



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

MARIA JOSÉ PINHEIRO ANACLÉTO

**Influência da heterogeneidade ambiental em padrões de diversidade
alfa e beta de insetos aquáticos em riachos amazônicos**

Belém
2020

MARIA JOSÉ PINHEIRO ANACLÉTO

**Influência da heterogeneidade ambiental em padrões de diversidade
alfa e beta de insetos aquáticos em riachos amazônicos**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia.

Linha de Pesquisa: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas

Orientador: Prof. Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos

Belém
2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

A532i Anacléto, Maria José Pinheiro
 Influência da heterogeneidade ambiental em padrões de
 diversidade alfa e beta de insetos aquáticos em riachos amazônicos
 / Maria José Pinheiro Anacléto. — 2020.
 76 f. : il. color.

 Orientador(a): Prof. Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos
 Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Ecologia,
 Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará,
 Belém, 2020.

 1. Entomofauna aquática. 2. heterogeneidade ambiental. 3.
 congruência. 4. variáveis ambientais. 5. ambiente lótico. I.
 Título.

CDD 301.3

MARIA JOSÉ PINHEIRO ANACLÉTO

Influência da heterogeneidade ambiental em padrões de diversidade alfa e beta de insetos aquáticos em riachos amazônicos

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ecologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos
Universidade Federal do Pará (Presidente)

Dra. Lenize Batista Calvão
Universidade Federal do Pará (Participou da banca de qualificação)

Dra. Karina Dias da Silva
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Dr. Leandro Schlemmer Brasil
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Dr. Evaldo de Lira Azevedo
Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia da Paraíba (IFPB)

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

Dra. Joseline Molozzi
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)

Dr. Luiz Ubiratan Hepp
Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões (URI)

Dedico essa tese aos meus amados pais,
Maria Nazaré Pinheiro e Francisco Antônio Anacleto

AGRADECIMENTOS

Deixo aqui meus sinceros agradecimentos àqueles que de alguma forma contribuíram nessa longa jornada desta tese:

Ao meu orientador Dr. Raphael Ligeiro, na qual tenho uma admiração pelo profissional que é. Obrigada pelo apoio, pelo conhecimento, pelas oportunidades, pela paciência e incentivos. Sempre digo que tive muita sorte de ter escolhido você como orientador. **MUITO OBRIGADA POR TUDO.**

Aos membros da banca examinadora desta tese (Dr. Evaldo Azevedo, Dr^a Joseline Molozzi, Dr. Bruno Figueiredo, Dr^a Karina Dias, Dr. Leandro Brasil, Dr^a Lenize Galvão e Dr. Luiz Hepp), por aceitar avaliar e contribuir com meu trabalho.

Aos meus queridos pais Maria Nazaré Pinheiro e Francisco Antônio Anacleto, sem vocês não chegaria até aqui. **OBRIGADA** por existir na minha vida, **AMO VOCÊS** incondicionalmente. Tenho muito orgulho de ser sua filha e poder te proporcionar essa vitória. Dois nordestinos de muita garra e força na qual me inspiro todo dia.

Aos professores Dr. Leandro Juen, Dr^a Lenize Calvão e Dr^a Bárbara Dunck pelas contribuições no exame de qualificação.

A equipe de campo de Caxiuanã, foram mais de 15 dias isolados, onde passamos por estresses e também aprendizados, onde novas amizades foram construídas, muito obrigada pela ajuda de todos: Dr. Raphael Ligeiro, Msc. Alana Guterres, Msc. Flavia Silva, Naiara Presunto (Msc. Naiara Torres), Nayara Queijo (Msc. Nayara Louback), Dra. Lenize Calvão, Dra. Ana Paula Justino, Nara (Dra. Naraiana Benone), Cleo (Msc. Cleonice Lobato), Msc. Luciana Santos, Msc. Joás Brito, Msc. Luana Lima e aos assistentes e tripulantes (do barco Ferreira Penna) que nos ajudaram bastante em todo período de campo. A Estação Científica Ferreira Penna (ECFPn), onde nos ajudou bastante emprestando tanto o espaço como seu barco. Como também aos colegas e parceiros que me ajudaram na identificação e processamento dessa base de dados: Dr. Fabio Quinteiro, Dr. Adolfo Calor, Dra. Ana Paula Justino, Msc. Mylena Cardoso, Poliana Azevedo, Allan Dickinson. Ao Msc. Calebe Maia pela ajuda na digitação dos protocolos de caracterização física.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo fornecimento da bolsa ao longo dos quatro anos (processo nº 88882.459978/2019-01 DS). Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do meu projeto de doutorado (Edital Universal MCTI/CNPQ Nº 14/2014

Faixa A). A coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia pelo esforço em oferecer boas disciplinas e cursos que foram fundamentais para meu crescimento profissional.

Ao Laboratório de Ecologia e Conservação (LABECO) deixo aqui meus agradecimentos aos coordenadores e a todos que fazem parte, foram quatro anos de convivência e aprendizados. Onde pode construir lindas amizades em especial gostaria de agradecer: ao Dr. Fernando Geraldo e Dra. Thiely Garcia pelos conselhos, paciência e amizade. Ao Dr. Erlane Cunha sempre solicito quando procurei ajuda. Ao Msc. Rafael Bastos pela ajuda na estatística, nos gráficos e dentre outras coisas meu muito obrigada pela ajuda. A Msc Alana Guterres pelo carinho, amizade e nessa reta final pelos conselhos. Aos amigos do Museu de Zoologia onde passei maior parte: Dra. Sara Miranda, Msc. Ana Luiza Andrade, Msc. Calebe Maia, Msc. Giovanni Palheta, Msc. Lidia Brasil, Dra. Hingara Leão, Dr. Gilberto Nepomuceno, Msc. Pâmela Virgolino, Msc. Carlinda Raily, Msc. Fabielle Bando, obrigada pelas longas conversas, cafezinhos e brincadeiras.

Ao meu amigo Gil (Dr. Gilderlanio Araújo) pelo carinho e amizade. As minhas queridas amigas que considero irmãs Dra. Raquel Cordeiro e Dra. Daniele Jovem que foram essenciais nessa trajetória em especial nessa reta final mesmo de longe me ajudou muito...OBRIGADAAAA!!!!

As Girls do Ap 1002: Crislen Melo, Luzia Poça e Neticia Melo. Deixo aqui meus agradecimentos a elas, foram mais de 2 anos de convivência que deu mais que certo. Obrigada por me acolher tão bem, por me escutar tantas vezes rsrsr...por me acolher nas suas respectivas famílias, sempre me sentir à vontade. Obrigada pelo carinho e amizade. Por fim, gostaria de agradecer aos meus irmãos Toinha (Antônia Anacleto), Hilton Pinheiro, Cristiane Pinheiro, Eudes Pinheiro, Lucia Pinheiro essa vitória também é de vocês, amo todos. Também não posso deixar de agradecer a minha cunhada Nubia Almeida por sempre estar presente mesmo a distância, obrigada pelo carinho.

Obrigadaaaa a todos!

Influência da heterogeneidade ambiental em padrões de diversidade alfa e beta de insetos aquáticos em riachos amazônicos

RESUMO

A heterogeneidade ambiental é um dos principais fatores responsáveis pela estruturação das assembleias biológicas em diferentes escalas espaciais. O objetivo geral dessa tese é compreender como a heterogeneidade ambiental influencia na distribuição da diversidade de insetos aquáticos em riachos amazônicos, tanto em seus componentes locais (diversidade alfa), quanto na diferença de composição entre locais (diversidade beta). Nesse intuito, essa tese foi estruturada em duas sessões: Na primeira sessão, tivemos como objetivo avançar no entendimento da relação entre heterogeneidade ambiental e a diversidade beta de insetos aquáticos em diferentes escalas espaciais (dentro dos riachos e entre riachos), utilizando diferentes medidas de dissimilaridade biológica e modos de selecionar variáveis ambientais. Na segunda sessão, o nosso objetivo foi avaliar a congruência entre o estágio larval (aquático) e adultos (aéreo) de Trichoptera em termos de estrutura e composição das assembleias, e identificar os principais descritores ambientais que estão relacionados à estruturação das assembleias na escala local (diversidade alfa) em cada estágio de vida desses organismos. Os resultados obtidos nas duas sessões denotam, em primeiro lugar, a importância das características ambientais na estruturação de assembleias aquáticas, tanto em seu componente local (alfa), quanto em relação à dissimilaridade entre locais (diversidade beta). Em segundo lugar, nossos resultados enfatizam o impacto de decisões metodológicas e estatísticas na descrição desses padrões (p.ex., escolha da escala espacial de análise, escolha da medida de dissimilaridade biológica, escolha das métricas ambientais, e também o estágio de vida sendo considerado). Desvendar o papel da heterogeneidade ambiental em gerar e manter diversidade em diferentes escalas espaciais é essencial no atual cenário de alteração e homogeneização da paisagem promovida por atividades antrópicas.

Palavras-chave: Entomofauna aquática, heterogeneidade ambiental, congruência, variáveis ambientais, ambiente lótico.

Influence of environmental heterogeneity on patterns of alpha & beta diversity of aquatic insects in Amazonian streams

ABSTRACT

Environmental heterogeneity is one of the main factors responsible for structuring biological assemblages at different spatial scales. The main objective of this thesis was to understand how environmental heterogeneity influences the distribution of the diversity of aquatic insects in Amazonian streams, both in their local components (alpha diversity) & in the difference in taxonomic composition between locations (beta diversity). To that end, this thesis was structured in two sessions: In the first session, we aimed to advance in the understanding of the relationship between environmental heterogeneity & the beta diversity of aquatic insects at different spatial scales (within streams & between streams), using different biological dissimilarity measures & ways to select environmental variables. In the second session, our objective was to assess the congruence between the larval (aquatic) & adult (aerial) stages of Trichoptera in terms of the structure & composition of the assemblages, & to identify the main environmental descriptors that are related to the structuring of local assemblages (alpha diversity) at each life stage of these organisms. The results obtained by the two chapters denote, in the first place, the importance of environmental characteristics structuring aquatic assemblages, both in their local (alpha) component, as in relation to the dissimilarity between locations (beta diversity). Second, our results emphasize the impact of methodological & statistical decisions in describing these patterns (eg, choice of the spatial scale of analysis, choice of the measure of biological dissimilarity, choice of the environmental metrics, & also the life stage being considered). Unraveling the role of environmental heterogeneity in generating & maintaining biodiversity at different spatial scales is essential in the current scenario of alteration & homogenization of the landscape promoted by anthropic activities.

Key-words: Aquatic entomofauna, environmental heterogeneity, congruence, environmental variables, beta diversity, lotic ecosystem.

SUMÁRIO

1.INTRODUÇÃO GERAL	12
2. Sessão I.....	16
Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade beta em assembleias de insetos aquáticos na Amazônia oriental.....	17
2.1. RESUMO	18
2.2 INTRODUÇÃO	19
2.3 MATERIAIS E MÉTODOS	21
2.3.1 Área de Estudo	21
2.3.2 Caracterização das variáveis ambientais	22
2.3.3 Coleta de insetos aquáticos.....	23
2.4 ANÁLISE DE DADOS	23
2.4.1 Seleção das variáveis ambientais	23
2.4.2 Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade beta entre riachos	25
2.4.3 Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade beta de dentro de cada riacho.....	28
2.5 RESULTADOS.....	29
2.5.1 Heterogeneidade de habitats entre riachos.....	30
2.5.2 Heterogeneidade ambiental entre riachos vs diversidade beta entre riachos	31
2.5.3 Heterogeneidade Interna dos riachos vs diversidade beta de dentro dos riachos	33
2.6 DISCUSSÃO	35
2.7 AGRADECIMENTOS	38
2.8 REFERÊNCIAS.....	38
2.9 APÊNDICE.....	43
3. Sessão II.....	45
Congruência de respostas de larvas e adultos de Trichoptera em relação a descritores ambientais em riachos amazônicos.	46
3.1 RESUMO.....	47
3.2 INTRODUÇÃO	48
3.3 MATERIAL E MÉTODOS	50

3.3.1 Área de Estudo	50
3.3.2 Caracterização do habitat físico	51
3.3.3 Amostragem de Trichoptera	53
3.3.4 Análise de dados	54
3.4 RESULTADOS.....	56
3.4.1 Composição das assembleias	56
3.5 DISCUSSÃO	59
3.6 AGRADECIMENTOS	61
3.7 REFERÊNCIAS.....	62
4. CONCLUSÃO GERAL	69
5. REFERÊNCIAS	70
6. ANEXO 1: Riachos da Flona Nacional de Caxiuanã- Pa.....	74
7. ANEXO 2: Triagem do material biológico em campo.....	74
8. ANEXO 3: Protocolo de caracterização de habitat físico aplicado na pesquisa.....	75

1.INTRODUÇÃO GERAL

A descrição de qualquer padrão ou processo em estudos ecológicos, incluindo a descrição de padrões de distribuição espacial de assembleias, é dependente da escala espacial avaliada (Levin 1992). A escala espacial compreende o “grão”, que se refere ao tamanho da unidade de amostragem, e a “extensão”, que é o tamanho da região que engloba todas as unidades de amostragem de um estudo (Wiens 1989). Não existe uma única escala que seja a “correta” ou “única” para relatar padrões de distribuição, e esta precisa ser definida segundo os objetivos dos estudos, o interesse dos pesquisadores e sua utilidade em responder a questionamentos teóricos e a demandas aplicadas. A definição da escala de estudo é essencial, pois padrões em diferentes escalas são explicados por processos/mecanismos distintos (Levin 1992, Wu & Loucks 1995). Questões relacionadas à escala espacial são onipresentes em estudos de assembleias aquáticas de riachos. Ecossistemas lóticos são estruturados em redes dendríticas hierarquizadas em níveis espaciais aninhados, compreendendo de microhabitats a bacias hidrográficas (Frissell et al. 1986, Wiens 2002), apresentando alta heterogeneidade ambiental e diversidade biológica em todos esses níveis (Heino et al. 2014).

Desde Whittaker (1960), os estudos ecológicos dissociam a diversidade biológica em três componentes básicos: a diversidade alfa (α), compreendido como a diversidade local de espécies (p.ex. riqueza de espécies); a diversidade beta (β), como a variação na composição de espécies entre dois ou mais locais ou ao longo de algum gradiente ambiental; e a diversidade gama (γ), que é a diversidade regional, compreendendo o *pool* de espécies de um conjunto de comunidades (Heino et al. 2013, Astorga et al. 2014). Várias abordagens vêm sendo utilizadas para o estudo da diversidade beta que no seu sentido amplo, é descrito como a variação nas identidades das espécies de um local para outro (Anderson 2006, Anderson et al. 2011).

Muitos estudos buscaram avaliar os fatores que determinam a diversidade beta de assembleias aquáticas (Veech & Crist 2007, Siqueira et al. 2012, Astorga et al. 2014, Bini et al. 2014, Heino et al. 2014), e identificaram a heterogeneidade ambiental (dada como a variabilidade espaço-temporal nas condições, estruturas e recursos dos habitats aquáticos) como um dos principais agentes geradores de variação biológica entre locais. Heterogeneidade ambiental influencia muitos padrões e processos ecológicos, afetando a distribuição de espécies, resistência e resiliência dos ecossistemas, relações

interespecíficas, coexistência de espécies e estruturação de comunidades (Hewitt et al. 2005, Heino 2013). Condições mais heterogêneas possibilitam o fornecimento de abrigo e refúgios a condições ambientais adversas, além de oferecerem oportunidades para a coexistência de espécies com diferentes requerimentos ambientais (nicho ecológico), promovendo assim a persistência de uma alta diversidade de espécies (Stein et al. 2014). Assim, espera-se que uma maior heterogeneidade ambiental proporcione uma maior variação na composição de espécies (maior diversidade beta) (Heino et al. 2013).

A relação entre heterogeneidade ambiental e diversidade alfa de assembleias biológicas tem sido descrita há muitas décadas, e remonta de estudos do início do século XX. Stein et al. (2014) fizeram uma meta-análise com 192 estudos avaliando a relação entre heterogeneidade ambiental e riqueza taxonômica para vários grupos de organismos (plantas, vertebrados e invertebrados) e em largas escalas espaciais (tamanhos de grão entre 1 m² e 500 km², e extensão entre 10 km² e global). Observou-se que na grande maioria dos estudos foi observado efeito positivo da heterogeneidade ambiental sobre a riqueza taxonômica. Ortega et al. (2018) também fizeram uma meta-análise, dessa vez apenas com estudos experimentais, manipulativos, realizados em pequenas escalas espaciais. Também nesse caso foi observado um grande efeito positivo da heterogeneidade ambiental sobre a riqueza taxonômica. De fato, a relação entre heterogeneidade ambiental e riqueza taxonômica já se faz evidente nas publicações científicas há mais de duas décadas (Ortega et al. 2018). Ou seja, essa relação se mantém relevante em diferentes escalas espaciais, das menores às maiores, sendo um padrão geral para diferentes grupos taxonômicos e formas de se medir a heterogeneidade ambiental.

Em ecossistema aquáticos o interesse da relação entre heterogeneidade ambiental e diversidade alfa de macroinvertebrados bentônicos (que são organismos aquáticos de hábito bentônico, isto é, que habitam o fundo de rios e lagos, em sua maioria sendo sensível a mudança ambiental) também é antigo. August Thienemann (1954) preconizava que a riqueza de espécies de locais ou regiões aumentava com a diversidade de condições ambientais no interior dos locais/regiões. Boyero (2003) estudou a relação da heterogeneidade de substratos com diversidade alfa de macroinvertebrados bentônicos, e encontrou uma associação entre elas na escala de microhabitat (plots de 225 cm²). Vinson & Hawkins (1998) elencam uma lista de estudos com esse objetivo, e muitos acabam apresentando resultados contraditórios em

função da ausência de padronização nos desenhos amostrais, métodos de coleta, decisões estatísticas e particularidades locais dos ecossistemas investigados.

Assim, a heterogeneidade ambiental tem se mostrado importante para o aumento da diversidade local (alfa) e regional (gama) em uma grande variedade de grupos taxonômicos, tipos de ecossistemas e escalas espaciais, sendo um padrão geral. No entanto, menos atenção tem sido dada à relação entre heterogeneidade ambiental e diversidade beta (Heino et al. 2013). Diversidade beta é um conceito importante em ecologia, informando sobre como as características do ambiente natural, bem como as ações antrópicas, podem afetar a dissimilaridade entre os locais e, consequentemente, influenciar a diversidade regional (gama) (Socolar et al. 2016). Nos últimos 20 anos observa-se um maior interesse dos ecólogos em investigar a diversidade beta (Anderson et al. 2011), o que está relacionado ao advento e ascensão da teoria de metacomunidades ao longo do mesmo período (Leibold et al. 2004). Esta busca relacionar padrões de comunidades locais não só com aspectos locais de características dos habitats e interações biológicas, mas também com o contexto regional, enfatizando a importância da dispersão, do distúrbio e da heterogeneidade ambiental na estruturação das comunidades (Winemiller et al. 2010, Vellend 2010, Heino et al. 2013, 2015b).

