



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde  
Departamento de Ciências Ambientais  
CURSO DE BACHARELADO EM GESTÃO E ANÁLISE AMBIENTAL  
Rod. Washington Luís, Km. 235 – Cx. Postal. 676  
CEP: 13565-905 – São Carlos – SP – Fone: (016) 3351-9776



PROJETO DE PESQUISA - MONOGRAFIA II

**ENTENDENDO A DESPROPORCIONALIDADE DE MACROINVERTEBRADOS  
AQUÁTICOS EM RELAÇÕES TAMANHO-DENSIDADE EM RIACHOS DE MATA  
ATLÂNTICA**

Aluna: Julia Maria Braga

Orientador: Dr. Victor Satoru Saito

**SÃO CARLOS - SP  
2024**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS AMBIENTAIS  
CURSO DE BACHARELADO EM GESTÃO E ANÁLISE AMBIENTAL**

**ENTENDENDO A DESPROPORCIONALIDADE DE MACROINVERTEBRADOS  
AQUÁTICOS EM RELAÇÕES TAMANHO-DENSIDADE EM RIACHOS DE MATA  
ATLÂNTICA**

**Julia Maria Braga**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Departamento de Ciências Ambientais da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Gestão e Análise Ambiental.

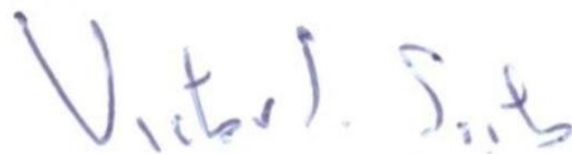
Orientador: Dr. Victor Satoru Saito

**SÃO CARLOS-SP  
2024**

**ENTENDENDO A DESPROPORCIONALIDADE DE MACROINVERTEBRADOS  
AQUÁTICOS EM RELAÇÕES TAMANHO-DENSIDADE EM RIACHOS DE MATA  
ATLÂNTICA**

**JULIA MARIA BRAGA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado em 18 de setembro de 2024 ao Departamento de Ciências Ambientais da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Gestão e Análise Ambiental.

A handwritten signature in blue ink that reads "Victor Saito". The signature is written in a cursive style.

Orientador: Dr. Victor Satoru Saito

Co-orientador: Dr. José Leonardo da Silva Mello

## RESUMO

A Teoria Metabólica é uma das principais teorias utilizadas para compreender as redes tróficas e os fluxos de energia nos ecossistemas. De modo geral, é esperada uma diminuição da densidade populacional à medida que o tamanho corpóreo individual das espécies aumenta, sustentando dessa forma o fluxo de energia que deve fluir dos organismos menores para os maiores. Nesse estudo, buscamos compreender a desproporcionalidade em relações Tamanho-Densidade de macroinvertebrados observada em riachos de Mata Atlântica, potencialmente influenciadas pelas singularidades funcionais dos táxons. Para isso, foram calculados os resíduos positivos do SDR (Relação de Tamanho-Densidade) e compiladas as características funcionais de cada espécie, a fim de encontrar uma relação entre a maior abundância populacional e estratégias de forrageio específicas. Embora a tendência geral tenha mostrado uma relação negativa entre tamanho e abundância, como era esperado, alguns táxons exibiram uma abundância maior do que o previsto para suas massas corporais médias. A análise também indicou que a singularidade funcional (estratégias funcionais raras) não está associada a maiores abundâncias. No entanto, identificamos combinações específicas de características funcionais relacionadas à maior biomassa em Trichoptera, como garras anais, presença de glândula de lodo, construtores de casa fixa e hábito alimentar coletor-filtrador. Esses achados sugerem que certas combinações de características podem favorecer a abundância desproporcional de alguns táxons.

**Palavras-chave:** Macroinvertebrados; Riachos Neotropicais; Teoria Metabólica; Redes tróficas; Diversidade Funcional.

## **ABSTRACT**

Metabolic Theory is one of the main theories used to understand trophic webs and energy flows in ecosystems. In general, a decrease in population density is expected as the individual body size of species increases, thus sustaining the flow of energy that must flow from smaller to larger organisms. In this study, we sought to understand the disproportionality in macroinvertebrate size-abundance relationships observed in Atlantic Forest streams, potentially influenced by the functional singularities of the taxa. Although the general trend was a negative relationship between size and abundance, some taxa showed higher abundance than expected for their average body masses. The analysis also indicated that functional uniqueness is not associated with higher abundances. However, we identified specific combinations of functional traits related to higher biomass in Trichoptera, such as anal hooks, silk gland, retreats builder and collector-filter feeding habit. These findings suggest that certain combinations of traits may favor the disproportionate abundance of some taxa.

**Keywords:** Macroinvertebrates; Neotropical Streams; Metabolic Theory; Trophic Webs.

## SUMÁRIO

<b>SUMÁRIO</b>	<b>6</b>
<b>1. Introdução</b>	<b>7</b>
<b>2. Objetivos</b>	<b>14</b>
2.1. Objetivo Geral	14
2.2. Objetivos Específicos	14
<b>3. Revisão Bibliográfica</b>	<b>15</b>
<b>4. Metodologia</b>	<b>20</b>
4.1. Área de Estudo	20
4.2. Coleta de dados	23
4.3. Análise de Dados	24
<b>5. Resultados</b>	<b>28</b>
5.1. Diversidade e Abundância	28
5.2. Relação de Tamanho-Densidade (SDR)	29
5.3. Singularidade Funcional	31
5.4. PCA das Características Funcionais	32
5.5. Trichoptera	34
<b>6. Discussão</b>	<b>38</b>
<b>7. Conclusão</b>	<b>45</b>
<b>8. Referências Bibliográficas</b>	<b>46</b>

## 1. Introdução

O conceito de teias alimentares constitui um objeto de estudos que desperta grande interesse na ecologia trófica, sendo uma representação prática de processos ecológicos adaptativos e complexos (GARVEY; WHILES, 2016; DUNNE, 2006). Entende-se como teias alimentares as interações diretas e indiretas entre espécies em diferentes níveis tróficos, que permitem os fluxos de energia e matéria, pelas quais também é possível prever e compreender os padrões que regem o contínuo funcionamento dos ecossistemas (DUNNE, 2006; PIMM, 1982). Além disso, a estrutura das teias alimentares e suas dinâmicas dizem muito sobre a estabilidade e resiliência de um ecossistema, ao agregar relações críticas da dinâmica de espécies, a estrutura e a função das teias tornam-se fortemente relacionadas (PIMM, 1982; SAITO et al., 2024). Por fim, entender as dinâmicas ecossistêmicas pela perspectiva das teias alimentares é uma estratégia aliada à conservação de espécies e de áreas naturais, uma vez que a biodiversidade molda a eficiência da comunidade na obtenção de recursos, produção de biomassa e ciclagem de nutrientes essenciais, processos que estão sofrendo mudanças frente à atual crise ambiental (CARDINALE et al., 2012).

Em particular nos ecossistemas de riachos, as teias alimentares possuem uma complexidade destacada. Sendo um ambiente de contínuo fluxo de água e com elevada heterogeneidade, estabelecem-se teias alimentares dinâmicas, com ligações, estruturas e táxons que se alteram através do tempo e do espaço (THOMPSON; DUNNE, 2012). Devido ao sistema de redes dendríticas que organiza as metacomunidades de riachos, esses ambientes formam sistemas altamente conectados, compostos por múltiplos níveis hierárquicos. Essa estrutura influencia diretamente a dinâmica dos ecossistemas aquáticos, afetando a distribuição de

espécies, o fluxo de energia e a conectividade dos habitats (REUTER et al., 2010). Como resultado, tem-se um ecossistema dependente de processos em diferentes escalas espaciais e temporais, e que não conseguem ser representados pela simplicidade de redes tróficas estáticas (REUTER et al., 2010; MOTTA; UIEDA, 2005).

Descrever teias alimentares em riachos neotropicais é ainda mais difícil, uma vez que são sistemas extremamente diversos, o que dificulta generalizações (BOYERO, 2009). No Brasil, os riachos da Mata Atlântica representam esse tipo de ambiente, e ocupam regiões já amplamente desmatadas, com paisagens modificadas e um nível crescente de perturbações causadas principalmente pela expansão da monocultura (JOLY et al., 2014). Dessa forma, entender as teias alimentares em ambientes ainda bem preservados é o primeiro passo para prever como elas irão se comportar frente aos impactos humanos (PETSCH et al., 2021; SAITO et al., 2020; SCHIESARI, et al., 2023; SIQUEIRA et al., 2015), ainda são raros os estudos pelo prisma energético de redes de interações. Considerando o alto endemismo de espécies e os vários serviços ecossistêmicos prestados, a descrição adequada das cadeias tróficas da Mata Atlântica é essencial para entender como esses ecossistemas respondem às perturbações humanas, e garantir assim arcabouços técnicos que auxiliem a gestão ambiental para sua conservação (JOLY et al., 2014).

Um arcabouço para se estudar redes tróficas é a Teoria Metabólica, que prevê que os padrões estruturais e dinâmicas que ocorrem nos ecossistemas são influenciados pelo metabolismo dos organismos. Estes transformam o ambiente em suas características biológicas, físicas e químicas para obterem a energia necessária para realizarem suas atividades de sobrevivência, crescimento e

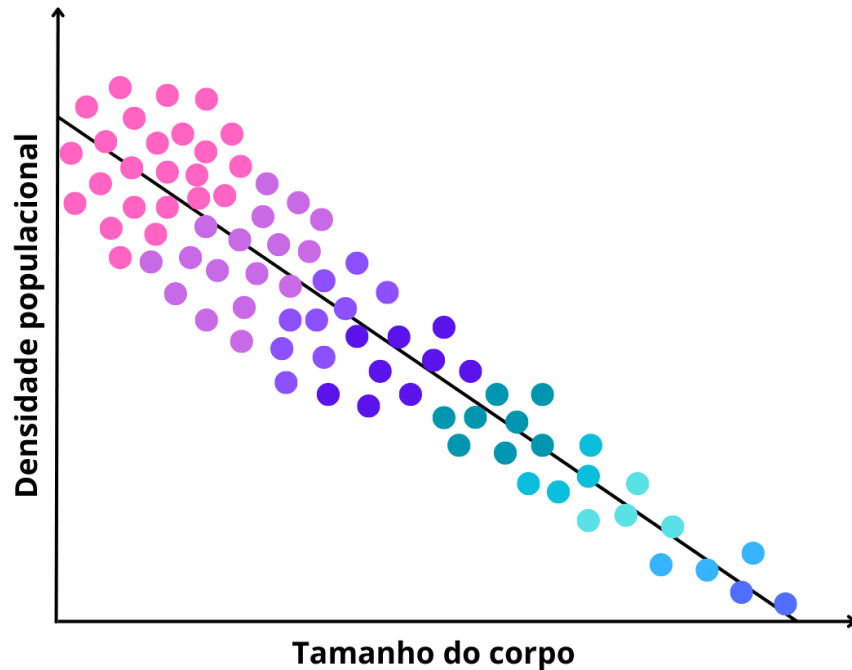


reprodução (BROWN et al., 2004). Conseqüentemente, conclui-se que a taxa metabólica define o ritmo da vida dos organismos, uma vez que influencia a velocidade com que as atividades biológicas acontecem (BROWN et al., 2004). Na escala individual, o tamanho do corpo também afeta o metabolismo, uma vez que os organismos de diferentes tamanhos apresentam diferentes demandas energéticas (WEST et al. 1997). Se tratando de redes tróficas, o tamanho do corpo define as relações de consumidor-presa e a intensidade das interações de modo geral, resultando em uma potencial conexão direta entre o tamanho do corpo e o nicho de consumo. Isso ocorre pelo fato que organismos maiores tendem a se alimentar dos menores visando a otimização energética em redes fechadas (menor gasto energético em forrageio e maior ganho energético ingerido - MACARTHUR; PIANKA, 1966). Pode-se dizer então que o tamanho do corpo exerce influência sobre as taxas de todos os processos biológicos da espécie, de nível individual à comunitário, desde o metabolismo celular até as dinâmicas de uma população inteira (WEST et al. 1997).

Da mesma forma, também é evidenciado uma relação de proporcionalidade entre tamanho médio das espécies e abundância populacional, que tem sido foco de constantes estudos que tentam compreender a forma como essas relações acontecem e seus processos geradores (PERKINS et al., 2018). Essa relação, geralmente negativa, indica como o tamanho do corpo define grande parte do funcionamento do metabolismo e conseqüentemente do uso de recursos, sugerindo como a energia potencialmente flui de espécies pequenas e abundantes para espécies maiores mais raras, em taxas constantes, descrevendo toda a dinâmica de fluxo de energia em ecossistemas, como exemplificado na Fig. 1. A hipótese utilizada para prever a relação entre tamanho e abundância populacional é a Regra de Equivalência Energética (EER), que propõe que o uso de energia por uma

população é independente do tamanho corporal dos indivíduos. Conforme o tamanho corporal de uma espécie aumenta, sua densidade populacional diminui a uma taxa proporcional à massa corporal elevada a  $-3/4$ , mantendo-se constante dentro de um mesmo nível trófico.

Dentre as conhecidas relações de Tamanho-Densidade, as Relações Locais de tamanho-densidade (LSDRs), que expressam a nível local a abundância de cada espécie, frequentemente demonstram fraca relação alométrica entre o tamanho corpóreo das espécies e suas densidades populacionais ( $r^2 < 15\%$ , WHITE et al. 2007); ao contrário das Relações Globais de tamanho-densidade (GSDRs), medidas em escala continental ou global, na qual existe uma forte correlação entre as variáveis, sendo bem representada pela Regra de Damuth ou pela Regra de Equivalência Energética (EER) (WHITE et al., 2007). A partir disso, acredita-se que as diferenças entre LSDR e GSDR existem porque a escala local do LSDR pode acentuar os ruídos e variações que somente são percebidos em maior detalhe, ou porque os GSDRs tendem a conseguir amostrar as populações nos ambientes onde elas se encontram em maiores abundâncias, sendo portanto capazes de captar as densidades máximas, não refletindo a realidade das variações presentes nas abundâncias locais (WHITE et al., 2007).

