SÉRIE PEIXE VIVO

BASES CONCEITUAIS PARA CONSERVAÇÃO E MANEJO DE BACIAS HIDROGRÁFICAS

CAPÍTULO 3

ABORDAGENS ECOLÓGICAS

DIEGO M.P. CASTRO, MARCOS CALLISTO, MARDEN S. LINARES,
DÉBORAH R.O. SILVA, JULIANA S. FRANÇA, DIEGO R. MACEDO,
DÉBORA R. CARVALHO, PAULO S. POMPEU & KELE R. FIRMIANO

Castro D.M.P., Callisto M., Linares M.S., Silva D.R.O., França J.S., Macedo D.R., Carvalho D.R., Pompeu P.S. & Firmiano K.R. (2019). Abordagens Ecológicas. In: Marcos Callisto, Diego Rodrigues Macedo, Diego Marcel Parreira de Castro & Carlos Bernardo Mascarenhas Alves. Bases Conceituais para Conservação e Manejo de Bacias Hidrográficas. Belo Horizonte: Companhia Energética de Minas Gerais, pp. 63-130 (Série Peixe Vivo, 7). DOI: 10.17648/bacias-hidrograficas-3

3- ABORDAGENS ECOLÓGICAS

Este capítulo descreve alguns conceitos e definições de assembleias, comunidades, guildas, e aborda os principais indicadores biológicos e ecológicos utilizados em estudos de avaliação de integridade biótica em ecossistemas aquáticos continentais.

3.1- Assembleias e Comunidades Biológicas

Como visto no Capítulo 2, seção 2.2, cada nível hierárquico em Ecologia apresenta características de processos e estruturas únicas, permitindo diferentes abordagens sob a perspectiva de sistemas ecológicos específicos, no intuito de responder a questões ecológicas (Ricklefs 2010). A abordagem de comunidades, por exemplo, busca entender padrões na estrutura e comportamento de grupos de populações e suas interações (Begon *et al.* 2007). Não há consenso sobre o conceito de comunidade na literatura (Fauth *et al.* 1996, Stroud *et al.* 2015) (Tabela 1). De maneira geral, uma comunidade pode ser definida como um grupo de populações de espécies que interagem e ocorrem juntas no espaço (Stroud *et al.* 2015), onde são considerados apenas os componentes bióticos e as relações entre eles (Eichhorn 2016).

TABELA 1 – Definições de comunidade utilizadas em Ecologia (adaptado de Stroud *et al.* 2015).

DEFINIÇÃO	FONTE
Espécies que ocorrem juntas no tempo e espaço.	(Begon <i>et al.</i> 1990)
Associação de populações interagindo, geralmente definida pela natureza de sua interação ou local onde vivem.	(Ricklefs & Miller 1999)
Grupo de organismos que vivem juntos e em que as diferentes espécies e indivíduos interagem uns com os outros.	(Tudge 1991)
Grupo de plantas e animais que interagem habitando uma determinada área.	(Smith 1992)
Conjunto de plantas e animais que interagem em um local compartilhado.	(Freedman 1989)
Grupo de populações de plantas e animais em um determinado local; unidade ecológica utilizada em sentido amplo para incluir grupos de vários tamanhos numéricos e graus de integração.	(Krebs 1985)
Coleção de espécies encontradas em um determinado local.	(Morin 2011)
Componente biótica viva total de um ecossistema, incluindo plantas, animais e microrganismos.	(Calow 2009)
Grupo de populações de plantas e animais em um determinado local; usado em sentido amplo para referir-se a unidades ecológicas de vários tamanhos e graus de integração.	(Stiling 1996)
Grupo de espécies vivendo juntas e interagindo através de processos ecológicos como competição e predação.	(Levinton 2016)
Associação de populações interagindo, geralmente definida pela natureza de sua interação ou pelo local onde vive.	(Ricklefs & Miller 1999)
Associação de espécies ou todos os organismos que interagem vivendo em uma determinada área.	(Molles Jr. 2012)
Todas as espécies de organismos encontradas em uma área definida, ao longo do tempo ecológico.	(Dodds 2009)

Outro termo comum em estudos ecológicos refere-se às assembleias biológicas. Como não necessariamente uma amostra biológica representa toda a comunidade, o termo assembleia sugere um recorte metodológico para estudos ecológicos, cujo foco seja em grupos selecionados de organismos (Eichhorn 2016). Assim como ocorre com o conceito de comunidade, não há um consenso para a definição ecológica de uma assembleia (Fauth *et al.* 1996), embora seja amplamente aceita como sendo grupos taxonômica e filogeneticamente relacionados dentro de uma comunidade biológica (Stroud *et al.* 2015). Neste sentido, por exemplo, enquanto para o sudeste brasileiro tem se utilizado a definição de assembleia de peixes, uma vez que todas as espécies pertencem ao grupo dos teleosteos, para rios da Amazônia é mais apropriado tratarmos como comunidade de peixes, devido à presença adicional de peixes cartilaginosos, como as arraiais (elasmobrânquios; Reis *et al.* 2003).

Em qualquer estudo ecológico, é preciso ter clareza dos conceitos utilizados, pois muitos deles são empregados erroneamente como sinônimos. Muitas vezes os termos “comunidades”, “assembleias”, “guildas” são utilizados em um mesmo trabalho, podendo gerar erros em avaliações de diversidade biológica. Devido à imprecisão de alguns destes termos utilizados em Ecologia e relacionados à organização de espécies, Fauth *et al.* (1996) propuseram uma solução simples para definir os principais termos utilizados para descrever conjuntos de espécies (Figura 15). Os autores propuseram três conjuntos sobrepostos delineados pela filogenia, geografia e recursos. O primeiro conjunto, filogenia, engloba espécies de ascendência comum. O segundo conjunto, geografia, delimita as espécies em uma determinada área. Por fim, o terceiro grupo, recursos, delimita as espécies que utilizam os mesmos recursos, mas não têm relação com filogenia ou distribuição geográfica. Desta forma, “comunidades” são definidas como coleções de espécies ocorrendo em um dado lugar e tempo específicos, sendo que o limite geográfico pode ser natural (p. ex. organismos em uma bacia hidrográfica) ou arbitrário (p. ex. organismos em um trecho de rio). “Guildas” são grupos de organismos que utilizam um mesmo conjunto de recursos (p. ex. guildas tróficas). “Assembleias” consistem em membros filogeneticamente relacionados em uma

comunidade biológica (p. ex. assembleia de insetos aquáticos). Finalmente, um termo menos utilizado, “ensembles” compreendem espécies filogeneticamente relacionadas e que compartilham os mesmos recursos (Fauth *et al.* 1996, Magurran 2004).

FIGURA 15– Diagrama de Venn, proposto por Fauth *et al.* (1996), definindo os termos mais utilizados em diversidade biológica (adaptado de Magurran 2004).

3.2- Biomonitoramento e Diversidade Biológica

Comunidades ou assembleias biológicas que respondem a impactos antrópicos e alterações no habitat são consideradas indicadores biológicas (ou bioindicadoras) (Rosenberg & Resh 1993). Suas características biológicas e ecológicas refletem o estado de um sistema ecológico, possibilitando estabelecer relações de causalidade, antever mudanças futuras no ambiente e obter um diagnóstico de condições ecológicas (Dale & Beyeler 2001).

As várias medidas de características biológicas e ecológicas podem ser utilizadas para avaliar a integridade biótica através de índices multimétricos, principalmente com o objetivo de avaliar pressões antrópicas sobre ecossistemas aquá-

ticos (Karr 1981, Karr 1999). Essas avaliações geralmente são realizadas através de programas de biomonitoramento, que levam em conta aspectos espaciais e temporais com o objetivo de utilizar as respostas biológicas para avaliar mudanças no ambiente (Rosenberg & Resh 1993). As abordagens aplicadas a programas de biomonitoramento são, em geral, mais eficientes em comparação às medidas instantâneas de parâmetros físicos e químicos na coluna d'água. Assim, o monitoramento tradicional através de parâmetros da água tem sido substituído por avaliações que englobam as características biológicas dos ecossistemas (Thompson *et al.* 2008).

Atualmente, indicadores biológicos são utilizados no monitoramento ambiental em escala continental nos Estados Unidos (Whittier *et al.* 2007), União Europeia (Hering *et al.* 2006) e Austrália (Simpson & Norris 2000), evidenciando o seu potencial em programas de monitoramento em um país de dimensões continentais como o Brasil. Para tal, deve-se ainda aprimorar o marco legal, pois enquanto nos EUA e Europa o biomonitoramento é obrigatório (Ruaro & Gubiani 2013), no Brasil é apenas opcional na avaliação de qualidade de corpos d'água (Brasil 2005).

O uso de organismos bioindicadores como ferramenta potencial de avaliação de integridade biótica deve atender aos seguintes critérios: (i) fácil mensuração; (ii) sensibilidade a estressores; (iii) resposta previsível a estresses antropogênicos; (iv) antecipação de mudanças iminentes no ambiente; (v) previsibilidade de mudanças que possam ser evitadas por ações de manejo; (vi) integração com as mudanças ao longo de gradientes ambientais; (vii) resposta conhecida a distúrbios naturais e de origem antrópica; (viii) baixa variabilidade de respostas a estressores (Dale & Beyeler 2001). Essas características colocam a abordagem com indicadores biológicos em vantagem às abordagens tradicionais que utilizam apenas parâmetros abióticos para avaliação de condições ecológicas (Karr 1999), pois refletem, durante seu tempo de vida ou tempo de residência, o componente temporal na avaliação de integridade biótica de um ecossistema aquático. Dessa forma, organismos bioindicadores refletem os efeitos de pressões e estressores de origem antrópica ao longo do tempo, enquanto que medidas físicas e químicas apenas

caracterizam condições ecológicas no momento da amostragem (Holt 2010).

Vários indicadores biológicos podem ser utilizados em programas de biomonitoramento, sendo que as assembleias de macroinvertebrados bentônicos e peixes são as mais frequentes em estudos ecológicos em ecossistemas aquáticos (Resh 2008). A vantagem em utilizar diferentes grupos é aproveitar suas características intrínsecas, o que pode resultar em respostas complementares e mais confiáveis. Em outras palavras, enquanto os macroinvertebrados bentônicos apresentam vantagem em serem amplamente distribuídos (permitindo comparações), possuem mobilidade restrita (refletindo com fidelidade as condições locais) e possuem ampla diversidade taxonômica, seu uso apresenta dificuldades quanto à identificação taxonômica, que é dispendiosa e raramente realizada em resolução taxonômica de espécies (Bonada *et al.* 2006). Em geral, as assembleias de peixes têm a vantagem de serem facilmente identificáveis ao nível de espécies, de apresentarem ampla distribuição e de serem amplamente conhecidas, apresentando apelo junto à sociedade e tomadores de decisão (sua importância é reconhecida pelo público leigo em geral). Além disso, por possuírem ciclo de vida relativamente longo e por representarem diversos níveis tróficos em uma teia trófica aquática, são excelentes bioindicadores (Karr 1981). Por outro lado, há a desvantagem de serem organismos bastante móveis e, neste caso, poderem migrar para áreas menos impactadas (Resh 2008). Assim, as diferenças de sensibilidade, mobilidade e fisiologia entre assembleias de peixes e de macroinvertebrados bentônicos resultam em diferentes correlações com variáveis ambientais, especialmente as relacionadas a pressões antropogênicas e mudanças nos habitats físicos (Marzin *et al.* 2013, Macedo *et al.* 2014).

As abordagens tradicionais para avaliar condições ecológicas e a influência de distúrbios antropogênicos em ecossistemas aquáticos geralmente focam na estrutura taxonômica de comunidades biológicas (p. ex. riqueza de espécies, abundância, densidade e índices de diversidade) (Niemi & McDonald 2004). Mais recentemente, índices multimétricos baseados na abundância e composição de organismos têm sido propostos para avaliar condições ambientais (Moya *et al.* 2011, Couceiro *et al.* 2012, Macedo *et al.* 2016). No entanto, seu uso está limi-

tado à região para a qual esses índices foram desenvolvidos, pois há uma variação na composição de espécies devido a aspectos biogeográficos, tornando-os mais relevantes em amplas escalas espaciais (Heino 2001, Bonada *et al.* 2007). Esses índices não levam em consideração diferenças morfológicas, fisiológicas, funcionais e filogenéticas das espécies, sendo um consenso que essas medidas tradicionais são estimativas pouco preditivas da estrutura e do funcionamento de comunidades (Diaz & Cabido 2001, Petchey & Gaston 2006). Assim, os padrões observados podem resultar de variações estocásticas naturais, que são independentes de mudanças associadas a perturbações humanas (Dolédec *et al.* 2011). Portanto, torna-se essencial o uso de abordagens que levem em consideração as diferenças evolutivas, biológicas, ecológicas, funcionais ou termodinâmicas entre espécies em estudos de avaliações de integridade biótica, pois fomentam a melhoria dos índices desenvolvidos para avaliar as condições ambientais de bacias hidrográficas (McGill *et al.* 2006, Villéger *et al.* 2008).

3.3 - Indicadores Ecológicos

Indicadores ecológicos são definidos como características mensuráveis de estrutura, composição ou função de sistemas ecológicos, que podem ser utilizadas para avaliar a saúde ambiental ou para diagnosticar as causas de alterações ambientais (Jørgensen 2007a). Esses indicadores sintetizam uma ampla gama de respostas dos ecossistemas em um valor numérico que pode ser relacionado a várias características físicas, químicas, morfológicas e biológicas (Jørgensen & Nielsen 2007). Ao combinar vários atributos do ecossistema em um único valor, os indicadores também fornecem uma medida da qualidade ambiental de uma forma potencialmente acessível ao público não especializado (Friberg 2014). Dessa forma, indicadores ecológicos podem fornecer subsídios para tomadores de decisões e gestores implementarem medidas de manejo que protejam os ecossistemas aquáticos e os bens e serviços que proporcionam à humanidade (Karr 1999).

No Brasil, indicadores ecológicos são pouco utilizados por órgãos de gestão,

pois a legislação ambiental que classifica a qualidade de água – Resolução CONAMA 357, de 18 de março de 2005 (Brasil, 2005) – determina apenas a utilização de parâmetros físicos, químicos e bacteriológicos como indicadores de qualidade de água para a avaliação de qualidade ambiental de ecossistemas aquáticos. Em geral, as avaliações de qualidade de água através desses parâmetros atendem aos usos para consumo doméstico, industrial e agricultura, mas não fornecem respostas claras sobre a condição de qualidade ambiental e integridade ecológica (Silveira 2004). Pesquisas ecológicas básicas (p. ex. Firmiano *et al.* 2017) têm demonstrado que organismos aquáticos podem ser eliminados mesmo quando atendidos os parâmetros de qualidade de água estabelecidos pela legislação ambiental, como o CONAMA 357/2005.