Apesar de importantes na investigação de questões ecológicas teóricas e aplicadas, heterogeneidade ambiental e diversidade podem ser abordados e calculados em inúmeras maneiras. Por exemplo, uma questão a ser considerada ao se estudar padrões de diversidade beta é a ponderação entre mudanças na composição de espécies e a abundância relativa das espécies. Diferentes medidas de dissimilaridade são usadas para se mensurar a diversidade beta entre locais (por exemplo, Jaccard, Gower, Bray-Curtis), e cada uma pesa os componentes das assembleias de maneira diferente (Siqueira et al. 2012). Assim, os padrões de diversidade beta são dependentes também das medidas de dissimilaridade que são utilizadas (Anderson 2006, Heino et al. 2014). De forma análoga, não se tem uma padronização de quantas e quais variáveis ambientais devem entrar na mensuração da heterogeneidade ambiental em riachos, está podendo abranger variáveis físico-químicas da água, de estrutura de habitats físicos e até mesmo climáticas (Heino et al. 2015a). Para deixar a situação mais complexa, normalmente se observa alta heterogeneidade entre locais independente das medidas ambientais utilizadas e a escala espacial analisada (Heino et al. 2014). Desse modo, a questão principal não é se existe heterogeneidade ambiental entre locais, mas sim quais

descritores ambientais geram medidas de heterogeneidade que realmente são importantes para as assembleias em questão, e em qual escala espacial essa relação é mais evidente.

As duas sessões da presente tese buscam investigar o papel da heterogeneidade ambiental na estruturação da diversidade beta (primeira seção) e alfa (segunda seção) de insetos aquáticos de riachos amazônicos. A Amazônia é um mosaico de distintas áreas de endemismo separadas pelos principais rios, cada uma contendo uma biota característica e relações evolutivas particulares (Da Silva et al. 2005). Seus riachos são também os mais ricos em biodiversidade do mundo (Peres et al. 2010), fazendo parte da regulação dos regimes hidrológicos regionais e continentais, e no armazenamento de carbono aquático e terrestre (Castello et al. 2013). Dessa forma, o estudo dos padrões e dos fatores que mantém essa grande e importante biodiversidade faz-se urgente tendo em vista o recente e intenso avanço de diversas atividades humanas na região, então a manutenção dessa biodiversidade como também os serviços ecossistêmicos faz-se necessário (de Faria et al. 2017, Mendes et al. 2017, Levy et al. 2018, Prudente et al. 2018, Cardoso et al. 2018). Assim, os objetivos específicos de cada sessão são:

1º sessão

Na primeira sessão, tivemos como objetivo avançar no entendimento da relação entre heterogeneidade ambiental e a diversidade beta de insetos aquáticos em diferentes escalas espaciais (dentro dos riachos e entre riachos), utilizando nesse intento diferentes medidas de dissimilaridade biológica e modos de selecionar variáveis ambientais. Nós testamos a hipótese de que quanto maior o nível espacial e o grão amostral avaliado, mais forte é a relação entre heterogeneidade ambiental (HA) e diversidade beta (DB), visto que menor tende a ser a influência de efeitos de massa entre as assembleias e maior tende a ser a força da seleção de espécies pelo ambiente.

2º sessão

Na segunda sessão, o nosso objetivo foi avaliar a congruência entre o estágio larval (aquático) e adultos (aéreo) de Trichoptera em termos de estrutura e composição das assembleias, e identificar os principais descritores ambientais que estão relacionados à estruturação local (diversidade alfa) das assembleias de cada estágio de vida desses organismos. Esperamos encontrar respostas diferentes dos dois estágios de vida com relação às variáveis ambientais, visto que esses insetos apresentam requerimentos ambientais distintos ao longo do seu ciclo de vida.

2. Sessão I

Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade beta em assembleias de insetos aquáticos na Amazônia oriental

A primeira sessão desta Tese foi elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Freshwater Science* (IF= 2.344), disponível em:

<https://www.journals.uchicago.edu/journals/fws/instruct>

Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade beta em assembleias de insetos aquáticos na Amazônia oriental

Maria José Pinheiro Anacleto¹, Jani Heino², Raphael Ligeiro¹

¹ Laboratório de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará - UFPA. Rua Augusto Correia, N° 1 Bairro Guamá, Cep: 66.075-110, Belém, Pará, Brasil.

² Finnish Environment Institute, Freshwater Centre, Paavo Havaksen Tie 3, 90570, Oulu, Finland.

*Correspondência: mariajose_anacleto@yahoo.com.br

2.1. RESUMO

Estudos de ecologia de comunidades mais recentemente deslocou seu interesse para a investigação dos padrões de dissimilaridade entre locais (diversidade beta - DB) e como processos ambientais e espaciais influenciam a distribuição das espécies. Em assembleias aquáticas, a heterogeneidade ambiental (HA) é considerada um dos principais fatores que modulam a DB entre conjuntos de locais. O objetivo desse estudo foi avançar no entendimento da relação entre HA e a DB de insetos aquáticos das ordens Ephemeroptera e Trichoptera (ET), considerando diferentes níveis espaciais e tamanhos de grão amostral. Foram amostrados 15 riachos em uma microbacia amazônica, e calculadas a HA e a DB entre riachos e também dentro dos riachos. As variáveis ambientais utilizadas foram selecionadas por julgamento do especialista (o que consideramos como importante para estruturar as assembleias) e também por vias estatísticas (análise BioEnv). A DB também foi mensurada utilizando diferentes medidas de dissimilaridade, dando pesos diversos à informação de abundância de indivíduos. Os resultados mostraram que, de forma geral, os grãos amostrais mais grosseiros identificaram mais fortemente a relação entre HA e DB de assembleias de insetos aquáticos dentro de riachos, porém essa relação foi menos evidente quando considerada a escala entre riachos. Em todos os casos, questões metodológicas relacionadas à mensuração da HA e da DB também se mostraram importantes na investigação desses padrões. O uso de descritores ambientais selecionados por métodos estatísticos e o uso de medidas de dissimilaridade biológicas que dão menos importância à informação de abundância de indivíduos geraram os padrões mais evidentes de relação entre HA e DB. Assim, nosso estudo avançou na investigação dos efeitos de aspectos metodológicos e relacionados à escala espacial de análise na determinação dos fatores que geram e mantêm a diversidade, tópico cada vez mais importante no atual contexto de modificações ambientais e homogeneização das paisagens naturais pelas atividades antrópicas.

Palavras-chave: Riachos tropicais, medidas de dissimilaridade, variáveis ambientais, métodos de seleção, Ephemeroptera, Trichoptera.

2.2 INTRODUÇÃO

Um dos principais desafios da ecologia de comunidades é entender os padrões de distribuição das assembleias e os mecanismos e processos que o geram, em diferentes escalas espaciais e temporais (Logue et al. 2011). Isso apresenta-se ainda mais urgente no contexto atual de perda de biodiversidade em nível global, em ecossistemas terrestres, marinhos e, especialmente, de águas continentais, onde acredita-se que o ritmo de extinções de espécies seja mais alto (Dudgeon et al. 2006, Thrush et al. 2006, Beketov et al. 2013).

A ecologia “clássica”, praticada ao longo da maior parte do século XX, focava na análise de como fatores ambientais e interações biológicas afetavam atributos de comunidades locais (Chase & Leibold 2003, Leibold et al. 2004). Em outras palavras, os cientistas estavam mais interessados na avaliação e explicação da diversidade alfa (sensu Whittaker 1960). Mais recentemente o interesse deslocou-se para os padrões de dissimilaridade entre locais (diversidade beta - DB) e como processos ambientais e espaciais influenciam a distribuição das espécies em diferentes escalas espaciais e temporais (Bini et al. 2014). A DB tem sido um conceito de fundamental importância para uma ampla variedade de questões teóricas e aplicadas de ecologia de comunidades e ecologia da conservação (Barton et al. 2013, Astorga et al. 2014, Socolar et al. 2016).

Em assembleias aquáticas, a heterogeneidade ambiental (HA) é considerada um dos principais fatores que governam a DB entre conjuntos de locais. Como HA entende-se a variação espaço-temporal nas condições, estruturas e recursos dos habitats aquáticos (Kolasa & Pickett 1991). Trata-se de uma característica intrínseca dos sistemas naturais, sendo gerada por processos atuando em diferentes escalas espaciais (Yang et al. 2015). Assim, a relação positiva esperada entre HA e DB se baseia em teoria de nicho (Chase & Leibold 2003), uma vez que quanto maior a oferta de condições de habitat e recursos distintos, maior a possibilidade de coexistirem espécies com diferentes requerimentos ambientais (Stein et al. 2014, Yang et al. 2015). Dessa forma, quanto maior a diferença de condições ambientais entre locais, maior tende a ser a dissimilaridade de espécies entre eles.

Em ambientes lóticos, insetos aquáticos têm sido utilizados como organismos modelo para se testar diversas teorias ecológicas, incluindo a relação entre HA e DB. Anderson et al. (2006) propuseram uma nova abordagem para se mensurar

quantitativamente a HA e a DB entre locais de uma região. Por essa abordagem, primeiramente é realizada uma análise de coordenadas principais (PCoA) com dados ambientais ou biológicos, e a distância (dispersão) média das amostras para o centroide de cada grupo é utilizada como uma medida de HA ou DB, respectivamente. A dispersão entre grupos também pode ser comparada estatisticamente, por meio do teste de homogeneidade de dispersões multivariadas (PERMDISP) (Anderson 2006). A PERMDISP pode ser calculada a partir de quaisquer medidas de dissimilaridade de comparações entre pares de locais, que formam a base das análises multivariadas (Anderson et al. 2006). Essa análise tem sido adotada em vários estudos que propõem estudar a relação entre a HA de ambientes lóticos e a DB de macroinvertebrados, em diferentes escalas espaciais. Os resultados desses estudos têm sido conflitantes, e em muitos casos não se observa influência da HA sobre a DB (p.ex. Astorga et al. 2014, Bini et al. 2014), contrariando as expectativas da teoria de nicho. Vários fatores têm sido utilizados para explicar esses resultados discrepantes, sendo o principal deles, relacionado à escala espacial de análise (Heino et al. 2015a). Em extensões espaciais muito pequenas ou muito grandes, processos espaciais relacionados à dispersão dos indivíduos podem diminuir a importância da HA. Em escalas muito pequenas é mais frequente a ocorrência de efeitos de massa (*mass effects*), que homogeneizam as assembleias de unidades amostrais muito próximas umas das outras (p.ex., localizadas no mesmo trecho de rio) (Heino et al. 2013). Por outro lado, em escalas muito grandes (p.ex. entre riachos de uma extensa ecorregião) a limitação de dispersão dos indivíduos torna-se mais evidente, o que tende a aumentar a DB entre locais muito distantes independente da HA (Bini et al. 2014). Com isso, assume-se que a relação entre HA e DB seja mais perceptível em escalas espaciais intermediárias (p.ex., entre riachos de uma mesma bacia; Heino et al. 2015c).

Apesar das considerações teóricas levantadas para a explicação dos padrões de relação entre HA e DB em ecossistemas lóticos, poucos estudos até o momento dedicaram-se a investigar experimentalmente essa relação (ver referências supracitadas). Mais ainda, pelo nosso conhecimento nenhum estudo avaliou, até o momento, a relação HA e DB considerando simultaneamente diferentes níveis espaciais e tamanhos de grão amostral, utilizando o mesmo conjunto de dados. Assim, nosso objetivo foi avançar no entendimento da relação entre HA e a DB de insetos aquáticos em uma bacia amazônica avaliando dois níveis espaciais (dentro de riachos e entre riachos), sendo três tamanhos de grão amostral no nível de dentro do riacho. Nossa

hipótese é que quanto maior o nível espacial e o grão amostral avaliado, mais forte é a relação entre HA e DB, visto que menor tende a ser a influência de efeitos de massa entre as assembleias e maior tende a ser a força da seleção de espécies (*species sorting*) pelo ambiente. Nossas expectativas são de a relação entre HA e DB será mais forte entre riachos do que quando avaliada dentro dos riachos, e que, na escala dentro dos riachos, quanto maior o grão amostral maior a força da relação. Como decisões metodológicas e estatísticas também tem potencial de afetar resultados relacionados à mensuração da HA e da DB (Anderson et al. 2011, Heino et al. 2015a), também consideramos essas questões, utilizando diferentes medidas de dissimilaridade biológica e métodos de seleção de variáveis ambientais.

2.3 MATERIAIS E MÉTODOS

2.3.1 Área de Estudo

As coletas foram realizadas em 15 riachos (Figura 1) da região sul da Floresta Nacional (FLONA) de Caxiuanã, localizada entre os municípios de Portel e Melgaço, estado do Pará, região Norte do Brasil. O clima na região está classificado como tropical quente e úmido e subtipo climático “Am” de acordo com a classificação de Köppen. A estação chuvosa da região ocorre de dezembro a maio, com precipitação pluviométrica média é de 2.000 mm/ano, já a estação de estiagem é de junho a novembro, com precipitação pluviométrica média de 1.000 mm/ano, e umidade relativa do ar com média de 92% (Costa et al. 2014). Os riachos foram amostrados entre setembro e outubro de 2017, durante o período de estiagem.

A FLONA de Caxiuanã possui uma área de aproximadamente 300.000 ha, sendo pouco povoada, mantendo a maior parte das suas florestas primárias e as secundárias restritas a pequenas manchas (Behling & Costa 2000, ICMBIO 2019). Seu relevo é plano, compreendendo as áreas de igapó (rios e riachos), de várzea (regiões das baías) e as áreas de solos arenosos recobertos por vegetação com pouca variação topográfica. A rede de drenagem é bastante ramificada e seus rios são caracterizados como sistemas de baixa energia e velocidade de correnteza, com pouca carga suspensa transportada semelhante, sendo denominados “lagos de ria” (Carvalho et al. 2018) (Anexo 1). Essas características aconteceram devido a mudanças ambientais ocorridas no Holoceno, tais como: alterações no nível de água no Atlântico, bloqueio no sistema de rio, atividade

neotectônica e mudanças climáticas, o que resultou em um ambiente bastante peculiar (Behling & Costa 2000).

2.3.2 Caracterização das variáveis ambientais

Para caracterizar a heterogeneidade ambiental de cada trecho de riacho foi aplicado o protocolo da Agência de Proteção Ambiental dos Estados Unidos (US-EPA) descrito por Peck et al. (2006) e adaptado por Callisto et al. (2014) (Anexo 3).

Em cada riacho amostrado foi definido um trecho longitudinal de 150 metros. Dentro de cada trecho foram demarcadas 11 transecções transversais ao eixo longitudinal dos riachos, equidistantes uma da outra em 15 metros, definindo, assim, 10 seções inter-transectos de mesmo comprimento. Em cada transecto, e ao longo das seções, foram mensuradas sistematicamente diversas características dos habitats físicos fluviais, como: tipo e granulometria do substrato de fundo, tipo de fluxo d'água superficial, estrutura da zona ripária (p.ex., cobertura do dossel, densidade vegetal) e número de pedaços de madeira no leito. A caracterização dos habitats físicos gerou 226 métricas calculadas de acordo com Kaufmann et al. (1999). As métricas foram separadas em blocos, a grosso modo representando diferentes compartimentos do ecossistema aquático, sendo eles: i) características de substrato, ii) características de fluxo da água, iii) cobertura da vegetação ripária, iv) peças de madeira no interior do canal e v) abrigos para a fauna.

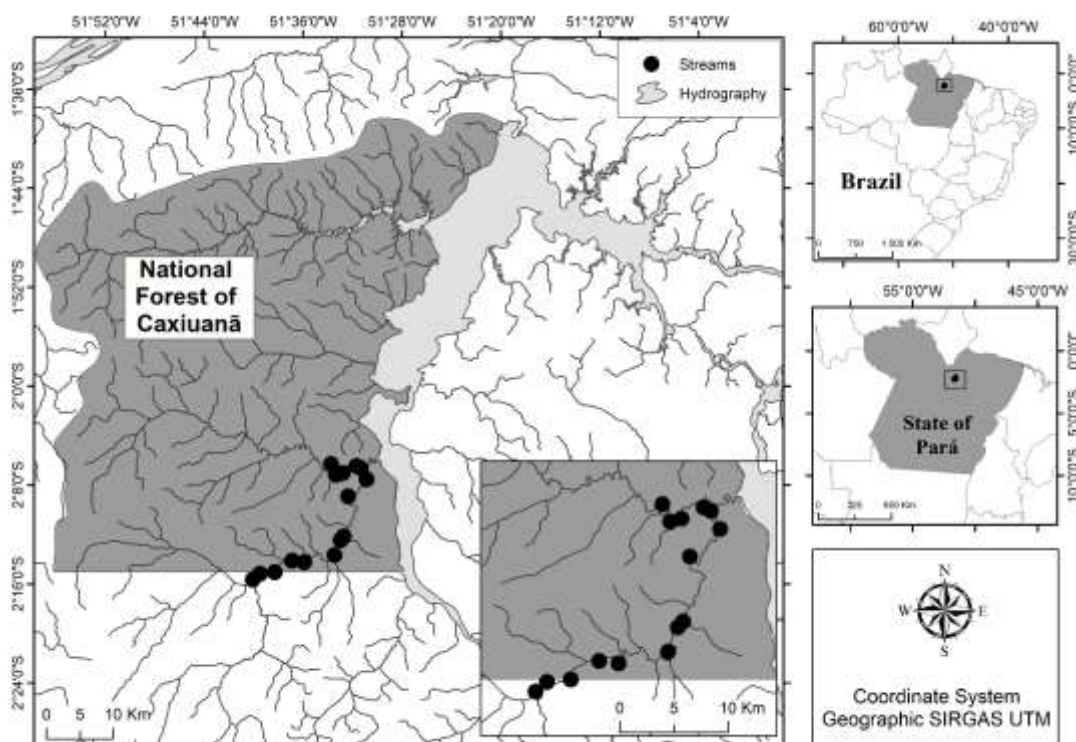


Figura 1. Localização geográfica dos 15 riachos (pontos pretos) amostrados na Floresta Nacional de Caxiuanã, estado do Pará, região Norte do Brasil.

2.3.3 Coleta de insetos aquáticos

Para a coleta dos insetos aquáticos, as seções longitudinais de 15 metros foram subdivididas em três seguimentos de cinco metros cada. A amostragem foi realizada nos dois primeiros segmentos de cada seção, sendo o terceiro usado apenas para obter acesso aos próximos segmentos, com isso, evita perturbação dos segmentos subsequente, totalizando 20 amostras coletadas por trecho de riacho. Para a coleta dos indivíduos foram extraídas duas porções de sedimento (compondo uma única amostra composta) em cada um dos segmentos, utilizando um amostrador rapiché de 18 cm de diâmetro e malha de 250 μ m. Em campo, o material foi triado com auxílio de bandejas brancas e pinças, conservado em álcool a 90% e alocado em tubos falcon de 15 ml (Anexo 2). Em laboratório, as larvas de Ephemeroptera e Trichoptera (ET) foram identificadas ao nível de gênero, através de estereomicroscópio ZEISS®, baseando em chaves dicotômicas de Pes et al. (2005), Dominguez et al. (2009), Salles (2006) e Salles & Dominguez (2012). Os indivíduos foram posteriormente depositados na coleção entomológica do Laboratório de Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Pará (SISBIO/ICMBIO: N° de solicitação: 61722).

