, P. M., Bini, L. M (2015). Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain

system. *Hydrobiologia*, 753: 233–241.

Chase, J. M. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 17430–17434.

Chessman, B. C. (2015). Relationships between lotic macroinvertebrate traits and responses to extreme drought. *Freshwater Biology*, 60: 50– 63.

Chessman, B.C., Jones, H.A., Searle, N.K., Growns, I.O., Pearson, M.R. (2010). Assessing effects of flow alteration on macroinvertebrate assemblages in Australian dryland rivers. *Freshwater Biology* 55:1780-1800.

Crabot, J., Heino, J., Launay, B., & Datry, T. (2019). Drying determines the temporal dynamics of stream invertebrate structural and functional beta diversity. *Ecography*. 42: 1-16.

Cowx I.G., Young W.O. & Hellawell J.M. (1984). The influence of drought on the fish and invertebrate populations of an upland stream in Wales. *Freshwater Biology*, 14:165-177.

Freeman, M. C., Pringle, C. M., & Jackson, C. R. (2007). Hydrologic Connectivity and the Contribution of Stream Headwaters to Ecological Integrity at Regional Scales. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 43:5-14.

Fritz, K. M., & Dodds, W. K. (2004) Resistance and Resilience of Macroinvertebrate Assemblages to Drying and Flood in a Tallgrass Prairie Stream System. *Hydrobiologia*, 52: 99-112.

Greenwood, M. J., & Booker, D. J. (2015) The influence of antecedent floods on aquatic invertebrate diversity, abundance and community composition. *Ecohydrology*, 8:188-203.

Guimarães, T. F. R., Hartz, S. M., & Becker, F. G. (2014). Lake connectivity and fish species richness in southern Brazilian coastal lakes. *Hydrobiologia*, 740: 207-21

Heino, J., Melo, A. S.; Bini, L. M. (2015a) Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, 60:223-241,

Jowett, I. G., Richardson, J., Biggs, B. J. F., Hickey, C. W., Quinn, J. M. (1991) Microhabitat preferences of benthic invertebrates and the development of generalised *Deleatidium* spp. habitat suitability curves, applied to four New Zealand rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 25: 187-199.

Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110-127.

Lake, P. S. (2000). Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of North American Benthological Society*, 19:573-592

Lake, P. S. (2003) Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology* 48: 1161-1172.

- Lancaster, J. & Ledger, M. E. (2015) Population-level responses of stream macroinvertebrates to drying can be density-independent or density-dependent. *Freshwater Biology*, 60: 2559-2570.
- Lansac-Tôha, F.M., Meira, B.R., Segovia, B.T., Lansac-Tôha, F.A., Velho, L.F.M. (2016) Hydrological connectivity determining metacommunity structure of planktonic heterotrophic flagellates. *Hidrobiologia*, 781:81-94
- Legendre, P. & M. De Cáceres (2013). Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16: 951-963.
- Ledger, M. E., Harris, R. M. L., Armitage, P. D., & Milner, A. M. (2012). Climate change impacts on community resilience: Evidence from a drought disturbance experiment. *Advances in Ecological Research*, 46: 211– 258.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multiscale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 601-613.
- Leigh C, Aspin TWH, Matthews TJ, Rolls RJ, Ledger ME (2019) Droughts alters the functional stability of stream invertebrate communities through time. *Journal of Biogeography*, 46:1988-2000.
- Lopes, P. M., Bini, L. M., Declerck, S. A. J., Farjalla, V. F., Vieira, L. C. G., Bonecker, C. C., Bozelli, R. L. (2014). Correlates of Zooplankton Beta Diversity in Tropical Lake Systems. *PLoS ONE*, 9: e109581
- Lytle, D. A., & Poff, N. L. (2004) Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, 19:94-100
- Magoulick, D. D. & Kobza, R. M. (2003). The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis. *Freshwater Biology*, 48:1186-1198
- McMahon T.A. & Finlayson B.L. (2003) Droughts and anti-droughts: the low-flow hydrology of Australian rivers. *Freshwater Biology*, 48:1147–1160
- Moi, D. A., Ernandes-Silva, J., Baumgartner, M. T., Mormul, R. P. (2020). The effects of river-level oscillations on the macroinvertebrate community in a river-floodplain system. *Limnology*, 21: 219-232
- Mormul, R. P., Moi, D. A., Pressinatte-Júnior, S., Perbiche-Neves, G., Takeda, A. M. (2022) Temporal dynamics of Chironomid (Diptera) diversity under flood-drought pulses in a shallow tropical floodplain lake. *Limnology*, 23:37-48,
- Neiff, J. J. (2001) Diversity in some tropical wetland systems of South America. Pp.1-60. In: Gopal, B, W. Junk & B. Davis (Eds.). Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation. Leiden, Backhuys Publishers.
- Nislow, K. H., Magilligan, F. J., Folt, C. L., & Kennedy, B. P. (2002). Within-basin variation in the short-term effects of a major flood on stream fishes and invertebrates. *Journal of*

Freshwater Ecology, 17, 305–318.

Okada, E. K., A. A. Agostinho, M. Petrere Jr. & T. Penczak, (2003) Factors affecting fish diversity and abundance in drying ponds and lagoons in the upper Parana´ River basin, Brazil. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 3: 97-110.

Orfeo, O. & Stevaux, J. C. (2002) Hydraulic and morphological characteristics of middle and upper reaches of the Parana´ River (Argentina and Brazil). *Geomorphology*, 44:309-322.

Padial, A. A., Ceschin, F., Declerck, S. A. J., De Meester, L., Bonecker, C. C., Lansac-Tôha, F. A. ; Rodrigues, L., Rodrigues, L. C., Train, S., Velho, L. F. M., Bini, L. M. (2014). Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. *Plos One*, 9: e111227.

