



UNIVERSIDADE FEDERAL DO TOCANTINS

CÂMPUS DE PORTO NACIONAL

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE, ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

IURY CESAR PIRES DE ANDRADE

**PADRÕES DE RIQUEZA, ABUNDÂNCIA E COOCORRÊNCIA DE
MACROINVERTEBRADOS EM RIACHOS INTERCEPTADOS POR CACHOEIRAS NO
CERRADO TOCANTINENSE**

Porto Nacional/TO

2021

IURY CESAR PIRES DE ANDRADE

**PADRÕES DE RIQUEZA, ABUNDÂNCIA E COOCORRÊNCIA DE
MACROINVERTEBRADOS EM RIACHOS INTERCEPTADOS POR CACHOEIRAS NO
CERRADO TOCANTINENSE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, Ecologia e Conservação. Será avaliada para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade, Ecologia e Conservação e avaliada em sua forma final pelo orientador e pela Banca Examinadora.

Orientador: Dr. Tiago Kütter Krolow

Coorientador: Dr. Rodrigo Ferreira Krüger

Porto Nacional/TO

2021

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Tocantins

A553p Andrade, Iury Cesar Pires de.
Padrões de riqueza, abundância e coocorrência de macroinvertebrados em riachos interceptados por cachoeiras no Cerrado tocantinense. / Iury Cesar Pires de Andrade. – Porto Nacional, TO, 2021.

46 f.

Dissertação (Mestrado Acadêmico) - Universidade Federal do Tocantins
– Câmpus Universitário de Porto Nacional - Curso de Pós-Graduação
(Mestrado) em Biodiversidade, Ecologia e Conservação, 2021.

Orientador: Tiago Kutter Krolow

Coorientador: Rodrigo Ferreira Krüger

1. Segregação. 2. Distúrbio. 3. EPT. 4. Tocantins. I. Título

CDD 577

TODOS OS DIREITOS RESERVADOS – A reprodução total ou parcial, de qualquer forma ou por qualquer meio deste documento é autorizado desde que citada a fonte. A violação dos direitos do autor (Lei nº 9.610/98) é crime estabelecido pelo artigo 184 do Código Penal.

Elaborado pelo sistema de geração automática de ficha catalográfica da UFT com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

FOLHA DE APROVAÇÃO

Iury Cesar Pires de Andrade

Padrões de riqueza, abundância e co-ocorrência de macroinvertebrados em riachos interceptados por cachoeiras no Cerrado tocantinense.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, Ecologia e Conservação. Foi avaliada para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade, Ecologia e Conservação e aprovada em sua forma final pelo Orientador e pela Banca Examinadora.

Data de aprovação: 27/08/2021

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Tiago Kütter Krolow (Orientador), UFT

Prof. Dr. Maurício Osvaldo Moura, UFPR

Prof. Dr. Fernando Mayer Pelicice, UFT

Porto Nacional - TO, 2021

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer inicialmente a toda minha família pelo suporte e apoio no decorrer destes dois anos de pós-graduação, e salientar que a base que me forneceram foi de suma importância para alcançar este novo passo acadêmico e profissional. Amo muito vocês, meu pai Rubens, minha mãe Lúcia e minha irmã Yasmin. Também gostaria de agradecer a todos amigos e colegas que compartilharam suas experiências e facilitaram o desenvolvimento desta dissertação, sendo eles: Breno, Lucas, Geovana, Sharles, Taluane, João Paulo, Rayna e Luara. Também gostaria de agradecer minha singela e carinhosa namorada Pietra, que me auxiliou de diferentes maneiras, seja através de seu carinho e amor, ou até mesmo por um apoio estrutural quando este trabalho estava sendo desenvolvido. Obrigado por tudo. Agradeço a meu orientador Tiago Krolow que sempre me apoiou, direcionou e corrigiu todas as escolhas e ações ao longo de toda minha passagem pelo Laboratório de Entomologia. Com certeza este tempo será memorizado na minha existência com um crescimento pessoal extremamente positivo. Sou grato também a meu coorientador Rodrigo Kruger por toda ajuda, direcionamento, explicações e dedicação da qual resultou na elaboração desta dissertação. Agradeço também a Universidade Federal do Tocantins e ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade, Ecologia e Conservação (PPGBec) por todo suporte e apoio ao longo dessa jornada. Por fim, agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro que foi de fundamental importância para o desenvolvimento da dissertação e suporte estrutural para minha permanência no PPGBec.

RESUMO

Diferentes fatores são invocados para explicar como as espécies estão distribuídas no gradiente ambiental, principalmente no que tange a padrões estruturadores de coocorrência. A fauna imatura de Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera (EPT) é comumente encontrada em riachos interceptados por cachoeiras. Estas podem gerar padrões de coocorrência através de distúrbios. O objetivo aqui é verificar se a distância da cachoeira influencia no surgimento de padrões de coocorrência dos imaturos de EPT em riachos do Cerrado tocantinense. Acreditamos que padrões de coocorrência sejam mais evidentes a montante das cachoeiras com gêneros mais abundantes na seca. O trabalho foi realizado em quatro cachoeiras em Taquaruçu, Palmas-TO. Foram amostrados cinco pontos acima e abaixo das cachoeiras no período de seca e de chuva. Fizemos uma análise de coocorrência dos gêneros para demonstrar possíveis padrões de segregação e análises de GLM para verificar se a cachoeira influenciava a riqueza e abundância de EPT. Coletamos 2.532 espécimes de 33 gêneros, 12 famílias e cinco guildas tróficas. Apenas algumas associações negativas foram significativas na coocorrência (seca), onde nenhuma ocorreu a montante das cachoeiras, tão pouco com gêneros mais abundantes. A GLM mostrou que a diversidade de EPT pode ser influenciada pela estação seca, posição montante e a distância das cachoeiras. Portanto, a cachoeira não é um fator estruturador que influencie o surgimento de padrões de coocorrência. A comunidade EPT parece ser estruturada aleatoriamente, devido a padrões de riqueza e abundância em função da distância e da posição da cachoeira e a capacidade de dispersão do grupo.

Palavras-chaves: Segregação; Distúrbio; EPT; Estrutura; Tocantins.

ABSTRACT

Different factors are invoked to explain how species are distributed in the environmental gradient, especially with regard to structuring patterns of co-occurrence. The immature fauna of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera (EPT) are commonly found in streams intercepted by waterfalls and these can generate patterns of co-occurrence through disturbances. The objective here is to verify whether the distance from the waterfall influences the appearance of co-occurrence patterns of EPT immatures in streams of the Cerrado region of Tocantins. We believe that patterns of co-occurrence are more evident upstream of waterfalls with more abundant genera in drought. The work was carried out in four waterfalls in Taquaruçu, Palmas-TO. Five points above and below the waterfalls were sampled during the dry and rainy periods. We performed a co-occurrence analysis of the genera to demonstrate possible segregation patterns and GLM analyzes to verify if the waterfall influenced the richness and abundance of EPT. We collected 2,532 specimens from 33 genera, 12 families and five trophic guilds. Only a few negative associations were significant in the co-occurrence (drought), where none occurred upstream of the waterfalls, nor with more abundant genera. GLM showed that EPT diversity can be influenced by the dry season, upstream position and distance from the waterfalls. Therefore, the waterfall is not a structuring factor that influences the emergence of patterns of co-occurrence. The EPT community appears to be randomly structured, due to patterns of richness and abundance as a function of the distance and position of the waterfall and the dispersal capacity of the group.

Keywords: Segregation; Disturbance; EPT; Structure; Tocantins.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 - **(a)** Mapa do Brasil com destaque para o estado do Tocantins. **(b)** Hidrografia do Tocantins, destacando a bacia do ribeirão Taquaruçu (asterisco). **(c)** Locais de amostragem nas sub-bacias Taquaruçu grande e Taquaruçuzinho..... 16
- Figura 2 - Matriz de associações de gêneros positivas, negativas e aleatórias determinadas pelo modelo de coocorrência probabilística para os EPTs de Taquaruçu. Os nomes dos gêneros são posicionados para indicar as colunas e linhas que representam suas relações de pares com outros gêneros. Todas associações significativas (*) ocorreram na seca e no trecho da cachoeira Encantada. **(a)** Pares de gêneros encontrados. **(b)** Pares de gêneros satélites. **(c)** Pares de guildas gerais. **(d)** Par de predadores. Legenda: S = riqueza dos gêneros, N = número de associações, e Sig. = número de associações significativas..... 22
- Figura 3 - Matriz de associações de gêneros positivas, negativas e aleatórias determinadas pelo modelo de coocorrência probabilística para os EPTs de Taquaruçu. Os nomes dos gêneros são posicionados para indicar as colunas e linhas que representam suas relações de pares com outros gêneros. Todas associações significativas (*) ocorreram na seca. **(a)** Pares de guildas geral, exceto predadores encontrados no trecho Encantada. **(b)** Pares de gêneros encontrados no trecho Evilson. **(c)** Pares de gêneros satélites encontrados no trecho Evilson. **(d)** Pares de gêneros encontrados no trecho Lajeiro. Legenda: S = riqueza dos gêneros, N = número de associações, e Sig. = número de associações significativas. 22
- Figura 4 - Resultado das análises de GLM mostrando diferentes variáveis que influenciaram significativamente (P* anova) a riqueza e abundância dos EPTs de acordo com o modelo mais simples. **(a)** Relação entre a riqueza geral e a distância das cachoeiras nas estações chuva e seca com linhas de tendências para jusante e montante. **(b)** Relação entre a abundância geral e a frequência dos gêneros na seca e na chuva. **(c)** Relação entre a riqueza dos gêneros centrais e a distância das cachoeiras nas estações chuva e seca com linhas de tendências para jusante e montante. **(d)** Relação entre a abundância dos gêneros centrais e a frequência dos gêneros na seca e na chuva. 27
- Figura 5 - Resultado das análises de GLM mostrando diferentes variáveis que influenciaram significativamente (P* anova) a riqueza e abundância das guildas dos EPTs de acordo com o modelo mais simples. **(a)** Relação entre a riqueza dos predadores e a frequência dos organismos nas estações de chuva e seca. **(b)** Relação entre a riqueza das guildas AFFR e a distância das cachoeiras nas estações chuva e seca com linhas de tendências para jusante e montante. **(c)** Relação entre a abundância dos gêneros predadores e a posições montante e jusante das cachoeiras na seca e na chuva. **(d)** Relação entre a abundância dos gêneros AFFR e a frequência dos organismos na seca e na chuva..... 29
- Figura 6 - Resultado das análises de GLM mostrando diferentes variáveis que influenciaram significativamente (P* anova) a riqueza e abundância das guildas centrais dos EPTs de acordo com o modelo mais simples. **(a)** Relação entre a riqueza das guildas AFFR centrais e a frequência dos organismos nas estações de chuva e seca. Relação entre a abundância das guildas AFFR centrais **(b)** e a abundância dos predadores centrais **(c)** com a frequência dos organismos na seca e na chuva. 29

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Famílias, gêneros e guildas (Guil) de Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera registrados nos quatro riachos amostrados em trechos localizados a jusante (Jus) e a montante (Mon) das cachoeiras e nas estações de chuva (Ch) e de seca (Se)..	20
Tabela 2 - Número de associações total e significativas (negativas) entre os pares de gêneros encontrados na estação seca em quatro trechos de riachos amostrados no município de Taquaruçu, Palmas-TO.	21
Tabela 3 - Resultado obtido das análises de GLM demonstrando quais variáveis influenciaram significativamente a riqueza e abundância geral e dos gêneros centrais de EPT de acordo com a anova ($p \leq 0,05$).....	24
Tabela 4 - Resultado obtido das análises de GLM demonstrando quais variáveis influenciaram significativamente a riqueza e abundância das guildas dos predadores e dos AFFR de EPT de acordo com a anova ($p \leq 0,05$).	25
Tabela 5 - Resultado obtido das análises de GLM demonstrando quais variáveis influenciaram significativamente a riqueza e abundância das guildas centrais dos predadores e dos AFFR de EPT de acordo com a anova ($p \leq 0,05$).....	26

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	11
2	MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
2.1	Área de estudo.....	15
2.2	Amostragem.....	16
2.3	Guildas tróficas.....	17
2.4	Análise de dados.....	17
3	RESULTADOS.....	20
4	DISCUSSÃO.....	31
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	36
	REFERÊNCIAS.....	37

1 INTRODUÇÃO

A ecologia de comunidade é uma área da ciência que está preocupada em explicar os padrões relacionados a distribuição e abundância das espécies (Leibold et al. 2004). Quando estes padrões são observados em diferentes comunidades locais isoladas, onde as espécies podem, ocasionalmente, interagir no espaço e no tempo umas com as outras através de dispersão, dizemos que se trata de metacomunidades (Wilson 1992, Leibold et al. 2004). Compreender a estrutura das metacomunidades é uma maneira de tentar descrever as relações entre as distribuições das espécies em um gradiente ambiental (Leibold e Mikkelsen 2002, Presley et al. 2010). Os principais padrões encontrados nas metacomunidades são Glesonianos (Gleason 1926), Clementsianos (Clements 1936), *checkerboard* (Diamond 1975), espaçadas uniformemente (Tilman 1982), aninhados (Wright et al. 1997) e aleatórias (Leibold e Mikkelsen 2002).