2.4 ANÁLISE DE DADOS

2.4.1 Seleção das variáveis ambientais

Primeiramente foram identificadas as métricas de habitats físicos consideradas de maior importância para a descrição da heterogeneidade ambiental nos locais estudados (chamadas daqui em diante de seleção por julgamento do especialista). Das métricas geradas pelo protocolo de Peck et al. (2006) realizamos os seguintes passos de seleção: i) retiramos as métricas com >60% de valores igual a zero nos 15 riachos; ii) métricas com coeficiente de variação inferior a 30% foram excluídas; iii) foram feitas correlações de Pearson dentro de cada bloco de métricas e aquelas $|r| > 0,7$ foram excluídas para retirar aquelas matematicamente redundantes. Foram mantidas as métricas com melhor potencial de explicar a distribuição das assembleias de insetos aquáticos; iv) foram feitas Análises de Componentes Principais (PCA) em cada bloco de métricas, possibilitando selecionar as métricas com maior dispersão no espaço multivariado, ou seja, que mais diferenciaram os riachos. Nesse passo foi feito a seleção

das métricas apontadas como mais importantes para as assembleias de insetos aquáticos, com base na literatura vigente compreendendo riachos amazônicos ou tropicais (Brasil et al. 2016, de Faria et al. 2017, Castro et al. 2017, 2018). Ao final, um total 5 métricas foram selecionadas via julgamento do especialista (Tabela 1).

Além da seleção por julgamento do especialista, utilizamos a análise BioEnv (Clarke & Ainsworth 1993) para selecionar as métricas de habitats físicos que mais se relacionaram estatisticamente com as variações entre as assembleias, calculadas por diferentes medidas de dissimilaridade. Essa análise seleciona o subconjunto de variáveis ambientais que gera a matriz de variação ambiental que melhor se correlaciona com a matriz de dissimilaridade biológica. As matrizes de dissimilaridade biológica entre os riachos foram geradas usando quatro medidas de dissimilaridade: i) o índice de Jaccard (d_J), utilizando apenas dados de presença/ausência dos gêneros; ii) a versão quantitativa do índice de Jaccard, conhecido também como índice de Ruzicka (d_R) (Ruzicka, 1958), com os dados de abundância transformados em $\log(x+1)$; iii) a distância de Gower modificada por Anderson et al. (2006), usando as abundâncias dos gêneros de ET transformadas em log base 10 (d_{MG10}); iv) a mesma distância de Gower modificada, porém usando as abundâncias transformadas em log base 2 (d_{MG2}). Essas quatro medidas de dissimilaridade são todas variações da dissimilaridade de Jaccard, incorporando em diferentes níveis a informação de abundância dos gêneros. O índice de Jaccard considera apenas a incidência dos gêneros nas amostras, não dando importância para as informações de abundância. Dessa forma, ele dá mais peso para as espécies raras (Legendre & Legendre 2012). Os índices em sequência dão cada vez mais peso para a importância dos dados de abundância. Assim, com as quatro medidas adotadas temos um gradiente que considera desde medidas que dão mais peso para as diferenças de incidência dos gêneros a medidas que dão mais peso para as diferenças de abundância dos gêneros, na seguinte sequência: $d_J > d_R > d_{MG10} > d_{MG2}$ (conforme demonstrado por Anderson et al. 2006). Uma vez que todas essas medidas são variações matemáticas do mesmo índice (Jaccard), elas são úteis na investigação da influência das abundâncias dos gêneros nos padrões de diversidade beta (Anderson et al. 2006, 2011).

Na rotina da BioEnv, a relação entre cada matriz de dissimilaridade biológica gerada pelos índices distintos e as dissimilaridades ambientais foi avaliada através do teste de Mantel (usando a correlação de Spearman). Desta forma, foram selecionadas as variáveis ambientais que melhor se relacionaram com as diferentes matrizes de

dissimilaridade biológica (Tabela 1). As variáveis selecionadas para Jaccard e para Gower na base 10 foram as mesmas.

2.4.2 Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade beta entre riachos

Com as métricas ambientais selecionadas em cada abordagem (julgamento do especialista (totalizando 1 PCoA) e BioEnv (4 PCoAs)) foram realizadas análises de coordenadas principais (PCoA) no intuito de separar os 15 riachos em dois grupos (Mais Heterogêneos e Menos Heterogêneos). Os dados ambientais foram primeiramente padronizados (todas as métricas com média=0, desvio-padrão=1) e posteriormente foi utilizada a distância Euclidiana como medida de dissimilaridade. Assim, a metade do total de riachos com maior distância ao centroide multivariado da análise compôs o grupo de riachos mais heterogêneos, e a outra metade dos riachos, apresentando menor distância ao centroide, constituíram o grupo de riachos menos heterogêneos, conforme método utilizado em Heino (2013). Foram realizados testes de homogeneidade de dispersão (PERMDISP, Anderson et al. 2006), com 10.000 permutações, para verificar estatisticamente a diferença de heterogeneidade ambiental entre os dois grupos formados.

Para comparar as diferenças de diversidade beta entre os grupos de riachos mais e menos heterogêneos também foram realizadas PERMDISPs, utilizando as quatro medidas de dissimilaridade biológica explicadas anteriormente, também aplicando 10.000 permutações.

Tabela 1. Variáveis ambientais selecionadas pelo método do julgamento do especialista e pelo BioEnv, usando quatro medidas de dissimilaridade: Índice de Jaccard (d_J), o índice de Ruzicka (dados de abundância transformados em $\log(x+1)$ (d_R), a distância de Gower modificada com dados de abundância transformados em log base 10 (d_{MG10}), e a distância de Gower modificada com dados de abundância transformados em log base 2 (d_{MG2}).

Medidas de dissimilaridade biológica utilizadas	Métricas utilizadas para descrever a heterogeneidade ambiental (seleção por julgamento do especialista)	Siglas
Jaccard, Ruzicka, Gower (base 10),	% Imersão do substrato em	XEMBED

Gower (base 2)	material fino	
	Média de cobertura do subbosque lenhoso da vegetação ripária	XMW
	Média de cobertura total da vegetação ripária	XCMG
	Número total de peças de madeira no leito	XC1W_150
	Média de abrigo total para a biota	XFC_ATAM
Métricas utilizadas para descrever a heterogeneidade ambiental (seleção estatística por BioEnv)		
Medidas de dissimilaridade biológica utilizadas		Siglas
	Percentual de sedimentos finos no talvegue	XRSED
	Média de cobertura do subbosque herbáceo da vegetação ripária	XMH
	Média de cobertura do subbosque lenhoso da vegetação ripária	XMW
Jaccard e Gower (base 10)	Número total de peças de madeira no leito	XC1W_150
	Número de peças de madeira grandes no leito	XC3W_150
	Volume total de peças de madeira no leito	XV1W_150

Ruzicka	Percentual de sedimentos finos no talvegue	XRSED
	Média de cobertura do subbosque herbáceo da vegetação ripária	XMH
	Número total de peças de madeira no leito	XC1W_150
	Número de peças de madeira grandes no leito	XC3W_150
	Média de abrigos grandes para a biota (que inclui peças grandes de madeira, margem escavada, e presença de matacões e estruturas artificiais)	XFC_ABG
Gower (base 2)	Média de cobertura do subbosque herbáceo da vegetação ripária	XMH
	Média de cobertura do subbosque lenhoso da vegetação ripária	XMW
	Número total de peças de madeira no leito	XC1W_150
	Volume total de peças de madeira no leito	XV1W_150

2.4.3 Efeito da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade beta de dentro de cada riacho

No intuito de avaliar a influência da heterogeneidade ambiental observada dentro de cada riacho sobre a diversidade beta também de dentro de cada riacho, foram calculados Índices de Heterogeneidade Interna (IHI) para cada riacho. Eles foram gerados utilizando as métricas ambientais selecionadas pelo julgamento do especialista e também com as métricas selecionadas pelo BioEnv para as quatro medidas de dissimilaridade avaliadas (conforme consta na Tabela 1). Para o cálculo do IHI seguiu-se os seguintes passos: i) foram calculados os coeficientes de variação (CV, desvio padrão/média) de cada métrica ambiental em cada riacho, representando assim o quanto cada característica ambiental variou dentro de cada riacho; ii) os CV das métricas selecionadas foram então somados em cada riacho, o que nos permitiu ter uma medida padronizada da dispersão geral das métricas ambientais dentro de cada riacho.

A diversidade beta das assembleias de ET dentro dos riachos foi calculada considerando três tamanhos de grão espacial (tamanho da unidade amostral); cada segmento de coleta (20 por riacho), cada seção longitudinal (10 por riacho, abrangendo dois segmentos cada) e cada dupla de seções (5 por riacho, abrangendo 4 segmentos cada). Em cada caso foram feitas análises PCoA utilizando as quatro medidas de dissimilaridade supracitadas e a distância média das unidades amostrais para o centroide representou a diversidade beta em cada riacho.

Posteriormente, os valores de IHI dos riachos foram relacionados com a diversidade beta de dentro dos riachos através de regressões lineares simples. Foram testadas sempre os IHI e as diversidades beta geradas pelas mesmas medidas de dissimilaridade. Como exemplo, os IHI calculados com as métricas ambientais selecionadas pela BioEnv feita com o índice de Jaccard só foram relacionados com as diversidades beta calculadas pelo índice de Jaccard. Os IHI calculados com as métricas ambientais selecionadas pelo julgamento do especialista foram testados com os valores de diversidades beta gerados pelas quatro medidas de dissimilaridade.

Todas as análises foram realizadas no programa software R (R Core Team, 2019), utilizando o pacote *vegan* (Oksanen et al., 2018).

2.5 RESULTADOS

Nos 15 riachos amostrados foram coletados 1.397 indivíduos das ordens Ephemeroptera (distribuídos 4 famílias e 11 gêneros) e Trichoptera (com 4 família e 7 gêneros) (Tabela 2). A ordem Ephemeroptera contribuiu com 68,08% dos indivíduos amostrados. A família mais abundante dessa ordem foi Leptophlebiidae (n=876), sendo o gênero *Miroculis* (n=844) o mais representativo. Já a ordem Trichoptera (31,92% do total), as famílias mais abundantes dessa ordem foram Polycentropodidae (n=192), Calamoceratidae (n=113) e Hydropsychidae (n=90), sendo os gêneros mais representativos *Cernotina* (n=192), *Phylloicus* (n=113) e *Macronema* (n=89).

Tabela 2. Gêneros de Ephemeroptera e Trichoptera (ET) coletados em 15 riachos amostrados durante o período de estiagem em 2017, na Floresta Nacional de Caxiuanã, estado do Pará, Norte do Brasil.

Táxon	Abundância
Ephemeroptera	
Baetidae	
<i>Aturbina</i> Lugo-Ortiz & McCafferty, 1996	14
<i>Zelus</i> Lugo-Ortiz & McCafferty, 1998	1
<i>Callibaetis</i> Eaton, 1881	5
Caenidae	
<i>Brasilocaenis</i> Puthz, 1975	38
Euthyplociidae	
<i>Campylocia</i> Needham & Murphy, 1924	17
Leptophlebiidae	
<i>Farrodes</i> Peters, 1971	13

<i>Homothraulus</i> Demoulin, 1955	3
<i>Microphlebia</i> Savage & Peters, 1983	10
<i>Miroculis</i> Edmunds, 1963	844
<i>Simothraulopsis</i> Demoulin, 1966	5
<i>Ulmeritoides</i> Traver, 1959	1
Trichoptera	
Calamoceratidae	
<i>Phylloicus</i> Muller, 1880	113
Hydropsychidae	
<i>Macronema</i> Pictet, 1836	89
<i>Smicridea</i> McLachlan, 1871	1
Leptoceridae	
<i>Nectopsyche</i> Muller, 1879	3
<i>Oecetis</i> McLachlan, 1877	22
<i>Triplectides</i> Kolenati, 1859	26
Polycentropodidae	
<i>Cernotina</i> Ross, 1938	192

2.5.1 Heterogeneidade de habitats entre riachos

A diferença de dispersão ambiental entre riachos categorizados como mais e menos heterogêneos foi significativa tanto considerando as métricas ambientais selecionadas por julgamento do especialista ($F = 5,1$; $p = 0,042$), como para métricas selecionadas pela BioEnv, considerando as diferentes medidas de dissimilaridade: d_J e d_{MG10} ($F = 16,046$; $p = 0,001$), essas duas medidas compartilharam os mesmos resultados uma vez que as métricas ambientais selecionadas foram as mesmas (Tabela

1); d_R ($F = 20,1$; $p = 0,001$) e d_{MG2} ($F = 10,8$; $p = 0,008$) (Apêndice 1). As significâncias estatísticas e os altos valores de F observados indicam que, em todos os casos, foi possível determinar dois conjuntos de riachos claramente distintos quanto à heterogeneidade ambiental.

2.5.2 Heterogeneidade ambiental entre riachos vs diversidade beta entre riachos

Os dois grupos de riachos (mais heterogêneos e menos heterogêneos) formados considerando as variáveis ambientais selecionadas por julgamento do especialista não mostraram diferenças de DB, considerando todas as medidas de dissimilaridade trabalhadas (Tabela 3). Apesar da ausência de significância estatística, em todos os casos a distância média dos riachos para o centroide do grupo foi maior entre os riachos mais heterogêneos.

Da mesma forma, os riachos mais e menos heterogêneos definidos pelas variáveis ambientais selecionadas pelo BioEnv não apresentaram diferença significativa de DB na maioria dos casos (Tabela 4). Porém, quando considerado o índice de Ruzicka, os riachos mais heterogêneos apresentando maior diversidade beta (Figura 2). Novamente, em todos os casos a distância média dos riachos para o centroide do grupo foi maior entre os riachos mais heterogêneos.

Tabela 3. Testes para homogeneidade de dispersões multivariadas entre os riachos mais heterogêneos e menos heterogêneos definidos pelas métricas ambientais selecionadas pelo método do julgamento do especialista, considerando as diferentes medidas de dissimilaridades: Índice de Jaccard (d_J), Ruzicka usando abundâncias transformadas em $\log(X+1)$ (d_R), Gower modificado usando transformação das abundâncias em log base 10 (d_{MG10}), Gower modificado usando transformação em log base 2 (d_{MG2}).

Medida de dissimilaridade	Distância média ao centroide (riachos mais heterogêneos)	Distância média ao centroide (riachos menos heterogêneos)	valor p
d_J	0,4027	0,3262	0,1828
d_R	0,3659	0,2664	0,1819
d_{MG10}	0,7239	0,6034	0,1760
d_{MG2}	1,4550	1,2430	0,3711

Tabela 4. Testes para homogeneidade de dispersões multivariadas entre os riachos mais heterogêneos e menos heterogêneos definidos pelas métricas ambientais selecionadas pelo BioEnv, considerando as diferentes medidas de dissimilaridade; Índice de Jaccard (d_J), Ruzicka usando abundâncias transformadas ($\log X+1$) (d_R), Gower modificado usando transformação das abundâncias em log base 10 (d_{MG10}), Gower modificado usando transformação em log base 2 (d_{MG2}).

Medida de Dissimilaridade	Distância média ao centroide (riachos mais heterogêneos)	Distância média ao centroide (riachos menos heterogêneos)	p-value
d_J	0,3616	0,3221	0,5805
d_R	0,3677	0,2437	0,0196
d_{MG10}	0,7415	0,5619	0,1285
d_{MG2}	1,5690	1,1490	0,1383

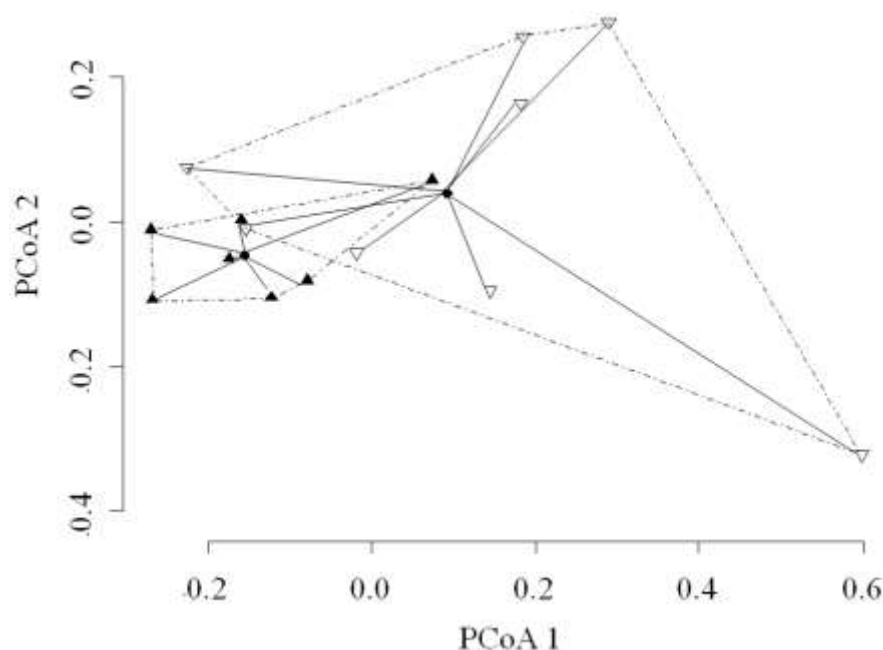


Figura 2. Dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais (PCoA) apresentando a dispersão das composições das assembleias de insetos aquáticos dos riachos mais heterogêneos (triângulos abertos) e menos heterogêneos (triângulos pretos), a partir da matriz de dissimilaridade de Ruzicka, com abundâncias transformadas em $\log(X+1)$. Está sendo indicada a distância de cada riacho em relação ao centroide de seu respectivo grupo.

2.5.3 Heterogeneidade Interna dos riachos vs diversidade beta de dentro dos riachos

O índice de Heterogeneidade Interna (IHI) construído com base nas métricas ambientais da seleção por julgamento do especialista explicou significativamente a DB de insetos aquáticos de dentro dos riachos principalmente quando considerados grãos amostrais mais grosseiros (seções e duplas de seções) e quando utilizadas as matrizes de dissimilaridade de Jaccard, Ruzicka e distância de Gower modificada com transformação em base 10 (Tabela 5). Por outro lado, os IHI construídos com as métricas ambientais selecionadas pelas análises BioEnv explicaram a DB dentro dos riachos principalmente nos grãos amostrais mais finos (segmentos) e também nos mais grosseiros (duplas de seções) (Tabela 5). Da mesma forma, os valores de DB calculados com as medidas de dissimilaridade que dão menos peso para as abundâncias (d_J , d_R , d_{MG10}) foram melhor explicadas pelo IHI. Em nenhum caso os valores de diversidades beta calculados com a distância de Gower modificada com transformação em base 2 (d_{MG2}) tiveram relação significativa com o IHI (Tabela 5).

Tabela 5. Regressões lineares simples entre o índice de heterogeneidade interna (IHI) e a diversidade beta de dentro de cada riacho, essa última calculada como a distância média das unidades amostrais em relação ao centroide de cada riacho em uma PCoA, considerando diferentes tamanhos de grão amostral (segmentos, seções e duplas de seções). Relações estatisticamente significativas ($\alpha = 0.05$) estão em negrito.