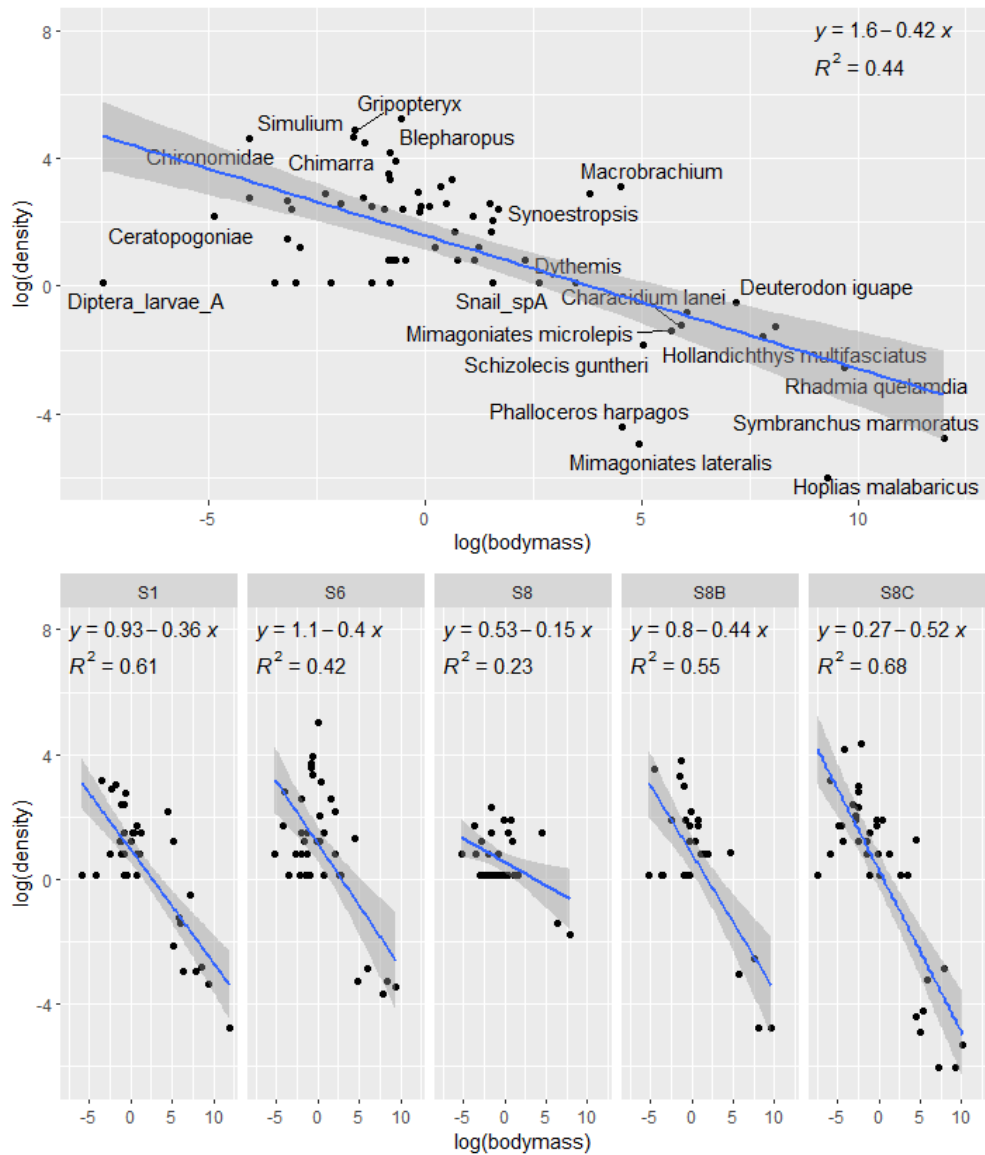


**Figura 1.** Exemplo esquemático das Relações de Tamanho-Densidade. À medida que o tamanho individual aumenta, a densidade populacional diminui em taxas constantes. Os pontos representam indivíduos de diferentes populações em uma comunidade.

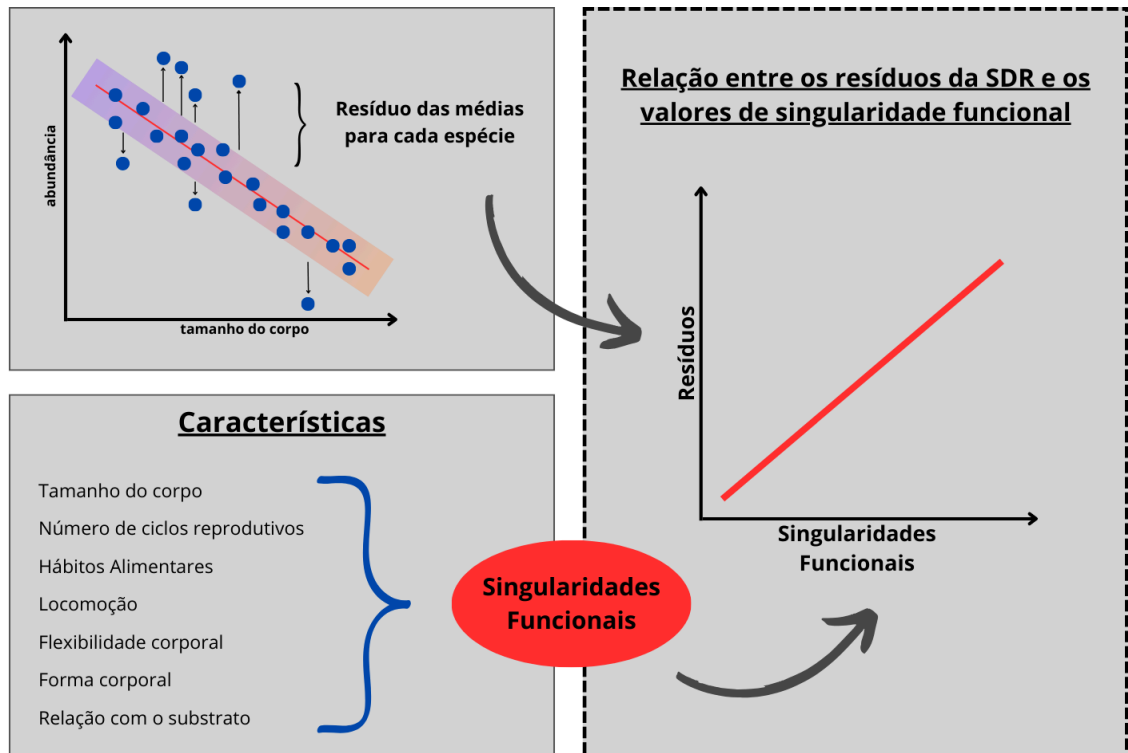
Especialmente em riachos neotropicais, estudos sobre as Relações Locais de tamanho-densidade (LSDRs) apresentam grandes desvios alométricos, como evidenciado em **Saito et al., 2024** (Fig. 2), que apesar de considerarem um recorte temporal e espacial restrito, encontraram vários táxons com tendência a serem localmente e regionalmente mais abundantes do que o esperado por suas massas corporais médias. Populações mais abundantes do que o esperado são particularmente interessantes porque mantê-las exige uma eficiência energética acima do esperado pela hipótese EER. Assim, entender como essas espécies equilibram esse custo por meio de estratégias de forrageamento mais eficientes pode revelar como diferentes espécies se adaptam às pressões ambientais. Nesse sentido, uma hipótese para essa desproporção seria que espécies desproporcionalmente abundantes teriam estratégias de forrageio que geram uma razão altamente positiva entre aquisição de recursos e demanda energética. Ou seja, táxons que, devido a uma ou mais singularidades funcionais (“functional

uniqueness”), conseguem se aproveitar de nichos menos explorados, quando comparado com outras espécies, podendo alcançar uma maior abundância ocasionada pela originalidade e distintividade dessas características funcionais (PAVOINE; RICOTTA, 2021; PAVOINE et al., 2005). Por exemplo, larvas de Hydropsychidae (Trichoptera) constroem abrigos de seda, fragmentos minerais e material vegetativo para filtrarem a alimentação sem gastarem muita energia com estratégias de forrageamento mais custosas metabolicamente, o que pode ser uma justificativa da abundância desproporcional observada destes taxa (BERTAGNOLLI et al., 2023).

No presente estudo, buscamos compreender os fatores por trás da ocorrência e identidade de espécies de macroinvertebrados desproporcionalmente abundantes em riachos de Mata Atlântica (Fig. 2). Para isso utilizaremos duas abordagens: 1) compilar as características morfológicas, funcionais, e outras relacionadas ao ciclo de vida desses organismos, com o intuito de descrever estratégias biológicas que permitam essa desproporcionalidade. 2) Caracterizar a SDR (Relação de Tamanho-Densidade) e testar se existe relação entre as desproporções de abundância e a singularidade funcional.



**Figura 2.** Gráfico das relações globais (acima) e locais (abaixo) de tamanho-densidade (GSDR e LSDR) para espécies de riachos da bacia hidrográfica de Cananéia (SAITO et al., 2024)



**Figura 3.** Modelo esquemático da relação entre resíduos obtidos pela SDR e as características de forrageamento e singularidades funcionais.

## 2. Objetivos

### 2.1. Objetivo Geral

O objetivo geral deste estudo é entender o que leva a desproporção alométrica de tamanho do corpo e abundância de alguns táxons de macroinvertebrados em riachos neotropicais.

### 2.2. Objetivos Específicos

1. Caracterizar a Relação de Tamanho-Densidade (SDR) identificando padrões e desvios em riachos neotropicais;
2. Compilar e caracterizar a singularidade funcional das espécies de macroinvertebrados;
3. Relacionar a desproporção da SDR com a singularidade funcional das espécies;

4. Explorar nossas predições para a Ordem Trichoptera, com foco nas características das casas construídas por algumas espécies, como tipo, material utilizado e formato, considerando a desproporcionalidade observada.

### **3. Revisão Bibliográfica**

- **Teias Alimentares**

Teias alimentares compreendem as relações diretas e indiretas entre organismos de diferentes níveis tróficos que co-ocorrem em um determinado habitat (DUNE, 2009). Tradicionalmente retratadas por relações binárias, de existência ou não de interação (PIMM, 1982), as redes tróficas atualmente também consideram relações sazonais e de diferentes intensidades de interações, constituindo a visão de um sistema adaptativo e complexo (GARVEY; WHILES, 2016).

O estudo das teias alimentares é uma ferramenta essencial para representar e quantificar os fluxos de energia dos ecossistemas, possibilitando o entendimento das complexas interações entre os organismos e deles com o ambiente, além da dinâmica, função e estabilidade dos ecossistemas (THOMPSON; DUNNE, 2012). A descrição de teias alimentares de riachos de água doce contribuíram muito para a maior compreensão desse ramo de estudos da ecologia na última década (THOMPSON; DUNNE, 2012). Por serem ambientes altamente heterogêneos e passíveis de experimentos ao longo de gradientes espaciais e temporais, permitem o estudo das relações causais entre as variações na oferta de recursos ou perturbações ambientais e as mudanças na estrutura das teias alimentares (REUTER et al., 2010; THOMPSON; DUNNE, 2012).

Portanto, investigar como os diversos níveis organizacionais das comunidades se inter-relacionam é muito mais complexo do que uma simples relação dicotômica, sendo necessário compreender como a dinâmica de níveis

específicos afetam e dependem da dinâmica dos níveis vizinhos, e como os fatores ambientais influenciam a distribuição das espécies e conseqüentemente a composição da comunidade e suas interações tróficas (REUTER et al., 2010).

- **Teias alimentares em riachos tropicais**

Em ecossistemas de riachos, os macroinvertebrados exercem um papel de destaque na transferência de energia dentro de redes tróficas. Isso porque além de processarem a matéria orgânica local, também são capazes de incorporar no ambiente aquático matéria orgânica alóctone, ou seja, energia produzida fora do sistema (TAMARIS-TURIZO et al., 2018). Dessa forma, pode-se dizer que as redes tróficas de riachos são alimentadas por uma mistura complexa de diferentes fontes de energia, tanto de dentro dos riachos, quanto à montante ou lateralmente, o que aumenta a quantidade de energia disponível nesses ecossistemas, tornando-os capazes de sustentar grandes populações (ALLAN, et al., 2021).

Por outro lado, descrever teias alimentares de riachos, principalmente riachos tropicais, é um grande desafio, pois além da notável complexidade trófica, decorrente principalmente da alta sobreposição nas dietas e frequentes relações de onivoria, pouco se sabe sobre a fauna bentônica desses ambientes, quando comparados com riachos temperados, já extensivamente estudados (UIEDA; MOTTA, 2007; BOYERO, 2009; VALENTE-NETO et al., 2024). Além disso, existe uma grande heterogeneidade de estudos entre grupos taxonômicos presentes nesses ecossistemas, além de ciclos de vida desconhecidos e táxons generalizados e aproximados pela semelhança com táxons de ambientes temperados (BOYERO, 2009). Essas e outras dificuldades, como informações restritas sobre as dietas de peixes tropicais e hábitos alimentares da fauna bentônica, são questões que ainda precisam ser mais aprofundadas no ramo da ecologia, para obtermos resultados



mais claros e precisos sobre a estrutura dessas redes tróficas (UIEDA; MOTTA, 2007).

- **Teoria Metabólica**

A Teoria Metabólica prevê que a dinâmica e estrutura dos ecossistemas são comandadas pelo metabolismo de organismos individuais, descrevendo a taxa pela qual os organismos transformam recursos energéticos do ambiente em formas utilizáveis para o suprimento de seus processos básicos como crescimento, sobrevivência e reprodução (BROWN et al., 2004; ALLEN; GILLOOLY, 2007).

De acordo com Brown et al. (2004), a taxa metabólica individual varia previsivelmente de acordo com a temperatura, tamanho corporal e estequiometria do indivíduo. Assim, a Teoria Metabólica propõe explicar a variação no metabolismo entre diferentes tipos de organismos e configurações ambientais, através de pressupostos básicos da biologia, química e física, relacionando o desempenho de organismos individuais com a ecologia de populações, comunidades e ecossistemas (BROWN et al., 2004).

Sendo o tamanho do corpo um dos principais fatores que regem o metabolismo, as chamadas equações alométricas são utilizadas para relacionar a taxa metabólica com a massa corporal, utilizando funções de potência na forma de  $Y = Y_0 M^b$  sendo  $M$  a massa do indivíduo,  $Y_0$  uma constante de normalização e  $b$  um coeficiente alométrico referente a cada espécie, normalmente igual ou próximo de  $\frac{3}{4}$  (BROWN et al., 2004).

