

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

JORGE FELIPE ABREU COSENZA

Efeitos de atividades de subsistência de ribeirinhos sobre a heterogeneidade ambiental e a diversidade de insetos aquáticos em diferentes níveis espaciais de riachos amazônicos

Belém - PA
2022

JORGE FELIPE ABREU COSENZA

Efeitos de atividades de subsistência de ribeirinhos sobre a heterogeneidade ambiental e a diversidade de insetos aquáticos em diferentes níveis espaciais de riachos amazônicos

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia.

Linha de Pesquisa: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas.

Orientador: Prof. Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos

Coorientadora: Dra. Ana Paula Justino de Faria

Belém - PA
2022

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)

- C834e Cosenza, Jorge Felipe Abreu.
Efeitos de atividades de subsistência de ribeirinhos sobre a heterogeneidade ambiental e a diversidade de insetos aquáticos em diferentes níveis espaciais de riachos amazônicos / Jorge Felipe Abreu Cosenza. — 2022.
43 f. : il.

Orientador(a): Prof. Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos
Coorientação: Prof^a. Dra. Ana Paula Justino de Faria
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará,
Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Belém, 2022.

1. Natureza - influência do homem. 2. Ecologia de água doce. 3. Impacto ambiental - avaliação. 4. Insetos aquáticos. 5. Taxonomia. I. Título.

CDD 577.27

JORGE FELIPE ABREU COSENZA

Efeitos de atividades de subsistência de ribeirinhos sobre a heterogeneidade ambiental e a diversidade de insetos aquáticos em diferentes níveis espaciais de riachos amazônicos

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Dr. Luciano Fogaça de Assis Montag
Universidade Federal do Pará (UFPA)

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

Dr. Luiz Ubiratan Hepp
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS)

Dr. Diego Marcel Parreira de Castro
Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG)

Dr. Alcemar Rodrigues Martello
Universidade Estadual do Paraná (UNESPAR)

Local de defesa: videoconferência, através da plataforma Google Meet.

Dedico essa dissertação à minha família, que sempre me apoiou como pôde, em especial à minha mãe, Marília Elizabeth de Abreu Nascimento, e a meu pai, Vicente Cosenza.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente à minha família, que fez muito por mim durante todo o período de pós-graduação. Em especial a meus pais, Marília e Vicente, que sempre quiseram o meu melhor, mesmo que à sua maneira.

A meu primo (e irmão) Lucas Siqueira, que sempre perguntou sobre o meu trabalho e me deu apoio, muitas vezes sem entender nada do que eu estava fazendo.

A minha companheira Thainá Machado, que viu de perto todo o meu esforço para concluir esse processo, não me deixando desistir, antes mesmo do ingresso na Universidade Federal do Pará (UFPA).

A meu amigo, professor Endrigo Ferreira, que sempre fez questão de levantar minha moral nos momentos em que me achei insuficiente.

A meus orientadores Raphael Ligeiro e Ana Paula Faria, por serem pessoas ímpares, tanto na academia quanto fora dela. Ambos me ensinaram muito mais do que podem imaginar sobre compreensão, paciência, comprometimento, seriedade e ética profissional. Além de sempre fazerem questão de mostrar que acreditavam em mim e em meu trabalho.

A minha psicóloga Ellen Gomes e meu psiquiatra Dennys Ranieri, que me deram apoio psicológico profissional, o qual foi fundamental para o término deste trabalho e na continuidade de minha vida.

Aos colegas do LABECO, que acrescentaram mais do que podem imaginar na construção das ideias deste trabalho. Além, é claro, das conversas descontraídas, que ajudavam a levar a vida de maneira mais leve.

Ao Dr. Hélder Espírito-Santo, e Dra. Naraiana Benone, que participaram de minha banca de qualificação e contribuíram para o aperfeiçoamento do trabalho.

Aos Drs. Luciano Montag, Luiz Hepp, Leandro Brasil, Diego Castro e Alcemar Martello, da banca de defesa, por igualmente contribuírem para o aperfeiçoamento deste trabalho e em minha formação como cientista.

Às equipes de coleta de dados, que por meio de seu esforço, fizeram este e outros trabalhos possíveis.

Ao Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e Estação Científica Ferreira Pena, por fornecerem subsídios a esse estudo.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo financiamento do projeto de pesquisa e pela bolsa concedida.

A meu gato Chico, que ficou acordado comigo inúmeras noites em claro, sempre me esperando apagar a luz para poder dormir. Além de me lembrar que “vida mole”, só a dele.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 88882.460188/2019-01.

“Não é conveniente que um cavalheiro se dedique a ganhar dinheiro em detrimento do cultivo de uma vida satisfatória. O que Aristóteles omite, é que, sem alguns recursos financeiros, é impossível perseguir tais objetivos”.

(Bertrand Russell)

Efeitos de atividades de subsistência de ribeirinhos sobre a heterogeneidade ambiental e a diversidade de insetos aquáticos em diferentes níveis espaciais de riachos amazônicos

RESUMO

Os efeitos deletérios de atividades de larga escala de impacto, como a agricultura, a pecuária intensiva, a construção de barragens e a mineração sobre a biodiversidade amazônica têm sido constantemente estudados. Por outro lado, os efeitos de atividades de menor escala de impacto são negligenciados. Um exemplo são as atividades praticadas por populações tradicionais, como as populações ribeirinhas, que vivem há gerações às margens de rios e riachos da bacia amazônica. Ainda são poucos os trabalhos que avaliam os efeitos de atividades antrópicas consideradas de menor impacto sobre os padrões de diversidade de insetos aquáticos em diferentes escalas espaciais utilizando abordagens taxonômicas e funcionais concomitantemente. Assim, avaliamos como atividades de subsistência praticadas por ribeirinhos afetam a diversidade alfa e beta taxonômica e funcional de insetos aquáticos das ordens Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera - (EPT), em diferentes níveis espaciais (entre unidades amostrais de dentro dos riachos e entre riachos). Testamos as hipóteses de que (H1) os riachos alterados tem menor heterogeneidade ambiental entre si e composição das características ambientais distinta dos riachos controle; (H2) os riachos alterados tem menor diversidade alfa taxonômica e funcional do que os riachos controle; (H3) a diversidade beta taxonômica e funcional entre unidades amostrais e entre riachos alterados é menor do que entre unidades amostrais e riachos controle; (H4) a diversidade beta observada entre unidades amostrais e entre riachos alterados é gerada primariamente por diferença de riqueza, enquanto que entre unidades amostrais e riachos controle predomina a substituição de espécies/grupos funcionais. Concluímos que a perturbação causada pelas atividades de subsistência dos ribeirinhos, especialmente a navegação, alterou as características dos habitats e, em certos aspectos, as assembleias de EPT dos riachos da região de Caxiuanã. Os padrões de diversidade beta não se alteraram, mas houve perda e aumento de abundância de alguns gêneros em decorrência das alterações. Assim, a manutenção da diversidade beta não é necessariamente um sinal de alta diversidade e integridade ecológica, pois o aumento da variação da composição dessas assembleias pode ser resultado da perda de espécies sensíveis e aumento de espécies mais generalistas. A abordagem funcional respondeu de maneira semelhante à taxonômica em todos os ambientes e níveis espaciais, o que sugere que esse efeito é dependente do grupo biológico analisado e do tipo e intensidade de alteração no ambiente. As atividades praticadas pelos ribeirinhos alteraram a comunidade local de insetos aquáticos de maneira menos impactante em comparação a outras atividades comumente praticadas na Amazônia, como a extração de madeira, agricultura, plantação de palma, pastagem e mineração. Para diminuir uma possível perda de espécies nos riachos da região, faz-se necessário manter as condições naturais dos habitats, como uma alta densidade de cobertura vegetal nas margens, uma grande quantidade de bancos de folhas no leito e uma alta frequência de fluxos lentos.

Palavras-chave: Populações tradicionais, Substituição de espécies, Diferença de riqueza, Diversidade beta, Escalas espaciais, Riqueza Taxonômica, Riqueza Funcional.

Effects of the riverside populations subsistence activities on environmental heterogeneity and diversity of aquatic insects at different spatial levels of Amazonian streams

ABSTRACT

The deleterious effects of large-scale impact activities such as agriculture, intensive ranching, dam construction and mining on Amazonian biodiversity have been constantly studied. On the other hand, the effects of smaller-scale impact activities are neglected. An example is the activities practiced by traditional populations, such as riverside populations, who have lived for generations on the banks of rivers and streams in the Amazon basin. There are still few studies that evaluate the effects of anthropic activities considered to have less impact on the diversity patterns of aquatic insects at different spatial scales using taxonomic and functional approaches concurrently. Thus, we evaluated how subsistence activities practiced by riverside populations affect the taxonomic and functional alpha and beta diversity of aquatic insects of the orders Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera - (EPT), at different spatial levels (between sampling units within streams and between streams). We tested the hypotheses that (H1) the altered streams have less environmental heterogeneity among themselves and the composition of environmental characteristics different from the control streams; (H2) altered streams have lower alpha taxonomic and functional diversity than control streams; (H3) the taxonomic and functional beta diversity between sampling units and between altered streams is lower than between sampling units and control streams; (H4) the beta diversity observed between sampling units and between altered streams is generated primarily by richness difference, while between sampling units and control streams, the replacement of species/functional groups predominates. We conclude that the disturbance caused by the riverside populations subsistence activities, specially navigation, altered the characteristics of the habitats and, in certain aspects, the EPT assemblages of the streams of the Caxiuanã region. Beta diversity patterns did not change, but there was a loss and increase in abundance of some genera as a result of the changes. Thus, the maintenance of beta diversity is not necessarily a sign of high diversity and ecological integrity, as the increased variation in the composition of these assemblages may be a result of the loss of sensitive species and the increase of more generalist species. The functional approach responded similarly to the taxonomic one in all environments and spatial levels, which suggests that this effect is dependent on the biological group analyzed and on the type and intensity of change in the environment. The activities practiced by the riverside populations altered the local community of aquatic insects in a less impactful way compared to other activities commonly practiced in the Amazon, such as logging, agriculture, palm plantation, grazing and mining. To reduce a possible loss of species in the streams in the region, it is necessary to maintain the natural conditions of the habitats, such as a high density of vegetation cover on the banks, a large number of leaf banks in the riverbed and a high frequency of slow flows.

Keywords: Traditional populations, Species replacement, Richness difference, Beta diversity, Spatial scales, Taxonomic richness, Functional Richness.

SUMÁRIO

RESUMO	6
ABSTRACT	7
1. INTRODUÇÃO	9
2. MATERIAIS E MÉTODOS	12
2.1. Área de estudo.....	12
2.2. Caracterização ambiental.....	14
2.3. Amostragem biológica	14
2.4. Atributos funcionais	15
2.5. Análise de dados	16
3. RESULTADOS.....	17
3.1. Condição ambiental entre os riachos	17
3.2. Diversidade alfa taxonômica e funcional	18
3.3. Diversidade beta taxonômica e funcional.....	19
4. DISCUSSÃO.....	23
5. CONCLUSÃO	26
6. REFERÊNCIAS	26
APÊNDICES.....	38

1. INTRODUÇÃO

A perda de biodiversidade na Amazônia devido atividades de larga escala de impacto, como o desmatamento, agricultura, pecuária intensiva, construção de barragens e mineração, tende a continuar em ritmo acelerado se não for controlada (Arima et al., 2014; Castello & Macedo, 2016; Lees et al., 2016; Brando et al., 2020). Previsões futuras indicam que essas atividades podem resultar em mudanças severas no bioma, com a substituição da floresta por vegetação degradada semelhante à savana (Esquivel-Muelbert et al., 2018). Por outro lado, os efeitos de atividades de menor escala de impacto sobre a biodiversidade amazônica vem sendo negligenciados. Um exemplo são as atividades praticadas por populações tradicionais da Amazônia, como as populações ribeirinhas, que vivem há gerações às margens de rios e riachos da bacia amazônica (Kvist & Nebel, 2001; Gray et al., 2008; Fraxe et al., 2011).

As populações ribeirinhas estão distribuídas por toda a extensão da Amazônia (van Vliet et al., 2012), desenvolvendo atividades caracterizadas por uma variedade de usos da terra, como a pecuária extensiva, extrativismo, pesca, navegação e agricultura de subsistência (Kirby et al., 2006; Roosevelt, 2013). O modo de vida dos ribeirinhos é indissociável dos cursos d'água em que vivem, uma vez que essas populações usam a água para seu abastecimento, deslocamento, recreação e irrigação de suas plantações (Fraxe et al., 2011; Faria et al., 2017; Montag et al., 2019). Ações como a remoção da madeira dos canais dos rios para permitir a passagem de barcos e corte da vegetação ripária para a construção de suas casas ou para a plantação de açaí, surgem como consequências diretas dessas atividades (Faria et al., 2017). Há indícios de que essas atividades são menos danosas aos riachos e às comunidades aquáticas do que a urbanização em cidades maiores, por exemplo (Couceiro et al., 2007; Castello et al., 2013; Jakovac et al., 2015; Villa et al., 2018; Dala-Corte et al., 2019). Contudo, essas alterações podem ser maiores, menores ou mesmo iguais ao que se observa em áreas de extração de madeira, agricultura e pastagem extensivas.

