

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL – UFRGS
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

NATÁLIA DA SILVA BRUNELLI

**O EFEITO DO TAMANHO DE RIACHOS SOBRE A DIVERSIDADE E A
RARIDADE DE ESPÉCIES EM BACIAS HIDROGRÁFICAS**

Porto Alegre, outubro de 2023

NATÁLIA DA SILVA BRUNELLI

**O EFEITO DO TAMANHO DE RIACHOS SOBRE A DIVERSIDADE E A
RARIDADE DE ESPÉCIES EM BACIAS HIDROGRÁFICAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como requisito para obtenção do grau de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Adriano S. Melo

Porto Alegre, outubro de 2023

CIP - Catalogação na Publicação

da Silva Brunelli, Natália

O efeito do tamanho de riachos sobre a diversidade e a raridade de espécies em bacias hidrográficas / Natália da Silva Brunelli. -- 2023.

32 f.

Orientador: Adriano Sanches Melo.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Porto Alegre, BR-RS, 2023.

1. Ecologia de comunidades. 2. Ecologia de riachos. 3. Macroinvertebrados. 4. Diversidade. 5. Raridade. I. Sanches Melo, Adriano, orient. II. Título.

DEDICATÓRIA

À minha família, pelo amor, apoio e cuidado.

Aos amigos que se fazem sempre presentes.

À todas as mulheres cientistas que vieram antes de mim e que permitiram que hoje eu estivesse aqui. Pela força, pela coragem e pela luta. Obrigada.

AGRADECIMENTOS

Durante a realização da dissertação, pessoas incríveis me ajudaram das mais diversas maneiras e eu poderia facilmente escrever 10 páginas de agradecimentos, mas tentarei ser breve.

Aos meus pais e meu irmão, por todo amor, por toda ajuda, pelo apoio, pelo suporte e pelo cuidado durante toda a minha vida. Se hoje estou aqui, é porque vocês estiveram ao meu lado a cada passo, cada tropeço e cada vitória. Começar o mestrado durante uma pandemia, depois mudar de cidade e de estado não foi tarefa fácil, mas vocês sempre estiveram comigo, dando força na jornada. Eu sou muito feliz e grata por poder ter vocês como família. Eu amo muito vocês!

À minha parceira de vida, Tamires, por todo o amor, companheirismo, apoio e força durante essa jornada, especialmente sabendo que viveríamos em estados diferentes e que passaríamos por uma fase do nosso relacionamento à distância, nunca mediu esforços para me ajudar e apoiar. Obrigada por ser minha namorada, minha confidente, minha amiga! Obrigada por me apoiar nessas aventuras da vida e que venham muitas outras aventuras ao teu lado e ao lado da nossa Jane. Eu te amo muito!

Tenho que deixar registrado também meu agradecimento ao nosso amorzinho de quatro patas Jane, minha parceirinha de todos os dias em Porto, de viagens, passeios, brincadeiras e muito mais! Eu te amo, meu dengo! Obrigada por nos adotar como suas humanas e fazer nossa vida muito mais feliz! Ao meu outro amorzinho de quatro patas que não está mais aqui com a gente, Luna. Obrigada por ter me ensinado tanto, obrigada por todo o amor e por todos os momentos ao teu lado. Eu te amo, Luninha.

Às minhas amigas-irmãs desde muito tempo, Laura e Monique. Há 10 anos nos formávamos no 3ão e hoje, mesmo cada uma morando em um estado diferente, buscando objetivos diferentes, não lembro do último dia em que passamos sem nos falarmos. Obrigada por essa amizade incrível, pelas conversas, pelo apoio, pelos desabafos e por todo o amor. Obrigada por me permitirem crescer e amadurecer ao lado de vocês!

Às minhas madrinhas Diná e Dirlene, tio Feu, padrinho Clemente, Jaque e Dé por todo o amor e apoio durante toda minha vida. Obrigada por torcerem sempre por mim e compartilharem da minha felicidade.

Aos meus amigos paranaenses que se fizeram família em Porto Alegre, Jean e Gabi. Obrigada por me acolherem desde o primeiro momento em que cheguei em Porto Alegre. Obrigada pela ajuda, por todo o amor, pelas conversas, pelo carinho, por toda a partilha do dia-a-dia, pelas jogatinas, pelas cervejinhas e noites de pizza! Sem vocês meus dias aqui não seriam os mesmos, com certeza.

Às minhas amigas May, Su, Iara, Vivi, Ari e Bia obrigada por essa amizade que surgiu na graduação e continua firme até hoje. Mesmo distantes fisicamente, obrigada por compartilharem os momentos importantes da vida comigo, por toda a ajuda, por todas as conversas e risadas, pelas cervejinhas, pelo ombro amigo, pela amizade, pela parceria e por todo o amor.

Aos meus amigos da UFRGS, Joaquim, Joice, Carol, Maico, Gabriel, Lu, Andrei, Davi, Monik e agregados, obrigada pela partilha do dia-a-dia, pela ajuda e pela amizade durante todo esse período do mestrado. Obrigada pelos almoços do RU e pelo cafézinho cheio de risadas pós almoço! Os dias de UFRGS não teriam sido os mesmos se eu não tivesse amigos e amigas ao meu lado e com certeza todos os momentos foram muito mais divertidos por causa de vocês! Obrigada também ao pessoal da Representação Discente por todo o ensinamento e troca!

Ao meu orientador Adriano, obrigada por ter aceitado me orientar desde o primeiro email. Obrigada por estar sempre presente, por toda ajuda e auxílio, pela orientação e por todo o conhecimento trocado! Também não posso deixar de agradecer para além da ciência, pelas conversas, risadas e cafés no laboratório!

À UFRGS, ao PPG Ecologia e todos os(as) professores(as) que tive o privilégio de conhecer, compartilhar ideias e aprender sobre fazer ciência. Sou muito grata pelo aprendizado e pela oportunidade! Obrigada especial a professora Luciane, por todo incentivo, ajuda e conselhos.

À Capes pela bolsa (e pelo aumento!!!), obrigada.

Aos professores que aceitaram o convite para participar das minhas bancas de acompanhamento e de defesa, obrigada pelas contribuições, pelas sugestões e pelo tempo dedicado ao trabalho.

Quero deixar um agradecimento geral aos colegas, amigos(as), funcionários(as) e professores(as) que de alguma forma contribuíram para meu crescimento e minha formação até aqui, meu muito obrigada. Sou muito grata pelas pessoas incríveis que tenho ao meu lado!

RESUMO:

Um tópico de amplo interesse em estudos sobre ecossistemas aquáticos é a compreensão dos fatores que moldam os padrões de diversidade das comunidades de macroinvertebrados em riachos. Nesse contexto, utilizamos dados abertos disponíveis em repositórios de dados para investigar a riqueza, a raridade e a diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos ao longo de um gradiente de tamanho de riachos dentro de diferentes bacias hidrográficas. Nossas hipóteses iniciais foram: i) a riqueza de espécies segue uma relação modal, atingindo seu pico em riachos de tamanho médio, ii) maior diversidade beta entre riachos de cabeceira do que entre riachos maiores e iii) maior raridade de espécies em riachos médios/grandes. A avaliação foi feita com dados de 10 estudos que englobaram 23 bacias hidrográficas e as hipóteses foram testadas por meio de Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM). Os resultados revelaram que, em relação à riqueza de espécies, não foi observada relação modal, mas sim uma diminuição na riqueza com o aumento do tamanho do riacho. Quanto à diversidade beta, não houve variação consistente, apresentando apenas tendência de diminuição de diversidade beta conforme os tamanhos dos riachos aumentam. A proporção de espécies raras não apresentou variação significativa no gradiente de tamanho, apresentando somente leve diminuição conforme aumento no tamanho do riacho, tendência oposta ao esperado. Embora menos comum, alguns outros estudos também identificaram relação negativa entre riqueza de invertebrados e tamanho de riachos, destacando alguns fatores que podem contribuir para isso, tais como condições locais, recursos alimentares da zona ripária e a presença de espécies especialistas nas cabeceiras dos riachos. Além disso, as cabeceiras oferecem refúgio para diversas espécies. No que diz respeito à diversidade beta, a tendência de maior dissimilaridade entre riachos menores, ainda que fraca, pode ser explicada pela maior heterogeneidade de condições e isolamento dos riachos. Já a maior raridade de espécies em riachos menores pode ser explicada pela presença de espécies especialistas adaptadas às características específicas desses ambientes.

ABSTRACT

A central goal in aquatic ecosystem research is the understanding of the factors that shape the diversity patterns of stream macroinvertebrates. In this context, we used open-access data repositories to investigate the species richness, rarity and beta diversity of macroinvertebrates across a gradient of stream size within different watersheds. Our initial hypotheses were as follows: i) species richness would follow a modal relationship, peaking in streams of intermediate size, ii) greater beta diversity would be observed among headwater streams than among large streams, and iii) higher proportion of rarity would occur in medium to large-sized streams. This investigation encompassed 10 studies spanning 23 watersheds, and the hypotheses were tested using Generalized Linear Mixed Models (GLMMs). The results revealed that, concerning species richness, no modal relationship was observed. Instead, there was a decrease in species richness as stream size increased. Regarding beta diversity, there was no consistent variation, only a trend of decreasing beta diversity as stream sizes increase. The proportion of species rarity did not show significant variation along the stream size gradient, showing only a slight decreasing trend in larger streams. Although less common, some previous studies have also identified a negative relationship between stream size and species richness in aquatic invertebrates, highlighting other factors that may contribute to this pattern, such as local conditions, food resources from riparian zones and the presence of specialist species in headwater streams. Additionally, headwater streams provide refuge for various species. Regarding beta diversity, the trend of greater dissimilarity among smaller streams, although weak, can be explained by the higher heterogeneity of conditions and isolation of the headwaters. Regarding the high species rarity in smaller streams, it can potentially be attributed to the presence of specialist species adapted to the specific characteristics of these environments.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	9
2. MATERIAIS E MÉTODOS	12
2.1 CONJUNTOS DE DADOS	12
2.2 ANÁLISE ESTATÍSTICA	14
3. RESULTADOS	16
4. DISCUSSÃO	20
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	25
REFERÊNCIAS	26
MATERIAL SUPLEMENTAR	30

1. INTRODUÇÃO

Os ecossistemas aquáticos abrigam alta biodiversidade, servem de habitat para fauna e flora local e estão entre os ecossistemas mais ameaçados do mundo (Dudgeon *et al.*, 2006). Em ecologia de riachos, o entendimento dos fatores que influenciam os padrões de diversidade das comunidades aquáticas sempre foi um objetivo importante (Seymour *et al.*, 2015). Apesar disso, o conhecimento acerca dos organismos encontrados nesses ambientes ainda é incompleto, especialmente em áreas tropicais e abrangendo grupos de invertebrados (Dudgeon *et al.*, 2006).