Os pressupostos propostos por Diamond (1975) abriram uma série de debates em relação a estruturação das metacomunidades, principalmente no que diz respeito a padrões segregados na distribuição de espécies. Para Diamond (1975), a interação das espécies, principalmente a competição, é responsável pelos padrões observados de coocorrência. Isto significa que a competição pode ser um mecanismo estruturador da comunidade quando as co-corrências observadas em um conjunto de dados for menor que o esperado aleatoriamente (Diamond 1975, Gilpin e Diamond 1982, Gotelli e McCabe 2002, Sanders et al. 2007). No entanto, outros fatores são mencionados como possíveis causas no surgimento de padrões de segregação ou agregação (coocorrência negativa e positiva, respectivamente) de espécies entre locais, tais como fatores abióticos (ex. preferência por habitat) e históricos (ex. adaptações) (Gilpin e Diamond 1982, Bell 2001, Gotelli e McCabe 2002, Ulrich 2004).

Desde o surgimento das “regras de montagem” (Diamond 1975) até o presente momento, diferentes abordagens foram empregadas com o intuito de revelar quais mecanismos influenciam os padrões de montagem da comunidade local. Para isso, desenhos amostrais e testes estatísticos apropriados se revelaram fundamentais no entendimento destes padrões, principalmente no que diz respeito aos modelos nulos (Connor e Simberloff 1979, Colwell e Winkler 1984, Stone e Roberts 1990, Gotelli e Graves 1996, Veech 2012). As análises de modelos nulos que envolvem coocorrência de espécies são construídas a partir das pseudocomunidades (sensu Pianka 1994) e têm como objeto demonstrar se padrões observados são resultado de processos determinísticos ou estocásticos, ou simplesmente demonstrar padrões que sugiram a presença de interações interespecífica em comunidades naturais, tais como a competição (Colwell e Winkler 1984, Gotelli e Graves 1996).

Outra grande questão frequentemente levantada na ecologia de comunidades permeia sobre quais fatores determinam a distribuição da abundância das espécies. Existe uma concordância referente ao padrão histórico de distribuição de abundância, nos quais as comunidades são compostas por poucas espécies comuns e muitas espécies raras (Fisher et al. 1943, Preston 1948, 1962, McGill et al. 2007). Nessa perspectiva, diferentes modelos também foram desenvolvidos na intenção de demonstrar qual se encaixa melhor neste tipo de distribuição (Tokeshi 1993). Os modelos estatisticamente orientados, como os clássicos série logarítmica (Fisher et al. 1943) e o modelo lognormal (Preston 1948), são considerados como referência neste tipo de encaixe. Outra base teórica que tenta explicar a distribuição de abundância é a partição de nicho (Sugihara 1980, Tokeshi 1993).

Portanto, a compreensão dos fatores que determinam a distribuição das espécies e suas abundâncias são cruciais nas pesquisas ecológicas, já que descrevem a coocorrência e a manutenção da diversidade biológica (Hubbell 2001, Chase and Leibold 2003). Por exemplo, acredita-se que os fatores abióticos, a dispersão e as interações bióticas sejam, juntas ou separadas, fatores que possam limitar ou facilitar a presença/ausência das espécies, bem como suas correspondentes abundâncias entre diferentes locais em um gradiente ambiental (Blanchet et al. 2020). Nesse sentido, alguns trabalhos vêm sendo realizados com diferentes grupos taxonômicos com o intuito de verificar a distribuição das espécies de acordo com suas coocorrências e suas abundâncias em diferentes tipos de ambientes naturais (ex. Ulrich e Zalewski 2006, Bollens et al. 2012, Boulangeat et al. 2012, Beaudrot et al. 2013, Freilich et al. 2018, Lopes-Siles et al. 2018). Por outro lado, há poucos estudos que relatam a coocorrência e abundância das espécies de macroinvertebrados aquáticos, principalmente no que tange a riachos tropicais (ex. Arrington et al. 2005, Zilli e Marchese 2011, Saito et al. 2016, Medeiros et al. 2020). A assembleia aquática Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera (EPT) é constituída por imaturos comumente encontrados nestes ambientes e considerados um excelente grupo para estudos ecológicos, já que representam a comunidade local, são bioindicadores de qualidade ambiental e desempenham papel importante na cadeia trófica dos ecossistemas aquáticos (Rosenberg e Resh 1993, Dodds 2002).

Os riachos são ambientes que suportam uma alta biodiversidade, principalmente pela sua variação espaço-temporal em aspectos hidrogeomórficos, ou seja, no regime de fluxo, tipo de substrato e morfologia do canal (Altermat et al. 2013). As barreiras presentes nestes ambientes lóticos podem ser um fator que influencia os padrões de diversidade (Humphries et al. 2014, McCluney et al. 2014), fragmentando-os de maneira que altera a dinâmica de dispersão das espécies e podendo influenciar a estrutura da metacomunidade aquática (Brown et al. 2011). As cachoeiras,

que são comuns em riachos de regiões montanhosas, são caracterizadas por uma descontinuidade abrupta, fluxo rápido e relevos íngremes (Clayton e Pearson 2016, Andrade et al. 2020). Apesar de representar apenas uma pequena parte do comprimento de um riacho, suas características físicas e biota especializada as tornam de interesse ecológico e preocupação com a conservação devido a sua biota especializada (Rackemann et al. 2012, Clayton e Pearson 2016, Baker et al. 2017, Andrade et al. 2020). Assim, as cachoeiras podem influenciar a dinâmica das espécies tanto no sentido de uma barreira (Torrente-Vilara et al. 2011, Hrbek et al. 2018), quanto pelo distúrbio gerado (Reice et al 1990, Baker et al 2017).

Apesar das cachoeiras não representam uma barreira geográfica que influencia na estrutura da diversidade de imaturos de EPT (Andrade et al.2020), a tendência é que quanto mais próximo de uma cachoeira, os eventos de distúrbios e recolonizações tenham potencial para ocorrer com mais frequência, podendo gerar padrões de coocorrência de espécies menores do que o esperado pelo acaso (Sanders et al. 2007). Uma série de distúrbios gerados pela cachoeira podem aumentar a probabilidade de competição interespecífica com espécies e gêneros mais dominantes, como por exemplo em imaturos de EPT, já que estas perturbações tendem a aumentar a desestabilidade das assembleias presentes (Fesl 2002).

Logo, a distância da cachoeira a montante e a jusante pode alterar as interações entre gêneros de EPT resultando em padrões de coocorrência evidentes. Neste caso, é interessante verificar se estes possíveis padrões emergem tanto nas matrizes de gêneros centrais (mais comuns) e satélites (raras) e como isso se dá em diferentes estações sazonais, como seca e chuva. Portanto, o objetivo desta dissertação é verificar se a distância da cachoeira a montante e a jusante influencia no surgimento de padrões segregados de coocorrência e de riqueza e abundância dos imaturos de EPT em quatro riachos da bacia do rio Taquaruçu, Tocantins, Brasil (Domínio Cerrado). Nesse sentido, levantamos a hipótese de que a distância da cachoeira no ambiente jusante não apresentará padrões evidentes de competição devido a disponibilidade de recursos. Por outro lado, no ambiente montante, onde os recursos estão sendo levados pela vazão d'água para o habitat jusante, os gêneros com maior proximidade da cachoeira possivelmente estarão sob um determinado nível de perturbação e indisponibilidade alimentar, o que geraria, assim, padrões antagônicos de distribuição, onde podemos inferir a competição ou mesmo a predação como mecanismo causador deste padrão. Acreditamos que os padrões de segregação ocorram com os gêneros mais frequentes, já que melhor contribuem para partição de recursos, utilizando com mais eficiência o ambiente para alimentação e reprodução (Gotelli e Graves 1996, Unamã et al 2017, Brasil et al. 2020). Como a sazonalidade é um fator que limita a densidade dos indivíduos de EPT em riachos neotropicais (Diniz-Filho et al. 1998,

Bispo et al. 2001, Bispo et al. 2006), esperamos também que, caso haja padrões evidentes de coocorrência negativa, estes ocorram na estação seca onde haverá maior abundância dos organismos e estabilidade do canal hídrico.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

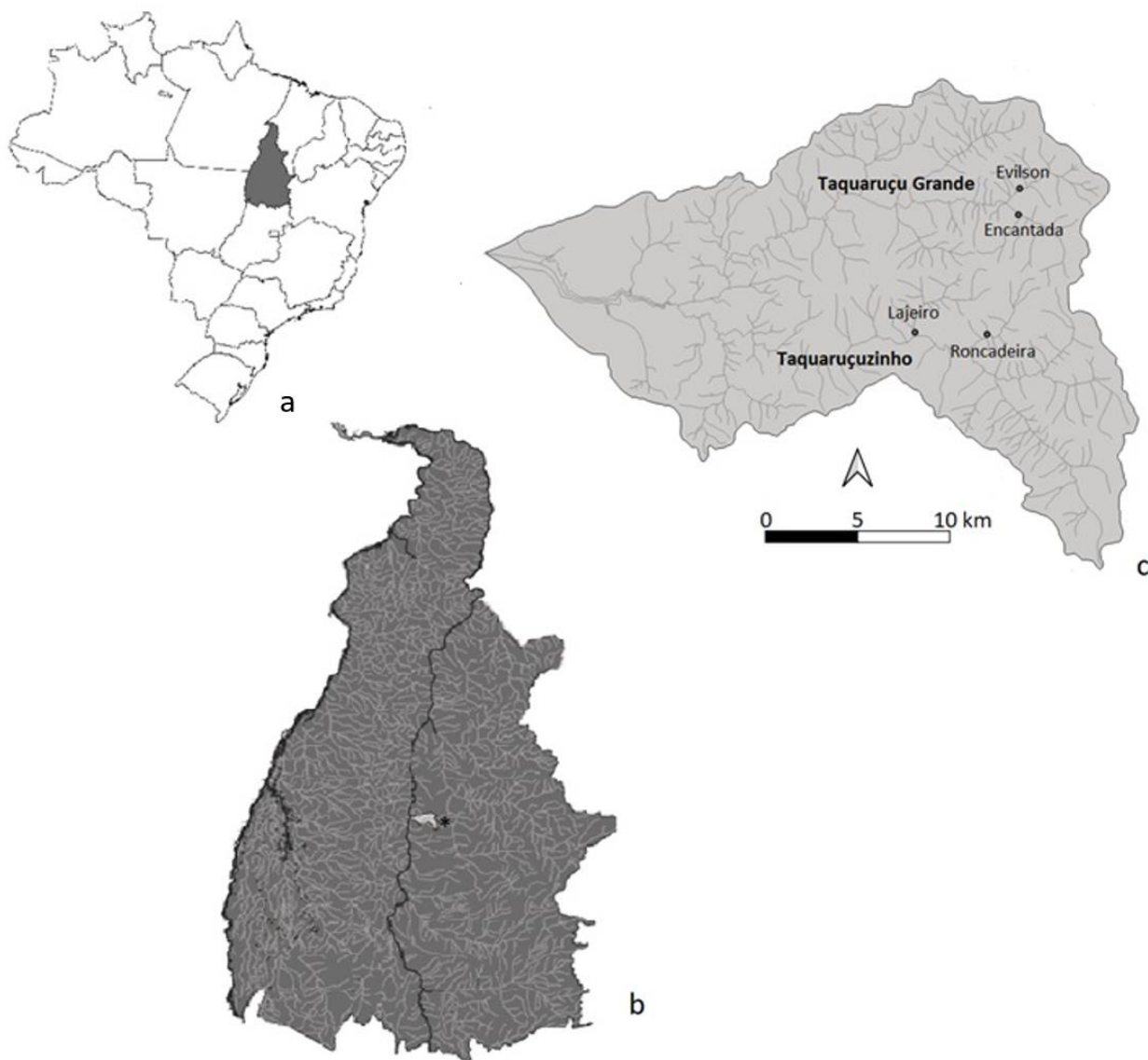
2.1 Área de estudo

O presente estudo foi realizado no estado do Tocantins, que está localizado na região tropical, norte do Brasil, entre 44° e 52°O e 4°S. Sua área é de aproximadamente 277.620 km² (Atlas do Tocantins 2017) com 139 municípios. O Domínio Cerrado abrange originalmente oitenta e sete por cento do território, sendo o restante coberto pela floresta amazônica (Tocantins 2010). O clima é tropical semiúmido, com períodos de chuvas sazonalmente bem definidos. Predominantemente, a estação de chuva ocorre entre outubro e abril, enquanto o período seco entre os meses de maio e setembro (Marcuzzo e Goularte 2013).

A coleta de dados foi conduzida no distrito de Taquaruçu, Palmas, a capital do estado. Parte do distrito está localizada dentro da Área de Proteção Ambiental Serra do Lajeado, uma região caracterizada por variar sua fisiografia e vegetação. A região é montanhosa, com vales, planícies e penhascos com elevação variando de 34 a 960 m (Seplan 2003). Diferentes tipos de vegetação são encontrados na região, tais como diferentes fitofisionomias do Cerrado, e floresta ripária. A área de estudo é drenada pela bacia do Rio Taquaruçu (Fig 1), formado por duas sub-bacias: Taquaruçu Grande e Taquaruçuzinho, que se juntam no trecho inferior e deságuam no rio Tocantins, atualmente represado pela hidrelétrica Luís Eduardo Magalhães. A bacia do rio Taquaruçu está relativamente bem preservada, onde os riachos são de fluxo livre e a vegetação nativa cobre a maior parte do terreno.