As atividades antrópicas podem alterar a estrutura das comunidades aquáticas e comprometer os serviços ecossistêmicos (Dudgeon, 2019). Os estudos ecológicos têm buscado avaliar os padrões da diversidade em seus aspectos taxonômicos e funcionais, objetivando compreender os mecanismos responsáveis pela distribuição espacial de comunidades em ambientes antropizados (Dala-Corte et al., 2019). A diversidade taxonômica quantifica o número de espécies e indivíduos em uma determinada área (Rosenberg & Resh, 1993; Dudgeon et al., 2006), mas não considera a variação nas características ecológicas entre as espécies. Por

outro lado, a diversidade funcional busca entender o papel ecológico dos organismos (Petchey & Gaston, 2006), considerando as interações ecológicas entre eles (e.g., a possibilidade de alguns organismos compensarem a perda de outros) (Petchey et al., 2009), o que influencia na forma em que as espécies interagem entre si e com o ambiente (Laliberté & Legendre, 2010; Carvalho et al., 2019). O enfoque funcional também permite observar como as assembleias biológicas respondem aos distúrbios antrópicos, e compreender como isso pode impactar os serviços ecossistêmicos fornecidos por elas (Petchey & Gaston, 2002; Mouillot et al., 2013; Pool et al., 2014). Utilizando essas abordagens complementares, é possível observar diferentes padrões ecológicos e auxiliar no processo de tomada de decisão por gestores (Cadotte et al., 2011; Gagic et al., 2015).

As comunidades ecológicas são afetadas por processos que agem em escala local e também por processos que agem em escalas espaciais mais amplas (Ricklefs & Schluter, 1993). A variação espacial na estrutura da comunidade local é resultante então da influência conjunta de processos locais e de fatores biogeográficos e históricos de grande escala (Ricklefs & Jenkins, 2011). Consequentemente, padrões e processos mudam de acordo com a escala observada, e as observações feitas em uma escala não podem ser facilmente extrapoladas para outras, um fenômeno conhecido como dependência de escala (Wiens, 1989; Cooper et al., 1998). Uma forma de avaliar a diversidade biológica de ambientes lóticos em diferentes escalas espaciais é por meio da decomposição da diversidade proposta por Whittaker (1960). Por essa abordagem, a diversidade gama (γ), que representa a diversidade total de uma determinada área de estudo (considerando todos os locais amostrados), pode ser desassociada em diversidade alfa (α), que corresponde à diversidade de espécies local, e diversidade beta (β), que corresponde à variação da composição de espécies entre locais. Essa decomposição permite entender melhor a distribuição espacial das assembleias em diferentes escalas espaciais e os efeitos das atividades antrópicas sobre a estrutura taxonômica e funcional dessas assembleias (Jost et al., 2011). Diferentes padrões de diversidade alfa e beta podem ser observados de acordo com a escala analisada, em função dos processos ecológicos que atuam em cada escala (Wiens, 1989; Levin, 1992). Por esse motivo, essa abordagem tem sido frequentemente empregada no intuito de investigar a distribuição espacial de comunidades aquáticas em ambientes lóticos naturais e antropizados (Ligeiro et al., 2010; Hepp & Melo, 2013; Molozzi et al., 2013; Martello et al., 2014; Ferreira et al., 2017).

As diferenças de composição taxonômica e funcional entre locais (diversidade beta) podem ser geradas por dois mecanismos: substituição de espécies/grupos funcionais sem alterar a riqueza (*species replacement* - β_{repl}) e diferenças na riqueza devido ao ganho ou perda de espécies/grupos funcionais (*richness difference* - β_{rich}) (Podani & Schmera, 2011; Carvalho et al., 2012; Legendre, 2014). Os processos responsáveis pela substituição de espécies/grupos funcionais são normalmente associados a filtros ambientais, competição e eventos históricos (Melo et al., 2009; Kraft et al., 2011; Qian & Ricklefs, 2012; Wen et al., 2016). Por outro lado, as diferenças na riqueza são frequentemente relacionadas a barreiras físicas ou a distúrbios antrópicos (Legendre, 2014). Assim, a decomposição da diversidade beta total (β_{total}) em seus componentes de substituição de espécies/grupos funcionais (β_{repl}) e diferenças na riqueza taxonômica e funcional (β_{rich}) permite melhor entender os processos ecológicos responsáveis pela estruturação das assembleias (Gianuca et al., 2017) e os efeitos de perturbações antrópicas nesses processos, dessa forma ajudando a direcionar estratégias de manejo e conservação (Socolar et al., 2016).

Fatores como a heterogeneidade ambiental, interações biológicas e processos espaciais relacionados à dispersão dos organismos são comumente utilizados para explicar padrões de diversidade alfa e beta em ecossistemas aquáticos (Heino et al., 2015a). Em ambientes lóticos, as espécies normalmente são “filtradas” por características ambientais e ocorrem apenas em locais ambientalmente adequados, mas esse processo sendo influenciado pela capacidade de dispersão dos organismos (Heino et al., 2015a; Heino et al., 2015b). Quanto maior a extensão espacial (distância entre locais) maior a limitação de dispersão das espécies, ou seja, a capacidade de elas alcançarem locais na região ambientalmente propícios para sua persistência. O oposto são os efeitos de massa (*mass effects*), em que taxas muito altas de dispersão entre locais próximos fazem com que as espécies sejam encontradas mesmo em locais menos propícios ambientalmente (Leibold et al., 2004). Esse processo ocorre com mais frequência em pequenas escalas espaciais (Heino, 2011; Heino et al., 2015a; Heino et al., 2015b). A importância desses processos depende do aspecto da biodiversidade (taxonômico ou funcional) investigado (Tolonen et al., 2018). A estruturação taxonômica geralmente depende da limitação da dispersão e da seleção de espécies, enquanto a estruturação funcional depende mais fortemente das interações bióticas e das características dos habitats em questão (i.e., processos idiossincráticos) (Spasojevic et al., 2014; Cilleros et al., 2016; Gianuca et al., 2017; Rodrigues-Filho et al., 2018; Rodrigues-Filho et al., 2020).

É sugerido que alterações antrópicas na estrutura de habitats de riachos podem ocasionar na perda de heterogeneidade ambiental, o que resulta na perda de diversidade de nichos

(Peipoch et al., 2015). Uma maneira de medir esse efeito sobre as assembleias biológicas em diferentes escalas espaciais é testar se existe homogeneização taxonômica e funcional entre as unidades amostrais (Olden, 2006; Olden & Rooney, 2006; Mondy & Usseglio-Polatera, 2014; Olden et al., 2016; Castro et al., 2018). Por exemplo, uma menor diversidade beta entre unidades amostrais de riachos alterados pode indicar homogeneização nas condições ambientais de dentro dos riachos, enquanto uma menor diversidade beta entre riachos alterados pode indicar uma homogeneização ambiental entre eles na região como um todo.

Estudos recentes que utilizaram insetos aquáticos (e.g., ordens Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera - EPT) como bioindicadores mostraram que as atividades de populações ribeirinhas alteram a estrutura das assembleias em ambientes lóticos amazônicos (Faria et al., 2017; Montag et al., 2019). No entanto, ainda não se sabe como aprimorar essas atividades e minimizar seus impactos, além de não existirem informações suficientes para entender se os impactos dessas atividades são comparáveis aos de outras atividades praticadas na Amazônia, como a plantação de palma, pastagem e mineração.

Conservar a integridade ecológica de riachos é essencial para a sustentabilidade do modo de vida tradicional ribeirinho. Assim, nosso objetivo foi avaliar como atividades de subsistência praticadas por ribeirinhos afetam a diversidade alfa e beta taxonômica e funcional de insetos aquáticos (EPT) em diferentes níveis espaciais (entre unidades amostrais de dentro dos riachos e entre riachos). Nossas hipóteses são: (H1) os riachos alterados tem menor heterogeneidade ambiental entre si e composição das características ambientais distinta dos riachos controle; (H2) os riachos alterados tem menor diversidade alfa taxonômica e funcional do que os riachos controle; (H3) a diversidade beta taxonômica e funcional entre unidades amostrais e entre riachos alterados é menor do que entre unidades amostrais e riachos controle; (H4) a diversidade beta observada entre unidades amostrais e entre riachos alterados é gerada por diferença de riqueza, pois, em pequenas escalas, a extinção de espécies/grupos funcionais têm maior importância no processo de homogeneização. Por outro lado, entre unidades amostrais e riachos controle predomina a substituição de espécies/grupos funcionais, como resposta a uma maior heterogeneidade ambiental.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

As coletas foram feitas em 25 riachos de primeira a terceira ordem (*sensu* Strahler, 1957) em dois anos consecutivos (outubro - novembro de 2012 e outubro de 2013), durante o período

de estiagem na região, para permitir a comparabilidade dos dados entre os dois anos. Foram amostrados 15 riachos controle, em condições ambientais íntegras (sem proximidade com moradias de populações ribeirinhas e com alta cobertura vegetal nas margens do canal), localizados dentro da Floresta Nacional (FLONA) de Caxiuanã, estado do Pará (Brasil), e 10 riachos na mesma região localizados próximos às moradias de populações ribeirinhas, em áreas rurais dos municípios de Portel e Melgaço (Pará) (Figura 1; Apêndice 01). Os riachos estão distribuídos na bacia do Rio Anapu e possuem características lacustres derivadas dos vales submersos do rio durante o Holoceno (Behling & Costa, 2000). Por isso, eles apresentam baixa velocidade de correnteza, canais principais associados a extensas planícies de inundação e leitos densamente recobertos por bancos de folhas e sedimentos finos (Montag et al., 2009).

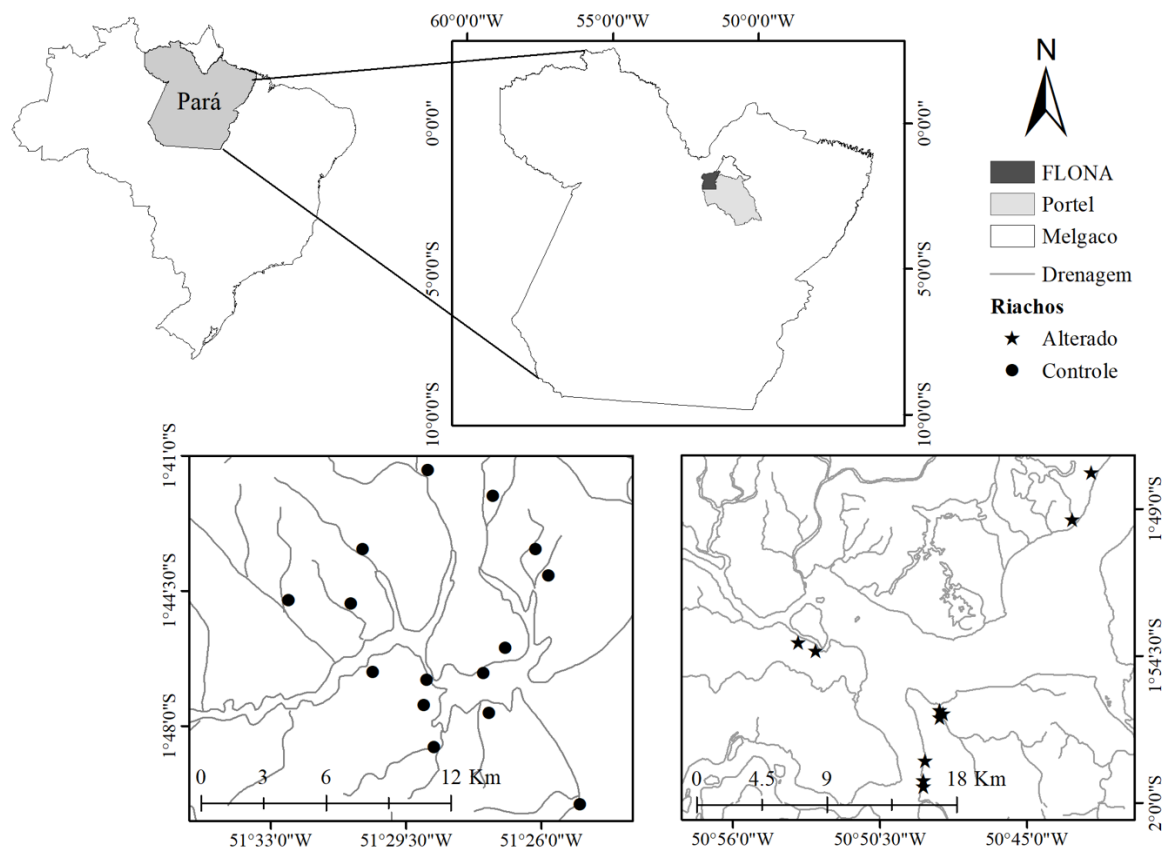


Figura 1. Localização dos 10 riachos alterados (estrelas) e 15 riachos controle (círculos) amostrados nesse estudo.

2.2. Caracterização ambiental

A caracterização da estrutura física dos riachos foi feita em um trecho contínuo de 150m definido em cada riacho. Cada trecho foi dividido em 10 seções longitudinais por 11 transecções equidistantes de 15m, nas quais foram mensuradas variáveis que expressam as características dos habitats físicos (Kaufmann et al., 1999; Peck et al., 2006; Callisto et al., 2014). As variáveis usadas como preditoras ambientais nesse estudo foram: Pedacos de madeira dentro do canal (%), banco de folhas no fundo do canal (%), fluxo lento dentro do canal (%) e média de cobertura vegetal total nas margens do canal. Pedacos de madeira dentro do canal (%) representa a porcentagem de substrato do riacho, medida a cada seção, que é recoberta por pedaços de madeira entre 1.5 e 15m de comprimento e diâmetro de 0.1 a 0.8m. Banco de folhas no fundo do canal (%) representa a porcentagem de substrato do riacho, medida a cada seção, que é recoberta por material foliar. Fluxo lento dentro do canal (%) representa a porcentagem do riacho em que a água flui lentamente (baixa turbulência) nas seções. Média de cobertura vegetal total nas margens do canal representa a média de cobertura rasteira (lenhosa e herbácea < 0.5m;), somada a média de cobertura intermediária (lenhosa e herbácea entre 0.5 a 5m), somada a média de cobertura de dossel lenhosa (> 5m), medidas qualitativamente em cada transecção de ambas as margens do riacho.