3.4 - Limiares em Comunidades Biológicas

Pressões antrópicas têm alterado as condições do ambiente físico em uma escala temporal excessivamente curta (Hendry *et al.* 2017). Considerando que as respostas adaptativas dos organismos normalmente ocorrem em escalas evolutivas, em geral temporalmente longas (i.e., milhares de anos), a tendência é que muitos organismos desapareçam por não conseguirem suportar as novas condições ambientais. Assim, novas condições ambientais são geradas pelo aumento de estressores de origem antrópica que podem alterar severamente a estrutura de comunidades biológicas, sendo observadas respostas limiares (King & Baker 2014). Adotamos o conceito de limiares ecológicos em comunidades, definido por Baker & King (2010), como sendo o aumento ou diminuição acentuada na frequência e/ou abundância de espécies em algum ponto ao longo de um gradiente gerado pelo aumento de um estressor de origem antrópica. Neste ponto, observa-se mudança rápida e abrupta na estrutura de comunidades quando comparadas a outros pontos no gradiente. Novos gradientes alteram a estrutura de comunidades devido ao efeito de pressões seletivas que favorecem as espécies nativas menos especializadas, mas com alta plasticidade fisiológica. Desta forma, os organismos adaptam-se às novas condições ambientais por plasticidade fisio-

lógica. Nessas condições, é facilitado também o estabelecimento de espécies não nativas adaptadas às novas condições ambientais (King & Baker 2014). A Figura 16 ilustra as respostas teóricas de uma dada espécie ao longo de um gradiente ambiental natural e a um novo gradiente. Neste exemplo, o gradiente natural representa a declividade em um riacho (em azul), e o novo gradiente representa uma fonte de poluição difusa (em vermelho). A curva em azul representa o intervalo de frequência e/ou abundância esperado à medida em que a declividade aumenta, enquanto a curva vermelha representa o novo gradiente e uma nova dimensão sendo teoricamente independente (ou ortogonal) ao gradiente natural. Neste exemplo, o novo gradiente tem um efeito negativo sobre a espécie, mas dependendo da localização no gradiente natural, a espécie pode responder de forma diferente ao novo gradiente.

FIGURA 16 – Diagrama conceitual ilustrando as respostas esperadas de uma única espécie para um gradiente natural e a um novo gradiente (adaptado de King & Baker 2014).

3.5 - Macroinvertebrados Bentônicos como Bioindicadores

Macroinvertebrados bentônicos são amplamente utilizados como bioindicadores de qualidade de água em programas de avaliação de condições ambientais de ecossistemas aquáticos (Bonada *et al.* 2006). Segundo Rosenberg & Resh (1993), os macroinvertebrados bentônicos oferecem vantagens como bioindicadores de pressões antrópicas em ecossistemas aquáticos pelas seguintes razões: (i) são ubíquos e, portanto, podem ser afetados pelo efeito de pressões antrópicas sobre os ecossistemas aquáticos; (ii) apresentam alta riqueza de táxons com diferentes níveis de sensibilidade ao estresse; (iii) são relativamente sésseis, o que permite analisar o efeito de estresse em escala espacial; (iv) apresentam ciclo de vida relativamente longo nos ecossistemas aquáticos, o que permite avaliar o efeito de estresse ao longo do tempo. De uma maneira geral, os táxons de macroinvertebrados bentônicos podem ser classificados como sensíveis, tolerantes e resistentes a alterações de origem antrópica (Callisto *et al.* 2001) (Figura 17).

FIGURA 17– Mudanças esperadas na composição de assembleias ou comunidades biológicas bioindicadoras ao longo de um gradiente de condições ambientais (cores das linhas em azul: macroinvertebrados sensíveis; marrom: tolerantes; vermelho: resistentes). (Desenhos de macroinvertebrados bentônicos de Pau Fortuño (Universidade de Barcelona), exceto Megaloptera (Cao & Liu, 2013).

A Figura 18 ilustra as mudanças na estrutura de comunidades de macroinvertebrados ao longo de um gradiente de condições ambientais. Em sítios de referência, é esperada alta riqueza de grupos sensíveis, com predomínio de organismos pertencentes às ordens Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera. Em sítios em condições intermediárias, é esperada alta riqueza de grupos tolerantes, com predomínio de organismos pertencentes às ordens Odonata, Heteroptera, Megaloptera e Coleoptera. Em sítios impactados, há perda de organismos sensíveis e tolerantes, enquanto que aqueles considerados resistentes predominam, principalmente os pertencentes à classe Oligochaeta, à ordem Diptera e ao filo Mollusca.

FIGURA 18 – Arcabouço conceitual utilizado pela equipe do Laboratório de Ecologia de Bentos da UFMG na utilização de bioindicadores bentônicos em estudos de avaliação de qualidade ambiental e programas de biomonitoramento em bacias hidrográficas. Os bioindicadores são utilizados em estudos de gradiente de condições ambientais desde ecossistemas em condições de referência até ecossistemas severamente impactados por atividades humanas.

3.6 - Atributos Biológicos e Ecológicos

Um atributo ("*trait*" em inglês) é definido como qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica de um organismo (Violle *et al.* 2007). Essas características são propriedades mensuráveis de um organismo e são divididas em características biológicas (p. ex. ciclo de vida, tamanho corporal máximo, mobilidade, hábitos alimentares, reprodução) e ecológicas (relacionadas às preferências de habitat, como temperatura e tolerância à poluição orgânica), refletindo as adaptações dos organismos às condições ambientais (Menezes *et al.* 2010; Tabela 2). Os atributos funcionais também podem ser definidos como características que influenciam o fitness de um organismo (através de seus efeitos sobre crescimento, reprodução e sobrevivência) e o funcionamento de ecossistemas (Violle *et al.* 2007) e podem ser utilizados para avaliar a diversidade funcional de comunidades (Petchey & Gaston 2006). Os atributos de espécies têm sido utilizados como uma abordagem alternativa ou complementar às abordagens taxonômicas mais tradicionais utilizadas para elucidar alterações em comunidades biológicas em ecossistemas de água doce e fornecem inúmeras aplicações práticas na avaliação de riachos (Statzner & Bêche 2010, Culp *et al.* 2011, Mondy *et al.* 2012). Além disso, os atributos funcionais são um *proxy*¹ promissor para avaliar a função de comunidades ou de ecossistemas em resposta a vários tipos de perturbações de atividades humanas (Tilman *et al.* 1997, Verberk *et al.* 2013, Enquist *et al.* 2015, Gagic *et al.* 2015), como mudanças nos usos da terra (Vandewalle *et al.* 2010, Dolédec *et al.* 2011).

¹ Em ecologia, um *proxy* corresponde a qualquer variável que possa ser mensurada em um ecossistema a fim de permitir inferências sobre um processo ecológico (Stephens *et al.* 2015).

Tabela 2 – Exemplos de atributos funcionais de macroinvertebrados bentônicos (adaptado de Castro *et al.* 2017).

ATRIBUTOS FUNCIONAIS	CATEGORIAS
Tamanho corporal	<p><1.5mm 1.5 – 2.5mm 2.5 – 3.5mm 3.5 – 5.0mm 5.0 – 10mm >10mm</p>
Número potencial de ciclos reprodutivos por ano	<p>< ou =1 > 1</p>
Hábitos alimentares	<p>predador fragmentador coletor-catador filtrador raspador</p>
Locomoção	<p>nadador escavador escalador enterrado</p>
Flexibilidade corporal	<p><10° 10 – 45° >45°</p>
Formato do corpo	<p>achatado hidrodinâmico cilíndrico esférico</p>
Relação com substrato	<p>vida livre construtores de rede construtores de casa</p>

Do ponto de vista da gestão de ecossistemas, espera-se que as avaliações baseadas em atributos biológicos e ecológicos ofereçam vantagens e aplicações práticas em relação às avaliações baseadas na taxonomia (Culp *et al.* 2011). A ligação de respostas de atributos a distúrbios oferece as seguintes vantagens: (i) a composição dos atributos de comunidades é mais espacialmente estável que a composição taxonômica, permitindo comparações entre diferentes regiões biogeográficas, superando as variações na composição taxonômica específica de um local (Statzner *et al.* 2001, Statzner *et al.* 2004); (ii) os atributos cobrem uma ampla gama de respostas a múltiplos estressores (Dolédec *et al.* 1999, Mondy *et al.* 2016); e (iii) os atributos permitem uma compreensão mais mecanicista dos tipos de impactos em um dado ecossistema (Culp *et al.* 2011, Verberk *et al.* 2013). Muitos estudos, especialmente na Europa (p. ex. Usseglio-Polatera & Beisel 2002, Statzner *et al.* 2005, Dolédec *et al.* 2006, Archaimbault *et al.* 2010) demonstraram que a abordagem baseada em múltiplos atributos pode detectar melhor o impacto de atividades humanas em ecossistemas aquáticos em comparação aos métodos tradicionais (p. ex. índices de diversidade ou análises químicas) (Figura 19).

FIGURA 19 – Representação esquemática da utilização de atributos funcionais na avaliação de integridade biótica de ecossistemas aquáticos (adaptado de Sylvain Dolédec).

Os processos que governam as relações entre as comunidades biológicas e seu meio ambiente foram descritos utilizando teorias ecológicas. O "*Habitat Templet*" (Southwood 1977) e sua adaptação para rios, o "*River Habitat Templet*" (Townsend & Hildrew 1994), enfatizam que combinações específicas de atributos determinam a capacidade de indivíduos coexistirem em uma comunidade local sob condições ambientais específicas. Derivada dessas teorias, a hipótese de filtros ambientais de habitats (Poff 1997) postula que os conjuntos menos adequados de atributos biológicos são eliminados em um determinado ambiente e que apenas os táxons possuindo atributos que passam pelos filtros dos habitats estarão presentes na comunidade (Figura 20). Existe, portanto, uma maior correspondência entre as condições ambientais e a composição dos atributos do que entre as condições ambientais e a composição das espécies. Nesse contexto, distúrbios humanos representam filtros ambientais adicionais que podem alterar a composição de características esperadas das assembleias em condições naturais (Floury *et al.* 2017).

FIGURA 20 – Múltiplas escalas espaciais estão relacionadas a filtros ambientais que determinam a composição de espécies e atributos funcionais de uma comunidade. Os distúrbios antrópicos atuam como um filtro adicional às espécies e atributos em uma região.

O uso de uma abordagem de atributos funcionais permite avaliar a ocupação de nichos ecológicos, a regularidade dos atributos das espécies dentro de comunidades, o nível de especialização funcional, redundância funcional e a contribuição de características individuais para a estrutura de comunidades (Villéger *et al.* 2008, Mouillot *et al.* 2013). Identificar como as pressões humanas modificam a composição de atributos funcionais de comunidades pode melhorar nossa capacidade de prever padrões e processos em ecossistemas aquáticos e auxiliar no desenvolvimento de ferramentas que complementem avaliações tradicionais para ações de gestão e iniciativas de conservação (Jonsson *et al.* 2017, Pallottini *et al.* 2017).

3.7- Especialização Funcional de Comunidades

Especialização ecológica refere-se à área no espaço do nicho ecológico utilizado por uma espécie devido aos seus atributos específicos (Futuyma & Moreno 1988). Nos ecossistemas de água doce, tem sido discutido que a substituição de especialistas por espécies generalistas ocorre como uma resposta das comunidades biológicas às atividades humanas, como a degradação do habitat e a intensidade dos usos do solo (Olden *et al.* 2004, Petsch 2016). A homogeneização funcional de comunidades pode alterar o funcionamento e a produtividade do ecossistema e pode resultar na deterioração de serviços ecossistêmicos (Clavel *et al.* 2011). A especialização de uma comunidade pode ser estimada como a especialização média das espécies que a compõem e pode ser utilizada como ferramenta indicadora do grau de conservação e vulnerabilidade (Devictor *et al.* 2010). Por exemplo, sítios com maiores índices de impacto antrópico terão uma maior proporção de atributos generalizados, enquanto sítios com maior integridade biótica terão maior heterogeneidade funcional (Figura 21).

A

B

FIGURA 21 – Atributos como indicadores ecológicos. O aumento de pressões antrópicas seleciona comunidades compostas por espécies com atributos mais generalizados e maior homogeneidade funcional (A), enquanto que sítios com maior integridade biótica permitem o estabelecimento de comunidades compostas por espécies com atributos mais especializados e maior heterogeneidade funcional (B).

As mudanças funcionais ecologicamente significativas que podem ocorrer em comunidades homogeneizadas são independentes das identidades taxonômicas. Assim, é necessária uma avaliação que leve em consideração não somente a perda da diversidade de espécies, mas também a perda de diversidade funcional e filogenética de comunidades biológicas (Olden *et al.* 2004). Nos ecossistemas de água doce, a substituição de espécies especialistas por generalistas tem ocorrido como uma resposta das assembleias à degradação do habitat e à alteração na cobertura do solo (Siqueira *et al.* 2015, Petsch 2016). Essa substituição pode levar à homogeneização funcional, aumentando a similaridade de características das espécies (Mondy & Usseglio-Polatera 2014). Consequentemente, pode aumentar a vulnerabilidade das espécies às mudanças ambientais e diminuir a resiliência e/ou resistência a distúrbios (Olden *et al.* 2004). Portanto, entender as consequências da homogeneização de comunidades por atividades humanas e identificar os principais fatores que causam essas mudanças são abordagens científicas importantes para a biologia da conservação.

3.8 - Indicadores Termodinâmicos

3.8.1- Termodinâmica e Ecologia

Termodinâmica é a ciência que estuda os processos de troca e conversão de energia e suas relações com trabalho (Stremke *et al.* 2011). As leis da termodinâmica regem esses processos, sendo invioláveis por quaisquer meios naturais ou tecnológicos (Pulselli *et al.* 2011). A primeira lei da termodinâmica, também chamada de Lei da Conservação de Energia, afirma que a energia pode ser transformada de uma forma em outra, mas não pode ser criada ou destruída (Svirezhev 2000). A segunda lei, também conhecida como Lei da Entropia, afirma que nenhum processo de transformação energética ocorrerá espontaneamente a menos que haja degradação da energia de uma forma mais concentrada em outra mais dispersa (Svirezhev 2000). A terceira lei, conhecida como Teorema de Nernst, afirma que quando a temperatura de um sistema se aproxima do zero absoluto, seu grau de desordem aproxima-se ao seu valor mínimo (Svirezhev 2000).

