RESSALVA

Atendendo solicitação da
autora, o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 19/08/2021.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – RIO CLARO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

LEGADO DA HISTÓRIA DA PAISAGEM NA ESTRUTURA DAS COMUNIDADES DE RIACHOS

EDINEUSA PEREIRA DOS SANTOS

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ecologia e Biodiversidade.

Agosto - 2019

EDINEUSA PEREIRA DOS SANTOS

LEGADO DA HISTÓRIA DA PAISAGEM NA ESTRUTURA DAS COMUNIDADES DE RIACHOS

Orientador: Prof. Dr. Tadeu de Siqueira Barros

Co-orientador: Prof. Dr. Sílvio F. de Barros Ferraz

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ecologia e Biodiversidade.

Rio Claro, SP

2019

S237l

Santos, Edineusa Pereira dos
Legado da história da paisagem na estrutura das comunidades de riachos / Edineusa Pereira dos Santos. -- Rio Claro, 2019
90 p. : il., tabs.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: Tadeu de Siqueira Barros
Coorientador: Sílvio Frosini de Barros Ferraz

1. Ecologia de comunidades. 2. Insetos aquáticos. 3. Usos do solo. 4. Conectividade. 5. Débito de extinção. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Rio Claro

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Legado da história da paisagem na estrutura das comunidades de riachos

AUTORA: EDINEUSA PEREIRA DOS SANTOS
ORIENTADOR: TADEU DE SIQUEIRA BARROS
COORIENTADOR: SILVIO FROSINI DE BARROS FERRAZ

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE, especialidade: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. TADEU DE SIQUEIRA BARROS
Departamento de Ecologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Profa. Dra. PAULA KOELER LIRA
Departamento de Biologia / Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro - RJ

Profa. Dra. LILIAN CASATTI
Departamento de Zoologia e Botânica / UNESP - Câmpus de São José do Rio Preto - SP

Prof. Dr. LUIS MAURÍCIO BINI
Departamento de Biologia Geral / Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas - Goiânia / GO

Prof. Dr. VICTOR SATORU SAITO
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde - Departamento de Ciências Ambientais / Universidade Federal de São Carlos / SP

Rio Claro, 19 de agosto de 2019

À tia Lia (in memoriam)

Por mudar o endereço e

A perspectiva de vida

Da garotinha magricela

AGRADECIMENTOS

Gostaria de primeiramente agradecer ao Prof. Tadeu Siqueira por instigar, incentivar e debater as ideias que apresento nesta tese (além de muitas outras) e por acompanhar cada passo no desenvolvimento desta. Também, agradeço-o muito por ter dado a mim a rara oportunidade de aprender o que é excelência na pesquisa, no ensino, na orientação, e como pessoa, pelo exemplo!

A Profª Helene Wagner da Universidade de Toronto por ter me recebido em seu laboratório durante o doutorado sanduíche e pelas muitas reuniões e discussões as quais contribuíram com um dos manuscritos;

Ao Prof. Sílvio Ferraz pela co-orientação e suporte nas análises com os dados de paisagem;

Ao Yuri, a Renata, a Aline, e demais *meninas* do laboratório de Hidrologia Florestal da Esalq, pelo auxílio com os dados de paisagem;

Ao Carlinhos – o gps humano – por não só tornar possível o extenso trabalho de campo, como por se dispor a ajudar em todas as atividades decorrentes deste. Obrigada por tornar as coletas tão divertidas!

A Amarílis por ajudar no campo, nas análises das amostras de águas e ainda organizar nossos churrascos;

A Anita e Cézar pela companhia e pela ajuda nas longas horas de triagem e identificação dos insetos aquáticos;

Aos queridos amigos que fiz durante a vivência no lab e que levarei por toda a vida: José Wagner, Néliton, Raul, Sayuri, Victor, Cris e Anita. Obrigada por me proporcionar momentos tão felizes!

A secretária Ivana pelo suporte nas questões técnicas da ppg – sempre com muita disposição e simpatia mesmo em meio a tantas demandas;

Aos colegas do departamento pela companhia e bons momentos que compartilhamos, especialmente aqueles do lab da Clarice e do Miltinho cujas portas bati muito;

A D. Maria por ter me acolhido e me ajudado na adaptação ao cotidiano canadense;

A Nerrine e Normita e demais integrantes da família filipina-canadense por ter me acolhido com tanto amor;

As meninas da rep 'melhor de três', em especial a Dandara e a Isa, por tornarem a longa estadia em um lugar tão distante menos doída;

Ao meu esposo, Deyvis, pela cumplicidade nesta longa jornada e compreensão na, também longa, ausência;

A família de meu esposo, agora também minha, pelo incentivo;

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado – código de financiamento 001 – e pela bolsa de intercâmbio através do Programa Institucional de Doutorado Sanduíche no Exterior (PDSE), processo número 88881.133486/2016-01.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio no financiamento da pesquisa através do processo nº 2013/50424-1.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior-Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

"if I have seen further, it is by standing on the shoulders of giants"

Letter to Robert Hooke, by Isaac Newton, Feb 5, 1675

"The Answer to the Great Question… […] is… […] Forty-two! […] So once you do know what the question actually is, you'll know what the answer means"

The Hitchhiker's Guide to the Galaxy, Douglas Adams

"[…] both the past and the future are simply "there", laid out as part of four-dimensional space-time, some of which we have already visited and some not yet."

www.exactlywhatistime.com

RESUMO

Esta tese busca entender a estruturação de comunidades de riachos em paisagens modificadas enquanto contabiliza possíveis assincronias entre ambas. Logo, ela questiona os pressupostos de que (i) é necessário incluir características das paisagens passadas para alcançar uma abordagem mais completa dos fatores estruturadores das comunidades atuais e (ii) alternativamente, de que lapsos temporais nas respostas das comunidades devem ser considerados para compreender a total magnitude dos efeitos de uma dada mudança da paisagem. Além disso, são explorados condicionantes relacionados à caracterização do histórico da paisagem, ao tipo de descritor da comunidade e à complexidade do sistema ecológico. Em seu primeiro manuscrito, esta tese confirma tais pressupostos enquanto apresenta o primeiro registro de respostas tardias de insetos aquáticos em região tropical. Nele, eu demonstro que padrões nas comunidades poderiam ser mais bem compreendidos quando o histórico é descrito com mais de uma característica (e.g., média histórica e trajetórias de perda e ganho de cobertura florestal) e que a detecção de respostas tardias varia de acordo com os descritores de comunidades estudados. Em seu segundo manuscrito, um modelo teórico foi testado admitindo múltiplas relações simultâneas e, predominantemente, indiretas para o sistema de estudo. Neste, além daqueles pressupostos, foram confirmados caminhos causais pelos quais a cobertura florestal e usos dos solos estruturam as comunidades. Com os caminhos são fornecidas evidências empíricas de que a montagem das comunidades de insetos aquáticos é afetada pela quantidade de floresta remanescente através da regulação das condições ambientais locais dos riachos e pelo arranjo recente e pretérito dos fragmentos florestais conforme sua influência sobre a conectividade espacial ao longo dos riachos. Assim, além de acrescentar elementos à ecologia de comunidades e à interpretação de distúrbios antropogênicos, tais achados abrem uma janela de oportunidade para tomadores de decisão. Pois, de um lado, eles assinalam a possibilidade para interromper futura perda de espécies decorrente de modificação recente da paisagem em sistemas fluviais e, de outro, alertam para a influência do histórico das paisagens para o sucesso de atividades de restauração.