2.3. Amostragem biológica

Para fins de amostragem biológica, as seções longitudinais dentro do trecho de 150m foram subdivididas em três segmentos distantes 5m entre si. Os espécimes de EPT foram coletados em substratos usando uma rede de 18cm de diâmetro e malha de 250µm nos dois primeiros segmentos de cada seção, totalizando 20 unidades amostrais por riacho (Shimano et al., 2018). A separação dos espécimes do substrato foi feita em campo e os espécimes foram fixados em etanol 85%. A classificação taxonômica dos espécimes foi feita em laboratório consultando chaves de identificação especializadas para cada ordem (Domínguez et al., 2001; Hamada & Couceiro, 2003; Olifiers et al., 2004; Pes et al., 2005; Salles & Dominguez, 2012; Salles & Lima, 2014). A identificação de macroinvertebrados imaturos em nível de espécie ou morfotipos é difícil devido às mudanças ontogenéticas entre instares (estágios de vida/larvais) e ao pequeno tamanho dos invertebrados aquáticos, o que inviabiliza a distinção morfológica, além de limitações da literatura taxonômica para instares dos imaturos (Feminella, 2000). Assim, nós padronizamos a resolução taxonômica em gênero para todos os espécimes. Estudos empíricos têm mostrado que os gêneros podem detectar diferenças ecológicas sutis entre locais

e discriminar com eficiência ambientes com maior e menor impacto (Lenat & Resh, 2001; Arscott et al., 2006; Godoy et al., 2019).

2.4. Atributos funcionais

As adaptações das espécies ao ambiente em que vivem são representadas por atributos funcionais, que são características morfológicas, fisiológicas e comportamentais que podem ser medidas nos organismos (McGill et al., 2006). Os atributos que refletem os efeitos dos organismos nas funções do ecossistema são chamados “atributos de efeito”, enquanto os que variam em resposta às mudanças ambientais são “atributos de resposta” (Violle et al., 2007). Esses “atributos de resposta” podem ser classificados em “atributos biológicos” e “atributos ecológicos”, os quais buscam melhorar a compreensão mecanicista das relações espécie-ambiente (Usseglio-Polatera et al., 2000). Quando a ênfase do estudo é na seleção de espécies pelo ambiente (e.g., avaliação de perturbações antrópicas), a seleção de atributos pode ser baseada na “resistência” e “resiliência” das assembleias ao distúrbio (Poff, 1997). Atributos de resistência estão relacionados à persistência inalterada das assembleias a um distúrbio, enquanto atributos de resiliência estão relacionados ao quão rápido as assembleias retornam ao seu estado anterior ao distúrbio (Townsend & Hildrew, 1994).

A construção da matriz de atributos funcionais foi feita de acordo com a terminologia de Usseglio-Polatera et al. (2000), que define os atributos funcionais como “atributos biológicos” e “atributos ecológicos”. A partir dessa definição, os atributos funcionais (gêneros x atributos) foram obtidos no estudo de Castro et al. (2017), que utilizou “atributos biológicos” de resistência e resiliência, e fez um extenso levantamento da literatura de imaturos de EPT da América do Sul. Evitamos dados de ecossistemas temperados, uma vez que a forma como o ambiente seleciona atributos diferentes é dependente da macrorregião climática (Vieira et al., 2006). Os atributos funcionais foram agrupados em categorias de atributo (Schmera et al., 2015; White et al., 2017), que representaram a resistência e resiliência das assembleias a distúrbios (Townsend & Hildrew, 1994). Em virtude da divergência de informações sobre os atributos entre os diferentes estudos publicados, os dados utilizados foram previamente submetidos a uma codificação difusa (*fuzzy coding*) (Chevenet et al., 1994) para determinar a afinidade de cada atributo funcional com cada categoria. Essa afinidade foi medida por uma pontuação que varia de 0 a 3, sendo que quanto maior o valor, maior a afinidade do atributo com a categoria.

2.5. *Análise de dados*

Para investigar nossa primeira hipótese (H1), as características ambientais entre riachos alterados e controle foram comparadas usando a análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA, Anderson, 2001). A matriz de dissimilaridade foi calculada com base na distância euclidiana com os dados ambientais padronizados (média igual a 0 e desvio padrão igual a 1), e a diferença nas características ambientais entre riachos alterados e controle foi testada por 10.000 permutações (Anderson, 2001). A heterogeneidade ambiental entre os riachos alterados e controle foi comparada utilizando a análise de homogeneidade de dispersões multivariadas (PERMDISP, Anderson et al., 2006). Também foi utilizada a distância euclidiana com os dados ambientais padronizados para o cálculo da matriz de dissimilaridade, e a diferença de heterogeneidade ambiental entre riachos alterados e controle foi testada por 10.000 permutações. Para remover o viés de tratamentos com número de amostras desigual, foi feita a correção $\sqrt{n/(n-1)}$ antes da análise de PERMDISP (Stier et al., 2013). Para uma visualização gráfica dos padrões, foi feita uma análise de coordenadas principais (PCoA), sendo apresentados os dois primeiros eixos, que detêm a maior variação da ordenação.

A diferença na diversidade alfa (taxonômica e funcional) e de abundância de indivíduos entre riachos alterados e controle (H2) foi testada por teste-t para amostras independentes (Zar, 2013). Os dados de abundância foram previamente transformados em $\log(X+1)$, para diminuir a discrepância e normalizar as distribuições dos valores. A diversidade alfa taxonômica correspondeu à riqueza de gêneros das assembleias de cada riacho, e a diversidade alfa funcional foi definida como o valor do comprimento total da soma dos braços do dendrograma funcional, que liga todas as categorias de atributo das assembleias de cada riacho (Petchey & Gaston, 2002; 2006). A construção desse dendrograma funcional foi feita em três passos: (1) conversão da matriz de categorias de atributo em matriz de distância, utilizando o coeficiente de variáveis mistas (Pavoine et al., 2009), (2) agrupamento da matriz de distância para produzir o dendrograma funcional, e (3) cálculo do comprimento total dos braços do dendrograma funcional.

Para avaliar se a diversidade beta taxonômica e funcional entre unidades amostrais de dentro do riacho e entre riachos alterados é menor do que entre unidades amostrais e riachos controle (H3), bem como qual processo mais contribuiu para a geração dos padrões de diversidade beta (H4), foi feito o cálculo da diversidade beta total ($\beta_{\text{total-taxonômica/funcional}}$) e realizada sua decomposição nos componentes de substituição de gêneros/grupos funcionais (β_{repl}) e diferenças de riqueza (β_{rich}) (Podani & Schmera, 2011;

Carvalho et al., 2012; Cardoso et al., 2014). Os cálculos foram feitos separadamente para ambientes alterados e controle, e para cada nível espacial (entre unidades amostrais e entre riachos). Consideramos para o cálculo da diversidade beta as abundâncias dos gêneros e grupos funcionais (índice de Ruzicka) nas amostras. Em cada análise, a β_{total} foi equivalente à soma dos componentes β_{repl} e β_{rich} ($\beta_{total} = \beta_{repl} + \beta_{rich}$). Para o cálculo da beta funcional, foi feita a conversão da matriz de categorias de atributo em matriz de distância usando o coeficiente de variáveis mistas, que é uma generalização da distância de Gower. Esse coeficiente descreve a dissimilaridade funcional entre todas as categorias de atributo com base no conjunto de atributos avaliados (Pavoine et al., 2009). Feito isso, foi construído um dendrograma funcional, de acordo com o método de médias aritméticas (não ponderadas) das medidas de dissimilaridade (UPGMA), pois produz agrupamento com a maior correlação cofenética (Pavoine et al., 2009). A diversidade beta funcional foi então representada pelo valor do comprimento total da soma dos braços da árvore funcional que foram exclusivos de cada categoria de atributo (Cardoso et al., 2014).

Uma maior agregação espacial de um conjunto de sites pode, por si só, diminuir a diversidade beta (taxonômica e funcional) entre os sites, em função da autocorrelação espacial nas características ambientais e da facilitação da dispersão dos organismos entre os sites (Palmer et al., 1997; Heino et al., 2013). Essa situação pode enviesar os resultados das comparações que fizemos entre os tratamentos. Para avaliar a possibilidade desse efeito, as dispersões espaciais de riachos alterados e controle foram avaliadas por meio da PERMDISP, utilizando a matriz de distância euclidiana calculada a partir das coordenadas geográficas dos riachos (Latitude e Longitude). A diferença de dispersão espacial entre os riachos de cada grupo foi testada por 10.000 permutações.

Todas as análises descritas foram feitas no software R (R Core Team, 2020), usando os pacotes ‘vegan’ (Oksanen et al., 2013), ‘stats’, ‘permute’, ‘lattice’, ‘gclus’, ‘cluster’ (R Core Team, 2020), ‘BAT’ (Cardoso et al., 2015), ‘ade4’ (Dray & Dufour, 2007), ‘beta.div’ (Legendre & De Cáceres, 2013) e ‘plotrix’ (Lemon et al., 2021).

3. RESULTADOS

3.1. *Condição ambiental entre os riachos*

Os dois primeiros eixos da PCoA explicaram 75.54% da variação total dos dados ambientais (Figura 2). Foi observado que as atividades antrópicas dos ribeirinhos alteram as características ambientais dos riachos (PERMANOVA, Pseudo-F_(1,23) = 5.479, p = 0.002), mas

não foi observada diferença significativa na heterogeneidade ambiental entre os tratamentos (PERMDISP, $F_{(1,23)} = 2.362$, $p = 0.139$). Os riachos controle tiveram maior proporção de bancos de folhas, fluxo lento, pedaços de madeira dentro do canal e média de cobertura total em comparação aos riachos alterados (Tabela 1).

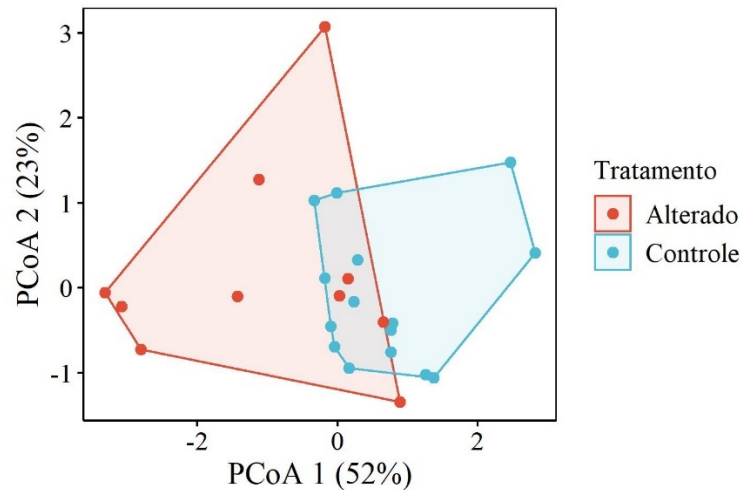


Figura 2. Ordenação de condições ambientais de riachos alterados (pontos vermelhos) e controle (pontos azuis).

Tabela 1. Média $\pm$ desvio padrão das variáveis ambientais utilizadas na caracterização da estrutura física de riachos alterados e controle.

Variáveis Ambientais	Riachos Controle	Riachos Alterados
Banco de folhas (%)	35.4 $\pm$ 22.1	20.2 $\pm$ 17.1
Fluxo lento (%)	99.5 $\pm$ 1.1	91.3 $\pm$ 10.1
Pedaços de madeira (%)	225.4 $\pm$ 32.5	181.1 $\pm$ 30.5
Média de cobertura total	0.03 $\pm$ 0.02	0.03 $\pm$ 0.03

3.2. Diversidade alfa taxonômica e funcional

Não foi observada diferença na diversidade alfa taxonômica e funcional entre riachos alterados e controle ($t = 1.201$; $gl = 23$; $p = 0.241$ e $t = 1.338$; $gl = 23$; $p = 0.193$, respectivamente). No entanto, foi observado que os riachos alterados tiveram maior abundância de indivíduos do que os riachos controle (Figura 3c; $t = 2.975$; $gl = 23$; $p = 0.006$. Os riachos alterados tiveram em média 114 indivíduos a mais que os riachos controle.