Índice de Heterogeneidade Interna (IHI)	Grão amostral*	Medida de dissimilaridade**	R2 Ajustado	F(1.14)	p
Variáveis ambientais selecionadas	Segmento	Jaccard	-0,0650	0,1455	0,7090
	Segmento	Ruzicka	0,0046	1,0649	0,3209
	Segmento	Gower (base 10)	0,0319	1,4615	0,2482
	Segmento	Gower (base 2)	0,1394	3,2674	0,0939
	Seção	Jaccard	0,2104	4,7301	0,0487
	Seção	Ruzicka	0,0079	1,1120	0,3109

pelo julgamento do especialista	Seção	Gower (base 10)	-0,0731	0,0469	0,8320
	Seção	Gower (base 2)	0,0417	1,6099	0,2268
	Dupla seção	Jaccard	0,4079	10,6461	0,0062
	Dupla seção	Ruzicka	0,2569	5,8411	0,0311
	Dupla seção	Gower (base 10)	0,2790	6,4171	0,0250
	Dupla seção	Gower (base 2)	-0,0763	0,0072	0,9335
BioEnv (d_J)	Segmento	Jaccard	0,2865	6,6227	0,0231
BioEnv (d_R)	Segmento	Ruzicka	0,5000	15,0007	0,0019
BioEnv (d_{MG10})	Segmento	Gower (base 10)	0,3692	9,1924	0,0096
BioEnv (d_{MG2})	Segmento	Gower (base 2)	-0,0736	0,0408	0,8430
BioEnv (d_J)	Seção	Jaccard	-0,0711	0,0711	0,7939
BioEnv (d_R)	Seção	Ruzicka	-0,0538	0,2854	0,6022
BioEnv (d_{MG10})	Seção	Gower (base 10)	0,0625	1,9336	0,1877
BioEnv (d_{MG2})	Seção	Gower (base 2)	-0,0665	0,1265	0,7278
BioEnv (d_J)	Dupla seção	Jaccard	0,3115	7,3336	0,0179
BioEnv (d_R)	Dupla seção	Ruzicka	0,2305	5,1941	0,0402
BioEnv (d_{MG10})	Dupla seção	Gower (base 10)	0,1856	4,1908	0,0614
BioEnv (d_{MG2})	Dupla seção	Gower (base 2)	-0,0769	0,0002	0,9880

* Utilizado para cálculo da Diversidade β de dentro dos riachos.

** Utilizada para calcular a Diversidade β de dentro dos riachos.

2.6 DISCUSSÃO

Nesse estudo verificamos a relação entre a HA de ecossistemas lóticos e a DB de assembleias de insetos aquáticos em diferentes níveis espaciais e tamanhos de grão amostral. A descrição de qualquer padrão em ecologia depende da escala espacial de análise (Levin 1992). Um dos princípios de teoria de hierarquia ecológica é que conclusões obtidas para uma dada escala não necessariamente se aplicam em outras escalas (Winemiller et al. 2010), e o tamanho do grão amostral e da extensão espacial analisada podem influenciar os padrões encontrados em um estudo (Heino et al. 2015a). Assim, apesar da HA ser amplamente considerada importante para o aumento da diversidade, a natureza e magnitude da relação entre HA e DB depende da escala de observação (Hewitt et al. 2005), como de fato encontramos em nossos resultados.

Em concordância com a nossa hipótese inicial, em parte encontramos relações mais fortes entre a HA e a DB dentro dos riachos em grãos amostrais mais grosseiros (entre duplas de seções). Em grãos espaciais menores é esperada uma maior estocasticidade na ocupância das espécies, incluindo uma maior incidência de efeitos de massa, dessa forma diminuindo a relação entre a HA e a DB (Barton et al. 2013, Heino et al. 2015b). Assim, em grãos amostrais maiores teoricamente seria mais evidente a atuação da seleção de espécies pelos filtros ambientais. No entanto, nossos resultados mostraram que grãos amostrais menores (segmentos de 5 m) também revelaram relações significativas entre HA e DB quando considerada a seleção de variáveis ambientais pela análise BioEnv. Isso, de certa forma, vai contra as expectativas da nossa hipótese, e gera o interessante questionamento se a falta de padrão normalmente observada em grãos amostrais menores é uma questão de maior força de processos estocásticos e espaciais, ou simplesmente uma maior dificuldade de se identificar os atributos ambientais realmente importantes em microescala.

Contrário à nossa hipótese inicial, também não podemos dizer que a relação entre HA e DB foi mais expressiva entre riachos do que dentro dos riachos. No nosso estudo, os riachos ambientalmente mais heterogêneos só tiveram DB significativamente maiores que os riachos menos heterogêneos quando considerado o índice de Ruzicka, com a seleção das variáveis ambientais feita pelo BioEnv. O índice de Ruzicka é uma versão quantitativa do índice de Jaccard (assim como o Bray-Curtis é uma versão quantitativa do índice de Sorensen), mas cujos padrões normalmente não se afastam grandemente dos padrões obtidos pelo índice de Jaccard, utilizando apenas dados de

incidência dos *taxa* (Anderson et al. 2006). Em todas as demais comparações feitas entre riachos mais e menos heterogêneos as relações entre HA e DB não foram significativas, incluindo todas as comparações feitas utilizando a seleção de variáveis ambientais por julgamento do especialista. Esses resultados indicam que a força da relação entre HA e DB não necessariamente aumenta com o aumento do nível espacial de análise.

Diversidade beta é considerada um conceito chave em ecologia há décadas, mas que pode significar coisas distintas entre os trabalhos científicos uma vez que, ao longo do tempo, inúmeras foram as formas de entendê-la e calculá-la (Tuomisto 2010a, Anderson et al. 2011). O próprio Whittaker (1960), em seu trabalho seminal, concebeu pelo menos três maneiras de se abordar e mensurar a DB, deixando o conceito em aberto. Assim, é impossível dissociar os resultados obtidos pelos diferentes estudos das escolhas estatísticas feitas para se calcular a DB (Tuomisto 2010b), incluindo a forma de transformação de dados e as medidas de dissimilaridade utilizadas. Nós observamos que os valores de DB gerados pelas medidas de dissimilaridade que dão mais peso para a informação de abundância de indivíduos (especialmente a d_{MG2}) obtiveram as relações mais fracas com as medidas de HA. Ou seja, nossos resultados sugerem que a HA influencia principalmente na variação de composição taxonômica entre as unidades amostrais, e que medidas que dão muito peso para a abundância de indivíduos tendem a não captar a natureza dessa relação. Isso faz sentido à luz da teoria de nicho, uma vez que a oferta de diferentes condições ambientais possibilita o estabelecimento de espécies exibindo diferentes posições de nicho, ou seja, que apresentam requerimentos de habitat distintos (Chase & Leibold 2003, Heino 2013). As diferenças de abundância de indivíduos conforme sintetizadas pelas medidas de dissimilaridade não foram bem explicadas pela HA, o que indica que outros fatores podem estar mais relacionados à variação de abundância nas assembleias como, por exemplo, a produtividade e a estabilidade dos ecossistemas (Rosenzweig 1995).

Um outro empecilho metodológico que dificulta generalizações acerca da relação entre HA e DB é a discrepância nas mensurações da HA. Diferenças entre estudos na forma como cada um entende e mensura a HA dificulta a comparação entre eles (Vinson & Hawkins 1998). A maioria dos estudos calcula a HA baseada na mensuração de variáveis ambientais previamente definidas, ou seja, os pesquisadores já vão a campo sabendo exatamente as variáveis que irão compor a medida de HA. No

presente estudo nós decidimos verificar a validade dessa abordagem, medindo em campo uma grande variedade de medidas ambientais, de diferentes compartimentos do ecossistema aquático, conforme permitido pelo extenso protocolo amostral utilizado (Peck et al. 2006). Assim, pudemos selecionar as variáveis ambientais com base no nosso julgamento sobre aquelas com maior potencial de influenciar as assembleias de insetos aquáticos, mimetizando a forma como essa seleção é realizada na maioria dos estudos ecológicos, e também utilizando critérios estatísticos (análise BioEnv) que buscaram reter as variáveis mais relacionadas com a variação das assembleias. Essas duas abordagens geraram conjuntos de descritores ambientais bastante distintos, que por sua vez geraram medidas de HA também incongruentes. Nossos resultados mostraram que a seleção de métricas por julgamento do especialista no geral obteve resultados menos expressivos, se relacionando mais fracamente com as variações de DB entre unidades amostrais. Ou seja, ambas abordagens de seleção de variáveis mostraram “heterogeneidade” entre os ambientes, mas nem toda medida de heterogeneidade foi igualmente importante para a estruturação das assembleias biológicas. Isso remete ao senso comum de que é necessário buscar por medidas de heterogeneidade que sejam realmente relevantes para os organismos estudados (Heino et al. 2015a), o que no passado foi chamado de “heterogeneidade funcional” (Kolasa & Pickett 1991). Uma dificuldade em se mensurar HA é que o julgamento dos pesquisadores sobre as variáveis importantes muitas vezes não reflete a forma como os organismos percebem o ambiente onde vivem, o que é dependente do contexto de cada local (Vinson & Hawkins 1998). Assim, sugerimos que futuros trabalhos que almejem mensurar HA busquem por formas estatísticas de buscar pelas variáveis ambientais mais relevantes para os organismos em questão, não confiando apenas no julgamento dos próprios pesquisadores.

Concluindo, nesse estudo mostramos que, de forma geral, grãos amostrais mais grosseiros identificaram mais fortemente a relação entre HA e DB de assembleias de insetos aquáticos de dentro de riachos, essa relação sendo menos evidente quando considerada a escala entre riachos. Questões metodológicas relacionadas à mensuração da HA e da DB também se mostraram importantes na investigação desses padrões. O uso de descritores ambientais selecionados por métodos estatísticos e o uso de medidas de dissimilaridade biológicas que dão menos importância à informação de abundância de indivíduos geraram os padrões mais evidentes. Ou seja, a investigação do basal questionamento sobre a importância da HA para o aumento da diversidade passa

necessária e inevitavelmente pelo crivo de aspectos metodológicos e estatísticos adotados pelo estudo. Esse tipo de questionamento continuará sendo relevante para a ecologia, uma vez que a significância do efeito da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade biológica indica a importância do processo de homogeneização de habitats na perda de diversidade em nível global (Ortega et al. 2018). Cada vez mais, a perda de heterogeneidade ambiental na paisagem constitui um dos mais sérios problemas para a diversidade de comunidades naturais, processo que em muitos casos é resultante das diversas atividades antrópicas (Yoshimura 2012, Cardoso et al. 2018, Carvalho et al. 2018). Assim, é de suma importância que futuros estudos aprofundem na investigação dos efeitos de aspectos metodológicos e relacionados à escala espacial de análise na determinação dos fatores que geram e mantêm a diversidade em paisagens aquáticas.

2.7 AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto de Doutorado (Edital Universal MCTI/CNPQ N° 14/2014 Faixa A). À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo fornecimento da bolsa de Doutorado (processo n° 88882.459978/2019-01 DS). Ao Dr. Adolfo Calor, Dr. Fabio Quinteiro, Dra. Ana Paula Justino, Poliana Azevedo, Msc. Mylena Cardoso, e ao Állan Dickinson pelo suporte na identificação dos Trichoptera e Ephemeroptera.

2.8 REFERÊNCIAS

- Anderson, M. J. 2006. Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. *Biometrics* 62:245–253.
- Anderson, M. J., T. O. Crist, J. M. Chase, M. Vellend, B. D. Inouye, A. L. Freestone, N. J. Sanders, H. V. Cornell, L. S. Comita, K. F. Davies, S. P. Harrison, N. J. B. Kraft, J. C. Stegen, & N. G. Swenson. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters* 14:19–28.
- Anderson, M. J., K. E. Ellingsen, & B. H. McCauley. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9:683–693.
- Astorga, A., R. Death, F. Death, R. Paavola, M. Chakraborty, & T. Muotka. 2014.

- Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: The case of New Zealand stream invertebrates. *Ecology & Evolution* 4:2693–2702.
- Barton, P. S., S. A. Cunningham, A. D. Manning, H. Gibb, D. B. Lindenmayer, & R. K. Didham. 2013. The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology & Biogeography* 22:639–647.
- Behling, H., & M. L. da Costa. 2000. Holocene Environmental Changes from the Rio Curuá Record in the Caxiuanã Region , Eastern Amazon Basin. *Quaternary Research* 53:369–377.
- Beketov, M. A., B. J. Kefford, R. B. Schäfer, & M. Liess. 2013. Pesticides reduce regional biodiversity of stream invertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:11039–11043.
- Bini, L. M., V. L. Landeiro, A. Padial, T. Siqueira, & J. Heino. 2014. Nutrient enrichment is related to two facets of beta diversity for stream invertebrates across the United States. *Ecology* 95:1569–1578.
- Brasil, L. S., K. Dias-Silva, A. Jung, J. C. Antunes De Oliveira, U. Sabino, & T. B. Vieira. 2016. Ambiente, espaço ou conectividade: O que estrutura as comunidades de insetos aquáticos em riachos represados? *Entomotropica* 31:155–166.
- Callisto, M., C. B. M. Alves, J. M. Lopes, M. A. Castro. 2014. Condições ecológicas em bacias hidrográficas de empreendimentos hidrelétricos. 1. ed. Belo Horizonte: Companhia Energética de Minas Gerais 1:261.
- Cardoso, M. N., L. B. Calvão, L. F. de Assis Montag, B. S. Godoy, & L. Juen. 2018. Reducing the deleterious effects of logging on Ephemeroptera communities through reduced impact management. *Hydrobiologia* 823:191–203.
- Carvalho, F., M. Power, B. R. Forsberg, L. Castello, E. G. Martins, & C. E. Freitas. 2018. Trophic Ecology of Arapaima sp. in a ria lake-river-floodplain transition zone of the Amazon. *Ecology of Freshwater Fish*, 27, 237–246.
- Carvalho, F. G., F. de Oliveira Roque, L. Barbosa, L. F. de Assis Montag, & L. Juen. 2018. Oil palm plantation is not a suitable environment for most forest specialist species of Odonata in Amazonia. *Animal Conservation* 21:526–533.
- Castro, D. M. P. de, S. Dolédec, & M. Callisto. 2018. Land cover disturbance homogenizes aquatic insect functional structure in neotropical savanna streams. *Ecological Indicators* 84:573–582.
- Castro, D. M. P., S. Dolédec, & M. Callisto. 2017. Landscape variables influence taxonomic & trait composition of insect assemblages in Neotropical savanna

- streams. *Freshwater Biology* 62:1472–1486.
- Chase, J. M., & M. A. Leibold. 2003. Introduction: history, context, & purpose. In *Ecological Niches: Linking Classical & Contemporary Approaches* 1–18.
- Clarke, K. R., & M. Ainsworth. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 92:205-219.
- Costa, M. C. da, A. C. L. da Costa, L. T. da S. Coelho, T. M. L. Silva, & A. F. Azevedo. 2014. Correlação entre precipitação pluviométrica e umidade do solo na produção de serapilheira em Caxiuanã (PA). *Revista Ibero-Americana de Ciências Ambientais* 5:170-179.
- De Faria, A. P. J., R. Ligeiro, M. Callisto, & L. Juen. 2017. Response of aquatic insect assemblages to the activities of traditional populations in eastern Amazonia. *Hydrobiologia* 802:39-51.
- Domínguez, E., C. Molineri, & C. Nieto. 2009. Ephemeroptera. In: Domínguez, E. & H. R. Fernández, *Macroinvertebrados bentônicos sudamericanos – Sistemática y biología*. 1 edição. Tucumán: Fundación Miguel Lillo, 55.
- Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z.-I. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque, R. J. Naiman, A.-H. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. J. Stiassny, & C. A. Sullivan. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status & conservation challenges. *Biological Reviews* 81:163.
- Heino, J. 2013. Environmental heterogeneity, dispersal mode, & co-occurrence in stream macroinvertebrates. *Ecology & Evolution* 3:344-355.
- Heino, J., M. Grönroos, J. Ilmonen, T. Karhu, M. Niva, & L. Paasivirta. 2013. Environmental heterogeneity & β diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. *Freshwater Science* 32:142–154.
- Heino, J., A. S. Melo, & L. M. Bini. 2015a. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology* 60:223–235.
- Heino, J., A. S. Melo, L. M. Bini, F. Altermatt, S. A. Al-Shami, D. G. Angeler, N. Bonada, C. Brand, M. Callisto, K. Cottenie, O. Dangles, D. Dudgeon, A. Encalada, E. Göthe, M. Grönroos, N. Hamada, D. Jacobsen, V. L. Landeiro, R. Ligeiro, R. T. Martins, M. L. Miserendino, C. S. Md Rawi, M. E. Rodrigues, F. de O. Roque, L. Sandin, D. Schmera, L. F. Sgarbi, J. P. Simaika, T. Siqueira, R. M. Thompson, & C. R. Townsend. 2015b. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors & beta diversity of stream insect metacommunities at

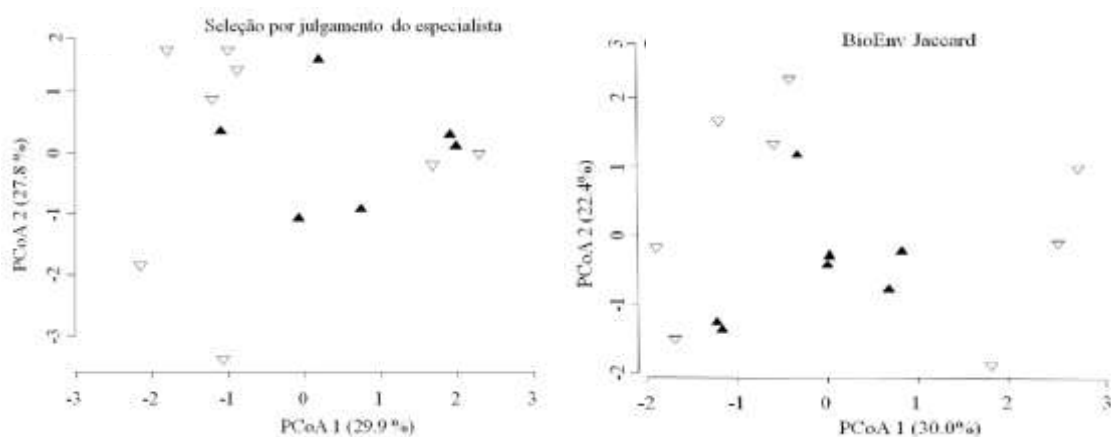
- two spatial levels. *Ecology & Evolution* 5:1235-1248.
- Heino, J., A. S. Melo, T. Siqueira, J. Soininen, S. Valanko, & L. M. Bini. 2015c. Metacommunity organisation, spatial extent & dispersal in aquatic systems: patterns, processes & prospects. *Freshwater Biology* 60:845–869.
- Hewitt, J. E., S. F. Thrush, J. Halliday, & C. Duffy. 2005. The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology* 86:1619–1626.
- ICMBIO – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, 2019. (Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/portal/unidadesdeconservacao/biomasbrasileiros/amazonia/unidades-de-conservacao-amazonia/1928-flona-de-caxiuna>).
- Kaufmann, P. R., P. Levine, E. G. Robison, C. Seeliger, & D. V. Peck. 1999. Quantifying Physical Habitat in Wadeable Streams. EPA/620/R-99/003. U.S. Environmental Protection Agency, Washington, DC.
- Kolasa, J., & S. T. A. Pickett. 1991. Ecological heterogeneity. *Ecological Studies*, 86: 332.
- Legendre, P., & L. Legendre. 2012. Complex ecological data sets. *Developments in Environmental Modelling* 1-57.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, & A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613.
- Levin, S. A. 1992. The Problem of Pattern & Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 73:1943-1967.
- Logue, J. B., N. Mouquet, H. Peter, & H. Hillebrand. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review & comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution* 26:482–491.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, & H. Wagner. 2018. CRAN-Package *vegan*. (Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>).
- Ortega, J. C. G., S. M. Thomaz, & L. M. Bini. 2018. Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. *Oecologia* 188:11–22.
- Peck, D. V., A. T. Herlihy, B. H. Hill, R. M. Hughes P. R. Kaufmann, D. J. Klemm, J. M. Lazorchak, F. H. McCormick, S. A. Peterson, P. L. Ringold, T. Magee, & M.