A amostragem ocorreu em quatro riachos localizados em ambas as sub-bacias. Cada riacho amostrado foi uma seção de 200 m de comprimento com uma grande cachoeira no meio. Os quatro riachos foram Lajeiro (10°18'10,69"S 48°10'28,47"W) e Roncadeira (10°18'13,1"S 48°08'19,9"W) na sub-bacia Taquaruçuzinho, e Evilson (10°13'54,96"S 48°07'23,84"W) e riachos Encantada (10°14'41,48"S 48°07'25,92"W) na sub-bacia Taquaruçu Grande (Figura 1). A cachoeira do Lajeiro tem aproximadamente cinco metros de altura, e o curso do riacho é marcado por variações de declividade, com presença de poças e corredeiras; o riacho é cercado por vegetação de Cerrado. As cachoeiras Encantada, Evilson e Roncadeira possuem aproximadamente 10, 20 e 70 m de altura, respectivamente, e a vegetação ripária circunda o curso de cada riacho; eles têm declives suaves, fluxo lento e matéria orgânica (depósitos de folhas e troncos).

Figura 1 - (a) Mapa do Brasil com destaque para o estado do Tocantins. (b) Hidrografia do Tocantins, destacando a bacia do ribeirão Taquaruçu (asterisco). (c) Locais de amostragem nas sub-bacias Taquaruçu grande e Taquaruçuzinho.



Fonte: Andrade (2021).

2.2 Amostragem

A amostragem foi realizada em setembro de 2017 (final da estação seca) e março de 2018 (final da estação chuvosa). Em cada riacho, foram amostrados dez transectos de 5 m de comprimento ao longo do corredor do rio, sendo cinco transectos a jusante e cinco a montante da cachoeira, regularmente distribuídos em intervalos de 20 m (cobrindo uma extensão de 200 m).

Duas pessoas utilizaram peneiras (tamanho de malha de 0,55 mm) para capturar os imaturos de EPT do substrato, sempre na direção jusante-montante. O esforço amostral consistiu em operar as peneiras por 30 min em cada transecto. Os EPTs foram separados no campo e armazenados em etanol a 80%. Em laboratório, os EPTs foram identificados ao nível de gênero com base em chaves taxonômicas (Pes et al. 2005, Dominguez et al. 2006, Lecci e Froehlich 2007) e consulta a um especialista. Os espécimes estão depositados na Coleção Entomológica da Universidade Federal do Tocantins (CEUFT) e na Coleção Zoológica da Universidade Federal de Roraima (CZUFRR), Brasil. Vale ressaltar que o ideal para este tipo de estudo seria trabalhar com o menor nível taxonômico possível, onde as espécies estão bem consolidadas. Entretanto, muitos destes organismos a identificação ocorre apenas ao nível de gênero, já que as poucas chaves taxonômicas que existem para espécie são úteis somente aos últimos instares dos EPTs aquáticos.

2.3 Guildas tróficas

Com a finalidade de entender as possíveis relações de abundância e coocorrência entre os gêneros coletados no presente estudo, os organismos identificados foram classificados de acordo com seus hábitos alimentares. Esta caracterização trófica auxiliou na interpretação dos padrões de coocorrência de EPT que surgiram no presente estudo, uma vez que os processos antagônicos entre grupos alimentares gerar padrões segregados de coocorrência. Não obstante, cada gênero pode ser considerado uma unidade ecológica dentro de um riacho, levando em consideração que organismos do mesmo gênero frequentemente pertencem a mesma guilda trófica (Cummins et al. 2008). Foram classificados em cinco grupos alimentares com base na literatura disponível para gêneros de EPT coletadas na região Neotropical (Tomanova et al. 2006, Oliveira e Nessimian 2010, Brasil et al. 2014, Ceneviva-Bastos et al. 2017), sendo elas: coletores-apanhadores, coletores-filtradores, fragmentadores, predadores e raspadores.

2.4 Análise de dados

Para conduzir todas as análises de dados que serão demonstradas a seguir e tentar determinar a possível influência das cachoeiras nos padrões de coocorrência da fauna aquática de EPT, foi realizada a decomposição hierárquica das matrizes. Este método auxilia construir, a partir de uma matriz geral, matrizes consecutivas, utilizando os dados de riqueza e abundância dos gêneros e das guildas tróficas de EPT. Foram construídas matrizes unindo todas as cinco guildas e outras separando os predadores das demais para verificar o surgimento de algum padrão oriundo de efeitos de interação. Para cada análise de dados foi elaborada matrizes que subdividiram os organismos por

cachoeira, estação (seca e chuva), posição (jusante e montante) e frequência de ocorrência (centrais e satélites).

Realizamos um *Rank Abundance Distribution* (RAD), que faz o ranqueamento das abundâncias logarítmicas dos gêneros em relação à ordem de classificação dos mesmos. A partir daí foi definido quais gêneros de EPT foram considerados como comuns (centrais) ou raros (satélites), seguindo a proposta de Gaston (1994). Este autor sugere que o ponto de corte dos gêneros tidos como raros dos restantes pode ser feito no primeiro quartil de acordo com a proporção de gêneros encontrados no RAD, por exemplo. Para executar o RAD utilizamos o pacote “*vegan*” versão 2.5-7 (Oksanen et al. 2020).

Para verificar se a posição (montante e jusante) em relação a cachoeira influencia no surgimento de padrões de coocorrência dos imaturos de EPT em quatro riachos da bacia do rio Taquaruçu, utilizamos o modelo probabilístico de coocorrência proposto por Veech (2012). Este modelo determina padrões de pares estatisticamente significativos de coocorrência dos gêneros a partir de uma matriz de presença/ausência ou abundância, uma vez que no presente estudo foram utilizadas ambas. É testado a probabilidade de que dois gêneros co-ocorrerem em uma frequência menor que (ou maior que) a frequência observada se os dois gêneros fossem distribuídos independentemente um do outro em um conjunto de locais. Assim, este modelo classifica as associações dos gêneros como negativas (menor que o esperado pelo acaso), positivas (maior que o esperado pelo acaso) ou aleatórias, utilizando o pacote “*cooccur*” (Griffith et al. 2016). Além disso, os resultados desta análise podem ser interpretados e relatados de acordo com um valor de probabilidade (*p*-valor), da qual sugere que um par de gêneros em um conjunto de dados pode ser negativa ou positivamente associados a 0,05 de significância. É imprescindível salientar que análises de modelos nulos que envolvem coocorrência são historicamente realizadas com organismos que apresentam resolução taxonômica consolidada em nível de espécie. No entanto, em alguns táxons existe a dificuldade de identificação em nível de espécie, seja por se tratar de organismos que não atingiram a fase adulta (imaturos) ou simplesmente por possuírem tamanho diminuto, tais como alguns microrganismos, por exemplo. Trabalhos de coocorrência utilizando gênero são raros e se limitam a poucos táxons, tais como nematódeos (Ferreira et al. 2018), macrofauna bentônica marinha (Tsikopoulou et al. 2019), microbiota parasita (Adair et al. 2018, He et al. 2018, Ramírez-Carrillo et al. 2020) e alguns poucos que incluem insetos aquáticos (ex. Florencio et al. 2013, Heino 2013, McCreadie e Bedwel 2013). Conduzir este tipo de análise em nível de gênero é viável porque como mencionado por McCreadie e Bedwel (2013), existem estudos que demonstram padrões evidentes de estruturação de comunidades utilizando gêneros (ex. Brown e Swan 2010) e, além

disso, há uma correlação forte entre padrões de composição entre a identificação em dois níveis, gêneros e espécies (ex. Marshall et al. 2006). Utilizar guildas tróficas (inter-guilda) na análise de coocorrência, como já mencionado, também auxilia no entendimento das relações entre os grupos de EPT, visto que cada gênero representa uma unidade ecológica funcional.

Por fim, com a finalidade de constatar se a distribuição da abundância e da riqueza dos gêneros e das guildas de EPT sofrem influência/alteração ao longo do gradiente interceptado pelas cachoeiras, fizemos um *Generalized Linear Model* = Modelo Linear Generalizado (GLM), considerando como variáveis explanatórias a distância da cachoeira, a posição (jusante e montante) e as estações de seca e chuva. Foi utilizado a função “glm” na linguagem estatística R (R Centrais Team 2020), seguido de análise de resíduos para verificar a adequação da distribuição dos erros e ajustar o modelo, como demonstrado por Rosado et al. (2013). Posteriormente, todas as variáveis e suas interações que não apresentaram significância ($p < 0,05$) foram excluídas do modelo completo (Crawley 2007). Além disso, foi feita uma análise de variância (ANOVA) para cada termo eliminado com teste Qui quadrado (Chi), recalculando o desvio explicado pelos demais termos. Todas as análises foram executadas na linguagem estatística R (R Centrais Team 2020).

3 RESULTADOS

Um total de 2.532 espécimes de EPT foram coletados no presente estudo, distribuídos em 33 gêneros, 12 famílias e cinco guildas tróficas (Tabela 1). As posições (jusante e montante) em relação aos trechos amostrados nas cachoeiras apresentaram pouca diferença na riqueza e na abundância de gêneros amostrados. Entretanto, a posição montante teve maior abundância (N = 1408) e riqueza (S = 21) do que a estação seca (N = 1.124; S = 19). Por outro lado, levando em consideração a estação do ano (seca e chuva), houve uma disparidade em relação a diversidade encontrada nos quatro riachos amostrados. O número de organismos encontrados na estação seca foi maior do que a estação chuvosa, onde a primeira apresentou um total de 1.856 indivíduos contra 676 da segunda. Ademais, a riqueza também foi maior na seca, com 30 gêneros encontrados nesta estação, enquanto na chuva foram coletados 21 (Tabela 1).

Tabela 1 - Famílias, gêneros e guildas (Guil) de Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera registrados nos quatro riachos amostrados em trechos localizados a jusante (Jus) e a montante (Mon) das cachoeiras e nas estações de chuva (Ch) e de seca (Se).

Ordens	Famílias	Gêneros	Jus	Mon	Ch	Se	Guil
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Americabaetis</i> Kluge, 1992	0	2	0	2	Col-Ap
		<i>Callibaetis</i> Eaton, 1881	0	1	0	1	Rasp
		<i>Cloeodes</i> Traver, 1938	8	9	2	15	Rasp
		<i>Spiritiops</i> Lugo-Ortiz e McCafferty, 1998	0	1	1	0	Col-Ap
		<i>Zelusia</i> Lugo-Ortiz e McCafferty, 1998	2	4	0	6	Col-Ap
	Leptohephalidae	<i>Amanahyphes</i> Salles e Molineri, 2006	1	2	0	3	Col-Ap
		<i>Trichorythodes</i> Ulmer, 1920	1	2	0	3	Col-Ap
	Euthyplociidae	<i>Campylocia</i> Needham e Murphy, 1924	224	157	106	275	Col-Ap
	Leptophlebiidae	<i>Askola</i> Peters, 1969	0	1	1	0	Rasp
		<i>Farrodes</i> Peters, 1971	2	0	0	2	Rasp
		<i>Fittkaulus</i> Savage e Peters, 1978	3	0	0	3	Frag
		<i>Hagenulopsis</i> Ulmer, 1920	2	6	5	3	Rasp
		<i>Miroculis</i> Edmunds, 1963	163	103	32	234	Rasp
		<i>Paramaka</i> Savage e Domínguez, 1992	0	5	4	1	Col-Fit
		<i>Simothraulopsis</i> Demoulin, 1966	2	4	3	3	Rasp
		<i>Terpides</i> Demoulin, 1966	1	0	0	1	Frag
		<i>Tikuna</i> Savage, Flowers e Porras, 2005	0	1	1	0	Rasp
		<i>Ulmeritoides</i> Traver, 1959	155	130	209	76	Frag
	Polymitarcyidae	<i>Campsurus</i> Eaton, 1868	1	3	2	2	Col-Fit
Trichoptera	Calamoceratidae	<i>Phylloicus</i> Müller, 1880	75	53	46	82	Frag
	Hydropsychidae	<i>Leptonema</i> Guérin, 1843	53	74	49	78	Col-Fit
		<i>Macronema</i> Pictet, 1836	25	32	8	49	Col-Ap
	Leptoceridae	<i>Nectopsyche</i> Müller, 1879	10	286	0	296	Col-Ap
		<i>Oecetis</i> McLachlan, 1877	3	5	1	7	Pred
		<i>Triplectides</i> Sattler, 1963	32	13	21	24	Frag
	Odontoceridae	<i>Marilia</i> Müller, 1880	60	27	21	66	Frag

	Philopotamidae	<i>Chimarra</i> Stephens, 1829	32	21	0	53	Col-Fit
	Polycentropodidae	<i>Nyctiophylax</i> Brauer 1865	2	2	0	4	Pred
		<i>Polycentropus</i> Curtis, 1835	6	2	1	7	Col-Ap
		<i>Polyplectropus</i> Ulmer, 1905	0	4	1	3	Col-Ap
Plecoptera	Perlidae	<i>Anacroneuria</i> Klapálek, 1909	123	173	91	205	Pred
		<i>Macrogynoplax</i> Enderlein, 1909	58	177	71	164	Pred
		<i>Kempnyia</i> Klapálek, 1914	80	108	0	188	Pred
Total			1.124	1.408	676	1.856	
N° de gêneros			19	21	21	30	

Abreviações das guildas. Col-Ap = Coletor-apanhador, Col-Fit = Coletor-filtrador, Frag = Fragmentador, Pred = Predador, Rasp = Raspador.
Fonte: Andrade (2021).