De modo geral, como uma teoria que busca quantificar, sintetizar e mecanizar os processos ecológicos, a Teoria Metabólica pode ser utilizada para prever todo o fluxo de energia em um ecossistema, à medida que explica os efeitos do tamanho

do corpo e da temperatura no metabolismo individual e conseqüentemente na dinâmica das comunidades ecológicas (BROWN, 2004).

- **Espectro de Tamanhos**

Tendo sua base teórica derivada da Teoria Metabólica, o conceito de Espectro de Tamanhos (*Size Spectra*) discorre sobre a relação entre abundância populacional e tamanho do corpo, vinculando características de nível individual à estrutura da comunidade (POMERANZ et al., 2019). Sendo assim, como o tamanho do corpo é um dos principais aspectos determinantes do metabolismo, as relações Tamanho-Densidade explicam como as características individuais e populacionais das espécies estão relacionadas com a estrutura e dinâmica das comunidades ecológicas (WHITE, 2007).

A aplicação do espectro de tamanho evidencia uma relação negativa entre a massa corporal logarítmica das espécies e abundância logarítmica populacional, expressando uma relação linear ou ligeiramente parabólica, na qual pode ser mais ou menos inclinada a depender da eficiência da transferência energética (POMERANZ et al., 2019). Além disso, se tratando de redes tróficas, os espectros de tamanho influenciam nas interações tróficas de predador-presa, na qual a transferência de energia ocorre de indivíduos pequenos e abundantes para outros grandes e raros, visando a maior otimização energética em redes fechadas (POMERANZ et al., 2019).

Assim, o Espectro de tamanhos pode ser utilizado para entender a força e a eficiência da transferência de energia em redes tróficas, e conseqüentemente toda a dinâmica de fluxo de energia em ecossistemas (MARTÍNEZ, 2016). Da mesma forma, mudanças na estrutura nos espectros de tamanho podem indicar potenciais

mudanças no funcionamento dos ecossistemas, uma vez que podem se tornar mais acentuados (mais negativos) à medida que a exploração de espécies grandes aumenta, como no caso da pesca em ambientes aquáticos, sendo uma ferramenta útil para identificar e monitorar a qualidade de um ecossistema frente às alterações causadas pelas atividades humanas (PETCHEY; BELGRANO, 2010; MARTÍNEZ, 2016).

Outro exemplo de mudanças no espectro de tamanho foi evidenciado por Collyer et al. (2023). Eles observaram que riachos mais perturbados apresentaram menores inclinações no Espectro de Tamanhos, sugerindo uma maior eficiência no fluxo de energia nesses ambientes. O fluxo canalizado, decorrente da baixa diversidade taxonômica, embora eficiente, torna o ecossistema mais suscetível a extinções populacionais, em contraste com ambientes conservados que mantêm vias energéticas alternativas e, portanto, maior resiliência.

- **Características Funcionais**

O estudo das características funcionais das espécies vem se tornando um tema relevante para entender a relação entre a ocorrência de espécies e as condições ambientais (RIBEIRO et al., 2016). O conceito está relacionado com a abundância de espécies, já que diferentes características funcionais tornam o organismo mais ou menos apto a sobreviver no ambiente, fazendo com que espécies mais abundantes apresentem normalmente um conjunto de características que maximizam seus ganhos energéticos (CASTRO et al., 2017).

Com o avanço dos estudos em ecologia voltados para a diversidade funcional, também tem sido investigada as relações de semelhança e disparidade entre organismos com base nessas características, visando agrupá-los de acordo

com seus papéis funcionais (PAVOINE et al., 2009). Isso porque as características funcionais de diferentes grupos são comparáveis, mesmo em comunidades com diferenças na composição taxonômica, possibilitando o descobrimento de padrões na montagem de comunidades (TOMANOVA; USSEGLIO-POLATERA, 2007). Além disso, com a atual crise climática, o conhecimento das características funcionais das espécies tornou-se fundamental para a compreensão dos processos ecossistêmicos, auxiliando na previsão das respostas desses organismos aos impactos humanos no meio ambiente e na definição de critérios a serem utilizados no planejamento da conservação (RIBEIRO et al., 2016; PAVOINE, 2005).

Sendo os riachos neotropicais ambientes intensamente afetados pela degradação ambiental, entender como as características funcionais influenciam o desempenho individual pode proporcionar uma nova perspectiva sobre o rumo das comunidades aquáticas (RIBEIRO et al., 2016). Isso porque condições fisiologicamente estressantes podem influenciar os padrões no espectro de tamanho e selecionar espécies com características funcionais que conferem maior vantagem e resistência às mudanças do ambiente, sendo fundamental para prever o declínio ou crescimento das populações de espécies (RIBEIRO et al., 2016; CASTRO et al., 2017; COLLYER et al., 2023; HEPP; MILESI, 2023).

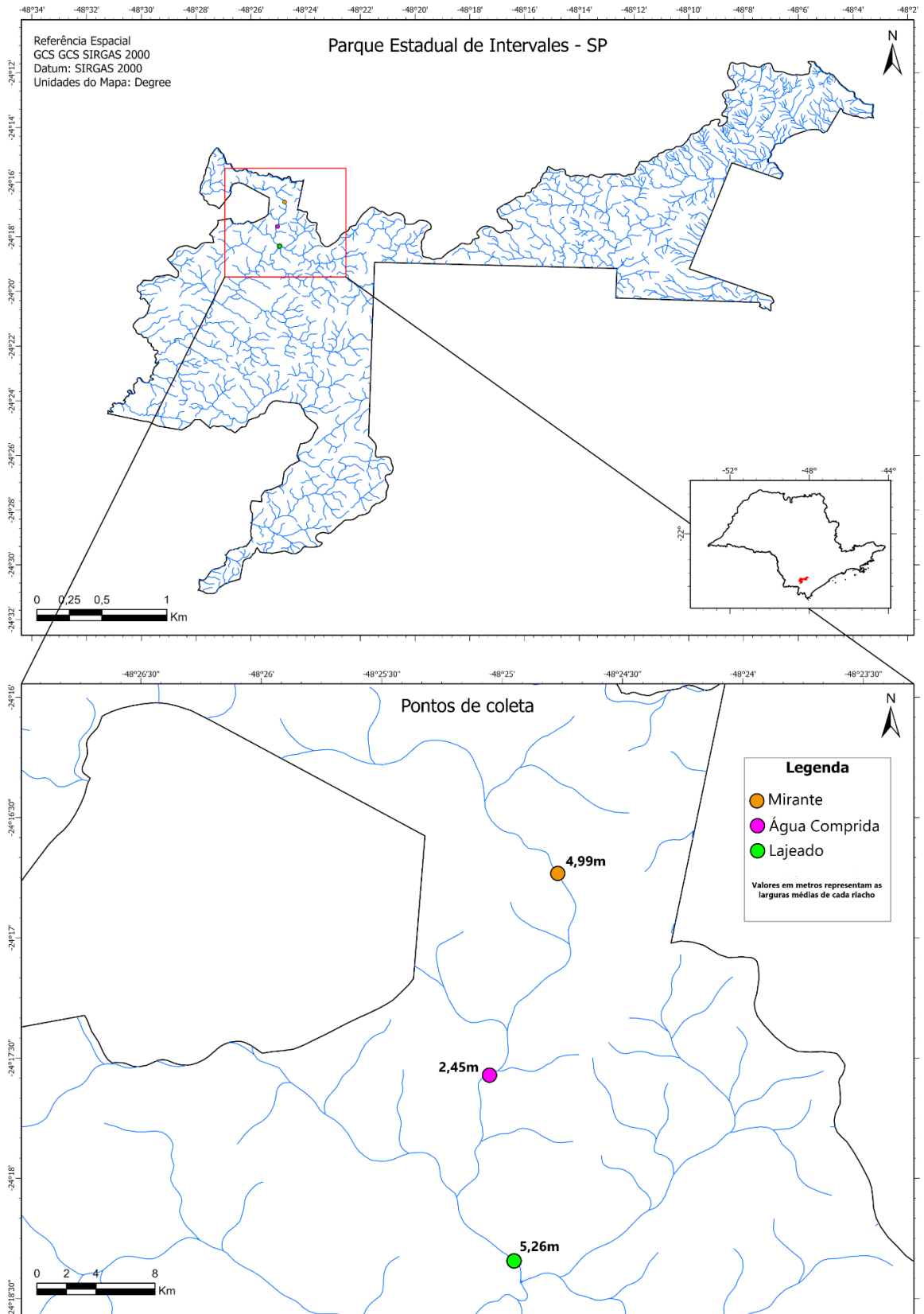
## **4. Metodologia**

### **4.1. Área de Estudo**

Os dados do projeto foram coletados no Parque Estadual Intervales (PEI), que está localizado no sul do estado de São Paulo (Mapa 1), na Bacia Hidrográfica do Ribeira de Iguape, entre os vales dos rios Paranapanema e Ribeira do Iguape, e pertence ao grupo de Unidades de Conservação de Proteção Integral. O clima é

subtropical úmido, sem uma estação seca bem definida (TRAJANO, 1996). A temperatura anual média é de 20°C (FENTON, et al., 1999) e a precipitação anual oscila entre 1500 e 2500 mm (Plano de Manejo, 2008). O PEI está sob o domínio morfoclimático da Mata Atlântica, inserido no Mosaico de Unidades de Conservação do Paranapiacaba, um dos maiores corredores de Mata Atlântica do estado de São Paulo, além de localizado dentro da APA da Serra do Mar e da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica. Juntamente com as unidades de conservação adjacentes (PE Carlos Botelho, PE Turístico do Alto do Ribeira e EE de Xitué) a região forma um continuum de mais de 120.000 hectares de relevante conservação ambiental e alta biodiversidade (GALVANI, et al., 2008).

Para a coleta dos macroinvertebrados, foram selecionados 3 riachos, sendo eles: Mirante, Água Comprida e Lajeado. Em cada riacho amostramos um ponto com cinco amostras (Mapa 1). Os pontos de coleta estão distribuídos ao longo de um gradiente longitudinal, indo de trechos de menor largura média e dossel bem fechado até trechos maiores e dossel que não sombreia o sistema.



**Mapa 1.** Localização do Parque Estadual de Intervales e dos pontos de coleta com as respectivas larguras dos riachos.

## 4.2. Coleta de dados

Os dados deste projeto foram coletados dentro do projeto NSF/FAPESP - Biota - 2022/01452-1, sob coordenação do orientador, sendo que especificamente neste projeto utilizamos apenas os indivíduos coletados em campo no meses de agosto de 2023, para os macroinvertebrados, e maio de 2024, para os peixes. Foram escolhidos para a realização do estudo apenas os pontos onde foi possível realizar conjuntamente a coleta de peixes e macroinvertebrados (Mirante, Água Comprida e Lajeado), a fim de melhor caracterizar a SDR. Nesse estudo, os peixes e anfíbios possuem um papel metodológico, uma vez que para encontrarmos as abundâncias desproporcionais de macroinvertebrados no modelo de Tamanho-Densidade, é preciso que a cadeia trófica englobe tamanhos corpóreos com ampla variação, incluindo portanto os peixes e anfíbios.

Para a coleta de macroinvertebrados, utilizamos amostradores do tipo Surber (com malha de 250  $\mu\text{m}$ ), contabilizando 15 amostras (3 riachos com cinco amostras em cada). As amostras coletadas foram acondicionadas e transportadas até a triagem em baldes plásticos, onde o material foi separado vivo e à olho nu, com auxílio de bandejas brancas e iluminação. A coleta de animais *in vivo* garante maior eficiência uma vez que, em movimento, são mais facilmente identificáveis. Os organismos triados foram armazenados em tubos falcon completos de etanol 70%. As amostras foram encaminhadas para laboratório e todos os indivíduos foram medidos e identificados na menor classificação taxonômica (família ou gênero), utilizando estereomicroscópio, papel milimetrado e chaves de identificação como auxílio (HAMADA et al., 2014; HAMADA et al., 2018). Utilizando os dados de tamanho do corpo e largura da cabeça, estimamos a biomassa de cada indivíduo, através de uma lista compilada já publicada de equações alométricas, por táxon, de comprimento-massa (COLLYER et al., 2023).

Para a coleta de peixes e anfíbios, foi utilizada a pesca elétrica de depleção quantitativa, com três pontos em cada local (de até 100m) utilizando uma eletropesca de mochila, modelo Smith-Root LR-24. Como anteriormente, os pontos Mirante, Água Comprida e Lajeado foram coletados. Para a identificação dos peixes, foi utilizada classificação taxonômica a nível de família. A biomassa dos peixes foi medida por balanças com precisão de 0,1g, ou estimadas por equações considerando o comprimento furcal. Os anfíbios foram apenas identificados como girinos e pesados em balanças com precisão de 0,1g.

### **4.3. Análise de Dados**

#### **4.3.1. Objetivo 1: Caracterizar a SDR**

Para analisar os grupos taxonômicos de maior desproporção de Tamanho-Densidade, foram compilados e calculados os dados de abundância e biomassas de todos os táxons coletados, através das equações alométricas. Esses dados tabelados foram utilizados para a realização do cálculo da SDR (Relação Global de Tamanho-Densidade).

A SDR é calculada a partir de uma relação linear em bases logarítmicas duplas entre a massa média de uma espécie ( $M_{sp}$ ) e sua densidade média ( $N_{comp}$ ). Em teoria, dentro de um mesmo nível trófico, essa relação pode ser bem descrita pela equação  $N_{comp} = c M_{sp}^{-3/4}$  sendo  $c$  uma constante (WHITE, 2007). Tal equação, também conhecida como Regra de Damuth ou Regra de Equivalência Energética (EER), sugere que exista um limite máximo de abundância para cada espécie, onde o fluxo de energia e a taxa metabólica atuam como limites da abundância das populações. A partir dessa relação linear, conseguimos quantificar o quanto as espécies se encontram acima da abundância esperada, a partir da análise dos resíduos, identificando as desproporções de Tamanho-Densidade na escala



regional. Para complementar a relação empírica, utilizamos uma inclinação teórica de -1, considerando o modelo com menor somatória dos resíduos para encontrar o melhor intercepto da reta da SDR, e assim prever a relação massa-abundância esperada de acordo com os princípios alométricos. Considerando que ocorram perdas energéticas proporcionais entre níveis tróficos, estudos empíricos apontam uma inclinação de reta igual a -1, mais inclinada que os  $-\frac{3}{4}$  esperado para relações dentro de um mesmo nível trófico (SHELDON et al., 1977). Foi utilizado o *software* R (R CORE TEAM, 2023, versão 4.4.1), com os seguintes pacotes: *plyr* (WICKHAM, 2011), *ggplot2* (WICKHAM, 2016), *lme4* (BATES et al., 2015), *ggforce* (PEDERSEN, 2024), *tidyverse* (WICKHAM, 2019), *readxl* (WICKHAM, 2023) e *patchwork* (PEDERSEN, 2024).