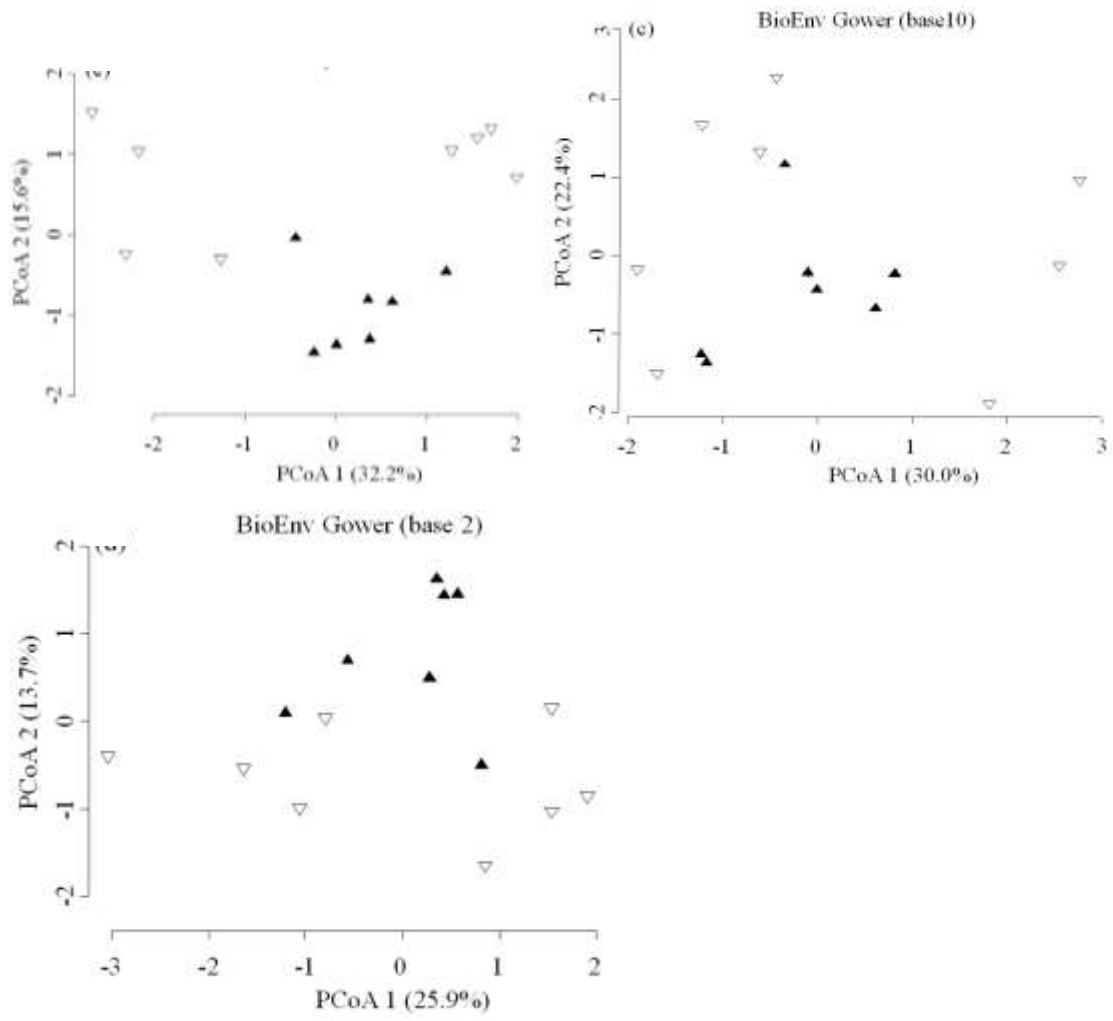
- R. Cappaert. 2006. Environmental Monitoring & Assessment Program – Surface Waters Western Pilot Study: Field Operations Manual for 16 Wadeable Streams. EPA 600/R-06/003. U.S. Environmental Protection Agency, Office of Research & Development, Washington, DC.
- Pes, A. M. O., N. Hamada, & J. L. Nessimian. 2005. Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central. Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 49:181-2014.
- R Core Team, 2019. R: A language & environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space & time. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ruzicka, M. 1958. Anwendung mathematisch-statistischer methoden in der geobotanik (Synthetische bearbeitung von aufnahmen). *Biologia Bratisl* 13:647-661.
- Salles, F. F., & E. Domíngues. 2012. Systematics & Phylogeny of Ulmeritus-Ulmeritoides revisited (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Zootaxa*, 3571:49–65.
- Salles, F. F. 2006. A ordem Ephemeroptera no Brasil (Insecta): taxonomia e diversidade. Tese de doutorado, Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais.
- Socolar, J. B., J. J. Gilroy, W. E. Kunin, & D. P. Edwards. 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology & Evolution* 31:67–80.
- Stein, A., K. Gerstner, & H. Kreft. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes & spatial scales. *Ecology Letters* 17:866–880.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon & California. *Ecological Monographs* 30:279-338.
- Thrush, S. F., J. S. Gray, J. E. Hewitt, & K. I. Ugland. 2006. Predicting the effects of habitat homogenization on marine biodiversity. *Ecological Applications* 16:1636-1642.
- Tuomisto, H. 2010a. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone away. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha & gamma diversity. *Ecography* 33:2–22.

- Tuomisto, H. 2010b. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity & related phenomena. *Ecography* 33:23–45.
- Vinson, M. R., & C. P. Hawkins. 1998. Biodiversity of Stream Insects: Variation at Local, Basin, & Regional Scales. *Annual Review of Entomology* 43:271–293.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon & California. *Ecological Monographs* 30:279–338.
- Winemiller, K. O., A. S. Flecker, & D. J. Hoeinghaus. 2010. Patch dynamics & environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 29:84–99.
- Yang, Z., X. Liu, M. Zhou, D. Ai, G. Wang, Y. Wang, C. Chu, & J. T. Lundholm. 2015. The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Scientific Reports* 5:1–7.
- Yoshimura, M. 2012. Effects of forest disturbances on aquatic insect assemblages. *Entomological Science* 15:145–154.

2.9 APÊNDICE

Apêndice 1. Dispersão ambiental entre os riachos mais heterogêneos e os riachos menos heterogêneos, conforme mostrado pelos dois primeiros eixos da PCoA, definidos por diferentes critérios de seleção de variáveis ambientais. Os triângulos preenchidos representam os riachos classificados como menos heterogêneos e os triângulos vazios representam os riachos classificados como mais heterogêneos.





3. Sessão II

Congruência de respostas de larvas e adultos de Trichoptera em relação a descritores ambientais em riachos amazônicos

A segunda sessão desta Tese foi elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Ecological Indicators* (IF= 4.49), disponível em:

<https://www.elsevier.com/journals/ecological-indicators/1470-160x/guide-for-authors>

Congruência de respostas de larvas e adultos de Trichoptera em relação a descritores ambientais em riachos amazônicos.

Maria José P. Anacleto^{a*}, Ana Paula Justino de Faria^a, Leandro Juen^a, Raphael Ligeiro^a

^a Laboratório de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará - UFPA. Rua Augusto Correia, N° 1 Bairro Guamá, Cep: 66.075-110, Belém, Pará, Brasil.

*Correspondência: mariajose_anacleto@yahoo.com.br

3.1 RESUMO

Os comportamentos e requerimentos ambientais distintos da fase larval e adulta de Trichoptera podem levar a assembleias com estruturas e composições distintas. No entanto, há carência de conhecimento acerca da congruência entre esses dois estágios de vida em trechos de riachos. Assim, nosso objetivo foi avaliar a congruência entre o estágio larval (aquático) e adultos (aéreo) de Trichoptera em termos de riqueza e composição das assembleias em riachos amazônicos e, adicionalmente, identificar os principais descritores ambientais relacionados a cada estágio de vida. Foram amostradas larvas e adultos em 12 riachos na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil. Utilizamos curvas de acumulação de espécies baseadas em amostras e indivíduos para verificar se a amostragem da diversidade foi similar entre larvas e adultos. Em seguida, fizemos um teste *t* pareado para avaliar se a riqueza taxonômica e a abundância de indivíduos diferiram entre os estágios de vida. Testamos a congruência na composição de gêneros entre os diferentes estágios de vida através da análise de Procrustes. Avaliamos também a relação entre a riqueza e composição de larvas e adultos e as variáveis ambientais usando modelos lineares generalizados. Nossos resultados mostraram que as curvas de coletor indicaram que assíntotas não foram atingidas em nenhum dos casos. Tanto a riqueza como a abundância foram maiores na amostragem dos adultos, o que pode estar relacionado com uma maior eficiência das armadilhas luminosas noturnas utilizadas para a amostragem dos adultos. Verificamos que a composição de larvas e adultos de Trichoptera não foram congruentes. As variáveis ambientais explicaram 46% da variação da riqueza e 32% da variação na composição de larvas, e explicou 44% da variação da riqueza e 21% da variação da composição de adultos. Essa complementaridade na coleta de larvas e adultos deve ser considerada em levantamentos da diversidade aquática. Novos estudos devem focar na aplicabilidade de cada fase de vida em estudos de biomonitoramento da integridade ecológica de riachos.

Palavras-chave: Organismos substitutos, insetos aquáticos, concordância entre assembleias.

3.2 INTRODUÇÃO

A perda da diversidade em ecossistemas aquáticos vem crescendo nos últimos anos (Azrina et al., 2006; Firmiano et al., 2017; Calvão et al., 2018; Juen & Feest, 2019), desafiando os pesquisadores a encontrar estratégias para simplificar os programas de monitoramento e ao mesmo tempo torna-los mais eficientes. A principal tarefa dos estudos de avaliação ecológica é a busca por organismos bioindicadores cuja presença, abundância e/ou comportamento reflita o efeito de um estressor (ou conjunto de estressores) (Bonada et al., 2006; Firmiano et al., 2017). A capacidade desses estudos de capturarem padrões gerais de diversidade passa também pelo uso de organismos bioindicadores que são também “substitutos” (*surrogates*), isto é, apresentam alta congruência com uma ampla gama de grupos de organismos (Heino & Soininen, 2007; Heino et al., 2009). Comunidades congruentes são aquelas caracterizadas por apresentarem respostas similares a um gradiente ambiental ou espacial (Mendes et al., 2017).

Assim, quando existe forte congruência, as respostas ambientais e padrões de distribuição obtidos para um táxon ou grupo de organismos podem ser extrapolados para outros grupos, o que possibilita redução de gastos e acelera o processo de implementação de programas de biomonitoramento e a tomada de decisão no âmbito da conservação (Lários et al., 2017). Estudos de congruência muitas vezes verificam associações de correspondência entre níveis taxonômicos (p. ex. família e gênero) (Heino, 2008; Heino & Soininen, 2007; Godoy et al., 2019), a similaridade nos padrões de distribuição espacial em diferentes grupos biológicos (Heino et al., 2005; Juen et al., 2013; Milošević et al., 2017; Carneiro et al., 2019), as respostas a perturbações antrópicas sobre o grau de concordância entre diferentes assembleias (Rooney & Bayley, 2012), como também analisam a congruência entre estágios de vida de um determinado taxa em relação a respostas a fatores ambientais (Valente-Neto et al., 2015; Mendes et al., 2017).

Os insetos aquáticos, particularmente os insetos da ordem Trichoptera, possuem características que favorecem seu uso como indicador biológico (p.ex., são sensíveis a alterações ambientais, são relativamente fáceis de identificar e são ubíquos e abundantes em ecossistemas aquáticos) (Oliveira & Bispo, 2001). Vários estudos têm empregado os Trichoptera no biomonitoramento de ecossistemas aquáticos continentais (Buss et al., 2016; Chen et al., 2017) e para descrever os efeitos de atividades antrópicas

na integridade ecológica de riachos tropicais (Ligeiro et al., 2013; de Faria et al., 2017; Luiza-Andrade et al., 2017). No entanto, a utilização desses organismos na fase adulta em estudos de monitoramento ainda é incipiente (Houghton et al., 2011).

Tanto as larvas quanto os adultos de Trichoptera são potenciais bioindicadores em estudos de avaliação ambiental de ecossistemas aquáticos, apesar dos organismos nas duas fases de vida diferirem em várias características de hábitos de vida e requerimentos ecológicos (Houghton, 2006). As técnicas de coleta de larvas são trabalhosas e difíceis de padronizar, uma vez que a distribuição dos indivíduos é frequentemente agregada em microescala, sendo difícil representar fielmente a fauna local (Oliveira & Pes, 2014). Por outro lado, os adultos são facilmente coletados por armadilhas luminosas (Calor & Mariano, 2012). Muitas larvas não são identificáveis ao nível de espécie, o que causa alguma perda de informação (Godoy et al., 2019). Por outro lado, os adultos em sua maioria, são identificáveis ao nível de espécie, gerando resultados mais precisos (Houghton, 2006). As larvas se dispersam pelo processo de deriva (*drift*) no sentido montante-jusante, principalmente durante eventos hidrológicos de cheias, uma vez que esse tipo de dispersão depende da força da coluna d'água (Landeiro et al., 2012). Os adultos, por sua vez, se dispersam por voo no sentido jusante-montante, paralelo ao riacho, de modo que se espera que a maioria dos adultos permaneça perto do trecho de rio em que emergiram (Petersen et al., 1999). Dessa forma, é possível que a avaliação ecológica de riachos usando Trichoptera adultos possa ser tão ou mais eficiente que a avaliação realizada com larvas (Houghton, 2006; Houghton et al., 2011). No entanto, ao nosso conhecimento nenhum outro estudo se propôs a investigar a congruência entre esses dois estágios de vida em relação à composição das assembleias e às respostas das mesmas às características dos habitats.

Nesse contexto, o objetivo do presente estudo foi avaliar a congruência entre o estágio larval (aquático) e adultos (aéreo) de Trichoptera em termos de riqueza e composição das assembleias em riachos amazônicos e, adicionalmente, identificar os principais descritores ambientais relacionados a cada estágio de vida. Esperamos encontrar respostas distintas entre os dois estágios de vida analisados (larvas e adultos) e suas relações com as características dos habitats aquáticos, uma vez que esses insetos ocupam nichos diferentes em cada fase do ciclo de vida e, portanto, apresentam requerimentos ambientais distintos, respondendo desigualmente ao gradiente ambiental.

3.3 MATERIAL E MÉTODOS

3.3.1 Área de Estudo

O estudo foi realizado em 12 riachos na Floresta Nacional (FLONA) de Caxiuanã (Figura 1), localizada nos municípios de Portel e Melgaço, Pará, Brasil (Figura 1). O clima na região é tropical quente e úmido do subtipo climático "Am" segundo a classificação de Köppen (De Oliveira et al., 2008). A precipitação pluviométrica média anual é de aproximadamente 2.000 mm e umidade relativa do ar em torno de 92% (Costa et al., 2014). O período chuvoso ocorre entre dezembro a maio e estiagem de junho a novembro. Neste estudo, as amostragens foram realizadas entre setembro e outubro de 2017, durante o período de estiagem.

A FLONA tem aproximadamente de 320.000 ha, sendo pouco povoada (cerca de 2.500 habitantes), mantendo a maior parte das suas florestas primárias, sendo as secundárias restritas a pequenas manchas (Behling & Costa, 2000; ICMBIO, 2019). Possui áreas com Mata de Igapó e Mata de Várzea, sendo as áreas de solos arenosos recobertos por vegetação ombrófila densa. A rede hídrica é bastante ramificada, com rios e riachos de fluxo lento, pouca carga suspensa transportada, sendo chamados “lagos de ria” (Carvalho et al. 2018) (Anexo 1). Essas características originam de mudanças ambientais ocorridas no Holoceno, tais como alterações no nível de água no Atlântico, bloqueio no sistema de rio, atividade neotectônica e mudanças climáticas, que “afogaram” os sistemas lóticos dessa bacia (Behling & Costa, 2000). A drenagem principal da região é composta pelo Rio Anapu e pela baía de Caxiuanã (ICMBIO, 2019).

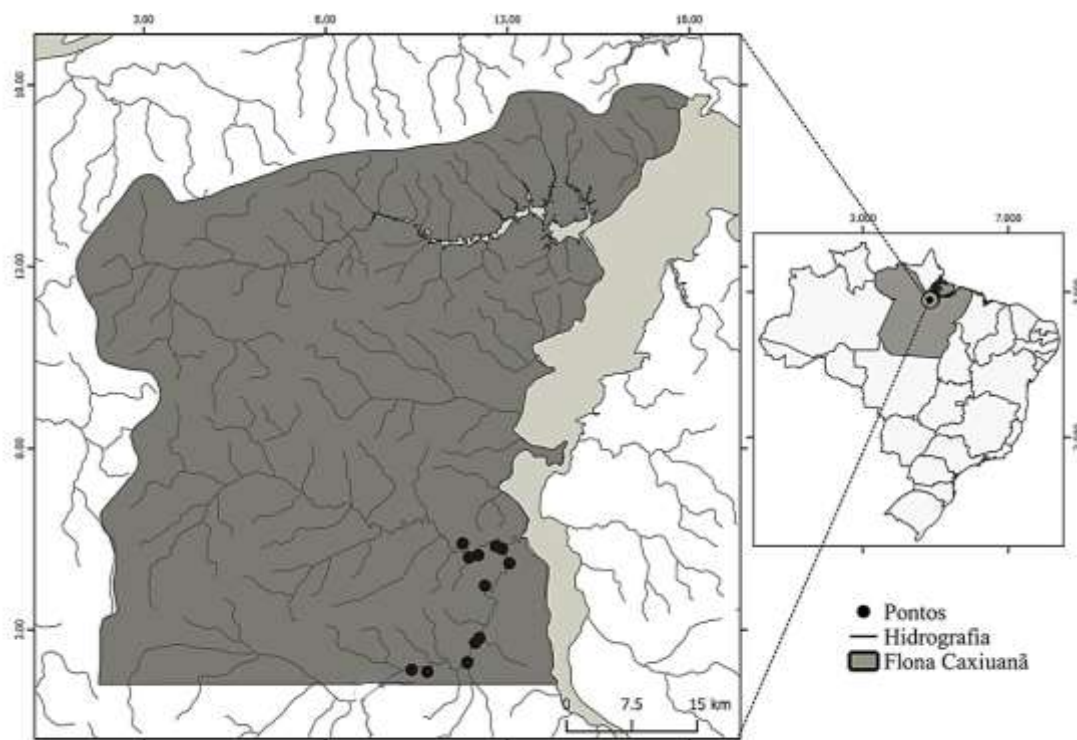


Figura 1. Distribuição dos 12 riachos amostrados na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

3.3.2 Caracterização do habitat físico

A estrutura dos habitats físicos de cada riacho foi avaliada em um trecho contínuo de 150 m, subdividido em 10 seções longitudinais (15 m cada) por 11 transecções, seguindo orientações de Peck et al. (2006) e Callisto et al. (2014) (Figura 2) (Anexo 3). As variáveis ambientais mensuradas foram: imersão do substrato em sedimento fino, proporção de matéria orgânica no canal, sedimento pequeno (< cascalho) na parte profunda do canal (talvegue), cobertura da vegetação ripária, número de fragmentos de madeira no canal, vegetação pendurada (≤ 1 m da superfície da água), peças de madeira grande (diâmetro > 10 cm) no canal, abrigo para organismos aquático – algas e macrófitas (inclui: algas filamentosas, plantas aquáticas, madeira grande, madeira pequena, árvores vivas ou raízes, banco de folhas, vegetação pendurada, margem escavada, matacão e estruturas artificiais) e abrigos para organismos aquáticos – abrigos grandes (inclui: madeira grande, margem escavada, matacão e estruturas artificiais). Todas essas métricas foram mensuradas em campo e calculadas segundo Kaufmann et al. (1999). Acreditamos que essas variáveis ambientais (sumarizadas na Tabela 1) são relevantes para a estruturação da fauna de Trichoptera, tanto de larvas quanto de adultos (Feio et al., 2005a, 2005b).