Palavras-chave: conectividade, crédito de imigração, débito de extinção, equações estruturais, filtros ambientais, insetos aquáticos, lapso temporal, usos do solo

ABSTRACT

This thesis aims to understand the assembly of stream communities in modified landscapes by accounting for possible asynchronies between the two. In this way, it questions the assumptions that (i) it is necessary to include past landscape characteristics to reach a more complete approach of the structuring factors of current communities, and that (ii), alternatively, one should consider time lags in community responses to encompass the magnitude of the effects of a certain landscape change. In addition, drivers related to the characteristics of landscape history, the type of community descriptor and the complexity of the ecological system are questioned. In its first manuscript, this thesis confirms those assumptions and shows the first record of delayed responses of aquatic insects in the tropical region. In that, I show that patterns in communities could be better understood when landscape history is described with more than one characteristic (e.g., historical mean and loss and gain trajectories of forest cover) and that the detection of delayed responses varies according to the community descriptors. In its second manuscript, a theoretical model was tested admitting multiple simultaneous, and predominantly, indirect relationships in the study system. Then, in addition to the previous assumptions, causal pathways by which forest cover and land uses structure communities were confirmed. With the paths, empirical evidence that aquatic insect community assembling is affected by the amount of forest remaining via instream condition regulation and by the arrangement of the recent and past forest fragments according to their influence on the connectivity along the channels were provided. Thus, in addition to including elements to community ecology and the interpretation of anthropogenic disturbances, such findings open a window of opportunity for decision makers. Because, in a way, they indicate the possibility of interrupting future species loss due to recent landscape modification in river systems and, in another one, they alert to influence of landscape history on the success of restoration activities.

Keywords: connectivity, immigration credit, extinction debt, structural equation model, environmental filter, aquatic insect, time lag, land use

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1.1 Diagrama e equações ilustrando as relações entre variáveis observadas e latentes em um modelo de equações estruturais (adaptado de Grade et al. 2006, pag.193) 19

Figure 2.1 Location of the studied watersheds in the Corumbataí river basin, São Paulo state, Brazil 32

Figure 2.2 Mean and standard deviation of forest cover proportion of the catchments of each trajectory. Colors red and green represent the trajectories of forest loss and gain, respectively, and gray represents general trajectory of all catchments.....35

Figure 2.3 Standardized beta coefficient of estimated recent rarefied richness (above) and abundance (below) according to forest cover (%) at each observed year (1962-2011) in a linear mixed model...36

Figure 2.4 Predicted rarefied richness, abundance and Tsallis diversity by interaction between the trajectories of forest loss and gain (values: -30 and 30 respectively) and mean forest cover (a, b, c), variation of accumulated forest cover (d, f) and total accumulated forest cover (e) 37

Figure 3.1 – Spatial scales (catchment and riparian) at which land uses and forest cover were assessed. The catchment scale comprised the entire area upstream the sampled site. The riparian scale comprised an upstream buffer from the sample site (30-m width at both stream sides) 55

Figure 3.2 – General theoretical model relating landscape characteristics and spatial scales to stream conditions, habitat connectivity, and local community structure. LUFC = Land use and forest cover. Local forest canopy cover and topographic constraints are single variables; all others are latent variables that include some observed indicators. Variables with term 'history' have indicators varying along time (1962, 1972, 1978, 2003, 2011) 58

Figure 3.3 – Structural equation models showing the pathways by which landscape modification affects local community diversity. Arrow thickness is proportional to the estimated standardized effect size (single headed) or correlation to other variables (double headed), and their values are indicated over the arrows. Cycles contain the standard errors associated to all significant estimates, except correlation. Red arrows indicate negative values. Dashed arrows indicate marginally significant effects. Dotted arrows indicate non-significant effects and gray arrows show indicators of the reflective latent variables. Only significant correlations ($P < 0.05$) are shown for simplicity. R^2 indicates the proportion of variation of endogenous factor (from the rightmost) explained by exogenous factors (from the leftmost), except for latent variables represented by the ellipse 66

LISTA DE TABELAS

Table 1. Description of the latent variables that underpin processes (dispersal and niche selection) affecting directly aquatic insects in freshwater systems and their indicators.....59
Table 2. Description of exogenous and endogenous latent variables and their indicators 61

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL 12

A história da paisagem e as comunidades fluviais 12

A ecologia de riachos e a modelagem de equações estruturais 16

Objetivo geral e estrutura dos manuscritos 20

REFERÊNCIAS 21

LEGACY OF HISTORICAL LANDSCAPE CHANGE ON TROPICAL STREAM COMMUNITIES 28

Abstract 28

Introduction 29

Methods 31

Results 34

Discussion 38

References 42

Supplementary material 48

SPATIAL CONNECTIVITY AND INSTREAM CONDITIONS MEDIATE THE LEGACY OF LANDSCAPE HISTORY IN RIVERINE COMMUNITIES 50

Abstract 50

Introduction 51

Methods 53

Results 64

Discussion 67

References 70

Supplementary material 80

CONCLUSÃO 88

Referências 90

INTRODUÇÃO GERAL

A história da paisagem e as comunidades fluviais

A interação entre paisagens modificadas e comunidades de águas correntes tem um longo histórico, porém, a influência deste histórico nas comunidades ao longo do tempo só começou a ser investigada muito recentemente – especificamente em 1998 (HAIDVOGL, 2018). No decorrer deste extenso lapso temporal, muitas ideias, conceitos e ferramentas surgiram e ajudaram a embasar e impulsionar um crescente interesse pelo que se tem denominado de 'legado do histórico das paisagens'.