Em ambientes aquáticos, os macroinvertebrados possuem papel ecológico crucial (Boulton, 2003) e em geral constituem grande parte da diversidade entre os organismos de riachos (Finn *et al.*, 2011). Esses organismos vivem parte ou todo seu ciclo de vida em ambientes aquáticos (Costa *et al.*, 2006) e podem constituir boa ferramenta para o conhecimento de padrões da biodiversidade aquática (Finn *et al.*, 2011).

O entendimento da estrutura de comunidades de invertebrados em riachos foi associado por décadas ao Conceito do Contínuo Fluvial (*River Continuum Concept*, RCC) (Vannote *et al.*, 1980; Benda *et al.*, 2004; Finn *et al.*, 2011). Tal conceito envolve algumas características dos ambientes aquáticos, tais como ordem do riacho, fluxo de energia, teias alimentares e temperatura (Melo e Froehlich, 2001; Allan e Castillo, 2007). Associado ao RCC, grandes mudanças ocorreram na abordagem da ecologia de riachos, abandonando uma perspectiva descritiva para adentrar um enfoque preditivo (Doretto *et al.*, 2020). Desde então, o RCC vem sendo utilizado em grande escala para testes de hipóteses relacionadas à estrutura da comunidade de riachos (Doretto *et al.*, 2020).

O RCC associa as mudanças dentro dos corpos d'água a um gradiente longitudinal, considerando a transformação de fatores físicos ao longo da rede (Vannote *et al.*, 1980). Segundo o RCC, as áreas de cabeceiras apresentam forte influência da vegetação ripária, com maior sombreamento e, por consequência, redução da produção autotrófica (Vannote *et al.*, 1980). Em contrapartida, há grande contribuição de matéria orgânica terrestre nesses locais, advindas da zona ripária (Vannote *et al.*, 1980). Conforme o riacho aumenta de tamanho, das cabeceiras para riachos médios, a vegetação ciliar tem sua importância diminuída (Vannote *et al.*, 1980), pois a maior largura do canal e volume de água tornam a contribuição lateral proporcionalmente menos relevante. Por outro lado, o transporte de matéria orgânica vinda das cabeceiras e, principalmente, a produção primária autóctone aumentam, essa última devido a chegada de luz solar em áreas não sombreadas pela vegetação ciliar (Vannote *et al.*, 1980). Já em grandes rios, a vegetação ripária exerce papel ainda menos relevante e a produção primária autóctone passa a ser limitada pela

profundidade e turbidez da água, dificultando a penetração de luz (Vannote *et al.*, 1980), embora em alguns casos possam haver bancos de macrófitas com alta produção primária.

Com relação à diversidade biológica, o Conceito do Contínuo Fluvial prevê maior riqueza em riachos de tamanho médio, enquanto riachos de cabeceira e riachos maiores apresentariam baixa diversidade (Melo e Froehlich, 2001; Finn *et al.*, 2011). Assim, a diversidade aumentaria das cabeceiras até riachos médios, quando voltaria a diminuir (Melo e Froehlich, 2001). Segundo Vannote e colaboradores (1980), isso pode ocorrer especialmente devido à maior heterogeneidade de fatores físicos em riachos médios, como a variação de temperatura ao longo do ano, ampla variedade de tipos e tamanhos de substratos e diversidade de fontes de energia (autóctone e alóctone). Tais flutuações em condições físicas podem proporcionar condições ótimas para um grande número de espécies em riachos médios, favorecendo maior riqueza nesses riachos (Vannote *et al.*, 1980).

Embora o RCC tenha sido um importante marco para a ecologia de riachos, algumas críticas ao conceito surgiram ao longo dos anos (Finn *et al.*, 2011; Doretto *et al.*, 2020). Primeiro, o entendimento do conceito considera, principalmente, as dinâmicas que ocorrem dentro do tronco principal do sistema, desprezando tipos de descontinuidades que podem ocorrer ao longo de um gradiente longitudinal (Doretto *et al.*, 2020). Além disso, o RCC sugere que a estrutura da comunidade biótica é determinada somente pela heterogeneidade ambiental, excluindo outros fatores importantes como a capacidade de dispersão dos organismos (Doretto *et al.*, 2020). Ademais, o conceito foi criado originalmente para ambientes temperados, com águas cristalinas e cabeceiras com vegetação ripária preservada (Statzner e Higler, 1985; Doretto *et al.*, 2020). As críticas ao RCC associadas com as exceções das predições contribuíram para o desenvolvimento de novas ideias e teorias acerca dos padrões de biodiversidade em riachos (Doretto *et al.*, 2020).

A compreensão atual dos sistemas de riachos descreve esses ambientes como Redes Ecológicas Dendríticas (RED's) (Grant *et al.*, 2007). Tais redes apresentam padrão geométrico arborescente, com um tronco principal e ramificações hierárquicas (Grant *et al.*, 2007; Brown e Swan, 2010). Nesse contexto de ramificação, destaca-se a importância da geometria espacial em processos ecológicos essenciais, como na dispersão de indivíduos e nos padrões de diversidade (Grant *et al.*, 2007; Clarke *et al.*, 2008; Seymour *et al.*, 2015). Nesses sistemas, os processos podem ser diferentes dependendo do tamanho e posição dos ramos (trechos de riachos) e nós (confluências) (Grant *et al.*, 2007). Por exemplo, riachos pequenos na periferia da bacia podem ter dinâmicas distintas daqueles que deságuam em rios maiores, na região central da bacia. Dala-Corte *et al.* (2017) mostraram que riachos pequenos em regiões baixas, que desaguam em rios maiores, tendem a ter menor variação temporal de sua fauna de peixes. Além disso, enquanto tais processos

ocorrem dentro dos ramos, os nós servem como pontos de mudança de dinâmica conforme há o avanço na rede (Grant *et al.*, 2007), por exemplo, pela troca de faunas por dispersão entre trechos de riachos próximos a confluências.

Nessas estruturas dendríticas, um importante fator estruturante das comunidades lólicas é a dispersão (Brown e Swan, 2010). As ligações entre ramos dentro das redes possibilitam meios de dispersão para invertebrados aquáticos e outros animais (Strayer, 2006; Barták *et al.*, 2013), especialmente os não voadores (Fagan, 2002). Assim, hipotetiza-se que o fluxo de organismos tende a ser maior para os troncos principais devido sua maior conectividade e centralidade, enquanto áreas de cabeceiras se encontram mais isoladas (Fagan, 2002; Brown e Swan, 2010). Como consequência da alta conectividade de troncos principais, esses podem abrigar alta riqueza taxonômica (diversidade alfa), desde que o rio principal apresente condições ambientais semelhantes aos rios de menor tamanho na bacia, de modo que indivíduos derivados de trechos a montante consigam sobreviver, mesmo que em condições subótimas, por efeito de massa. Em contrapartida, áreas mais isoladas, como as cabeceiras, tenderiam a apresentar menor diversidade alfa, pois recolonizações seguindo extinções locais seriam lentas (Clarke *et al.*, 2008). Contudo, é importante ressaltar que tais fatores não evidenciam que ambientes com maior isolamento tenham pequena contribuição para a biodiversidade aquática em escalas maiores, já que a diversidade beta entre esses locais pode ser maior (Clarke *et al.*, 2008).

Riachos de cabeceira dentro de uma rede dendrítica, embora possam apresentar baixa riqueza taxonômica, poderiam exibir maior dissimilaridade entre si, apresentando maior diversidade beta quando comparados com a diversidade beta entre riachos centrais. Isso pode estar relacionado ao fato de que riachos de cabeceira são os mais isolados dentro da bacia hidrográfica, além de que características singulares das cabeceiras (e.g. tipo específico de substrato) podem proporcionar o ambiente adequado para algumas espécies especialistas (Clarke *et al.*, 2008; Brown e Swan, 2010). Tal hipótese implica em uma maior contribuição desses riachos para a diversidade regional (diversidade gama), já que cada local contribuiria com espécies distintas (Finn *et al.*, 2011). Essa proposição não foi amplamente testada, embora exista algum suporte empírico (Finn e Poff, 2005). Finn e colaboradores (2011), por exemplo, testaram a diferença da diversidade beta de macroinvertebrados entre riachos de cabeceiras e entre riachos maiores, obtendo como resultado maior dissimilaridade entre as cabeceiras do que entre riachos maiores tanto em nível populacional (marcadores genéticos) quanto de comunidade.

Em riachos maiores, além de maior riqueza taxonômica, é possível encontrar maior quantidade de *taxa raros* (Santoul *et al.*, 2005). Esse resultado pode estar relacionado à dispersão de indivíduos de outros ambientes para locais considerados não ótimos para a espécie (efeito de massa) (Shmida e Wilson, 1985; Sgarbi e Melo, 2018). Sgarbi e Melo

(2018) avaliaram a raridade de espécies de macroinvertebrados em riachos e encontraram evidências de que o excesso de espécies raras pode ser resultado do efeito de massa e do fluxo constante de indivíduos vindos de um habitat ao qual estão melhor adaptados. Em um gradiente de tamanho de rios esse fluxo é conduzido pela água por um processo chamado deriva (*drift*), cujos indivíduos são transportados de um ambiente a montante em que existe alta abundância do *taxon* para trechos com condições parcialmente distintas a jusante (Brown e Brussock, 1991; Naman *et al.*, 2016). Nesse contexto, é possível haver proporcionalmente maior raridade em riachos de ordens maiores, de espécies provenientes de riachos menores a montante, onde são abundantes (Santoul *et al.*, 2005).

Investiguei a raridade e as diversidades alfa e beta de macroinvertebrados em um gradiente de tamanho de riachos em uma mesma bacia hidrográfica. Minhas hipóteses são que i) riachos de tamanhos médios apresentem maior diversidade alfa dentro da bacia, ii) a diversidade beta será maior entre os riachos menores do que entre riachos maiores e iii) a ocorrência de espécies raras será proporcionalmente maior em riachos médios/grandes dentro da bacia. As hipóteses foram avaliadas por meio da análise de conjuntos de dados abrangendo gradientes de tamanho de riachos de diversas bacias hidrográficas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 CONJUNTOS DE DADOS

Os dados foram coletados através de repositórios de dados abertos, como Dryad e Figshare, além de bases de artigos como Scielo, Science Direct e Google Acadêmico, utilizando combinações de palavras-chave com os termos: “stream”, “rivers”, “macroinvertebrates” e “insects”. Também obtive conjuntos de dados citados em artigos e de pesquisadores associados.