#### **4.3.2. Objetivo 2: Relacionar os resíduos da SDR com os valores de singularidade funcional**

A fim de quantificar e medir a desproporção das espécies, foram calculados os resíduos obtidos no cálculo da SDR, no qual valores positivos foram interpretados como espécies mais abundantes do que o esperado pelo modelo alométrico de tamanho-densidade. Para relacionar essa desproporção com os valores de singularidades funcionais de cada espécie, compilamos suas características funcionais em uma matriz baseada em múltiplas características (MTB), que contém as características das espécies a serem avaliadas e suas categorias (Tabela 1).

Para a escolha das características funcionais a serem analisadas, utilizamos alguns modelos de características biológicas para macroinvertebrados neotropicais, compilados em Castro et al. (2017); Tomanova; Usseglio-Polatera (2007) e Kunz et al. (2021). Tais características estão relacionadas com a resistência e resiliência das espécies, bem como suas estratégias de forrageio (CASTRO et al. 2017),

potencialmente refletindo na maior abundância das espécies com características que maximizam seus ganhos energéticos. Por exemplo, um corpo hidrodinâmico deve auxiliar na manutenção dos organismos em distúrbios hidrológicos, diminuindo seus gastos energéticos frente a um fluxo de água intenso (TOWNSEND et al., 1997). O número de ciclos reprodutivos por ano indica uma maior resiliência da comunidade a eventos de distúrbio que removam parte das populações, auxiliando na manutenção das abundâncias locais (SAITO et al., 2015). Já a locomoção, a relação com o substrato e os hábitos alimentares influenciam diretamente na relação entre ganho e gasto energético para forrageio (HEINO, 2008).

**Tabela 1.** Modelo de características com suas categorias e códigos, adaptado do descrito por Castro et al. (2017); Tomanova; Usseglio-Polatera (2007); Kunz et al. (2021) e Thomas et al. 2020

<b>Característica</b>	<b>Variável</b>	<b>Categoria</b>
Biomassa média (mg)	Contínua	-
Biomassa máxima	Contínua	-
Voltinismo	Fuzzy	Semivoltino Univoltino Bi/multivoltino
Alimento	Fuzzy	Detritos finos Folhas Perifíton Microinvertebrados Macroinvertebrados
Hábitos alimentares	Fuzzy	Coletor-catador Triturador (sh) Raspador (sc) Coletor-Filtrador Perfurador Predador
Respiração	Fuzzy	Cutânea Brânquias Plastron Estigmática
Locomoção e relação com substrato	Fuzzy	Voador Nadador Rastejador

		Escavador
		Temporariamente Fixo
Flexibilidade corporal (°)	Fuzzy	< 10
		> 10-45
		> 45
Forma corporal	Fuzzy	Hidrodinâmico
		Achatado
		Cilíndrico
		Esférico
Adaptações ao fluxo	Fuzzy	Sugadores
		Glândulas de lodo
		Casa de materiais
		Garras tarsais
		Sem adaptação
Tipo de casa	Binário	Fixa
		Móvel
		Sem casa
Material da casa	Fuzzy	Grãos de areia
		Material orgânico
		Pedras
		Seda
		Sem casa
Formato da casa	Binário	Refúgio
		Teia
		Bolsa
		Casco
		Tubular

---

A Singularidade Funcional dos táxons foi medida através de uma abordagem que considerou o Coeficiente de dissimilaridade modificado de Gower, descrito por Pavoine et al. (2009), utilizado para medir a dissimilaridade funcional entre espécies levando em consideração características de variáveis mistas (numéricas, categóricas e fuzzy), em uma abordagem que gera uma matriz triangular de dissimilaridade. Nesse coeficiente, a semelhança entre duas espécies é uma média ponderada das diferenças de todas as categorias que estão disponíveis para as duas espécies. Posteriormente, com essa matriz triangular de dissimilaridade, aplicamos uma

Análise de Componentes Principais (PCA) para identificar de forma geral a distância de cada espécie para um centroide no plano bi-dimensional dos dois primeiros eixos, e geramos um dendrograma a partir das distâncias funcionais (SAITO et al., 2020). Para enfim visualizar a potencial relação da desproporção em abundância e da singularidade funcional com as diferentes características, acrescentamos uma segunda PCA incluindo essas duas novas variáveis (Singularidade Funcional - “ED” e Resíduo da SDR - “Resid”), a fim de analisar a existência de algumas características específicas que favorecessem os resíduos positivos, ou seja, a desproporção de Tamanho-Densidade observada.

As análises foram todas geradas utilizando o *software* R (R CORE TEAM, 2023, versão 4.4.1), com os pacotes: *FD* (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010), *corrplot* (WANG, 2024), *picante* (KEMBEL et al., 2010), *ggplot2* (WICKHAM, 2016), *readxl* (WICKHAM, 2023), *gridExtra* (ACHILLES, 2017), *ggfortify* (TANG et al., 2016), *ggrepel* (KASSIM; LARSEN, 2024), *adegraphics* (SIBERCHICOT et al., 2017; THIOULOUSE et al., 2018), *dendextend* (GALILI, 2015) e *usedist* (BITTINGER, 2020).

## **5. Resultados**

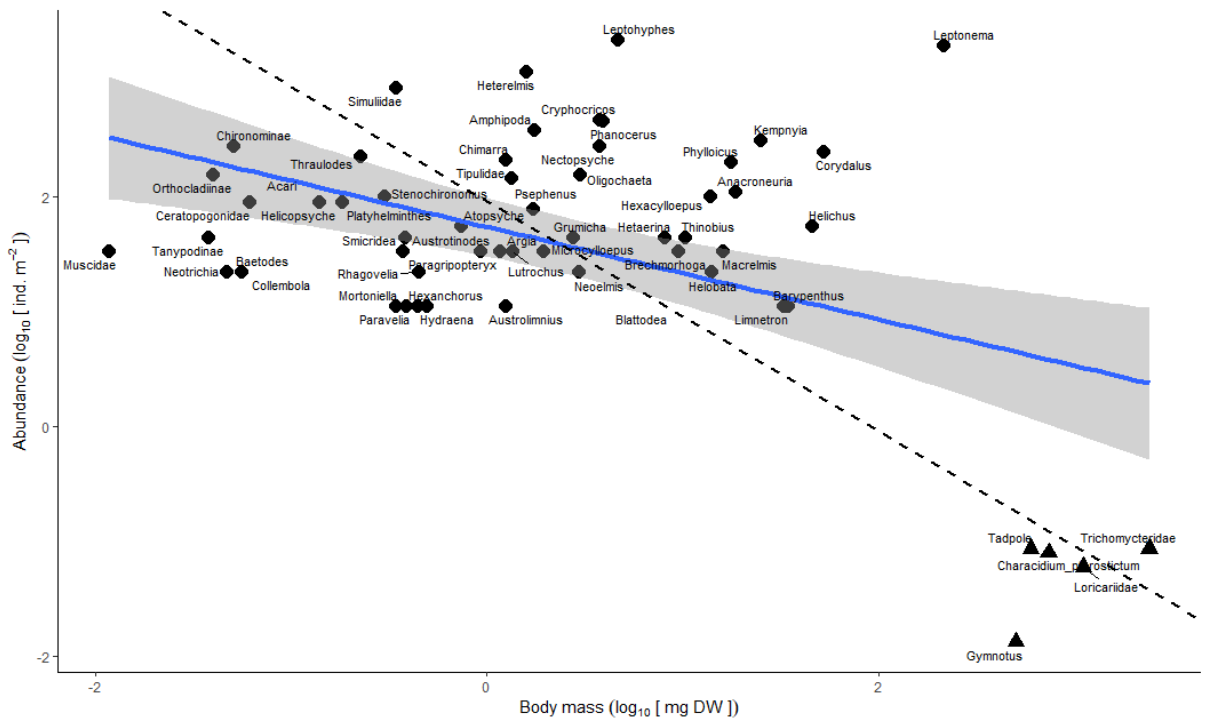
### **5.1. Diversidade e Abundância**

Identificamos 1090 macroinvertebrados de 41 grupos taxonômicos diferentes. A maior parte dos indivíduos coletados foram insetos (94%, n=973), estando presente também, em menor número: Amphipoda (34), Oligochaeta (14), Acari (9), Platyhelminthes (8) e Collembola (2). Dentre os insetos, os mais abundantes foram *Leptohyphes* (Leptohyphidae, Ephemeroptera, n = 208), *Leptonema* (Hydropsychidae, Trichoptera, 186) e *Heterelmis* (Elmidae, Coleoptera, 110). Também foram capturados 74 indivíduos de peixes e girinos de 6 grupos

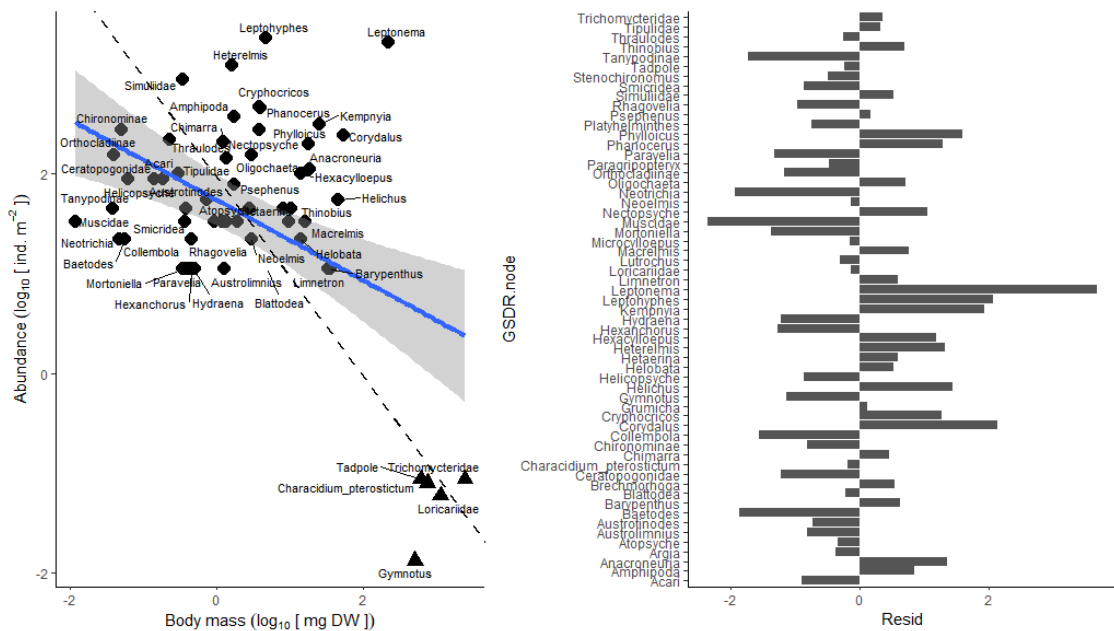
taxonômicos distintos (480 m<sup>2</sup> amostrados). Três foram encontradas em todos os locais: Loricariidae (22), *Characidium pterostictum* (17) e girinos (14). Outra família abundante, mas menos difundida, foi a Trichomycteridae (13). Os grupos menos abundantes foram Characidae (6) e *Gymnotus* sp. (2), encontrados em apenas um ponto cada.

## **5.2. Relação de Tamanho-Densidade (SDR)**

A relação linear de tamanho corporal e abundância mostrou alguns táxons desproporcionalmente abundantes na escala regional (e.g. *Leptonema*, *Corydalis* e *Leptohyphes*). A partir dos resíduos da SDR, relação que associa a massa corporal e a densidade populacional, ficou evidente que estes táxons tendiam a ser mais abundantes do que o esperado pelas suas massas corporais médias, tanto no modelo empírico ( $\log_{10}(N) = \log_{10}(k) - b\log_{10}(M)$ ), quanto na expectativa teórica de inclinação -1. É interessante notar que o modelo teórico captura boa parte da variação nos peixes (e anfíbios), mas não dos invertebrados. Também é notável a distância de alguns táxons aos modelos, em específico *Leptonema*.



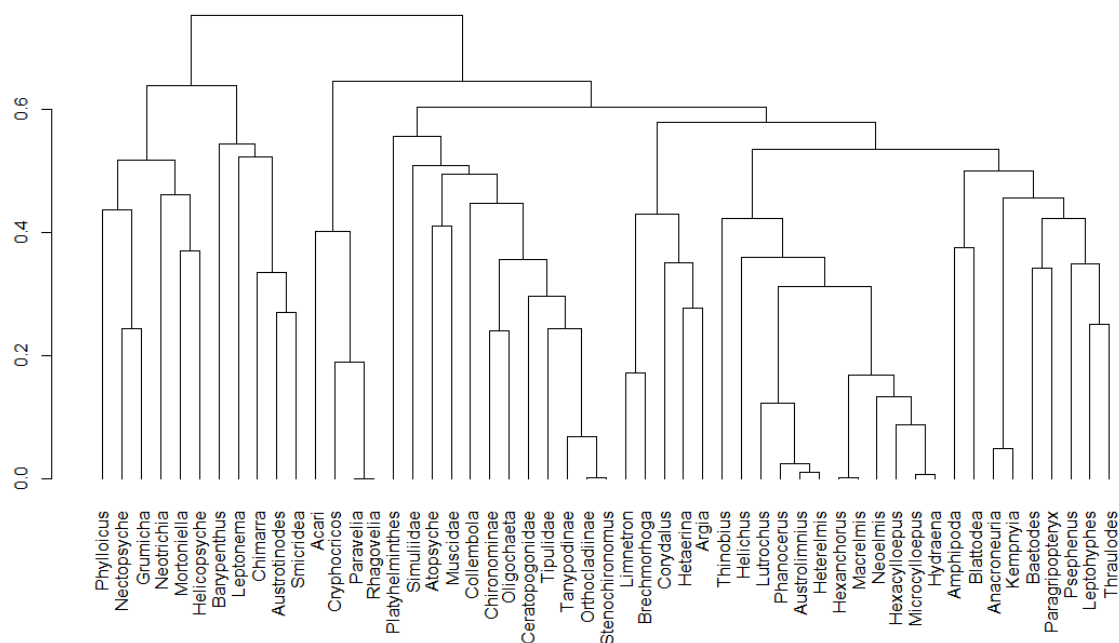
**Figura 4.** A relação SDR (size-density relationship) para populações de invertebrados e vertebrados em riachos de Mata Atlântica no Parque Estadual de Intervalos (SP/Brasil). Densidade e massas corporais médias transformadas em log. Em azul a relação empírica considerando uma regressão linear (inclinação = - 4,03,  $R^2 = 0,202$ ,  $p < 0,001$ ). Em tracejado, o modelo teórico de equivalência energética considerando uma inclinação de -1 e intercepto que minimiza os resíduos do modelo. Espécies acima ou abaixo das regressões indicam espécies desproporcionais com base no esperado pela relação alométrica.