Os primórdios da relação da modificação antrópica da paisagem com os organismos aquáticos remontam ao estabelecimento das primeiras civilizações nas margens dos rios, como a civilização egípcia no rio Nilo há mais de 5000 anos (HASSAN, 2011; MAYS, 2008; SCHMUTZ; MOOG, 2018). Naquela época, um impacto incipiente sobre a biodiversidade de água doce decorria de fatores locais ou regionais envolvendo os açudes e desvios dos cursos dos rios (HAIDVOGL, 2018; SCHMUTZ; MOOG, 2018). A partir de século XVIII, com a revolução industrial e, simultaneamente, a expansão urbana e agrícola, houve aceleração na modificação das paisagens naturais bem como aumento no grau e alcance dos impactos (HAIDVOGL, 2018). No entanto, apenas quando esse conjunto de fatores pôs em risco a saúde humana por meio da poluição dos rios é que aspectos ecológicos desses ecossistemas passaram a ter visibilidade (CAIRNS; PRATT, 1993). Entre os registros mais emblemáticos das condições dos rios a partir daquele período estão a distribuição de lençóis encharcados de vinagre pelo parlamento inglês para amenizar o odor fétido e nauseante do rio Tâmisa (CAIRNS; PRATT, 1993) e a fatídica morte de centenas de milhares de pessoas devido a pandemia de cólera ao longo do século XIX (SANTOS, 2011).

Em meados do século XIX, as comunidades de água doce despertariam grande interesse científico fomentado pela busca de indicadores da saúde desses sistemas. Os trabalhos dos cientistas Kolenati (1848) e Cohn (1853) foram precursores desta fase ao registrarem que os organismos que ocorriam nas águas poluídas diferiam dos de águas limpas (DE PAUW; VANHOOREN, 1983). A despeito de já serem estudados fatores físicos, químicos e bacteriológicos para fins agrícolas, domésticos e industriais, Pratt e Coler (1976) argumentavam que a inclusão de comunidades aquáticas era necessária quando o valor da água se estendia para dimensões estéticas, recreativas e ecológicas. Tal inclusão já havia sido iniciada na Alemanha com registros de ocorrência de microrganismos das comunidades planctônicas e perifíticas (sistema sapróbio, Kolkwitz and Marsson 1908). Posteriormente, métodos com foco na presença e ausência de macroinvertebrados surgiram nos

Estados Unidos e logo se espalharam por quase toda a Europa (METCALFE, 1989). Além de fatores pragmáticos como abundância e ubiquidade, o enorme interesse pelos invertebrados visíveis emergiu das características ecológicas que também contribuíam para seu potencial bioindicador, tais como (*i*) a sensibilidade a poluentes de vários tipos; (*ii*) o hábito relativamente sedentário que os tornam representativos das condições locais; (*iii*) a expectativa de vida longa o suficiente para fornecer um registro da qualidade ambiental e (*iv*) a reunião de representantes filogeneticamente distantes – o que significa que ao menos alguns deles reagem a uma mudança específica nas condições ambientais (DE PAUW; VANHOOREN, 1983; METCALFE, 1989; PRATT; COLER, 1976). Além do mais, o fato de tais invertebrados ocuparem diversos níveis tróficos em redes tróficas de riachos sugeria o seu uso para inferir sobre a base alimentar (algas, folhas) e sobre o status de conservação de toda a comunidade aquática (CAIRNS; PRATT, 1993). Outros fatores que contribuiriam para o entendimento de como a diversidade dessas comunidades se relacionaria com as mudanças da paisagem terrestre vieram no século XX.

Avanços teóricos e empíricos sobre interações entre componentes bióticos e abióticos dos riachos estiveram até então concentrados na dimensão longitudinal destes sistemas, o que deu suporte a teoria do rio contínuo (VANNOTE et al., 1980). Tal teoria propunha uma mudança gradual na estrutura e funcionamento dos ecossistemas fluviais decorrente de processos intrinsecamente ligados ao aumento da hierarquia dos rios (seguindo sua extensão longitudinal) e às mudanças dos componentes nas interfaces – por exemplo, o sombreamento e a insolação. Com o potencial de elucidar alguns padrões ao longo das redes fluviais, essa teoria ocupou o interesse de muitos pesquisadores por longo tempo (ELLIS; JONES, 2013; JIANG et al., 2011). Esta, no entanto, já considerava a importância da dimensão lateral – a qual incorpora o meio terrestre – para também explicar estruturas e processos dentro dos canais fluviais. Um primeiro passo nessa direção foi dado por Leopold et al. (1964), cujo livro inovava o estudo da geomorfologia ao explicar o desenvolvimento de formas de relevo com processos associados às águas correntes. Contudo, a ideia de que os corpos fluviais são governados pelos vales que os acompanham foi mesmo primeiramente apresentada por Hynes (1975). Este não só considerou fenômenos físicos, como a inundação, como também a contribuição do vale com material orgânico para as redes tróficas fluviais. Naquela época já se esperava que as relações com o meio terrestre tenderiam a ser mais fortes nos rios de cabeceiras considerando o baixo quociente entre a área do canal e sua respectiva área de drenagem (KARR; SCHLOSSER, 1978). Tais considerações também justificavam o uso dos rios e riachos como indicadores apropriados da saúde ambiental de bacias hidrográficas (ALLAN; ERICKSON; FAY, 1997).

A dimensão lateral ampliou as escalas espaciais de observação dos processos que atuam nos sistemas de riachos e, por sua vez, também aumentou a escala de tempo necessária para a compreensão destes processos (LOTSPEICH; PLATTS, 1982; WARD, 1989). As múltiplas escalas espaciais foram, depois, hierarquizadas considerando que as mais elevadas restringiam à manifestação das demais (FRISSELL et al., 1986; LEVIN, 1992). Ao olhar sob diferentes escalas, também já se observava que a influência de características do meio terrestre era mais forte quanto mais próximo estivessem do leito (ALLAN; ERICKSON; FAY, 1997; KING et al., 2005). Por consequência, uma faixa adjacente às margens dos rios denominada de zona ripária passou a receber especial atenção nos trabalhos científicos. Inicialmente, experimentos de curta duração indicavam que a remoção da vegetação nesta faixa aumentava o volume dos rios uma vez que evitava perda com a evapotranspiração da vegetação (DUNFORD; FLETCHER, 1947; HOOVER, 1944). Posteriormente, novos estudos demonstraram a necessidade de manter a vegetação ripária por proporcionar (i) a estabilidade do canal e fluxo com os troncos caídos no leito (HEEDE, 1972), (ii) o controle da temperatura e da produção primária devido ao sombreamento (HANSMANN; PHINNEY, 1973), (iii) uma fonte de material orgânico para detritívoros (FISHER, 1977) e (iv) a filtragem de nutrientes e sedimentos carreados em bacias agrícolas (KARR; SCHLOSSER, 1978; LOWRANCE et al., 1984). Assim, com a adição da dimensão lateral foram incluídos novos fatores associados a paisagem que poderiam afetar indiretamente comunidades de riachos. E, paralelamente a ela, outros fatores estavam sendo agregados por meio das contribuições que a teoria da biogeografia de ilhas deu a ecologia de comunidades e da paisagem.