Para o conjunto de dados ser incluído no estudo deveria atender alguns critérios, como a presença de diferentes riachos com diferentes tamanhos em uma mesma bacia hidrográfica definidos através da largura em metros, dados disponíveis, ambientes lóticos e permanentes e identificação em, no mínimo, nível de gênero. Alguns estudos que possuíam visivelmente mais de uma bacia hidrográfica foram separados para que cada bacia hidrográfica representasse um conjunto de dados, além disso em um dos casos um artigo separava riachos em áreas protegidas e não protegidas e também foram separados em duas bacias diferentes (Fig. 1). O maior destaque do trabalho está na escala do estudo, utilizando como réplica as bacias hidrográficas.

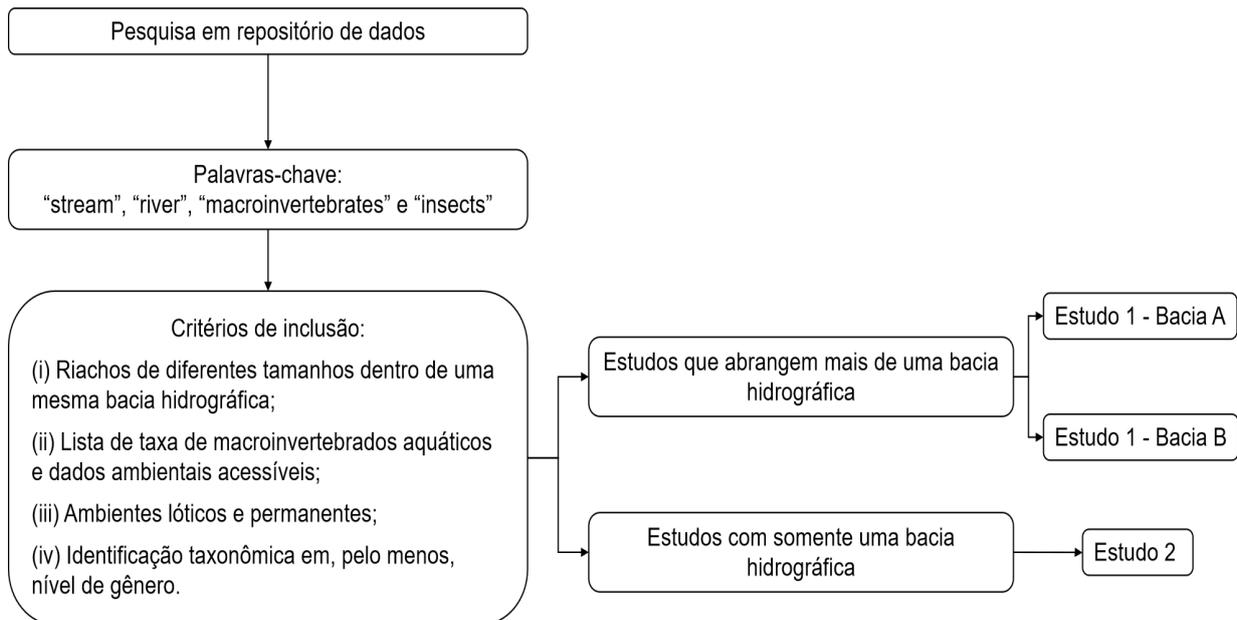


Figura 1- Metodologia da pesquisa dos conjuntos de dados e dos critérios exigidos para a inclusão no estudo. Nos casos em que o estudo abrangia visivelmente mais de uma bacia, as bacias foram consideradas separadamente de modo que cada uma representasse um conjunto de dados.

A identificação exigida para a pesquisa foi em, pelo menos, nível de gênero. Entretanto, em alguns conjuntos de dados, embora a maior parte dos indivíduos estivesse identificada em gênero ou espécie, alguns *taxa* estavam identificados a nível de família e também foram incluídos nas análises. Foram retidos estudos com dados de presença/ausência ou abundância de espécies. Também foram obtidas as informações ambientais quando disponíveis. Entre essas, foram selecionados apenas conjuntos de dados para os quais existiam caracterizações do tamanho dos riachos através de largura em metros. Nos casos em que as coletas foram realizadas em mais de uma estação do ano para os mesmos sítios, foram somados os dados por locais. Em um dos casos, uma das estações foi excluída, já que apresentava riachos distintos entre as estações. Em alguns conjuntos de dados, parte dos sítios amostrais que não possuíam dados importantes (tamanho de riacho, por exemplo) e outros que apresentavam corpos d'água lânticos e/ou intermitentes foram excluídos das análises.

Foram selecionados 23 conjuntos de dados/bacias hidrográficas com caracterização de tamanho do riacho através de largura em metros. Dessas, 20 bacias possuem dados de abundância e três de presença/ausência. Os dados incluídos no estudo são distribuídos ao redor do mundo, mas predominam na América do Sul e Ásia (Fig. 2).

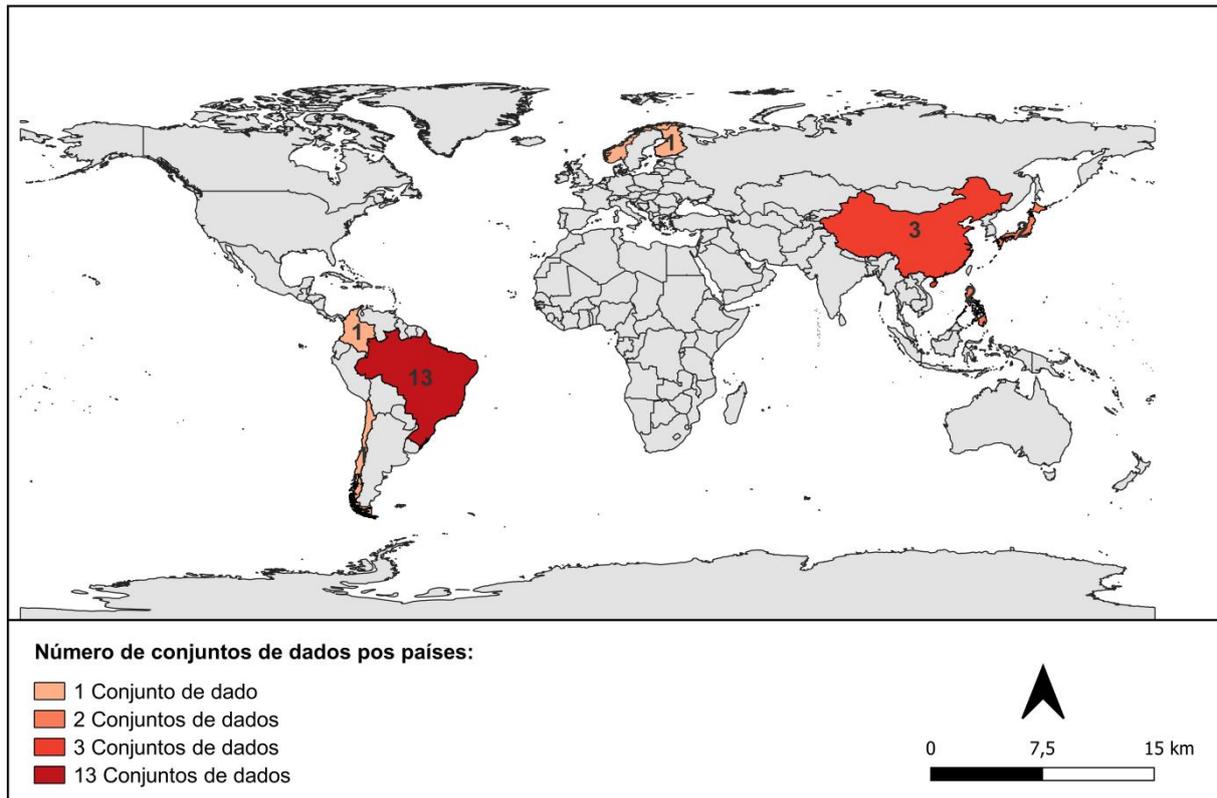


Figura 2 - Mapa de localização dos conjuntos de dados obtidos para análise de riqueza, raridade e diversidade beta de macroinvertebrados aquáticos.

2.2 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Avaliei se a riqueza de espécies de macroinvertebrados estava associada com tamanho de riacho usando Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) com distribuição de Poisson. O modelo incluiu termos lineares e quadráticos do tamanho dos riachos, tendo em vista a hipótese do comportamento modal da riqueza ao longo do gradiente de tamanho dos riachos dentro da bacia. Devido à utilização de dois termos para a largura nesse modelo, a variável foi centralizada e dividida pelo desvio padrão para diminuir a correlação entre elas e, para obtenção da forma quadrática, foi elevada ao quadrado. Como variáveis aleatórias, foram adicionadas ao modelo as bacias hidrográficas aninhadas aos estudos originais (cada estudo pode ter sido dividido em mais de uma bacia hidrográfica). Para essa análise foram utilizados dados de abundância e presença/ausência e largura dos riachos.

A diversidade beta foi avaliada em relação ao gradiente de tamanho de riachos. O valor de diversidade beta para cada sítio foi a média dos valores de dissimilaridade do sítio focal em relação aos seus dois sítios vizinhos (utilizando um tamanho de janela de três sítios) ao longo do gradiente de tamanho dos riachos dentro da mesma bacia hidrográfica. Sítios

nos extremos do gradiente não foram computados como sítios focais devido a presença de somente um vizinho (Fig. 3).

