



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E EVOLUÇÃO



Comunidades de macroinvertebrados de riachos ainda apresentam um sinal
biogeográfico

Carlos Henrique Lopes Libório

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini

Goiânia – GO
Fevereiro/2018.

**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR VERSÕES ELETRÔNICAS
DE TESES E
DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG**

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

1. Identificação do material bibliográfico: ☒ **Dissertação** ☐ **Tese**

2. Identificação da Tese ou Dissertação:

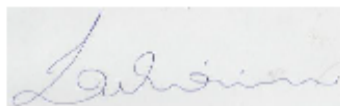
Nome completo do autor: Carlos Henrique Lopes Liborio

Título do trabalho: **Comunidades de macroinvertebrados de riachos ainda apresentam um sinal biogeográfico**

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento ☒ **SIM** ☐ **NÃO**¹

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.



Assinatura do(a) autor(a)²

Ciente e de acordo:



Prof. Dr. Luis Muniz de Biaz
Diretor do Centro de Ciências e
Tecnologia da UFG
Data: 11/03/2019

Assinatura do(a) orientador(a)²

Data: 11 / 03/ 2019

¹ Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. A extensão deste prazo suscita justificativa junto à coordenação do curso. Os dados do documento não serão disponibilizados durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente
- Submissão de artigo em revista científica
- Publicação como capítulo de livro
- Publicação da dissertação/tese em livro

²A assinatura deve ser escaneada.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

Carlos Henrique Lopes Libório

Comunidades de macroinvertebrados de riachos ainda apresentam um sinal
biogeográfico

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de Mestre.

Goiânia – GO
Fevereiro/2018.

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do
Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Libório, Carlos Henrique Lopes
Comunidades de macroinvertebrados de riachos ainda
apresentam um sinal biogeográfico [manuscrito] / Carlos Henrique
Lopes Libório. - 2019.
XLIX, 49 f.: il.

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto
de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia
e Evolução, Goiânia, 2019.
Bibliografia. Apêndice.
Inclui siglas, mapas, abreviaturas, símbolos, gráfico, tabelas.

1. regionalização biológica. 2. mudança de regimes. 3. análises
multivariadas. 4. força de classificação. 5. impactos antrópicos. I. Bini, Luis
Mauricio, orient. II. Título.

CDU 574

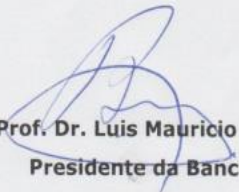


**SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS - UFG
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO - PPGEE**

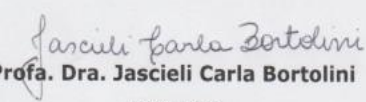
ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE Nº 163

Aos vinte e um dias do mês de fevereiro de dois mil e dezenove (21/02/2019), às quatorze horas (14h), no Auditório o ICB V - Campus Samambaia - UFG, reuniram-se os componentes da banca examinadora: **Prof. Dr. Luis Mauricio Bini, ICB-UFG; Profa. Dra. Jascieli Carla Bortolini, ICB-UFG; Prof. Dr. Jean Carlo Gonçalves Ortega, PDJ/UFG;** para, em sessão pública presidida pelo primeiro examinador citado, procederem à avaliação da defesa de dissertação intitulada: **"Comunidades de macroinvertebrados de riachos ainda apresentam um sinal biogeográfico"**, em nível de mestrado, área de concentração em Ecologia e Evolução, de autoria de **Carlos Henrique Lopes Libório**, discente do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pelo presidente, que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra, a seguir, foi concedida à(o) autor(a) da dissertação que, em cerca de 30 minutos, procedeu à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu à(o) examinada(o), tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição, procedeu-se à avaliação da dissertação. Tendo-se em vista o que consta na Resolução nº 1127 de dezembro de 2012 do Conselho de Ensino, Pesquisa, Extensão e Cultura (CEPEC), que regulamenta o Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, a dissertação foi aprovada, considerando-se integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução pela Universidade Federal de Goiás. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega da versão definitiva da dissertação na secretaria do programa, com as devidas correções sugeridas pela banca examinadora, no prazo de trinta dias a contar da data da defesa. Cumpridas as formalidades de pauta, às 15 h e 40 min., encerrou-se a sessão de defesa e, para constar, eu, Suely

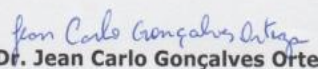
Ana Ribeiro, secretária executiva da Universidade Federal de Goiás - UFG, lavrei a presente ata que, após lida e aprovada, será assinada pelos membros da banca examinadora em três vias de igual teor.



Prof. Dr. Luis Mauricio Bini
Presidente da Banca
ICB-UFG



Profa. Dra. Jascieli Carla Bortolini
ICB-UFG



Prof. Dr. Jean Carlo Gonçalves Ortega
PDJ/UFG

Agradecimentos

Como em uma análise multidimensional de dados, o processo de desenvolvimento de uma dissertação de mestrado ocorre em um espaço composto por N dimensões. Tais dimensões, são na prática todos os elementos necessários para que eu conseguisse iniciar, prosseguir e concluir o extraordinário curso de mestrado em Ecologia e Evolução. Embora, seja impossível quantificar numericamente a importância relativa de cada componente desse espaço multivariado, certamente, todas as pessoas que estiveram comigo ao longo destes dois últimos anos explicariam a maior parte de tal conquista. Portanto, aqui neste pequeno espaço eu dedico as pessoas que foram essenciais para que tudo isso fosse possível os meus sinceros agradecimentos. Muito obrigado a todos que contribuíram de alguma forma.

Primeiramente agradeço aos meus pais Maria e Antônio que sempre foram os meus pilares. Eles, além de sempre estarem incessantemente dedicados na difícil tarefa de me educar, também me guiaram, me deram carinho, amor e me ensinam todo dia um pouquinho mais sobre a vida. Aos dois o meu MUITO OBRIGADO, sem vocês eu jamais teria conseguido.

Agradeço também àquela que além de ser amiga, companheira e namorada, também é a pessoa com quem divido os melhores e piores momentos da minha vida. Mylena, obrigado por toda ajuda, companheirismo, carinho que tem tido comigo ao longo dos últimos 5 anos. Obrigado também por suportar ao meu lado os meus desafios.

Agradeço ao professor Luis Mauricio Bini, que tem sido durante os últimos 4 anos o melhor orientador que eu poderia ter. Obrigado por ter aceitado essa tarefa, pelas cobranças, conselhos e ensinamentos. Obrigado também por ter despertado em mim o interesse pelas atividades acadêmicas e por ser um exemplo de um grande profissional.

Agradeço a todos os professores, em especial os do departamento de ecologia. Obrigado pela excelente formação que me proporcionaram durante a graduação e mestrado.

Agradeço ao professor Victor Lemes Landeiro por toda a disponibilidade em ajudar no desenvolvimento desta dissertação, principalmente com a base de dados.

Agradeço a todos os meus colegas de laboratório e turma pela amizade que espero conservar por longas datas.

Agradeço a professora Jascieli Carla Bortolini pelo acompanhamento dès o início deste trabalho e por ter aceitado participar da banca de qualificação e da minha defesa de dissertação.

Agradeço ao professor Renato Bolson Dala Corte pelas sugestões e comentários que foram essenciais para a melhoria substancial deste trabalho.

Agradeço ao professor Jean Carlo Ortega pela gigantesca ajuda durante a graduação e agora por ter se disponibilizado a participar da minha defesa de dissertação.

Agradeço à Coordenação de aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES pela bolsa concedida durante os dois anos de mestrado.

Agradeço, por fim, à Universidade Federal de Goiás que foi o local onde iniciei os meus estudos na pré-escola no ano de 2000 e onde conclui o ensino médio, graduação e mestrado.