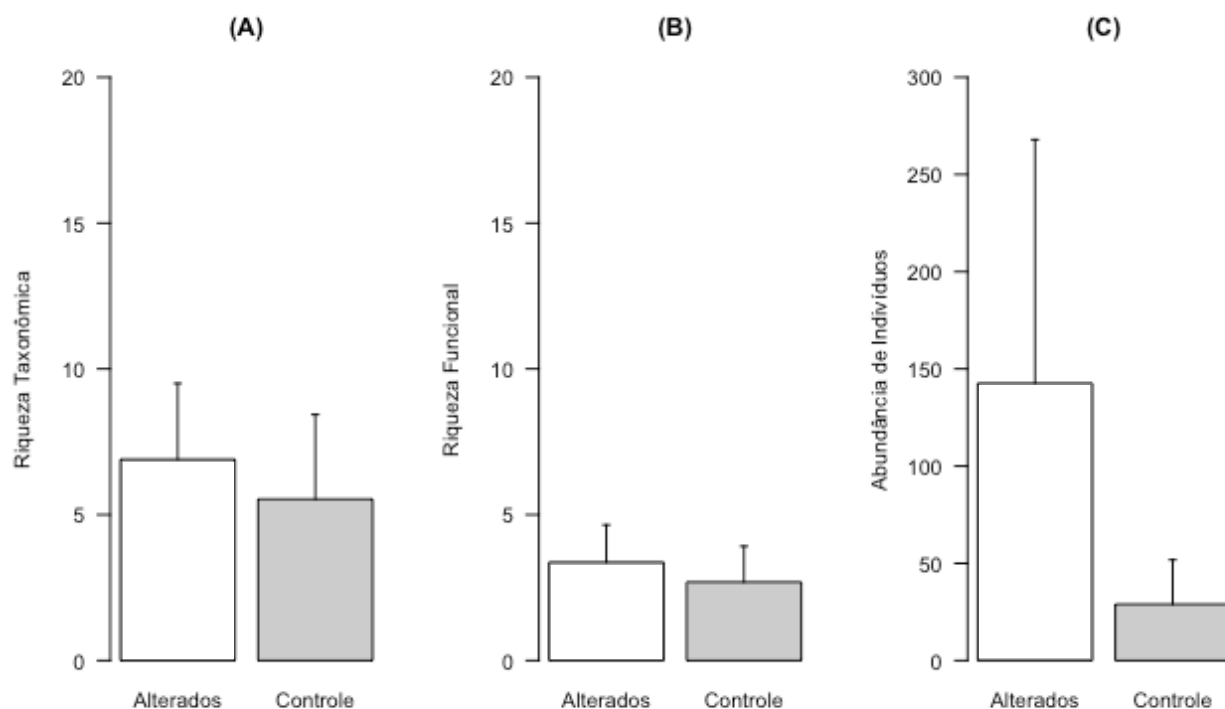


Figura 3. Riqueza taxonômica (A), riqueza funcional (B) e abundância de indivíduos (C) entre riachos alterados (branco) e controle (cinza). A altura das barras representa os valores médios e as barras de erro representam os desvios padrão.

3.3. Diversidade beta taxonômica e funcional

Não foi observada diferença na dispersão espacial entre os riachos dos dois tratamentos (PERMDISP, $F_{(1,23)} = 0.825$, $p = 0.381$), o que mostra que a dispersão espacial dos riachos nos dois tratamentos não enviesou os resultados de diversidade beta obtidos.

De maneira geral, a diversidade beta entre unidades amostrais foi menor que a diversidade beta entre riachos, e a diversidade beta taxonômica foi maior que a funcional, considerando o índice de Ruzicka entre riachos alterados e controle (Tabela 2).

Tabela 2. Valores médios de diversidade beta total (β_{total}) taxonômica e funcional considerando as abundâncias entre ambientes alterados e controle, entre unidades amostrais de dentro dos riachos e entre riachos.

Tratamento	Níveis espaciais	Taxonômico	Funcional
Controle	Unidades amostrais	0.618	0.549
	Riachos	0.891	0.860
Alterado	Unidades amostrais	0.712	0.631
	Riachos	0.771	0.717

Decompondo a diversidade beta total entre as unidades amostrais, o componente de diferença de riqueza teve maior contribuição para a diversidade beta taxonômica e funcional total, tanto em riachos alterados quanto em riachos controle (Figuras 4 e 5).

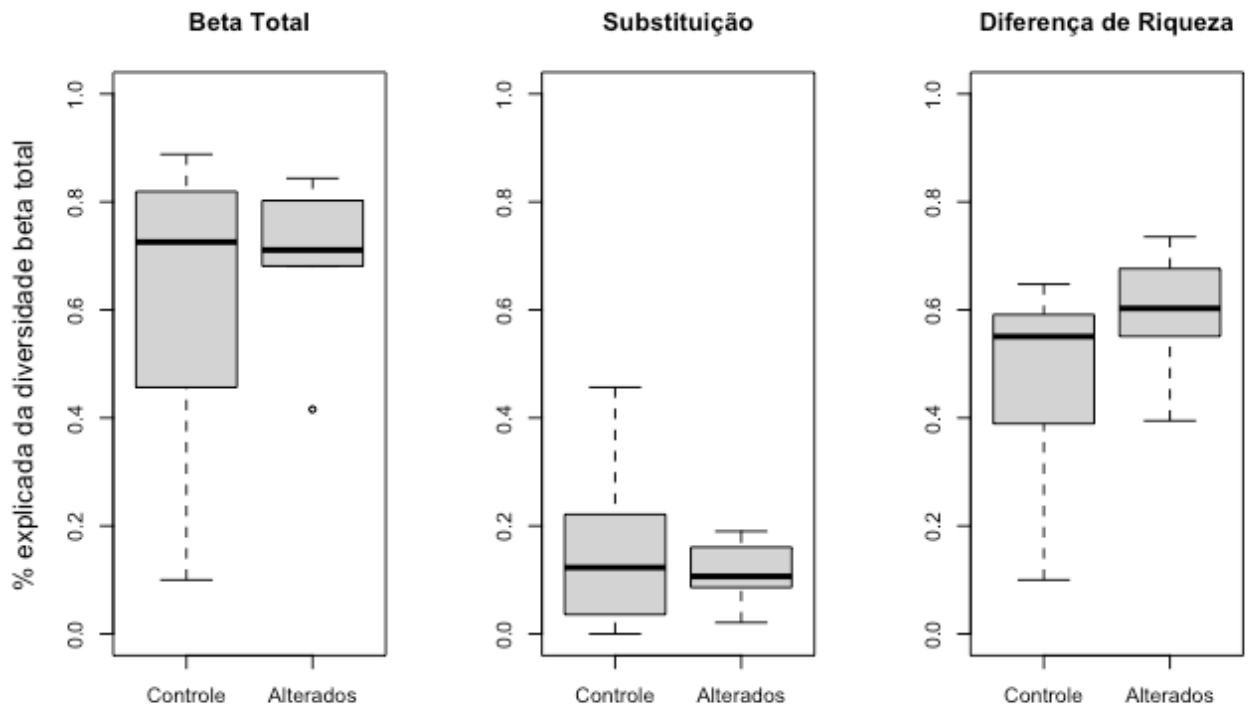


Figura 4. Boxplots das distribuições dos valores de diversidade beta taxonômica total, substituição de gêneros e diferença de riqueza entre unidades amostrais de riachos controle e alterados, utilizando o índice de Ruzicka. As linhas horizontais grossas representam as medianas, as linhas horizontais inferiores e superiores das caixas representam o primeiro e terceiro quartis, e os limites das linhas pontilhadas verticais são os valores mínimos e máximos. Os pontos indicam os valores *outliers* da distribuição.

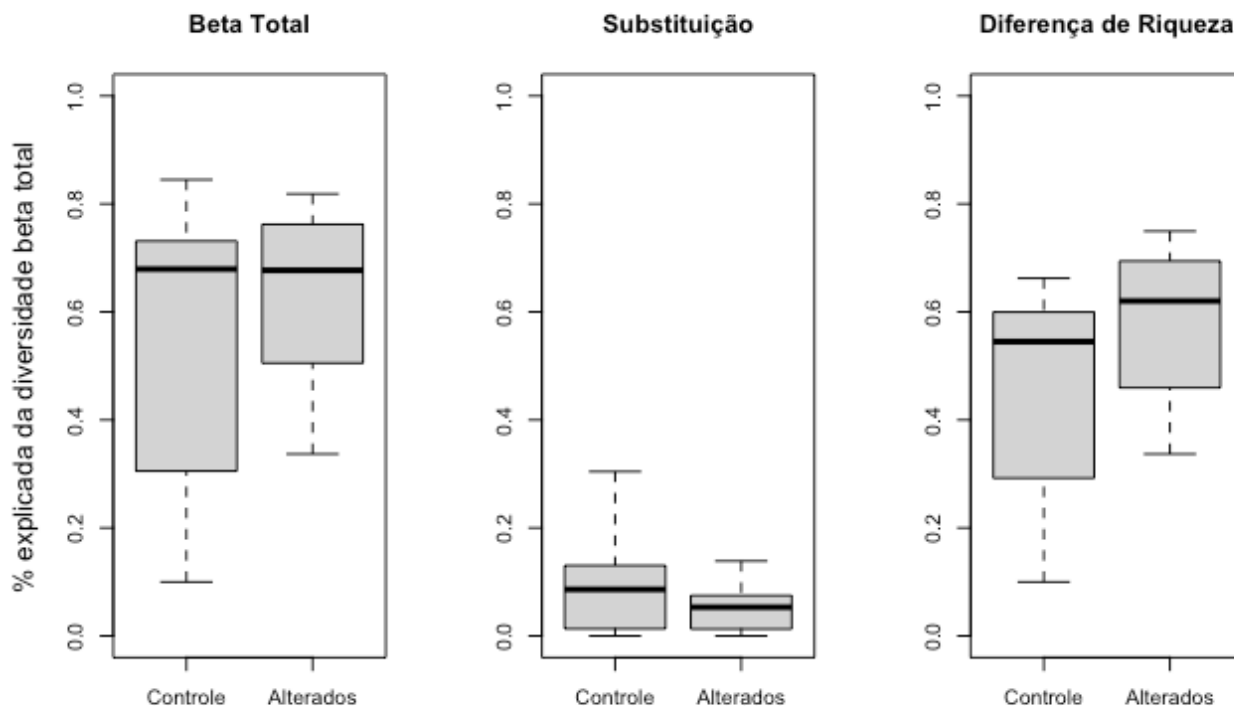


Figura 5. Boxplots das distribuições dos valores de diversidade beta funcional total, substituição de gêneros e diferença de riqueza entre unidades amostrais de riachos controle e alterados, utilizando o índice de Ruzicka. As linhas horizontais grossas representam as medianas, as linhas horizontais inferiores e superiores das caixas representam o primeiro e terceiro quartis, e os limites das linhas pontilhadas verticais são os valores mínimos e máximos.

A decomposição da diversidade beta taxonômica e funcional entre riachos demonstrou que o componente de diferença de riqueza também foi o que mais contribuiu para a diversidade beta taxonômica e funcional total de ambientes controle e alterados (Figuras 6 e 7). Resultados semelhantes de diversidade beta e decomposição de diversidade beta foram obtidos quando utilizamos o índice de Jaccard, considerando apenas a incidência (presença/ausência) dos gêneros de EPT nos riachos (Apêndices 02 a 05).

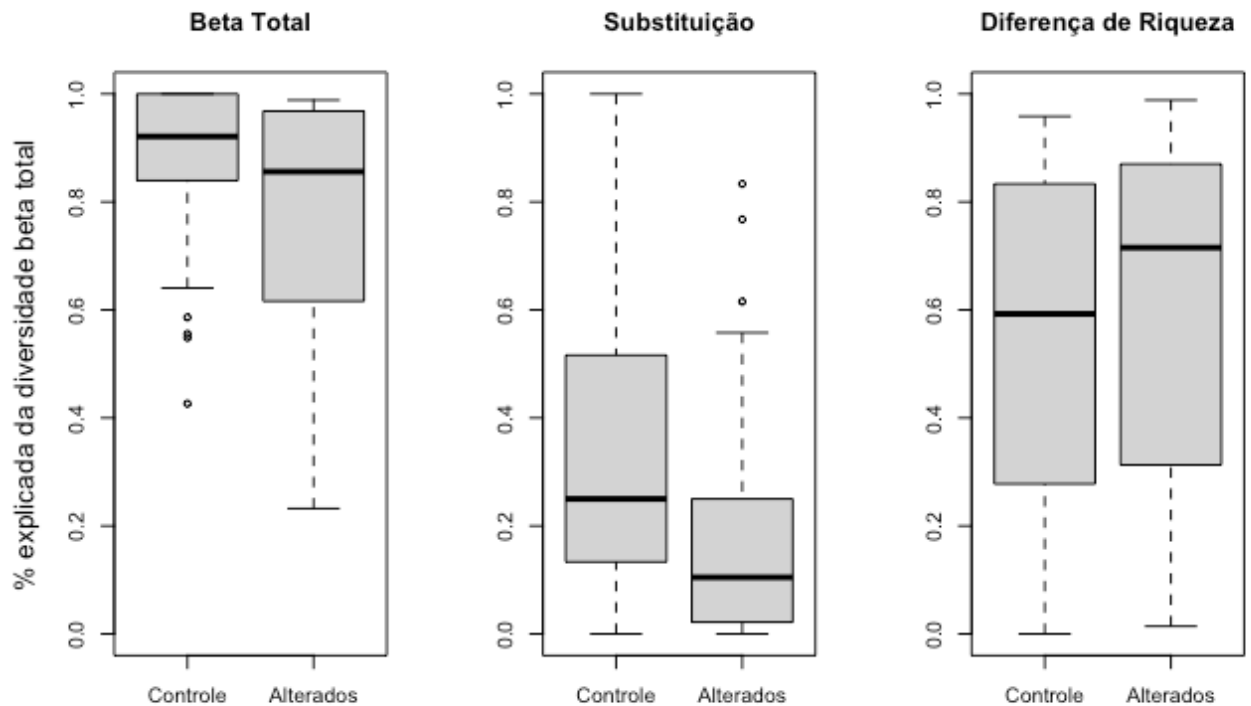


Figura 6. Boxplots das dissimilaridades par-a-par da diversidade beta taxonômica total, substituição de gêneros e diferença de riqueza de riachos controle e alterados, utilizando a distância de Ruzicka. A linha horizontal grossa é a mediana, as linhas horizontais inferiores e superiores da caixa representam o primeiro e terceiro quartis, e os limites das linhas pontilhadas verticais são os valores de mínimo e máximo. Os pontos indicam os valores *outliers* da distribuição.