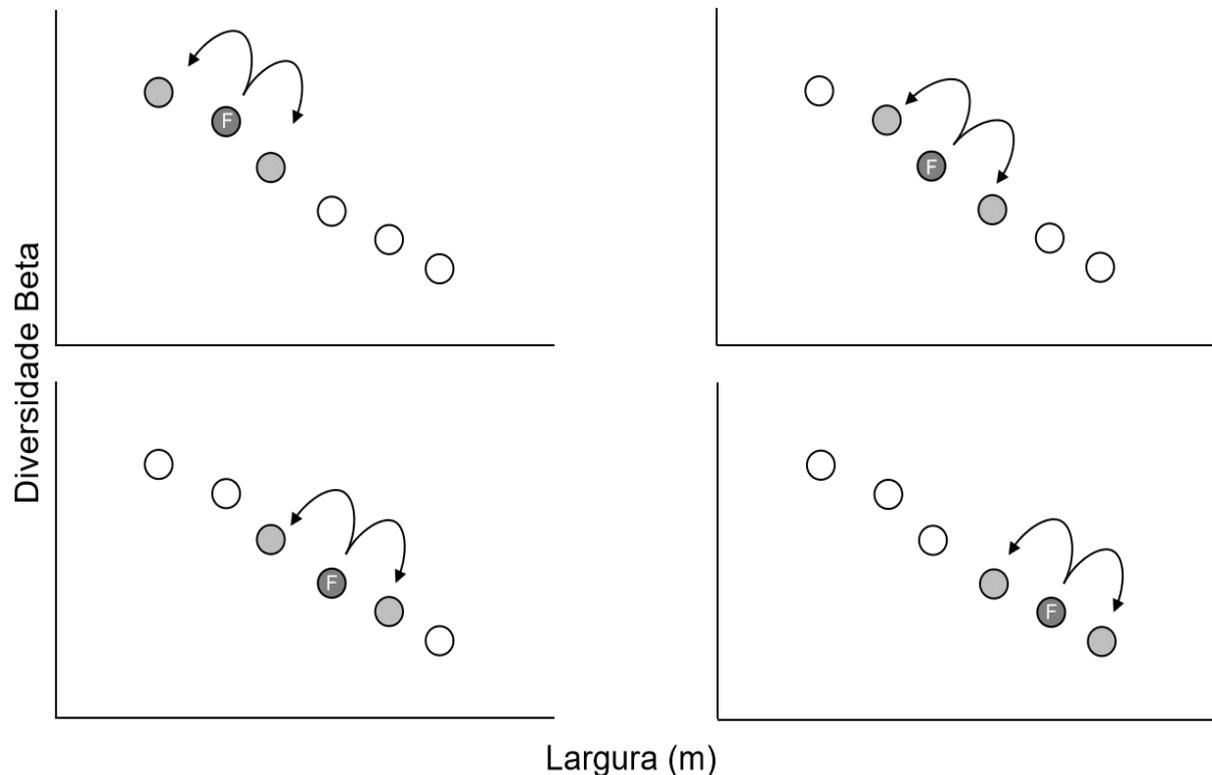


Figura 3 - Esquema do cálculo da diversidade beta em uma janela móvel de gradientes de larguras dos riachos. A diversidade beta foi calculada utilizando a média de dissimilaridade para cada sítio focal (F) em relação aos seus dois vizinhos mais próximos. Sítios nos extremos do gradiente, que possuem apenas um vizinho, não foram computados como sítios focais.

A diversidade beta foi calculada utilizando uma matriz de sítios por espécies e empregando a dissimilaridade de Bray-Curtis (dados de $\log(\text{abundância}+1)$). Por fim, ajustei um GLMM com distribuição beta utilizando a diversidade beta como variável resposta e a largura do riacho (em metros) como variável preditora (sem termo quadrático). Além disso, foram utilizadas as mesmas variáveis aleatórias do modelo de riqueza, com bacias hidrográficas aninhadas aos estudos originais. Para essa análise foram utilizados dados de abundância e largura dos riachos.

Diversos critérios podem ser utilizados para classificar espécies como raras. Em nosso estudo as espécies foram categorizadas como raras por meio de classes de abundância ≤ 2 , ≤ 3 e ≤ 4 para cada espécie em cada sítio amostrado. A comparação da proporção de espécies raras entre os riachos foi realizada através de um GLMM, com a proporção de raridade como variável resposta e tamanho dos riachos como variável preditora, além das variáveis bacias hidrográficas aninhadas aos estudos originais como variáveis aleatórias. Os dados foram transformados previamente com o intuito de evitar os

valores extremos de 0 e 1. Somente os dados de abundância e largura dos riachos foram selecionados para cálculo da raridade e as análises foram realizadas utilizando distribuição beta. Todas as análises foram realizadas através do ambiente R (R Core Team, 2023).

3. RESULTADOS

Os riachos/rios analisados variaram de 0,35 a 200 m em largura, com média de 7,52 m. A média de sítios amostrados por bacia foi de 13,13 riachos, com o menor conjunto de dados apresentando quatro riachos e o maior 55. A riqueza de espécies por sítio variou entre 1 e 72 espécies.

A hipótese de que a riqueza de espécies possui relação modal com tamanho de riachos não foi corroborada (termo quadrático: $z = 1,368$, $p = 0,171$). Entretanto, a riqueza de espécies variou conforme mudança da largura dos riachos (termo linear: $z = -4,294$, $p < 0,001$), com diminuição da riqueza conforme o tamanho do riacho aumenta (Fig. 4).

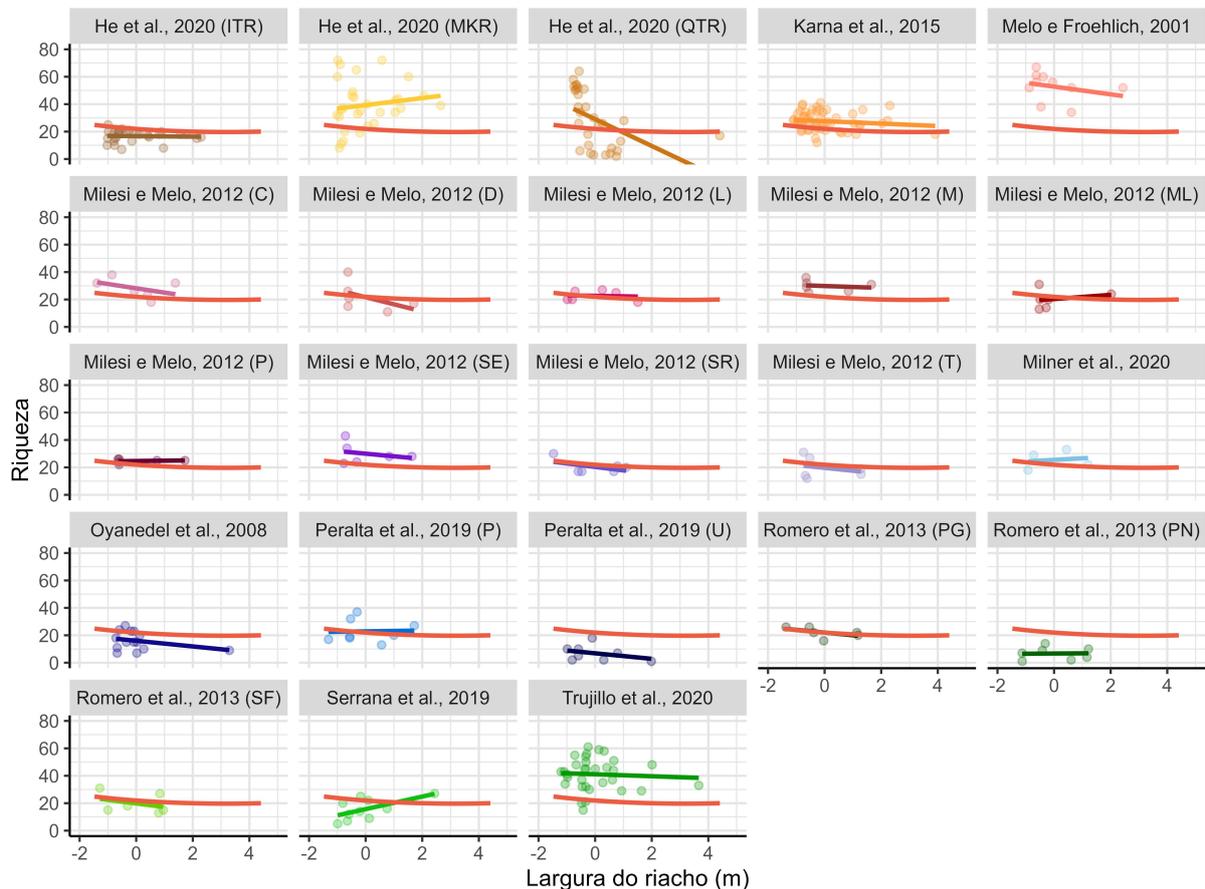


Figura 4 - Relação entre a riqueza de espécies de macroinvertebrados em cada bacia hidrográfica e a largura de riachos. A largura foi padronizada para evitar correlação entre as variáveis (centralizada e dividida pelo desvio padrão). Os pontos são os sítios amostrais, a linha vermelha é a tendência da riqueza geral e as demais linhas são para cada bacia hidrográfica. As siglas entre parênteses nos gráficos são as diferentes bacias de um mesmo estudo que foram separadas.

A diversidade beta calculada através de uma janela móvel no gradiente de tamanho de riachos não variou de forma consistente ($z = -1,086$, $p = 0,277$), havendo apenas tendência de diminuição da diversidade beta conforme o tamanho dos riachos aumenta (Fig. 5).