Sumário

Título: Comunidades de macroinvertebrados de riachos ainda apresentam um sinal biogeográfico.....	10
Resumo:.....	10
Abstract:.....	11
Introdução:.....	12
Métodos:.....	16
Resultados:.....	22
Discussão:.....	29
Conclusão:.....	34
Referências:.....	34
Material Suplementar:	42

Comunidades de macroinvertebrados de riachos ainda apresentam um sinal biogeográfico

RESUMO

Os ecossistemas podem exibir estados estáveis alternativos. De acordo com essa teoria, a mudança (temporal ou espacial) de uma variável ambiental determinante (e.g., concentração de fósforo), após um determinado limiar, causaria mudanças rápidas e abruptas no estado de um ecossistema (e.g. de oligo para eutrófico). A teoria também prediz que mecanismos de retroalimentação dificultam o retorno de um ecossistema ao seu estado original, mesmo com a mudança da variável determinante na direção contrária. Detectar mudanças em regimes ecológicos é importante para identificar limites biogeográficos e onde os distúrbios ambientais estão acontecendo. O objetivo geral desse trabalho consiste em identificar mudanças de estados espaciais em comunidades de macroinvertebrados de riachos. Para tanto, utilizamos um grande conjunto de dados cobrindo todo território continental dos Estados Unidos da América. Nós usamos classificações *a priori* (ecorregiões) e *a posteriori* (variáveis ambientais e antropogênicas) para quantificar se essas tipologias estão representando a estrutura de comunidades de macroinvertebrados. Calculamos a força de classificação considerando ecorregiões e variáveis ambientais/antropogênicas como fatores de classificação. Esperávamos que essas variáveis ambientais/antropogênicas apresentassem maior força de classificação considerando os fortes impactos ambientais aos quais os ecossistemas aquáticos estão submetidos. No entanto, a força de classificação das ecorregiões foi muito maior que aquelas de variáveis ambientais/antropogênicas. Nossas análises também detectaram que as zonas de mudanças abruptas nas comunidades são, em parte, condizentes com as zonas de transição entre as ecorregiões. Portanto, nossos resultados indicam que ainda há um claro sinal biogeográfico sobre as comunidades de macroinvertebrados, a despeito das fortes alterações ambientais antropogênicas que os ecossistemas aquáticos têm sofrido.

Palavras-chave: Regionalização biológica, mudança de regimes, força de classificação, análises multivariadas, impactos antrópicos

Stream macroinvertebrate communities still show a biogeographic signal

ABSTRACT

Ecosystems can have alternative stable states. In theory, temporal or spatial changes of a key environmental variable (e.g., phosphorus concentration), after a certain threshold, would cause rapid and abrupt changes in the state of an ecosystem (e.g. from oligo to eutrophic). The theory also predicts that feedback mechanisms hinder the return of an ecosystem to its original state, even when the change in the key variable is in the opposite direction. Detecting changes in ecological regimes is important to identify biogeographic boundaries and where environmental disturbances are occurring. The general objective of this work is to identify spatial changes in the state of streams macroinvertebrate communities. To do so, we used a large dataset covering the entire continental territory of the United States of America. We use *a priori* (ecoregions) and *a posteriori* classifications (based on environmental and anthropogenic variables) to quantify whether these typologies are representing the structure of macroinvertebrate communities. We calculated the classification strength considering ecoregions and environmental/anthropogenic variables as classification factors. We expected that these environmental/anthropogenic variables would have greater classification strength considering the strong environmental impacts on aquatic ecosystems. However, the classification strength of ecoregions was much higher than those of environmental/anthropogenic variables. We also found that areas of abrupt changes in communities are in part coincident with transitional zones between ecoregions. Therefore, our results indicate that there is still a clear biogeographic sign on macroinvertebrate communities, despite the strong anthropogenic environmental changes that aquatic ecosystems have undergone.

Keywords: Bioregionalization, regime shifts, classification strength, multivariate analysis, anthropogenic impacts

INTRODUÇÃO

Philip L. Sclater foi o primeiro a mapear regiões biogeográficas no planeta em 1858. Posteriormente, Alfred Russel Wallace, em 1876, adotou a classificação zoogeográfica baseada em continentes, proposta por P. L. Sclater, para diversas famílias de vertebrados em escala global (Ebach & Parenti, 2015). Os trabalhos de A. R. Wallace motivaram o desenvolvimento do campo de pesquisa conhecido como regionalização biológica ou bioregionalização. A bioregionalização tem o objetivo de delimitar regiões geográficas considerando suas semelhanças e diferenças em termos de composições de espécies (Waite et al., 2010; Ficetola, Mazel, & Thuiller, 2017; Rueda, Rodríguez, & Hawkins, 2013; Whittaker, Riddle, Hawkins, & Ladle, 2013). O empenho em descrever as regiões biogeográficas e mapear as zonas de transições bióticas é parte essencial do desenvolvimento da ciência ecológica. Especificamente, a delimitação dessas regiões pode auxiliar a elucidar os processos ecológicos e evolutivos que regem os padrões de biodiversidade observados no planeta (Ebach & Parenti, 2015). Além disso, a bioregionalização tem sido uma ferramenta básica na biologia da conservação (Ebach, 2013). Por exemplo, esforços de conservação são destinados, principalmente, para áreas que apresentam elevada riqueza de espécies e nível de endemismo (Parenti & Ebach, 2009).

A maior parte dos trabalhos sobre regionalização biológica tem considerado fatores climáticos e processos históricos/evolutivos das regiões biogeográficas como os principais determinantes da organização espacial e temporal das biotas no planeta (Ficetola et al., 2017; Holt et al., 2013; Morrone, 2015; Rueda, Rodríguez, & Hawkins, 2010). Entretanto, as atividades antropogênicas (e.g., destruição de habitats, poluição, mudanças climáticas e introdução de espécies exóticas), cada vez mais frequentes e

intensas, podem causar mudanças rápidas e catastróficas nos regimes ecológicos levando os ecossistemas a apresentar características diferentes daquelas historicamente observadas (Ellis & Ramankutty, 2008; Kéfi et al., 2007). As alterações ambientais antropogênicas também podem causar uma redução da diversidade beta pelo processo de homogeneização biótica (Dornelas et al., 2014 e suas referências). Desta forma, é esperado que ocorram reduções e aumentos, respectivamente, das distribuições de espécies endêmicas e não nativas (Olden, LeRoy Poff, Douglas, Douglas, & Fausch, 2004). Neste cenário de homogeneização biótica, as biotas teriam “poucos vencedores e muitos perdedores” (McKinney & Lockwood, 1999).

A teoria de estados estáveis alternativos prediz que estados (ou regimes ecológicos) discretos dos ecossistemas são separados por limiares ecológicos, em contraste com ecossistemas que mudam gradualmente e de forma contínua ao longo de um gradiente ambiental (Scheffer et al., 2009; Whittaker & Levin, 1977). Atualmente, tais mudanças têm sido investigadas principalmente ao longo de escalas temporais (Andersen, Carstensen, Hernández-García, & Duarte, 2009; Dakos et al., 2012; Scheffer & Carpenter, 2003) e esforços voltados para a detecção das mudanças de regimes em escalas espaciais são raros (Kéfi et al., 2014; Sundstrom et al., 2017). Provavelmente, a raridade de estudos que enfocam a dimensão espacial decorre da escassez de dados ecológicos com uma resolução amostral suficiente para distinguir mudanças de regimes (Andersen et al., 2009). Assim, a escassez de dados com um enfoque espacial tem dificultado o teste empírico da teoria (Kéfi et al., 2014; Scheffer, Carpenter, Dakos, & van Nes, 2015).