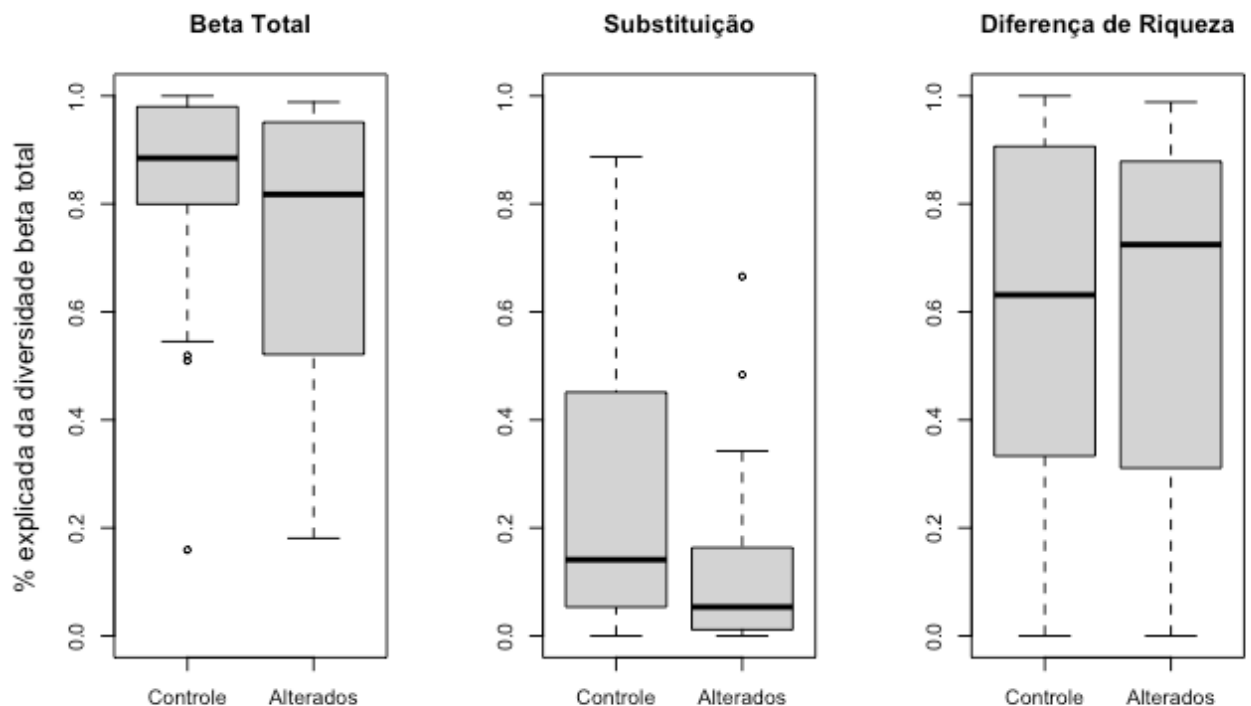


Figura 7. Boxplots das dissimilaridades par-a-par da diversidade beta funcional total, substituição de gêneros e diferença de riqueza de riachos controle e alterados, utilizando a distância de Ruzicka. A linha horizontal grossa é a mediana, as linhas horizontais inferiores e superiores da caixa representam o primeiro e terceiro quartis, e os limites das linhas pontilhadas verticais são os valores de mínimo e máximo. Os pontos indicam os valores *outliers* da distribuição.

4. DISCUSSÃO

Compreender o papel dos diferentes níveis espaciais na determinação da biodiversidade de invertebrados de riachos é especialmente relevante em riachos tropicais de cabeceira (Ligeiro et al., 2010; Tonkin et al., 2016; Schmitt et al., 2020). Neste estudo, buscamos entender o papel dos distúrbios antrópicos gerados por atividades de populações ribeirinhas amazônicas sobre a condição ambiental dos riachos e distribuição taxonômica e funcional de assembleias de insetos aquáticos em diferentes níveis espaciais, e inferir qual componente da diversidade beta explicou a maior parte da diversidade beta total observada.

Nossos resultados mostraram que as atividades dos ribeirinhos alteraram as características ambientais dos riachos, mas não influenciaram na heterogeneidade ambiental entre ambientes controle e alterados. As atividades de subsistência dos ribeirinhos reduziram a quantidade de bancos de folhas e de peças de madeira no canal dos riachos e diminuíram a frequência de fluxos lentos (p.ex., remansos e poções). Essas mudanças ambientais provavelmente foram geradas pela agricultura de subsistência e práticas de navegação. A navegação contribui para a diminuição da quantidade de bancos de folhas e fluxos lentos nos canais à medida que ocorre a remoção de pedaços de madeira do canal e o riacho é mais trafegado (Faria et al., 2007). Essas alterações também podem estar relacionadas à substituição da vegetação nativa das margens dos riachos por cultivos de açaí e mandioca, por exemplo. Alterações antrópicas podem degradar os habitats de riachos e diminuir sua heterogeneidade ambiental (Carpenter et al., 2001; Rahel, 2002; Dudgeon et al., 2006; Vörösmarty et al., 2010; Petsch, 2016). Nesse estudo, apesar de os ribeirinhos alterarem as características ambientais dos riachos, essa modificação foi relativamente semelhante entre todos os riachos alterados, o que não ocasionou diferença de heterogeneidade ambiental entre os tratamentos. Assim, nossa primeira hipótese foi apenas parcialmente corroborada.

Diferente do que esperávamos pela nossa segunda hipótese, os riachos controle não tiveram maior diversidade alfa taxonômica e funcional do que os riachos alterados. Porém, foi

observado maior abundância de EPT nos riachos alterados. A riqueza de gêneros semelhante entre os tratamentos pode ser devida a semelhança de heterogeneidade ambiental dos ambientes, visto que a riqueza de espécies está frequentemente relacionada com a heterogeneidade ambiental em ambientes naturais (Stein & Kreft, 2015; Ortega et al., 2018) ou pouco alterados por atividades humanas (Agra et al., 2021). A maior abundância de EPT nos riachos alterados sugere que as alterações nas características ambientais favoreceram certos gêneros. Por exemplo, os gêneros Leptophlebiidae *Miroculis* e *Simothraulopsis* foram muito mais abundantes em ambientes alterados, e o gênero *Ulmeritoides* não foi registrado em riachos controle. Diferenças de abundância normalmente podem ser observadas em riachos que sofrem alterações antrópicas, onde um determinado grupo de espécies tolerantes ao estresse se torna mais abundante como resultado da perda seletiva de habitats imposta pelas atividades humanas (Cummins, 1973; Cummins & Klug, 1979; Magurran, 1991; Bonada et al., 2005). Mesmo que não tenha sido observada diferença na riqueza taxonômica e funcional entre os ambientes, essa diferença de abundância pode indicar uma maior fragilidade das assembleias de ambientes alterados (Hillebrand et al., 2008), pois as espécies abundantes tendem a ter papéis ecológicos proporcionalmente muito maiores do que as espécies raras na ciclagem de nutrientes, na teia alimentar e na produção de biomassa, tornando os ambientes alterados mais suscetíveis a distúrbios (Jones & Lawton, 1995; Denslow & Hughes, 2004).

A diversidade beta taxonômica e funcional de EPT não diferiu substancialmente entre os ambientes controle e alterados, tanto entre unidades amostrais como entre riachos, refutando nossa terceira hipótese. Era esperado que esse estresse diminuísse a diversidade beta ao filtrar os gêneros menos tolerantes do pool regional (Chase, 2007; Vellend et al., 2007), mas, apesar da expectativa de diversidade beta reduzida em ambientes alterados, essa tendência nem sempre é o caso (Hawkins et al., 2015; Pound et al., 2018), como observado no nosso estudo. Em ambientes alterados, alguns gêneros foram favorecidos e aumentaram em abundância, enquanto em ambientes controle, outros gêneros foram favorecidos e também aumentaram em abundância. Esse padrão foi observado nos gêneros *Campsurus* e *Macronema*, que foram mais abundantes em ambientes controle, e *Miroculis*, *Simothraulopsis* e *Ulmeritoides*, que foram mais abundantes em ambientes alterados. Essa perda e ganho de gêneros, acabou por ser compensada entre os ambientes, o que fez com que os ambientes não diferissem em sua diversidade beta.

Ao se avaliar a geração e manutenção da diversidade beta, é necessário levar em consideração sua relação com a heterogeneidade ambiental e os distúrbios antrópicos (Heino et al., 2015a; Agra et al., 2021), que são fortemente dependentes da escala espacial (Heino et al.,

2013; Heino et al., 2015b; Heino et al., 2015c; López-Delgado et al., 2019). Em nosso estudo, apesar das alterações ambientais observadas nos riachos alterados, não se observou diminuição da heterogeneidade ambiental, e a diversidade beta taxonômica e funcional se manteve alta nos ambientes alterados, como já observado em outros estudos (Johnson & Angeler, 2014; Siqueira et al., 2015). Esse padrão pode estar relacionado com o processo de heterogeneização subtrativa, que ocorre quando alterações antrópicas inicialmente contribuem para a manutenção da diversidade beta, mas a continuidade do estresse ambiental acaba suprimindo a diversidade beta por meio da completa eliminação das espécies mais sensíveis (Socolar et al., 2016), o que pode se tornar perigoso a longo prazo para a manutenção da biodiversidade. Portanto, uma elevada diversidade beta em uma região sob estresse ambiental pode servir como um alerta para uma perda futura de biodiversidade, caso o estresse continue a se intensificar (Pound et al., 2018).

Nós observamos que a diferença de riqueza explicou a maior parte da diversidade beta de EPT em todos os ambientes e níveis espaciais considerados, sendo que em ambientes alterados o padrão foi especialmente forte, dessa forma corroborando apenas parcialmente nossa quarta hipótese. Entre riachos de cabeceira, espera-se que a substituição de espécies seja a principal responsável pela geração de diversidade beta, devido a seleção de espécies pelo ambiente (Heino et al., 2015a). O predomínio da diferença de riqueza em nosso estudo pode ter ocorrido devido à alta dispersão de organismos dentro dos riachos e entre os riachos (Leibold et al., 2004; Heino et al., 2015a), que pode enfraquecer o efeito da seleção de espécies pelo ambiente, principalmente em pequenas escalas espaciais (Heino, 2011; Heino & Grönroos, 2013; Heino et al., 2015a; Heino et al., 2015c). Os indivíduos das ordens Ephemeroptera e Trichoptera são considerados fortes dispersores entre os insetos aquáticos (Li et al., 2020). Além disso, a predominância da diferença de riqueza no presente estudo pode estar relacionada às particularidades ecológicas da região. O evento geológico recente que conformou a bacia do rio Anapu e a região de Caxiuanã (afogamento dos vales do rio durante o Holoceno, há aproximadamente 10.000 anos) fez com que os riachos da região possuísem características lacustres e baixa riqueza natural de espécies (Behling & Costa, 2000), diferente da maioria dos riachos amazônicos. Esse processo pode ter limitando naturalmente a persistência de gêneros especialistas nos riachos (Thomas et al., 2004; Laliberté et al., 2010).

A abordagem funcional respondeu de maneira semelhante à taxonômica em todos os ambientes e níveis espaciais, indicando que alterações antrópicas não levam necessariamente à perda de diversidade funcional mediada pela perda de espécies (Carmona et al., 2012). Essa relação entre padrões taxonômicos e funcionais é dependente do grupo biológico analisado e

do tipo e intensidade de alteração no ambiente (Naeem & Wright, 2003; Hevia et al., 2016). Em nosso caso, essa semelhança nos resultados pode ser devido à riqueza taxonômica e funcional naturalmente mais baixa nos riachos da região de estudo, como já foi sugerido para outros riachos de cabeceira (Carvalho et al., 2015).

5. CONCLUSÃO

Concluimos que a perturbação causada pelas atividades de subsistência dos ribeirinhos, como a agricultura e a navegação, alteraram as características dos habitats e, em certos aspectos, as assembleias de EPT dos riachos da região de Caxiuanã. A riqueza taxonômica não se alterou, no entanto, é preciso ressaltar que os riachos dessa região já apresentam riqueza de espécies naturalmente baixa devido aos eventos geológicos da região. Houve perda de alguns gêneros e aumento de abundância de outros em riachos alterados, mas isso não ocasionou mudanças nos padrões de diversidade beta. No entanto, nem sempre uma diversidade beta alta é um indicador de integridade ecológica, pois a variação da composição das assembleias também pode ser resultado da perda de espécies raras e sensíveis (heterogeneização subtrativa). A abordagem funcional respondeu de maneira semelhante à taxonômica em todos os ambientes e níveis espaciais, o que mostra que as diferenças de resposta entre essas abordagens são dependentes do grupo biológico analisado e dos tipos e intensidade das alterações ambientais. Para diminuir uma possível perda de espécies nos riachos da região, faz-se necessário manter as condições naturais dos habitats, como uma alta densidade de cobertura vegetal nas margens, uma grande quantidade de bancos de folhas no leito e uma alta frequência de fluxos lentos. A manutenção da integridade das assembleias é essencial para a preservação dos serviços ecossistêmicos, o que favorece tanto a conservação da biodiversidade quanto o modo de vida tradicional ribeirinho.

6. REFERÊNCIAS

- ABADIE, Jean-Claude et al. Landscape disturbance causes small-scale functional homogenization, but limited taxonomic homogenization, in plant communities. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 5, p. 1134-1142, 2011.
- AGRA, Janaina et al. Anthropogenic disturbances alter the relationships between environmental heterogeneity and biodiversity of stream insects. **Ecological Indicators**, v. 121, p. 107079, 2021.
- ANDERSON, Marti J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral ecology**, v. 26, n. 1, p. 32-46, 2001.

ANDERSON, Marti J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. **Biometrics**, v. 62, n. 1, p. 245-253, 2006.