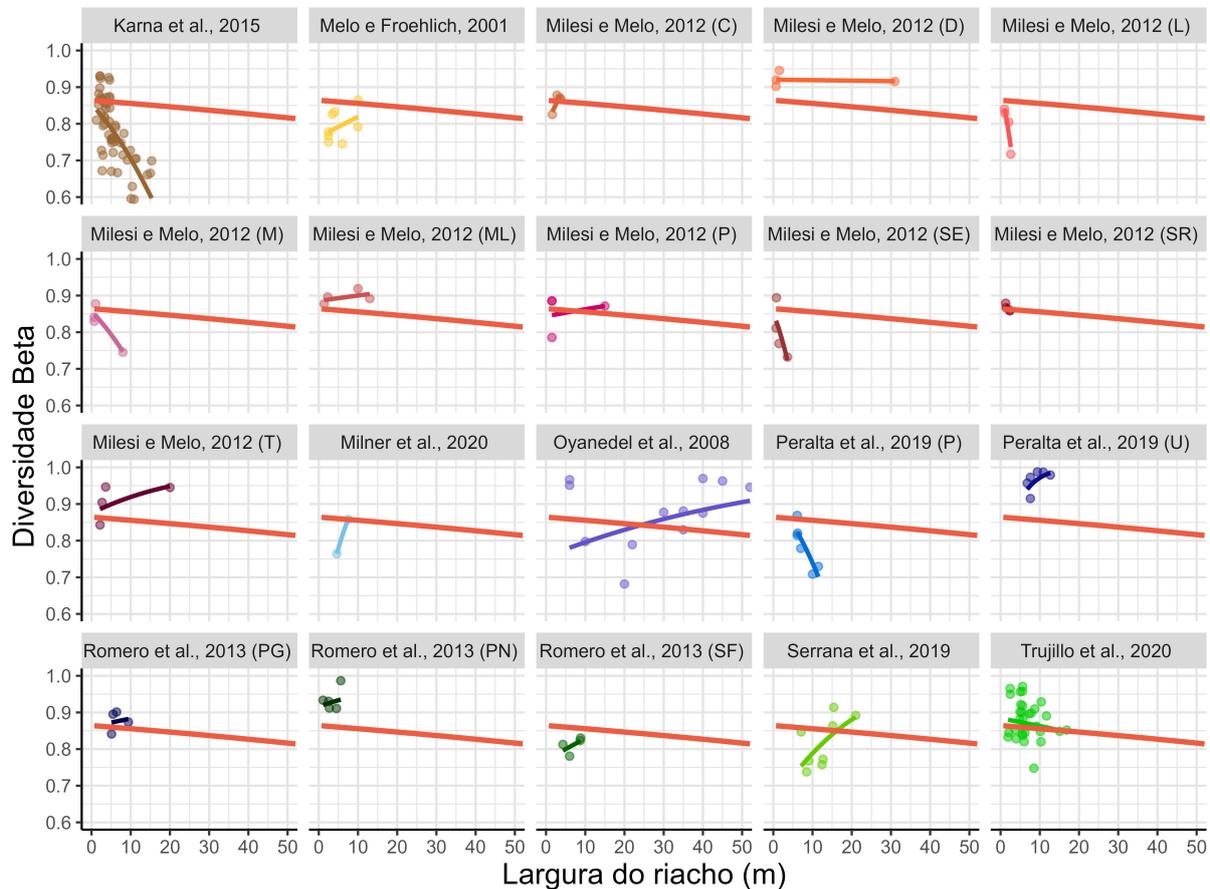


Figura 5 - Diversidade beta em cada bacia pelo gradiente de largura de riachos. Os pontos são os sítios amostrais e a linha vermelha é a tendência da diversidade beta geral. A diversidade beta foi calculada através da ordenação dos riachos por tamanho e obtendo a média de dissimilaridade de Bray-Curtis entre um riacho focal e seus dois vizinhos. As siglas entre parênteses nos gráficos são as diferentes bacias de um mesmo estudo que foram separadas.

A proporção de raridade de espécies para as três classes não apresentou variação significativa no gradiente de tamanhos de riachos (≤ 2 indivíduos: $z = -0,631$, $p = 0,528$; ≤ 3 : $z = -0,874$, $p = 0,382$; ≤ 4 : $z = -0,822$, $p = 0,411$). Entretanto, é possível verificar tendência de diminuição da raridade de espécies conforme o tamanho do riacho aumenta. A proporção média da raridade de espécies no estudo para as classes ≤ 2 e ≤ 3 foi abaixo de 50% (Figs. 6-7), enquanto a classe ≤ 4 obteve média próxima a 50% (Fig. 8).

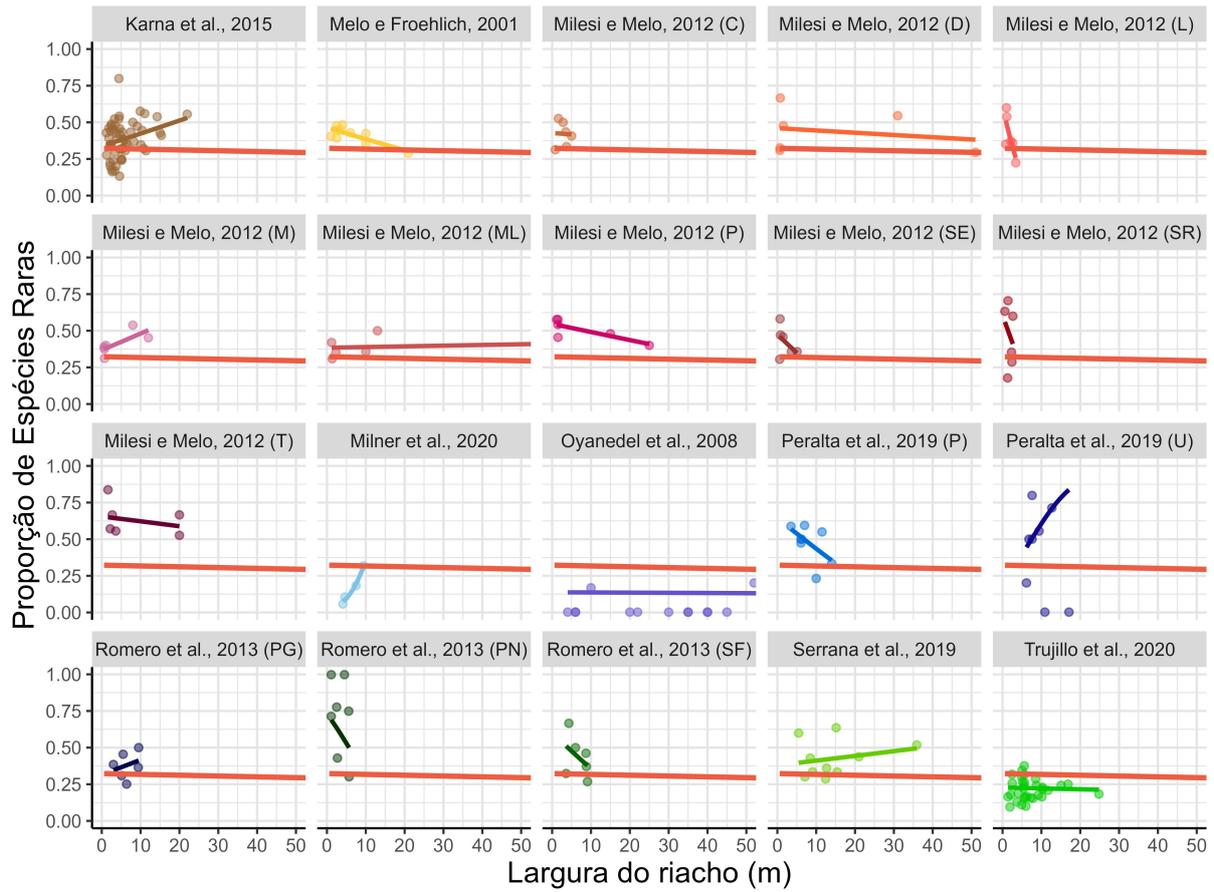


Figura 6 - Proporção de espécies raras utilizando a classe de abundância ≤ 2 ao longo do gradiente de larguras de riachos. Os pontos são sítios amostrais, a linha vermelha é o modelo para todos os estudos e as demais linhas são para cada bacia hidrográfica. As siglas entre parênteses nos gráficos são as diferentes bacias de um mesmo estudo que foram separadas.

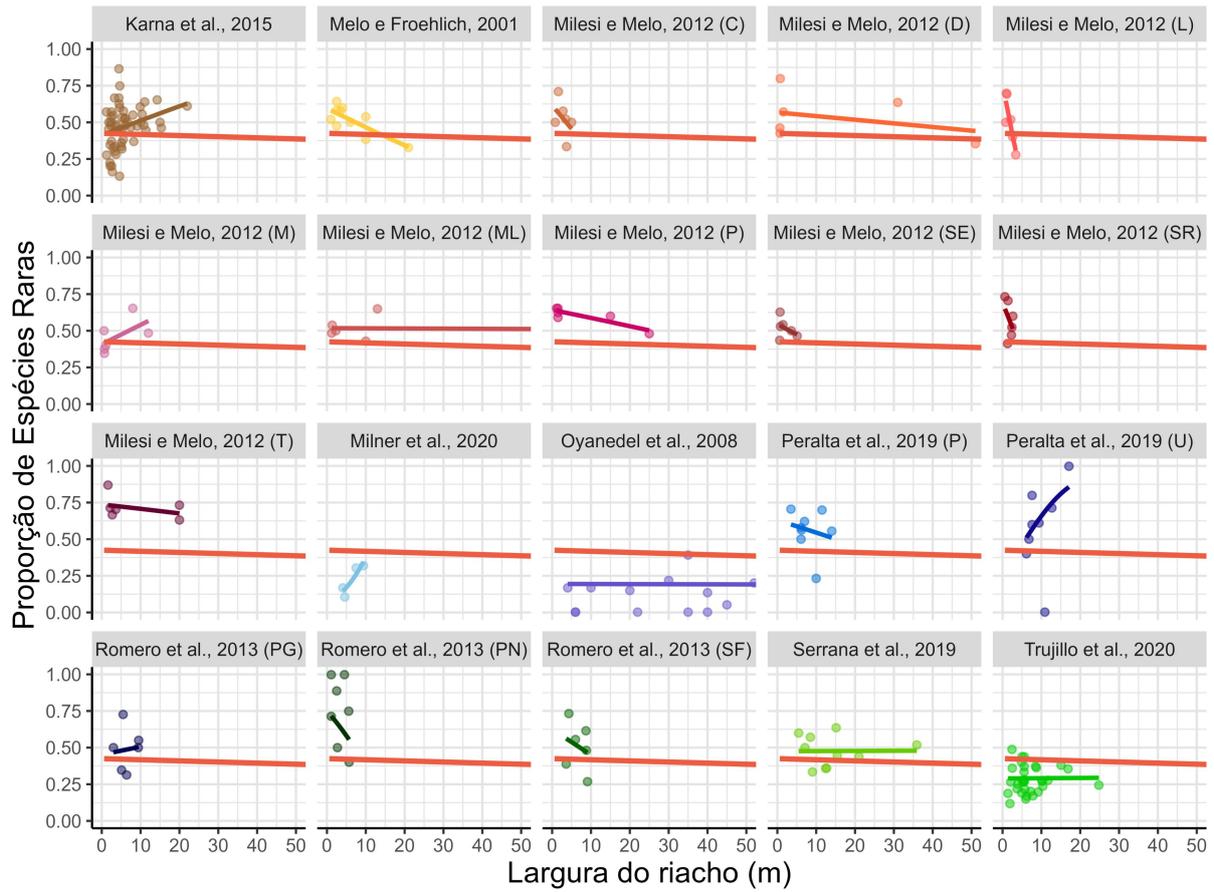


Figura 7 - Proporção de espécies raras utilizando a classe de abundância ≤ 3 ao longo do gradiente de larguras de riachos. Os pontos são sítios amostrais, a linha vermelha é o modelo para todos os estudos e as demais linhas são para cada bacia hidrográfica. As siglas entre parênteses nos gráficos são as diferentes bacias de um mesmo estudo que foram separadas.