Apenas a análise de coocorrência dos gêneros de EPT baseada na abundância dos indivíduos mostrou associações significativas ($p \leq 0,05$) em todo o conjunto de dados analisados (N = 9, Tabela 2). As cachoeiras não tiveram efeito no padrão de associação par a par entre os pares de gêneros associados e suas respectivas guildas quando verificados a jusante e a montante de cada cachoeira (Tabelas 3 a 52, Anexos). Apenas algumas associações negativas foram significativas entre os pares de gêneros analisados e, somente na estação seca (Tabela 2). Um total de nove gêneros participaram destas associações, onde quatro pertencem a ordem Ephemeroptera (*Cloeodes*, *Simothraulopsis*, *Ulmeritoides* e *Zelus*), outros quatro a Trichoptera (*Oecetis*, *Phylloicus*, *Polyplectropus* e *Triplectides*) e somente *Anacroneuria* a Plecoptera (Figs 2 e 3). De maneira geral, considerando a guilda trófica de cada táxon apresentado acima, alguns grupos, como os predadores, interagiram entre si (*Anacroneuria* e *Oecetis*, Fig 2A) e com outros grupos, que, em um caso, podem estabelecer uma relação predador/presa (*Anacroneuria* e *Cloeodes*, Fig 3D). Em outro evento em particular, *Polyplectropus* forma um par de coocorrência negativa com *Triplectides*, ambos pertencentes a ordem Trichoptera e a mesma guilda trófica (Coletores-Apanhadores, Fig 2A). As demais coocorrências de todas as análises foram consideradas aleatórias (N = 598, tabela 2).

Tabela 2 - Número de associações total e significativas (negativas) entre os pares de gêneros encontrados na estação seca em quatro trechos de riachos amostrados no município de Taquaruçu, Palmas-TO.

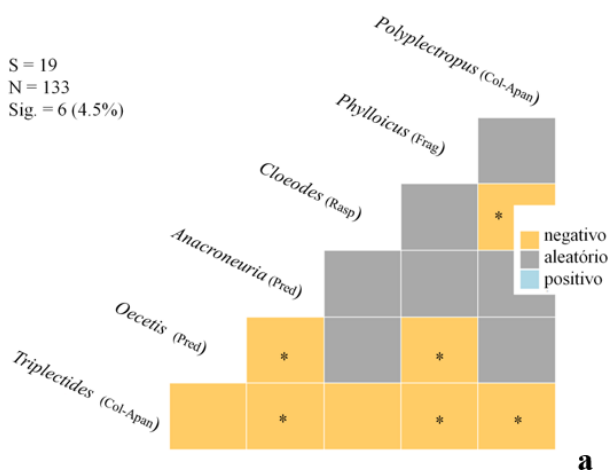
	Encantada	Evilson	Lajeiro	Roncadeira	Totais
N° associações total	184	152	54	217	607
N° associações sig.	6	1	2	-	9

Fonte: Andrade (2021).

Figura 2 - Matriz de associações de gêneros positivas, negativas e aleatórias determinadas pelo modelo de coocorrência probabilística para os EPTs de Taquaruçu. Os nomes dos gêneros são posicionados para indicar as colunas e linhas que representam suas relações de pares com outros gêneros. Todas associações significativas (*) ocorreram na seca e no trecho da cachoeira Encantada. (a) Pares de gêneros encontrados. (b) Pares de gêneros satélites. (c) Pares de guildas gerais. (d) Par de predadores. Legenda: S = riqueza dos gêneros, N = número de associações, e Sig. = número de associações significativas.

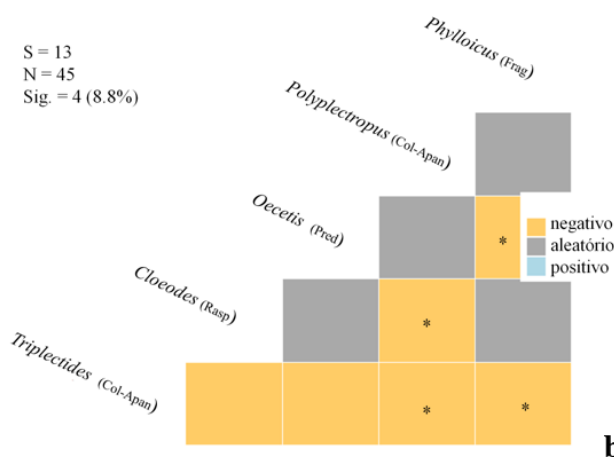
Gêneros da Encantada (seca)

S = 19
N = 133
Sig. = 6 (4.5%)



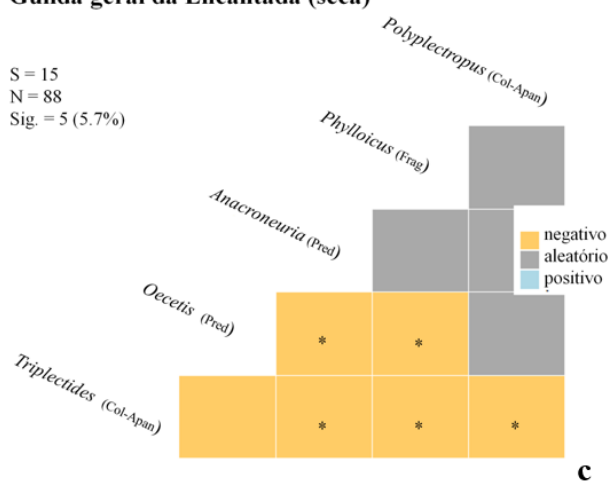
Gêneros satélite da Encantada (seca)

S = 13
N = 45
Sig. = 4 (8.8%)



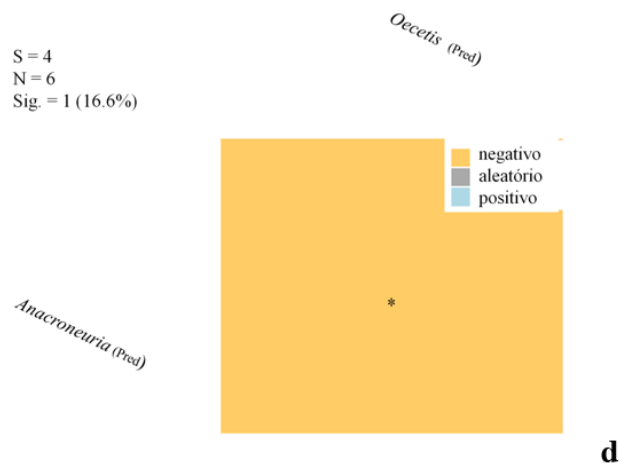
Guilda geral da Encantada (seca)

S = 15
N = 88
Sig. = 5 (5.7%)



Predadores da Encantada (seca)

S = 4
N = 6
Sig. = 1 (16.6%)



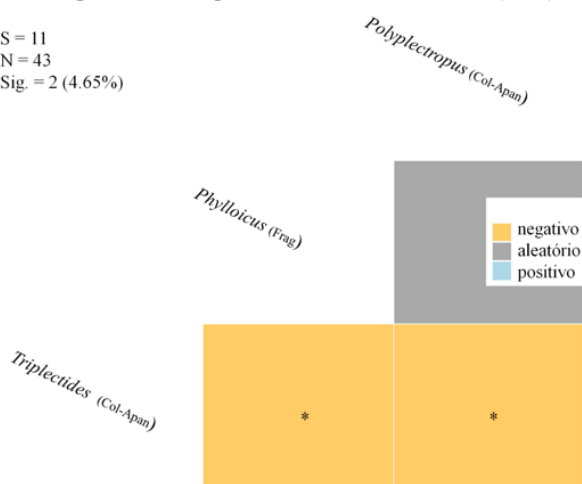
Fonte: Andrade (2021).

Figura 3 - Matriz de associações de gêneros positivas, negativas e aleatórias determinadas pelo modelo de coocorrência probabilística para os EPTs de Taquaruçu. Os nomes dos gêneros são posicionados para indicar as colunas e linhas que representam suas relações de pares com outros

gêneros. Todas associações significativas (*) ocorreram na seca. **(a)** Pares de guildas geral, exceto predadores encontrados no trecho Encantada. **(b)** Pares de gêneros encontrados no trecho Evilson. **(c)** Pares de gêneros satélites encontrados no trecho Evilson. **(d)** Pares de gêneros encontrados no trecho Lajeiro. Legenda: S = riqueza dos gêneros, N = número de associações, e Sig. = número de associações significativas.

Guilda geral, exceto predadores da Encantada (seca)

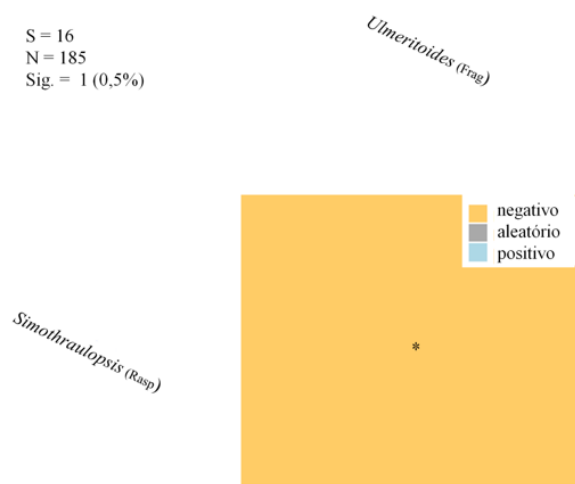
S = 11
N = 43
Sig. = 2 (4,65%)



a

Gêneros do Evilson (seca)

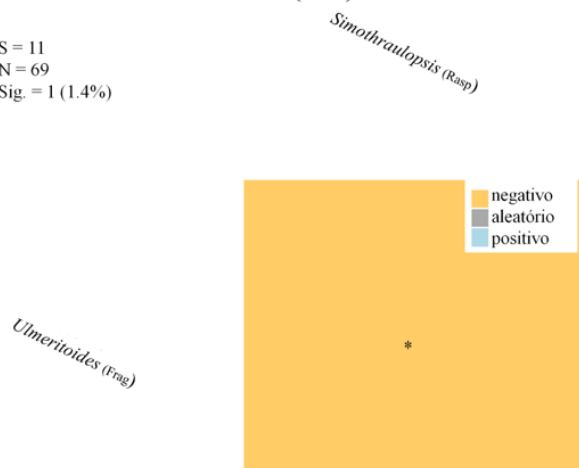
S = 16
N = 185
Sig. = 1 (0,5%)



b

Gêneros satélite do Evilson (seca)

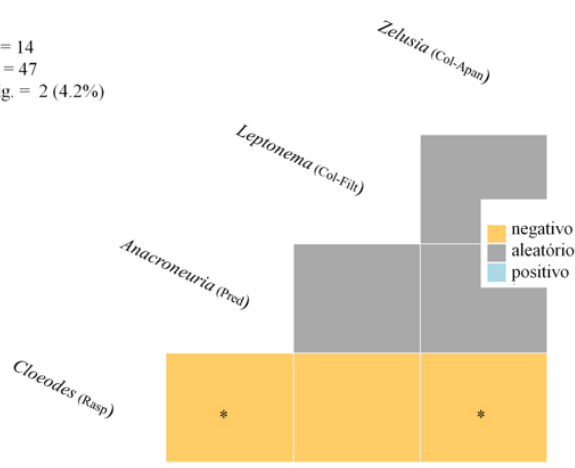
S = 11
N = 69
Sig. = 1 (1,4%)



c

Gêneros do Lajeiro (seca)

S = 14
N = 47
Sig. = 2 (4,2%)



d

Fonte: Andrade (2021).

As análises de GLM com distribuição de Poisson (riquezas) e Quasipoisson (abundâncias) mostraram que diferentes variáveis influenciaram significativamente a riqueza e a abundância dos EPTs de acordo com o modelo mais simples encontrado (Tabelas 3 a 5). A posição a montante, a estação seca e a interação entre a distância e a posição montante influenciaram a variação na riqueza

geral de EPT (Fig 4a). Neste caso, a riqueza parece seguir uma tendência de diminuir à medida que a distância das cachoeiras aumenta. Já a riqueza dos gêneros centrais teve influência da estação seca e a relação entre distância e posição (Fig 4c). Também segue o mesmo padrão da riqueza geral, onde a riqueza tende a aumentar ao se aproximar das cachoeiras na posição montante e de maneira acentuada na estação seca. Por outro lado, a abundância dos gêneros encontrados teve influência significativa apenas da estação seca (Fig 4b) e o mesmo aconteceu com os gêneros considerados mais abundantes (centrais, Fig 4d).

Tabela 3 - Resultado obtido das análises de GLM demonstrando quais variáveis influenciaram significativamente a riqueza e abundância geral e dos gêneros centrais de EPT de acordo com a anova ($p \leq 0,05$).

		Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)	
Riqueza	NULL			79	144.84		
	Distância	1	0.0179	78	144.82	0.89346	
	Posição	1	3.961	77	140.86	0.04657	*
	Estação	1	26.4142	76	114.45	2.76E-07	***
	Distância:Posição	1	6.1403	75	108.31	0.01321	*
	Distância:Estação	1	0.0109	74	108.3	0.91688	
	Posição:Estação	1	0.5072	73	107.79	0.47634	
	Distância:Posição:Estação	1	0.4574	72	107.33	0.49885	
Abundância		Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)	
	NULL			79	2025.5		
	Distância	1	3.43	78	2022.1	0.672	
	Posição	1	32.54	77	1989.6	0.1925	
	Estação	1	567.55	76	1422	5.24E-08	***
	Distância:Posição	1	21.65	75	1400.4	0.2877	
	Distância:Estação	1	0.39	74	1400	0.8871	
	Posição:Estação	1	2.12	73	1397.9	0.7391	
Distância:Posição:Estação	1	5.57	72	1392.3	0.5898		
Riqueza centrais		Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)	
	NULL			79	141.44		
	Distância	1	0.5846	78	140.85	0.4445	
	Posição	1	0.37	77	140.48	0.54302	
	Estação	1	27.6604	76	112.82	1.45E-07	***
	Distância:Posição	1	6.0555	75	106.77	0.01386	*
	Distância:Estação	1	0.8043	74	105.96	0.36982	
	Posição:Estação	1	0.5263	73	105.43	0.46818	
Distância:Posição:Estação	1	0.2248	72	105.21	0.63541		
Abundância centrais		Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)	
	NULL			79	1817.8		
	Distância	1	2.62	78	1815.2	0.7203	

Posição	1	14.78	77	1800.4	0.3952	
Estação	1	445.47	76	1354.9	3.04E-06	***
Distância:Posição	1	10.75	75	1344.2	0.4685	
Distância:Estação	1	0.28	74	1343.9	0.9066	
Posição:Estação	1	2.33	73	1341.6	0.7356	
Distância:Posição:Estação	1	12.88	72	1328.7	0.4273	

Fonte: Andrade (2021).