Processos de transformação de energia não possuem 100% de eficiência e parte da energia é perdida em uma forma incapaz de realizar trabalho útil, geralmente como energia térmica na forma de calor. Como resultado, a quantidade total de energia permanece a mesma (obedecendo à primeira lei), mas a sua qualidade é diminuída (conforme a segunda lei). Esta forma de energia incapaz de realizar trabalho útil é chamada de entropia, termo que também denota o grau de desordem de um sistema (Svirezhev 2000). Com o tempo, em um sistema fechado, a tendência é que a entropia aumente até atingir um ponto máximo onde não haja mais gradientes energéticos e cessem os fluxos de energia. Este estado é chamado de equilíbrio termodinâmico (Jørgensen 2007b).

Para que um sistema possa continuar indefinidamente com processos de transformação de energia, é preciso que se mantenha distante do equilíbrio termodinâmico (Jørgensen 2007c). Para tanto, o sistema necessita absorver um fluxo contínuo de energia de alta qualidade (ou baixa entropia) e expelir continuamente energia de baixa qualidade (ou alta entropia). Assim, para se manter distante do equilíbrio termodinâmico, um sistema precisa ser termodinamicamente aberto, capaz de realizar trocas de energia com o ambiente externo.

Nos sistemas ecológicos, o distanciamento do equilíbrio termodinâmico é alcançado através da produção primária e da respiração, respectivamente (Jørgensen 2007b). Na produção primária, o ecossistema absorve energia de alta qualidade, geralmente na forma de energia radiante proveniente do Sol e transforma parte dela em energia potencial química, que é armazenada na biomassa dos seres autotróficos (Jørgensen 2009). Na respiração, essa energia armazenada é utilizada para alimentar diversos processos metabólicos e, então, eliminada na forma de energia térmica (Svirezhev 2000).

A aplicação dos conceitos de termodinâmica na ecologia teve início nos primórdios da ecologia moderna, com a síntese de Lindeman (1942), que descreveu a estrutura do ecossistema como uma pirâmide trófica. Influenciado pelos trabalhos de Elton, que em 1927 desenvolveu o conceito de nicho e publicou os primeiros estudos sobre teias tróficas e fluxo de energia, e Hutchinson, que em 1940 publicou trabalhos sobre transferência de energia, processos tróficos e sucessão,

Lindeman conseguiu descrever importantes padrões para comunidades com base em relações nutricionais e tróficas regidas pela segunda lei da termodinâmica (Rezende *et al.* 2008). No entanto, a difusão da ecologia termodinâmica foi impulsionada após a publicação, em 1953, do livro Fundamentos de Ecologia pelos irmãos Howard Odum e Eugene Odum, onde é descrito um modelo termodinâmico para a sucessão e o desenvolvimento de ecossistemas. Durante as décadas seguintes a essa publicação seminal, surgiram várias abordagens ecossistêmicas com ênfase na relação entre a termodinâmica e a teoria da informação (p. ex. Odum 1956, Golley 1961, Fisher & Likens 1973).

Dentre as várias categorias de indicadores biológicos, os indicadores termodinâmicos destacam-se por serem baseados em conceitos da física necessários para descrever o estado de um ecossistema (Ludovisi & Jørgensen 2009). Os indicadores termodinâmicos não estão sujeitos às limitações dos indicadores taxonômicos, por proverem uma linguagem universal para comparar diferentes organismos e ecossistemas. Em outras palavras, pode haver dificuldade para generalização e comparação entre diferentes ecossistemas ao se utilizar indicadores taxonômicos, pois a composição taxonômica varia geograficamente de acordo com a história evolutiva e os limites ambientais locais (Karr 1999).

A partir deste desenvolvimento e popularização do uso de conceitos da termodinâmica na ecologia, foram desenvolvidos indicadores termodinâmicos que buscam avaliar a condição de um sistema ecológico de forma holística, baseada nas propriedades e na estrutura do sistema como um todo (Jørgensen 2007c). Dentre os vários indicadores termodinâmicos, destacam-se os baseados em exergia, como a ecoexergia e a ecoexergia específica (Jørgensen & Mejer 1977).

3.8.2- Ecoexergia

Ecoexergia é definida por Jørgensen *et al.* (2005) como a distância entre o estado atual do ecossistema e como este seria caso estivesse em equilíbrio termodinâmico com o ambiente abiótico. Em outras palavras, ecoexergia é a medida da quantidade de trabalho necessária para criar um determinado sistema biológico a

partir de seus compostos químicos primários (Susani *et al.* 2006). Tomada por si só, a ecoexergia de um ecossistema é a diferença entre o conteúdo de entropia de um sistema e o de sua referência (Svirezhev 2000) e representa a medida estrutural da biomassa e a informação nela embutida (Jørgensen *et al.* 1995). Ecoexergia específica é definida como a ecoexergia total dividida pela biomassa total, medindo a capacidade do ecossistema de utilizar fluxos externos de energia, refletindo o grau de complexidade ou desenvolvimento do sistema (Silow & Mokry 2010). O distanciamento do sistema em relação ao equilíbrio termodinâmico ocorre de três formas: (1) aumento na estrutura física do sistema na forma de biomassa; (2) aumento do número de ligações entre os componentes do sistema, aumentando o fluxo interno de energia; (3) aumento da informação embutida no sistema, aumentando sua complexidade (Jørgensen 2006). Esses conceitos derivam de outro conceito, oriundo da mecânica, chamado exergia.

Exergia é definida como a quantidade máxima de trabalho em um sistema que pode ser obtida em um processo que o leve ao equilíbrio termodinâmico com um estado de referência, ou seja, representa a distância do sistema em seu presente estado em relação ao equilíbrio termodinâmico (Silow & Mokry 2010). Para adaptar este conceito para a ecologia, na forma da ecoexergia, foram desenvolvidas diferenças conceituais buscando adequar o indicador para o uso em sistemas biológicos (Ludovisi & Jørgensen 2009). Primeiramente, uma vez que um estado de referência externo seria apenas outro ecossistema, a ecoexergia utiliza como estado de referência o próprio ecossistema em um estado teórico de degradação máxima, sendo formado apenas por seus elementos químicos básicos. Outra importante diferença para a exergia mecânica é que o seu cálculo leva em conta primariamente diferenças de temperatura e pressão entre o sistema e o estado de referência (Susani *et al.* 2006). Como o estado de referência utilizado na ecoexergia é o próprio ecossistema em um diferente estado de desenvolvimento, diferenças de pressão e temperatura são pouco relevantes (Susani *et al.* 2006).

Buscando explicar a complexidade de sistemas ecológicos através do arcabouço teórico da ecoexergia, Jørgensen (2007b) desenvolveu a Teoria Integrada dos Ecossistemas, baseada em dez princípios observacionais:

1. Todos os ecossistemas são sistemas abertos localizados em um ambiente no qual recebem inputs de matéria e energia e no qual descarregam um output de matéria e energia.
2. Ecossistemas possuem vários níveis de organização e operam hierarquicamente.
3. Termodinamicamente, a vida baseada em carbono é viável entre 250 e 350 Kelvin.
4. Massa, incluindo biomassa, e energia são conservadas.
5. A vida baseada em carbono na Terra possui uma bioquímica básica característica que todos os organismos compartilham.
6. Nenhum sistema ecológico existe em isolamento, mas sim conectado a outros.
7. Todos os processos ecossistêmicos são irreversíveis.
8. Processos biológicos utilizam energia capturada (input) para se colocarem distantes do equilíbrio termodinâmico e se manterem em um estado de baixa entropia em relação ao ambiente.
9. Após a absorção inicial de energia, o crescimento e desenvolvimento de um ecossistema é possível por: (i) aumento em sua estrutura física (biomassa); (ii) aumento nas ligações entre suas partes constituintes (maior ciclagem); (iii) aumento na informação embutida no sistema (informação genética).
10. Um ecossistema recebendo energia tentará maximizar sua capacidade de armazenamento de energia útil se mais de uma possibilidade lhe for apresentada, de modo que, em longo prazo, aquela que mova o sistema mais distante do equilíbrio termodinâmico será a selecionada.

Ecoexergia e ecoexergia específica podem ser utilizadas como indicadores ambientais e devem ser utilizadas complementarmente (Marques *et al.* 2003). Valores mais altos destes parâmetros são indicativos de maior diversidade, maior redundância funcional e maior resiliência de sistemas mais complexos (Salas *et al.* 2005). Isso pode ser interpretado como uma consequência do princípio 10 da

Teoria Integrada dos Ecossistemas (Jørgensen 2007c), onde o ecossistema tende a maximizar a sua capacidade de armazenamento de ecoexergia, tendendo a se estabilizar na condição que deixe o sistema mais distante do equilíbrio termodinâmico. Desta forma, é esperado que um ecossistema perturbado apresente menor ecoexergia e ecoexergia específica quando comparado a um ambiente pouco perturbado, uma vez que distúrbios aumentariam a entropia do ecossistema (Jørgensen 2007a). Neste contexto teórico, a utilização da ecoexergia como indicador ecológico propõe uma relação inversa da ecoexergia de um sistema ecológico em um gradiente de distúrbios ambientais (Figura 22).

FIGURA 22 – Representação da aplicação do conceito de ecoexergia a ecossistemas aquáticos (adaptada de Jørgensen *et al.* 2005 e Salas *et al.* 2005). Autoria: Gisele Moreira dos Santos.

Apesar de sua publicação inicial ter acontecido no final dos anos 1970 (Jørgensen & Mejer 1977), as primeiras utilizações práticas da ecoexergia como indicador ambiental foram publicadas no final dos anos 1990. Marques *et al.* (1997) testaram as respostas de ecoexergia e ecoexergia específica em um gradiente de eutrofização no estuário do rio Mondego, Portugal, comparando-as com as respostas de indicadores de biodiversidade. Xu (1997) utilizou ecoexergia e ecoexergia espe-

cífica como indicadores no lago Chaolu, China, determinando suas relações com diversos parâmetros ambientais, como eutrofização e biodiversidade. Esses trabalhos pioneiros detectaram uma forte correlação da ecoexergia com biodiversidade, bem como forte correlação negativa com eutrofização, demonstrando que ecoexergia é um bom indicador da qualidade ambiental de ecossistemas aquáticos.

Na China, os estudos sobre ecoexergia continuaram focados no desenvolvimento de indicadores ecológicos em ambientes lênticos. Inicialmente, foi desenvolvido um modelo para os sintomas estruturais e funcionais ao nível de ecossistema para a contaminação por acidificação, cobre, petróleo e pesticidas (Xu *et al.* 1999). Posteriormente, este modelo foi expandido para o desenvolvimento de um índice de integridade ecológica (Xu *et al.* 2001, Xu *et al.* 2005) e criação de um modelo preditivo para a restauração de lagos (Kong *et al.* 2013). Através desses estudos, foi possível comprovar a robustez da ecoexergia como indicador ecológico, demonstrando que esse indicador responde bem aos vários tipos de impactos aos quais os ecossistemas aquáticos estão sujeitos.

Em Portugal, os estudos subsequentes no estuário do rio Mondego testaram o desempenho de ecoexergia e ecoexergia específica em conjunto com outros indicadores em experimentos de colonização (Patrício *et al.* 2006) e testaram o efeito da distinção taxonômica em sua avaliação ambiental (Salas *et al.* 2006). Posteriormente, esses índices foram utilizados para detectar mudanças após restauração da conexão entre os braços norte e sul do estuário do rio Mondego (Veríssimo *et al.* 2012) e em um estudo de longo prazo das consequências desta ação de manejo em larga escala (Veríssimo *et al.* 2016). Nesses estudos, além de demonstrar a efetividade da ecoexergia como indicador e sua capacidade de responder a impactos antrópicos, foi demonstrada a sua conformidade com os resultados de outros indicadores ecológicos, como índices de diversidade taxonômica e de diversidade funcional.

Ecoexergia e ecoexergia específica vêm sendo utilizados com sucesso como indicadores em várias partes da Ásia (p. ex. Zhang *et al.* 2003, Nguyen *et al.* 2014, Mishra *et al.* 2015) e da Europa (p. ex. Silow *et al.* 2011, Marchi *et al.* 2012, Ludovisi 2014) nos últimos 20 anos. Em ecossistemas neotropicais, apenas na

última década foram iniciados os estudos com esses indicadores. Molozzi *et al.* (2013) testaram a eficiência da ecoexergia e ecoexergia específica como indicadores ambientais de diagnóstico de estado trófico em reservatórios neotropicais. Posteriormente, esses indicadores foram utilizados para determinar os efeitos de bivalves invasores sobre as assembleias de macroinvertebrados bentônicos em reservatórios neotropicais (Linares *et al.* 2017), determinar a influência da cobertura de dossel de mata ciliar sobre a estrutura e funcionamento de assembleias de macroinvertebrados bentônicos em riachos de cabeceira (Linares *et al.* 2018a) e determinar a influência de uma pequena central hidrelétrica sobre a estrutura de comunidades de macroinvertebrados bentônicos na calha de um rio de alta ordem (Linares *et al.* 2018b).

3.9 - Fluxo de Energia e Relações Tróficas

Nos ecossistemas de água doce, os invertebrados aquáticos são a principal ligação entre os produtores primários (p. ex. perifíton e macrófitas aquáticas) e níveis tróficos superiores (p. ex. vertebrados). Ao quebrar a matéria orgânica, esses invertebrados contribuem para a decomposição de matéria orgânica e disponibilidade de nutrientes para outros organismos (Wallace & Webster 1996, Covich *et al.* 1999, Jardine *et al.* 2005). Os macroinvertebrados aquáticos podem ser classificados de acordo com seus hábitos alimentares em grupos de alimentação funcional (FFG) com base em características morfológicas e comportamentais (Cummins 1973, Merritt *et al.* 2008). Cada um desses grupos depende de recursos alimentares específicos, que por sua vez são influenciados por diferentes características do habitat. Esses grupos incluem: (i) raspadores que se alimentam de matéria orgânica ligada a substratos orgânicos e inorgânicos (p. ex. perifíton, algas e sua microbiota associada); (ii) fragmentadores que se alimentam diretamente de matéria orgânica particulada grossa (CPOM); (iii) coletores-catadores que se alimentam principalmente de matéria orgânica particulada fina depositada (FPOM); (iv) filtradores que filtram matéria orgânica fina em suspensão na coluna d'água; e (v) predadores que se alimentam de animais inteiros ou suas partes (Wallace & Webster 1996, Merritt *et al.* 2008).