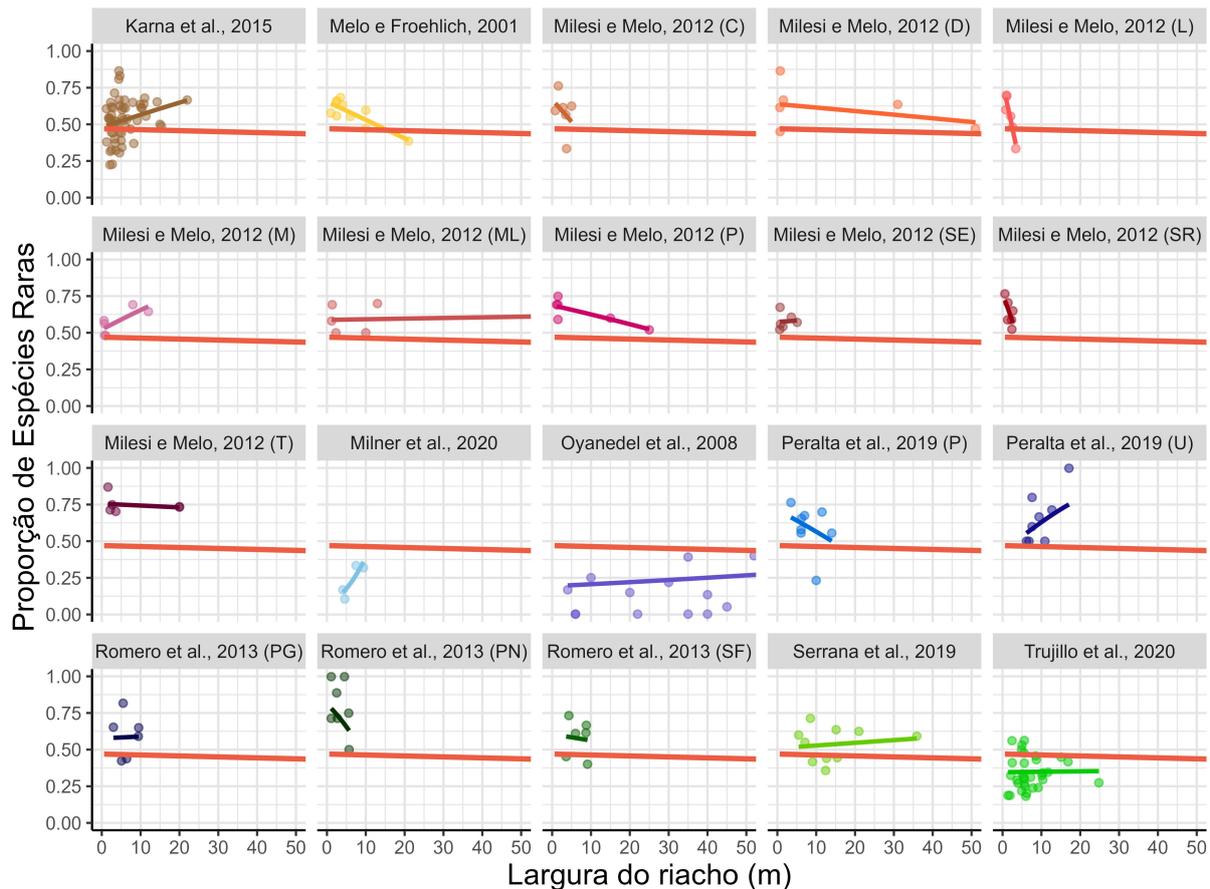


Figura 8 - Proporção de espécies raras utilizando a classe de abundância ≤ 4 ao longo do gradiente de larguras de riachos. Os pontos são sítios amostrais, a linha vermelha é o modelo para todos os estudos e as demais linhas são para cada bacia hidrográfica. As siglas entre parênteses nos gráficos são as diferentes bacias de um mesmo estudo que foram separadas.

4. DISCUSSÃO

A riqueza de espécies dos estudos analisados não mostrou tendência modal ao longo do gradiente de tamanho de riachos, mas foi maior em riachos menores, decrescendo conforme a largura desses ambientes aumenta. Com isso, rejeitou-se a hipótese de que riachos medianos em largura apresentariam maior riqueza taxonômica dentro da bacia hidrográfica. A diversidade beta não variou de forma consistente, apresentando apenas fraca tendência de diminuição conforme o tamanho dos riachos aumenta. Quanto à proporção de espécies raras, os resultados indicaram que as classes analisadas não apresentaram variação significativa, sendo possível verificar somente tendência leve de diminuição da raridade de espécies conforme o tamanho de riacho aumenta.

A riqueza de espécies tendeu a decrescer em riachos maiores. Esse resultado contrasta com Vannote *et al.* (1980), que sugeriram através do conceito do RCC que a riqueza de espécies é máxima em riachos médios. Em contrapartida, é importante destacar

que o gradiente teórico do RCC foram riachos de primeira a 12^a ordem, não necessariamente a mesma extensão de gradiente utilizado em nosso estudo. Ao longo dos anos, a hipótese de que riachos médios possuem maior diversidade foi amplamente testada e, embora corroborada em alguns casos (Arscott *et al.*, 2005; Heino *et al.*, 2005; Clark *et al.*, 2008), muitas das predições do RCC foram entendidas como circunstanciais e com aplicação limitada (Doretto *et al.*, 2020). Minshall e colaboradores (1985) testaram a influência do tamanho dos riachos na riqueza de espécies de macroinvertebrados aquáticos, obtendo como resultado maior riqueza em riachos médios dentro da amplitude de tamanhos estudados. O resultado corrobora com o RCC e é associado, pelos autores, a uma maior complexidade de variação de fatores abióticos como temperatura e composição de substrato. Clarke *et al.* (2008) em seu estudo acerca da diversidade de macroinvertebrados em cabeceiras, também encontraram resultados semelhantes quando analisaram 11 estudos em diferentes locais do mundo e constataram que em nove casos a maior riqueza de espécies ocorreu em riachos medianos, enquanto em um dos casos a maior riqueza taxonômica foi encontrada nos menores riachos e em outro em riachos grandes. Outros estudos realizados associando tamanho de riachos e biodiversidade encontraram relações positivas entre essas variáveis, sendo essa associação a mais comum entre elas (Vorste *et al.*, 2017).

Em revisão com 165 artigos associando tamanho dos riachos e biodiversidade, entre eles biodiversidade de macroinvertebrados e peixes, Vorste *et al.* (2017) encontraram que 53% dos estudos correlacionando essas variáveis apresentaram relações positivas, enquanto somente 7% obtiveram relações negativas. De fato, a relação positiva entre diversidade e tamanho de rio é bem conhecida para peixes e mais facilmente observada na literatura (Vorste *et al.*, 2017). Contudo, para macroinvertebrados a tendência foi mais fraca, com 43% das relações positivas e 22% negativas ou sem relação (Vorste *et al.*, 2017).

Embora menos comum, Cowie (1985) também não encontrou associação positiva entre tamanho e diversidade local, semelhantes aos nossos achados. Segundo Cowie (1985), o menor riacho analisado foi o que apresentou maior diversidade em termos de número de espécies residentes e média de riqueza de espécies por amostra. Tal resultado pode estar associado com a maior heterogeneidade de substrato e maior estabilidade de condições físicas no menor riacho analisado.

Vorste e colaboradores (2017) indicam, ainda, que não há um padrão universal entre tamanho e diversidade, especialmente quando 1/3 dos artigos revisados em seu estudo não defendem mecanismos que possam explicar tais padrões entre as variáveis. Além disso, 15% de todos os artigos sobre biodiversidade analisados não encontraram nenhum tipo de relação entre as variáveis ou não reportaram qualquer relação (5%). Em alguns casos, ainda que significativa, a relação positiva entre essas duas variáveis pode ser fraca, trazendo o

questionamento de quão biologicamente significativa é essa associação (Vorste *et al.*, 2017). Por outro lado, riachos maiores podem, muitas vezes, não serem adequadamente coletados, subestimando o número de espécies desses ambientes (Heino *et al.*, 2008).

Nesse cenário, alguns fatores podem contribuir para uma relação negativa entre riqueza de espécies e tamanho de riachos dentro de uma bacia hidrográfica (Meyer *et al.*, 2007). Por serem menores, esses ambientes são fortemente influenciados pelas condições locais e terrestres, podendo abrigar maior quantidade de habitats diferentes para as espécies, tanto em aspectos físico-químicos como biológicos (Herlihy *et al.*, 2005; Meyer *et al.*, 2007). Associado à forte influência terrestre, outro fator que pode contribuir para maior diversidade alfa em riachos menores é o fato de que esses ambientes possam concentrar maior quantidade e diversidade de recursos alimentares advindos da zona ripária (Meyer *et al.*, 2007). Além disso, os ambientes de cabeceira podem abrigar espécies especialistas e proporcionar refúgio para diversos *taxa*, já que esses locais costumemente apresentam baixa abundância de espécies competitivamente dominantes (Meyer *et al.*, 2007) e peixes invertívoros.

Por fim, nosso estudo reforça o perigo da simplificação das associações e a generalização de padrões de diversidade para ambientes aquáticos. Tal fato é reforçado no nosso estudo pela utilização de dados de localidades diferentes, cada um caracterizado por distintos elementos climáticos, elevações, topografias e outros fatores relevantes. Assim, destacamos a variabilidade das relações observadas, as quais podem se manifestar como relações positivas, negativas ou nenhuma relação entre tamanho de riachos e riqueza de espécies. Apesar de nossos resultados mostrarem diminuição da riqueza ao longo do gradiente de larguras, existe grande variabilidade entre os estudos e, portanto, outros mecanismos podem estar interferindo e influenciando a estruturação das comunidades.

A diversidade beta não apresentou tendência consistente entre riachos ao longo de um gradiente de tamanho, mas apenas tendência fraca de diminuição conforme aumento do tamanho dos riachos. Nas últimas décadas, estudos sobre diversidade beta se tornaram mais comuns (Anderson *et al.*, 2011), contudo, ainda há escassez no entendimento dos padrões e dos fatores que influenciam a diferenciação da biota numa região, principalmente em ecossistemas de riachos e com grupos de invertebrados (Al-Shami *et al.*, 2013).