Tabela 4 - Resultado obtido das análises de GLM demonstrando quais variáveis influenciaram significativamente a riqueza e abundância das guildas dos predadores e dos AFFR de EPT de acordo com a anova ($p \leq 0,05$).

Riqueza predadores		Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
	NULL			79	116.98	
	Distância	1	0.7289	78	116.25	0.3932255
	Posição	1	1.2436	77	115.01	0.2647778
	Estação	1	11.359	76	103.65	0.0007508 ***
	Distância:Posição	1	1.4756	75	102.18	0.2244617
	Distância:Estação	1	0.2363	74	101.94	0.6269256
	Posição:Estação	1	1.4877	73	100.45	0.2225794
	Distância:Posição:Estação	1	0.3683	72	100.08	0.5439319
Abundância predadores		Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
	NULL			79	1290.84	
	Distância	1	7.766	78	1283.07	0.43682
	Posição	1	52.684	77	1230.39	0.04284 *
	Estação	1	243.752	76	986.64	1.32E-05 ***
	Distância:Posição	1	35.781	75	950.86	0.0951 .
	Distância:Estação	1	3.889	74	946.97	0.58212
	Posição:Estação	1	2.68	73	944.29	0.64784
	Distância:Posição:Estação	1	6.461	72	937.83	0.47818
Riqueza AFFR		Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
	NULL			79	80.85	
	Distância	1	0.0957	78	80.754	0.7570435
	Posição	1	2.2533	77	78.501	0.1333292
	Estação	1	12.3496	76	66.151	0.0004411 ***
	Distância:Posição	1	5.4117	75	60.739	0.0200026 *
	Distância:Estação	1	0.0418	74	60.697	0.8379613
	Posição:Estação	1	0.2197	73	60.478	0.6392657
	Distância:Posição:Estação	1	0.5245	72	59.953	0.4689226
Abundância AFFR		Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
	NULL			79	1579.3	
	Distância	1	19.549	78	1559.8	0.341592
	Posição	1	12.714	77	1547	0.443107
	Estação	1	215.788	76	1331.3	0.001579 **
	Distância:Posição	1	0.132	75	1331.1	0.937698
	Distância:Estação	1	1.029	74	1330.1	0.827245
	Posição:Estação	1	14.436	73	1315.7	0.413787

Distância:Posição:Estação 1 0 72 1315.7 0.999329

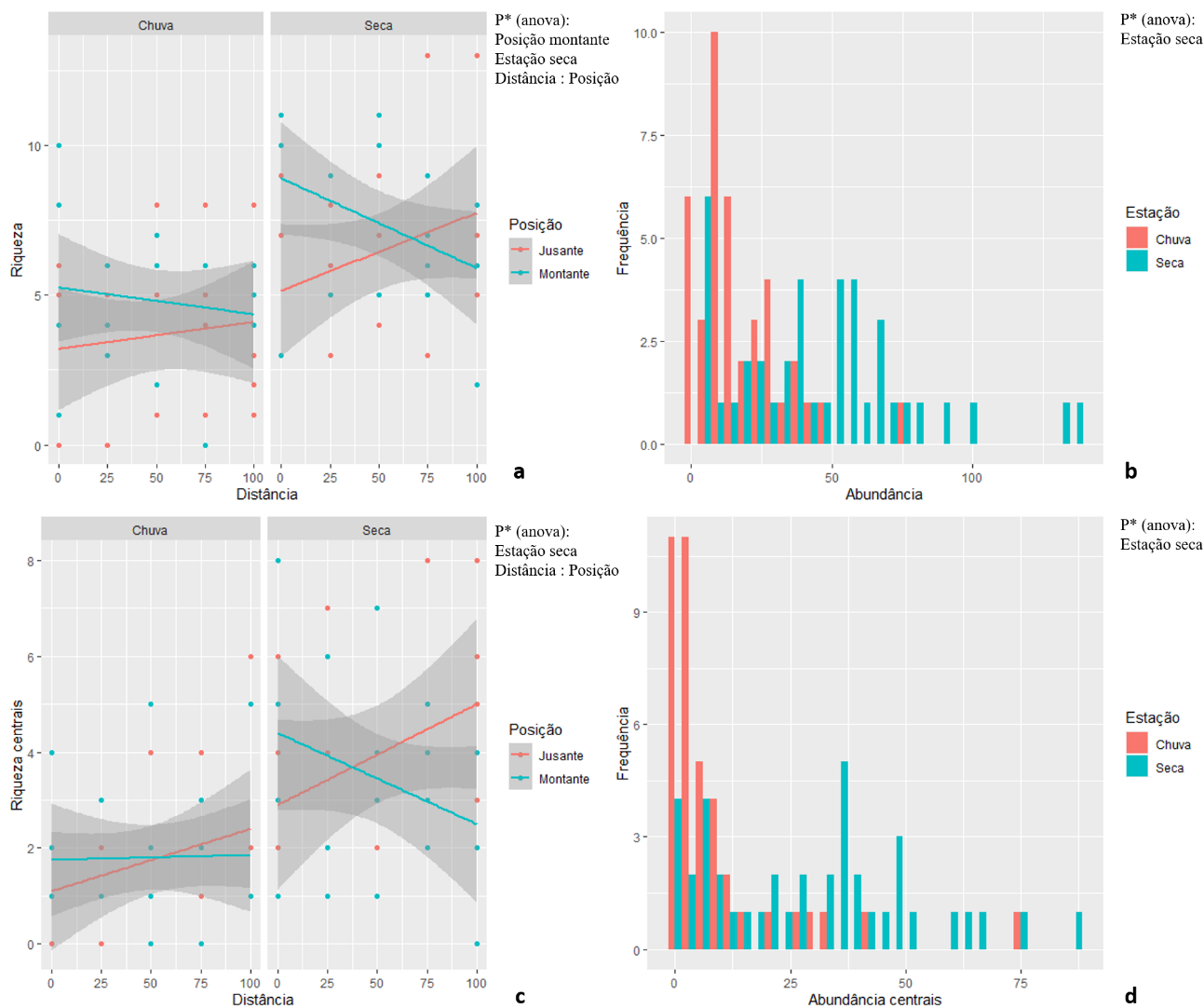
Fonte: Andrade (2021).

Tabela 5 - Resultado obtido das análises de GLM demonstrando quais variáveis influenciaram significativamente a riqueza e abundância das guildas centrais dos predadores e dos AFFR de EPT de acordo com a anova ($p \leq 0,05$).

Riqueza predadores centrais		Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
	NULL			58	52.443	
	Distância	1	0.839	57	51.604	0.35968
	Posição	1	0.9473	56	50.657	0.3304
	Estação	1	3.4962	55	47.16	0.06151
	Distância:Posição	1	0.2749	54	46.885	0.60006
	Distância:Estação	1	0.0869	53	46.799	0.76815
	Posição:Estação	1	0.5398	52	46.259	0.46251
	Distância:Posição:Estação	1	0.0403	51	46.218	0.84093
Abundância predadores centrais		Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
	NULL			78	2579.4	
	Distância	1	378.79	77	2200.6	0.0002728
	Posição	1	21.98	76	2178.7	0.3806019
	Estação	1	85.2	75	2093.5	0.0843073 ***
	Distância:Posição	1	29.8	74	2063.7	0.3072713
	Distância:Estação	1	4.64	73	2059	0.6869559
	Posição:Estação	1	0.07	72	2058.9	0.9593839
	Distância:Posição:Estação	1	4.89	71	2054.1	0.6792136
Riqueza AFFR centrais		Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
	NULL			78	105.864	
	Distância	1	0.1541	77	105.71	0.69463
	Posição	1	0.0062	76	105.704	0.93725
	Estação	1	16.9265	75	88.777	3.89E-05 ***
	Distância:Posição	1	3.4525	74	85.325	0.06316
	Distância:Estação	1	0.0981	73	85.227	0.75417
	Posição:Estação	1	0.0077	72	85.219	0.93013
	Distância:Posição:Estação	1	0.0659	71	85.153	0.79739
Abundância AFFR centrais		Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
	NULL			78	1803.8	
	Distância	1	27.32	77	1776.5	0.3137
	Posição	1	5.425	76	1771.1	0.65345
	Estação	1	158.993	75	1612.1	0.01508 *
	Distância:Posição	1	4.314	74	1607.8	0.6889
	Distância:Estação	1	5.468	73	1602.3	0.65219
	Posição:Estação	1	14.36	72	1588	0.46513
	Distância:Posição:Estação	1	4.866	71	1583.1	0.67071

Fonte: Andrade (2021).

Figura 4 - Resultado das análises de GLM mostrando diferentes variáveis que influenciaram significativamente (P^* anova) a riqueza e abundância dos EPTs de acordo com o modelo mais simples. (a) Relação entre a riqueza geral e a distância das cachoeiras nas estações chuva e seca com linhas de tendências para jusante e montante. (b) Relação entre a abundância geral e a frequência dos gêneros na seca e na chuva. (c) Relação entre a riqueza dos gêneros centrais e a distância das cachoeiras nas estações chuva e seca com linhas de tendências para jusante e montante. (d) Relação entre a abundância dos gêneros centrais e a frequência dos gêneros na seca e na chuva.

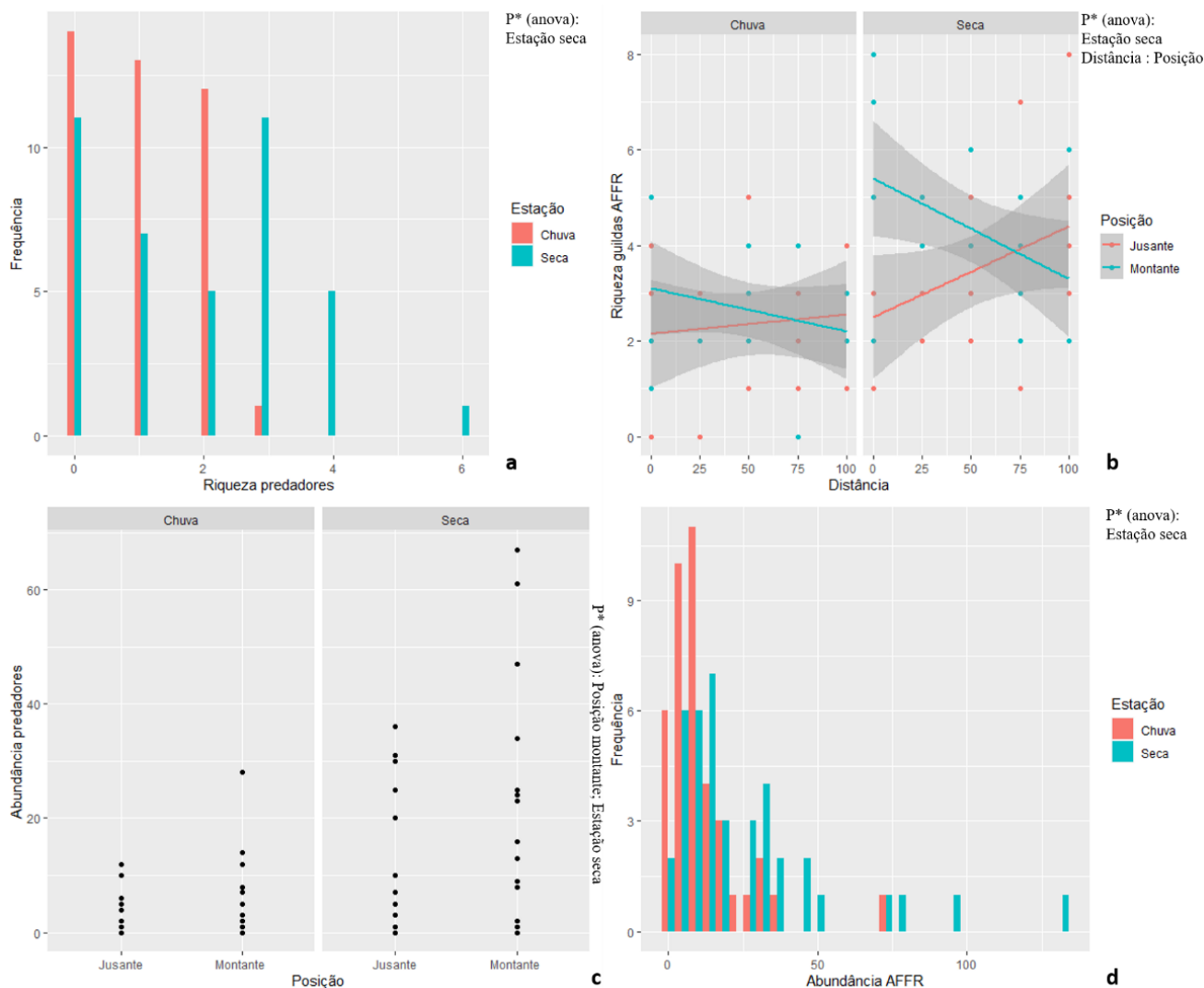


Fonte: Andrade, 2021.