Paillex, A., Dolédec, S., Castella, E., & Mérioux, S. (2009). Large river floodplain restoration: predicting species richness and trait responses to the restoration of hydrological connectivity. *Journal of Applied Ecology*, 46:250-258.

Pal, M., Samal, N. R., Kumar P. R., Biswas, M. R. (2015) Electrical Conductivity of Lake Water as Environmental Monitoring – A Case Study of Rudrasagar Lake. *IOSR Journal of Environmental Science, Toxicology and Food Technology*, 3:66-71.

Penha, J., Landeiro, V. L., Ortega, J. C. G., & Mateus, L. (2017). Interchange between flooding and drying, and spatial connectivity control the fish metacommunity structure in lakes of the Pantanal wetland. *Hydrobiologia*, 797:115-126.

Petsch, D. K. (2016). Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems. *International Review of Hydrobiology*, 101:113-122.

Petsch, D.K., Bertoncin, A.P.S., Gentilin-Avanci. C., Favro.A., González- Trujillo, J.D., Pinha, G.D. (2020) High water flow velocity reduces beta diversity and leads to a distinct composition of Oligochaeta in Neotropical lotic ecosystems. *Limnologia*, 21:297-304.

Petsch, D. K., Cottenie, K., Padial, A. A., Dias, J. D., Bonecker, C. C., Thomaz, S. M., & Melo, A. S. (2021). Floods homogenize aquatic communities across time but not across space in a Neotropical floodplain. *Aquatic Sciences*, 83: 19.

Piniewski, M., Prudhomme, C., Acreman, M.C., Tylec, L., Oglęcki, P., Okruszko, T. (2017). Responses of fish and invertebrates to floods and droughts in Europe. *Ecohydrology*, 10: e1793.

Pringle, Catherine (2003) What Is Hydrologic Connectivity and Why Is It Ecologically Important? *Hydrological Processes*, 17:2685-2689.

Reckendorfer, W., Baranyi, C., Funk, A., Schiemer, F. (2006) Floodplain restoration by reinforcing hydrological connectivity: expected effects on aquatic mollusc communities *Journal of Applied Ecology*, 43:474-484

R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Stanley E.H., Fisher N.B. & Grimm N.B. (1997) Ecosystem expansion and contraction in streams – desert streams vary in both space and time and fluctuate dramatically in size. *Bioscience*, 47: 427-435.
- Santos, A. M. dos ; Thomaz, S. M. (2007) Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: the role of connectivity and water level. *Austral Ecology*, 32: 177-190.
- Sarremejane, R., Truchy, A., McKie, B. G., Mykrä, H., Johnson, R. K., Huusko, A., Muotka, T. (2021) Stochastic processes and ecological connectivity drive stream invertebrate community responses to short-term drought. *Journal of Animal Ecology*, 90:886-898.
- Stevaux, J. C. (2000) Climatic events during the late Pleistocene and Holocene in the upper Parana River: Correlation with NE Argentina and South-Central Brazil. *Quaternary International*, 72:73-85.
- Suren, A. M., & Jowett, I. G. (2006) Effects of floods versus low flows on invertebrates in a New Zealand gravel-bed river. *Freshwater Biology*, 51:2207-2227.
- Thomaz, S.M., Pagioro, T.A., Bini, L.M., Roberto, M.C., Rocha, R.R.A. (2004a) Limnologia dos habitats da várzea do Alto Paraná: padrões de variações espaço-temporais e influência dos níveis de água. THOMAZ, SM., AGOSTINHO, AA. e HAHN, NS. (Ed.). O Alto Rio Paraná e sua várzea: aspectos físicos, ecologia e conservação. Leiden: Backhuys Publishers. pág. 76-102.
- Thomaz, S. M., Bini, L. M., & Bozelli, R. L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579:1-13.
- Thomaz, S. M.; Dibble, E. D.; Evangelista, L. R.; Higuti, J.; Bini, L. M. (2008). Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, 53:358-367.
- Thomaz, SM., Carvalho, P., Padial, AA., & Kobayashi, JT. (2009). Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, 69:617-625
- Ward J. V. & Stanford J. A. (1995) Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regulated Rivers: Research & Management*. 11:105-119.
- Ward, J.V., Tockner, K., & Schiemer, F. (1999) Biodiversity of Floodplain River Ecosystems: Ecotones and Connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management*, 15:125-139.
- Warfe, D. M., Pettit, N. E., Magierowski R. H, Pusey B. J., Davies P. M., Douglas M. M., Bunn, S.E. (2013). Hydrological connectivity structures concordant plant and animal assemblages according to niche rather than dispersal processes. *Freshwater Biology*, 58: 292-305.
- Western, A. W., Blöschl, G., & Grayson, R. B. (2001). Toward capturing hydrologically significant connectivity in spatial patterns. *Water Resources Research*, 37:83-97.
- Wood P.J. & Armitage P.D. (2004) The response of the macroinvertebrate community to low

flow variability and supra-seasonal drought within a groundwater dominated system. *Archiv fur Hydrobiologie*, 161:1-20.

Zhang, Y., Huang, C., Zhang, W., Chen, J., Wang, L. (2021) The concept, approach, and future research of hydrological connectivity and its assessment at multiscales. *Environmental Science and Pollution Research* 28: 52724–52743

Zilli, F. L., & Marchese, M. R. (2011). Patterns in macroinvertebrate assemblages at different spatial scales. Implications of hydrological connectivity in a large floodplain river. *Hydrobiologia*, 663: 245-257.