**Figura 5.** A relação SDR anterior, agora com gráfico de resíduos ao lado. As barras representam o resíduo de cada espécie em relação ao modelo teórico de inclinação -1. Espécies com maiores resíduos positivos indicam abundância maior que a esperada pela massa corporal média.

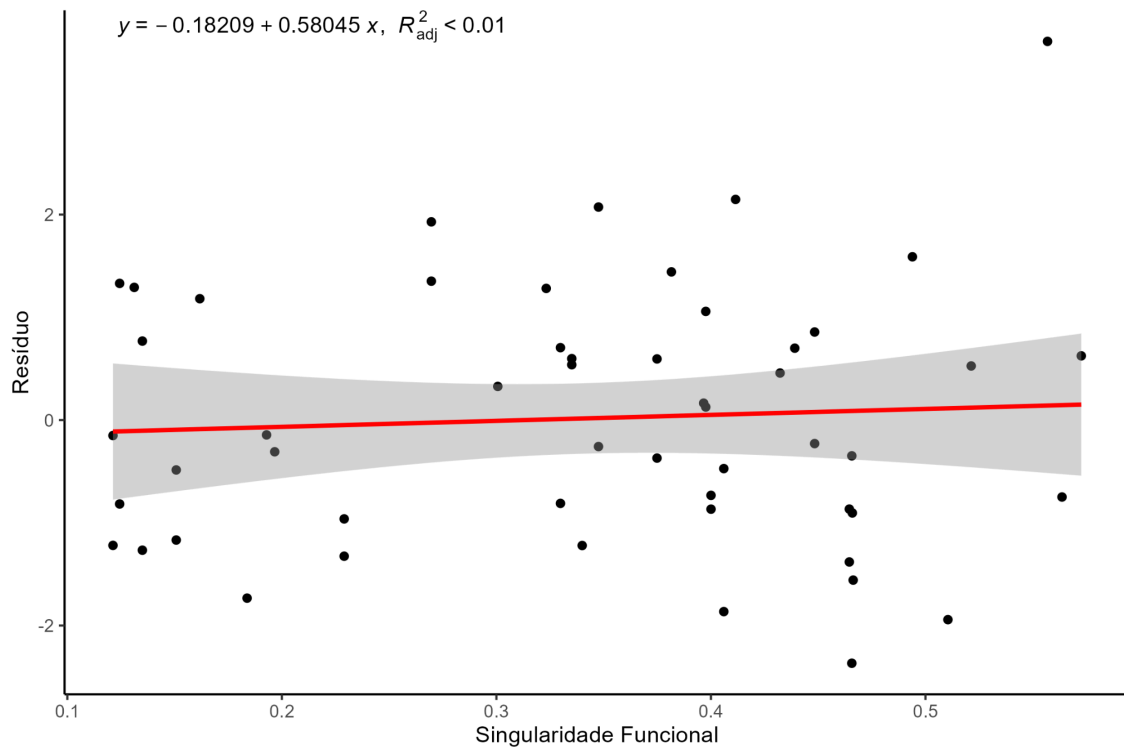
### 5.3. Singularidade Funcional

As análises geraram um valor de singularidade funcional para cada táxon analisado, sendo que os maiores valores significam maior singularidade. Para mais uma perspectiva de visualização dos dados, a distância funcional entre as espécies foi utilizada para gerar um dendrograma (Fig. 6). Nessa representação, o maior valor de singularidade funcional resulta na menor divisão de clados, ou seja, à medida que um clado se ramifica, existem mais táxons associados à mesma característica, tornando-o menos funcionalmente singular em comparação aos outros. A principal divisão de clados observada separou os construtores de casa (por exemplo, *Leptonema*, *Helicopsyche*, *Smicridea*, *Neotrichia*, entre outros do gênero Trichoptera) dos não construtores (todas as outras famílias, e Trichoptera de vida livre). De modo geral, táxons das mesmas famílias se encontraram na mesma ramificação ou em clados próximos.



**Figura 6.** Dendrograma gerado a partir das distâncias funcionais de cada espécie. Táxons mais próximos e derivados dos mesmos clados indicam maior similaridade funcional. Táxons derivados de poucas ramificações de caldos são os mais singulares funcionalmente.

No modelo de regressão linear, não foi encontrada uma relação significativa entre as variáveis resíduo e singularidade ( $p = 0,8691$ ), com  $R^2_{adj} < 0,01$  e coeficiente de inclinação  $\beta_1 = 0,58$  indicando um modelo sem poder de explicação.



**Figura 7.** Relação entre a singularidade funcional e o resíduo do modelo de tamanho-densidade. A equação da regressão linear é  $Y = -0,18209 + 0,58045 x$  com um coeficiente de determinação ajustado  $R^2 < 0,01$  e  $p > 0,05$ . A relação não é estatisticamente significativa.

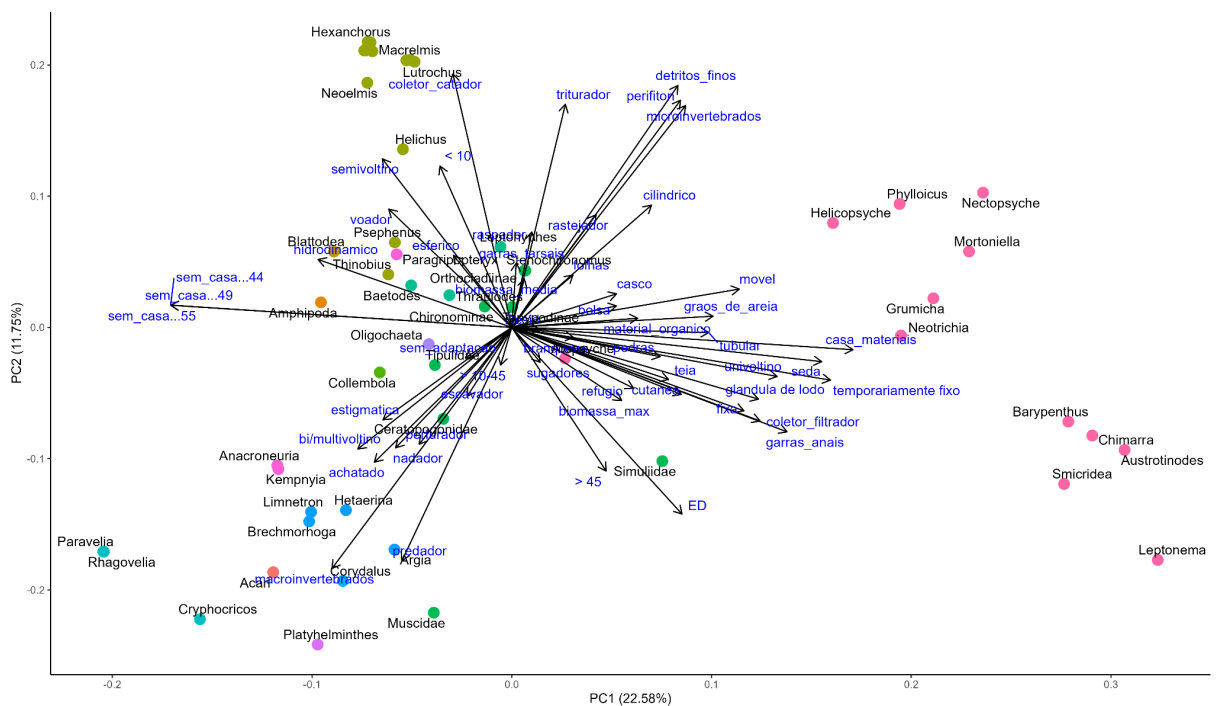
#### 5.4. PCA das Características Funcionais

A fim de analisar uma possível correlação entre características funcionais específicas com o resíduo e a singularidade, gerou-se uma Análise de Componentes Principais, a partir dos dados de características funcionais, juntamente com os valores de resíduo da SDR e de singularidade funcional. Esperávamos encontrar características “ótimas” que favorecessem os resíduos positivos, explicando a desproporção de Tamanho-Densidade observada.

Os eixos 1 e 2 conseguiram explicar 22,53% e 11,61% da variação, respectivamente (Fig. 8). Em geral, os organismos tiveram características separadas



de acordo com a classificação taxonômica a nível de ordem. Por exemplo, a ordem Trichoptera foi, de modo geral, bem associada às características de construtores de casa, garras anais, corpo cilíndrico, temporariamente fixo, respiração branquial, glândula de lodo e univoltinismo; enquanto na ordem Coleoptera, todos os grupos foram fortemente ligados às características de garras tarsais, voador, semivoltinismo, corpo esférico e respiração por plastrão. No primeiro eixo, a característica mais influente do PCA foi a presença ou não de casa. A biomassa máxima ficou bem associada às características da ordem Trichoptera, como coletor-filtrador, garras anais e casa fixa. Outra característica de influência foi a dieta de macroinvertebrados, associada ao hábito predador, reunindo principalmente as ordens de Odonata, Plecoptera, Megaloptera, Hemiptera e Platyhelminthes.

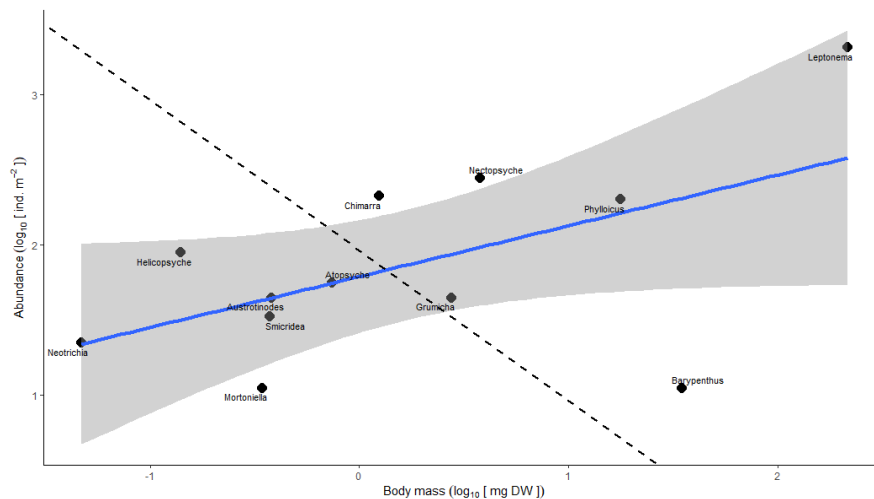


**Figura 8.** Análise de Componentes Principais (PCA) dos dados de características funcionais. Os dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) explicaram 22,53% e 11,61% da variação total, respectivamente. Os pontos foram coloridos de acordo com a classificação a nível de ordem. As espécies com maiores cargas em PC1 estão associadas às características de presença e ausência de casa de materiais (vetores maiores).

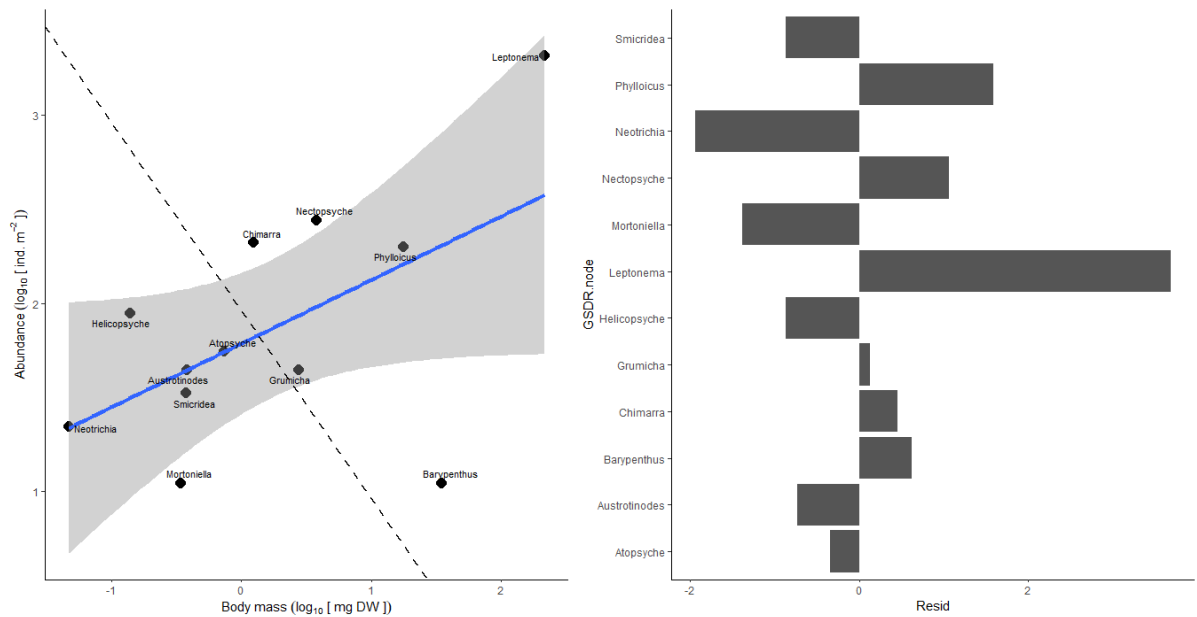
**Considerando a grande desproporção de *Leptonema* e que as características das casas construídas por alguns táxons (e.g. tipo de casa, material utilizado e formato da casa) foram bem detalhadas, optamos por aprofundar as análises para Trichoptera.**

### 5.5. Trichoptera

A Relação Global de tamanho-densidade mostrou um padrão oposto ao esperado pelo modelo teórico, com inclinação positiva e táxon de grande massa apresentando as maiores abundâncias. Como no modelo geral, *Leptonema* apresentou o maior resíduo positivo, estando bem mais abundante do que o esperado pela sua massa corporal média.