Para melhorar as avaliações ambientais e a gestão de ecossistemas aquáticos, é essencial compreender como a intensidade dos usos da terra influencia o fluxo de energia e as relações tróficas em ambientes aquáticos (DeLong & Thorp 2006). As mudanças na cobertura da vegetação afetam a entrada de nutrientes, a qualidade de recursos alimentares e o fluxo de energia, o que pode levar à simplificação de redes alimentares e à perda de biodiversidade (Lorion & Kennedy 2009, Ferreira *et al.* 2012, Castro *et al.* 2016). A substituição da vegetação nativa por monoculturas (p. ex. pastagem, cana-de-açúcar) afeta funções do ecossistema e as fontes de energia que subsidiam ambientes aquáticos (Leberfinger *et al.* 2011), modificando a estrutura e a dinâmica das comunidades aquáticas que dependem do material alóctone fornecido pela vegetação ripária e cobertura de dossel (Ormerod *et al.* 1993, Dudgeon 1994, Ferreira *et al.* 2012, Carvalho *et al.* 2017, Castro *et al.* 2017).

As avaliações de fluxo de energia, estrutura trófica e relações tróficas entre organismos podem ser obtidas por análises de conteúdo estomacal ou pela utilização de isótopos estáveis (Post 2002, Layman *et al.* 2007, Boecklen *et al.* 2011, Perkins *et al.* 2014), sendo os isótopos de carbono (^{13}C) e nitrogênio (^{15}N) os mais utilizados. A transferência da assinatura isotópica de carbono ao longo de uma teia trófica é conservativa, podendo ser utilizada para traçar o fluxo de energia em sistemas onde existem vários tipos de alimentos com diferenças nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Manetta *et al.* 2003). O nitrogênio, por sua vez, é fracionado consistentemente ao longo da teia trófica, possibilitando inferências sobre as relações tróficas dos consumidores com a sua dieta (Vander Zanden *et al.* 1997). Portanto, a informação obtida através de sinais isotópicos apresenta a vantagem de permitir: (i) conhecer a origem da matéria orgânica (Post 2002); (ii) examinar a partição de recursos (Young *et al.* 2010); (iii) mapear os fluxos de carbono e nitrogênio no ecossistema (Peterson & Fry 1987); (iv) caracterizar propriedades de nicho (Newsome *et al.* 2007); e (v) comparar processos ecológicos de zonas ripárias em diferentes regiões (Castro *et al.* 2016, Carvalho *et al.* 2017).

O uso de razões isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) como indicadores de distúrbios antropogênicos foi proposto pela primeira vez por Peterson & Fry (1987). O uso desse método na ecologia trófica se intensificou nos últimos anos (Medeiros & Arthington 2011, Blanchette *et al.* 2014, Rigolet *et al.* 2015,

Bentivoglio *et al.* 2016, Greaver *et al.* 2016, Jackson *et al.* 2016), principalmente para descrever relações entre fontes de matéria orgânica, cadeias alimentares e fontes de poluição (Davis *et al.* 2012, Turner & Edwards 2012, Morrissey *et al.* 2013), contribuindo para a compreensão de processos ecológicos em riachos (Di Lascio *et al.* 2013).

No espaço δ (uma região bidimensional onde cada eixo é definido pelos valores isotópicos, isto é, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$), os valores isotópicos definem uma área chamada nicho isotópico (Bearhop *et al.* 2004). Como os valores $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de uma espécie são o resultado de todas as relações tróficas, a posição no espaço δ é uma representação do nicho trófico da espécie (Layman *et al.* 2007). O nicho trófico é uma parte do nicho ecológico que usa um subconjunto de dimensões relacionadas aos recursos tróficos. O nicho isotópico é definido como o intervalo de valores isotópicos e fornece informações sobre o particionamento de recursos. Em uma analogia com os nichos n-dimensionais de Hutchinson (1957), o nicho isotópico é um subconjunto do espaço multidimensional (Newsome *et al.* 2007). Embora o nicho isotópico seja fortemente correlacionado com o nicho trófico, é importante ressaltar que estes são dois conceitos diferentes que não devem ser misturados. No entanto, a informação contida nas relações isotópicas pode ser considerada um descritor dos eixos-chave no hipervolume de Hutchinson, fornecendo assim informações ecologicamente relevantes sobre as assembleias biológicas que representam (Jackson *et al.* 2011, Bearhop *et al.* 2004). Uma sobreposição nos nichos isotópicos de dois consumidores indica o uso dos mesmos recursos primários, enquanto que a segregação de nichos isotópicos demonstra que os consumidores utilizam recursos diferentes (Figura 23). As atividades humanas podem alterar o nicho trófico de macroinvertebrados e seu grau de sobreposição (Bearhop *et al.* 2004, Layman *et al.* 2007), potencialmente levando a comunidades compostas por espécies mais generalistas.

FIGURA 23 – Representação do nicho isotópico de três espécies hipotéticas. (A) Comunidade com três espécies em um local com alta integridade biótica, onde cada espécie possui um nicho mais estreito e não há sobreposição entre eles. (B) Comunidade com três espécies em um local com baixa integridade biótica, onde cada espécie possui um nicho maior e há sobreposição.

3.10 - Metacomunidade

Embora a ecologia de comunidades seja considerada um campo extremamente amplo, quatro processos ecológicos ocorrendo simultaneamente são responsáveis por gerar os padrões de diversidade e composição de espécies: seleção, deriva, dispersão e especiação (Vellend 2010). Seleção é um processo determinístico que considera que as espécies são diferentes em termos de aptidão (capacidade de gerar descendentes). Deriva se refere a um processo que altera de forma estocástica a abundância relativa de indivíduos de uma espécie. Dispersão é o movimento de indivíduos através do espaço, e a especiação é o processo de criação de novas espécies. Dentro dessa estrutura teórica, o conceito de metacomunidade considera explicitamente a importância dos processos de seleção, deriva e dispersão para explicar as diferenças de composição entre comunidades. Uma metacomunidade é definida como um conjunto de comunidades locais ligadas por dispersão onde múltiplas espécies potencialmente interagem (Leibold *et al.* 2004). Estudos

de metacomunidades buscam compreender ainda como processos ecológicos atuando em diferentes escalas espaciais estruturam comunidades locais e, conseqüentemente, a biodiversidade. Em escala local, observa-se a importância da seleção, através da heterogeneidade ambiental e interação entre espécies (Poff 1997, Leibold *et al.* 2004), e em escala regional, a dispersão e a deriva (Hubbell 2001, Logue *et al.* 2011). O conceito de metacomunidade ressalta, portanto, a importância de considerar a escala espacial de forma explícita a fim de compreender os padrões de distribuição e abundância de espécies. Um modelo espacialmente explícito assume que a disposição e/ou a distância entre habitats na paisagem influenciam o movimento e a interação de espécies (Leibold *et al.* 2004).

Leibold *et al.* (2004) propuseram quatro modelos conceituais para explicar os padrões observados em metacomunidades: dinâmica de manchas, triagem de espécies, efeito de massa e efeito neutro. O modelo de dinâmica de manchas assume que os habitats são equivalentes em termos de condições e recursos e que, portanto, podem estar ocupados ou não. Assim, a composição de comunidades locais é direcionada por um balanço entre a capacidade de dispersão e a competição entre as espécies. O modelo de triagem de espécies destaca a importância de gradientes de condições ambientais e de dispersão sobre a composição de comunidades locais. A heterogeneidade ambiental exerce um forte efeito de seleção sobre as espécies que ocorrem apenas em habitats ambientalmente adequados. A dispersão permite que as espécies acompanhem a heterogeneidade ambiental em busca de habitats adequados. No modelo de efeito de massa, as espécies alcançam máximo sucesso reprodutivo em habitats de alta qualidade. À medida que os recursos se tornam escassos, aumenta a competição entre as espécies. Como forma de diminuir o efeito da competição, observa-se aumento na frequência e abundância de espécies que se dispersam em direção a habitats de menor qualidade. Assim, habitats de alta qualidade são considerados fontes, enquanto que aqueles de menor qualidade são considerados drenos. Por fim, o modelo de efeito neutro assume que os habitats são ambientalmente equivalentes, e as espécies não diferem em termos de capacidade de dispersão e competição. Desse modo, as comunidades locais são estruturadas em função de processos estocásticos que

ocorrem ao longo do tempo, sendo então responsáveis pelo ganho (imigração e especiação) e perda (emigração e extinção) de espécies (Hubbell 2001).

O trabalho conceitual de Leibold *et al.* (2004) inspirou diversos estudos que buscaram quantificar a importância de processos ecológicos ocorrentes em escala local (seleção) e aqueles em escala regional (dispersão e deriva) para os padrões de metacomunidades. Desde então, o principal objetivo de estudos de metacomunidades tem sido descrevê-las com base em um dos modelos conceituais propostos (Cottenie 2005, Logue *et al.* 2011). No entanto, padrões em metacomunidades raramente são explicados por um dos quatro modelos de forma independente. Winegardner *et al.* (2012) sugeriram que os modelos de dinâmica de manchas e de efeito de massa são casos especiais do modelo de triagem de espécies. Esse raciocínio baseia-se na premissa de que os efeitos de dispersão sobre os padrões de metacomunidades atuam de formas diferentes em cada caso. No caso de dinâmica de manchas, a dissimilaridade entre as comunidades locais tende a aumentar devido à limitação de dispersão. Enquanto que no caso de efeito de massa, as comunidades tendem a se tornarem mais similares devido ao efeito de homogeneização de comunidades. Winegardner *et al.* (2012) sugerem, então, que os quatro modelos sejam ordenados de forma a representar um gradiente que varia desde processos determinísticos até aqueles estocásticos: triagem de espécies, dinâmica de manchas, efeito de massa e efeito neutro. Assim, mais do que simplesmente categorizar metacomunidades, essa organização ressalta que processos de seleção, deriva e dispersão variam gradativamente em importância relativa ao explicar os padrões observados em metacomunidades.

Riachos são ecossistemas modelos para investigar a importância de processos de seleção de habitat e dispersão por ao menos três motivos. Primeiro, são os principais componentes de bacias hidrográficas em termos de extensão espacial (Benda *et al.* 2006). Segundo, exibem ampla variação de condições ambientais que atuam selecionando espécies que coexistem localmente (Frissell *et al.* 1986, Poff 1997). Terceiro, a dispersão de organismos ocorre tanto dentro do riacho, sendo condicionada pela direção do fluxo (p. ex. peixes e imaturos de insetos), quanto através da paisagem terrestre (p. ex. insetos adultos alados) (Brown *et al.*

2011, Altermatt 2013). Heino *et al.* (2015) conduziram uma extensiva revisão em estudos de metacomunidades em diferentes tipos de ecossistemas aquáticos. Os autores observaram que o modelo de triagem de espécies foi o que melhor explicou a variação entre comunidades em riachos. Além disso, os autores argumentam que, em diferentes extensões espaciais, o processo de dispersão também exerce um forte efeito sobre os padrões de metacomunidades, conforme mostrado na Figura 24. A extensão espacial é utilizada para inferir a limitação de dispersão, uma vez que é esperado que a taxa de dispersão seja alta em locais próximos e diminua à medida que a distância aumenta. A menor extensão espacial é representada como a distância entre trechos dentro de um riacho (p. ex. entre corredeiras), entre riachos, entre bacias de drenagem e, a maior distância, entre regiões biogeográficas. Em pequenas extensões espaciais, as comunidades são homogeneizadas em função da alta taxa de dispersão, sendo observado um forte efeito de estruturação em função do espaço. Portanto, o modelo de efeito de massa explica a variação entre comunidades nesta escala espacial. A taxa de dispersão é intermediária em extensões espaciais que compreendem desde a distância entre riachos até entre bacias de drenagens, o que permite aos organismos acompanharem a variabilidade ambiental dentro dessa escala espacial. Em outras palavras, os organismos podem potencialmente se dispersar em busca de habitats com condições ambientais compatíveis com o nicho ecológico das espécies a que pertencem. Assim, a variação entre metacomunidades é explicada pelo modelo de triagem de espécies. A dispersão é extremamente limitada em grandes extensões espaciais, representada na Figura 24 como regiões biogeográficas, o que não permite que os organismos acompanhem a variabilidade ambiental. Dessa forma, a variação entre comunidades é explicada pela limitação de dispersão, sendo observado um forte efeito do espaço.

FIGURA 24 – Representação esquemática ilustrando a importância do efeito ambiental e espacial em função da extensão espacial em explicar a variação na estrutura de comunidades em riachos (adaptada de Heino *et al.* 2015).

A distinção entre uma comunidade local e uma metacomunidade não deve ser baseada somente na extensão espacial como um fator limitante da dispersão, mas deve considerar, sobretudo, a capacidade potencial de dispersão de organismos dentro de extensões espaciais (Brown *et al.* 2011, Tonkin *et al.* 2018). Por exemplo, peixes apresentam alta mobilidade dentro de um riacho, o que potencialmente favorece a exploração de diferentes habitats existentes. Entretanto, o movimento desses organismos ocorre principalmente dentro do canal do riacho e em sua planície de inundação quando esta se conecta ao canal principal pelo transbordamento do leito que ocorre em períodos de cheia – conceito de pulso de inundação (Junk *et al.* 1989). Dessa forma, o conjunto de indivíduos dentro de um riacho constitui uma comunidade, enquanto que comunidades de peixes

em diferentes riachos dentro de uma bacia hidrográfica formam uma metacomunidade (Erös *et al.* 2017). A comunidade de macroinvertebrados bentônicos é formada por organismos que se dispersam dentro do canal, como os moluscos e oligoquetos, e pelos insetos, que se dispersam tanto pela deriva de imaturos (Brittain & Eikeland, 1988) como pelo voo ao longo de zonas ripárias (Bilton *et al.* 2001, Carlson *et al.* 2016). Desse modo, as comunidades locais estão conectadas por dispersão que ocorre no riacho, entre riachos e entre bacias de drenagem (Heino & Peckarsky 2014, Heino *et al.* 2015).