Até a primeira metade do século XX, a montagem das comunidades biológicas era investigada considerando apenas o processo de seleção de espécies através de filtros ambientais e interações entre elas (VELLEND, 2010). Nesse meio tempo, MacArthur and Wilson (1967) assinalaram – com a dinâmica de colonização e extinção de espécies ao longo de um conjunto de ilhas – a importância da dispersão para que populações de ilhas menores e relativamente próximas fossem mantidas. A ecologia de comunidades tomou, então, a dispersão como um processo chave na montagem de comunidades locais (SHURIN, 2000; WINEGARDNER et al., 2012). Além disso, como a dinâmica de uma comunidade passava a depender da dispersão e do conjunto de comunidades vizinhas, esta passou a ser estudada sob o conceito de '*meta'comunidade* (LEIBOLD et al., 2004). À luz da ecologia de metacomunidades, padrões ecológicos observados em ambientes antropizados poderiam ser mais bem compreendidos. Por exemplo, uma improvável elevada diversidade de insetos em um riacho com condições ambientais adversas seria, então, possível quando houvesse elevada dispersão de indivíduos dos riachos menos impactados do entorno (efeito de massa, Heino 2013). Enquanto isso, no meio

terrestre, a ecologia da paisagem tomou as relações espaciais das ilhas oceânicas como modelo de estudo para as manchas de vegetação natural que passavam pelo processo de fragmentação (FAHRIG, 2013; HAILA, 2002). Tal como nas ilhas, os tamanhos e formas dos fragmentos naturais e a distância entre eles (configuração espacial) deveriam afetar processos ecológicos das comunidades terrestres. A dispersão entre comunidades locais, por exemplo, poderia reduzir com o distanciamento entre manchas florestais – ou menor conectividade – decorrente da fragmentação da paisagem (STRATFORD; STOUFFER, 1999). Adicionalmente, os fragmentos florestais poderiam ser envoltos por diferentes atividades agrícolas que, por sua vez, também afetariam a dispersão de acordo com seu grau de permeabilidade ao deslocamento das espécies (STAMPS; BUECHNER; KRISHNAN, 1987). Com a adoção de conceitos da biogeografia de ilhas e a emergência de outros novos voltados para o meio terrestre, houve maior demanda da quantificação de vários atributos da paisagem. Oportunamente, novas tecnologias em sensoriamento remoto e ciência da computação passaram a fornecer imagens e a melhorar o tratamento e análises dos dados de paisagem, respectivamente (JOHNSON; GAGE, 1997). Desde então, além das características das paisagens contemporâneas, tornava-se interessante e possível buscar explicações para as estruturas das comunidades atuais nas características das paisagens passadas.

O primeiro registro de que comunidades de riachos respondem a condição da paisagem passada veio com Harding et al. (1998) ao verificar que a diversidade de macroinvertebrados e peixes era explicada pela cobertura florestal e atividade agrícola de 40 anos antes. Antes, Diamond (1972) já havia introduzido o conceito de dilatação temporal (*time relaxation*) ao se referir ao intervalo de tempo necessário para que a diversidade de espécies retomasse o valor de equilíbrio considerando o novo tamanho de habitat após sua redução – atualmente designado como *time lag*, em inglês. Neste caso, o número de espécies que seriam extintas de maneira tardia em decorrência da perda do habitat formava o que foi posteriormente denominado por Tilman et al. (1994) de débito de extinção. O oposto deste foi apresentado por Hanski (2000) como crédito de espécies (ou de imigração por JACKSON; SAX, 2010), referindo-se ao número de espécies que retornariam se medidas fossem tomadas para, neste caso, aumentar a área de habitat. Ambos, débito de extinção e crédito de imigração, têm implicações práticas para a conservação da biodiversidade (FOSTER et al., 2003). No primeiro, por exemplo, o número de espécies efetivamente ameaçadas tende a ser subestimado (HANSKI; OVASKAINEN, 2002). Também, a persistência das espécies previstas para serem extintas tende a ser um indicativo de que ainda há tempo para implementar medidas que evitem futuras extinções (HANSKI, 2000).

Em face ao volume de estudos mostrando o risco de extinção de espécies em todo o mundo e a contribuição das mudanças na paisagem para isso – mais frequentemente da perda de habitats florestais – (ANDRÉN, 1994; BROOKS et al., 2002; GARDNER et al., 2009; NEWBOLD et al., 2015), muitos pesquisadores têm olhado para o passado para saber onde é possível evitar perdas de espécies e em quais grupos taxonômicos (CHEN; PENG, 2017; HALLEY et al., 2016). Embora haja mais investigações das zonas temperadas (KUUSSAARI et al., 2009), tal interesse tem se estendido também para as tropicais, principalmente envolvendo sistemas terrestres e grupos de vertebrados. E, apesar das regiões tropicais serem caracterizadas, de maneira geral, pela maior velocidade com que processos ecológicos operam (BRUDER et al., 2014), respostas tardias foram observadas para aves, mamíferos, anfíbios e peixes (BREJÃO et al., 2018; CHEN; PENG, 2017; LIRA et al., 2012; METZGER et al., 2009). Logo, respostas tardias poderiam também ser encontradas em comunidades aquáticas tal como em Harding et al. (1998). De outro lado, também se tornou necessário entender o que faz as comunidades responderem tardiamente, ou, em outras palavras, apresentarem tais legados (HYLANDER; EHRLÉN, 2013). Entre os possíveis motivos, sugere-se que certas características das espécies, especialmente as associadas a longevidade (LINDBORG, 2007), levariam a lapsos temporais, mas, respostas tardias têm sido encontradas em quase todos os grupos taxonômicos (BOMMARCO et al., 2014; KUUSSAARI et al., 2009). Também, a conectividade espacial entre conjuntos de comunidades e as características do próprio distúrbio – no que tange ao nível de fragmentação e sua duração – têm sido evidenciadas entre possíveis razões (SHACKELFORD et al., 2016).

Em suma, dadas as evidências de que comunidades ecológicas apresentam um legado das condições passadas da paisagem, novas pesquisas não poderiam compreender sua estrutura se olhassem apenas para fatores contemporâneos. No caso das comunidades de riachos, isso implica em não só incluir dados do histórico daquela dimensão lateral – como a composição das feições antrópicas e naturais da paisagem, mas também considerar mais atributos dentre os que emergem na ecologia da paisagem. Além disso, como todos estes fatores estão fora dos riachos e atuam nas comunidades, em grande parte, indiretamente, também é preciso desvendar os mecanismos pelos quais eles operam sobre essas comunidades.