Já em relação as guildas tróficas analisadas no presente estudo, diferentes variáveis também influenciaram de maneira significativa a riqueza e a abundância. A riqueza dos predadores foi influenciada pela estação, sendo maior na seca do que na chuvosa, enquanto a abundância foi maior na posição montante (Fig 5a, c). A riqueza das guildas dos Apanhadores, Filtradores, Fragmentadores e Raspadores (AFFR), que foram analisadas de maneira conjunta, sofreram influência significativa da estação seca e da interação entre a distância e a posição (Fig 5b). Quanto

maior a distância da posição montante em relação a cachoeira, menor a riqueza da assembleia EPT. No entanto, a abundância deste grupo teve apenas a estação seca como variável influente (Fig 5d). No que diz respeito as guildas consideradas centrais, todas analisadas apresentaram apenas a estação seca influenciando tanto a riqueza quanto a abundância (Fig 6a-d).

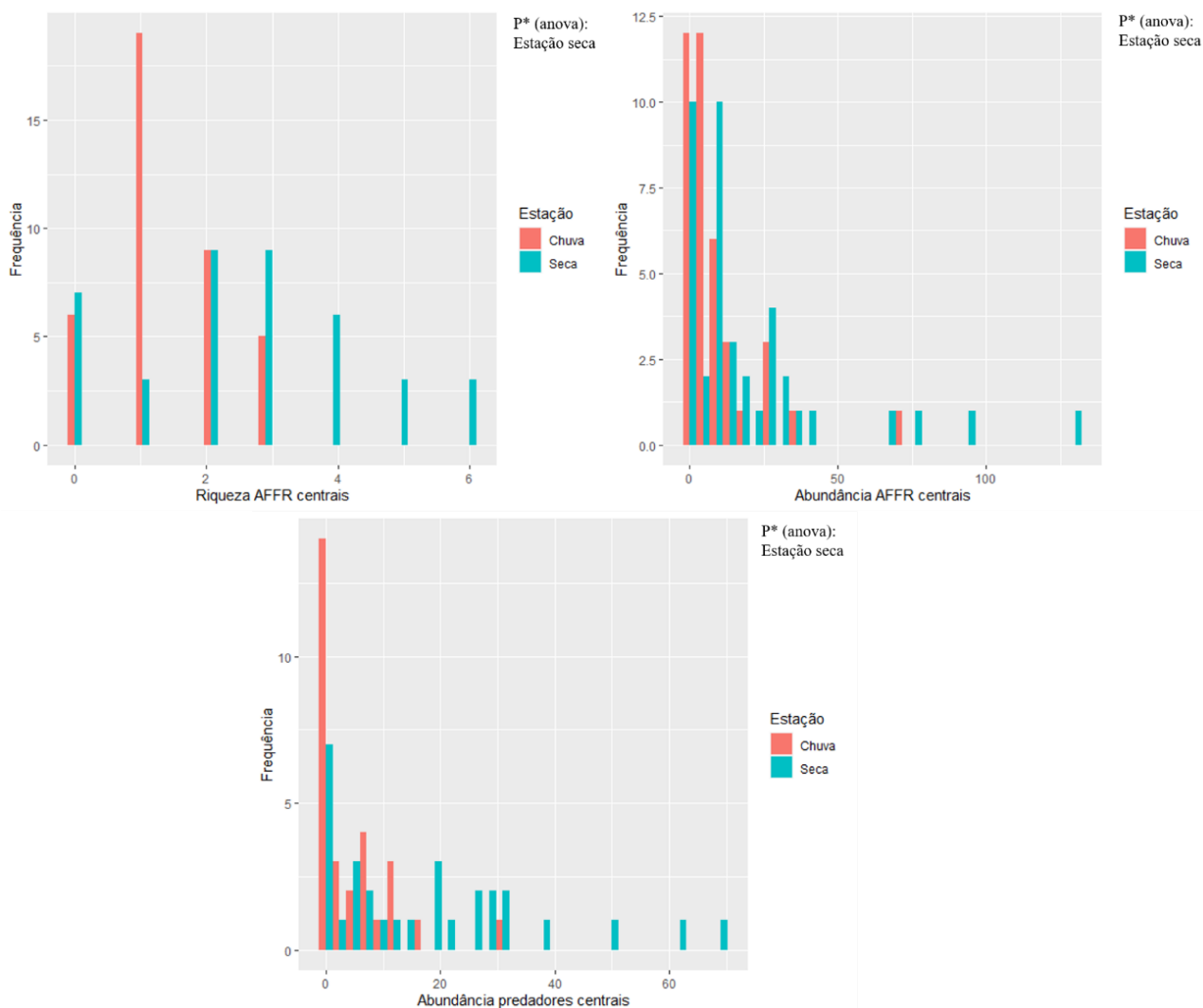
Figura 5 - Resultado das análises de GLM mostrando diferentes variáveis que influenciaram significativamente (P^* anova) a riqueza e abundância das guildas dos EPTs de acordo com o modelo mais simples. (a) Relação entre a riqueza dos predadores e a frequência dos organismos nas estações de chuva e seca. (b) Relação entre a riqueza das guildas AFFR e a distância das cachoeiras nas estações chuva e seca com linhas de tendências para jusante e montante. (c) Relação entre a abundância dos gêneros predadores e a posições montante e jusante das cachoeiras na seca e na chuva. (d) Relação entre a abundância dos gêneros AFFR e a frequência dos organismos na seca e na chuva.



Fonte: Andrade (2021).

Figura 6 - Resultado das análises de GLM mostrando diferentes variáveis que influenciaram significativamente (P^* anova) a riqueza e abundância das guildas centrais dos EPTs de acordo com o modelo mais simples. (a) Relação entre a riqueza das guildas AFFR centrais e a frequência dos

organismos nas estações de chuva e seca. Relação entre a abundância das guildas AFFR centrais (b) e a abundância dos predadores centrais (c) com a frequência dos organismos na seca e na chuva.



Fonte: Andrade (2021).

4 DISCUSSÃO

Os resultados não corroboram com a hipótese de que no ambiente montante das cachoeiras, onde os recursos estão sendo levados pela vazão d'água para o habitat jusante, existiria possíveis padrões de coocorrência de gêneros mais frequentes (centrais) na estação seca. Embora as raras segregações significativas tenham ocorrido na estação seca, como esperado, a análise de coocorrência mostrou que não houve nenhum padrão de segregação em relação a posição montante e jusante das cachoeiras, tão pouco entre os gêneros centrais e satélites.

Saber quais fatores estão agindo na estruturação das metacomunidades é uma tarefa difícil, já que alguns podem até mesmo operar conjuntamente sobre padrões de segregação (competição e *checkerboard* de habitat), relacionando-os, por exemplo, a estrutura das assembleias de macroinvertebrados aquáticos (Heino 2009). Nesta mesma assembleia, organismos com dispersão ativa e capacidade de explorar a variação ambiental, como a fauna de EPT, tendem a ter altos níveis de segregação de espécies quando a heterogeneidade ambiental aumenta em pequenas bacias hidrográficas (Heino 2013, McCreadie e Bedwell 2013). Entretanto, Andrade et al. (2020) demonstraram que não houve uma variação ambiental significativa entre o ambiente jusante e montante das cachoeiras analisadas no presente estudo. Este gradiente abiótico fraco pode levar desde a padrões de coocorrência agregados, como consequência de espécies com requisitos abióticos semelhantes, até a coocorrências aleatórias, resultado de recorrentes eventos de perturbação/recolonização (Reice 1994, McCreadie et al. 1997, McCreadie e Bedwell 2013). Para Leibold e Mikkelsen (2002), processos frequentemente invocados na literatura para explicar a estruturação das metacomunidades reais são idealizações que podem ser inapropriados por diversos fatores, tais como dificuldade de amostragem, efeitos de processos complexos de interação e efeitos históricos contingentes. Além disso, os autores demonstram que processos de troca de espécies que são dominantes em metacomunidades não apresentam uma frequência relativa alta, já que mesmo significativamente diferentes do aleatório poderiam alternar com processos de aninhamento. Em nosso estudo, não testamos modelos de aninhamento dos gêneros, o que levantaria outras discussões sobre a estruturação das comunidades aquáticas de EPT e possibilitaria verificar esta alternância. Outra visão alternativa é que possivelmente fatores estocásticos com eventos aleatórios e a capacidade de dispersão de EPT, tanto na forma adulta (alados) como nos imaturos (*drift*), são eventos estruturadores que atuam com maior importância nestas comunidades (Hubbel 2001). Através de experimentos com macroinvertebrados aquáticos, Brown et al. (2017) demonstraram que a dispersão é importante estruturação das metacomunidades em áreas que estão bem conectadas, o que é o caso dos locais amostrados acima e abaixo das cachoeiras, já que EPT são bons dispersores.

Além disso, riachos menores tendem a ser mais perturbados que os maiores e espécies de insetos com alta capacidade de dispersão são mais eficientes para sua recolonização (Malmqvist e Hoffsten 2000). Deste modo, são necessários outros estudos que possam verificar estas dinâmicas de dispersão de EPT entre os locais interceptados por cachoeiras e demonstrar possíveis padrões estruturadores.

No que tange aos poucos padrões não-aleatórios de coocorrência encontrados, todos surgiram de maneira geral na fauna de EPT, não havendo uma diferenciação clara entre os gêneros centrais e satélites como mostrado por Ulrich e Zalewski (2006). Estes autores demonstraram que espécies mais comuns de besouros propendem à distribuição das suas abundâncias de acordo com o modelo lognormal, resultado de um processo de divisão de nicho que, pela competição, levaria a padrões de coocorrência segregados, seguindo as regras de montagem de Diamond (1975). Entretanto, a baixa abundância encontrada no presente estudo também pode ter influenciado na emergência de possíveis padrões de segregação (ou agregação) de EPT nos diferentes trechos amostrados. Assim, não pode ser descartado a possibilidade de um problema metodológico na coleta dos indivíduos que favoreceu a esta baixa abundância. Além disso, a própria sazonalidade pode ter sido um segundo fator que desencadeou números baixos de organismos. Isto fica claro ao comparar os dados entre as estações seca e chuvosa, da qual os gêneros aqui encontrados variaram no número de indivíduos. Todas os pares de coocorrência significativos foram encontrados na seca, confirmando parcialmente a hipótese de maiores registros de segregações nesse período devido a maior abundância.

O modelo mais simples da GLM confirma a influência da estação seca sobre a abundância de EPT. A alta abundância deste grupo na seca, quando comparado ao período chuvoso, pode estar atrelado a acentuada sazonalidade pluviométrica encontrada no Tocantins, que possui potencial para influenciar as flutuações temporais presentes em seus ecossistemas aquáticos (Bispo et al. 2001, Bispo et al. 2006). O período chuvoso estaria relacionado ao aumento dos distúrbios no canal, levando a certa desorganização espacial e reduzindo a densidade dos EPTs nestes ambientes (Bispo e Oliveira 1998, Diniz-Filho et al. 1998), além do carreamento dos organismos pela vazão d'água, ocasionando o processo chamado de *drift* (Baptista et al. 2001, Bispo et al. 2006). Ademais, os insetos aquáticos de maneira geral tendem a emergir dos sistemas fluviais no período chuvoso em regiões tropicais, passando para fase adulta e, conseqüentemente, reduzindo sua densidade na fase imatura (Silva et al. 2011).

A ideia de homogeneidade ambiental entre os trechos abaixo e acima das cachoeiras, o fato de todas as associações significativas ocorrerem na seca e alguns atributos dos gêneros nos levam a considerar possíveis fatores que tenham gerado os raros padrões de coocorrência negativos. Por

exemplo, analisando a guilda trófica destes organismos, algumas associações exibiram relação de pares considerados predador/presa (*Anacroneuria* e *Cloeodes*), predador/predador (*Anacroneuria* e *Oecetis*) e pares de organismos da mesma guilda trófica (*Polyplectropus* e *Triplectides*, coletores-filtradores). O que pode ter gerado associações negativas entre *Anacroneuria* (Plecoptera) e *Cloeodes* (Ephemeroptera) são os processos antagônicos que os dois desenvolvem, ou seja, a presença de *Anacroneuria* (predador) pode inibir a presença de *Cloeodes* (presa) na tentativa de escape ou o primeiro reduz a abundância da presa, gerando o padrão observado. As larvas da família Perlidae são consideradas um dos mais importantes grupos dentro de macroinvertebrados predadores em riachos e o gênero *Anacroneuria* constitui sua dieta principalmente de larvas de efemerópteros da família Baetidae (Gamboa et al. 2009), das quais incluem o gênero *Cloeodes*. Além disso, determinados mecanismos de predação podem levar a padrões negativos de coocorrência, como predação direta na cadeia alimentar, predação intra-guilda e competição aparente (Englund et al. 2009, Holt 2009). Assim, a associação significativa entre os dois predadores (*Anacroneuria* e *Oecetis*) também pode remeter a um processo antagônico de competição, no entanto, não há na literatura trabalhos que relatem a competição entre membros destes dois gêneros. As espécies de *Oecetis* (Trichoptera) são caracterizadas por possuírem mandíbulas longas e afiadas, das quais ajudam na predação (Wiggins 1996) e sua dieta é derivada basicamente de pequenos invertebrados de riacho (Merritt e Cummins 1996), assim como *Anacroneuria*. Já os gêneros *Polyplectropus* e *Triplectides*, ambos da ordem Trichoptera, são classificados dentro da guilda trófica dos coletores-filtradores. Pares de espécies ou gêneros que pertencem a mesma guilda têm maior potencial para a determinação de padrões de segregação, visto que diferentes fatores podem afetar a dispersão e o estabelecimento de uma espécie em um local, tais como a preferência por habitat, restrições históricas de dispersão, respostas diferenciais a predadores, parasitas ou patógenos, dentre outros (Connor e Simberloff 1986, Simberloff e Collins 2010, Collins et al. 2011).