Diversos estudos ecológicos têm demonstrado que estados estáveis alternativos estão frequentemente relacionados com processos ecossistêmicos (Dantas, Hirota, Oliveira, & Pausas, 2016; Scheffer & Van Nes, 2007). No entanto, mais recentemente,

estudos focados em composições das biotas mostraram que os efeitos biogeográficos podem moldar a comunidades biológicas em estados estáveis ao longo do espaço geográfico (Sundstrom et al., 2017). Neste contexto, é esperado maior similaridade das comunidades biológicas dentro do que entre regiões biogeográficas. Ademais, as mudanças nas composições biológicas deveriam ser maiores nas zonas de transições biogeográficas (Staver et al, 2011; Henkel & Nelson, 2018).

Apesar de historicamente os padrões de organização de comunidades terem sido atribuídos aos processos biogeográficos, evidências indicam que estados de equilíbrio podem ser formados e mantidos pela variação recente das condições ambientais do sistema, causando grandes mudanças na estrutura ecológica entre regiões (Shurin et al., 2004). Neste caso, os efeitos dos impactos antropogênicos que alteram as condições ambientais também devem ser considerados. Assim, dois fatores relacionados com a heterogeneidade ambiental podem regular espacialmente a estrutura de sistemas ecológicos: (i) biogeográficos “naturais” e (ii) causados por recentes atividades humanas em grandes escalas.

Em sistemas ecológicos complexos, a produtividade primária é um importante fator que pode organizar as comunidades em estados de equilíbrio (Chase, 2010). Em ambientes com baixa produtividade apenas um subconjunto de espécies pode persistir (Chase, 2010), sugerindo um importante papel da variação ambiental na montagem das comunidades. Um segundo fator relacionado a heterogeneidade ambiental que pode acarretar mudanças na configuração das comunidades é a capacidade do sistema em persistir frente a perturbações ambientais (Scheffer et al., 2015). Eventos raros anteriormente absorvidos pelos sistemas, atualmente, frente a maior intensidade das atividades humanas, podem desencadear grandes mudanças espaciais (Kéfi et al., 2007; Scheffer, Carpenter, Foley, Folke, & Walker, 2001).

Riachos são bons modelos de estudo para avaliar mudanças espaciais nas estruturas das comunidades. Esses ecossistemas abrigam táxons que variam tanto na capacidade de dispersão como na capacidade de resistência à perda de integridade ambiental (Hawkins, Mykrä, Oksanen, & Vander Laan, 2015; Vinson & Hawkins, 1998). Além disso, por ocorrerem em amplas extensões geográficas, suas propriedades ambientais estão sujeitas a diferentes processos biogeográficos e diferentes intensidades de distúrbios, causando variações sistemáticas em suas características abióticas e composições biológicas (Vinson & Hawkins, 1998; Waite et al., 2000). A relação entre degradação ambiental (e.g., eutrofização, assoreamento, remoção de sombreamento) e a montagem de comunidades de macroinvertebrados em riachos tem sido discutida na literatura (e.g., Bini, Landeiro, Padial, Siqueira, & Heino, 2014; Hawkins et al., 2015). Alguns estudos indicam que mesmo distúrbios ambientais efêmeros podem causar grandes mudanças nas estruturas das comunidades (Luo et al., 2018). Essas mudanças acontecem porque as biotas que compõem essas comunidades são, em geral, sensíveis às alterações ambientais. Por outro lado, parte dessa comunidade apresenta resistência aos impactos e consegue persistir mesmo em ambientes com alta degradação (Luo et al., 2018). Assim, as comunidades de macroinvertebrados bentônicas são potencialmente excelentes indicadoras de mudanças nos regimes ecológicos.

Neste trabalho, nosso objetivo consistiu em (i) verificar se a distribuição espacial de macroinvertebrados bentônicos de riachos reflete melhor classificações espaciais *a priori* dadas pelos limites fisiográficos de ecorregiões ou classificações *a posteriori* geradas por variáveis ambientais e antropogênicas. Nós também (ii) identificamos áreas de mudanças abruptas na composição de macroinvertebrados nos Estados Unidos da América e, finalmente (iii) avaliamos se essas áreas de mudanças das comunidades são coincidentes com zonas de transição entre ecorregiões ou zonas espaciais de grandes

mudanças nas condições abióticas dos riachos (que, em geral, foram causadas principalmente por atividades antrópicas). Para tanto, utilizamos um conjunto de dados coletados pela Agência de Proteção Ambiental dos Estados Unidos da América (US-EPA), contendo variáveis bióticas e abióticas de riachos cobrindo uma extensa área geográfica. Considerando os fortes impactos antropogênicos aos quais os ecossistemas aquáticos estão submetidos em escala global (Dudgeon et al., 2006), nossa expectativa é que os estados ecológicos encontrados a partir da composição das comunidades de macroinvertebrados serão mais fortemente relacionados com as condições ambientais dos riachos do que com os limites das regiões definidas por critérios biogeográficos. Em outras palavras, esperamos que as alterações antropogênicas na qualidade ambiental dos riachos tenham suprimido o sinal biogeográfico das ecorregiões na composição de macroinvertebrados bentônicos.

MÉTODOS

Conjunto de dados

Utilizamos um grande conjunto de dados de riachos cobrindo uma ampla área do território continental (contínuo) dos Estados Unidos da América (Figura 1). Este conjunto de dados consiste em informações sobre as densidades de macroinvertebrados, variáveis abióticas e as coordenadas geográficas dos riachos. Maiores informações sobre o protocolo de amostragem e a própria base de dados estão disponíveis no sítio da Agência de Proteção Ambiental dos Estados Unidos (US-EPA; <http://water.epa.gov/type/rsl/monitoring/streamsurvey/inde>). O conjunto original de dados totalizava 918 unidades taxonômicas. No entanto, nós excluimos 179 unidades taxonômicas

(identificadas ao nível famílias, ordens, classes ou filos) de nossas análises e utilizamos 739 unidades que foram identificadas ao nível de gênero. O conjunto de dados abrangeu 1105 riachos após a remoção dos locais que tinham informações ausentes (considerando qualquer variável; Figura 1).

Variáveis ambientais e antropogênica

As seguintes variáveis ambientais foram utilizadas em nossas análises (US-EPA): área da bacia hidrográfica (km²), elevação (m), cobertura do dossel, temperatura (°C), vazão (m³/s), largura do banco (m), profundidade (cm), largura do riacho (m), percentagem de cobertura de algas, macrófitas, detritos de madeira, pequenos detritos, vegetação suspensa, margens rebaixadas, porcentagem de pedregulhos e de estruturas artificiais, concentrações de potássio (µeq/L), íon amônio (µeq/L), nitrogênio total (µg/L), fósforo total (µg/L) e sólidos suspensos (mg/L), cor (PCU); condutividade (µS/cm), turbidez (NTU) e alcalinidade (µeq/L). Nós também utilizamos os dados de pegada ecológica nos Estados Unidos da América (Wildlife Conservation Society - WCS, and Center for International Earth Science Information Network - CIESIN - Columbia University, 2005). Todas essas variáveis foram utilizadas para descrever de forma abrangente as características ambientais dos riachos amostrados.

Divisão latitudinal, matrizes de distâncias e ordenação

Nós dividimos arbitrariamente toda a extensão territorial dos Estados Unidos da América em 4 faixas latitudinais (F1, F2, F3, F4; ver Figura 1) e ordenamos os dados da nossa matriz original conforme a longitude dos riachos amostrados (dentro de faixas).

Assim, o primeiro riacho de cada faixa latitudinal é aquele mais próximo da longitude 0° (no extremo leste) e o último é aquele localizado no extremo oeste. Essa ordenação foi baseada no padrão de ocupação humana (“marcha para o oeste”) no território dos Estados Unidos da América (Castles & Miller, 1998) e foi utilizada com o objetivo de detectar as mudanças nos regimes ecológicos das regiões historicamente mais ocupadas para regiões com menor densidade populacional.