ARIMA, Eugenio Y.; et al. Public policies can reduce tropical deforestation: Lessons and challenges from Brazil. **Land use policy**, v. 41, p. 465-473, 2014.

ARSCOTT, David B.; JACKSON, John K.; KRATZER, Erika B. Role of rarity and taxonomic resolution in a regional and spatial analysis of stream macroinvertebrates. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 25, n. 4, p. 977-997, 2006.

BARTON, Philip S. et al. The spatial scaling of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 6, p. 639-647, 2013.

BEHLING, Hermann; COSTA, Marcondes Lima Da. Holocene environmental changes from the Rio Curuá record in the Caxiuanã region, eastern Amazon Basin. **Quaternary Research**, v. 53, n. 3, p. 369-377, 2000.

BEN-HUR, Eyal; KADMON, Ronen. Heterogeneity–diversity relationships in sessile organisms: A unified framework. **Ecology letters**, v. 23, n. 1, p. 193-207, 2020.

BONADA, Nuria et al. Developments in aquatic insect biomonitoring: a comparative analysis of recent approaches. **Annu. Rev. Entomol.**, v. 51, p. 495-523, 2006.

BOYERO, Luz. The quantification of local substrate heterogeneity in streams and its significance for macroinvertebrate assemblages. **Hydrobiologia**, v. 499, n. 1, p. 161-168, 2003.

BRANDO, Paulo et al. Amazon wildfires: Scenes from a foreseeable disaster. **Flora**, v. 268, p. 151609, 2020.

CADOTTE, Marc W.; CARSCADDEN, Kelly; MIROTECHNICK, Nicholas. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. **Journal of applied ecology**, v. 48, n. 5, p. 1079-1087, 2011.

CALLISTO, M. et al. **Condições ecológicas em bacias hidrográficas de empreendimentos hidrelétricos**. CEMIG, Belo Horizonte, 2014.

CARDOSO, Pedro et al. Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. **Journal of Biogeography**, v. 41, n. 4, p. 749-761, 2014.

CARDOSO, Pedro; RIGAL, François; CARVALHO, Jose C. BAT–Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 6, n. 2, p. 232-236, 2015.

CARMONA, Carlos P. et al. Taxonomical and functional diversity turnover in Mediterranean grasslands: interactions between grazing, habitat type and rainfall. **Journal of Applied Ecology**, v. 49, n. 5, p. 1084-1093, 2012.

CARMONA, Carlos P. et al. Traits without borders: integrating functional diversity across scales. **Trends in ecology & evolution**, v. 31, n. 5, p. 382-394, 2016.

- CARPENTER, Stephen R.; STANLEY, Emily H.; VANDER ZANDEN, M. Jake. State of the world's freshwater ecosystems: physical, chemical, and biological changes. **Annual review of Environment and Resources**, v. 36, p. 75-99, 2011.
- CARVALHO, José C.; CARDOSO, Pedro; GOMES, Pedro. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 7, p. 760-771, 2012.
- CARVALHO, Rodrigo Assis De; TEJERINA-GARRO, Francisco Leonardo. Relationships between taxonomic and functional components of diversity: implications for conservation of tropical freshwater fishes. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 9, p. 1854-1862, 2015.
- CARVALHO, Sílvia et al. A changing Amazon rainforest: Historical trends and future projections under post-Paris climate scenarios. **Global and Planetary Change**, v. 195, p. 103328, 2020.
- CASTELLO, Leandro et al. The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. **Conservation Letters**, v. 6, n. 4, p. 217-229, 2013.
- CASTELLO, Leandro; MACEDO, Marcia N. Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. **Global change biology**, v. 22, n. 3, p. 990-1007, 2016.
- CASTRO, Diego M. P. De; DOLEDEC, Sylvain; CALLISTO, Marcos. Landscape variables influence taxonomic and trait composition of insect assemblages in Neotropical savanna streams. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 8, p. 1472-1486, 2017.
- CASTRO, Diego M. Parreira De; DOLÉDEC, Sylvain; CALLISTO, Marcos. Land cover disturbance homogenizes aquatic insect functional structure in neotropical savanna streams. **Ecological Indicators**, v. 84, p. 573-582, 2018.
- CHASE, Jonathan M. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 44, p. 17430-17434, 2007.
- CHEVENET, François; DOLÉDEC, Sylvain; CHESSEL, Daniel. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. **Freshwater biology**, v. 31, n. 3, p. 295-309, 1994.
- CILLEROS, Kévin et al. Taxonomic and functional diversity patterns reveal different processes shaping European and Amazonian stream fish assemblages. **Journal of Biogeography**, v. 43, n. 9, p. 1832-1843, 2016.
- COOPER, Scott D. et al. Quantifying spatial heterogeneity in streams. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 16, n. 1, p. 174-188, 1997.
- COUCEIRO, Sheyla R. M. et al. Deforestation and sewage effects on aquatic macroinvertebrates in urban streams in Manaus, Amazonas, Brazil. **Hydrobiologia**, v. 575, n. 1, p. 271-284, 2007.
- CUMMINS, Kenneth W. Trophic relations of aquatic insects. **Annual review of entomology**, v. 18, n. 1, p. 183-206, 1973.

CUMMINS, Kenneth W.; KLUG, Michael J. Feeding ecology of stream invertebrates. **Annual review of ecology and systematics**, v. 10, n. 1, p. 147-172, 1979.

DALA-CORTE, Renato B. et al. Thresholds of freshwater biodiversity in response to riparian vegetation loss in the Neotropical region. **Journal of Applied Ecology**, v. 57, n. 7, p. 1391-1402, 2020.

DENSLOW, Julie S.; HUGHES, R. Flint. Exotic Plants as Ecosystem Dominants. **Weed Technology**, v. 18, n. sp1, p. 1283-1287, 2004.

DOMÍNGUEZ, E.; FERNÁNDEZ, H. R. **Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos**. Universidad Nacional de Tucumán. Facultad de Ciencias Naturales. Instituto M. Lillo. Tucumán, Argentina, 2001.

DRAY, Stéphane et al. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. **Journal of statistical software**, v. 22, n. 4, p. 1-20, 2007.

DUDGEON, David et al. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. **Biological reviews**, v. 81, n. 2, p. 163-182, 2006.

DUDGEON, David. Multiple threats imperil freshwater biodiversity in the Anthropocene. **Current Biology**, v. 29, n. 19, p. R960-R967, 2019.

ESQUIVEL-MUELBERT, Adriane et al. Compositional response of Amazon forests to climate change. **Global Change Biology**, v. 25, n. 1, p. 39-56, 2019.

FARIA, Ana Paula Justino De et al. Response of aquatic insect assemblages to the activities of traditional populations in eastern Amazonia. **Hydrobiologia**, v. 802, n. 1, p. 39-51, 2017.

FEMINELLA, Jack W. Correspondence between stream macroinvertebrate assemblages and 4 ecoregions of the southeastern USA. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 19, n. 3, p. 442-461, 2000.

FERREIRA, W. R. et al. Partitioning taxonomic diversity of aquatic insect assemblages and functional feeding groups in neotropical savanna headwater streams. **Ecological Indicators**, v. 72, p. 365-373, 2017.

FRAXE, Therezinha J. P.; PEREIRA, Henrique S.; WITKOSKI, Antônio Carlos (Ed.). **Comunidades ribeirinhas amazônicas: modos de vida e uso dos recursos naturais**. Reggo, 2011.

GAGIC, Vesna et al. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, n. 1801, p. 20142620, 2015.

GIANUCA, Andros T. et al. Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of β -diversity. **Ecology**, v. 98, n. 2, p. 525-533, 2017.

GODOY, B. S. et al. Taxonomic sufficiency and effects of environmental and spatial drivers on aquatic insect community. **Ecological Indicators**, v. 107, p. 105624, 2019.

GRAY, Clark L. et al. Indigenous land use in the Ecuadorian Amazon: a cross-cultural and multilevel analysis. **Human Ecology**, v. 36, n. 1, p. 97-109, 2008.

GRMAN, Emily et al. Mechanisms contributing to stability in ecosystem function depend on the environmental context. **Ecology letters**, v. 13, n. 11, p. 1400-1410, 2010.

HAMADA, Neusa; COUCEIRO, Sheyla Regina Marques. An illustrated key to nymphs of Perlidae (Insecta, Plecoptera) genera in Central Amazonia, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 47, n. 3, p. 477-480, 2003.

HAWKINS, Charles P. et al. Environmental disturbance can increase beta diversity of stream macroinvertebrate assemblages. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 4, p. 483-494, 2015.

HEINO, Jani et al. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. **Ecology and evolution**, v. 5, n. 6, p. 1235-1248, 2015b.

HEINO, Jani et al. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 5, p. 845-869, 2015a.

HEINO, Jani et al. Environmental heterogeneity and β diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. **Freshwater Science**, v. 32, n. 1, p. 142-154, 2013.

HEINO, Jani; GRÖNROOS, Mira. Does environmental heterogeneity affect species co-occurrence in ecological guilds across stream macroinvertebrate metacommunities?. **Ecography**, v. 36, n. 8, p. 926-936, 2013.

HEINO, Jani; MELO, Adriano S.; BINI, Luis M. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 2, p. 223-235, 2015c.

HEINO, Jani. A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. **Freshwater Biology**, v. 56, n. 9, p. 1703-1722, 2011.

HEPP, Luiz Ubiratan; MELO, Adriano S. Dissimilarity of stream insect assemblages: effects of multiple scales and spatial distances. **Hydrobiologia**, v. 703, n. 1, p. 239-246, 2013.

HEVIA, Violeta et al. Effects of land use on taxonomic and functional diversity: a cross-taxon analysis in a Mediterranean landscape. **Oecologia**, v. 181, n. 4, p. 959-970, 2016.

HILLEBRAND, Helmut; BENNETT, Danuta M.; CADOTTE, Marc W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. **Ecology**, v. 89, n. 6, p. 1510-1520, 2008.

HORTAL, Joaquín et al. Understanding (insect) species distributions across spatial scales. **Ecography**, v. 33, p. 51-53, 2010.

- HUIÑOCANA, J lio Cesar Serrano et al. Nestedness of insect assemblages in agriculture-impacted Atlantic forest streams. In: **Annales de Limnologie-International Journal of Limnology**. EDP Sciences, p. 3, 2020.
- JAKOVAC, Catarina C. et al. Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 1, p. 67-77, 2015.
- JOHNSON, Richard K.; ANGELER, David G. Effects of agricultural land use on stream assemblages: Taxon-specific responses of alpha and beta diversity. **Ecological Indicators**, v. 45, p. 386-393, 2014.
- JONES, Clive G.; LAWTON, John H. **Linking species & ecosystems**. Springer Science & Business Media, 2012.
- JOST, Lou; CHAO, Anne; CHAZDON, Robin L. Compositional similarity and β (beta) diversity. In: MAGURRAN, Anne E.; MCGILL, Brian J. (Ed.). **Biological diversity: frontiers in measurement and assessment**, p. 66-84, 2011.
- KAUFMANN, Philip R. et al. **Quantifying physical habitat in wadeable streams**. USEPA [National Health and Environmental Effects Research Laboratory, Western Ecology Division], 1999.
- KIRBY, Kathryn R. et al. The future of deforestation in the Brazilian Amazon. **Futures**, v. 38, n. 4, p. 432-453, 2006.
- KRAFT, Nathan J. B. et al. Response to comments on “Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients”. **Science**, v. 335, n. 6076, p. 1573-1573, 2012.
- KVIST, Lars Peter; NEBEL, Gustav. A review of Peruvian flood plain forests: ecosystems, inhabitants and resource use. **Forest Ecology and Management**, v. 150, n. 1-2, p. 3-26, 2001.
- LALIBERT , Etienne et al. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. **Ecology letters**, v. 13, n. 1, p. 76-86, 2010.
- LALIBERT , Etienne; LEGENDRE, Pierre. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 299-305, 2010.
- LEES, Alexander C. et al. Hydropower and the future of Amazonian biodiversity. **Biodiversity and conservation**, v. 25, n. 3, p. 451-466, 2016.
- LEGENDRE, Pierre; DE C CERES, Miquel. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. **Ecology letters**, v. 16, n. 8, p. 951-963, 2013.
- LEGENDRE, Pierre. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 11, p. 1324-1334, 2014.
- LEIBOLD, Mathew A. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology letters**, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004.
- LEMON, Jim et al. Package ‘plotrix’. **R Development Core Team**, 2021.

LENAT, David R.; RESH, Vincent H. Taxonomy and stream ecology - the benefits of genus- and species-level identifications. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 20, n. 2, p. 287-298, 2001.

LEVIN, Simon A. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. **Ecology**, v. 73, n. 6, p. 1943-1967, 1992.

LI, Fengqing; TONKIN, Jonathan D.; HAASE, Peter. Local contribution to beta diversity is negatively linked with community-wide dispersal capacity in stream invertebrate communities. **Ecological Indicators**, v. 108, p. 105715, 2020.

LIGEIRO, Raphael; MELO, Adriano S.; CALLISTO, Marcos. Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 2, p. 424-435, 2010.

LÓPEZ-DELGADO, Edwin O.; WINEMILLER, Kirk O.; VILLA-NAVARRO, Francisco A. Local environmental factors influence beta-diversity patterns of tropical fish assemblages more than spatial factors. **Ecology**, v. 101, n. 2, p. e02940, 2020.

MARTELLO, Alcemar R.; HEPP, Luiz U.; KOTZIAN, Carla B. Distribution and additive partitioning of diversity in freshwater mollusk communities in Southern Brazilian streams. **Revista de biologia tropical**, v. 62, n. 1, p. 47-58, 2014.

MCGILL, Brian J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.