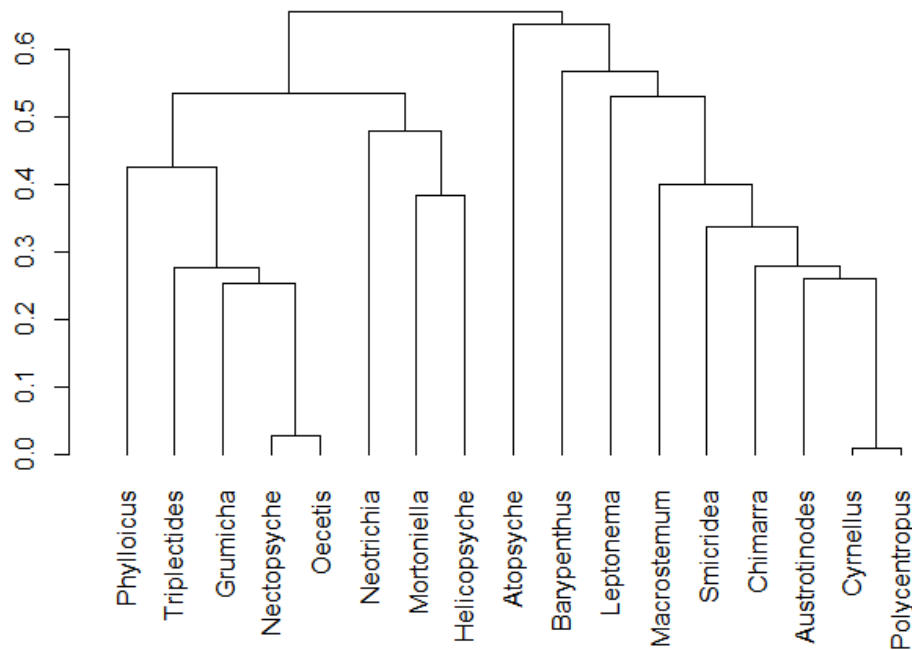


**Figura 9.** A relação SDR (size-density relationship) para populações de Trichoptera em riachos de Mata Atlântica no Parque Estadual de Intervales (SP/Brasil). Densidade e massas corporais médias transformadas em log. Em azul a relação empírica considerando uma regressão linear (inclinação = 0,3385,  $R^2 = 0,2345$ ,  $p < 0,001$ ). Em tracejado, o modelo teórico de equivalência energética considerando uma inclinação de -1 e intercepto que minimiza os resíduos do modelo. Espécies acima ou abaixo das regressões indicam espécies desproporcionais com base no esperado pela relação alométrica. Relação empírica posicionou-se de forma positiva, contrária à relação teórica.



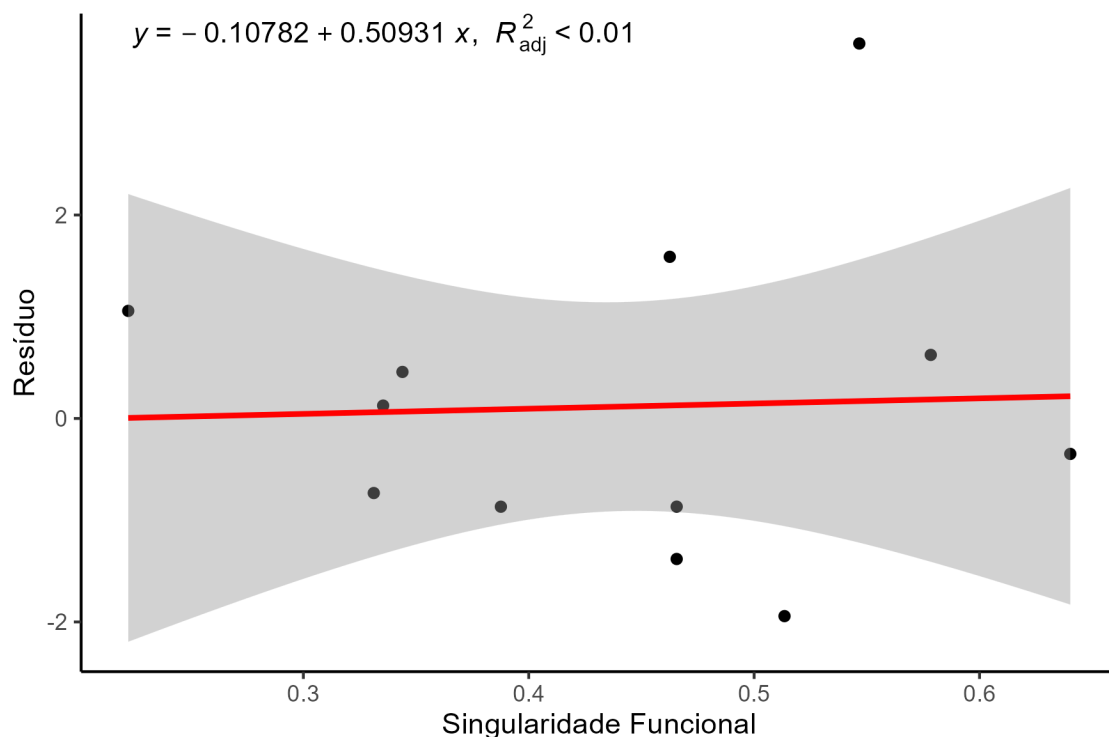
**Figura 10.** A relação SDR anterior, agora com gráfico de resíduos ao lado. As barras representam o resíduo de cada espécie em relação ao modelo teórico de inclinação -1. Espécies com maiores resíduos positivos indicam abundância maior que a esperada pela massa corporal média. O maior resíduo positivo observado foi do gênero *Leptonema*.

Em relação à singularidade funcional, o dendrograma gerado pelas distâncias funcionais dividiu os táxons em dois principais grupos, construtores de casas fixas (Annulipalpia) e construtores de casas móveis ou portáteis (Integripalpia). O táxon *Atopsyche* foi o único de hábito de vida livre encontrado, apresentando o maior valor de singularidade. *Barypenthus* e *Leptonema* foram em seguida os outros dois táxons com maior valor de singularidade funcional.



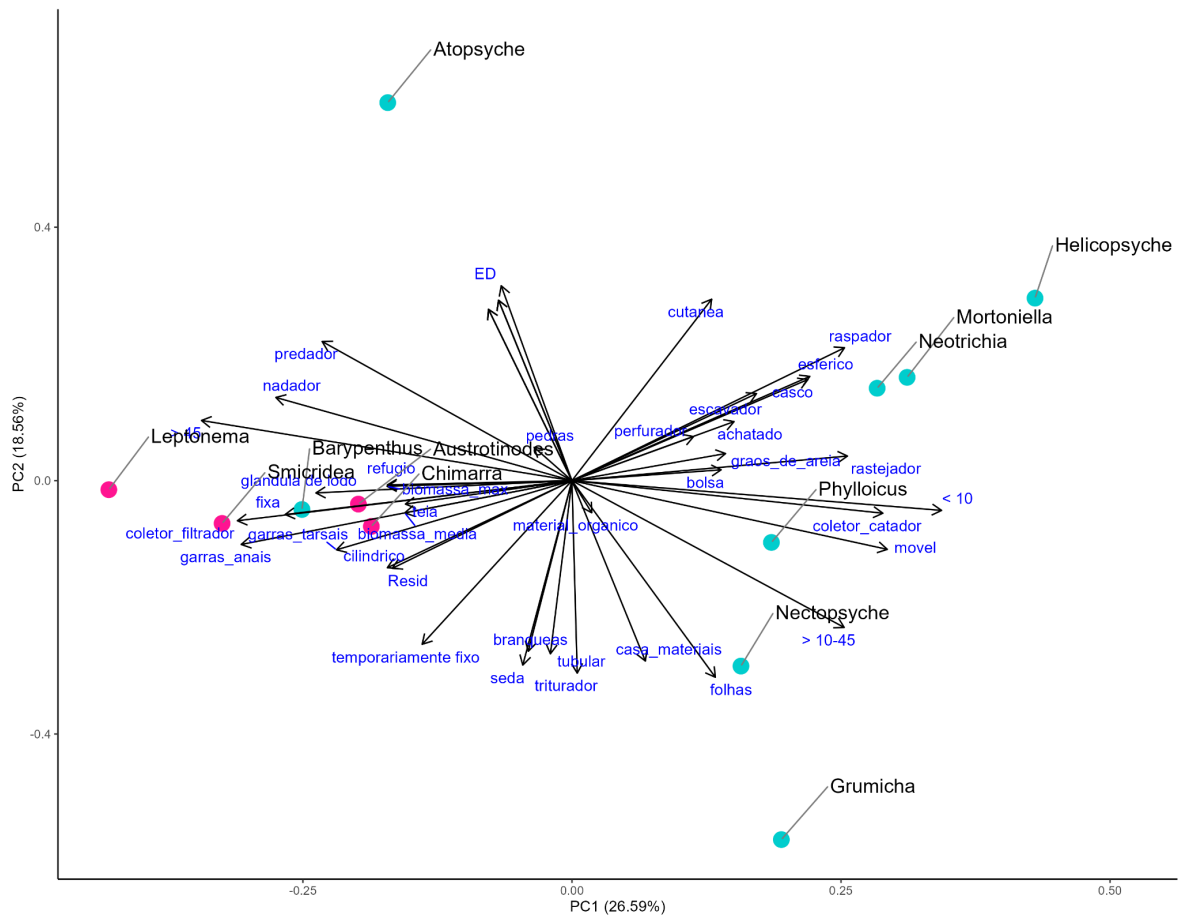
**Figura 11.** Dendrograma gerado a partir das distâncias funcionais de cada espécie. Táxons mais próximos e derivados dos mesmos clados indicam maior similaridade funcional. Táxons derivados de poucas ramificações de caldos são os mais singulares funcionalmente. A principal separação de clados diferenciou Annulipalpia e Integripalpia.

O modelo de regressão linear entre o resíduo da SDR e a Singularidade Funcional novamente não apresentou resultado significativo ( $R^2_{adj} < 0,01$  e  $p = 0,901$ ), indicando que a singularidade não é capaz de explicar os desvios observados no espectro de tamanho.



**Figura 12.** Relação entre a singularidade funcional e o resíduo do modelo de tamanho-densidade para a ordem Trichoptera. A equação da regressão linear é  $Y = -0,10782 + 0,50931x$  com um coeficiente de determinação ajustado  $R^2 = -0,09821$  e  $p > 0,05$ . A relação não é estatisticamente significativa.

Na Análise de Componentes Principais, os eixos 1 e 2 conseguiram explicar 26,59% e 18,56% da variação, respectivamente. Foi possível identificar uma estratégia funcional principal associada ao resíduo da SDR (desproporção), englobando as características de coletor-filtrador, garras anais, temporariamente fixo e biomassa máxima. Percebe-se novamente um agrupamento dos táxons na classificação de Annulipalpia e Integripalpia. A singularidade funcional se posicionou no segundo eixo, associado fortemente ao táxon de vida livre, *Atopsyche*, e oposto ao restante dos táxons com casa de materiais.



**Figura 13.** Análise de Componentes Principais (PCA) dos dados de características funcionais para as espécies de Trichoptera. Os dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) explicaram 26,59% e 18,56% da variação total, respectivamente. Os pontos foram coloridos de acordo com a classificação de casas fixas (rosa) ou móveis e de vida livre (ciano). As espécies com maiores cargas em PC1 estão associadas às características de coletor filtrador, garras anais e temporariamente fixos (vetores maiores).

## 6. Discussão

Este estudo mostrou que a relação entre tamanho e abundância dos macroinvertebrados de riachos de Mata Atlântica não segue perfeitamente o esperado pela teoria alométrica. Apesar da relação geral negativa entre tamanho e abundância, ficou evidente que alguns táxons tendem a ser mais abundantes do que o esperado pelas suas massas corporais médias. Além disso, não observamos uma relação entre a singularidade funcional e o resíduo da SDR, sugerindo que as estratégias funcionais únicas avaliadas nesse estudo não levam a maiores abundâncias em macroinvertebrados. Em contrapartida, observamos algumas

combinações de características associadas à biomassa máxima, como garras anais, hábito alimentar coletor-filtrador, presença de glândula de lodo e construtores de casa fixa (Fig. 8), características que foram evidenciadas em um grupo de Trichoptera. Isso sugere a existência de combinações de características funcionais favoráveis para explicar táxons desproporcionalmente abundantes, ao invés de características únicas, que levariam à singularidade funcional. Nossos resultados indicam que a desproporção na abundância é observada em diversos táxons de macroinvertebrados de riachos, sugerindo que existem estratégias de vida que permitem que eles se desviem das regras esperadas pela teoria metabólica. No entanto, os mecanismos biológicos e ecológicos que favorecem tais desproporções ainda precisam de mais estudos, como detalharemos abaixo.

A Singularidade Funcional teve como objetivo identificar estratégias de vida únicas que pudessem se relacionar com a desproporção observada na relação de Tamanho-Densidade. Nós observamos que as espécies mais abundantes não se destacavam por uma característica isolada, mas sim por um conjunto de características que, em combinação, conferem vantagens em termos de forrageamento e sobrevivência. Isso é consistente com o entendimento de que, evolutivamente, as características se desenvolvem em conjunto, e não isoladamente, uma vez que os organismos são providos de múltiplas características (VERBERK et al., 2013; SAITO et al., 2020). Consequentemente, a performance das espécies reflete essas combinações de características, que respondem adaptativamente ao ambiente, e que tendem a maximizar a aptidão do indivíduo frente às pressões ambientais (VERBERK et al., 2013; SAITO et al., 2020). Esse padrão evolutivo na montagem das características foi empiricamente observado no resultado da PCA, onde gêneros pertencentes à mesma família em geral compartilharam as mesmas características. Nos macroinvertebrados de riachos, por

exemplo, a estratégia dos coletores-filtradores é mais eficiente quando associada à presença de estruturas fixas feitas de seda e garras anais, que permitem a fixação do indivíduo ao substrato, criando um cenário ideal para esse tipo de alimentação. Dessa forma, o sucesso de uma espécie em um ambiente é resultado de uma síndrome de atributos, ou seja, da interação entre suas características, levando a efeitos emergentes que não podem ser previstos ao considerar essas características de forma isolada.