Construímos matrizes de dados biológicos (riachos $\times$ gêneros) considerando o conjunto total de dados e dentro de faixas latitudinais. Aplicamos a distância e transformação log-corda (Legendre & Borcard, 2018) para construir matrizes de distâncias. A transformação log-corda, além de produzir uma matriz de distâncias, reduz a assimetria nos dados e preserva propriedades euclidianas que são necessárias em análises lineares multivariadas (Legendre & Borcard, 2018). Construímos uma matriz de distância biológica entre todos os riachos (**D**) e uma matriz de distância biológica entre riachos dentro de cada faixa. Para reduzir a dimensionalidade dos dados, nós realizamos análises de coordenadas principais (PCoA) utilizando as matrizes de distâncias biológicas em cada uma das faixas. Posteriormente, nós utilizamos os escores do primeiro eixo da PCoA como variável resposta em análises descritas abaixo. Nós calculamos duas matrizes de distâncias ambientais. A primeira foi baseada em todas as variáveis (**E**). A segunda foi baseada num subconjunto de variáveis (**S**) que estão diretamente relacionadas com o processo de eutrofização (N, K, P, temperatura, condutividade e turbidez). Para tanto, utilizamos a distância Euclidiana padronizada.

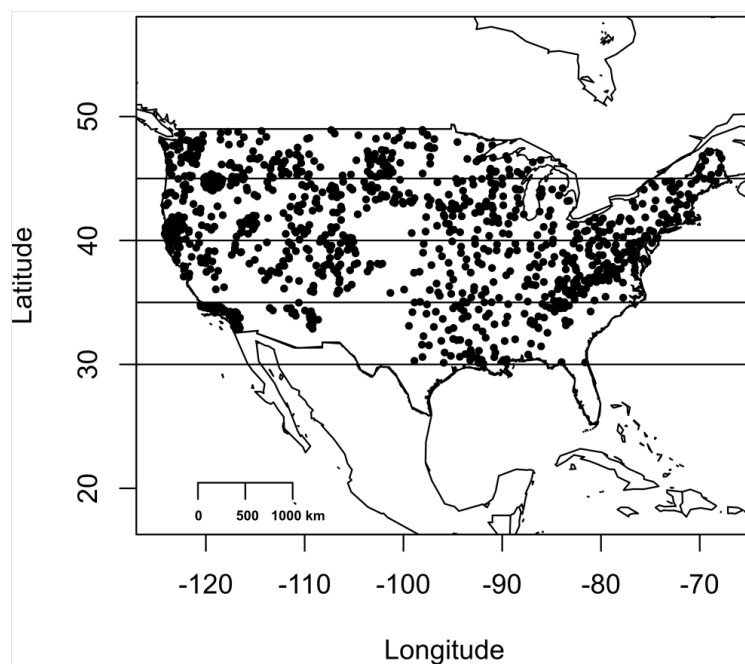


FIGURA 1 Pontos de coleta do programa de avaliação das condições ecológicas de riachos nos Estados Unidos da América (Agência de Proteção Ambiental dos Estados Unidos da América - US-EPA). As faixas latitudinais delimitando os conjuntos de dados utilizados nas análises de *change point* também estão apresentadas (ver Figura 4).

CrITÉRIOS das classificações

Nós utilizamos três esquemas de classificação para gerar as tipologias dos riachos. Para o primeiro, usamos classificações *a priori* de acordo com os limites das ecorregiões dos níveis I, II e III (com 12, 18 e 80 classes, respectivamente) definidas por Omernik (1995). Os outros esquemas de classificação de riachos foram gerados, *a posteriori*, utilizando uma análise de *k-means*. Assim, nós classificamos os riachos de acordo com (i) todas as 25 variáveis ambientais disponíveis (C_1 , usando a matriz **E**) e (ii) de acordo com as variáveis ambientais relacionadas com o processo de eutrofização (C_2 , usando a matriz **S**). Para o terceiro esquema, nós utilizamos os valores de pegada ecológica. Nós também utilizamos o método de *k-means* para classificar os riachos com base na composição de gêneros de macroinvertebrados (utilizando a matriz **D**).

Determinamos o número de grupos das análises de *k*-means utilizando a estatística *R* (Hartigan, 1975):

$$R = \left(\frac{\text{tr}(W)k}{\text{tr}(W)(k+1)} - 1 \right) (n - k - 1)$$

onde $\text{tr}(W)$ é o traço da matriz de dispersão dentro dos grupos, n é o número de amostras e k é o número de grupos. A estatística *R* foi calculada para diferentes números de grupos (k) e comparada com a distribuição *F*.

Caracterização dos riachos

Utilizando a classificação C_2 , nós seguimos a proposta de Dodds et al. (1998) para caracterizar os riachos em 3 estados tróficos (oligotróficos, mesotróficos e eutróficos) com base nas médias das concentrações de nitrogênio e fósforo para cada um dos grupos gerados.

Medindo a força de classificação

Nós utilizamos a força de classificação (CS) (Van Sickle & Hughes, 2000; ver Heino & Mykrä, 2006 para uma aplicação) para avaliar o desempenho das ecorregiões e dos vetores de classificação gerados *a posteriori* em descrever a variação das comunidades de macroinvertebrados. Nós calculamos a CS considerando o conjunto total de dados e também para aqueles dados de cada uma das faixas latitudinais. A CS mede a correspondência entre as classificações e a matriz de dados biológicos e é obtida através da seguinte equação: $CS = W - B$ onde: B é a média das distâncias entre os grupos e W a

média das distâncias dentro dos grupos. Um valor de CS próximo a 1.0 indica uma alta força de classificação. Em outras palavras, elevados valores de CS indicam que as classificações independentes (*a priori* e *a posteriori*) “explicam” as variações nas estruturas das comunidades biológicas.

Nós testamos se os valores de CS observados para cada uma das classificações *a priori* e *a posteriori* foram significativos utilizando uma distribuição de CS_s aleatorizados. Essas distribuições foram geradas recalculando o CS após de 9,999 permutações do vetor de classificação. A significância foi calculada como a fração de CS_s aleatorizados que foram iguais ou maiores que o CS observado.

Detectando transições e mudanças espaciais

Nós identificamos as zonas de mudanças em cada uma das faixas utilizando a segmentação da média e variância dos escores derivados do primeiro eixo da PCoA pela estatística de Momento Linear Exato de Corte (PELT) (Killick, Fearnhead, & Eckley, 2012). A estatística PELT de uma análise de *change point* estima vários pontos de mudanças em grandes conjuntos de dados a partir de mudanças sistemáticas na média e variância e depois verifica se tais mudanças diferem do acaso. Embora essa análise seja tradicionalmente utilizada para detectar mudanças em dados de séries temporais, ela pode ser utilizada em dados espacialmente explícitos, uma vez que os dados foram ordenados longitudinalmente. Verificamos se as zonas de mudanças observadas com os dados biológicos (estimadas pela estatística PELT) coincidiram com as zonas de mudanças dadas pelo vetor de classificação de ecorregiões do nível III (que apresentou o maior valor de CS; ver resultados).

A partir da nossa matriz de distâncias biológicas (**D**), também definimos áreas de “estado estável” e avaliamos quais locais poderiam ser classificados como transitórios medindo o grau de associação de cada local ao seu respectivo grupo por análise de silhueta (ver Silva de Miranda et al., 2018). A largura da silhueta é baseada na distância média entre cada local em relação a todos os locais do grupo, em comparação com a distância média entre esse mesmo local e o grupo mais próximo (Borcard, Gillet, & Legendre, 2011). A medida de largura da silhueta varia de -1 a 1, onde os valores negativos indicam que os locais podem ter sido classificados incorretamente.