A ecologia de riachos e a modelagem de equações estruturais

Investigar mecanismos responsáveis pela montagem de comunidades fluviais com dados observacionais requer, inevitavelmente, que se avalie a influência de diversas variáveis. A maioria dos

estudos busca soluções em análises multivariadas descritivas e exploratórias, como as análises de agrupamentos e componentes principais, e em algumas passíveis de se estabelecer relações causais diretas, tal como a MANOVA (do inglês, *Multivariate Analysis of Variance)* (GRACE, 2006). Entretanto, grande parte das variáveis em questão afeta as comunidades fluviais indiretamente – principalmente quando se inclui aquelas associadas ao meio terrestre – o que não é contemplado por tais análises. Além disso, as diversas relações entre os pares de variáveis que emergem de tais análises e que são confirmadas experimentalmente se encerram como múltiplos pedaços de teorias. Logo, torna-se evidente a falta de uma reunião dos pedaços numa teoria única capaz de explicar as interações entre todos eles e, consequentemente, de explicar o sistema de estudo (GRACE, 2006; SHIPLEY, 2000). Tais problemas foram inicialmente enfrentados por Wright (1920), que, então, desenvolveu um modelo capaz de lidar com relações indiretas: o modelo de caminhos. Este modelo propunha o encadeamento de efeitos através de uma sequência de variáveis, de modo que uma dada variável (variável endógena) que é explicada pela sua predecessora (variável exógena), também poderia ser preditora da variável posterior. Em meio a proeminência dos testes estatísticos baseados nas variâncias das variáveis, o relacionamento entre elas, isto é, a covariância, foi tomado como evidência estatística dos caminhos (sequência) previstos nos modelos hipotéticos. No limite oposto, a independência probabilística de duas variáveis também poderia ser confirmada quando a covariância da população fosse zero (SHIPLEY, 2000).

Na área biológica, o modelo de caminhos foi ignorado, e rejeitado, por um longo período em decorrência da atenção dada às análises univariadas após as contribuições de Karl Pearson, tais como o coeficiente de correlação, e Robert Fisher, como a randomização de amostras e testes de hipóteses usando a teoria de probabilidades (SHIPLEY, 2000). Enquanto isso, outras áreas de estudo adotaram o modelo de Wright e atualizaram suas técnicas. Utilizando dados da economia e psicologia, Jöreskog (1970), por exemplo, introduziu a estimação dos coeficientes dos caminhos por máxima verossimilhança. O uso da máxima verossimilhança permitiu que a sequência de equações que descrevia o processo causal hipotético fosse testada em relação aos dados para verificar se os condicionantes de tal sequência (coeficientes de correlação parcial e outros) concordavam com as observações. Essa técnica permitiu falsear a estrutura causal hipotetizada (hipótese nula), que antes era assumida de maneira dedutiva por Wright, possibilitando que esta pudesse ter suas consequências estatísticas testadas (JÖRESKOG, 1970; SHIPLEY, 2000). Da psicometria vieram as variáveis latentes e a análise fatorial confirmatória (SPEARMAN, 1904). A primeira se refere a uma variável que não pode ser mensurada diretamente, mas pode ser representada por um vetor cujos valores (como por

exemplo as variâncias das amostras) têm origem em outras variáveis, citadas como 'indicadores'. Estes últimos, por sua vez, foram realmente observadas e contribuirão com uma dada proporção (peso/carga fatorial) na derivação da variável latente (SÁNCHEZ, 2013). Um dos primeiros e mais figurativos exemplos de variável latente foi apresentada por Spearman (1904) com o precursor do atual quociente de inteligência (QI). O autor presumia que a propriedade latente da inteligência geral existia, mas não havia maneira direta de observá-la. Logo, ela só poderia ser avaliada indiretamente estimando seus efeitos. As medidas observadas da inteligência das pessoas, obtidas a partir de testes com perguntas sobre a capacidade verbal, matemática e raciocínio analítico, por exemplo, seriam os indicadores de uma capacidade intelectual geral latente que variava de pessoa para pessoa. Com essas reformulações, e mais frequentemente alcunhado por modelo de equações estruturais (SEM em inglês), o modelo de caminhos retornou a biologia. Dessa vez, dada a persistência de antigas lacunas relacionadas a uma teoria geral envolvendo a relação indireta e de múltiplas variáveis, o SEM disseminou-se por diversos campos desta área incluindo a ecologia (FAN et al., 2016; GRACE, 2006).

As reformulações dos modelos de equações estruturais permitiram que eles assumissem estruturas extremamente complexas. Entretanto, tais modelos podem ser identificados por alguns componentes básicos. Na figura 1.1 apresentamos um diagrama de um modelo SEM e o conjunto de equações que o descrevem. Como ocorre nesses modelos, as variáveis latentes estão representadas com uma elipse, as variáveis observadas ou manifestas com retângulos, os erros do modelo com círculos e as relações causais com setas unidirecionais. Também podem ser utilizadas setas bidirecionais para demonstrar correlações quando houver. Neste modelo todas as variáveis observadas são indicadores de variáveis latentes, mas elas poderiam compor modelos onde seriam diretamente uma variável explanatória ou resposta. A variável latente (ξ) resulta de uma combinação de possíveis cargas (λ) que representam a proporção de variação necessária para explicar o grau de covariância entre as variáveis observadas (equação detalhada em Grace). As variáveis latentes são calculadas com análise fatorial confirmatória (em inglês, CFA) e buscam representar as causas subjacentes não mensuradas da variação comum entre as variáveis observadas (SHIPLEY, 2000). A análise CFA é similar a análise de componentes principais (PCA, em inglês) quanto ao objetivo de criar preditores que representem as correlações entre as variáveis mensuradas usando um conjunto reduzido de variáveis e quanto ao fato de não apresentarem erro para esses preditores (GRACE, 2006). No entanto, ao contrário da PCA, na CFA são admitidos erros para os indicadores e correlação entre os fatores. Assim, como não há exigência de ortogonalidade entre os fatores (variáveis latentes) também não se usa a rotação da nuvem de dados para maximizar a variação comum entre todos os indicadores quando estes fatores são

extraídos. Além disso, os conjuntos de indicadores são predeterminados de acordo com relações previstas no modelo teórico, o qual é construído previamente baseado na literatura. Por isso, posteriormente, o método de máxima verossimilhança é usado para chegar a ponderações que satisfaçam o modelo e para permitir a avaliação de expectativas baseadas no modelo teórico.