Nossos resultados apontaram para *Leptonema* como o táxon mais desproporcionalmente abundante. Sabe-se que esse gênero tem como estratégia funcional a construção de refúgios, feitos de detritos e fragmentos minerais mantidos juntos com seda, que são fixados ao substratos dos riachos, no qual são tecidas teias utilizadas na captura de alimentos (THOMAS et al. 2020). Além disso, por se fixarem dentro dessas estruturas, conseguem se proteger contra predadores e se manterem na posição frente a correntes rápidas (THOMAS et al., 2020). Em um estudo realizado por Statzner e Dolédec (2011), as larvas de *Hydropsyche* (outro gênero da mesma família) que habitavam trechos do rio com velocidades mais altas tinham o maior tamanho, isso porque o fluxo aumenta o tamanho das partículas transportadas e intensifica a filtragem pela rede larval, resultando em uma maior entrada de energia. Sendo assim, é possível que esses táxons tenham desenvolvido estratégias ótimas para adquirir energia com pouco gasto em ambientes desse tipo, riachos com alto fluxo de água e elevado transporte de sedimentos, o que justificaria seu tamanho desproporcional no modelo alométrico. Além da vantagem de forrageamento para as próprias espécies, as larvas de *Hydropsyche* se destacam por alguns papéis ecossistêmicos importantes, uma vez que após abandonarem essas estruturas transformadoras do ambiente tornam-se engenheiros do ecossistema, facilitando a colonização de outros invertebrados ao melhorar as

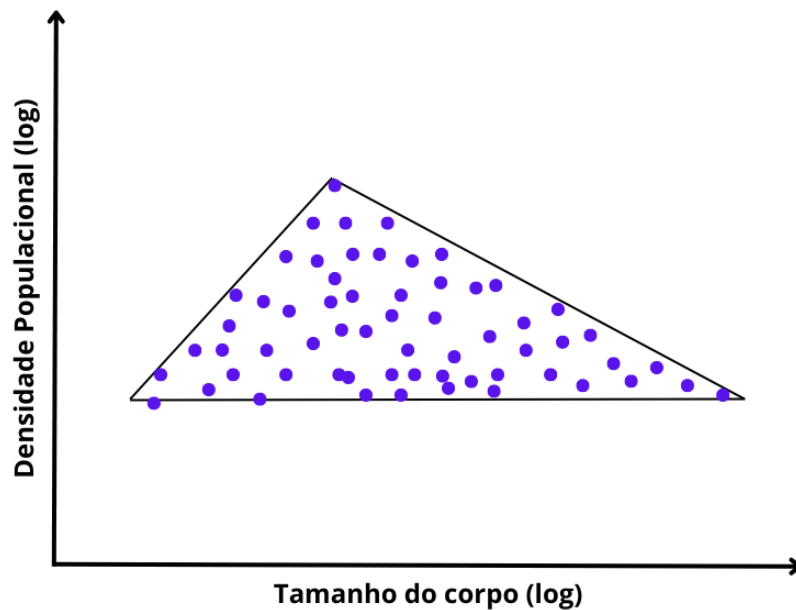


condições do habitat (refúgio de fluxo e de sedimento) e a disponibilidade de alimentos, o que gera efeitos positivos na densidade e biomassa de invertebrados locais (TUMOLO et al., 2019; CARDINALE et al., 2004; TUMOLO et al., 2023). Além disso, ao criarem esses micro-habitats para insetos variados, aumentam a heterogeneidade do substrato e a diversidade funcional nos ecossistemas aquáticos, o que, por sua vez, impulsiona processos ecológicos como a ciclagem de nutrientes e a estabilidade do ecossistema (MILESI et al., 2016; TUMOLO et al., 2019).

Ainda sobre a relação alométrica, a Regra de Equivalência Energética (EER), postulada pela primeira vez por Damuth (1981, 1987), considera que o uso de energia da população é independente do tamanho do corpo, ou seja, em termos populacionais, todas as espécies utilizam a mesma quantidade de energia, sendo as grandes espécies em poucos indivíduos, e as pequenas em muitos indivíduos. Essa relação inversa entre tamanho corporal e densidade populacional permite que haja uma compensação ecológica, sugerindo um equilíbrio no uso energético global. Em comunidades de um mesmo nível trófico, a teoria sugere que o expoente dessa relação com função potência seja  $-3/4$ , onde a abundância diminui pelo recíproco do expoente da lei de Kleiber ( $3/4$ ), sugerindo que a abundância pode ser definida exclusivamente pelo aumento no gasto energético dos indivíduos conforme o aumento no seu tamanho corpóreo. Nossos resultados sugerem que a EER não ocorre nas comunidades de macroinvertebrados de riachos, sustentando outros estudos que indicam variações e exceções que podem causar desvios e questionar a universalidade da equivalência energética (ISAAC et al. 2012).

Um modelo alternativo ao padrão esperado pela EER é o Padrão de Envelope de Restrição (CEP), que desenvolveu-se na ideia de que organismos menores podem alcançar densidades populacionais mais elevadas do que os organismos

maiores, limitados pela maior necessidade de recursos e espaço (MARQUET et al., 1995 - Fig. 15). Sendo o ambiente e sua capacidade suporte limitadores das densidades máximas, a combinação de ambientes altamente produtivos com espécies que conseguem evoluir para utilizar recursos de forma mais eficiente, pode alterar sua posição no gráfico do CEP, conseguindo atingir densidades populacionais maiores do que o previsto para seu tamanho corporal médio (MARQUET et al., 1995). Uma característica interessante desse modelo é a posição das espécies de tamanho intermediário, que encontram-se na posição com a maior variabilidade nas densidades populacionais. Isso é explicado pela maior diversidade de estratégias ecológicas e nichos ocupados por essas espécies, que resulta na maior adaptabilidade e flexibilidade frente às diferentes condições de habitat e fontes de alimento (espécies generalistas e onívoras) (MARQUET et al., 1995). Nosso estudo parece se encaixar nesse modelo, com os táxons de macroinvertebrados menores aumentando a abundância em uma inclinação positiva até o táxon médio (*Leptonema*), com a maior relação de tamanho-densidade, e diminuindo em uma inclinação negativa em direção aos peixes predadores. Nesse sentido, nosso estudo investigou um grupo (macroinvertebrados e peixes) com alta diversidade de estratégias funcionais, compondo desde espécies pequenas e mais especialistas, como a ordem Ephemeroptera, espécies médias onívoras e generalistas, como Trichoptera, até espécies grandes com hábito predador, como é o caso de diversos peixes, o que possibilita a formação do padrão triangular proposto pelo CEP.



**Figura 15.** Representação esquemática do Padrão de Envelope de Restrição (CEP). O limite superior da relação atinge o pico em espécies de tamanho corporal médio, aumenta para espécies menores e diminui para as espécies maiores. (Adaptado de Marquet et al., 1995).

Os estudos que consideram o tamanho do corpo como um dos principais fatores organizadores das comunidades são ainda recentes e novas descobertas são feitas constantemente. Apesar dos achados que relacionam as combinações de características funcionais com a desproporção alométrica, encontramos três principais limitações no nosso estudo. (1) As informações sobre as características funcionais das espécies de macroinvertebrados ainda são imprecisas e aproximadas na literatura, deixando evidente uma lacuna de conhecimento sobre uma ligação mais mecanicista entre os atributos e como estes se relacionam com o funcionamento desses ecossistemas. Destacamos a necessidade de futuros estudos para melhor compreensão das características das comunidades aquáticas de riachos tropicais e seus padrões ecológicos, a fim de melhorar os próximos estudos de desproporção. (2) Nosso modelo de Relação Tamanho-Densidade utilizou dados de coleta de apenas três pontos, de um único mês de coleta, uma vez que a falta de mais coletas de peixes limitou a utilização dos demais dados compilados de

macroinvertebrados. Futuros estudos que utilizem bases de dados maiores podem encontrar padrões mais detalhados e completos, aumentando a representatividade dos resultados. (3) Não sabemos ainda quais características funcionais são as mais importantes a serem consideradas e como isso varia para cada espécie, nem como as interações entre as características e delas com o ambiente podem alterar a percepção dos resultados. Estudos posteriores podem explorar mais as combinações entre as características, suas relações com a história de vida de cada espécie e com a forma com que elas utilizam o habitat, investigando também questões de equivalência funcional e conjuntos alternativos (VERBERK et al., 2013).

Em resumo, encontramos que a singularidade funcional não é o fator responsável pela desproporção observada no modelo alométrico da SDR em riachos de Mata Atlântica. A partir disso, observamos duas explicações relevantes: (1) A combinação de características específicas conferem vantagens em termos de forrageamento e sobrevivência para alguns táxons de macroinvertebrados da família Trichoptera. (2) Outros modelos alternativos à Regra de Equivalência Energética (EER) devem ser explorados para explicar a distribuição das espécies nas relações de Tamanho-Densidade. Isso nos leva a concluir que espécies que tendem a ser mais abundantes do que o esperado pelas suas massas corporais médias evoluíram para combinações de características funcionais favoráveis, que permitem o maior aproveitamento energético do ambiente, revelando a complexidade inerente das interações ecológicas, e conseqüentemente a incapacidade de analisar esses fatores sem considerar suas interações e adaptações entre as espécies e delas com o ambiente.

## 7. Conclusão

Este estudo explorou as relações entre as características funcionais dos macroinvertebrados de riachos e a abundância desproporcional de certos grupos em função de seus tamanhos do corpo. Os resultados revelaram que alguns conjuntos de características são favoráveis à manutenção de maior biomassa, sugerindo que as espécies desproporcionais na SDR se adaptaram evolutivamente com características funcionais que otimizam a obtenção de energia em ambientes com elevado fluxo de água. Além disso, questionamos a universalidade da equivalência energética, sugerindo a existência de modelos não lineares para as relações de Tamanho-Densidade, como por exemplo o Padrão de Envelope de Restrição (CEP). Essas descobertas têm importantes implicações para entendermos os padrões por trás da organização dessas comunidades, evidenciando a necessidade de revisitar os modelos tradicionais de ecologia de comunidades, incorporando a variabilidade funcional e as adaptações específicas ao ambiente para gerar modelos mais precisos e que englobem a complexidade das interações ecológicas em riachos tropicais.

Futuras pesquisas podem explorar modelos alternativos à SDR, aprofundando no próprio padrão triangular proposto pelo Envelope de Restrição e suas possíveis variações, o que nos ajudaria a entender as diferenças e encontrar padrões entre comunidades com diferentes formatos na relação Tamanho-Densidade. Em resumo, esse trabalho contribuiu para a melhor compreensão da desproporcionalidade de macroinvertebrados de riachos em relações Tamanho-Densidade, considerando suas características funcionais associadas, abrindo caminho para futuras investigações dos padrões de relação alométrica não lineares.

## 8. Referências Bibliográficas

- ACHILLES, B. *gridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics*. Versão 2.3. 2017. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra>. Acesso em: 27 ago. 2024.
- ALLAN, J. David; CASTILLO, María M.; CAPPS, Krista A. **Stream ecology: structure and function of running waters**. Springer Nature, 2021.
- ALLEN, Andrew P.; GILLOOLY, James F. The mechanistic basis of the metabolic theory of ecology. **Oikos**, v. 116, n. 6, p. 1073-1077, 2007.
- BATES, D.; MÄCHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. **Journal of Statistical Software**, [S. l.], v. 67, n. 1, p. 1–48, 2015. DOI: 10.18637/jss.v067.i01. Disponível em: <https://www.jstatsoft.org/index.php/jss/article/view/v067i01>. Acesso em: 27 ago. 2024.
- BERTAGNOLLI, Anthony D. et al. Net-spinning caddisflies create denitrifier-enriched niches in the stream microbiome. **ISME Communications**, v. 3, n. 1, p. 111, 2023.
- BITTINGER, K. *usedist: Distance Matrix Utilities*. Versão 0.4.0. 2020. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=usedist>. Acesso em: 27 ago. 2024.
- BOYERO, Luz et al. Are tropical streams really different?. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 28, n. 2, p. 397-403, 2009.
- BRASIL, Leandro Schlemmer et al. The habitat integrity index and aquatic insect communities in tropical streams: A meta-analysis. **Ecological Indicators**, v. 116, p. 106495, 2020.
- BROWN, James H. et al. Toward a metabolic theory of ecology. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1771-1789, 2004.
- BROWN, Bryan L. et al. Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 30, n. 1, p. 310-327, 2011.
- CARDINALE, B. J.; GELMANN, E. R.; PALMER, M. A. Net spinning caddisflies as stream ecosystem engineers: the influence of Hydropsyche on benthic substrate stability. **Functional Ecology**, p. 381-387, 2004.
- CARDINALE, Bradley J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, n. 7401, p. 59-67, 2012.
- CASTRO, Diego MP; DOLEDEC, Sylvain; CALLISTO, Marcos. Landscape variables influence taxonomic and trait composition of insect assemblages in Neotropical savanna streams. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 8, p. 1472-1486, 2017.

COLLYER, G., PERKINS, D. M., PETSCH, D. K., SIQUEIRA, T., SAITO, V. Land-use intensification systematically alters the size structure of aquatic communities in the Neotropics. **Global Change Biology**, v. 29, n. 14, p. 4094-4106, 2023

DA SILVEIRA, Estevan Luiz et al. Methods for trophic ecology assessment in fishes: a critical review of stomach analyses. **Reviews in Fisheries Science & Aquaculture**, v. 28, n. 1, p. 71-106, 2020.

DE CASTRO, Diego M. Parreira; DOLÉDEC, Sylvain; CALLISTO, Marcos. Land cover disturbance homogenizes aquatic insect functional structure in neotropical savanna streams. **Ecological Indicators**, v. 84, p. 573-582, 2018.

DUDGEON, David (Ed.). **Tropical stream ecology**. Elsevier, 2011.