As análises descritas acima foram realizadas utilizando funções e *scripts* disponíveis para o ambiente R [(R Core Team, 2018); distância log-corda (segundo Legendre & Borcard, 2018); PCoA (função *cmdscale* do pacote *stats*); *k-means* (função *kmeans* do pacote *stats*); CS (função *meandist* do pacote *vegan*; Oksanen et al., 2019); análise de *change point* (função *cpt.mean* do pacote *changepoint*; Killick & Eckley, 2014); análise de silhueta (função *silhouette* do pacote *cluster*; Maechler et al., 2017)].

RESULTADOS

Os riachos apresentaram alta heterogeneidade ambiental e biológica (Material suplementar: Tabela S1; Figura S1). Quando consideramos apenas as variáveis relacionadas com o processo de eutrofização (utilizadas na classificação C_2 – ver resultados da *k-means* abaixo) também encontramos elevada heterogeneidade (Tabela 1), sendo que 36%, 22% e 41% dos riachos foram classificados como eutróficos, mesotróficos e oligotróficos, respectivamente. Apesar de existir uma grande variação ambiental nesses sistemas as categorias de estado trófico foram, em geral, agrupadas espacialmente (Figura 2).

TABELA 1 Valor médio ($\pm$ DP) das variáveis utilizadas na classificação C2 e os respectivos estados tróficos ordenados pelas médias das concentrações de nitrogênio total e fósforo total. Os 11 primeiros grupos foram classificados como eutróficos, os dois seguintes e os dois últimos foram classificados como mesotróficos e oligotróficos, respectivamente. N= número de riachos em cada grupo obtido pela análise de *k-means*.

Estatística	C ₂ (N)	NT	PT	K	Turbidez	Condutividade	Temperatura
Média		($\mu\text{g/L}$)	($\mu\text{g/L}$)	($\mu\text{eq/L}$)	(NTU)	($\mu\text{S/cm}$)	($^{\circ}\text{C}$)
	4(3)	1435.0	3945.7	1033.4	148.3	14350	21.9
	6(1)	2784	1707	145.7	6126	2784	10.5
	2(12)	4999.9	1675.5	306.3	165.7	4999.9	19.7
	5(31)	2307	600.3	243.8	148.6	2307	21.6
	11(3)	41739.7	150.7	82.4	4.2	41739.7	16.9
	7(46)	1453	148.2	280.5	22.7	1453	20.4
	12(45)	963	145.8	223.1	26.8	963	25.8
	10(38)	1196.6	130.9	59.2	13.3	11796.6	18.4
	3(20)	1306.9	120	482.8	34.5	1306.9	19.9
	8(101)	1938.7	93.4	92.7	11.6	1938.7	17.9
	14(100)	759.5	86.8	67.1	12.7	759.5	24.9
	15(53)	1042	56.5	85.7	5.6	1042	11.2
	1(196)	390.8	30	38.6	5.1	390.8	19.4
	13(265)	306.5	24.8	33.1	2.8	306.5	14.4
	9(189)	176.8	17.6	24.7	2.2	176.8	9
Desvio-Padrão							
	4	1027.2	1599.4	1341.5	161	1950.9	1.7
	6	0	0	0	0	0	0
	2	3019.1	431.3	123.6	429.9	1021.7	5.1
	5	1625.6	191.8	151.5	219.6	510.8	3.8
	11	7616.4	143.4	60.6	3.9	1798	1.3
	7	1347.1	142.7	133.1	36.4	527	4
	12	573.1	98.9	83.4	49.4	448.8	4.5
	10	4033	124.8	39.9	15.2	4033	3.8
	3	1133.3	159.4	434.9	96.5	1007.3	7.3
	8	1761.8	103.7	47.5	32.6	351.5	2.1
	14	706.9	86.9	36.4	17	225.5	2
	15	1060.7	67.6	50.3	11.6	325.1	2
	1	353.3	33.8	23.3	10.6	148	1.5
	13	349.9	27.9	23.6	7.1	147.4	1.4
	9	194.2	27.4	25.3	11.8	114	1.9

Os números de grupos (*k*) obtidos pelo método de *k-means* foram iguais a 26, 15 e 3 considerando, respectivamente, todas as variáveis ambientais, somente aquelas variáveis relacionadas com o processo de eutrofização e os dados de pegada ecológica. Os valores de CS baseados em critérios biogeográficos foram substancialmente maiores que aqueles obtidos com dados ambientais e de pegada humana (Tabela 2). Esse padrão também foi detectado quando os valores de CS foram calculados para as diferentes faixas latitudinais (Tabela 3).

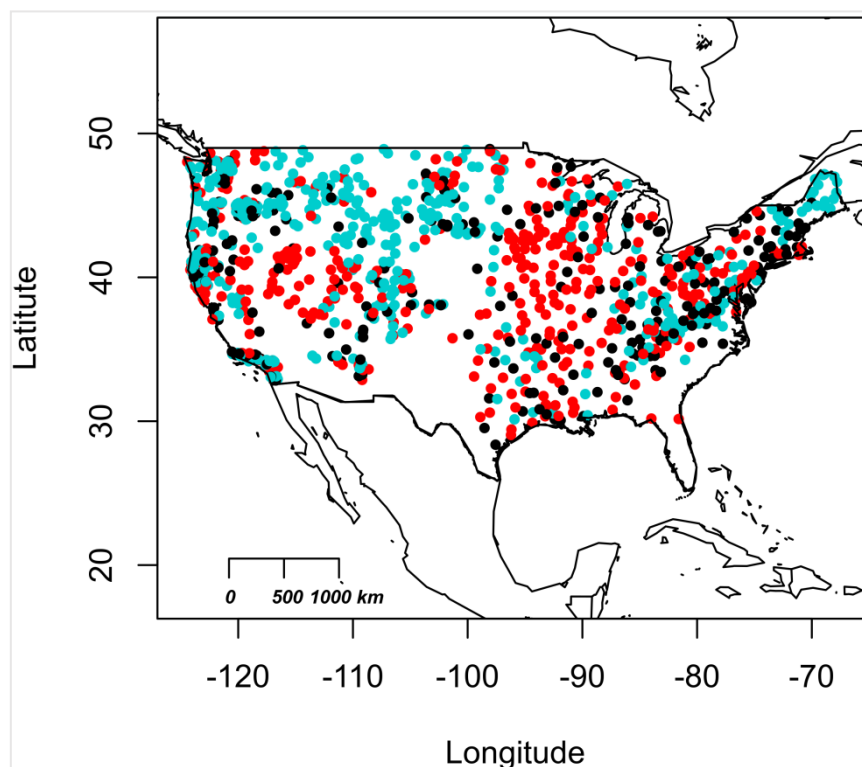


FIGURA 2 Variação espacial do estado trófico na área contínua dos Estados Unidos da América. Os pontos vermelhos, pretos e azuis representam os riachos classificados como eutróficos, mesotróficos e oligotróficos respectivamente.

TABELA 2 Força de classificação (CS) para cada uma das tipologias. W = média das distâncias dentro do grupo, B = média das distâncias entre os grupos. p = Nível de significância baseado no CS observado a partir de 9,999 permutações do vetor de classificação.

Tipologias	Natureza	Número de grupos	W	B	CS	p
Omernik - nível I	<i>a priori</i>	9	1.161	1.268	0.102	<0.001
Omernik - nível II	<i>a priori</i>	18	1.133	1.262	0.109	<0.001
Omernik nível - III	<i>a priori</i>	80	1.115	1.249	0.134	<0.001
Variáveis ambientais (C_1)	<i>a posteriori</i>	26	1.233	1.247	0.015	<0.001
Variáveis ambientais (C_2)	<i>a posteriori</i>	15	1.236	1.248	0.010	<0.001
Pegada humana	<i>a posteriori</i>	3	1.23	1.259	0.030	<0.001

TABELA 3 Força de classificação para cada tipologia e faixas latitudinais (F1, F2, F3 e F4). N = número total de locais dentro de cada uma das faixas.