MCKINNEY, Michael L.; LOCKWOOD, Julie L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Trends in ecology & evolution**, v. 14, n. 11, p. 450-453, 1999.

MELO, Adriano S.; RANGEL, Thiago Fernando L. V. B.; DINIZ-FILHO, José Alexandre F. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. **Ecography**, v. 32, n. 2, p. 226-236, 2009.

MOLOZZI, Joseline; HEPP, Luiz U.; CALLISTO, Marcos. The additive partitioning of macroinvertebrate diversity in tropical reservoirs. **Marine and freshwater research**, v. 64, n. 7, p. 609-617, 2013.

MONDY, Cédric P.; USSEGLIO-POLATERA, Philippe. Using fuzzy-coded traits to elucidate the non-random role of anthropogenic stress in the functional homogenisation of invertebrate assemblages. **Freshwater Biology**, v. 59, n. 3, p. 584-600, 2014.

MONTAG, Luciano F. A. et al. Contrasting associations between habitat conditions and stream aquatic biodiversity in a forest reserve and its surrounding area in the Eastern Amazon. **Hydrobiologia**, v. 826, n. 1, p. 263-277, 2019.

MONTAG, Luciano F.A. et al. **Ictiofauna: biodiversidade e conservação. Caxiuanã: desafios para a conservação de uma floresta nacional na Amazônia.** (Ed. PLB Lisboa.) p, 605-628, 2009.

MOUILLOT, David et al. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in ecology & evolution**, v. 28, n. 3, p. 167-177, 2013.

NAEEM, Shahid; WRIGHT, Justin P. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. **Ecology letters**, v. 6, n. 6, p. 567-579, 2003.

OKSANEN, Jari et al. Package ‘vegan’. **Community ecology package**, version, v. 2, n. 9, p. 1-295, 2013.

OLDEN, Julian D. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 12, p. 2027-2039, 2006.

OLDEN, Julian D.; COMTE, Lise; GIAM, Xingli. Biotic homogenisation. **eLS**, p. 1-8, 2016.

OLDEN, Julian D.; ROONEY, Thomas P. On defining and quantifying biotic homogenization. **Global Ecology and Biogeography**, v. 15, n. 2, p. 113-120, 2006.

OLIFIERS, Martina H. et al. A key to Brazilian genera of Plecoptera (Insecta) based on nymphs. **Zootaxa**, v. 651, n. 1, p. 1-15, 2004.

ORTEGA, Jean C. G.; THOMAZ, Sidinei M.; BINI, Luis M. Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. **Oecologia**, v. 188, n. 1, p. 11-22, 2018.

PALMER, Margaret A.; POFF, N. LeRoy. The influence of environmental heterogeneity on patterns and processes in streams. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 16, n. 1, p. 169-173, 1997.

PAVOINE, Sandrine et al. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. **Oikos**, v. 118, n. 3, p. 391-402, 2009.

PECK, D. V. et al. **Environmental monitoring and assessment program - surface waters western pilot study: field operations manual for wadeable streams**. EPA 600/R-06/003. U.S. Environmental Protection Agency, Office of Research and Development, Washington, D.C. 2006.

PEIPOCH, Marc et al. Ecological simplification: human influences on riverscape complexity. **BioScience**, v. 65, n. 11, p. 1057-1065, 2015.

PES, Ana Maria Oliveira; HAMADA, Neusa; NESSIMIAN, Jorge Luiz. Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 49, n. 2, p. 181-204, 2005.

PETCHEY, Owen L.; GASTON, Kevin J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology letters**, v. 5, n. 3, p. 402-411, 2002.

PETCHEY, Owen L.; GASTON, Kevin J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.

PETCHEY, Owen L.; O’GORMAN, Eoin J.; FLYNN, Dan F. B. A functional guide to functional diversity measures. In: NAEEM, Shahid et al. (Ed.). **Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economic perspective**. Oxford University Press, p. 49-59, 2009.

PETSCH, Danielle Katharine. Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems. **International Review of Hydrobiology**, v. 101, n. 3-4, p. 113-122, 2016.

PODANI, János; SCHMERA, Dénes. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence–absence data. **Oikos**, v. 120, n. 11, p. 1625-1638, 2011.

POFF, N. LeRoy. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. **Journal of the north american Benthological society**, v. 16, n. 2, p. 391-409, 1997.

POOL, Thomas K.; GRENOUILLET, Gaël; VILLÉGER, Sébastien. Species contribute differently to the taxonomic, functional, and phylogenetic alpha and beta diversity of freshwater fish communities. **Diversity and distributions**, v. 20, n. 11, p. 1235-1244, 2014.

POUND, Katrina L.; LAWRENCE, Gregory B.; PASSY, Sophia I. Beta diversity response to stress severity and heterogeneity in sensitive versus tolerant stream diatoms. **Diversity and Distributions**, v. 25, n. 3, p. 374-384, 2019.

QIAN, Hong; RICKLEFS, Robert E. Disentangling the effects of geographic distance and environmental dissimilarity on global patterns of species turnover. **Global ecology and Biogeography**, v. 21, n. 3, p. 341-351, 2012.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. 2021.

RAHEL, Frank J. Homogenization of freshwater faunas. **Annual review of ecology and systematics**, v. 33, n. 1, p. 291-315, 2002.

RICKLEFS, Robert E.; SCHLUTER, D. **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. Chicago: University of Chicago Press, 1993.

RICKLEFS, Robert E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. **Ecology letters**, v. 7, n. 1, p. 1-15, 2004.

RICKLEFS, Robert E.; JENKINS, David G. Biogeography and ecology: towards the integration of two disciplines. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2438-2448, 2011.

RODRIGUES-FILHO, Carlos Alberto De Sousa et al. How are local fish communities structured in Brazilian semiarid headwater streams?. **Hydrobiologia**, v. 819, n. 1, p. 93-108, 2018.

RODRIGUES-FILHO, Carlos Alberto de Sousa et al. Metacommunity organization in an intermittent river in Brazil: the importance of riverine networks for regional biodiversity. **Aquatic Ecology**, v. 54, n. 1, p. 145-161, 2020.

ROOSEVELT, Anna C. The Amazon and the Anthropocene: 13,000 years of human influence in a tropical rainforest. **Anthropocene**, v. 4, p. 69-87, 2013.

ROSENBERG, David M; RESH, Vincent H. (Ed.). **Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates**. New York, NY, USA: Chapman & Hall, 1993.

SALLES, F. F.; DOMÍNGUEZ, E. Systematics and Phylogeny of Ulmeritus-Ulmeritoides revisited (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). **Zootaxa**, v. 3571, n. 1, p. 49-65, 2012.

SCHMERA, Dénes et al. A proposed unified terminology of species traits in stream ecology. **Freshwater Science**, v. 34, n. 3, p. 823-830, 2015.

SCHMITT, Rafael et al. Influence of microhabitat on diversity and distribution of Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera in subtropical forest streams. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 55, n. 2, p. 129-138, 2020.

SHIMANO, Yulie; CARDOSO, Mylena; JUEN, Leandro. Ecological studies of mayflies (Insecta, Ephemeroptera): Can sampling effort be reduced without losing essential taxonomic and ecological information?. **Acta Amazonica**, v. 48, n. 2, p. 137-145, 2018.

SIQUEIRA, Tadeu; LACERDA, Camila Gaj-Levra Teixeira; SAITO, Victor S. How does landscape modification induce biological homogenization in tropical stream metacommunities?. **Biotropica**, v. 47, n. 4, p. 509-516, 2015.

SOCOLAR, Jacob B. et al. How should beta-diversity inform biodiversity conservation?. **Trends in ecology & evolution**, v. 31, n. 1, p. 67-80, 2016.

SPASOJEVIC, Marko J.; COPELAND, Stella; SUDING, Katharine N. Using functional diversity patterns to explore metacommunity dynamics: a framework for understanding local and regional influences on community structure. **Ecography**, v. 37, n. 10, p. 939-949, 2014.

STEIN, Anke; KREFT, Holger. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. **Biological Reviews**, v. 90, n. 3, p. 815-836, 2015.

STIER, Adrian C. et al. Predator density and timing of arrival affect reef fish community assembly. **Ecology**, v. 94, n. 5, p. 1057-1068, 2013.

STRAHLER, Arthur N. Quantitative analysis of watershed geomorphology. **Eos, Transactions American Geophysical Union**, v. 38, n. 6, p. 913-920, 1957.

THOMAS, Chris D. et al. Extinction risk from climate change. **Nature**, v. 427, n. 6970, p. 145-148, 2004.

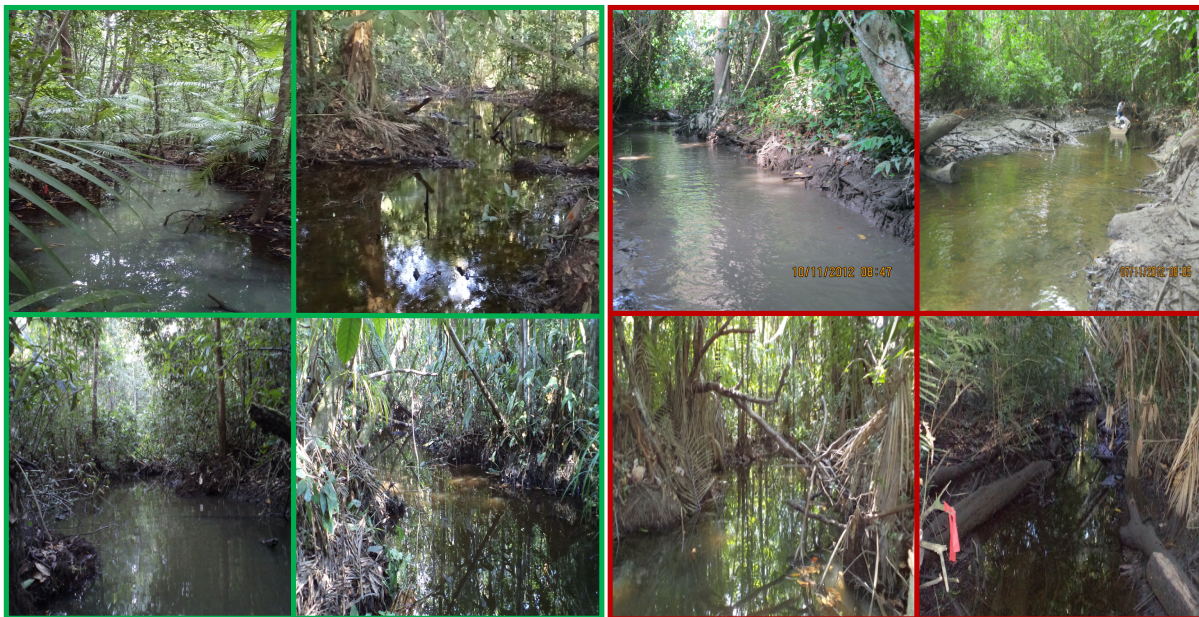
TOLONEN, Kimmo T. et al. Environmental filtering and spatial effects on metacommunity organisation differ among littoral macroinvertebrate groups deconstructed by biological traits. **Aquatic ecology**, v. 52, n. 1, p. 119-131, 2018.

TONKIN, Jonathan D. et al. The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. **Freshwater Biology**, v. 63, n. 1, p. 141-163, 2018.