3.10.1- Dispersão de Organismos

Dispersão é definida como o movimento de organismos ou propágulos através do espaço com potencial consequência para o fluxo gênico (Ronce 2007). O movimento de dispersão é considerado como um dos processos ecológicos mais importantes para a estrutura de populações e comunidades (Jacobson & Peres-Neto 2010, Baguette *et al.* 2013). No entanto, a dispersão é um dos processos mais difíceis de ser mensurado de forma direta (Clobert *et al.* 2012), especialmente em comunidades de macroinvertebrados bentônicos (Bilton *et al.* 2001). Isso porque técnicas de marcação e recaptura são normalmente utilizadas para estimar a real distância percorrida por organismos entre o seu local de nascimento (ou aquele onde ocorre a captura e marcação) até o local de estabelecimento (ou aquele onde ocorre a recaptura; Baguette *et al.* 2013). Macroinvertebrados em riachos são extremamente abundantes e diversos (Allan & Castillo 2007), e a maioria deles apresenta um ciclo de vida adulta relativamente curto (p. ex. insetos da ordem Ephemeroptera; Domínguez *et al.* 2006). Devido a essas características intrínsecas dos macroinvertebrados bentônicos, é inviável a aplicação de técnicas de marcação e recaptura de um grande número de organismos em grandes extensões espaciais (Heino & Peckarsky 2014). Dessa forma, estudos de metacomunidades combinam proxies de dispersão para avaliar a importância da dispersão em explicar os padrões de metacomunidades (Heino *et al.* 2017). Existem vários tipos de atributos que são comumente utilizados como proxies de dispersão: tamanho

corporal, modo de dispersão (aquático passivo, aquático ativo, aéreo passivo, aéreo ativo), voltinismo (número de gerações por ano) e habilidade de dispersão (fracos, medianos e fortes) (Heino *et al.* 2017). Indivíduos de maior tamanho corporal possuem asas maiores, portanto são considerados bons voadores (Kärnä *et al.* 2015, Saito *et al.* 2015). Voadores e nadadores ativos apresentam maior habilidade de locomoção direcionada e, portanto, buscarão locais em melhores condições ambientais, enquanto que aqueles que se dispersam de forma passiva estarão sujeitos ao efeito de eventos estocásticos (correntes de vento ou fluxo hídrico) (Bonada *et al.* 2012, Kärnä *et al.* 2015). Quanto maior o número de gerações, maior será o número de descendentes potencialmente se dispersando (Saito *et al.* 2015, Sarremejane *et al.* 2017). Fortes dispersores podem voar a longas distâncias e, portanto, poderão acompanhar a variabilidade ambiental mesmo em grandes extensões espaciais (Cañedo-Argüelles *et al.* 2015, Heino *et al.* 2015).

3.10.2 - Medidas de Distância

De acordo com a primeira lei da Geografia, todas as coisas estão relacionadas, mas coisas mais próximas estão mais relacionadas do que coisas mais distantes (Tobler 1970). Essa lei constitui um dos pressupostos base em ecologia para compreender o padrão de decaimento de similaridade entre comunidades em função do aumento da distância entre os habitats que elas ocupam. Segundo Nekola & White (1999), esse padrão é devido a: i) condições ambientais locais variam ao longo de gradientes e, portanto, selecionam espécies adaptadas às condições locais; ii) distância espacial e características da paisagem afetam a taxa de dispersão de organismos.

A distância ambiental está relacionada ao conceito de nicho ecológico multidimensional ou hipervolumétrico (Hutchinson 1957). As dimensões do nicho correspondem aos limites de tolerância de condições (aquilo que não é consumido, p. ex. pH, temperatura da água) e recursos (aquilo que é consumido, p. ex. detritos foliares, presas) necessários ao desenvolvimento do organismo (Begon *et al.* 2007). O nicho fundamental se refere às condições e recursos do ambiente

que possibilitam a existência da espécie indefinidamente (hipervolume máximo), enquanto que o nicho realizado considera que a existência da espécie pode estar condicionada por interações entre outras espécies, constituindo assim um espaço hipervolumétrico menor dentro do nicho fundamental (Odum & Barrett 2007). A distância ambiental é calculada com base em um conjunto de variáveis mensuradas em escala local que descrevem o nicho ecológico de uma espécie (Heino 2013). As variáveis mais comumente utilizadas em estudos de metacomunidades em riachos são: parâmetros físicos e químicos na coluna d'água (p. ex. pH, condutividade elétrica, nutrientes), composição de substratos (p. ex. blocos, cascalho, areia, detritos foliares) e condições de vegetação ripária (p. ex. composição e estrutura de cobertura de dossel) (Brown & Swan 2010, Cañedo-Argüelles *et al.* 2015, Saito *et al.* 2015, Sarremejane *et al.* 2017). Poucos estudos de metacomunidades, entretanto, têm sido conduzidos em riachos sob efeito de pressões antrópicas (Heino 2013). Por exemplo, o uso do solo por humanos gera uma série de estressores que alteram as condições ambientais locais (aumento nas concentrações de nutrientes e sedimentos finos) (Allan 2004). Em riachos sob efeito de pressões antrópicas, é crucial selecionar variáveis ambientais que reflitam não apenas a variabilidade ambiental natural, mas também o efeito de estressores sobre a composição de comunidades locais (Feld *et al.* 2016).

A distância física entre os habitats é calculada com base na teoria de grafos (Urban *et al.* 2009, Heino *et al.* 2017). Um grafo é definido como um conjunto de nós, denominados de vértices, que são conectados por ligações, denominadas de arestas (Urban *et al.* 2009). A teoria de grafos surgiu em 1736, quando Leonhard Euler propôs um modelo matemático para resolver o problema das sete pontes de Königsberg. O problema consistia em caminhar por toda a cidade cruzando cada uma de suas sete pontes apenas uma vez. Em ecologia da paisagem, os nós de um grafo representam os habitats e as ligações representam o fluxo de dispersão entre os habitats (Urban *et al.* 2009). A teoria de grafos é amplamente aplicada à ecologia da paisagem para analisar padrões de conectividade entre habitats através de rotas de dispersão, com o objetivo de identificar áreas prioritárias para a conservação de biodiversidade (Turner & Gardner 2015).

Há uma série de medidas de distância calculadas com base na teoria de grafos que são utilizadas como proxies de dispersão, incluindo: distância de rede de drenagem, distância euclidiana e distância de custo (Heino *et al.* 2017). Essas distâncias são metaforicamente conhecidas como: “como os peixes nadam” (rede de drenagem), “como os corvos voam” (euclidiana) e “como as raposas correm” (custo) (Kärnä *et al.* 2015). A distância de rede de drenagem pressupõe que os organismos se dispersam estritamente dentro do canal do rio, sendo dispersos em razão da força e direção do fluxo (Altermatt 2013). Dentre eles, os peixes se dispersam de forma ativa, enquanto os invertebrados, tais como moluscos e insetos imaturos, se dispersam passivamente por deriva (isto é, são levados pelo fluxo; Tonkin *et al.* 2018). No caso dos insetos adultos alados, a rede de drenagem também constitui uma importante rota de dispersão aérea. Tal fato está relacionado ao comportamento de oviposição das fêmeas que voam a montante para compensar a dispersão passiva por deriva (Bilton *et al.* 2001, Heino & Peckarsky 2014). A distância euclidiana corresponde à distância mais curta em linha reta entre dois pontos, sendo facilmente calculada através de coordenadas geográficas (Heino *et al.* 2017). A distância euclidiana é a medida de distância mais comumente utilizada em estudos de metacomunidades (Soininen *et al.* 2007, Heino *et al.* 2015). No entanto, uma das limitações deste proxy é que organismos se movendo na paisagem não necessariamente buscam o caminho mais curto, mas talvez o de menor custo (McRae 2006, Zeller *et al.* 2012). A distância de custo considera que características de paisagem podem restringir o movimento de dispersão entre habitats (Heino *et al.* 2017). Distâncias de custo são calculadas com base em mapas de superfícies de custo, tais como variações na altitude (p. ex. morros e vales) e perda de conectividade terrestre entre habitats devido à fragmentação da paisagem (Jacobson & Peres-Neto 2010, Baguette *et al.* 2013). Variações na altitude entre dois locais representam um custo à dispersão de insetos voadores, uma vez que será necessário maior gasto energético empregado em estruturas de voo (Kärnä *et al.* 2015).

A fragmentação e perda de conectividade da paisagem terrestre diminui a probabilidade de dispersão em diversos grupos biológicos, como mamíferos e

aves (Zeller *et al.* 2012, Baguette *et al.* 2013). Embora seja bem documentado que o uso do solo por humanos altera a integridade de ecossistemas aquáticos, e em consequência as comunidades de macroinvertebrados bentônicos, pouco se sabe se alterações na paisagem terrestre afetariam a dispersão de insetos adultos alados. Espera-se que a perda de vegetação natural entre riachos diminua a probabilidade de dispersão de insetos adultos alados uma vez que os requerimentos fisiológicos desses organismos poderão ser afetados pelas condições adversas desses ambientes, como aumento da temperatura do ar, diminuição da umidade e exposição a predadores (Urban *et al.* 2006, Carlson *et al.* 2016). A distância de uso do solo pode ser calculada com base no conceito de hemerobia, proposto pelo botânico alemão J. Jalas em 1955. O termo hemerobia provém das palavras gregas hémeros (cultivado, domesticado) e bíos (vida). O hemerobia foi primeiramente utilizado para mensurar os impactos antrópicos sobre a vegetação natural. Atualmente, é considerado uma medida que integra os impactos antrópicos em nível de ecossistemas (Walz & Stein 2014). Os graus de hemerobia variam em uma escala numérica onde o menor valor corresponde a paisagens minimamente impactadas, e o maior valor àquelas severamente impactadas.

3.11 - Monitoramento Participativo de Qualidade de Água: a Ciência Cidadã na Avaliação de Integridade Ecológica

Os ecossistemas aquáticos continentais e sua biodiversidade constituem um valioso recurso natural em termos econômicos, culturais, estéticos, científicos e educacionais, sendo sua conservação e gestão fundamentais para os interesses humanos, de nações e seus governos (Adaka *et al.* 2014). Os ecossistemas naturais são sistemas complexos que são constantemente expostos a uma série de estressores, cujas estruturas e efeitos cumulativos ainda são pouco compreendidos (Townsend *et al.* 2011). Um ecossistema pode ser considerado saudável quando seu potencial intrínseco é atingido, sua condição é estável e sua capacidade de autodepuração é preservada, mesmo quando perturbado (Karr 2006). Assim, avaliar a integridade de ecossistemas deve considerar aspectos físicos (condições

de habitat e seu entorno), químicos (composição da água e sedimentos) e comunidades biológicas (organismos aquáticos) (Manolakos *et al.* 2007).

Atividades humanas têm alterado características naturais dos ecossistemas, refletindo em perdas significativas de espécies. Impactos antrópicos incluem eutrofização, acidificação, mudanças de usos da terra, bem como alterações na conectividade de ecossistemas e suas condições físicas (Ormerod *et al.* 2010). Essas alterações antropogênicas prevalecem em escalas locais, mas podem ter repercussão global (Hughes *et al.* 2014). Os ecossistemas de água doce são afetados tanto física como biologicamente quando incorporados em uma matriz terrestre fortemente alterada por atividades humanas, fazendo parte de uma bacia de drenagem com contornos de degradação ambiental (Brown & Swan 2010). Os principais impactos nos ecossistemas aquáticos continentais são causados por uso do solo desordenado e crescimento não planejado de cidades, incluindo desflorestamento de vegetação nativa, impermeabilização de solos, mudanças físicas nos ecossistemas aquáticos, retirada de mata ripária. Como consequência, observa-se a perda de bens e serviços ecossistêmicos oferecidos por rios urbanos, incluindo o fornecimento de água e proteção de comunidades aquáticas com espécies destinadas à alimentação humana, dentre outros (Weber & Puissant 2003, Macedo *et al.* 2016).

Mudanças em condições ecológicas de bacias hidrográficas ocorrem devido a inúmeras atividades humanas (Allan & Castillo 2007). Essas mudanças podem influenciar os parâmetros químicos da água (p. ex. excesso de nutrientes devido ao lançamento de esgotos), a estrutura física dos habitats (p. ex. mudança na estrutura da vegetação da zona ripária e, portanto, na ciclagem de nutrientes) e, conseqüentemente, a composição de comunidades biológicas (p. ex. aumento na densidade de algas e organismos resistentes a modificações por atividades antrópicas) (Figura 25).

FIGURA 25 – Caracterização de ecossistemas aquáticos em relação à utilização e proteção de seu entorno: condições de referência, alterados ou impactados.

Em estudos de avaliação ecológica em rios urbanos impactados, são implementadas ações voltadas para a conservação dos ecossistemas em seu estado natural, fortalecendo a aliança entre movimentos ambientais e sociais. Portanto, o papel da população em ações participativas tem sido cada vez mais valorizado nas propostas de políticas públicas (Kohler & Brondizio 2017). Desta forma, quanto maior o nível de participação e envolvimento da população em propostas de conservação, melhores serão suas ações junto à tomada de decisões pelo poder público (Bontempo *et al.* 2012).

Uma solução para os problemas ambientais urbanos é o engajamento da sociedade em atividades de pesquisa, a chamada ciência cidadã, subsidiando a busca de soluções e a participação ativa na gestão ambiental (Irwin 1998). Com base neste novo foco de soluções ambientais, moradores ribeirinhos podem participar ativamente dos estudos ambientais e de seus recursos após um adequado treinamento (Buss 2008). Essa afirmativa está definida na Agenda 21, que propõe que o manejo de recursos hídricos deve ser realizado envolvendo o treinamento e capacitação de pessoal em todos os planos (Brasil 1995). Considerando as dimensões do território brasileiro e as características de seus corpos d'água, a carência de dados sobre a qualidade ambiental de seus recursos hídricos é evidente e, na maioria dos casos, tal avaliação compreende apenas análises físicas, químicas e/ou bacteriológicas da água (Buss *et al.* 2003).

A partir da estreita interação entre gestores, público escolar e outros atores

sociais importantes (p. ex. comunidade civil organizada), é possível realizar levantamentos de qualidade de águas em microbacias urbanas, somando esforços em prol de um maior engajamento e percepção da sociedade sobre os problemas ambientais (Figura 26).