CS/Faixas	Omernik Nível I	Omernik Nível II	Omernik Nível III	C_1	C_2	Pegada humana	N
CS _(F1)	0.195	0.202	0.163	0.008	0.001	0.040	228
CS _(F2)	0.101	0.107	0.120	0.018	0.012	0.053	406
CS _(F3)	0.094	0.091	0.124	0.011	0.008	0.037	296
CS _(F4)	0.101	0.105	0.115	0.024	0.005	0.034	170

O número de ecorregiões, para o nível III, é substancialmente maior do que os números de grupos indicados pela estatística R (Hartigan, 1975) para as análises com os dados ambientais e de pegada ecológica (Tabela 2). Assim, nós refizemos as análises com diferentes valores de k e verificamos que o aumento do número de grupos não influenciou a variação da força de classificação (Figura 3). Em outras palavras, os valores de CS para tipologias baseadas em dados ambientais ou de pegada humana são menores que aqueles obtidos para tipologias biogeográficas mesmo com a utilização de um elevado número de grupos.

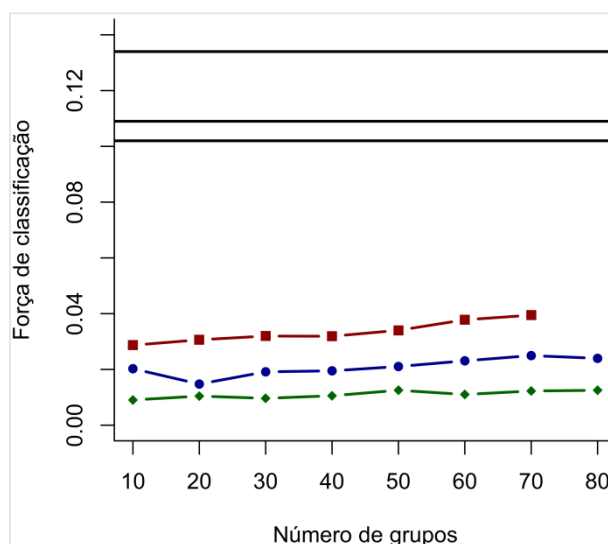


FIGURA 3 Valores da força de classificação para diferentes números de grupos. Círculos azuis, losangos verdes, quadrados vermelhos demonstram os resultados obtidos com as todas variáveis ambientais, somente com as variáveis diretamente relacionadas com o processo de eutrofização e com os dados de pegada humana, respectivamente. As linhas horizontais em preto representam os valores de CS para as classificações com base nas ecorregiões dos níveis I, II e III (ver Tabela 2).

Para todas as faixas latitudinais nós encontramos zonas de mudanças nos regimes ecológicos (escores da PCoA) (Figure 4). As mudanças nos regimes ecológicos (composição de macroinvertebrados) encontradas pela análise de *change point* coincidiram com zonas de mudanças de ecorregiões (do nível III) com frequências iguais a 50%, 50%, 33% e 0% para as faixas 1, 2, 3 e 4, respectivamente. No entanto, essa classificação predizia um número maior de mudanças de regimes (80) do que aqueles detectados pela análise de *change point* (12) (Figura 5).

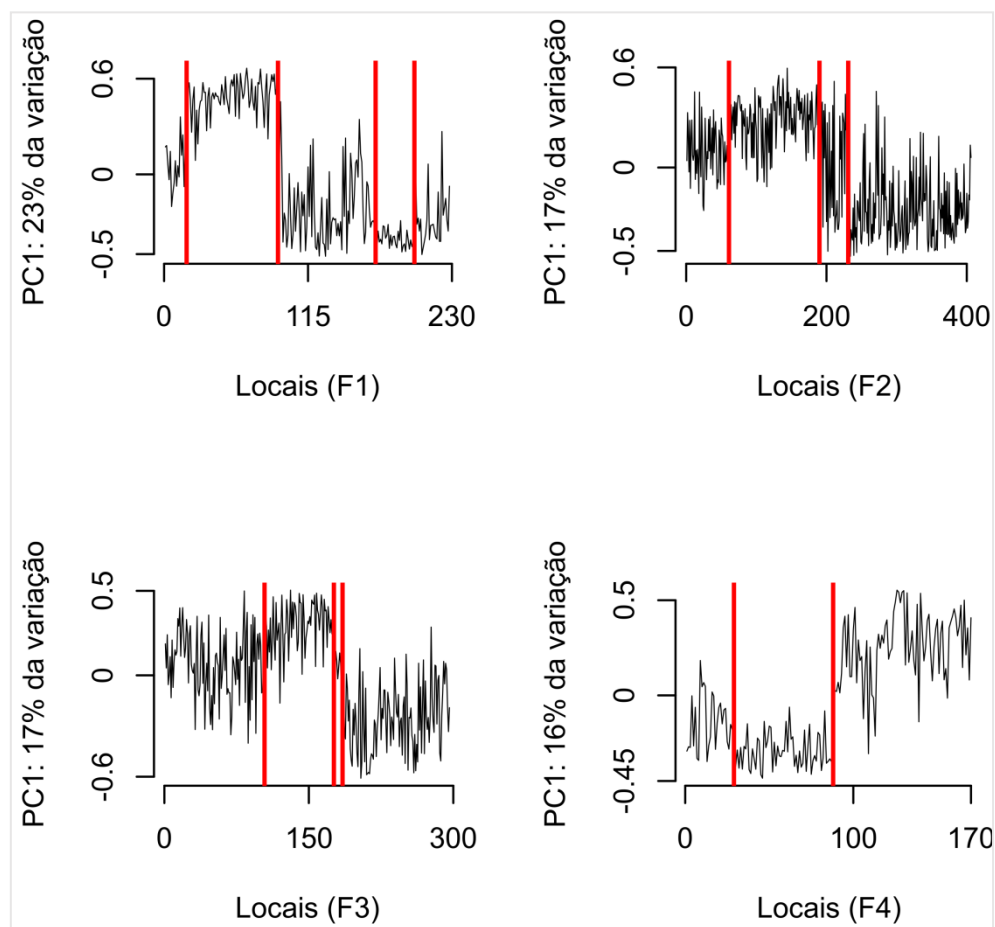


FIGURA 4 Variação espacial dos escores derivados do primeiro eixo da PCoA em cada faixa latitudinal: As linhas verticais em vermelho representam os pontos de mudanças na composição das comunidades de macroinvertebrados (*change point*) denotados pela primeira observação do novo regime.