De maneira geral, os padrões de *checkerboard* tendem a serem raros em metacomunidades situadas em sistemas aquáticos (Heino et al. 2015, Presley et al. 2019) e nossos resultados favorecem este fato. Entretanto, os mesmos foram obtidos a partir de uma resolução taxonômica genérica, o que pode ter mascarado algum tipo de padrão de coocorrência entre as espécies. Por outro lado, conduzir este tipo de análise ao nível de gênero é viável porque alguns estudos demonstram padrões evidentes de estruturação de comunidades utilizando gêneros (ex. Brown e Swan 2010, Brown et al. 2017) e há uma correlação forte entre padrões de composição entre a identificação de gêneros e espécies (ex. Marshall et al. 2006). Também utilizamos guildas tróficas na análise de coocorrência, onde cada gênero representa uma unidade ecológica funcional, auxiliando no entendimento de possíveis

relações entre os táxons. Além de tudo, utilizando os mesmos dados, Andrade et al. (2020) evidenciaram através de curvas de acumulação (95% de intervalo de confiança) que os protocolos de amostragem representaram de maneira razoável o *pool* regional de EPT. Por exemplo, no Brasil são registrados 84 gêneros de Ephemeroptera (Salles 2021), e dos 19 gêneros encontrados aqui, apenas seis foram previamente registrados para o Tocantins (Boldrini e Krolow 2017). Já para Plecoptera, os três gêneros registros no presente trabalho são os únicos encontrados para o estado (Rippel et al. 2019, Rippel et al. 2019b) e todos os 11 gêneros de Trichoptera foram considerados novos registros para o Tocantins, sendo que 70 ocorrem para o Brasil (Santos et al. 2021).

Apesar de não ser um fator que privilegia um maior número de associações positivas ou negativas, a ideia de distúrbio gerado pelas cachoeiras pode ser reforçada através dos resultados obtidos dos modelos da análise GLM, evidenciando uma possível influência sobre a diversidade de EPT no gradiente ambiental amostrado. A riqueza geral, por exemplo, teve sua variação afetada de maneira significativa pela posição montante, a estação seca e a interação entre a distância da cachoeira e a posição montante. Neste caso, a riqueza parece seguir uma tendência de diminuir à medida que se distancia das cachoeiras na posição montante e aumentar na posição jusante. Já a abundância, de maneira geral, foi influenciada pela estação seca, exceto pela abundância dos predadores que sofreu influência da relação entre estação seca e posição montante. Nesse sentido, a perturbação em ecossistemas de riachos é um importante agente estruturador para as comunidades de invertebrados, principalmente o aumento do fluxo (Resh et al. 1988, Reice et al. 1990). Acreditamos que, quanto mais próximo da cachoeira na posição montante ocorra um distúrbio moderado, quando comparado a jusante. Em escalas geográficas menores, este aumento pode significar um incremento na diversidade dos organismos (Dumbrell et al. 2008). Por outro lado, a alta descarga gerada pela cachoeira na posição jusante promove uma maior perturbação no canal, reduzindo a disponibilidade de refúgios no fluxo e ocasionando uma maior taxa de deslocamento dos EPTs (Rackemann et al. 2012). Logo, uma estruturação aleatória da comunidade conforme proposto por Leibold e Mikkelsen (2002) pode ser encontrada muito por causa dos padrões de riqueza e abundância em função da distância e da posição da cachoeira. Neste caso, a força do distúrbio impede a estabilização de padrões de segregação ou mesmo de ocupação mais estável dos gêneros ao longo dos riachos.

De fato, nosso trabalho mostra que a cachoeira não é um fator gere padrões de co-ocorrência de EPTs imaturos mais comuns nos trechos de riachos a montante em gêneros mais abundantes. Os efeitos estocásticos e a capacidade de dispersão da fauna EPT (adultos e ninfas) podem ser fatores que influenciem na estrutura desta comunidade. Assim, futuros trabalhos que exijam um esforço amostral maior, relacionando também outros táxons, podem contribuir na análise de possíveis

padrões gerados pela cachoeira, principalmente metodologias que testem a dinâmica de dispersão dos organismos. Estes são necessários, uma vez que compreender os mecanismos que promovem a coexistência de espécies é um pré-requisito para compreender a manutenção da biodiversidade, montagem de comunidades ecológicas e padrões de segregação de espécies (Chesson 2000, Hubbell 2001, Chase e Leibold 2003). Além disso, também é necessário verificar padrões distintos que são recorrentes em trabalhos de montagem das metacomunidades, tais como padrões de aninhamento (Patterson e Atmar, 1986), padrões de redes de interação de espécies (Blanchet et al. 2020), distribuição de traços morfológicos (Saito et al. 2016), dentre outros. Por fim, é notório a importância dos sistemas fluviais de água doce, já que possuem uma extensão limitada, são suscetíveis a intensas pressões antrópicas, possuem alta biodiversidade e produzem serviços importantes serviços ecossistêmicos (Postel e Carpenter 1997, Jackson et al. 2001, Dudgeon et al. 2006). Ademais, regiões que apresentam cachoeiras são dignas de conservação, pois além de possuírem valores culturais, ecoturísticos e estéticos, caracterizam por sua importância ecológica intrínseca, já que em alguns casos ocorrem faunas especializadas e servem de barreira para alguns organismos (Rackemann et al. 2012, Clayton e Pearson 2016). Apesar dos trechos analisados no presente estudo estarem relativamente bem conservados (Andrade et al. 2020), existem uma iminente e progressiva mudança na cobertura vegetal e regimes hidrológicos em todo domínio do Cerrado (Lima et al. 2016, Tollefson 2018, Pelicice et al. 2021), o que deixa claro a importância de trabalhos ecológicos nessa região, principalmente envolvendo macroinvertebrados aquáticos.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nosso trabalho mostra que a cachoeira não é um fator que gere padrões de coocorrência de EPTs imaturos mais comuns nos trechos de riachos a montante em gêneros mais abundantes. Os efeitos estocásticos e a capacidade de dispersão da fauna EPT (adultos e ninfas) podem ser fatores que influenciem na estrutura desta comunidade. Assim, futuros trabalhos que exijam um esforço amostral maior, relacionando também outros táxons, podem contribuir na análise de possíveis padrões gerados pela cachoeira, principalmente metodologias que testem a dinâmica de dispersão dos organismos.

REFERÊNCIAS

- Adair KL, Wilson M, Bost A, Douglas AE (2018) Microbial community assembly in wild populations of the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *ISME J* 12:959–972
- Altermat F (2013) Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. *Aquat Ecol* 47:365–377
- Andrade, ICP, Krolow TK, Boldrini R, Pelicice FM (2020) Diversity of EPT (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) along streams fragmented by waterfalls in the Brazilian savanna. *Neotrop Entomol* 49:203–212
- Arrington DA, Winemiller KO, Layman CA (2005) Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river. *Oecologia* 144:157–167
- Atlas do Tocantins (2017) Subsídios ao Planejamento de Gestão Territorial. Secretaria do Planejamento – SEPLAN Superintendência de Planejamento e Gestão Central de Políticas Públicas Diretoria de Zoneamento Ecológico-Econômico – DZE Palmas <https://seplantogovbr/zoneamento/publicacoes-tecnicas/tocantins/zoneamento-ecologico-economico-do-estado-do-tocantins/> Acessado em: 10 Abril de 2018
- Baker K, Chadwick MA, Wahab RA, Kahar R (2017) Benthic community structure and ecosystem functions in above- and below-waterfall pools in Borneo. *Hydrobiologia* 787:307–322
- Baptista DF, Buss DF, Dorvillé LFM, Nessimian JL (2001) Diversity and habitat preference of aquatic insects along the longitudinal gradient of the Macaé river basin, Rio de Janeiro, Brazil. *Rev Bras Bio* 61:249–258
- Bispo PC, Oliveira LG (1988) Distribuição espacial de insetos aquáticos (Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera) em córregos de cerrado do Parque Ecológico de Goiânia, Estado de

Goiás. Em: Nessimian JL e Carvalho AL (Ed.) *Ecologia de Insetos Aquáticos*. Oecologia Brasiliense, Rio de Janeiro, pp 175–189

Bispo PC, Oliveira LG, Crisci VL, Silva MM (2001) A pluviosidade como fator de alteração da entomofauna bentônica (Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera) em córregos do planalto central do Brasil. *Acta Limnol Bras* 13:1–9

Bispo, PC, Oliveira LG, Bini LM, Sousa KG (2006) Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera from riffles in mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. *Braz J Biol* 66:611–622

Beaudrot L, Struebig MJ, Meijaard E, van Balen S, Husson S, Marshall AJ (2013) Co-occurrence patterns of Bornean vertebrates suggest competitive exclusion is strongest among distantly related species. *Oecologia* 173:1053–1062

Bell G (2001) Neutral macroecology. *Science* 293:2413–2418

Blanchet FG, Cazelles K, Gravel D, Jeffers E (2020) Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecol Lett* 23:1050–1063

Boldrini R, Krolow TK (2017) New records of Ephemeroptera (Insecta) from Tocantins state, northern Brazil. *Checklist* 13:1–5

Bollens SM, Breckenridge JK, Cordell JR, Rollwagen-Bollens G, Kalata O (2012) Invasive copepods in the Lower Columbia River Estuary: Seasonal abundance, co-occurrence and potential competition with native copepods. San Diego. *Aquat Invasions* 7:101–109

Boulangéat I, Gravel D, Thuiller W (2012) Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecol Lett* 15:584–593

- Brasil LS, Juen L, Batista JD, Pavan MG, Cabette HSR (2014) Longitudinal distribution of the functional feeding groups of aquatic insects in streams of the Brazilian Cerrado savanna. *Neotrop Entomol* 43:421–428
- Brasil LS, Vieira TB, Andrade AFA, Bastos RC, Montag LFA, Juen L (2020) The importance of common and the irrelevance of rare species for partition the variation of community matrix: implications for sampling and conservation. *Nature* 19777:1–8
- Brown BL, Swan CM (2010) Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *J Anim Ecol* 79:571–580.
- Brown BL, Swan CM, Auerbach DA, Grant EHC, Hitt NP, Maloney KO, Patrick C (2011) Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *J Nor Amer Benthol Soc* 30:310–327
- Brown BL, Wahl C, Swan CM (2017) Experimentally disentangling the influence of dispersal and habitat filtering on benthic invertebrate community structure. *Freshw Biol* 63:48–61
- Cayrou J, Céréghino R (2005) Life cycle phenology of some aquatic insects: implications for pond conservation. *Aquat Conserv* 15:559–571
- Ceneviva-Bastos M, Prates DB, de Mei RR, Bispo PC; Casatti L (2017) Trophic guilds of EPT (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera) in three basins of the Brazilian Savanna. *Limnologica* 63:11–17
- Chase JM, Leibold MA (2003) *Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches.* – Univ. of Chicago Press.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31:343–366

- Clayton PD, Pearson, RG (2016) Harsh habitats? Waterfalls and their faunal dynamics in tropical Australia. *Hydrobiologia* 775:123–137
- Clements FE (1916) Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. of Washington.
- Clements FE (1936) Structure and nature of the climax. *J Ecol* 24:252–284
- Collins MD, Simberloff D, Connor EF (2011) Binary matrices and checkerboard distributions of birds in the Bismarck Archipelago. *J Biogeogr* 38:2373–2383
- Colwell RK, Winkler DW (1984) A null model for null models in biogeography. Em: Strong DR, Simberloff D, Abele LG, Thistle AB (ed) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press pp 344–359
- Connor EF, Simberloff DS (1979) The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60:1132–1140
- Connor EF, Simberloff DS (1986) Competition, scientific method, and null models in ecology. *Am Sci* 74:155–162
- Crawley MJ (2007) *The R book*. Chichester, UK
- Cummins KW, Merritt RW, Berg MB (2008) Ecology and distribution of aquatic insects. Em: An introduction to the aquatic insects of north america. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa pp 105–122
- Diamond JM (1975) Assembly of species communities. Em: Cody ML, Diamond JM (ed.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press pp 342–444
- Diniz-Filho JAF, Oliveira LG, Silva MM (1998) Explaining the beta diversity of aquatic insects in “Cerrado” streams from central Brazil using multiple mantel test. *R Bras Biol* 58:223–231