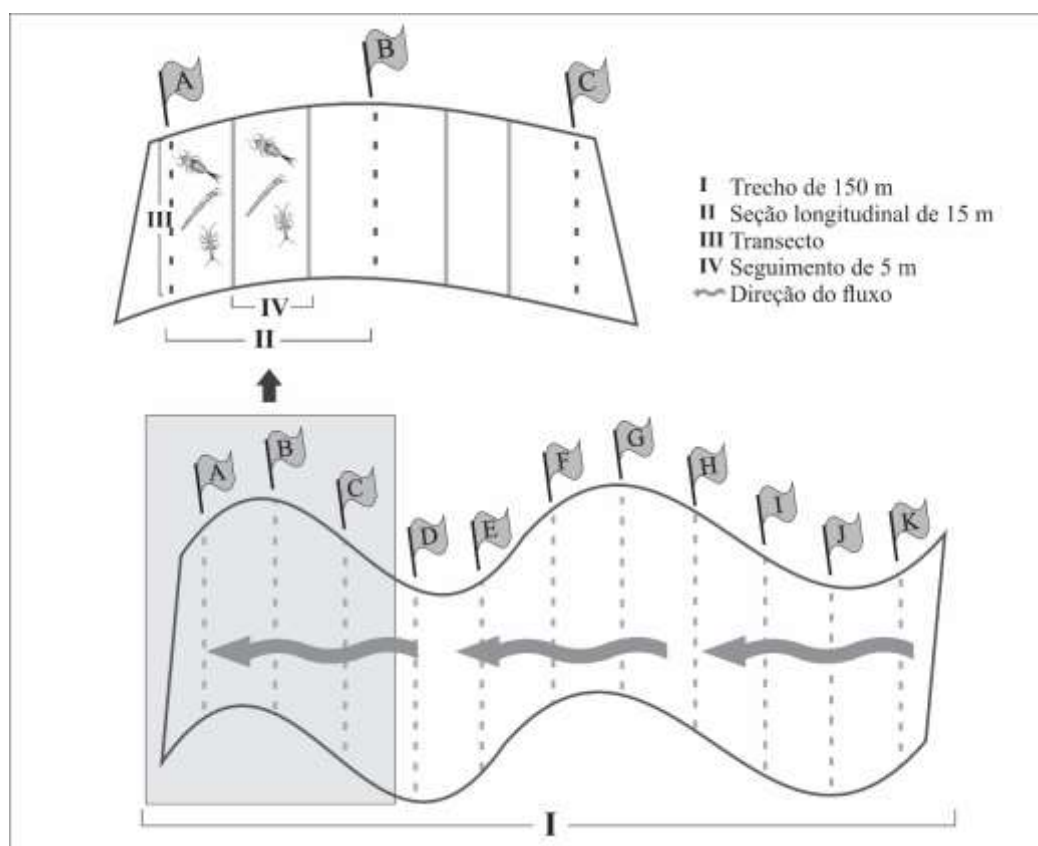


Figura 2. Metodologia para aplicação do protocolo de caracterização física no trecho do riacho, como também para coleta das larvas de Trichoptera. (Fonte: Bastos, R. C.)

Tabela 1. Variáveis ambientais mensuradas em cada riacho, com informação da sigla utilizada, média e desvio padrão (DP), na Floresta Nacional de Caxiuanã, região Norte do Brasil.

Variáveis ambientais	Siglas	Média	DP
Imersão do substrato em sedimento fino	ISSF	33,93	20,76
Proporção de matéria orgânica particulada fina no canal	MOPF	29,87	16,83
Sedimento pequeno (< cascalho) na parte profunda do canal (Talvegue)	SPT	0,56	0,4
Cobertura da vegetação ripária	CVR	145,17	55,86
Número de fragmentos de madeira no canal	NFM	101,22	39,31
Vegetação pendurada (≤ 1 m da superfície da água)	VP	8,95	3,82
Abrigo para organismos aquáticos (Algas e Macrófitas)	AOA_AM	131,25	43,33
Abrigo para organismos aquáticos (Abrigo Grande)	AOA_AG	9,75	4,14
Peças de madeira grande (diâmetro > 10 cm) no canal	PMG	11,9	17,17
Banco de Folhas no canal	BF	35,3	19,68

3.3.3 Amostragem de *Trichoptera*

Para a coleta das larvas de *Trichoptera*, as seções longitudinais de 15 m foram subdivididas em três segmentos de 5 m cada. A coleta dos indivíduos foi realizada nos dois primeiros segmentos de cada seção, totalizando 20 subamostras por riacho (Figura 2). Foram extraídas duas porções de substratos (compondo uma única amostra compostas) em cada segmento, utilizando um amostrador rapiché de 18 cm de diâmetro e malha de 250 μ m (Figura 3a). Os indivíduos foram separados do substrato em campo e conservados em etanol 92% (Anexo 2). Os *Trichoptera* adultos foram coletados usando armadilhas luminosas com lâmpada fluorescente (branca e ultravioleta) sobre uma bandeja branca contendo álcool 92%, ligadas a baterias 12V (Calor & Mariano, 2012). Foram armadas três armadilhas equidistantes em cada riacho ao longo do trecho longitudinal de 150 m aproximadamente às 18:00 h (Figura 3b) e retiradas aproximadamente às 6:00 h (Figura 3c), caracterizando a fauna de adultos em todo o trecho de cada riacho. Todos os indivíduos depositados na bandeja foram colocados em potes com etanol 92%. Os indivíduos de larvas e adultos foram identificados em laboratório até resolução taxonômica de gênero usando descrições taxonômicas de Pes et al. (2014), Dominguez & Fernandez (2009). Todos os indivíduos foram posteriormente depositados na coleção entomológica do Laboratório de Ecologia e Conservação (LABECO) do ICB/Universidade Federal do Pará (SISBIO/ICMBIO: N° de solicitação: 61722).



Figura 3. Métodos de coleta de Trichoptera: a) larvas com rede rapiché; b) armadilha luminosa para coleta de adultos armada no final da tarde, e c) armadilha luminosa no início da manhã seguinte (captação dos insetos que caíram durante a noite).

3.3.4 Análise de dados

Para verificar se a amostragem da riqueza foi similar entre larvas e adultos de Trichoptera, foram feitas curvas de acumulação de espécies baseadas em amostras e indivíduos (Gotelli & Colwell, 2001). As curvas foram realizadas no software R (R Core Team, 2019), utilizando o pacote *vegan* (Oksanen et al., 2018). O teste t pareado foi usado para avaliar se a riqueza taxonômica e abundância de indivíduos diferiram entre os estágios de vida. Essa análise foi realizada no software R (R Core Team, 2019), utilizando o pacote *stats* (básico).

Para verificar a congruência na composição de gêneros entre os diferentes estágios de vida foi realizada uma análise de Procrustes (Figura 4). Os dados de

abundância foram transformados em $(\log(x + 1))$ para minimizar o efeito de abundâncias discrepantes, e o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis foi utilizado como medida de dissimilaridade entre as amostras. Realizamos a Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para cada uma das matrizes biológica (larvas e adultos), para ordenar as amostras com base na similaridade das assembleias. A análise Procrustes minimiza a soma das distâncias (*squared distances*) entre os pontos correspondentes de duas matrizes através de um algoritmo de ajuste rotacional, resultando na estatística m^2 (*mean squared distances*), da qual é derivada a estatística de correlação r (Peres-Neto et al., 2003). A significância estatística foi testada utilizando 10.000 permutações (Jackson, 1995). Essa análise foi realizada no software R (R Core Team, 2019), usando o pacote *vegan* (Oksanen et al., 2018).

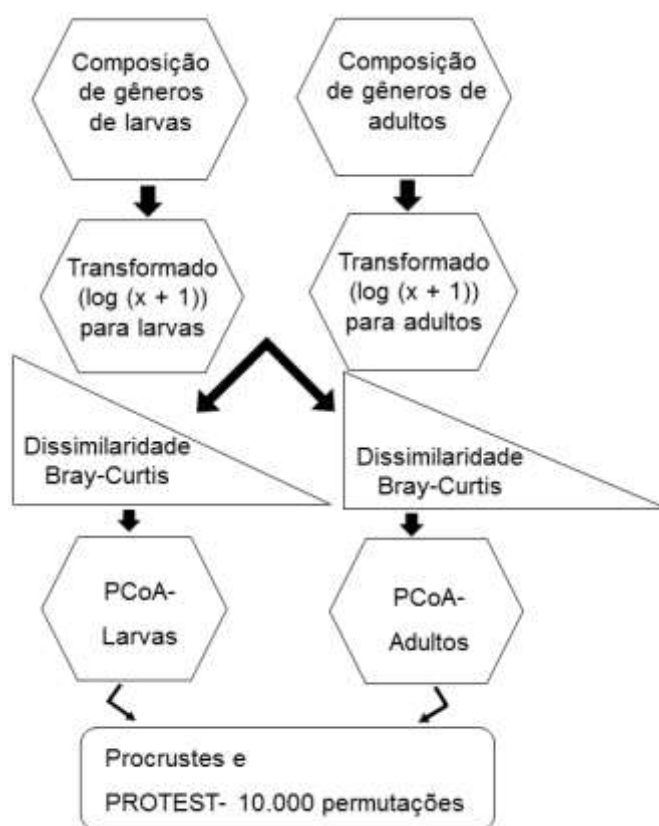


Figura 4. Diagrama de fluxo mostrando as etapas da análise de Procrustes.

Nós avaliamos a relação entre a riqueza e composição de larvas e adultos de Trichoptera e as variáveis ambientais usando Modelos Lineares Generalizados (GLMs) (Zuur et al., 2009), selecionando os melhores modelos pelo Critério de Informação de Akaike (AIC) (Akaike, 1981). A família de distribuição utilizada na análise foi a

gaussiana (Zuur et al., 2009). A composição de gêneros foi representada pelo primeiro eixo das PCoAs feitas para os respectivos grupos.

3.4 RESULTADOS

3.4.1 Composição das assembleias

Um total de 2.271 indivíduos de Trichoptera foram coletados, dos quais 446 foram larvas (19,64% do total) e 1.825 adultos (80,36% do total) (Tabela 2). As larvas foram representadas por 4 famílias e 7 gêneros, sendo Polycentropodidae (192 indivíduos) e Calamoceratidae (113) as famílias mais abundantes e *Cernotina* o gênero com maior número de indivíduos (192), seguida por *Phylloicus* (113) e *Macronema* (89). Os adultos foram representados por 4 famílias e 12 gêneros, sendo Hydropsychidae (890 indivíduos), Leptoceridae (654) e Polycentropodidae (260) as famílias mais abundantes (Tabela 2). O gênero *Macronema* foi o mais abundante (887 indivíduos), seguido por *Oecetis* (457), *Nyctiophylax* (175) e *Nectopsyche* (132).

A riqueza de larvas foi menor em comparação com os adultos ($t = -3,4$; $df = 11$; $p = 0,005$), com $3,4 \pm 1,3$ (média $\pm$ desvio padrão) gêneros amostrados por riacho para larvas e $5,3 \pm 2,1$ gêneros amostrados por riacho para adultos. A abundância de larvas também foi menor, quando comparada a abundância de adultos ($t = -5,5$; $df = 11$; $p < 0,001$), com $27,0 \pm 31,9$ indivíduos coletados para larvas e $152,0 \pm 66,1$ indivíduos coletados para adultos. As curvas de coletor, estimadas tanto em função do número de amostras como em função do número de indivíduos, indicaram que assíntotas não foram atingidas em nenhum dos casos. No entanto, as curvas para larvas mostraram maior tendência à estabilização (Figura 5).

Tabela 2. Gêneros de larvas e adultos de Trichoptera coletados em 12 riachos amostrados durante o período de estiagem no ano de 2017 na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, região Norte do Brasil. Colunas preenchidas com * Gêneros não encontrados.

Táxon	Adultos	Larvas	Abundância (larvas + adultos)
Calamoceratidae Ulmer, 1905			
<i>Phylloicus</i> Muller, 1880	*	113	113
Helicopsychedae Ulmer 1906			

<i>Helicopsyche</i> Siebold, 1856	21	*	21
Hydropsychidae John Curtis, 1835			
<i>Macronema</i> Pictet, 1836	890	89	979
<i>Smicridea</i> McLachlan, 1871	*	1	1
Leptoceridae Leach, 1815			
<i>Achoropsyche</i> Holzenthal, 1984	2	*	2
<i>Nectopsyche</i> Muller, 1879	132	3	135
<i>Oecetis</i> McLachlan, 1877	457	22	479
<i>Triplectides</i> Kolenati, 1859	*	26	26
Polycentropodidae Ulmer, 1903			
<i>Cernotina</i> Ross, 1938	7	192	199
<i>Cyrnellus</i> Banks, 1913	125	*	125
<i>Nyctiophylax</i> Brauer, 1865	175	*	175
<i>Polycentropus</i> Curtis, 1835	14	*	14
<i>Polyplectropus</i> Ulmer, 1903	2	*	2
Total	1825	446	2271

A composição de larvas e adultos de Trichoptera não foi congruente (Procrustes $m^2 = 0,83$, correlação rotacional = 0,41, $p = 0,291$). Os modelos de melhor ajuste para riqueza e composição de gêneros de larvas/adultos incluíram cinco variáveis ambientais (Tabela 3). O primeiro eixo da PCoA feita com a composição de gêneros das larvas explicou 53,7% da variação das assembleias, enquanto que no caso dos adultos a explicação foi de 60,0%. O modelo linear generalizado explicou 46% da variação na riqueza de gêneros (AIC = 37,7) e 32% da variação na composição de larvas (AIC = 113). A riqueza de larvas foi positivamente relacionada com a imersão do substrato em sedimento fino e vegetação pendurada no canal (≤ 1 m da superfície) e a composição de gêneros com o número de fragmentos de madeira no canal. Para adultos de Trichoptera, o modelo explicou 44% da variação da riqueza (AIC = 50,5) e 21% da variação na composição de gêneros (AIC = 106). A riqueza de gêneros de Trichoptera adultos foi positivamente relacionada com a proporção de matéria orgânica particulada fina no canal e negativamente relacionada com abrigo para organismos aquáticos (algas e macrófitas). A composição de gêneros de adultos foi negativamente relacionada com abrigo para organismos aquáticos (algas e macrófitas).

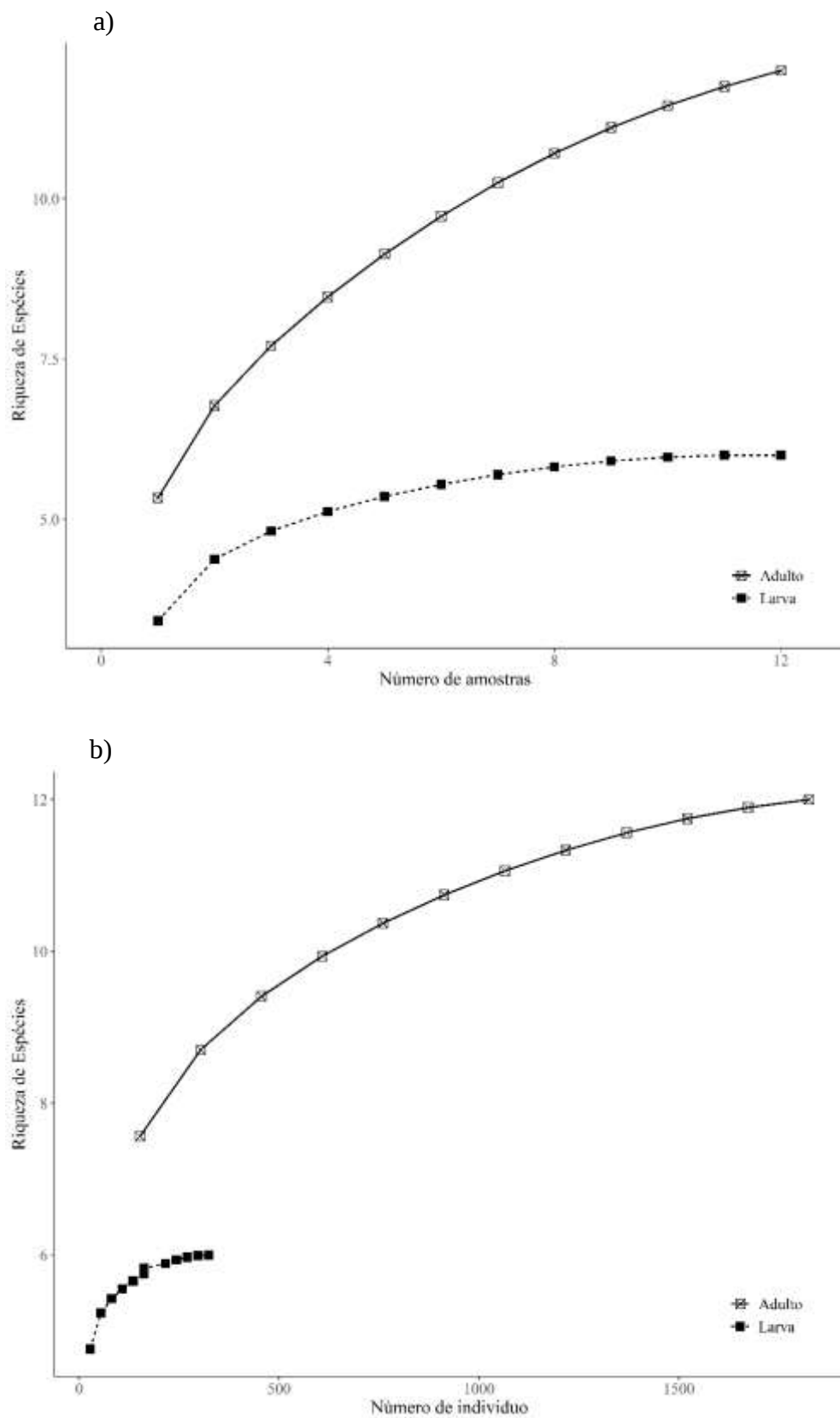


Figura 5. Curvas de acumulação de gêneros de Trichoptera (larvas e adultos) em relação ao esforço amostral com base (a) no número de amostras, e (b) no número de indivíduos.