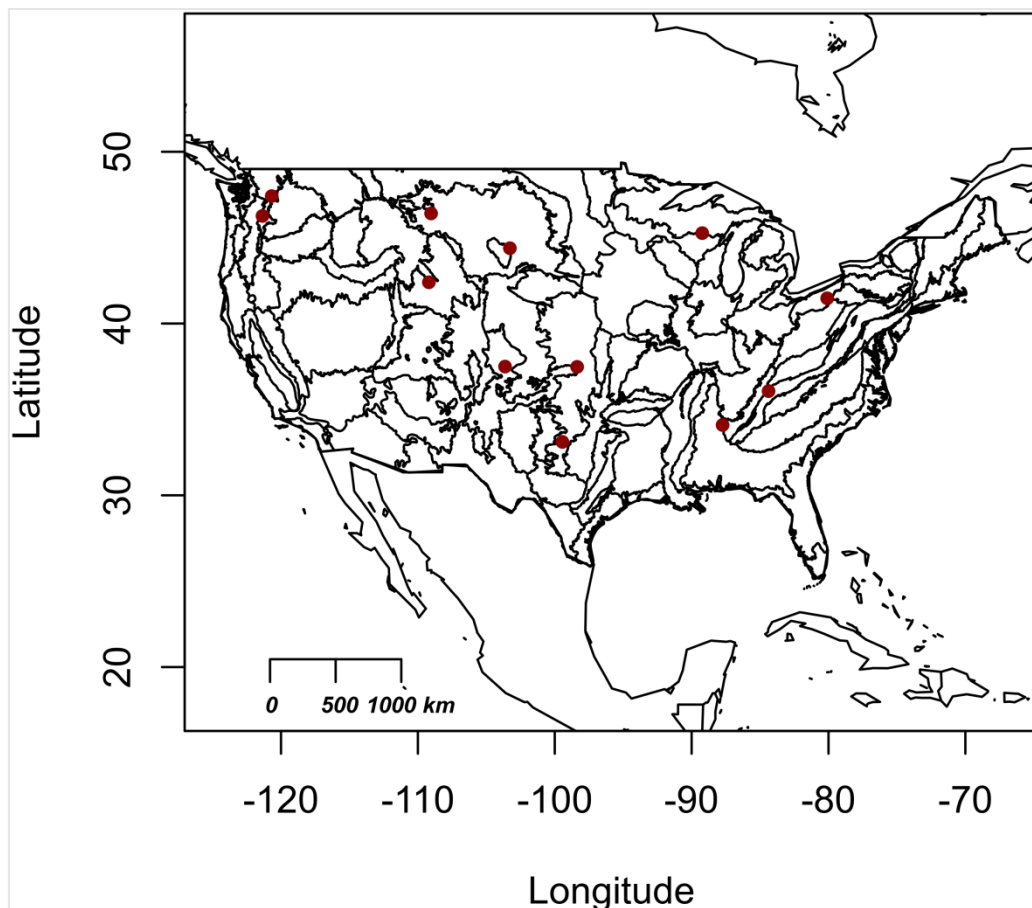


FIGURA 5 Mapa com as ecorregiões (nível III) dos Estados Unidos da América segundo Omernik (1995). Os pontos em vermelho representam as zonas de mudanças previstas pela análise de change points que coincidem com as zonas de transição entre ecorregiões.

Nós encontramos cinco grupos de riachos quando a análise de *k-means* foi baseada nos dados de macroinvertebrados. A análise de silhueta revelou que 313 locais possuíam características transitórias em relação aos seus graus de associação com os seus grupos (i.e., ecorregiões) os outros 792 locais foram bem classificados pela análise de *k-means* (Figura 6). De forma geral, dos cinco grupos de riachos, quatro foram relativamente bem definidos e apenas um apresentou uma identidade predominantemente transitória. Os quatro grupos que foram bem classificados apresentaram também uma delimitação espacialmente coesa (Figura 7a). Por outro lado, os locais de coleta do grupo restante foram distribuídos em diferentes áreas (Figura 7b).

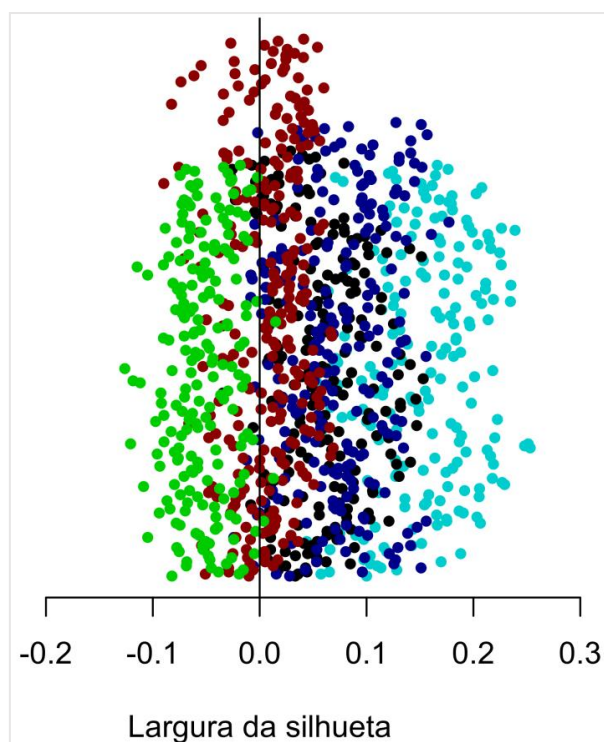


FIGURA 6 Gráfico de largura de silhueta. Os pontos em azul escuro, preto, azul claro, vermelho e verde representam os grupos composicionais 1, 2, 3, 4 e 5, respectivamente. Esses grupos foram definidos utilizando uma análise de *k-means* baseada nos dados de macroinvertebrados aquáticos. A linha horizontal é o limiar entre os locais que foram bem classificados (valores positivos) e aqueles que apresentaram características transitórias (valores negativos).

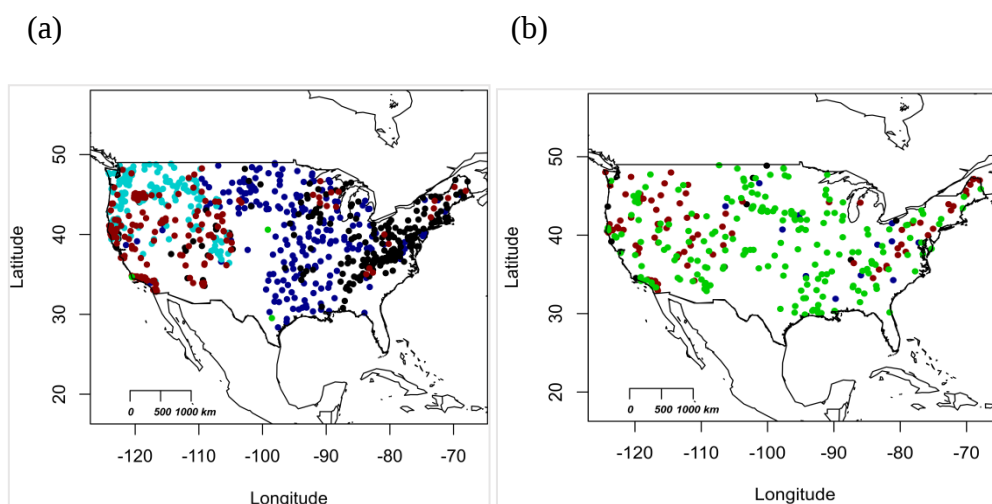


FIGURA 7 Distribuição espacial dos cinco grupos de riachos delimitados pela análise de *k-means* com base nos dados de macroinvertebrados aquáticos no território dos Estados Unidos da América. Em (a) estão os locais que foram classificados corretamente pela análise de silhueta. Em (b) estão os locais com características transitórias.

Verificamos que os grupos 1, 2, 3 e 4, gerados com os dados de macroinvertebrados aquáticos pela análise de *k*-means, correspondem em grande parte à tipologia *a priori* (i.e., ecorregiões), ao contrário do grupo 5 (ver Tabela 4 para os resultados considerando as ecorregiões do nível I). Por exemplo, a maior parte dos riachos do grupo 1 está localizada nas Grandes Planícies dos EUA. Os riachos dos grupos 2, 3 e 4 estão localizados sobretudo em áreas de Florestas Temperadas Orientais, Florestas Montanhosas Ocidentais e regiões de altitudes intermediárias de transição com as Grandes Planícies, respectivamente. Em geral, tabelas de confusão indicam que as classificações com base em critérios biogeográficos foram substancialmente melhores em distinguir os grupos biológicos que as demais tipologias (Material suplementar: Tabela S2, S3, S4 e S5).

TABELA 4 Tabela de confusão comparando a tipologia *a priori* (ecorregiões do nível I - linhas) com a tipologia gerada pela análise de *k*-means com base na composição de macroinvertebrados (colunas). Os maiores valores estão destacados em negrito.