DUNNE, J. **The network structure of food webs**. **Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs**, p. 27-86. Oxford University Press, 2006.

DUNNE, J. Food Webs. **Encyclopedia of complexity and systems science**, v. 1, p. 3661-3682, 2009.

GALILI, T. dendextend: An R package for visualizing, adjusting, and comparing trees of hierarchical clustering. **Bioinformatics**, 2015. DOI: 10.1093/bioinformatics/btv428. Disponível em: <https://academic.oup.com/bioinformatics/article/31/22/3718/240978/dendextend-an-R-package-for-visualizing-adjusting>. Acesso em: 27 ago. 2024.

GARVEY, J. E.; WHILES, M. **Trophic ecology**. CRC Press, 2016.

GALVANI, Emerson et al. Avaliação da temperatura do ar no perfil topoclimático do Parque Estadual Intervales–SP, entre as altitudes de 150 a 950 metros. **SEMINÁRIO LATINO-AMERICANO DE GEOGRAFIA FÍSICA**, 2008.

HAMADA, Neusa et al. **Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia**. Manaus: Editora do INPA, 2014., 2014.

HAMADA, Neusa; THORP, James H.; ROGERS, D. Christopher (Ed.). **Thorp and covich's freshwater invertebrates: Volume 3: Keys to neotropical Hexapoda**. Academic press, 2018.

HEINO, Jani. Patterns of functional biodiversity and function-environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. **Limnology and Oceanography**, v. 53, n. 4, p. 1446-1455, 2008.

HEPP, Luiz U.; MILESI, Silvia V., et al. Agriculture affects functional diversity of aquatic insects in Subtropical Atlantic Forest streams. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 35, p. e31, 2023.

ISAAC, Nick JB; STORCH, David; CARBONE, Chris. The paradox of energy equivalence. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 1, p. 1-5, 2013.

JOLY, Carlos A.; METZGER, Jean Paul; TABARELLI, Marcelo. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. **New phytologist**, v. 204, n. 3, p. 459-473, 2014.

KASSIM, H.; LARSEN, K. *ggrepel: Repulsive Text and Label Geoms for ggplot2*. Versão 0.9.5. 2024. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=ggrepel>. Acesso em: 27 ago. 2024.

KEMBEL, S. K.; COWAN, P.; HELMUS, M. R.; CORNWELL, W. K.; MORLON, H.; ACKERLY, D. D.; BLOMBERG, S. P.; WEBB, C. O. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, v. 26, p. 1463–1464, 2010.

KLECKA, Jan; BOUKAL, David S. Foraging and vulnerability traits modify predator–prey body mass allometry: freshwater macroinvertebrates as a case study. **Journal of Animal Ecology**, v. 82, n. 5, p. 1031-1041, 2013.

KUNZ, Stefan et al. Tackling inconsistencies among freshwater invertebrate trait databases: harmonising across continents and aggregating taxonomic resolution. **Freshwater Biology**, v. 67, n. 2, p. 275-291, 2022.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, p. 299–305, 2010.

LAYMAN, Craig A. et al. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. **Biological reviews**, v. 87, n. 3, p. 545-562, 2012.

LOEUILLE, Nicolas; LOREAU, Michel. Evolution of body size in food webs: does the energetic equivalence rule hold?. **Ecology Letters**, v. 9, n. 2, p. 171-178, 2006.

MACARTHUR, Robert H.; PIANKA, Eric R. On optimal use of a patchy environment. **The American Naturalist**, v. 100, n. 916, p. 603-609, 1966.

MARQUET, P. A.; NAVARRETE, S. A.; CASTILLA, J. C. Body size, population density, and the energetic equivalence rule. **Journal of Animal Ecology**, v. 64, n. 3, p. 325-332, 1995.

MARTÍNEZ, Aingeru et al. Land use change affects macroinvertebrate community size spectrum in streams: the case of *Pinus radiata* plantations. **Freshwater Biology**, v. 61, n. 1, 2016.

MILESI, Silvia V.; DOLÉDEC, Sylvain; MELO, Adriano S. Substrate heterogeneity influences the trait composition of stream insect communities: an experimental in situ study. **Freshwater science**, v. 35, n. 4, p. 1321-1329, 2016.

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



- MOTTA, Rosinês L.; UIEDA, Virginia S. Food web structure in a tropical stream ecosystem. **Austral Ecology**, v. 30, n. 1, p. 58-73, 2005.
- O’GORMAN, Eoin J. et al. A simple model predicts how warming simplifies wild food webs. **Nature Climate Change**, v. 9, n. 8, p. 611-616, 2019.
- OLESEN, J. M. et al. Chapter 1 - From Broadstone to Zackenberg: Space, Time and Hierarchies in Ecological Networks. Em: WOODWARD, G. (Ed.). **Advances in Ecological Research**. Ecological Networks. Academic Press, 2010. v. 42p. 1–69.
- FENTON, M. Brock et al. The diet of bats from Southeastern Brazil: the relation to echolocation and foraging behaviour. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 16, p. 1081-1085, 1999.
- PATRICK, Christopher J.; BROWN, Bryan L. Species pool functional diversity plays a hidden role in generating  $\beta$ -diversity. **The American Naturalist**, v. 191, n. 5, p. E159-E170, 2018.
- PAVOINE, Sandrine; OLLIER, Sébastien; DUFOUR, Anne-Béatrice. Is the originality of a species measurable?. **Ecology Letters**, v. 8, n. 6, p. 579-586, 2005.
- PAVOINE, S., VALLET, J., DUFOUR, A. B., GACHET, S., DANIEL, H. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. **Oikos (København)**, v. 118(3), p. 391-402, 2009.
- PAVOINE, Sandrine; RICOTTA, Carlo. On the relationships between rarity, uniqueness, distinctiveness, originality and functional/phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, v. 263, p. 109356, 2021.
- PEDERSEN, Thomas Lin. *ggforce: Accelerating ggplot2*. Versão 0.4.2. 2024. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=ggforce>. Acesso em: 27 ago. 2024.
- PEDERSEN, Thomas Lin. *patchwork: The Composer of Plots*. Versão 1.2.0. 2024. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=patchwork>. Acesso em: 27 ago. 2024.
- PERKINS, Daniel M. et al. Bending the rules: exploitation of allochthonous resources by a top-predator modifies size-abundance scaling in stream food webs. **Ecology letters**, v. 21, n. 12, p. 1771-1780, 2018.
- PETCHEY, Owen L.; BELGRANO, Andrea. Body-size distributions and size-spectra: universal indicators of ecological status?. **Biology Letters**, v. 6, p. 434-437, 2010.
- PETSCH, Danielle K. et al. Beta diversity of stream insects differs between boreal and subtropical regions, but land use does not generally cause biotic homogenization. **Freshwater Science**, v. 40, n. 1, p. 53-64, 2021.
- PIMM, Stuart L.; PIMM, Stuart L. **Food webs**. Springer Netherlands, 1982.

**Plano de Manejo: Parque Estadual Intervales.** São Paulo: Fundação Florestal, 2008. Disponível em: <https://www.infraestruturameioambiente.sp.gov.br/fundacaoflorestal/planos-de-manejo/planos-de-manejo-planos-concluidos/plano-de-manejo-pe-intervales/>. Acesso em: 31 out. 2023

POMERANZ, Justin PF; WARBURTON, Helen J.; HARDING, Jon S. Anthropogenic mining alters macroinvertebrate size spectra in streams. **Freshwater biology**, v. 64, n. 1, p. 81-92, 2019.

R CORE TEAM. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, versão 4.4.1. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2023. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 27 ago. 2024.

REIS, Andressa da Silva; ALBRECHT, Míriam Pilz; BUNN, Stuart E. Caminhos da teia alimentar para comunidades de peixes em pequenos riachos tropicais. **Biologia de Água Doce**, v. 65, n. 5, pág. 893-907, 2020.

REUTER, Hauke et al. Ecological hierarchies and self-organisation—Pattern analysis, modelling and process integration across scales. **Basic and Applied Ecology**, v. 11, n. 7, p. 572-581, 2010.

RIBEIRO, Mariela Domiciano; TERESA, Fabrício Barreto; CASATTI, Lilian. Use of functional traits to assess changes in stream fish assemblages across a habitat gradient. **Neotropical Ichthyology**, v. 14, p. e140185, 2016.

SAITO, Victor S. et al. Dispersal traits drive the phylogenetic distance decay of similarity in Neotropical stream metacommunities. **Journal of Biogeography**, v. 42, n. 11, p. 2101-2111, 2015.

SAITO, Victor Satoru et al. Comparing taxon-and trait-environment relationships in stream communities. **Ecological Indicators**, v. 117, p. 106625, 2020.

SAITO, Victor S. et al. Stochastic colonisation dynamics can be a major driver of temporal  $\beta$  diversity in Atlantic Forest coastal stream communities. **Freshwater Biology**, v. 66, n. 8, p. 1560-1570, 2021.

SAITO, et al. Untangling the complex food webs of tropical rainforest streams. **Journal of Animal Ecology**. 2024

SCHIESARI, L. et al. Community reorganization stabilizes freshwater ecosystems in intensively managed agricultural fields. **Journal of Applied Ecology**, 2023.

SHELDON, R. W.; SUTCLIFFE JR, W. H.; PARANJAPE, M. A. Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. **Journal of the Fisheries Board of Canada**, v. 34, n. 12, p. 2344-2353, 1977.

SIBERCHICOT, A.; JULIEN-LAFERRIÈRE, A.; DUFOUR, A.; THIOULOUSE, J.; DRAY, S. adegraphics: An S4 lattice-based package for the representation of multivariate data. **The R Journal**, v. 9, n. 2, p. 198–212, 2017. Disponível em:

<https://journal.r-project.org/archive/2017/RJ-2017-042/index.html>. Acesso em: 27 ago. 2024.

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

STATZNER, Bernhard; DOLÉDEC, Sylvain. Phylogenetic, spatial, and species-trait patterns across environmental gradients: The case of Hydropsyche (Trichoptera) along the Loire River. **International Review of Hydrobiology**, v. 96, n. 2, p. 121-140, 2011.

TAMARIS-TURIZO, Cesar E.; PINILLA-A, Gabriel A.; MUÑOZ, Isabel. Trophic network of aquatic macroinvertebrates along an altitudinal gradient in a Neotropical mountain river. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 62, p. 180-187, 2018.

TANG, Y.; HORIKOSHI, M.; LI, W. ggfortify: Unified interface to visualize statistical result of popular R packages. **The R Journal**, v. 8, n. 2, p. 474–485, 2016. DOI: 10.32614/RJ-2016-060. Disponível em: <https://doi.org/10.32614/RJ-2016-060>. Acesso em: 27 ago. 2024.

THIOULOUSE, J.; DRAY, S.; DUFOUR, A.; SIBERCHICOT, A.; JOMBART, T.; PAVOINE, S. **Multivariate analysis of ecological data with ade4**. Springer, 2018. DOI: 10.1007/978-1-4939-8850-1.

THOMPSON, R. M.; DUNNE, J. A.; WOODWARD, G. Freshwater food webs: towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics. **Freshwater Biology**, v. 57, n. 7, p. 1329–1341, 2012.

TOLONEN, Katri E. et al. Ecological uniqueness of macroinvertebrate communities in high-latitude streams is a consequence of deterministic environmental filtering processes. **Aquatic Ecology**, v. 52, p. 17-33, 2018.

TOMANOVA, Sylvie; USSEGLIO-POLATERA, Philippe. Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. **Fundamental and Applied Limnology-Archiv fur Hydrobiologie**, v. 170, n. 3, p. 243-256, 2007.

TOWNSEND, Colin; DOLÉDEC, Sylvain; SCARSBROOK, Mike. Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: a test of habitat templet theory. **Freshwater Biology**, v. 37, n. 2, p. 367-387, 1997.

TRAJANO, Eleonora. Movements of cave bats in southeastern Brazil, with emphasis on the population ecology of the common vampire bat, *Desmodus rotundus* (Chiroptera). **Biotropica**, p. 121-129, 1996.

TUMOLO, B. B.; ALBERTSON, L. K.; CROSS, W. F.; DANIELS, M. D.; SKLAR, L. S. Occupied and abandoned structures from ecosystem engineering differentially facilitate stream community colonization. **Ecosphere**, v. 10, n. 5, p. e02734, 2019.

TUMOLO, B. B.; ALBERTSON, L. K.; CROSS, W. F.; POOLE, G. C.; DAVENPORT, G.; DANIELS, M. D.; SKLAR, L. S. Resource modification by ecosystem engineers generates hotspots of stream community assembly and ecosystem function. **Ecology**, v. 104, n. 6, p. e4052, 2023.

UIEDA, V. S.; MOTTA, R. L. Trophic organization and food web structure of southeastern Brazilian streams: a review. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 19, n. 1, p. 15-30, 2007.

VALENTE-NETO, Francisco et al. Ecological perspectives on the organization of biodiversity in Neotropical streams. **Hydrobiologia**, p. 1-23, 2024.

VERBERK, Wilco CEP; VAN NOORDWIJK, C. G. E.; HILDREW, Alan G. Delivering on a promise: integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science. **Freshwater Science**, v. 32, n. 2, p. 531-547, 2013.

WANG, Y. *corrplot: Visualization of a Correlation Matrix*. Versão 0.94. 2024. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=corrplot>. Acesso em: 27 ago. 2024.

WEST, Geoffrey B.; BROWN, James H.; ENQUIST, Brian J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. **Science**, v. 276, n. 5309, p. 122-126, 1997.

WICKHAM, H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-Verlag, 2016.

WICKHAM, H. et al. Welcome to the tidyverse. **Journal of Open Source Software**, v. 4, n. 43, p. 1686, 2019. DOI: 10.21105/joss.01686.

WICKHAM, Hadley; R PACKAGE DEVELOPMENT TEAM. *readxl: Read Excel Files*. Versão 1.4.3. 2023. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>. Acesso em: 27 ago. 2024.

WICKHAM, H. The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. **Journal of Statistical Software**, [S. l.], v. 40, n. 1, p. 1–29, 2011. DOI: 10.18637/jss.v040.i01. Disponível em: <https://www.jstatsoft.org/index.php/jss/article/view/v040i01>. Acesso em: 27 ago. 2024.

WHITE, Ethan P. et al. Relationships between body size and abundance in ecology. **Trends in ecology & evolution**, v. 22, n. 6, p. 323-330, 2007.