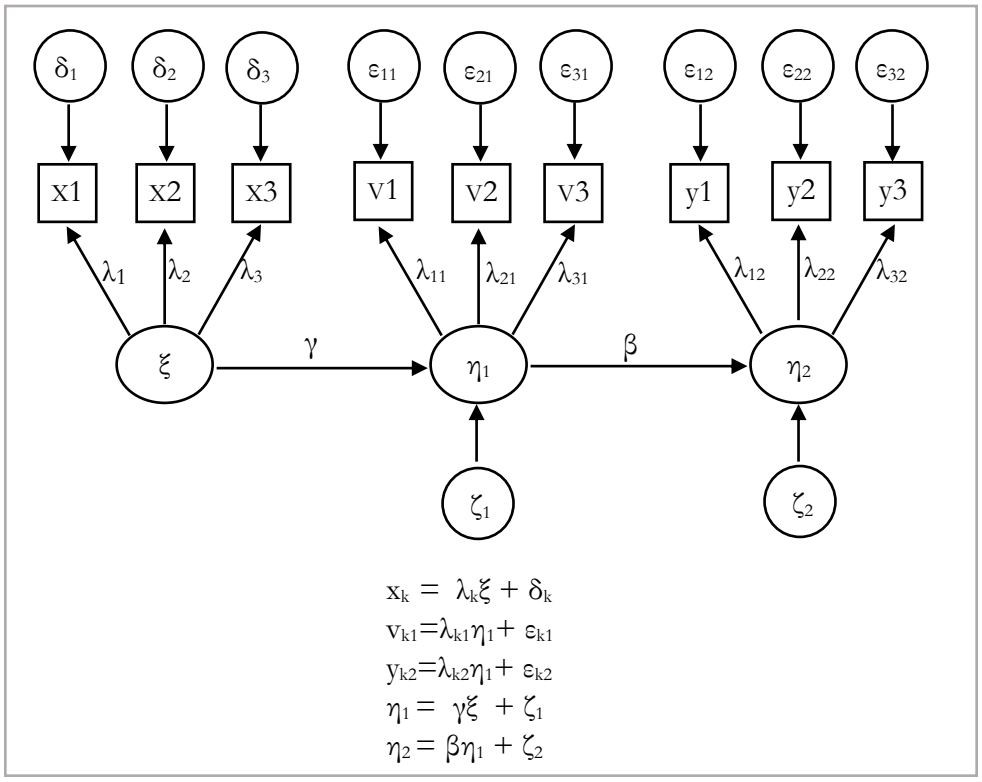

Figura 1.1 – Diagrama e equações ilustrando as relações entre variáveis observadas e latentes em um modelo de equações estruturais (adaptado de Grace et al. 2006, pag.193).

Além das relações entre variáveis latentes e seus indicadores, as quais formam blocos denominados de modelos de mensuração, também há as relações destas com outras variáveis latentes que compõem o modelo estrutural. As relações entre variáveis latentes podem ser apresentadas com equações lineares onde se descreve uma variável endógena em função de variáveis exógenas e com uma variável endógena em função de outras endógenas – e assim sucessivamente seguindo a orientação das setas nos modelos estruturais. Embora possa ser representada com uma estrutura similar as dos modelos lineares, a modelagem SEM se baseia em análises de covariâncias em vez de observações individuais. Também, todos os coeficientes estruturais (γ, β) são estimados simultaneamente com o método de máxima verossimilhança. De maneira simplista, este método é utilizado para estimar os

coeficientes (lineares) do modelo teórico proposto e a partir dele gerar uma matriz de covariância esperada que seja tão similar a matriz de covariâncias observada que as mínimas diferenças encontradas sejam devido ao processo de amostragem de uma população com distribuição normal. O desenvolvimento desta abordagem e dos cálculos que lhe dão suporte pode ser acompanhado no trabalho de Jöreskog (1970). Tal como em outros modelos, os valores de parâmetros individuais ainda possuem incertezas, as quais estão associadas aos erros padrão presentes, e podem ser avaliados usando valores p (GRACE, 2006). O ajuste do modelo também é avaliado com um teste qui-quadrado que parte da hipótese nula de igualdade entre a matriz de covariância dos dados e a matriz de covariância estimada. Além deste, nos softwares e em pacotes para o ambiente R de programação (como o *lavaan*) são disponibilizados diversos índices que complementam a avaliação do ajuste dos modelos (FAN et al., 2016; ROSSEEL, 2012).

Objetivo geral e estrutura dos manuscritos

Diante das muitas evidências de que há lapsos temporais nas respostas de comunidades aos distúrbios nos sistemas ecológicos, esta tese *busca compreender padrões atuais de biodiversidade de insetos aquáticos e mecanismos que estruturam essas comunidades sob a influência do histórico de mudanças da paisagem ribeirinha*. Nas próximas duas seções deste documento apresento os manuscritos cujas investigações possibilitam atender a este objetivo.

O primeiro manuscrito focou na identificação e compreensão de respostas tardias explorando características do histórico da paisagem e descritores da comunidade de insetos aquáticos. O segundo manuscrito focou na corroboração de caminhos causais pelos quais a história da cobertura florestal e usos dos solos estruturam as comunidades.

REFERÊNCIAS

ALLAN, J. D.; ERICKSON, D. L.; FAY, J. The influence of catchment land use on stream integrity across multiple spatial scales. **Freshwater Biology**, v. 37, p. 149–161, 1997.

ANDRÉN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals of suitable habitat : a review landscapes with different proportions. **Oikos**, v. 71, n. 3, p. 355–366, 1994.

BOMMARCO, R. et al. Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. **Diversity and Distributions**, v. 20, n. 5, p. 591–599, 2014.

BREJÃO, G. L. et al. Threshold responses of Amazonian stream fishes to timing and extent of deforestation. **Conservation Biology**, v. 32, n. 4, p. 860 – 871, 2018.

BROOKS, T. M. et al. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. **Conservation Biology**, v. 16, n. 4, p. 909–923, 2002.

BRUDER, A. et al. Litter decomposition in a temperate and a tropical stream: the effects of species mixing, litter quality and shredders. **Freshwater Biology**, v. 59, n. 3, p. 438–449, 2014.

CAIRNS, J.; PRATT, J. R. A History of Biological Monitoring Using Benthic Macroinvertebrates. **Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates**, p. 10–27, 1993.

CHEN, Y.; PENG, S. Evidence and mapping of extinction debts for global forest-dwelling reptiles, amphibians and mammals. **Scientific Reports**, v. 7, n. March, p. 1–10, 2017.

DE PAUW, N.; VANHOOREN, G. Method for biological quality assessment of watercourses in Belgium. **Hydrobiologia**, v. 100, n. 1, p. 153–168, 1983.

DIAMOND, J. M. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest pacific islands. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 69, n. 11, p. 3199–3203, 1972.

DUNFORD, E. G.; FLETCHER, P. W. Effect of removal of stream-bank vegetation upon water yield. **Transactions American Geophysical Union**, v. 28, n. 1, p. 105–110, 1947.

ELLIS, L. E.; JONES, N. E. Longitudinal trends in regulated rivers: a review and synthesis within the context of the serial discontinuity concept. **Environmental Reviews**, v. 21, n. 3, p. 136–148, 2013.

FAHRIG, L. Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. **Journal of**

Biogeography, v. 40, n. 9, p. 1649–1663, 2013.