- Dodds WK (2002) *Freshwater ecology: concepts and environmental applications*. 2nd edn, San Diego, Aqua Ecol Series p 568
- Domínguez E, Molineri C, Pescador ML, Hubbard MD, Nieto C (2006) Ephemeroptera of South America. *Aquat Biod Lat Amer* 2:43–557
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ et al (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev* 81:163–182
- Dumbrell AJ, Clark EJ, Frost GA, Randell TE, Pitchford JW, Hill JK (2008) Changes in species diversity following habitat disturbance are dependent on spatial scale: theoretical and empirical evidence. *J Appl Ecol* 45:1531–1539
- Englund G, Johansson F, Olofsson P, Salonsaari J, Ohman J (2009) Predation leads to assembly rules in fragmented fish communities. *Ecol Lett* 12:663–671
- Ferreira BS, Santana MV, Macedo RS, Silva JO, Carneiro MAC, Rocha MR (2018) Co-occurrence patterns between plant-parasitic nematodes and arbuscular mycorrhizal fungi are driven by environmental factors Agriculture. *Ecosyst Environ* 265:54–61
- Fesl C (2002) Niche-oriented species–abundance models: different approaches of their application to larval chironomid (Diptera) assemblages in a large river. *J Anim Ecol* 71:1085–1094
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample from an animal population. *J Anim Ecol* 12:42–58
- Florencio M, Gómez-Rodríguez C, Serrano L, Díaz-Paniagua C (2013) Competitive exclusion and habitat segregation in seasonal macroinvertebrate assemblages in temporary ponds. *Freshw Scie* 32:650–662

- Freilich MA, Wieters E, Broitman BR, Marquet PA, Navarrete SA (2018) Species co-occurrence networks: can they reveal trophic and non-trophic interactions in ecological communities? *Ecology* 99:690–699
- Gamboa M, Chacón MM, Segnini S (2009) Diet composition of the mature larvae of four *Anacroneuria* species (Plecoptera: Perlidae) from the Venezuelan Andes. *Aquat Insects* 31:409–417
- Gaston KJ (1994) *Rarity*. Chapman & Hall, London
- Gilpin ME, Diamond JM (1982) Factors Contributing to Non-Randomness in Species Co-Occurrences on Islands. *Oecologia* 52:75–84
- Gleason HA (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bull Torrey Bot Club* 53:7–26
- Gotelli NJ, Graves GR (1996) *Null models in ecology*. Smithsonian Institution, Press
- Gotelli NJ (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81:2606–2621
- Gotelli NJ, McCabe DJ (2002) Species co-occurrence: a meta-analysis of JM Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83:2091–2096
- Griffith MD, Veech JA, Marsh CJ (2016) Cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R. *J Stat Softw* 69:1–17
- He J, Tu Q, Ge Y, Qin Y et al (2018) Taxonomic and Functional Analyses of the Supragingival Microbiome from Caries-Affected and Caries-Free Hosts. *Microb Ecol* Feb 75:543–554
- Heino J (2009) Species co-occurrence, nestedness and guildenvironment relationships in stream macroinvertebrates. *Freshw Biol* 54:1947–1959

- Heino J (2013) Environmental heterogeneity, dispersal mode and co-occurrence in stream macroinvertebrates. *Ecol Evol* 3:344–355
- Heino J, Soininen J, Alahuhta J, Lappalainen J, Virtanen R (2015) A comparative analysis of metacommunity types in the freshwater realm. *Ecol Evol* 5:1525–1537
- Holt RD (2009) Predation and community organization. Em: *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey pp 274–281
- Hrbek T, Meliciano NV, Zuanon J, Farias IP (2018) Remarkable geographic structuring of rheophilic fishes of the lower Araguaia river. *Orig Res* 9:295
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2020) iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity. R package version 2020
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Humphries P, Keckeis H, Finlayson B (2014) The river wave concept: integrating river ecosystem models. *Bioscience* 64:870–882
- Hundt S, Blasch K (2019) Laboratory assessment of alternative stream velocity measurement methods. *Plos One* 14:e0222263
- Lecci LS, Froehlich CG (2007) Plecoptera. In: *Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo*. <http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/guiaonline> Accessed 10 Apr 2018
- Leibold M, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7:601–613

- Leibold MA, Mikkelsen GM (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* 97:237–250
- Lopez-Siles M, Enrich-Capó N, Aldeguer X, Sabat-Mir M, Duncan SH, Garcia-Gil LJ, Martinez-Medina M (2018) Alterations in the Abundance and Co-occurrence of *Akkermansia muciniphila* and *Faecalibacterium prausnitzii* in the Colonic Mucosa of Inflammatory Bowel Disease Subjects. *Front Cell Infect Microbiol* 281:1–16
- Jackson RB, Carpenter SR, Dahm CN, Mcknight DM, Naiman RJ, Postel SL, Running SW (2001) Water in a changing world. *Ecol Appl* 11:1027–1045
- Lima AC, Agostinho CS, Sayanda D, Pelicice FM, Soares AMVM, Monaghan KA (2016) The rise and fall of fish diversity in a neotropical river after impoundment. *Hydrobiologia* 763:207–221
- Marcuzzo FFN, Goularte ERP (2013) Caracterização do ano hidrológico e mapeamento espacial das chuvas nos períodos úmido e seco do Estado do Tocantins. *Revista Brasileira de Geografia Física* 6:91–99
- Malmqvist B, Hoffsten PO (2000) Macroinvertebrate taxonomic richness, community structure and nestedness in Swedish streams. *Arch Hydrobiol* 150:29–54
- Marshall JC, Steward AL, Harch BD (2006) Taxonomic resolution and quantification of freshwater macroinvertebrate samples from an Australian dryland river: the benefits and costs of using abundance data. *Hydrobiologia* 572:171–194
- McCluney KE, Poff NL, Palmer MA, Thorp JH, Poole GC, Williams BS, Baron JS (2014) Riverine macrosystems ecology: sensitivity, resistance, and resilience of whole river basins with human alterations. *Front Ecol Environ* 12:48–58
- McCreadie JW, Adler PH, Burger JF (1997) Species assemblages of larval black flies (Diptera: Simuliidae): random or predictable? *J Nor Amer Benthol Soc* 16:760–770

- McCreadie JW, Bedwell CR (2013) Patterns of cooccurrence of stream insects and an examination of a causal mechanism: ecological checkerboard or habitat checkerboard? – *Insect Conserv Divers* 6:105–113
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, et al (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol Lett* 10:995–1015
- Merritt RW, Cummins KW (1996) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 3rd edn. Kendall/Hunt Publishing Company, Iowa
- Medeiros CR, Heino J, Santos JP, Molozzi, Ligeiro JR (2020) Spatial scale drives diversity patterns of benthic macroinvertebrate communities in tropical estuaries. *Limnol Oceanogr* 9999:1–13
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M et al (2020) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7
- Oliveira, ALH, Nessimian JLuiz (2010) Spatial distribution and functional feeding groups of aquatic insect communities in Serra da Bocaina streams, southeastern Brazil. *Act Limnol Bras* 22:424–441
- Patterson BD, Atmar A (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biol J Linn Soc* 2865–82
- Pelicice FM, Agostinho, AA, Akama A et al (2021) Large-scale Degradation of the Tocantins-Araguaia River Basin. *Environ Manage*
- Pes AMO, Hamada N, Nessimian JL (2005) Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Rev Bras Entomol* 49:181–204
- Pianka ER (1994) *Evolutionary Ecology*. Em: Harper e Collins 5rd edn. New York, pp 486

- Postel S, Carpenter S (1997) Freshwater ecosystem services. In *Nature's Services: Societal Dependence on Ecosystem Services*. Island Press, Washington, pp 195–214
- Presley SJ, Mello JHF, Willig MR (2019) Checkerboard metacommunity structure: An incoherent concept. *Oecologia* 190:323–331
- Preston FW (1948) The commonness and rarity of species. *Ecology* 29:254–283
- Presley SJ, Higgins CL, Willig MR (2010) A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* 119:908–917
- R Centrais Team (2020) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rackemann SL, Robson BJ, Matthews TG (2012) Conservation value of waterfalls as habitat for lotic insects of western Victoria, Australia. *Aquatic Conservation: Mar Freshw Ecosyst* 23:171–178
- Ramírez-Carrillo E, Gaona O, Nieto J. et al (2020) Disturbance in human gut microbiota networks by parasites and its implications in the incidence of depression. *Sci Rep* 10:3680
- Reice SR (1994) Nonequilibrium determinants of biological community structure. *Am Sci* 82:424–435
- Reice ST, Wissmar RC, Naiman RJ (1990) Disturbance regimes, resilience and recovery of animal communities and habitats in lotic ecosystems. *Environ Manage* 14:647–659
- Resh VH, Brown A, Covich AP, Gurtz ME, Li HW, Minshall GW, Reice SR, Sheldon AL, Wallace JB, Wissmar RC (1988) The role of disturbance in stream ecology. *J N Amer Benthol Soc* 7:433–455

- Rippel MLS, Novaes MC, Krolow TK (2019) First records of the genus *Anacroneuria* (Plecoptera: Perlidae) from Tocantins state, Brazil and description of a new species. *Zootaxa* 4560:355–364
- Rippel MLS, Novaes MC, Krolow TK (2019b) First records of *Kempnyia* and *Macrogynoplax* (Plecoptera: Perlidae) from Tocantins State, Brazil with description of the immatures and the adult female. *Zootaxa* 4700:471–478
- Rosado JLO, Gonçalves MG, Dröse W, Silva EJE, Krüger RF, Loeck AE (2013) Effect of climatic variables and vine crops on the epigeic ant fauna (Hymenoptera: Formicidae) in the Campanha region, state of Rio Grande do Sul, Brazil. *J Insect Conserv* 17:1113–1123
- Rosenberg DM, Resh VH (1993) *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Chapman & Hall, London, pp 488
- Saito VS, Cianciaruso MV, Siqueira T, Fonseca-Gessner AA, Pavoine S (2016) Phylogenies and traits provide distinct insights about the historical and contemporary assembly of aquatic insect communities. *Ecol Evol* 6:2925–2937
- Salles FF, Boldrini R (2021) Ephemeroptera in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. PNUD. Disponível em: <<http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/122>>. Acesso em: 11 Ago 2021
- Sanders NJ, Gotelli NJ, Wittman SE, Ratchford JS, Ellison AM, Jules ES (2007) Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *J Biogeogr* 34:1632–1641
- Santos APM, Dumas LL, Henriques-Oliveira AL, Souza WRM, Camargos LM, Calor AR, Pes AMO (2021) Trichoptera in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. PNUD. Disponível em: <<http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/278>>. Acesso em: 11 Ago. 2021

- Seplan, Naturatins (2003) Plano de manejo do Parque Estadual do Lajeado. Encarte 4: a APA da Serra do Lajeado. Dbo Engenharia Ltda, Palmas. <http://gesto.to.gov.br/uc/50/zoneamento/>, Acessado em 11 de Abril de 2018.
- Silva, NAP, Frizzas MR, Oliveira CM (2011) Seasonality in insect abundance in the "Cerrado" of Goiás State, Brazil. *R Bras Entomol* 55:79–87
- Simberloff D, Collins MD (2010) Birds of the Solomon Islands: the domain of the dynamic equilibrium theory and assembly rules, with comments on the taxon cycle. Em Losos JB, Ricklefs RE (ed) *The theory of island biogeography revisited*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp 237–263
- Soberon J (2007) Grinnellian e Eltonian niches e geographic distributions of species. *Ecol Lett* 10:1115–1123
- Stone L, Roberts A (1990) The checkerboard scentrais and species distributions. *Oecologia* 91:419–424
- Sugihara G (1980) Minimal community structure: an explanation of species-abundance patterns. *Am Nat* 116:770–787
- Tilman D (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press
- Tocantins (2010) Portal de Informações e Serviços do Estado do Tocantins Características do Tocantins. <http://to.gov.br/tocantins/2>, Acessado em 10 de Abril de 2018.
- Tokeshi M (1993) Species abundance patterns and community structure. *Adv Ecol Res* 24:111–186
- Tollefson J (2018) Deforestation ticks up in Brazil's savannah. *Nature Jul*
- Tomanova S, Goitia E, Helešic J (2006) Trophic Levels and Functional Feeding Groups of Macroinvertebrates in Neotropical Streams. *556:251–264*

- Torrente-Vilara G, Zuanon J, Leprieur F, Oberdorff T, Tedesco PA (2011) Effects of natural rapids and waterfalls on fish assemblage structure in the Madeira River (Amazon Basin). *Ecol Freshw Fish* 20:588–597
- Tsikopoulou I, Moraitis ML, Geropoulos A, Papadopoulou KN, Papageorgiou N, Plaiti W, Smith CJ, Karakassis I, Eleftheriou (2019) A Long-term changes in the structure of benthic communities: Revisiting a sampling transect in Crete after 24 years. *Mar Environ Res* 144:9–19
- Ulrich W (2004) Species co-occurrences and neutral models: reassessing J. M. Diamond's assembly rules. *Oikos* 107:603–609
- Ulrich W, Zalewski M (2006) Abundance and co-occurrence patterns of centrais and satellite species of ground beetles on small lake islands. *Oikos* 114:338–348
- Umaña MN, Zhang C, Cao M, Lin L, Swenson NG, Suding K (2017) A centrais-transient framework for trait-based community ecology: an example from a tropical tree seedling community. *Ecol Lett* 20:619–628
- Veech JA (2012) A probabilistic model for analysing species co-occurrence. *Glob Ecol Biogeogr* 22:252–260
- Wiggins GB, Wichard W (1989) Phylogeny of pupation in Trichoptera, with proposals on the origin and higher classification of the order. *J N Amer Benthol Soc* 8:260–276
- Wilson DS (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73:1984–2000
- Wright D, Patterson B, Mikkelsen G, Cutler A, Atmar W (1997) A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113:1–20
- Zilli FL, Marchese MR (2011) Patterns in macroinvertebrate assemblages at different spatial scales. Implications of hydrological connectivity in a large floodplain river. *Hydrobiologia* 663:245–257