FIGURA 26 – Problemas ambientais comuns (p. ex. acúmulo de lixo e contaminação direta de recursos hídricos) em ambientes aquáticos urbanos.

O engajamento da sociedade através de atividades de ciência cidadã é capaz de alterar a relação entre perturbação humana e ecossistemas aquáticos urbanos de quatro maneiras: 1) encorajando iniciativas relacionadas à manutenção de matas ciliares (Aronson *et al.* 2010); 2) aumentando pressões sociais para o tratamento de esgoto e saneamento básico (Mordock & Krasny 2001); 3) ampliando a participação pública em reuniões político-ambientais (Lemos & Farias De Oliveira 2004); e 4) melhorando a manutenção de áreas urbanas protegidas (Palomo *et al.*

2011). A prática da ciência cidadã com a comunidade ribeirinha pode compensar a incapacidade das ações do governo e a falta de pessoal qualificado para diagnosticar e monitorar a qualidade ecológica de ecossistemas aquáticos (Conrad & Hilchey 2011). O potencial científico de um monitoramento participativo é comprovado e pode ser uma alternativa para promover uma maior conscientização da comunidade ao propor ações de mitigação e reabilitação. Nesta perspectiva, cidadãos conscientes e participativos seriam responsáveis, em parte, pela manutenção dos serviços ecossistêmicos fornecidos pelos cursos d'água urbanos (Haase *et al.* 2014; Figura 27).

FIGURA 27 – Uma proposta de manutenção de rios urbanos em um futuro onde uma sociedade participativa exerça seu papel na cidadania.

3.12 - Mensagem dos Autores

Neste capítulo, apresentamos a síntese de vários conceitos e termos utilizados nas abordagens ecológicas para a conservação e manejo de bacias hidrográficas. Discutimos a importância do uso de indicadores biológicos no monitoramento ambiental e na avaliação de integridade biótica de ecossistemas aquáticos. Mos-

tramos que nos últimos anos as abordagens tradicionais para avaliar condições ecológicas e influência de distúrbios antrópicos em ecossistemas aquáticos têm mudado, deixando de utilizar apenas índices baseados na riqueza e diversidade de espécies, por indicadores ecológicos mais robustos, baseados em atributos funcionais, termodinâmicos e isótopos estáveis. Abordamos como comunidades biológicas podem ser analisadas como uma metacomunidade, que considera a importância da extensão espacial, atributos de dispersão e medidas de distâncias. Mostramos também que o monitoramento participativo através do engajamento da sociedade em atividades de pesquisa pode ser importante ferramenta na conscientização da comunidade e na avaliação de qualidade ambiental. Por fim, as abordagens ecológicas para avaliação de integridade biótica de ecossistemas aquáticos aqui apresentadas são ferramentas essenciais para o manejo e conservação de bacias hidrográficas.

3.13 - Referências

- Adaka, G.S., Udoh, J.P. & Onyeukwu, D.C. 2014. Freshwater fish diversity of a tropical rainforest river in Southeast Nigeria. *Advances in Life Science and Technology* 23: 16–23.
- Allan, J.D. & Castillo, M.M. 2007. *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Dordrecht, NL: Springer Netherlands.
- Altermatt, F. 2013. Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. *Aquatic Ecology* 47: 365–377.
- Archaimbault, V., Usseglio-Polatera, P., Garric, J., Wasson, J.G. & Babut, M. 2010. Assessing pollution of toxic sediment in streams using bio-ecological traits of benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 55(7): 1430–1446.
- Aronson, J., Blignaut, J.N., Milton, S.J., Le Maitre, D., Esler, K.J., Limouzin, A., Fontaine, C., de Wit, M.P., Mugido, W., Prinsloo, P., van der Elst, L. & Lederer,

N. 2010. Are socioeconomic benefits of restoration adequately quantified? A meta-analysis of recent papers (2000-2008) in Restoration Ecology and 12 other scientific journals. *Restoration Ecology* 18(2): 143–154.

Baguette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, V.M. & Turlure, C. 2013. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* 88(2): 310–326.

Baker, M.E. & King, R.S. 2010. A new method for detecting and interpreting biodiversity and ecological community thresholds. *Methods in Ecology and Evolution* 1(1): 25–37.

Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A. & Macleod, H. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73(5): 1007–1012.

Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1990. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 2nd Ed. Boston, MA.

Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2007. *Ecologia: de Indivíduos a Ecosistemas*. 4ª ed. Porto Alegre, Brasil: Artmed.

Benda, L., Hassan, M.A., Church, M. & May, C.L. 2006. Geomorphology of steep-land headwaters: the transition from hillslopes to channels. *Journal of the American Water Resources Association* 42(6): 835–851.

Bentivoglio, F., Calizza, E., Rossi, D., Carlino, P., Careddu, G., Rossi, L. & Costantini, M.L. 2016. Site-scale isotopic variations along a river course help localize drainage basin influence on river food webs. *Hydrobiologia* 770(1): 257–272.

Bilton, D.T., Freeland, J.R. & Okamura, B. 2001. Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32(1): 159–181.

Blanchette, M.L., Davis, A.M., Jardine, T.D. & Pearson, R.G. 2014. Omnivory and opportunism characterize food webs in a large dry-tropics river system. *Freshwater Science* 33(1): 142–158.

Boecklen, W.J., Yarnes, C.T., Cook, B.A. & James, A.C. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42(1): 411–440.

Bonada, N., Dolédec, S. & Statzner, B. 2007. Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology* 13(8): 1658–1671.

Bonada, N., Dolédec, S. & Statzner, B. 2012. Spatial autocorrelation patterns of stream invertebrates: exogenous and endogenous factors. *Journal of Biogeography* 39(1): 56–68.

Bonada, N., Prat, N., Resh, V.H. & Statzner, B. 2006. Developments in aquatic insect biomonitoring: a comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology* 51(1): 495–523.

Bontempo, V., Olivier, C., Moreira, C. & Oliveira, G. 2012. Gestão de águas urbanas em Belo Horizonte: avanços e retrocessos. *Revista de Gestão de Água da América Latina* 9(1): 5–16.

Brasil 1995. *Agenda 21 - Conferência das Nações Unidas sobre o Meio Ambiente e Desenvolvimento (1992: Rio de Janeiro)*.

Brasil 2005. *Resolução CONAMA nº 357 de 17 de março de 2005. Dispõe sobre a classificação dos corpos de água e diretrizes ambientais para o seu enquadramento, bem como estabelece as condições e padrões de lançamento de efluentes, e dá outras providências*. 2005. Conselho Nacional do Meio Ambiente, Brasília, Brasil.

Brittain, J.E. & Eikeland, T.J. 1988. Invertebrate drift - a review. *Hydrobiologia* 166(1): 77–93.

Brown, B.L. & Swan, C.M. 2010. Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *Journal of Animal Ecology* 79(3): 571–580.

Brown, B.L., Swan, C.M., Auerbach, D.A., Grant, E.H.C., Hitt, N.P., Maloney, K.O., Patrick, C., Grant, E.H.C. & Hitt, N.P. 2011. Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 30(1): 310–327.

Buss, D.F. 2008. Desenvolvimento de um índice biológico para uso de voluntários na avaliação da qualidade da água de rios. *Oecologia Brasiliensis* 12(3): 516–526.

Buss, D.F., Baptista, D.F. & Nessimian, J.L. 2003. Bases conceituais para a aplicação de biomonitoramento em programas de avaliação da qualidade da água de rios. *Cadernos de Saúde Pública* 19(2): 465–473.

Callisto, M., Moretti, M. & Goulart, M. 2001. Macroinvertebrados bentônicos como ferramenta para avaliar a saúde de riachos. *Revista Brasileira de Recursos Hídricos* 6: 71–82.

Calow, P.P. 2009. *Blackwell's Concise Encyclopedia of Ecology*. 11 th. Malden, MA: John Wiley & Sons.

Cañedo-Argüelles, M., Boersma, K.S., Bogan, M.T., Olden, J.D., Phillipsen, I., Schriever, T.A. & Lytle, D.A. 2015. Dispersal strength determines meta-community structure in a dendritic riverine network. *Journal of Biogeography* 42(4): 778–790.

Cao, C. & X. Liu, 2013. Description of the final-instar larva and pupa of *Acanthacorydalis orientalis* (McLachlan, 1899) (Megaloptera: Corydalidae) with some life history notes. *Zootaxa* 3691: 145-152.

Carlson, P.E., Mckie, B.G., Sandin, L. & Johnson, R.K. 2016. Strong land-use effects on the dispersal patterns of adult stream insects: implications for transfers of aquatic subsidies to terrestrial consumers. *Freshwater Biology* 61(6): 848–861.

Carvalho, D.R., Castro, D.M.P., Callisto, M., Moreira, M.Z. & Pompeu, P.S. 2017. The trophic structure of fish communities from streams in the Brazilian Cerrado

under different land uses: an approach using stable isotopes. *Hydrobiologia* 795(1): 199–217.

Castro, D.M.P., Carvalho, D.R., Pompeu, P.S., Moreira, M.Z., Nardoto, G.B. & Callisto, M. 2016. Land use influences niche size and the assimilation of resources by benthic macroinvertebrates in tropical headwater streams. *PLoS ONE* 11(3): e0150527.

Castro, D.M.P., Dolédec, S. & Callisto, M. 2017. Landscape variables influence taxonomic and trait composition of insect assemblages in Neotropical Savanna streams. *Freshwater Biology* 62(8): 1472–1486.

Clavel, J., Julliard, R. & Devictor, V. 2011. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* 9(4): 222–228.

Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G. & Bullock, J.M. 2012. *Dispersal in Ecology and Evolution*. 2nd Ed. Oxford, UK: Oxford University Press.

Conrad, C.C. & Hilchey, K.G. 2011. A review of citizen science and community-based environmental monitoring: issues and opportunities. *Environmental Monitoring and Assessment* 176(1–4): 273–291.

Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8(11): 1175–1182.

Couceiro, S.R.M., Hamada, N., Forsberg, B.R., Pimentel, T.P. & Luz, S.L.B. 2012. A macroinvertebrate multimetric index to evaluate the biological condition of streams in the Central Amazon region of Brazil. *Ecological Indicators* 18: 118–125.

Covich, A.P., Palmer, M.A. & Crowl, T.A. 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. *BioScience* 49(2): 119–127.

Culp, J.M., Armanini, D.G., Dunbar, M.J., Orlofske, J.M., LeRoy Poff, N., Pollard, A.I., Yates, A.G. & Hose, G.C. 2011. Incorporating traits in aquatic biomonitoring to enhance causal diagnosis and prediction. *Integrated Environmental Assessment and Management* 7(2): 187–197.

Cummins, K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 18(1): 183–206.

Dale, V.H. & Beyeler, S.C. 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1(1): 3–10.

Davies, S.P. & Jackson, S.K. 2006. The biological condition gradient: a descriptive model for interpreting change in aquatic ecosystems. *Ecological Applications* 16(4): 1251–1266.

Davis, A.M., Blanchette, M.L., Pusey, B.J., Jardine, T.D. & Pearson, R.G. 2012. Gut content and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river. *Freshwater Biology* 57(10): 2156–2172.

Delong, M.D. & Thorp, J.H. 2006. Significance of instream autotrophs in trophic dynamics of the Upper Mississippi river. *Oecologia* 147(1): 76–85.

Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S. & Mouquet, N. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47(1): 15–25.

Diaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11): 646–655.

Dodds, W. 2009. *Laws, Theories, and Patterns in Ecology*. Berkeley, CA: University of California Press.

Dolédec, S., Phillips, N., Scarsbrook, M., Riley, R.H. & Townsend, C.R. 2006. Comparison of structural and functional approaches to determining landuse effects on grassland stream invertebrate communities. *Journal of the North American Benthological Society* 25(1): 44–60.

Dolédec, S., Phillips, N. & Townsend, C. 2011. Invertebrate community responses to land use at a broad spatial scale: trait and taxonomic measures compared in New Zealand rivers. *Freshwater Biology* 56(8): 1670–1688.

Dolédéc, S., Statzner, B. & Bournard, M. 1999. Species traits for future biomonitoring across ecoregions: patterns along a human-impacted river. *Freshwater Biology* 42(4): 737–758.

Domínguez, E., Molineri, C., Pescador, M., Hubbard, M.D. & Nieto, C. 2006. *Ephemeroptera of South America*. Sofia, Bulgaria: Pensoft Pub.

Dudgeon, D. 1994. The influence of riparian vegetation on macroinvertebrate community structure and functional organization in six New Guinea streams. *Hydrobiologia* 294(1): 65–85.

Eichhorn, M.P. 2016. Organisation at the community scale. In: *Natural Systems: The Organisation of Life*. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd, 131–160.

Elton, C.S. 1927. *Animal Ecology*. New York: Macmillan Co.

Enquist, B.J., Norberg, J., Bonser, S.P., Violle, C., Webb, C.T., Henderson, A., Sloat, L.L. & Savage, V.M. 2015. Scaling from traits to ecosystems: Developing a general trait driver theory via integrating trait-based and metabolic scaling theories. *Advances in Ecological Research* 52: 249–318.

Erős, T., Takács, P., Specziár, A., Schmera, D. & Sály, P. 2017. Effect of landscape context on fish metacommunity structuring in stream networks. *Freshwater Biology* 62: 215–228.

Fauth, J.E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, Jr., W.J., Buskirk, J. Van & McCollum, S.A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist* 147(2): 282.

Feld, C.K., Segurado, P. & Gutiérrez-Cánovas, C. 2016. Analysing the impact of multiple stressors in aquatic biomonitoring data: A ‘cookbook’ with applications in R. *Science of the Total Environment*. 573: 1320–1339.

Ferreira, A., Cyrino, J.E.P., Duarte-Neto, P.J. & Martinelli, L.A. 2012. Permeability of riparian forest strips in agricultural, small subtropical watersheds in South-eastern Brazil. *Marine and Freshwater Research* 63(12): 1272–1282.

Firmiano, K.R., Ligeiro, R., Macedo, D.R., Juen, L., Hughes, R.M. & Callisto, M. 2017. Mayfly bioindicator thresholds for several anthropogenic disturbances in Neotropical Savanna streams. *Ecological Indicators* 74: 276–284.

Fisher, S.G. & Likens, G.E. 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecological Monographs* 43(4): 421–439.

Floury, M., Usseglio-Polatera, P., Delattre, C. & Souchon, Y. 2017. Assessing long-term effects of multiple, potentially confounded drivers in ecosystems from species traits. *Global Change Biology* 23(6): 2297–2307.