Dentre os fatores que estruturam as diferenças entre comunidade de macroinvertebrados, destaca-se a distância espacial (geográfica ou pelo corredor de riachos) e as diferenças nas condições ambientais (tamanho do riacho e tipos de substrato). Clarke *et al.* (2008) afirmam que como consequência da estrutura espacial, a distância entre riachos de primeira ordem deve ser maior do que entre riachos de segunda ordem e assim por diante, influenciando na maior dissimilaridade entre sítios quanto mais distantes (Gomi *et al.*, 2002). Erman e Erman (1995), por exemplo, analisaram a composição de fauna de

Trichoptera em nascentes e encontraram que a composição desses ambientes é altamente individual, mesmo em nascentes de uma mesma bacia hidrográfica. Apesar do papel importante da distância na estruturação da comunidade, alguns estudos indicam que fatores ambientais podem influenciar mais fortemente os padrões do que fatores espaciais (Costa e Melo, 2008; Al-Shami *et al.*, 2013). Por exemplo, Costa e Melo (2008) mostraram que a diversidade beta de macroinvertebrados entre habitats (corredeiras, remansos, raízes submersas e musgos na interface água-ar) em um mesmo trecho de riacho foi consistentemente maior do que aquela entre locais distantes (< 6 km) dentro de um mesmo habitat. Dentre as condições ambientais, Al-Shami *et al.* (2013) obtiveram como resultado que o tamanho do riacho pode ser uma condição importante na determinação da diferenciação da fauna entre comunidades, contudo nossas análises não encontraram uma relação significativa entre tamanho de riacho e diversidade beta.

A tendência de maior dissimilaridade entre riachos pequenos pode ser explicada pelo maior isolamento, que pode acarretar no desenvolvimento de comunidades de espécies únicas (Erman e Erman, 1995) pois podem apresentar menores taxas de dispersão entre si (Brown e Swan, 2010), favorecendo a diferenciação entre comunidades. Nesse contexto, é importante ressaltar que embora a maioria das cabeceira sejam periféricas em uma bacia, alguns conjuntos de dados presentes no estudo possuem riachos menores que desaguam em rios maiores ou que não são considerados cabeceiras (ordens maiores que primeira ordem). Tais riachos podem ter interferido no resultado não significativo da análise, já que não apresentam o mesmo nível de isolamento e podem apresentar características ambientais diferentes dos riachos mais isolados da bacia.

Além do isolamento, outras condições que podem ter contribuído para a maior riqueza de espécies nesses riachos também podem ter colaborado para a tendência de dissimilaridade mais acentuada entre eles, como maior influência terrestre e a ampla variedade de condições ambientais, proporcionando uma maior heterogeneidade de habitats para serem colonizados por diferentes espécies (Meyer *et al.*, 2007; Clarke *et al.*, 2008). Segundo Richardson (2019), ambientes de cabeceira podem apresentar características distintas em geologia, elevação, vegetação e outros fatores, fazendo com que esses ambientes possam ser variados, ainda que pertençam a uma mesma região.

É importante ressaltar que geralmente tamanhos de riachos são correlacionados com outras variáveis não incluídas no nosso estudo e que podem ser importantes na explicação da estrutura da comunidade, como capacidade de dispersão, por exemplo (Vorste *et al.*, 2017). Uma das limitações do nosso estudo é que as distâncias entre os sítios amostrados não foram analisadas e isso pode ser importante no entendimento da limitação de dispersão dos macroinvertebrados aquáticos e no papel da influência de fatores espaciais na estruturação da comunidade.

Para a raridade de espécies, não houve diferença da proporção de espécies raras entre riachos de diferentes tamanhos, rejeitando nossa hipótese de que riachos maiores comportariam maior quantidade de espécies raras. Entretanto, em todas as três categorias (≤ 2 , ≤ 3 , ≤ 4) houve tendência negativa leve entre raridade de espécies e tamanho de riachos, com riachos menores apresentando maior raridade.

A proporção média da raridade de espécies no estudo para a classe ≤ 2 e ≤ 3 foi abaixo de 50%, enquanto a classe ≤ 4 obteve média próxima a 50%. Nosso resultado para a classe ≤ 4 se assemelha a achados de outros estudos que apresentaram raridade de espécies próxima ou maior que 50% (Santoul *et al.*, 2005; Sgarbi e Melo, 2018; Alter *et al.*, 2019). Tal padrão é habitual, com muitas comunidades compostas por poucas espécies comuns e muitas espécies raras (Magurran, 2006).

Nosso achado de pequena tendência de maior raridade em riachos pequenos contrasta com algumas evidências documentadas na literatura. Santoul *et al.* (2005) enfatizam em seus resultados a influência de variáveis como ordem e elevação do riacho na raridade de animais aquáticos, encontrando maior raridade de espécies em rios de ordens maiores, tanto para peixes quanto para invertebrados. Por outro lado, Davies *et al.* (2008) analisaram a biodiversidade em cinco tipos de corpos d'água (entre eles riachos menores e rios maiores) em uma área de estudo agrícola e encontraram resultados relacionados a raridade semelhantes aos nossos achados, com rios maiores apresentando maior riqueza, entretanto baixa raridade quando comparados com riachos menores.

A variação da proporção de espécies raras pode ser explicada, em grande parte, por componentes ambientais (Sgarbi e Melo, 2018). Riachos podem apresentar grandes variações de características (Allan e Castillo, 2007), proporcionando uma variedade de diferentes microhabitats através da heterogeneidade ambiental. Por exemplo, Sgarbi e Melo (2018) avaliaram os efeitos de habitat, tamanho de riacho e intervalo de tempo e observaram que a raridade de espécies em seu estudo foi melhor explicada pelo tipo de habitat, com espécies raras em um habitat sendo comuns em outro tipo de habitat. Nesse contexto, espécies comuns em riachos maiores podem se manter com baixas abundâncias em riachos pequenos.

Além da heterogeneidade ambiental, pode-se esperar que espécies raras sejam mais especialistas em seus habitats (Pandit *et al.*, 2009; Siqueira *et al.*, 2012), o que pode auxiliar na explicação de maior ocorrência de raridade em riachos menores, já que esses ambientes podem possuir características únicas (Clarke *et al.*, 2008; Brown e Swan, 2010). Já as espécies comuns, sendo generalistas, podem apresentar maior densidade dentro da comunidade (Brown, 1984). Além disso, ambientes menores são especialmente suscetíveis a distúrbios (Meyer *et al.*, 2007), o que pode influenciar a abundância e raridade das populações presentes nesses locais.

É importante destacar que o tamanho dos riachos sozinho não explicou os padrões de raridade de espécies para as três classes de raridade utilizadas. Segundo Gaston (1994), a raridade de muitas espécies é provavelmente resultado da combinação de diversos fatores. Assim, outras variáveis ambientais não incluídas no estudo podem possuir importância na estruturação da raridade nas comunidades, especialmente em ambientes com condições tão diversas como os riachos.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos resultados evidenciam maior riqueza de espécies e tendência leve de maior raridade em riachos de cabeceira dentro de uma bacia hidrográfica. Além disso, observamos tendência leve de maior diversidade beta entre riachos de cabeceira dentro de uma bacia hidrográfica. Nossos resultados destacam a importância desses riachos para a diversidade do ecossistema e a relevância de estudá-los para o entendimento da estruturação das comunidades.

Embora padrões de diversidade e raridade sejam tópicos importantes da ecologia de comunidades e venham recebendo maiores destaques nos últimos anos, a grande importância da nossa pesquisa está relacionada ao fato de que poucos estudos analisaram essas variáveis em gradientes de tamanho de riachos em escalas maiores, utilizando replicação em escala adequada (bacias hidrográficas) em diferentes regiões do globo, como foi nosso caso. Apesar disso, uma limitação do estudo foi o fato de que dados espaciais e outros dados ambientais não foram analisados, variáveis que podem ser consideradas em estudos futuros.

REFERÊNCIAS

Allan, J.D. & Castillo, M.M. (2007). Stream ecology: structure and function of running waters. *Springer*.

Al-Shami, S.A., Heino, J., Che Salmah, M.R., Abu Hassan, A., Suhaila, A.H. & Madrus, M.R. (2013). Drivers of beta diversity of macroinvertebrate communities in tropical forest streams. *Freshwater Biology*, 58(6), 1126-1137, doi:10.1111/fwb.12113.

Alther, R., Thompson, C., Lods-Crozet, B. & Robinson, C.T. (2019). Macroinvertebrate diversity and rarity in non-glacial Alpine streams. *Aquatic Sciences*, 81(3), <https://doi.org/10.1007/s00027-019-0642-3>.

Anderson, J. M., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C. & Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of B diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19-28.

Arscott, D.B., Tockner, K. & Ward, J.V. (2005). Lateral organization of aquatic invertebrates along the corridor of a braided floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, 24(4), 934-954.

Barták, V., Vorel, A., Símova, P & Pus, V. (2013). Spatial spread of Eurasian beavers in river networks: a comparison of range expansion rates. *Journal of Animal Ecology*, 82(3), 587-597, doi: 10.1111/1365-2656.12040.

Benda, L. N., Poff, N. L., Miller, D., Dunne, T., Reeves, G., Pess, G. & Pollock, M. (2004). The network dynamics hypothesis: how channel networks structure riverine habitats. *BioScience*, 54(5), 413-427.

Boulton, A.J. (2003). Parallels and contrasts in the effect of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, 48, 1173-1185.

Brown, A.V. & Brussock, P.P. (1991). Comparisons of benthic invertebrates between riffles and pools. *Hydrobiologia*, 220, 99-108.

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

Brown, J.H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124(2), 255-279.

Clarke, A., Mac Nally, R., Bond, N. & Lake, P.S. (2008). Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology*, 53, 1707-1721.

Costa, C., Ide, S. & Simonka, C.E. (2006). Insetos imaturos. Metamorfose e identificação. *Editora Holos*, Ribeirão Preto.

Costa, S.S. & Melo, A.S. (2008). Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia*, 598, 131-138.

Cowie, B. (1985). An analysis of changes in the invertebrate community along a southern New Zealand montane stream. *Hydrobiologia*, 120, 35-46.