Tabela 3. Resultados dos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) entre riqueza e composição de gêneros de larvas e adultos de Trichoptera e variáveis de habitats de riachos. Os valores em negrito destacam as variáveis significativamente correlacionadas.

Diversidade de Trichoptera	Variáveis	Estimativa	SE	t	p
Riqueza de Larvas	<i>Intercepto</i>	0,27	0,98	0,27	0,79
	Imersão do substrato em sedimento fino	0,04	0,01	2,56	0,03
	Vegetação pendurada (≤ 1 m da superfície da água)	0,21	0,08	2,72	0,02
Riqueza de Adultos	<i>Intercepto</i>	8,32	1,73	4,82	<0,01
	Proporção de matéria orgânica no canal	0,05	0,03	1,67	0,13
	Abrigos para organismos aquáticos (Algas e Macrófitas)	-0,03	0,01	-2,95	0,02
Composição de Larvas	<i>Intercepto</i>	-44,51	18,96	-2,35	0,04
	Número de fragmentos de madeira no canal	0,44	0,18	2,51	0,03
Composição de Adultos	<i>Intercepto</i>	31,16	16,41	1,90	0,09
	Abrigos para organismos aquáticos (Algas e Macrófitas)	-0,24	0,12	-1,99	0,07

3.5 DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram que trechos de riachos adequados para larvas não coincidem com trechos favoráveis para os adultos. Isso era esperado uma vez que cada estágio de vida responde a fatores ambientais específicos (Winterbourn & Crowe, 2001). A coleta de larvas obteve uma baixa riqueza de gêneros, sendo que alguns deles foram encontrados exclusivamente nesse estágio, como *Smicridea*, *Phylloicus* e *Triplectides*. Esses dois últimos gêneros são comumente associados a ambientes com grandes quantidades de matéria orgânica, fluxo lento ou poças (Prather, 2003; Hamada

et al., 2014), o que explica suas ocorrências em habitats caracterizados pela predominância de fluxos lentos, como os riachos da região estudada. A ausência desses gêneros no estágio adulto pode estar relacionada ao modo de vida desses organismos. Por exemplo, *Phylloicus* são ativos durante o dia, ao contrário da maioria dos Trichoptera, assim sua captura por armadilhas luminosas noturnas se torna mais difícil (Prather, 2003).

A ocorrência de alguns gêneros que só apareceram como larvas ou como adultos enfatiza a importância de amostrar os dois estágios de vida em estudos de avaliação ambiental mais abrangentes e detalhados. Larvas de Trichoptera, assim como os macroinvertebrados bentônicos de forma geral, possuem distribuição espacial altamente agregada em microescala (Feio et al., 2005b), refletindo variações sutis nas condições de substrato, recursos alimentares e regimes de fluxo (Feio et al., 2005a). Assim, é pouco provável que amostragens sistemáticas ou aleatórias feitas ao longo de trechos de riachos consigam caracterizar satisfatoriamente a composição da fauna local. Em função disso, acreditamos que a aparente estabilização mostrada pelas curvas do coletor feitas com as amostragens de larvas não seja reflexo de uma amostragem eficaz, mas sim da dificuldade de se encontrar as espécies mais raras, razão pela qual curvas de acumulação de espécies precisam ser interpretadas com cautela (Gotelli & Cowell, 2001).

Além das diferenças observadas na riqueza de gêneros e abundância de indivíduos, não houve congruência entre a composição de gêneros de larvas e adultos de Trichoptera, corroborando nossas expectativas iniciais. Essa ausência de congruência pode estar relacionada aos diferentes nichos que esses organismos ocupam. Apesar deles serem da mesma ordem, em seus diferentes estágios de vida os indivíduos exploram habitats diferentes (Tockner et al., 2010; Mazzucco et al., 2015). A fase imatura foi relacionada à vegetação pendurada no canal (≤ 1 m da superfície). As larvas usam esses locais para construção de abrigos. Por exemplo, as larvas de *Smicridea* constroem abrigos nesse tipo de vegetação (Mosquera-Murillo, 2019), para fugirem de predadores e se alimentarem (Pes et al., 2014). A imersão de substrato e número de fragmentos de madeira presente no canal são variáveis que podem estar relacionadas aos recursos (matéria prima e substrato) necessários para a construção de abrigos, hábito característico das larvas de Trichoptera (Gonçalves-Júnior et al., 2014; Pes et al., 2014). Tanto a quantidade de matéria orgânica particulada fina como a disponibilidade de abrigo para organismos aquáticos (algas e macrófitas) foram as variáveis que

explicaram a riqueza e composição dos adultos. A maioria das fêmeas desse grupo ovipositam seus ovos envoltos por uma massa gelatinosa em ambientes aquáticos e terrestres, fixando-os em folhas da vegetação marginal, plantas aquáticas, madeira e substratos presentes em áreas de correnteza ou remanso (Pes et al. 2014; Lancaster et al., 2019).

Como não houve congruência entre os dois estágios de vida faz-se necessário considerar essas duas assembleias separadamente, ou seja, uma não representa a condição da outra. Nossos resultados mostraram que a distribuição de larvas e adultos de Trichoptera são governados por componentes distintos do habitat, de modo que os mesmos trechos de riacho apresentam fauna com composição e riqueza distintas. Assim, podemos deduzir que os indivíduos adultos de Trichoptera não permanecem nos mesmos locais em que eclodiram, e sim dispersam para outros trechos, normalmente à jusante do mesmo riacho (Kovats et al., 1996; Lancaster et al., 2019) com características ambientais mais propícias. A distribuição espacial de recursos essenciais, como locais de oviposição, já foram relatadas como um fator determinante da distribuição de adultos de várias espécies dessa ordem (Lancaster et al., 2010; Lancaster & Downes, 2018).

Concluimos que, apesar das claras vantagens logísticas de se utilizar organismos adultos na avaliação de condições ecológicas de riachos, acreditamos que a incongruência ecológica observada entre as fases de vida possa dificultar a promoção dessa prática. Uma vez que as amostragens de larvas e adultos se mostraram complementares nos trechos de riacho estudados, aconselhamos que levantamentos de diversidade de Trichoptera considerem múltiplos aparatos de coleta, que abranjam ambas as fases de vida desses organismos. Incentivamos também que futuros estudos avaliem os tipos de impactos antrópicos e alterações do habitat que são melhores detectadas por cada fase de vida, desse modo maximizando a eficiência dos Trichoptera como bioindicadores.

3.6 AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto de Doutorado (Edital Universal MCTI/CNPQ N° 14/2014 Faixa A). À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior

(CAPES) pelo fornecimento da bolsa de Doutorado (processo nº 88882.459978/2019-01 DS). Ao Dr. Adolfo Calor, Dr. Fabio Quinteiro, Dra. Ana Paula Justino e a Poliana Azevedo pelo suporte na identificação dos Trichoptera.

3.7 REFERÊNCIAS

- Akaike, H., 1981. Likelihood of a model and information criteria. *J. Econom.* 16, 3–14. [https://doi.org/10.1016/0304-4076\(81\)90071-3](https://doi.org/10.1016/0304-4076(81)90071-3).
- Azrina, M.Z., Yap, C.K., Rahim Ismail, A., Ismail, A., Tan, S.G., 2006. Anthropogenic impacts on the distribution and biodiversity of benthic macroinvertebrates and water quality of the Langat River, Peninsular Malaysia. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 64, 337–347. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2005.04.003>.
- Behling, H., Costa, M.L. da, 2000. Holocene Environmental Changes from the Rio Curuá Record in the Caxiuanã Region , Eastern Amazon Basin. *Quat. Res.* 53, 369–377. <https://doi.org/10.1006/qres.1999.2117>.
- Bonada, N., Prat, N., Resh, V.H., Statzner, B., 2006. Developments in Aquatic Insect Biomonitoring: A Comparative Analysis of Recent Approaches. *Annu. Rev. Entomol.* 51, 495–523. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151124>.
- Buss, D.F., De Oliveira Roque, F., Sonoda, K.C., Barroso, P., Junior, M., Stefanés, M., Rubens, H., Imbimbo, V., Kuhlmann, M.L., Lamparelli, M.C., Oliveira, L.G., Molloyzi, J., De Cássia, M., Campos, S., Junqueira, M.V., Ligeiro, R., Moulton, T.P., Hamada, N., Mugnai, R., Baptista, D.F., 2016. Macroinvertebrados Aquáticos como Bioindicadores no Processo de Licenciamento Ambiental no Brasil. *Biodiversidade Bras.* 6, 100–113. <https://doi.org/10.1177/0363546512465072>.
- Callisto, M., Alves, C.B.M., Lopes, J.M., Castro, M.A., 2014. Condições ecológicas em bacias hidrográficas de empreendimentos hidrelétricos. 1. ed. Belo Horizonte: Companhia Energética de Minas Gerais 1, 261.
- Calor, A.R., Mariano, R., 2012. UV Light Pan Traps for Collecting Aquatic Insects. *EntomoBrasilis* 2, 2004–2006. <https://doi.org/e-ISSN 1983-0572>
- Calvão, L.B., Juen, L., de Oliveira Junior, J.M.B., Batista, J.D., De Marco Júnior, P., 2018. Land use modifies Odonata diversity in streams of the Brazilian Cerrado. *J. Insect Conserv.* 22, 675–685. <https://doi.org/10.1007/s10841-018-0093-5>.
- Carneiro, F.M., Paulo, J., Souza, F. De, Silva, K.D., Nogueira, D.S., Bichsel, D., Pinto,

- N.S., Oliveira, A.A.B. De, 2019. Low cross-taxon congruence among aquatic organisms in artificial tropical ponds : implications for biomonitoring Low cross-taxon congruence among aquatic organisms in artificial tropical ponds : implications for biomonitoring. 55, 21. <https://doi.org/10.1051/limn/2019022>.
- Carvalho, F., M. Power, B. R. Forsberg, L. Castello, E. G. Martins, & C. E. Freitas. 2018. Trophic Ecology of Arapaima sp. in a ria lake-river-floodplain transition zone of the Amazon. *Ecology of Freshwater Fish*, 27, 237-246. <https://doi.org/10.1111/eff.12341>.
- Chen, K., Hughes, R.M., Brito, J.G., Leal, C.G., Leitão, R.P., de Oliveira-Júnior, J.M.B., de Oliveira, V.C., Dias-Silva, K., Ferraz, S.F.B., Ferreira, J., Hamada, N., Juen, L., Nessimian, J., Pompeu, P.S., Zuanon, J., 2017. A multi-assemblage, multi-metric biological condition index for eastern Amazonia streams. *Ecol. Indic.* 78, 48-61. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.03.003>.
- Costa, M.C. da, Costa, A.C.L. da, Coelho, L.T. da S., Silva, T.M.L., Azevedo, A.F., 2014. Correlação entre Precipitação Pluviométrica e Umidade do Solo na Produção de Serapilheira em Caxiuanã (PA). *Rev. Ibero- Am. Ciências Ambient.* 5, 170–179. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.6008/SPC2179-6858.2014.001.0012>.
- de Faria, A.P.J., Ligeiro, R., Callisto, M., Juen, L., 2017. Response of aquatic insect assemblages to the activities of traditional populations in eastern Amazonia. 802, 39-51. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3238-8>.
- de Oliveira, L.L., Ferreira Da Costa, R., De Sousa, F.D.A.S., Da Costa, A.C.L., Braga, A.P., 2008. Precipitação efetiva e interceptação em Caxiuanã, na Amazônia Oriental. *Acta Amaz.* 38, 723-732. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672008000400016>.
- Domínguez, E., Fernández, H.R., 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y Biología. 1ª ed. Tucumán: Fund. Minguel Lillo, 656.
- Feio, M.J., Vieira-Lanero, R., Ferreira, V., Graça, M.A.S., 2005a. The role of the environment in the distribution and composition of Trichoptera assemblages in streams. *Arch. fur Hydrobiol.* 164, 493–512. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2005/0164-0493>.
- Feio, M.J., Vieira-Lanero, R., Graça, M.A.S., 2005b. Do different sites in the same river have similar Trichoptera assemblages? *Limnetica* 24, 251–262. <https://doi.org/10.23818/limn.24.25>.
- 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. *Ecol. Indic.* 74, 276–284. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.11.033>.
- Godoy, B.S., Faria, A.P.J., Juen, L., Sara, L., Oliveira, L.G., 2019. Taxonomic sufficiency and effects of environmental and spatial drivers on aquatic insect community. *Ecol. Indic.* 107. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105624>.
- Gonçalves-Júnior, J.F., Martins, R.T., Ottoni, B.M.P., Couceiro, S.R.M., 2014. Uma visão sobre a decomposição foliar em sistemas aquáticos brasileiros. In Hamada, N., Nessimian, J.L., Querino, R.B., (Eds.). *Insetos Aquáticos na Amazônia brasileira: Taxonomia, biologia e ecologia*. Manaus, Editora do INPA.
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity : procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4, 379–391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>.
- Hamada, N., Nessimian, J.L., Querino, R.B., 2014. (Eds.). *Insetos Aquáticos na Amazônia brasileira: Taxonomia, biologia e ecologia*. Manaus, Editora do INPA.
- Heino, J., 2008. Influence of taxonomic resolution and data transformation on biotic matrix concordance and assemblage-environment relationships in stream macroinvertebrates. *Boreal Environ. Res.* 13, 359–369. <http://hdl.handle.net/10138/234760>.
- Heino, J., Paavola, R., Virtanen, R., Muotka, T., 2005. Searching for biodiversity indicators in running waters: Do bryophytes, macroinvertebrates, and fish show congruent diversity patterns? *Biodivers. Conserv.* 14, 415–428. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-6064-z>.
- Heino, J., Soininen, J., 2007. Are higher taxa adequate surrogates for species-level assemblage patterns and species richness in stream organisms? *Biol. Conserv.* 137, 78–89. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.01.017>.
- Heino, J., Tolonen, K.T., Kotanen, J., Paasivirta, L., 2009. Indicator groups and congruence of assemblage similarity, species richness and environmental relationships in littoral macroinvertebrates. *Biodivers. Conserv.* 18, 3085–3098. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9626-2>.
- Houghton, D.C., 2006. The ability of common water quality metrics to predict habitat disturbance when biomonitoring with adult caddisflies (insecta: Trichoptera). *J. Freshw. Ecol.* 21, 705–716. <https://doi.org/10.1080/02705060.2006.9664134>.
- Houghton, D.C., Berry, E.A., Gilchrist, A., Thompson, J., Nussbaum, M.A., 2011.

- Biological changes along the continuum of an agricultural stream: Influence of a small terrestrial preserve and use of adult caddisflies in biomonitoring. *J. Freshw. Ecol.* 26, 381–397. <https://doi.org/10.1080/02705060.2011.563513>.
- ICMBIO – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, 2019. Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/portal/unidadesdeconservacao/biomas-brasileiros/amazonia/unidades-de-conservacao-amazonia/1928-flona-de-caxiuna>; Acessado em Novembro de 2019.
- Jackson, D.A., 1995. PROTEST: A PROcrustean Randomization TEST of community environment concordance. *Ecoscience* 2, 297–303. <https://doi.org/10.1080/11956860.1995.11682297>.
- Juen, L., Feest, A., 2019. Evaluating the biodiversity quality response of tropical odonata to tree clearance. *Int. J. Trop. Insect Sci.* 39, 45-52. <https://doi.org/10.1007/s42690-019-00011-y>.
- Juen, L., Nogueira, D.S., Shimano, Y., Vieira, L.C.G., Cabette, H.S.R., 2013. Concordance between ephemeroptera and trichoptera assemblage in streams from cerrado–amazonia transition. *Ann. Limnol.* 49, 129–138. <https://doi.org/10.1051/limn/2013048>.
- Kaufmann, P.R., Levine, P., Robison, E.G., Seeliger, C., Peck, D. V, 1999. Quantifying Physical Habitat in Wadeable Streams. EPA/620/R-99/003. U.S. Environ. Prot. Agency, Washington, D.C. <https://doi.org/EPA/620/R-99/003>.
- Kovats, Z.E., Ciborowski, J.J.H., Corkum, L.D., 1996. Inland dispersal of adult aquatic insects. *Freshw. Biol.* 36, 265-276. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1996.00087.x>.
- Lancaster, J., Downes, B.J., 2018. Aquatic versus Terrestrial Insects: Real or Presumed Differences in Population Dynamics? *Insects* 9, 157. <https://doi.org/10.3390/insects9040157>
- Lancaster, J., Downes, B.J., Arnold, A., 2010. Oviposition site selectivity of some stream-dwelling caddisflies. *Hydrobiologia* 652, 165–178. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0328-2>
- Lancaster, J., Downes, B.J., Dwyer, G.K., 2019. Terrestrial–aquatic transitions: Local abundances and movements of mature female caddisflies are related to oviposition habits but not flight capability. *Freshw. Biol.* 1–12. <https://doi.org/10.1111/fw.b.13472>.
- Landeiro, V.L., Bini, L.M., Melo, A.S., Pes, A.M.O., Magnusson, W.E., 2012. The

- roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshw. Biol.* 57, 1554–1564. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02816.x>.
- Lários, M.C., Nunes da Cunha, C., Penha, J., Landeiro, V.L., Pinho, J.B., Aragona, M., Valério, L.M., Strüssmann, C., Marques, M.I., Lourenço, L.S., Chupel, T.F., Fernandes, I.M., 2017. Evidence of cross-taxon congruence in Neotropical wetlands: Importance of environmental and spatial factors. *Glob. Ecol. Conserv.* 12, 108–118. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.09.003>.
- Ligeiro, R., Hughes, R.M., Kaufmann, P.R., MacEdo, D.R., Firmiano, K.R., Ferreira, W.R., Oliveira, D., Melo, A.S., Callisto, M., 2013. Defining quantitative stream disturbance gradients and the additive role of habitat variation to explain macroinvertebrate taxa richness. *Ecol. Indic.* 25, 45–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.09.004>.
- Luiza-Andrade, A., Brasil, L.S., Benone, N.L., Shimano, Y., Farias, A.P.J., Montag, L.F., Dolédec, S., Juen, L., 2017. Influence of oil palm monoculture on the taxonomic and functional composition of aquatic insect communities in eastern Brazilian Amazonia. *Ecol. Indic.* 82, 478–483. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.07.006>.
- Mazzucco, R., Van Nguyen, T., Kim, D.H., Chon, T.S., Dieckmann, U., 2015. Adaptation of aquatic insects to the current flow in streams. *Ecol. Modell.* 309–310, 143–152. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.04.019>.
- Mendes, T.P., Oliveira-Junior, J.M.B., Cabette, H.S.R., Batista, J.D., Juen, L., 2017. Congruence and the Biomonitoring of Aquatic Ecosystems: Are Odonate Larvae or Adults the Most Effective for the Evaluation of Impacts. *Neotrop. Entomol.* 46, 631–641. <https://doi.org/10.1007/s13744-017-0503-5>.
- Milošević, D., Stojković Piperac, M., Petrović, A., Čerba, D., Mančev, D., Paunović, M., Simić, V., 2017. Community concordance in lotic ecosystems: How to establish unbiased congruence between macroinvertebrate and fish communities. *Ecol. Indic.* 83, 474–481. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.024>.
- Mosquera-Murillo, Z., 2019. Riqueza y distribución de tricópteros inmaduros del departamento del Chocó, Colombia. *Rev. la Acad. Colomb. Ciencias Exactas, Fis. y Nat.* 43, 219–226. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.836>.
- Oliveira, V.C., Pes, A.M.O., 2014. Inventário da fauna de insetos aquáticos: coleta, preservação e criação. In Hamada, N., Nessimian, J.L., Querino, R.B., (Eds.).