Freedman, B. 1989. *Environmental Ecology: The Impacts of Pollution and other Stresses on Ecosystem Structure and Function*. New York, NY: Academic Press.

Friberg, N. 2014. Impacts and indicators of change in lotic ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water* 1(6): 513–531.

Frissell, C.A., Liss, W.J., Warren, C.E. & Hurley, M.D. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context. *Environmental Management* 10(2): 199–214.

Futuyma, D.J. & Moreno, G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution Systematics* 19(20): 207–233.

Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., Tschardtke, T., Weisser, W. & Bommarco, R. 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282(1801): 20142620.

Golley, F.B. 1961. Energy values of ecological materials. *Ecology* 42(3): 581–584.

Greaver, T.L., Clark, C.M., Compton, J.E., Vallano, D., Talhelm, A.F., Weaver, C.P., Band, L.E., Baron, J.S., Davidson, E.A., Tague, C.L., Felker-Quinn, E., Lynch,

J.A., Herrick, J.D., Liu, L., Goodale, C.L., Novak, K.J. & Haeuber, R.A. 2016. Key ecological responses to nitrogen are altered by climate change. *Nature Climate Change* 6(9): 836–843.

Haase, D., Larondelle, N., Andersson, E., Artmann, M., Borgström, S., Breuste, J., Gomez-Baggethun, E., Gren, Å., Hamstead, Z., Hansen, R., Kabisch, N., Kremer, P., Langemeyer, J., Rall, E.L., McPhearson, T., Pauleit, S., Qureshi, S., Schwarz, N., Voigt, A., Wurster, D. & Elmqvist, T. 2014. A quantitative review of urban ecosystem service assessments: concepts, models, and implementation. *Ambio* 43(4): 413–433.

Heino, J. 2001. Regional gradient analysis of freshwater biota: Do similar biogeographic patterns exist among multiple taxonomic groups? *Journal of Biogeography* 28(1): 69–76.

Heino, J. 2013. The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological Reviews* 88(1): 166–178.

Heino, J., Alahuhta, J., Ala-Hulkko, T., Antikainen, H., Bini, L.M., Bonada, N., Datry, T., Erős, T., Hjort, J., Kotavaara, O., Melo, A.S. & Soininen, J. 2017. Integrating dispersal proxies in ecological and environmental research in the freshwater realm. *Environmental Reviews* 25(3): 334–349.

Heino, J., Melo, A.S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S. & Bini, L.M. 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* 60(5): 845–869.

Heino, J. & Peckarsky, B.L. 2014. Integrating behavioral, population and large-scale approaches for understanding stream insect communities. *Current Opinion in Insect Science* 2: 7–13.

Hendry, A.P., Gotanda, K.M. & Svensson, E.I. 2017. Human influences on evolution, and the ecological and societal consequences. *Philosophical Transactions Royal Society B* 372(1712): 20160028.

Hering, D., Feld, C.K., Moog, O. & Ofenböck, T. 2006. Cook book for the development of a Multimetric Index for biological condition of aquatic ecosystems: Experiences from the European AQEM and STAR projects and related initiatives. *Hydrobiologia* 566(1): 311–324.

Holt, E.A. 2010. Bioindicators: using organisms to measure environmental impacts. *Nature Education Knowledge* 3(10): 1–8.

Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Hughes, R.M., Dunham, S., Maas-Hebner, K.G., Yeakley, J.A., Harte, M., Molina, N., Shock, C.C. & Kaczynski, V.W. 2014. A review of urban water body challenges and approaches: (2) mitigating effects of future urbanization. *Fisheries* 39(1): 30–40.

Hutchinson, G.E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415–427.

Hutchinson, G.E. 1941. Limnological studies in Connecticut: IV. The mechanisms of intermediary metabolism in stratified lakes. *Ecological Monographs* 11(1): 21–60.

Irwin, A. 1998. *Ciência Cidadã: Um Estudo das Pessoas, Especialização e Desenvolvimento Sustentável*. Lisboa, Portugal: Piaget.

Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C. & Bearhop, S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80(3): 595–602.

Jackson, M.C., Grey, J., Miller, K., Britton, J.R. & Donohue, I. 2016. Dietary niche constriction when invaders meet natives: evidence from freshwater decapods. *Journal of Animal Ecology* 85(4): 1098–1107.

Jacobson, B. & Peres-Neto, P.R. 2010. Quantifying and disentangling dispersal in

metacommunities: How close have we come? How far is there to go? *Landscape Ecology* 25(4): 495–507.

Jardine, T.D., Curry, R.A., Heard, K.S. & Cunjak, R.A. 2005. High fidelity: isotopic relationship between stream invertebrates and their gut contents. *Journal of the North American Benthological Society* 24(2): 290–299.

Jonsson, M., Burrows, R.M., Lidman, J., Fältström, E., Laudon, H. & Sponseller, R.A. 2017. Land use influences macroinvertebrate community composition in boreal headwaters through altered stream conditions. *Ambio* 46(3): 311–323.

Jørgensen, S.E. 2006. Application of holistic thermodynamic indicators. *Ecological Indicators* 6(1): 24–29.

Jørgensen, S.E. 2007a. An integrated ecosystem theory. *Annals of the European Academy of Sciences* 2006–2007: 19–33.

Jørgensen, S.E. 2007b. Description of aquatic ecosystem's development by exergy and exergy destruction. *Ecological Modelling* 204(1–2): 22–28.

Jørgensen, S.E. 2007c. Evolution and exergy. *Ecological Modelling* 203(3–4): 490–494.

Jørgensen, S.E. 2009. *The application of structurally dynamic models in ecology and ecotoxicology*. In Devillers, J. (ed.). *Emerging Topics in Ecotoxicology*. Boston, MA: Springer US.

Jørgensen, S.E., Ladegaard, N., Debeljak, M. & Marques, J.C. 2005. Calculations of exergy for organisms. *Ecological Modelling* 185(2–4): 165–175.

Jørgensen, S.E. & Mejer, H. 1977. Ecological buffer capacity. *Ecological Modelling* 3(1): 39–61.

Jørgensen, S.E., Nielsen, S.N. & Mejer, H. 1995. Emergy, environ, exergy and ecological modelling. *Ecological Modelling* 77(2–3): 99–109.

Jørgensen, S.E. & Nielsen, S.N. 2007. Application of exergy as thermodynamic indicator in ecology. *Energy* 32(5): 673–685.

Junk, W.J., Bayley, P.B. & Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication Of Fisheries And Aquatic Sciences*. 106(1): 110–127.

Kärnä, O.M., Grönroos, M., Antikainen, H., Hjort, J., Ilmonen, J., Paasivirta, L. & Heino, J. 2015. Inferring the effects of potential dispersal routes on the metacommunity structure of stream insects: as the crow flies, as the fish swims or as the fox runs? *Journal of Animal Ecology* 84(5): 1342–1353.

Karr, J.R. 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* 6(6): 21–27.

Karr, J.R. 1999. Defining and measuring river health. *Freshwater Biology* 41(2): 221–234.

Karr, J.R. 2006. Seven Foundations of Biological Monitoring and Assessment. *Biologia Ambientale* 20(2): 7–18.

King, R.S. & Baker, M.E. 2014. Use, misuse, and limitations of Threshold Indicator Taxa Analysis (TITAN) for natural resource management. In: Guntenspergen, G.R. (ed.). *Application of Threshold Concepts in Natural Resource Decision Making*. New York, NY: Springer, 231–254.

Kohler, F. & Brondizio, E.S. 2017. Considering the needs of indigenous and local populations in conservation programs. *Conservation Biology* 31(2): 245–251.

Kong, X.Z., Jørgensen, S.E., He, W., Qin, N. & Xu, F.L. 2013. Predicting the restoration effects by a structural dynamic approach in lake Chaohu, China. *Ecological Modelling* 266(1): 73–85.

Krebs, C. 1985. *The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 3rd ed. New York, NY: Harper & Row.

Di Lascio, A., Rossi, L., Carlino, P., Calizza, E., Rossi, D. & Costantini, M.L. 2013. Stable isotope variation in macroinvertebrates indicates anthropogenic disturbance along an urban stretch of the river Tiber (Rome, Italy). *Ecological Indicators* 28: 107–114.

Layman, C.A., Arrington, D.A., Montana, C.G. & Post, D.M. 2007. Can stable isotope ratio provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88(1): 42–48.

Leberfinger, K., Bohman, I. & Herrmann, J. 2011. The importance of terrestrial resource subsidies for shredders in open-canopy streams revealed by stable isotope analysis. *Freshwater Biology* 56(3): 470–480.

Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7(7): 601–613.

Lemos, M.C. & Farias De Oliveira, J.L. 2004. Can water reform survive politics? Institutional change and river basin management in Ceará, Northeast Brazil. *World Development* 32(12): 2121–2137.

Levinton, J.S. 2016. *Marine Biology. Function, Biodiversity, Ecology*. 4th ed. Oxford, UK: Oxford University Press.

Linares, M.S., Callisto, M. & Marques, J.C. 2017. Invasive bivalves increase benthic communities complexity in neotropical reservoirs. *Ecological Indicators* 75: 279–285.

Linares, M.S., Callisto, M. & Marques, J.C. 2018a. Compliance of secondary production and eco-exergy as indicators of benthic macroinvertebrates assemblages' response to canopy cover conditions in Neotropical headwater streams. *Science of The Total Environment* 613–614: 1543–1550.

Linares, M.S., Callisto, M. & Marques, J.C. 2018b. Thermodynamic based indicators illustrate how a run-of-river impoundment in Neotropical Savanna attracts invasive species and alters the benthic macroinvertebrate assemblages' complexity. *Ecological Indicators* 88: 181–189.

Lindeman, R.L. 1942. The trophic dynamics aspect of ecology. *Ecology* 23(4): 399–418.

Logue, J.B., Mouquet, N., Peter, H. & Hillebrand, H. 2011. Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* 26(9): 482–491.

Lorion, C.M. & Kennedy, B.P. 2009. Relationships between deforestation, riparian forest buffers and benthic macroinvertebrates in neotropical headwater streams. *Freshwater Biology* 54(1): 165–180.

Ludovisi, A. 2014. Effectiveness of entropy-based functions in the analysis of ecosystem state and development. *Ecological Indicators* 36: 617–623.

Ludovisi, A. & Jørgensen, S.E. 2009. Comparison of exergy found by a classical thermodynamic approach and by the use of the information stored in the genome. *Ecological Modelling* 220(16): 1897–1903.

Macedo, D.R., Hughes, R.M., Ferreira, W.R., Firmiano, K.R., Silva, D.R.O., Ligeiro, R., Kaufmann, P.R. & Callisto, M. 2016. Development of a benthic macroinvertebrate multimetric index (MMI) for Neotropical Savanna headwater streams. *Ecological Indicators* 64: 132–141.

Macedo, D.R., Hughes, R.M., Ligeiro, R., Ferreira, W.R., Castro, M.A., Junqueira, N.T., Oliveira, D.R., Firmiano, K.R., Kaufmann, P.R., Pompeu, P.S. & Callisto, M. 2014. The relative influence of catchment and site variables on fish and macroinvertebrate richness in Cerrado biome streams. *Landscape Ecology* 29(6): 1001–1016.

Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford, UK: Blackwell Science Ltd.

Manetta, G.I., Benedito-Cecilio, E. & Martinelli, M. 2003. Carbon sources and trophic position of the main species of fishes of Baía river, Paraná river floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63(2): 283–290.

Manolakos, E., Virani, H. & Novotny, V. 2007. Extracting knowledge on the links between the water body stressors and biotic integrity. *Water Research* 41(18): 4041–4050.

Marchi, M., Jørgensen, S.E., Bécáres, E., Fernández-Aláez, C., Rodríguez, C., Fernández-Aláez, M., Pulselli, F.M., Marchettini, N. & Bastianoni, S. 2012. Effects of eutrophication and exotic crayfish on health status of two Spanish lakes: a joint application of ecological indicators. *Ecological Indicators* 20: 92–100.

Marques, J.C., Nielsen, S.N., Pardal, M.A. & Jørgensen, S.E. 2003. Impact of eutrophication and river management within a framework of ecosystem theories. *Ecological Modelling* 166(1–2): 147–168.

Marques, J.C., Pardal, M.Â., Nielsen, S.N. & Jørgensen, S.E. 1997. Analysis of the properties of exergy and biodiversity along an estuarine gradient of eutrophication. *Ecological Modelling* 102(1): 155–167.

Marzin, A., Verdonschot, P.F.M. & Pont, D. 2013. The relative influence of catchment, riparian corridor, and reach-scale anthropogenic pressures on fish and macroinvertebrate assemblages in French rivers. *Hydrobiologia* 704(1): 375–388.

McGill, B., Enquist, B., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21(4): 178–185.

McRae, B.H. 2006. Isolation by resistance. *Evolution* 60(8): 1551–1561.

Medeiros, E.S.F. & Arthington, A.H. 2011. Allochthonous and autochthonous carbon sources for fish in floodplain lagoons of an Australian dryland river. *Environmental Biology of Fishes* 90(1): 1–17.

Menezes, S., Baird, D.J. & Soares, A.M.V.M. 2010. Beyond taxonomy: a review of macroinvertebrate trait-based community descriptors as tools for freshwater biomonitoring. *Journal of Applied Ecology* 47(4): 711–719.

Merritt, R.W., Cummins, K. & Berg, M. 2008. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Fourth. Dubuque, IA: Kendall/Hunt Publishing.

Mishra, S., Sharma, M.P. & Kumar, A. 2015. Assessment of water bodies using Eco-exergy based ecological health index methodology. *Journal of Materials and Environmental Science* 6(9): 2631–2646.

Molles Jr., M. 2012. *Ecology: Concepts and Applications*. 5 th. New York, NY: McGraw-Hill Publishing Company.

Molozzi, J., Salas, F., Callisto, M. & Marques, J.C. 2013. Thermodynamic oriented ecological indicators: Application of Eco-Exergy and Specific Eco-Exergy in capturing environmental changes between disturbed and non-disturbed tropical reservoirs. *Ecological Indicators* 24: 543–551.

Mondy, C.P., Muñoz, I. & Dolédec, S. 2016. Life-history strategies constrain invertebrate community tolerance to multiple stressors: a case study in the Ebro basin. *Science of The Total Environment* 572: 196–206.