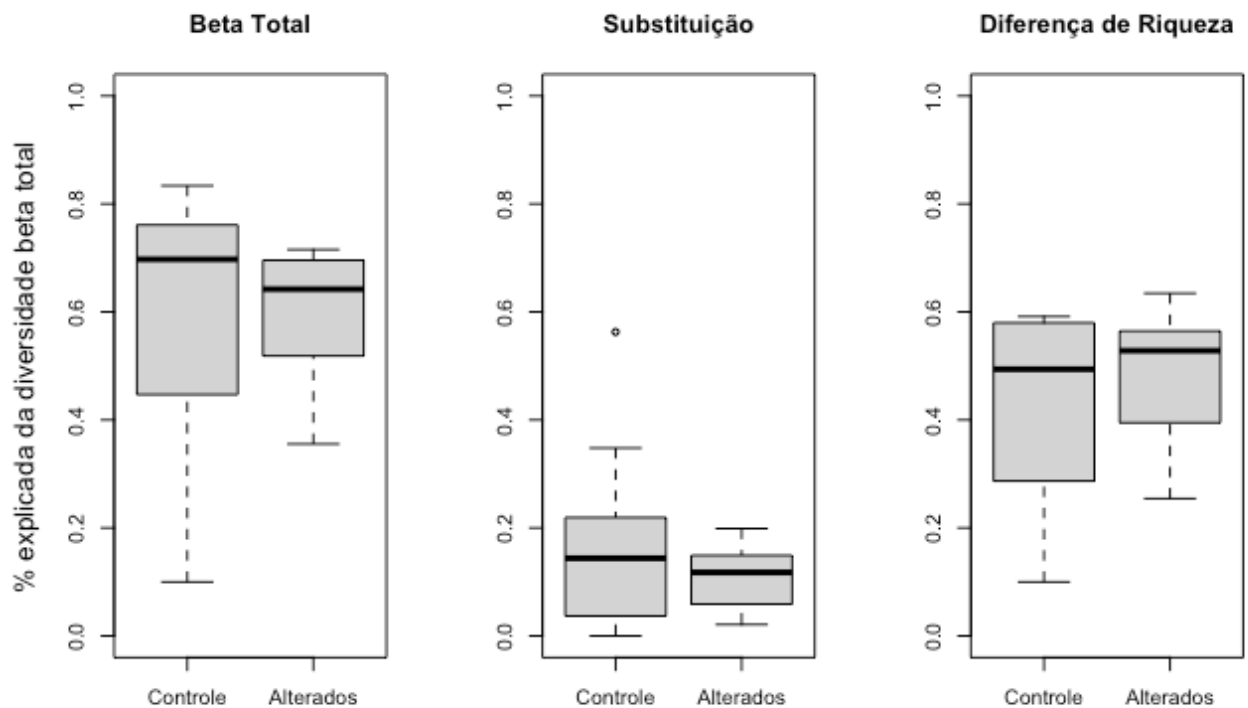
- TOWNSEND, Colin R.; HILDREW, Alan G. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. **Freshwater biology**, v. 31, n. 3, p. 265-275, 1994.
- USSEGLIO-POLATERA, Philippe et al. Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. **Freshwater Biology**, v. 43, n. 2, p. 175-205, 2000.
- VALENTE-NETO, Francisco et al. The effect of riparian deforestation on macroinvertebrates associated with submerged woody debris. **Aquatic Ecology**, v. 49, n. 1, p. 115-125, 2015.
- VAN VLIET, Nathalie et al. Trends, drivers and impacts of changes in swidden cultivation in tropical forest-agriculture frontiers: a global assessment. **Global Environmental Change**, v. 22, n. 2, p. 418-429, 2012.
- VELLEND, Mark et al. Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 3, p. 565-573, 2007.
- VIEIRA, Nicole K. M. et al. A database of lotic invertebrate traits for North America. **US Geological Survey Data Series**, v. 187, p. 1-15, 2006.
- VILLA, Pedro Manuel et al. Intensification of shifting cultivation reduces forest resilience in the northern Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 430, p. 312-320, 2018.
- VIOLLE, Cyrille et al. Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.
- VÖRÖSMARTY, Charles J. et al. Global threats to human water security and river biodiversity. **Nature**, v. 467, n. 7315, p. 555-561, 2010.
- WEN, Zhixin et al. Multiscale partitioning of small mammal β -diversity provides novel insights into the Quaternary faunal history of Qinghai–Tibetan Plateau and Hengduan Mountains. **Journal of Biogeography**, v. 43, n. 7, p. 1412-1424, 2016.
- WHITE, J. C. et al. Macroinvertebrate taxonomic and functional trait compositions within lotic habitats affected by river restoration practices. **Environmental management**, v. 60, n. 3, p. 513-525, 2017.
- WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. **Ecological monographs**, v. 30, n. 3, p. 279-338, 1960.
- WHITTAKER, Robert J.; WILLIS, Katherine J.; FIELD, Richard. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. **Journal of biogeography**, v. 28, n. 4, p. 453-470, 2001.
- WIENS, John A. Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. **Freshwater biology**, v. 47, n. 4, p. 501-515, 2002.
- WIENS, John A. Spatial scaling in ecology. **Functional ecology**, v. 3, n. 4, p. 385-397, 1989.

ZAR, Jerrold H. **Biostatistical analysis: Pearson new international edition**. Pearson Higher Ed, 2013.

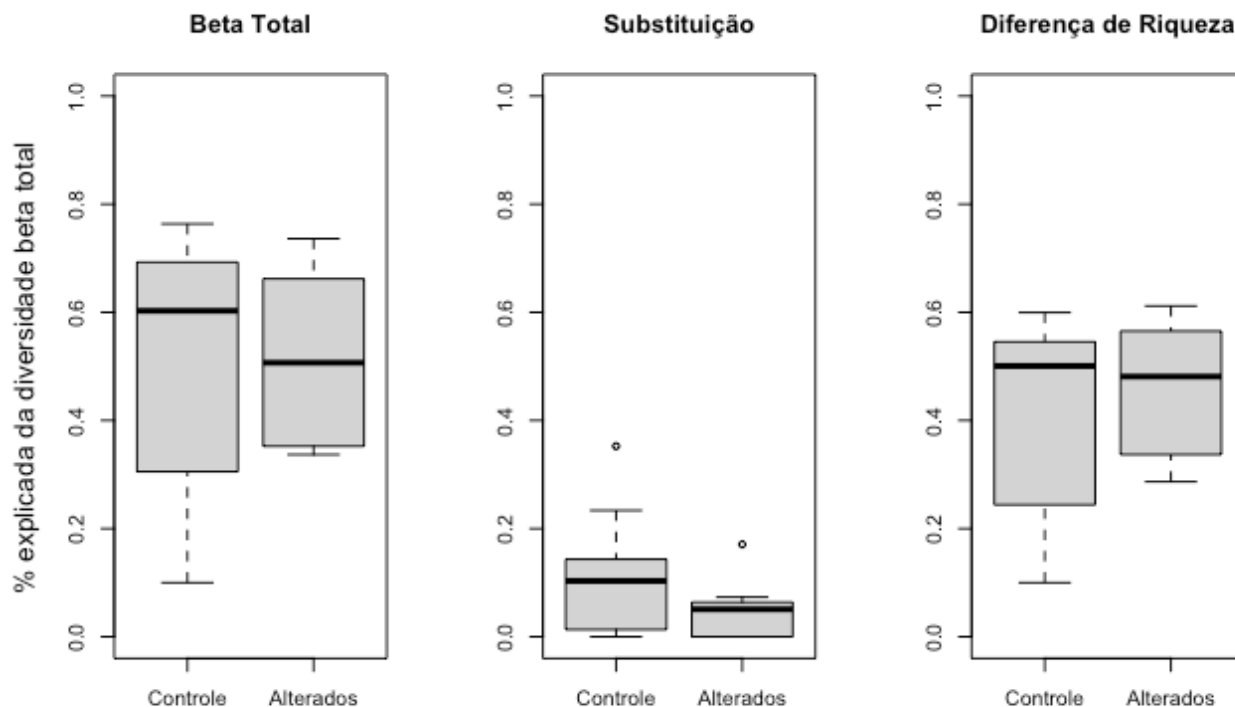
APÊNDICES



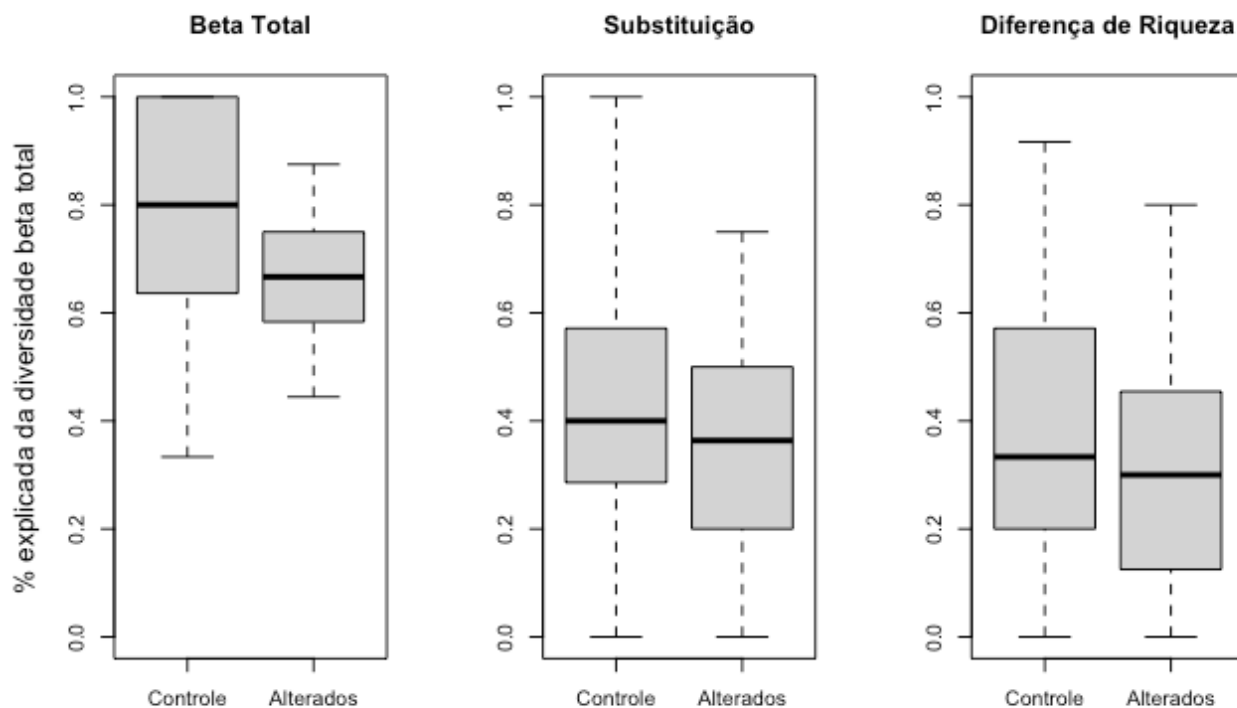
Apêndice 01. Exemplos de riachos em condições ambientais íntegras (tratamento controle, quadrados verdes, à esquerda), localizados dentro da Floresta Nacional (FLONA) de Caxiuanã, estado do Pará (Brasil), e riachos localizados próximos a moradias de populações ribeirinhas (tratamento de riachos alterados, quadrados vermelhos, à direita). Fotos: Híngara Leão.



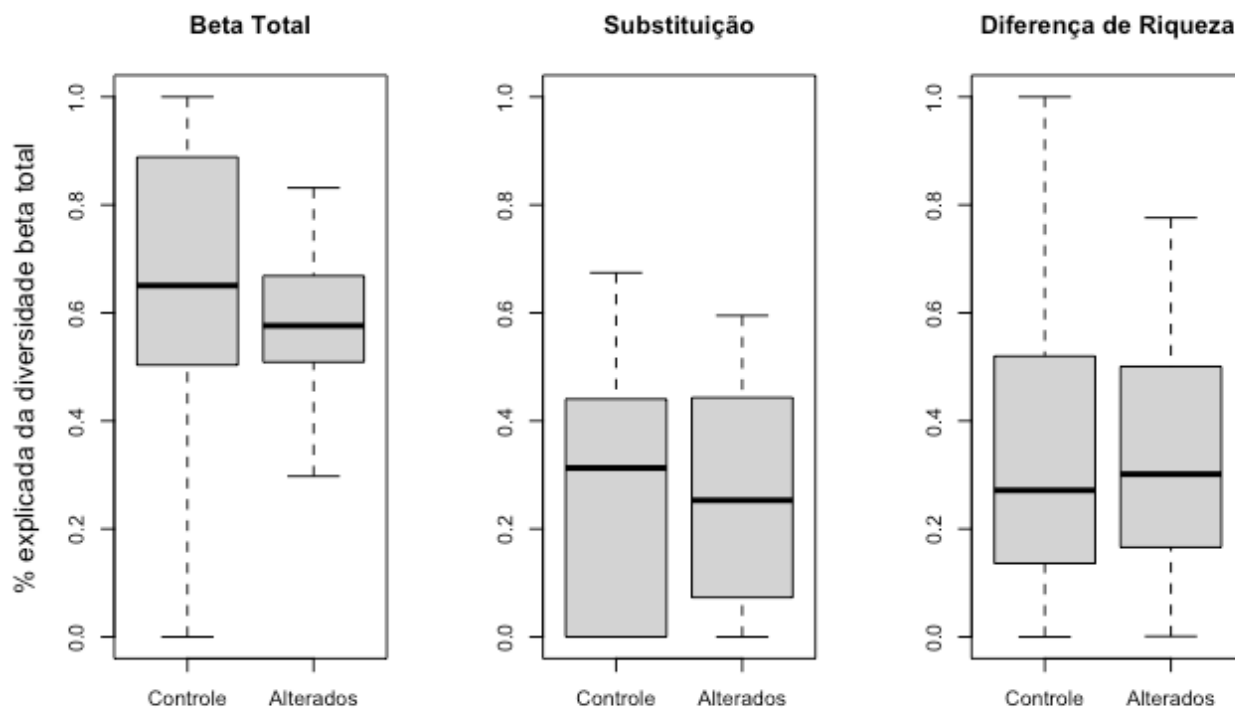
Apêndice 02. Boxplots das distribuições dos valores de diversidade beta taxonômica total, substituição de gêneros e diferença de riqueza entre unidades amostrais de riachos controle e alterados, utilizando o índice de Jaccard. As linhas horizontais grossas representam as medianas, as linhas horizontais inferiores e superiores das caixas representam o primeiro e terceiro quartis, e os limites das linhas pontilhadas verticais são os valores mínimos e máximos. Os pontos indicam os valores *outliers* da distribuição.



Apêndice 03. Boxplots das distribuições dos valores de diversidade beta funcional total, substituição de gêneros e diferença de riqueza entre unidades amostrais de riachos controle e alterados, utilizando o índice de Jaccard. As linhas horizontais grossas representam as medianas, as linhas horizontais inferiores e superiores das caixas representam o primeiro e terceiro quartis, e os limites das linhas pontilhadas verticais são os valores mínimos e máximos. Os pontos indicam os valores *outliers* da distribuição.



Apêndice 04. Boxplots das dissimilaridades par-a-par da diversidade beta taxonômica total, substituição de gêneros e diferença de riqueza de riachos controle e alterados, utilizando a distância de Jaccard. A linha horizontal grossa é a mediana, as linhas horizontais inferiores e superiores da caixa representam o primeiro e terceiro quartis, e os limites das linhas pontilhadas verticais são os valores de mínimo e máximo.



Apêndice 05. Boxplots das dissimilaridades par-a-par da diversidade beta funcional total, substituição de gêneros e diferença de riqueza de riachos controle e alterados, utilizando a distância de Jaccard. A linha horizontal grossa é a mediana, as linhas horizontais inferiores e superiores da caixa representam o primeiro e terceiro quartis, e os limites das linhas pontilhadas verticais são os valores de mínimo e máximo.