- Insetos Aquáticos na Amazônia brasileira: Taxonomia, biologia e ecologia. Manaus, Editora do INPA.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Wagner, H., 2018. CRAN-Package vegan. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>. Acessado em Agosto de 2018.
- Peck, D.V., Herlihy, A.T., Hill, B.H., Hughes, R.M., Kaufmann, P R., Klemm, D.J., Lazorchak, J.M., McCormick, F.H., Peterson, S.A., Ringold, P.L., Magee, T., Cappaert, M.R., 2006. Environmental Monitoring and Assessment Program – Surface Waters Western Pilot Study: Field Operations Manual for 16 Wadeable Streams. Environ. Prot. Agency, EPA 600/R-06/003. U.S., Office of Research and Development, Washington, DC.
- Pes, A.M.O., Santos, A.P.M., Barcelos-Silva, P., Camargos, L.M., 2014. Ordem Trichoptera. In Hamada, N, Nessimian, J.L., Querino, R.B., (Eds.). Insetos Aquáticos na Amazônia brasileira: Taxonomia, biologia e ecologia. Manaus, Editora do INPA.
- Peres-Neto, P.R., Jackson, D.A., Somers, K.M., 2003. Giving meaningful interpretation to ordination axes: Assessing loading significance in principal component analysis. Ecology. 84, 2347-2367. <https://doi.org/10.1890/00-0634>.
- Petersen, I., Winterbottom, J.H., Orton, S., Friberg, N., Hildrew, A.G., Spiers, D.C., Gurney, W.S.C., 1999. Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, U.K. Freshw. Biol. 42, 401–416. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1999.00466.x>.
- Prather, A.L., 2003. Revision of the Neotropical caddisfly genus *Phylloicus* (Trichoptera: Calamoceratidae). Zootaxa 275, 1-214. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.275.1.1>.
- R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rooney, R.C., Bayley, S.E., 2012. Community congruence of plants, invertebrates and birds in natural and constructed shallow open-water wetlands: Do we need to monitor multiple assemblages? Ecol. Indic. 20, 42–50. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.11.029>.
- Tockner, K., Pusch, M., Borchardt, D., Lorang, M.S., 2010. Multiple stressors in coupled river-floodplain ecosystems. Freshw. Biol. 55, 135-151.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02371.x>.

- Valente-Neto, F., de Oliveira Roque, F., Rodrigues, M.E., Juen, L., Swan, C.M., 2015. Toward a practical use of Neotropical odonates as bioindicators: Testing congruence across taxonomic resolution and life stages. *Ecol. Indic.* 61, 952–959. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.10.052>.
- Winterbourn, M.J., Crowe, A.L.M., 2001. Flight activity of insects along a mountain stream: is directional flight adaptive? *Freshw. Biol.* 46, 1479–1489. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00766.x>.
- Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A., 2009. GLM and GAM for Count Data BT - Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R, in: *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R* 209-247. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>.

4. CONCLUSÃO GERAL

Os resultados obtidos nessa pesquisa denotam, em primeiro lugar, a importância das características ambientais na estruturação de assembleias aquáticas, tanto em seus componentes locais (alfa), quanto em relação à dissimilaridade entre locais (diversidade beta). Em segundo lugar, nossos resultados enfatizam o impacto de decisões metodológicas e estatísticas na descrição desses padrões (p.ex., escolha da escala espacial de análise, escolha da medida de dissimilaridade biológica, escolha das métricas ambientais, estágio de vida sendo considerado).

Na primeira sessão mostramos a importância da inclusão de métricas ambientais que são realmente importantes para os organismos estudados na identificação da relação entre heterogeneidade ambiental e diversidade beta de insetos aquáticos (ordens Ephemeroptera e Trichoptera - ET). Além disso, medidas de dissimilaridade que dão muito peso à informação de abundância de indivíduos não foram fortemente influenciadas pela heterogeneidade ambiental, mostrando que essa influência é mais evidente quando se considera apenas a incidência das espécies. Na segunda sessão, observamos que os estágios de vida larval e adulto de Trichoptera não mostraram congruência na resposta das assembleias locais em relação à variação ambiental. Assim, apesar das claras vantagens logísticas de se utilizar organismos adultos na avaliação de condições ecológicas de riachos, acreditamos que uma possível incongruência ecológica entre essas fases de vida possa dificultar a promoção dessa prática.

Dessa forma, avançamos no conhecimento acerca da estruturação de assembleias aquáticas em riachos amazônicos, e estimulamos que futuros estudos se aprofundem na investigação da indissociável relação entre os padrões de estruturação e distribuição das assembleias e fatores relacionados à escala de análise e também a decisões metodológicas e estatísticas.

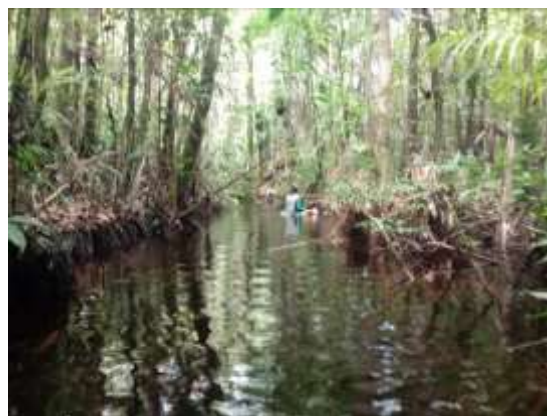
5. REFERÊNCIAS

- Anderson, M. J. 2006. Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. *Biometrics* 62:245–253.
- Anderson, M. J., T. O. Crist, J. M. Chase, M. Vellend, B. D. Inouye, A. L. Freestone, N. J. S&ers, H. V. Cornell, L. S. Comita, K. F. Davies, S. P. Harrison, N. J. B. Kraft, J. C. Stegen, & N. G. Swenson. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters* 14:19–28.
- Astorga, A., R. Death, F. Death, R. Paavola, M. Chakraborty, & T. Muotka. 2014. Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: The case of New Zealand stream invertebrates. *Ecology & Evolution* 4:2693–2702.
- Thienemann, A. 1954. Ein drittes biozonotisches Grundprinzip. *Archiv für Hydrobiologie* 49:421–22.
- Bini, L. M., V. L. Landeiro, A. Padial, T. Siqueira, & J. Heino. 2014. Nutrient enrichment is related to two facets of beta diversity for stream invertebrates across the United States. *Ecology* 95:1569–1578.
- Boyero, L. 2003. Multiscale patterns of spatial variation in stream macroinvertebrate communities. *Ecological Research* 18:365–379.
- Cardoso, M. N., L. B. Calvão, L. F. de Assis Montag, B. S. Godoy, & L. Juen. 2018. Reducing the deleterious effects of logging on Ephemeroptera communities through reduced impact management. *Hydrobiologia* 823:191–203.
- Castello, L., D. G. Mcgrath, L. L. Hess, M. T. Coe, P. A. Lefebvre, P. Petry, M. N. Macedo, V. F. Renó, & C. C. Arantes. 2013. The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. *Conservation Letters* 6:217–229.
- De Faria, A. P. J., R. Ligeiro, M. Callisto, & L. Juen. 2017. Response of aquatic insect assemblages to the activities of traditional populations in eastern Amazonia. *Hydrobiologia* 802:39-51.
- Frissell, C. A., W. J. Liss, C. E. Warren, & M. D. Hurley. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context. *Environmental Management* 10:199-214.
- Heino, J. 2013. Environmental heterogeneity, dispersal mode, & co-occurrence in stream macroinvertebrates. *Ecology & Evolution* 3:344-355.
- Heino, J., M. Grönroos, J. Ilmonen, T. Karhu, M. Niva, & L. Paasivirta. 2013. Environmental heterogeneity & β diversity of stream macroinvertebrate

- communities at intermediate spatial scales. *Freshwater Science* 32:142–154.
- Heino, J., A. S. Melo, & L. M. Bini. 2014. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology* 60:223–235.
- Heino, J., A. S. Melo, & L. M. Bini. 2015a. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology* 60:223–235.
- Heino, J., A. S. Melo, T. Siqueira, J. Soininen, S. Valanko, & L. M. Bini. 2015b. Metacommunity organisation, spatial extent & dispersal in aquatic systems: patterns, processes & prospects. *Freshwater Biology* 60:845–869.
- Hewitt, J. E., S. F. Thrush, J. Halliday, & C. Duffy. 2005. the importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology* 86:1619–1626.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, & A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613.
- Levin, S. A. 1992. The Problem of Pattern & Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture 73:1943-1967.
- Levy, M. C., A. V. Lopes, A. Cohn, L. G. Larsen, & S. E. Thompson. 2018. Land Use Change Increases Streamflow Across the Arc of Deforestation in Brazil. *Geophysical Research Letters* 45:3520-3530.
- Mendes, T. P., J. M. B. Oliveira-Junior, H. S. R. Cabette, J. D. Batista, & L. Juen. 2017. Congruence & the Biomonitoring of Aquatic Ecosystems: Are Odonate Larvae or Adults the Most Effective for the Evaluation of Impacts. *Neotropical Entomology* 46:631–641.
- Ortega, J. C. G., S. M. Thomaz, & L. M. Bini. 2018. Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. *Oecologia* 188:11–22.
- Peres, C. A., T. A. Gardner, J. Barlow, J. Zuanon, F. Michalski, A. C. Lees, I. C. G. Vieira, F. M. S. Moreira, & K. J. Feeley. 2010. Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. *Biological Conservation* 143:2314–2327.
- Prudente, B. da S., P. S. Pompeu, & L. Montag. 2018. Using multimetric indices to assess the effect of reduced impact logging on ecological integrity of Amazonian

- streams. *Ecological Indicators* 91:315–323.
- Da Silva, J. M. C., A. B. Rylands, & G. A. B. da Fonseca. 2005. The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. *Conservation Biology* 19:689–694.
- Siqueira, T., L. M. Bini, F. O. Roque, S. R. Marques Couceiro, S. Trivinho-Strixino, & K. Cottenie. 2012. Common & rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography* 35:183–192.
- Socolar, J. B., J. J. Gilroy, W. E. Kunin, & D. P. Edwards. 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology & Evolution* 31:67–80.
- Stein, A., K. Gerstner, & H. Kreft. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes & spatial scales. *Ecology Letters* 17:866–880.
- Thienemann A. 1954. Ein drittes biozonotisches Grundprinzip. *Archiv fur Hydrobiologie* 49:421–22.
- Veech, J. A., & T. O. Crist. 2007. Habitat & climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions. *Global Ecology & Biogeography* 16:650–656.
- Vellend, M. 2010. Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85:183–206.
- Vinson, M. R., & C. P. Hawkins. 1998. Biodiversity of Stream Insects: Variation at Local, Basin, & Regional Scales. *Annual Review of Entomology* 43:271–293.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon & California. *Ecological Monographs* 30:279–338.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology* 3:385.
- Wiens, J. A. 2002. Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology* 47:501–515.
- Winemiller, K. O., A. S. Flecker, & D. J. Hoeinghaus. 2010. Patch dynamics & environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 29:84–99.
- Wu, J., & O. L. Loucks. 1995. From Balance of Nature to Hierarchical Patch Dynamics: A Paradigm Shift in Ecology. *The Quarterly Review of Biology* 70:439–466.

6. ANEXO 1: Riachos da Flona Nacional de Caxiuanã-Pa.



7. ANEXO 2: Triagem do material biológico em campo.



8. ANEXO 3: Protocolo de caracterização de habitat físico aplicado na pesquisa.

PROTOCOLO DE VERIFICAÇÃO DO CANAL - RIACHOS/RIOS

Revisado por (inicializ): _____

IDENTIFICAÇÃO DO PONTO (ID): _____

DATA: ____/____/____

NOME DO LOCAL OU REFERÊNCIA: _____

EQUIPE: _____

Seção	Alt. (m)	Zona UTM	Coordenada Leste (X)	Coordenada Norte (Y)
_____	_____	_____	_____	_____
_____	_____	_____	_____	_____

COORDENADAS (GPS) UTM

DETERMINAÇÃO DO TRECHO DO RIO/RIACHO

DISTÂNCIA (m) DO X-SITE		Comprimento total do trecho amostrado (m):
Comprimento a jusante	Comprimento a montante	
_____	_____	_____

Comentários

EQUIPE

Nome

Biologia	Geomorfologia	Protocolo
☐	☐	☐
☐	☐	☐
☐	☐	☐
☐	☐	☐
☐	☐	☐

ETIQUETAS DA COLETA DE PEIXES

Início (Seção A-B): _____

Fim (Seção J-K): _____

Observações

COMENTÁRIOS GERAIS

[illegible]

Habitat Físico: PERFIL LONGITUDINAL & PEDAÇOS DE MADEIRA DO RIACHO

Revisado por (iniciais):

IDENTIFICAÇÃO DO PONTO (ID):

DATA: / /

SEÇÃO: ☐ A-B ☐ B-C ☐ C-D ☐ D-E ☐ E-F ☐ F-G ☐ G-H ☐ H-I ☐ I-J ☐ J-K

PERFIL LONGITUDINAL

SOMENTE p/ os transectos A e B: Incremento (m) X.X: Comprimento total do trecho (m):

TRAN. SECTO	PROFUNDIDADE DO TALVEGUE (cm) (000)	LARGURA MOLHADA (m) (000.X)	LARGURA DAS BARRAS DE CANAL 1	SEDIMENTOS PEQUENOS + CASCALHO	CÓDIGO DA UNIDADE DO CANAL	CÓDIGO DA FORMA DA PISCINA	CANAL LATERAL	REMANO	OBS.	COMENTÁRIOS	CÓD. DA PISCINA
0			Presente	XXX							
1											
2											
3											
4											
5											
6											
7											
8											
9											
10											
11											
12											
13											
14											

Substrato

Transecto (5 ou 7)

ESQ

C.ESQ

CENT

C.DIR

DIR

OBS.

OBS.

COMENTÁRIOS (para SUBSTRATO e PGM)

CÓDIGOS DAS CLASSES DO TAMAHO DO SUBSTRATO

RL = Rocha Lisa
RR = Rocha Rugosa
CO = Concreto/Asfalto
ML = Matão Largo
MT = Matão
SX = Seixo
CG = Cascalho Grosso
CF = Cascalho Fino
AR = Areia
ST = Silte/Argila/Lama
AC = Argila Consolidada (Hardpan)
BF = Banco de Folhas
MO = Matéria Orgânica Particulada
MA = Macrofitas
AL = Algas
RZ = Raízes Finas da Mata Ciliar
MD = Madeira (qualquer tamanho)
OT = Outro

PEDAÇOS GRANDES DE MADEIRA

DIÂMETRO DA EXTRE- MIDADE MAIOR

Comp. 1.5-5m

5-15m

>15m

Comp. 1.5-5m

5-15m

>15m

CÓDIGOS DAS CLASSES DO TAMAHO DO SUBSTRATO

RL = Rocha Lisa
RR = Rocha Rugosa
CO = Concreto/Asfalto
ML = Matão Largo
MT = Matão
SX = Seixo
CG = Cascalho Grosso
CF = Cascalho Fino
AR = Areia
ST = Silte/Argila/Lama
AC = Argila Consolidada (Hardpan)
BF = Banco de Folhas
MO = Matéria Orgânica Particulada
MA = Macrofitas
AL = Algas
RZ = Raízes Finas da Mata Ciliar
MD = Madeira (qualquer tamanho)
OT = Outro

Códigos das OBS.: K = medição não realizada; U = medições suspeitas; F1, F2, etc. = obs. feitas pela equipe de campo; G1, G2, etc. para bandeiras não específicas para um transecto. Explique todas as OBS. nos Comentários

1 = Medida do comprimento da barra na estação 0 e meia estação (5 ou 7)

Habitat Físico: DECLIVIDADE & DIREÇÃO- RIACHOS

Revisado por (iniciais):

IDENTIFICAÇÃO DO PONTO (ID):

DATA: / /

PRINCIPAL (sempre usado)

SUPLEMENTAR - 01

SUPLEMENTAR - 02

TRANSECTO & MÉTODO	Decliv. (%) ou Elev. Diferencial. (cm)	ANGULO 0 - 359	PROPOR- ÇÃO %	Decliv. (%) ou Elev. Diferencial. (cm)	ANGULO 0 - 359	PROPOR- ÇÃO %	Decliv. (%) ou Elev. Diferencial. (cm)	ANGULO 0 - 359	PROPOR- ÇÃO %	OBS.
A < B										
B < C										
C < D										
D < E										
E < F										
F < G										
G < H										
H < I										
I < J										
J < K										

OBS.

COMENTÁRIOS

Código das OBS.: K = Amostra não coletada; U = Amostra suspeita; F1, F2, M (M = Método - usar somente para métodos comentados) = obs. feita pela equipe de campo. Explique todas as OBS. na seção de comentários. CL=Clinômetro; NV=nível feito a mão; LA=Medidor laser; TR=passagem; MG=Manguera (Nível de água); OT=Outro.

PROTOCOLO - DESCARGA DO RIACHO

Revisado por (iniciais): _____

IDENTIFICAÇÃO DO PONTO (ID): _____					DATA: ____/____/____			
☐ Área de velocidade Unidades de distância: cm Unidade de velocidade: m/s Unidade de comprimento: cm (Adicionar medida para ser da mesma esquerda)					☐ Tempo de preenchimento			
	Dist. da margem	Profundidade	Velocidade	Obs.	Medição	Volume (L)	Tempo (s)	Obs.
1	0				1	_____*	_____*	_____
2					2	_____*	_____*	_____
3					3	_____*	_____*	_____
4					4	_____*	_____*	_____
5					5	_____*	_____*	_____
6								
7								
8								
9								
10								
11								
12								
13								
14								
15								
16								
17								
18								
19								
20								

☐ Objeto Flutuante Neutro			
	Flutuação 1	Flutuação 2	Flutuação 3
Dist. flut. (m)	_____	_____	_____
Tempo flut. (s)	_____	_____	_____
Obs.	_____	_____	_____
Seções Transversais nos trechos de flutuação			
	Seção a mont.	Seção a jusante	Seção a jusante
Largura (m)	_____*	_____*	_____*
Profundidade 1 (cm)	_____	_____	_____
Profundidade 2	_____	_____	_____
Profundidade 3	_____	_____	_____
Profundidade 4	_____	_____	_____
Profundidade 5	_____	_____	_____

☐ Q (Vazão)	Se a descarga for determinada diretamente em campo, anote o valor aqui: Q = _____ m³/s		OBS: _____
Obs.	Comentários		
_____	_____		
_____	_____		