Mondy, C.P. & Usseglio-Polatera, P. 2014. Using fuzzy-coded traits to elucidate the non-random role of anthropogenic stress in the functional homogenisation of invertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 59(3): 584–600.

Mondy, C.P., Villeneuve, B., Archaimbault, V. & Usseglio-Polatera, P. 2012. A new macroinvertebrate-based multimetric index (I2M2) to evaluate ecological quality of French wadeable streams fulfilling the WFD demands: a taxonomical and trait approach. *Ecological Indicators* 18: 452–467.

Mordock, K. & Krasny, M.E. 2001. Participatory action research: a theoretical and practical framework for EE. *The Journal of Environmental Education* 32(3): 15–20.

Morin, P.J. 2011. *Community Ecology*. 3 rd. Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell.

Morrissey, C.A., Boldt, A., Mapstone, A., Newton, J. & Ormerod, S.J. 2013. Stable

isotopes as indicators of wastewater effects on the macroinvertebrates of urban rivers. *Hydrobiologia* 700(1): 231–244.

Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28(3): 167–177.

Moya, N., Hughes, R.M., Domínguez, E., Gibon, F.-M., Goitia, E. & Oberdorff, T. 2011. Macroinvertebrate-based multimetric predictive models for evaluating the human impact on biotic condition of Bolivian streams. *Ecological Indicators* 11(3): 840–847.

Nekola, J.C. & White, P.S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26(4): 867–878.

Newsome, S.D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S. & Phillips, D.L. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5(8): 429–436.

Nguyen, T. Van, Cho, W.-S., Kim, H., Jung, I.H., Kim, Y. & Chon, T.-S. 2014. Inferring community properties of benthic macroinvertebrates in streams using Shannon index and exergy. *Frontiers of Earth Science* 8(1): 44–57.

Niemi, G.J. & McDonald, M.E. 2004. Application of ecological indicators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35(1): 89–111.

Odum, E.P. 1953. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia, MA: W.B. Saunders.

Odum, E.P. & Barrett, G.W. 2007. *Fundamentos de Ecologia*. São Paulo, Brasil: Thomson Learning.

Odum, H.T. 1956. Primary production in flowing waters. *Limnology and Oceanography* 1(2): 102–117.

Olden, J.D., Poff, N.L., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19(1): 18–24.

Ormerod, S.J., Dobson, M., Hildrew, A.G. & Townsend, C.R. 2010. Multiple stressors in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* 55: 1–4.

Ormerod, S.J., Rundle, S.D., Lloyd, E.C. & Douglas, A.A. 1993. The influence of riparian management on the habitat structure and macroinvertebrate communities of upland streams draining plantation forests. *Journal of Applied Ecology* 30(1): 13–24.

Pallottini, M., Cappelletti, D., Fabrizi, A., Gaino, E., Goretti, E., Selvaggi, R. & Céréghino, R. 2017. Macroinvertebrate functional trait responses to chemical pollution in agricultural-industrial landscapes. *River Research and Applications* 33(4): 505–513.

Palomo, I., Martín-López, B., López-Santiago, C. & Montes, C. 2011. Participatory scenario planning for protected areas management under the ecosystem services framework: the Doñana social-ecological system in Southwestern Spain. *Ecology and Society* 16(1): 23.

Patrício, J., Salas, F., Pardal, M.Â., Jørgensen, S.E. & Marques, J.C. 2006. Ecological indicators performance during a re-colonisation field experiment and its compliance with ecosystem theories. *Ecological Indicators* 6(1): 43–57.

Perkins, M.J., McDonald, R.A., van Veen, F.J.F., Kelly, S.D., Rees, G. & Bearhop, S. 2014. Application of nitrogen and carbon stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) to quantify food chain length and trophic structure. *PLoS ONE* 9(3): e93281.

Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9(6): 741–758.

Peterson, B.J. & Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18(1): 293–320.

Petsch, D.K. 2016. Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems. *International Review of Hydrobiology* 101(3–4): 113–122.

Poff, N. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 16(2): 391–409.

Post, D. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83(3): 703–718.

Pulselli, F.M., Coscieme, L. & Bastianoni, S. 2011. Ecosystem services as a counterpart of energy flows to ecosystems. *Ecological Modelling* 222(16): 2924–2928.

Reis, R., Kullander, S.O. & Ferraris, C.J. 2003. *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Brasil: EDIPUCRS.

Resh, V.H. 2008. Which group is best? Attributes of different biological assemblages used in freshwater biomonitoring programs. *Environmental Monitoring and Assessment* 138(1–3): 131–8.

Rezende, C.F., Caramaschi, É.M.P. & Mazzoni, R. 2008. Fluxo de energia em comunidades aquáticas, com ênfase em ecossistemas lóticos. *Oecologia Brasiliensia* 12(4): 626–639.

Ricklefs, R.E. 2010. *A Economia da Natureza*. 6ª ed. Rio de Janeiro, Brasil: Guanabara Koogan.

Ricklefs, R.E. & Miller, G.L. 1999. *Ecology*. 4th ed. New York, NY: W.H. Freeman and Company.

Rigolet, C., Thiébaud, E., Brind'Amour, A. & Dubois, S.F. 2015. Investigating isotopic functional indices to reveal changes in the structure and functioning of benthic communities. *Functional Ecology* 29(10): 1350–1360.

Ronce, O. 2007. How does It feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38(1): 231–253.

Rosenberg, D. & Resh, V.H. 1993. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. New York: Chapman & Hall.

Ruaro, R. & Gubiani, É.A. 2013. A scientometric assessment of 30 years of the Index of Biotic Integrity in aquatic ecosystems: applications and main flaws. *Ecological Indicators* 29: 105–110.

Saito, V.S., Soininen, J., Fonseca-Gessner, A.A. & Siqueira, T. 2015. Dispersal traits drive the phylogenetic distance decay of similarity in Neotropical stream metacommunities. *Journal of Biogeography* 42(11): 2101–2111.

Salas, F., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, A. & Marques, J.C. 2005. Application of the exergy index as ecological indicator of organically enrichment areas in the Mar Menor lagoon (south-eastern Spain). *Energy* 30(13): 2505–2522.

Salas, F., Patrício, J., Marcos, C., Pardal, M.A., Pérez-Ruzafa, A. & Marques, J.C. 2006. Are Taxonomic Distinctness measures compliant to other ecological indicators in assessing ecological status? *Marine Pollution Bulletin* 52(7): 817–829.

Sarremejane, R., Mykrä, H., Bonada, N., Aroviita, J. & Muotka, T. 2017. Habitat connectivity and dispersal ability drive the assembly mechanisms of macroinvertebrate communities in river networks. *Freshwater Biology* 62(6): 1073–1082.

Silow, E.A., Mokry, A. V & Jørgensen, S.E. 2011. Some applications of thermodynamics for ecological systems. In: Moreno Piraján, J.C. (ed.). *Thermodynamics - Interaction Studies - Solids, Liquids and Gases*. Bogotá, Colombia: InTech.

Silow, E.A. & Mokry, A. V. 2010. Exergy as a tool for ecosystem health assessment. *Entropy* 12(4): 902–925.

Silveira, M.P. 2004. Aplicação do biomonitoramento para avaliação da qualidade da água em rios. In: *Documentos*, 36. *Embrapa Meio Ambiente*. 68.

Simpson, J.C. & Norris, R.H. 2000. Biological assessment of river quality: development of AUSRIVAS models and outputs. In: *RIVPACS and Similar Techniques for Assessing the Biological Quality of Freshwaters*. 125–142.

Siqueira, T., Lacerda, C.G.L.T. & Saito, V.S. 2015. How does landscape modification induce biological homogenization in tropical stream metacommunities? *Biotropica* 47(4): 509–516.

Smith, R.L. 1992. *Elements of Ecology*. 3 rd. New York, NY: Harper Collins.

Soininen, J., McDonald, R. & Hillebrand, H. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30(1): 3–12.

Southwood, T. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46: 337–365.

Statzner, B., Bady, P., Dolédec, S. & Schöll, F. 2005. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of trait patterns in least impacted river reaches. *Freshwater Biology* 50(12): 2136–2161.

Statzner, B. & Bêche, L.A. 2010. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology* 55: 80–119.

Statzner, B., Bis, B., Dolédec, S. & Usseglio-Polatera, P. 2001. Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition on invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology* 2(1): 73–85.

Statzner, B., Dolédec, S. & Hugueny, B. 2004. Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. *Ecography* 27(4): 470–488.

Stephens, P.A., Pettorelli, N., Barlow, J., Whittingham, M.J. & Cadotte, M.W. 2015. Management by proxy? The use of indices in applied ecology. *Journal of Applied Ecology* 52: 1–6.

Stiling, P. 1996. *Ecology: Theories and Applications*. 2nd ed. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.

Stremke, S., Dobbelsteen, A. Van Den & Koh, J. 2011. Exergy landscapes: exploration of second-law thinking towards sustainable landscape design. *International Journal of Exergy* 8(2): 148.

Stroud, J.T., Bush, M.R., Ladd, M.C., Nowicki, R.J., Shantz, A.A. & Sweatman, J. 2015. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and Evolution* 5(21): 4757–4765.

Susani, L., Pulselli, F.M., Jørgensen, S.E. & Bastianoni, S. 2006. Comparison between technological and ecological exergy. *Ecological Modelling* 193(3–4): 447–456.

Svirezhev, Y.M. 2000. Thermodynamics and ecology. *Ecological Modelling* 132(1–2): 11–22.

Thompson, S.A., Thompson, G.G. & Withers, P.C. 2008. Rehabilitation index for evaluating restoration of terrestrial ecosystems using the reptile assemblage as the bio-indicator. *Ecological Indicators* 8(5): 530–549.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D. & Reich, P.B. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300–1302.

Tobler, W.R. 1970. A computer movie simulation urban growth in detroit region. *Economic Geography* 46: 234–240.

Tonkin, J.D., Olden, J.D., Altermatt, F., Finn, D.S., Heino, J., Pauls, S.U. & Lytle, D.A. 2018. The role of dispersal in river network metacommunities: patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology* 23(1): 141–163.

Townsend, C.R. & Hildrew, A.G. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology* 31(3): 265–275.

Townsend, M., Thrush, S.F. & Carabines, M.J. 2011. Simplifying the complex: an ‘ecosystem principles approach’ to goods and services management in marine coastal ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 434: 291–301.

Tudge, C. 1991. *Global Ecology*. New York, NY: Oxford University Press.

Turner, M.G. & Gardner, R.H. 2015. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Patterns and Process*. 2nd ed. New York, NY: Springer-Verlag.

Turner, T.F. & Edwards, M.S. 2012. Aquatic foodweb structure of the Rio Grande assessed with stable isotopes. *Freshwater Science* 31(3): 825–834.

Urban, D.L., Minor, E.S., Treml, E.A. & Schick, R.S. 2009. Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters* 12(3): 260–273.

Usseglio-Polatera, P. & Beisel, J.N. 2002. Longitudinal changes in macroinvertebrate assemblages in the Meuse river: anthropogenic effects versus natural change. *River Research and Applications* 18(2): 197–211.

Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, P.A., Lavorel, S., da Silva, P.M., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J.P., Sykes, M.T., Vanbergen, A.J. & Woodcock, B.A. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19(10): 2921–2947.

Verberk, W.C.E.P., van Noordwijk, C.G.E. & Hildrew, A.G. 2013. Delivering on a promise: integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science. *Freshwater Science* 32(2): 531–547.

Veríssimo, H., Neto, J.M., Teixeira, H., Franco, J.N., Fath, B.D., Marques, J.C. & Patrício, J. 2012. Ability of benthic indicators to assess ecological quality in estuaries following management. *Ecological Indicators* 19: 130–143.

Veríssimo, H., Verdelhos, T., Baeta, A., van der Linden, P., Garcia, A.C. & Marques, J.C. 2016. Comparison of thermodynamic-oriented indicators and trait-based indices ability to track environmental changes: response of benthic macroinvertebrates to management in a temperate estuary. *Ecological Indicators* 73: 809–824.

Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8): 2290–2301.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116(5): 882–892.

Wallace, J.B. & Webster, J.R. 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology* 41(131): 115–39.

Weber, C. & Puissant, A. 2003. Urbanization pressure and modeling of urban growth: example of the Tunis metropolitan area. *Remote Sensing of Environment* 86(3): 341–352.

Whittier, T.R., Stoddard, J.L., Larsen, D.P. & Herlihy, A.T. 2007. Selecting reference sites for stream biological assessments: best professional judgment or objective criteria. *Journal of the North American Benthological Society* 26(2): 349–360.

Winegardner, A.K., Jones, B.K., Ng, I.S.Y., Siqueira, T. & Cottenie, K. 2012. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27(5): 253–254.

Xu, F.L., Jørgensen, S.E. & Tao, S. 1999. Ecological indicators for assessing freshwater ecosystem health. *Ecological Modelling* 116(1): 77–106.

Xu, F.L., Zhao, Z.Y., Zhan, W., Zhao, S.S., Dawson, R.W. & Tao, S. 2005. An ecosystem health index methodology (EHIM) for lake ecosystem health assessment. *Ecological Modelling* 188(2–4): 327–339.

Xu, F. 1997. Exergy and structural exergy as ecological indicators for the development state of the Lake Chaohu ecosystem. *Ecological Modelling* 99(1): 41–49.

Xu, F., Dawson, R.W., Tao, S., Cao, J. & Li, B. 2001. A method for lake ecosystem health assessment: an Ecological Modeling Method (EMM) and its application. *Hydrobiologia* 443(1/3): 159–175.

Young, H., McCauley, D., Dirzo, R., Dunbar, R. & Shaffer, S. 2010. Niche partitioning among and within sympatric tropical seabirds revealed by stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* 416: 285–294.

Vander Zanden, M.J., Cabana, G. & Rasmussen, J.B. 1997. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54(5): 1142–1158.

Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*. 85: 183–206.

Walz, U. & C. Stein, 2014. Indicators of hemeroby for the monitoring of landscapes in Germany. *Journal for Nature Conservation*. 22: 279–289.

Zeller, K.A., McGarigal, K. & Whiteley, A.R. 2012. Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology* 27(6): 777–797.

Zhang, J., Jørgensen, S.E., Tan, C.O. & Beklioglu, M. 2003. A structurally dynamic modelling—Lake Mogan, Turkey as a case study. *Ecological Modelling* 164(2–3): 103–120.