FAN, Y. et al. Applications of structural equation modeling (SEM) in ecological studies: an updated review. **Ecological Processes**, v. 5, n. 1, p. 5–19, 2016.

FISHER, S. G. Organic matter processing by a stream-segment ecosystem: Fort River, Massachusetts, U.S.A. **Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie**, v. 62, n. 6, p. 701–727, 1977.

FOSTER, D. et al. The Importance of Land-Use Legacies to Ecology and Conservation. **BioScience**, v. 53, n. 77, p. 77–88, 2003.

FRISSELL, C. A. et al. A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context. **Environmental Management**, v. 10, p. 199–214, 1986.

GARDNER, T. A. et al. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v. 12, p. 561–582, 2009.

GRACE, J. B. **Structural equation modeling and natural systems**. NewYork, NY: Cambridge Press, 2006.

HAIDVOGL, G. Historic Milestones of Human River Uses and Ecological Impacts. In: SCHMUTZ, S.; SENDZIMIR, J. (Eds.). **Riverine Ecosystem Management**. Cham, Switzerland: Springer International Publishing, 2018. p. 19–39.

HAILA, Y. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. **Ecological Applications**, v. 12, n. 2, p. 321–334, 2002.

HALLEY, J. M. et al. Dynamics of extinction debt across five taxonomic groups. **Nature Communications**, v. 7, p. 1–6, 2016.

HANSKI, I. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. **Annales Zoologici Fennici**, v. 37, n. 4, p. 271–280, 2000.

HANSKI, I.; OVASKAINEN, O. Extinction Debt at Extinction Threshold. **Conservation Biology**, v. 16, n. 3, p. 666–673, 2002.

HANSMANN, E. W.; PHINNEY, H. K. Effects of Logging on Periphyton in Coastal Streams of

Oregon. **Ecology**, v. 54, n. 1, p. 194–199, 1973.

HARDING, J. S. et al. Stream biodiversity: the ghost of land use past. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 95, n. 25, p. 14843–14847, 1998.

HASSAN, F. **Water history for our times: IHP essays on water history**. Paris: [s.n.]. v. 2

HEEDE, B. H. Influences of a Forest on the Hydraulic Geometry of Two Mountain Streams. **Journal of the American Water Resources Association**, v. 8, n. 3, p. 523–530, 1972.

HEINO, J. The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. **Biological Reviews**, v. 88, n. 1, p. 166–178, 2013.

HYLANDER, K.; EHRLÉN, J. The mechanisms causing extinction debts. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 28, n. 6, p. 341–346, 2013.

HYNES, H. B. N. The stream and its valley. **Verh. Interna!. Verein. Limnol.**, v. 19, n. 1, p. 1–15, 1975.

JACKSON, S. T.; SAX, D. F. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 25, n. 3, p. 153–160, 2010.

JIANG, X. et al. Longitudinal patterns of macroinvertebrate functional feeding groups in a Chinese river system: A test for river continuum concept (RCC). **Quaternary International**, v. 244, n. 2, p. 289–295, 2011.

JOHNSON, L. B.; GAGE, S. H. Landscape approaches to the analysis of aquatic ecosystems. **Freshwater Biology**, v. 37, p. 113–132, 1997.

JÖRESKOG, KARL G. **A general method for estimating a linear structural equation system.ETS Research bulletin series.**Princeton, New JerseyEducational Testing Service, 1970.

KARR, J. R.; SCHLOSSER, I. J. Water resources and the land-water interface. **Science**, v. 201, n. 4352, p. 229–234, 1978.

KING, R. S. et al. Spatial Considerations for Linking Watershed Land Cover To Ecological Indicators in Streams. **Ecological Applications**, v. 15, n. 1, p. 137–153, 2005.

KOLKWITZ, R.; MARSSON, M. Ökologie der pflanzlichen Saprobien. **Ber. Deutsche Bot. Ges.**,

v. 26a, p. 505–509, 1908.

KUUSSAARI, M. et al. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 24, n. 10, p. 564–571, 2009.

LEIBOLD, M. A. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, p. 601–613, 2004.

LEOPOLD, L. B.; WOLMAN, M. G.; MILLER, J. P. **Fluvial processes in geomophology**. San Francisco: W. H. Freeman and Company, 1964.

LEVIN, S. A. The problem of pattern and scale in ecology. **Ecology**, v. 73, n. 6, p. 1943–1967, 1992.

LINDBORG, R. Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 3, p. 555–564, 2007.

LIRA, P. K. et al. Evaluating the legacy of landscape history: Extinction debt and species credit in bird and small mammal assemblages in the Brazilian Atlantic Forest. **Journal of Applied Ecology**, v. 49, n. 6, p. 1325–1333, 2012.

LOTSPEICH, F. B.; PLATTS, W. S. An Integrated Land-Aquatic Classification System. **North American Journal of Fisheries Management**, v. 2, p. 138–149, 1982.

LOWRANCE, R. et al. Riparian Forests as Nutrient Filters in Agricultural Watersheds. **BioScience**, v. 34, n. 6, p. 374–377, 1984.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The Theory of Isaland Biogeograpgy**. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1967.

MAYS, L. W. A very brief history of hydraulic technology during antiquity. **Environmental Fluid Mechanics**, v. 8, n. 5–6, p. 471–484, 2008.

METCALFE, J. L. Biological water quality assessment of running waters based on macroinvertebrate communities: History and present status in Europe. **Environmental Pollution**, v. 60, n. 1–2, p. 101–139, 1989.

METZGER, J. P. et al. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1166–1177, 2009.

NEWBOLD, T. et al. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. **Nature**, v. 520, p. 45-

60, 2015.

PRATT, J. M.; COLER, R. A. A procedure for the routine biological evaluation of urban runoff in small rivers. **Water Research**, v. 10, n. 11, p. 1019–1025, 1976.

ROSSEEL, Y. lavaan: An R Package for Structural Equation Modelinge human forearm during rythmic exercise. **Journal Of Statistical Software**, v. 48, n. 2, p. 1–36, 2012.

SÁNCHEZ, G. **PLS Path Modeling with R**. Berkeley: Trowchez Editions, 2013.

SANTOS, L. A. DE C. Um século de cólera: itinerário do medo. **Physis: Revista de Saúde Coletiva**, v. 4, n. 1, p. 79–110, 2011.

SCHMUTZ, S.; MOOG, O. Dams: Ecological Impacts and Management. In: SCHMUTZ, S.; SENDZIMIR, J. (Eds.). . **Riverine Ecosystem Management**. Cham, Switzerland: Springer International Publishing, 2018. p. 111–127.

SHACKELFORD, N. et al. Isolation predicts compositional change after discrete disturbances in a global meta-study. **Ecography**, v. 125, n. 3, p. 336–342, 2016.

SHIPLEY, B. **Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference**. Cambridge, UK: Cambridge Press, 2000.