- Dala-Corte, R. B., Becker, F. G., & Melo, A. S. (2017). The importance of metacommunity processes for long-term turnover of riffle-dwelling fish assemblages depends on spatial position within a dendritic network. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(1), 101-115.
- Davies, B.R., Biggs, J., Williams, P.J., Lee, J.T. & Thompson, S. (2008). A comparison of the catchment sizes of rivers, streams, ponds, ditches and lakes: implications for protecting aquatic biodiversity in an agricultural landscape. *Hydrobiologia*, 597, 7-17.
- Doretto, A., Piano, E. & Larson, C.E. (2020). The river continuum concept: lessons from the past and perspective for the future. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 77, 1853-1864.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M. O., Kawabata, Z., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A., Soto, D., Stiassny, M.L.J. & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81(2), 163-182.
- Erman, N. A. & Erman, D. C. (1995). Spring Permanence, Trichoptera Species Richness, and the Role of Drought. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 68(2), 50-64.
- Fagan, W.F. (2002). Connectivity, fragmentation and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology*, 83(12), 3243-3249.
- Finn, D.S. & Poff, L. (2005). Variability and convergence in benthic communities along the longitudinal gradients of four physically similar Rocky Mountain streams. *Freshwater Biology*, 50, 243-261.
- Finn, D.S., Bonada, N., Múrria, C. & Hughes, J.M. (2011). Small but might: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(4), 963-980.
- Gaston, K. J. (1994). *Rarity*. Chapman and Hall.
- Gomi, T., Sidle, R. C. & Richardson, J. S. (2002). Understanding Processes and Downstream Linkages of Headwater Systems. *BioScience*, 52(10), 905-916.
- Grant, E.H.C., Lowe, W.H. & Fagan, W.F. (2007). Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, 10, 165-175.
- Heino, J., Grönroos, M., Ilmonen, J., Karhu, T., Niva, M. & Paasivirta, L. (2013). Environmental heterogeneity and B diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. *Freshwater Biology*, 32(1), 142-154.
- Heino, J., Melo, A.S., Bini, L.M., Altermatt, F., Al-Shami, S.A., Angeler, D.G., Bonada, N., Brand, C., Callisto, M., Cottenie, K., Dangles, O., Dudgeon, D., Encalada, A., Göthe, E., Grönroos, M., Hamada, N., Jacobsen, D., Landeiro, V.L., Ligeiro, R., Martins, R.T., Miserendino, M.L., Rawi, C.S.M., Rodrigues, M.E., Roque, F.O., Sandin, L., Schmera, D., Sgarbi, L.F., Simaika, J.P., Siqueira, T., Thompson, R.M. & Townsend, C. (2015). A comparative analysis reveals weak relationship between ecological factors and beta diversity of streams insect metacommunities at two spatial levels. *Ecology and Evolution*, 5(6), 1235-1248.

- Heino, J., Mykrä, H. & Kotanen, J. (2008). Weak relationship between landscape characteristics and multiple facets of stream macroinvertebrate biodiversity in a boreal drainage basin. *Landscape Ecology*, 23, 417-426.
- Heino, J., Paavola, R., Virtanen, R. & Muotka, T. (2005). Searching for biodiversity indicators in running waters: do bryophytes, macroinvertebrates and fish show congruent diversity patterns? *Biodiversity and Conservation*, 14, 415-428.
- Herlihy, A.T., Gerth, W.J., Li, J. & Banks, J.L. (2005). Macroinvertebrate community response to natural and forest harvest gradients in western Oregon headwater streams. *Freshwater Biology*, 50, 905-919.
- Magurran, A.E. Measuring biological diversity. (2006). *Blackwell Publishing*. 256p.
- Mauad, M., Miserendino, M.L., Risso, M.A. & Massaferro, J. (2015). Assessing the performance of macroinvertebrate metrics in the Challhuaco-Nireco System (Northern Patagonia, Argentina). *Iheringia*, 105(3), 348-358.
- Melo, A.S. & Froehlich, C.G. (2001). Macroinvertebrates in neotropical streams: richness patterns along a catchment and assemblage structure between 2 seasons. *Journal of the North American Benthological Society*, 20(1), 1-16.
- Meyer, J.L., Strayer, D.L., Wallace, J.B., Eggert, S.L., Helfman, G.S. & Leonard, N.E. (2007). The contribution of headwater streams to biodiversity in river networks. *Journal of the American Water Resources Association*, 43(1), 86-103.
- Minshall, G.W., Petersen, R.C. & Nimz, C.F. (1985). Species richness in streams of different size from the same drainage basin. *The American Naturalist*, 125(1), 16-38.
- Naman, S.M., Rosenfeld, J.S. & Richardson, J.S. (2016). Causes and consequences of invertebrate drift in running waters: from individuals to populations and trophic fluxes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73, 1292-1305.
- Pandit, S.B., Kolasa, J. & Cottenie, K. (2009). Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology*, 90(8), 2253-2262.
- R Core Team (2023). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
- Richardson, J. S. (2019). Biological Diversity in Headwater Streams. *Water*, 11(2), <https://doi.org/10.3390/w11020366>.
- Santoul, F., Figuerola, J., Mastroiello, S. & Céréghino, R. (2005). Patterns of rare fish and aquatic insects in a southwestern French river catchment in relation to simple physical variables. *Ecography*, 28, 307-314.
- Seymour, M., Fronhofer, E.A. & Altermatt, F. (2015). Dendritic network structure and dispersal affect temporal dynamics of diversity and species persistence. *Oikos*, 124, 908-916.
- Sgarbi, L.F. & Melo, A.S. (2018). You don't belong here: explaining the excess of rare species in terms of habitat, space and time. *Oikos*, 127, 497-506.
- Shmida, A. & Wilson, M.V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12, 1-20.

Siqueira, T., Bini, L.M., Roque, F.O., Couceiro, S.R.M., Trivinho-Strixino, S. & Cottenie, K. (2012). Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography*, 35, 183-192.

Statzner, B. & Higler, B. Questions and comments on the river continuum concept. (1985). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42, 1038-1044.

Strayer, D.L. (2006). Challenges for freshwater invertebrate conservation. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(2), 271-287.

Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130-137.

Vorste, R., V., McElmurray, P., Bell, S., Eliason, K.M. & Brown, B.L. (2017). Does stream size really explain biodiversity patterns in lotic systems? A call for mechanistic explanations. *Diversity*, 9(26), doi:10.3390/d9030026.

Wiberg-Larsen, P., Brodersen, K.P., Birkholm, S., Grons, P.N. & Skriver, J. (2000). Species richness and assemblage structure of Trichoptera in Danish streams. *Freshwater Biology*, 43, 633-647.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Artigos selecionados para análise de diversidade alfa, diversidade beta e raridade de espécies de macroinvertebrados em gradientes de tamanho de riachos.

Autores	Ano	Local	Riachos	Divisão de bacias	Larguras (m)	Natureza dos dados	Riqueza
He <i>et. al.</i>	2020	China	90 ¹	3	0,35 a 23,33	0/1	2 a 72
Karna <i>et. al.</i>	2015	Finlândia e Noruega	55	Não foram divididos	1,2 a 22	Abundância	12 a 41
Melo & Froehlich	2001	Brasil	10	Não foram divididos	1 a 21	Abundância	34 a 67
Milesi & Melo	2012 ² , 2014	Brasil	54	9	0,6 a 92	Abundância	11 a 43
Milner <i>et. al.</i>	2020	Japão	6 ³	Não foram divididos	4,1 a 9,4	Abundância	18 a 33
Oyanedel <i>et. al.</i>	2008	Chile	14	Não foram divididos	4 a 200	Abundância	7 a 27
Peralta <i>et. al.</i>	2019	Filipinas	16	2	3,5 a 17,1	Abundância	1 a 37
Romero <i>et. al.</i>	2013	Brasil	20	3	1,1 a 9,5	Abundância	1 a 31
Serrana <i>et. al.</i>	2019	Japão	10	Não foram divididos	5,48 a 35,9	Abundância	5 a 27
Trujillo <i>et. al.</i>	2020	Colômbia	32	Não foram divididos	1,4 a 24,8	Abundância	15 a 61

¹Dois riachos foram descartados por falta de informação.²Dados da dissertação de mestrado: Influência da posição espacial de pequenos tributários e de confluências sobre a assembleia de insetos aquáticos.³4 riachos permanentes e 2 intermitentes.

Referências dos dados utilizados:

- He, S., Soininen, J., Chen, K. & Wang, B. (2020). Environmental factors override dispersal-related factors in shaping diatom and macroinvertebrate communities within stream networks in China. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8(14), doi: 10.3389/fevo.2020.00141.
- Kärnä, O.M., Grönroos, M., Antikainen, H., Hjort, J., Ilmonen, J., Paasivirta, L & Heino, J. (2015). Inferring the effects of potential dispersal routes on the metacommunity structure of stream insects: as the crow flies, as the fish swims or as the fox runs? *Journal of Animal Ecology*, 84, 1342-1353.
- Melo, A.S. & Froehlich, C.G. (2001). Macroinvertebrates in neotropical streams: richness patterns along a catchment and assemblage structure between 2 seasons. *Journal of the North American Benthological Society*, 20(1), 1-16.
- Milesi, S.V. & Melo, A.S. (2014). Conditional effects of aquatic insects of small tributaries on mainstream assemblages: position within drainage network matters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71, 1-9.
- Milner, A.M., Docherty, C., Windsor, F.M. & Tojo, K. (2020). Macroinvertebrate communities in streams with contrasting water sources in the Japanese Alps. *Ecology and Evolution*, 10, 7812-7825.
- Oyanedel, A., Valdovinos, C., Azócar, M., Moya, C., Mancilla, G., Pedreros, P. & Figueroa, R. (2008). Patrones de distribución espacial de los macroinvertebrados bentónicos de la cuenca del río Aysen (Patagonia Chilena). *Gayana*, 72(2), 241-257.
- Peralta, E.M., Belen, A.E., Buenaventura, G.R., Cantre, F.G.G., Espiritu, K.G.R., De Vera, J.N.A., Perez, C.P., Tan, A.K.V., Jesus, I.B.B., Palomares, P., Briones, J.C.A., Ikeya, T., Magbanua, F.S., Papa, R.D.S. & Okuda, N. (2019). Stream benthic macroinvertebrate assemblages reveal the importance of a recently established freshwater protected area in a Tropical Watershed. *Pacific Science*, 73(3), 305-320.
- Romero, R.M., Ceneviva-Bastos, M., Baviera, G.H. & Casatti, L. (2013). Community structure of aquatic insects (Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera) in Cerrado streams of Paraguay, Paraná and São Francisco river basins. *Biota Neotropica*, 13(1), 97-107.
- Serrana, J.M., Miyake, Y., Gamboa, M. & Watanabe, K. (2019). Comparison of DNA metabarcoding and morphological identification for stream macroinvertebrate biodiversity assessment and monitoring. *Ecological Indicators*, 101, 963-972.
- Trujillo, J.D.G., Saito, V.S., Petsch, D., Muñoz, I. & Sabater, S. (2020). Historical legacies and contemporary processes shape beta diversity in Neotropical montane streams. *Journal of Biogeography*, 1-17.