SHURIN, J. B. Dispersal limitation, invasion resistance and the structure of pond zooplankton communities. **Ecology**, v. 81, n. 11, p. 3074–3086, 2000.

SPEARMAN, C. " General Intelligence ," Objectively Determined and Measured. **The American Journal of Psychology**, v. 15, n. 2, p. 201–292, 1904.

STAMPS, J. A.; BUECHNER, M.; KRISHNAN, V. V. The Effects of Edge Permeability and Habitat Geometry on Emigration from Patches of Habitat. **Echocardiography**, v. 129, n. 4, p. 533–552, 1987.

STRATFORD, J. A.; STOUFFER, P. C. Society for Conservation Biology Local Extinctions of Terrestrial Insectivorous Birds in a Fragmented Landscape near Manaus, Brazil. **Conservation Biology**, v. 13, n. 6, p. 1416–1423, 1999.

TILMAN, D. et al. Habitat destruction and the extinction debt. **Nature**, v. 371, n. 6492, p. 65–66, 1994.

VANNOTE, R. L. et al. The River Continuum Concept. **Canadian Journal of Fisheries and**

Aquatic Sciences, v. 37, n. 1, p. 130–137, 1980.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly review of biology**, v. 85, n. 2, p. 183–206, 2010.

WARD, J. V. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. **J. N. Am. Benthol. Soc.**, v. 8, n. 1, p. 2–8, 1989.

WINEGARDNER, A. K. et al. The terminology of metacommunity ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 27, n. 5, p. 253–254, 2012.

WRIGHT, S. The Relative Importance of Heredity and Environment in Determining the Piebald Pattern of Guinea-Pigs. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 6, n. 6, p. 320–332, 1920.

CONCLUSÃO

Os achados desta tese corroboraram a necessidade de se investigar influências de características passadas das paisagens para compreender padrões atuais de biodiversidade. Nós mostramos que a observação de legados e sua interpretação depende de como o histórico da paisagem é caracterizado e varia entre descritores da comunidade. Nós também avançamos no entendimento das múltiplas relações que ocorrem simultaneamente nos sistemas fluviais tomando os insetos aquáticos como modelo de estudo. Neste caso, demonstramos que a cobertura florestal e usos do solo têm efeitos indiretos na estrutura das comunidades os quais são mediados pelas condições ambientais dos riachos e pela conectividade espacial. Os achados que sustentam tais avanços foram alcançados com a elaboração de dois manuscritos.

No primeiro manuscrito, nós modelamos a riqueza de espécies, a abundância local e o índice de diversidade de Tsallis em função das proporções de cobertura florestal em 1962, 1972, 1978, 2003 e 2011. Também modelamos o histórico da cobertura florestal caracterizando-o com as trajetórias de perda e ganho de floresta – considerando as diferenças de cobertura entre os anos final e inicial – as quais foram combinadas com valores médios e variação da proporção de floresta observada nos diferentes anos e, posteriormente, relativizadas pelo intervalo de tempo entre estes. Pela primeira vez na literatura, nós confirmamos que insetos aquáticos em região tropical apresentam respostas atrasadas a mudanças na cobertura florestal. Observamos um maior lapso temporal na abundância local do que na riqueza rarefeita e nenhum para o índice de diversidade quando consideradas as florestas nos anos individuais. Mostramos que os padrões de diversidade ao longo dos riachos desmatados são explicados não só pela proporção média de floresta naquele período, mas também pela trajetória. Por exemplo, nas microbacias com uma menor média de cobertura florestal, encontramos maior riqueza rarefeita nas microbacias que foram desmatadas do que naquelas onde a cobertura florestal foi mais consistente ao longo do tempo. Estes resultados sugerem um padrão típico de débito de extinção, isto é, espécies que estão excedentes e que podem ser perdidas futuramente. Também mostramos que os descritores de comunidade aumentavam com o ganho florestal nas microbacias que, tomando a média do período, eram as mais florestadas. Com isso sinalizamos que a preservação de grandes quantidades de floresta remanescente sustenta os efeitos positivos de reflorestamento nas comunidades.

No segundo manuscrito, nós construímos um modelo de caminho teórico a partir de relações previamente descritas para analisar os efeitos diretos e indiretos da história do uso e cobertura da terra observados sob diferentes escalas espaciais e da heterogeneidade topográfica nas comunidades

ribeirinhas. Demonstramos que o histórico de cobertura florestal afeta indiretamente as comunidades ribeirinhas aumentando a quantidade de serapilheira e fósforo nos riachos, principalmente na escala de captação. Também apresentamos evidências de que alterações na conectividade espacial relacionadas à zona ribeirinha, devido a usos do solo passados e recentes, afetam fortemente comunidades de insetos aquáticos. Neste caso, nós inovamos ao mensurar tal conectividade usando o comprimento de córregos descobertos pelas florestas. Estes resultados mostram que estudos que investigam impactos da mudança da paisagem, como os de bioavaliação, focando apenas na seleção de espécies pelas condições locais (filtros ambientais) alcançam apenas uma parte dos fatores estruturadores das comunidades de insetos aquáticos. Também mostram que além da proporção de floresta nas microbacias, considerar o arranjo espacial de fragmentos florestais é essencial para a bioavaliação de água doce.

Futuros estudos poderiam complementar tais achados investigando a redução do lapso temporal e do crédito de espécies quando realizada a recuperação de corredores ecológicos para a dispersão de insetos aquáticos, ou mesmo considerando outros grupos taxonômicos. Infelizmente, a compreensão das respostas tardias em virtude de mudanças *positivas* na paisagem tem persistido como uma das maiores lacunas desta área de estudo – conforme consta na mais recente revisão sobre ela (LIRA; LEITE; METZGER, 2019). Paralelamente, uma avaliação mais rápida e consistente dos efeitos das mudanças da paisagem também aguarda que futuras investigações identifiquem características que sejam comuns entre as comunidades que apresentam respostas atrasadas (ou seja, indicadores de *delay* ao nível da comunidade). Até o momento, a grande maioria dos estudos tem focado em atributos que são observados ao nível de espécies e não de comunidades. Uma recente e pioneira iniciativa nesta direção foi tomada por Kitzes e Harte (2015) – os quais buscaram por uma sinalização de resposta tardia em comunidades observando padrões de distribuição das abundâncias nas espécies. Por fim, ainda necessitamos esclarecer como as assincronias entre as mudanças da paisagem e respostas das comunidades contribui para a variação espacial da composição de comunidades locais (i.e., diversidade beta) e como ela se relaciona com outros mecanismos que suportam tal variação. De todo modo, as dinâmicas que explicam a persistência das metacomunidades em paisagens modificadas precisam ser revisitadas sob a perspectiva de tais assincronias, como tem sido feito com outros temas, tais como os serviços ecossistêmicos e as interações ecológicas.