Ecorregiões (<i>a-priori</i>)	<i>k</i> -means				
	1	2	3	4	5
Omernik Nível I					
Florestas marinhas da costa oeste	0	5	9	17	3
Florestas temperadas de coníferas	0	4	0	11	8
Grandes planícies	108	20	1	5	63
Florestas do Norte	14	16	0	18	7
Florestas montanhosas ocidentais	1	8	181	95	17
Floresta temperada oriental	93	144	0	26	64
Desertos	6	5	10	48	27
Florestas mediterrâneas	2	8	2	45	12
Terras altas semiáridas do Sul	0	0	0	0	2
Soma	224	210	203	265	203

DISCUSSÃO

Uma vasta literatura demonstra que macroinvertebrados aquáticos respondem rapidamente às variações ambientais (Kerans & Karr, 1994; Luo et al., 2018; Metcalfe,

1989). Além disso, estudos recentes demonstraram que os impactos ambientais antrópicos são os principais fatores relacionados com o rearranjo espacial das comunidades de macroinvertebrados (Luo et al., 2018; Paulsen et al., 2008). O aumento da produtividade decorrente dos distúrbios antropogênicos também pode moldar as comunidades de macroinvertebrados de riachos em grandes escalas espaciais (Bini et al., 2014; Hawkins et al., 2015). Essa modificação da estrutura de comunidades de macroinvertebrados é esperada pelo fato de que as variações das concentrações de nutrientes em riachos dos Estados Unidos decorrem, em grande parte, da eutrofização provocada pela agricultura e urbanização (Van Sickle & Paulsen, 2008; Carlisle & Hawkins, 2008). Portanto, em nosso estudo, esperávamos que as classificações baseadas em dados ambientais contemporâneos apresentassem, em comparação com classificações da paisagem, maior poder em prever as mudanças nas composições das comunidades desses organismos. Essa expectativa também era justificada se considerarmos a grande variação na ocupação humana dos Estados Unidos (Davis & Darling, 2017). Entretanto, os valores de CS calculados com os vetores de classificação obtidos com as variáveis ambientais (fortemente influenciadas por atividades antrópicas) foram muito menores que aqueles obtidos com vetores de classificação definidos por ecorregiões (i.e. restrições biogeográficas são ainda preponderantes para explicar grande parte da variação das biotas nesses sistemas em escalas continentais). Em outras palavras, nossos resultados não apoiaram a hipótese de que os impactos ambientais suprimiriam o sinal biogeográfico no território contínuo dos Estados Unidos da América.

Riachos são sistemas ecológicos heterogêneos que proporcionam habitats adequados para uma ampla variedade de espécies (Vinson & Hawkins, 1998; Hawkins et al., 2015). Neste contexto, verificamos que a regionalização proposta por Omernik

(1995) resultou nos maiores valores de CS. Uma possível explicação para esse resultado é que as distribuições dos macroinvertebrados permanecem associadas com restrições fisiográficas históricas (Marchant et al., 2014). Assim, as diferentes variáveis utilizadas por Omernik (1995) para delimitar as ecorregiões ainda são determinantes para gerar os padrões de diversidade beta das comunidades de macroinvertebrados aquáticos. Minimamente, podemos inferir, por outro lado, que essas variáveis são mais importantes que variáveis limnológicas locais para determinar esses padrões. Resultados que divergiram dos nossos foram, no entanto, obtidos por Waite et al. (2000). Estudando macroinvertebrados bentônicos em riachos com impactos ambientais negligenciáveis nas Terras Altas do Atlântico Central (EUA), esses autores encontraram baixos valores de CS associados com ecorregiões. Resultados similares foram obtidos em riachos do estado de Victoria (Austrália; Marchant et al. 2000). Em geral, uma revisão realizada por Hawkins et al. (2000) indicou que os valores de CS associados com regionalizações da paisagem explicaram mais variação biótica do que seria esperado ao acaso, no entanto, os valores não foram elevados. De fato, comparando com os resultados de Hawkins et al. (2000), podemos observar que os valores de CS de ecorregiões foram maiores que outros critérios de regionalização (e.g., bacias hidrográficas e ordem dos riachos) somente em dois estudos (Pan et al., 2000 e Rabeni & Doisy, 2000).

Uma vez que todos os estudos revisados por Hawkins et al. (2000) foram desenvolvidos em escalas mais restritas (geralmente definidas por critérios geopolíticos), em comparação com nosso estudo, podemos inferir que existe um forte efeito da extensão espacial sobre nossa capacidade de utilizar regionalizações da paisagem para prever mudanças nas composições de comunidades aquáticas. Por exemplo, outros estudos em grandes extensões espaciais apresentaram resultados que

coadunam com os nossos ao demonstrarem que regionalizações da paisagem podem apresentar elevados poderes de predição das estruturas dessas comunidades (Soininen, Paavola, & Muotka, 2004; Potapova & Charles, 2002).

Diferentes métodos estatísticos, escalas espaciais e táxons são utilizados em estudos de regionalização biológica (Ebach & Parenti, 2015). Utilizando dados de distribuição de gêneros de mamíferos, aves e anfíbios, Rueda et al. (2013), por exemplo, encontraram regiões que coincidiram fortemente com aquelas propostas por A. R. Wallace (ver também Holt et al. 2013). Henkel & Nelson (2018), analisando comunidades bentônicas marinhas, também demonstraram que as diferentes composições coincidiram com os limites delineados pelas ecorregiões. Assim, as distribuições das biotas, como tendência, variaram menos dentro dos limites ecorregionais do que entre as ecorregiões. Nossos resultados, aliados com aqueles obtidos em outros estudos, sugerem então que apesar da modificação antrópica dos habitats em escala global, fatores fisiográficos naturais (e.g. mudanças climáticas abruptas e barreiras orográficas) ainda são importantes determinantes de limites biogeográficos (Ficetola et al., 2017).

Pontos de mudanças e limiares biogeográficos

A análise de “change point” encontrou zonas de mudanças na estrutura de comunidades de macroinvertebrados coincidentes com zonas de transição delineadas pelas ecorregiões. No entanto, as mudanças de regime que coincidiram com os limites das ecorregiões foram mais frequentes em altas latitudes (i.e., as mudanças encontradas nas faixas mais ao norte tenderam a ocorrer mais próximas das fronteiras das ecorregiões). É possível que as camadas de gelo durante o Último Máximo Glacial tenham reduzido a conectividade entre riachos em regiões mais ao norte (Dias et al., 2014). A menor

conectividade teria reduzido as possibilidades de dispersão entre regiões, representando, portanto, um efeito histórico sobre a variação espacial das comunidades de macroinvertebrados bentônicos. Similarmente, Hortal et al. (2011) demonstraram que as variações das comunidades de besouros atuais ainda respondem ao Último Máximo Glacial. Isso acontece porque as restrições climáticas do passado teriam impedido a colonização de grupos de espécies em regiões ao norte e também restringido a sobrevivência de muitas espécies nessas regiões. Por outro lado, em regiões ao sul, as comunidades tiveram mais tempo para a diversificação e colonização dessas áreas. Em geral, o padrão de coincidências mais frequentes (entre os limites das ecorregiões e as zonas de mudanças na estrutura das comunidades de macroinvertebrados) ao norte do que no sul sugere que o poder preditivo de classificações *a priori* (e.g. zonas biogeográficas) pode variar latitudinalmente. Essa é uma hipótese que pode ser testada com outros grupos de organismos.

Outro fator importante para explicar a maior correspondência dos pontos de mudanças com os limiares biogeográficos e os maiores valores de CS ao norte do território dos Estados Unidos da América é a influência desproporcional que as regiões de florestas montanhosas ocidentais exerceram em distinguir os grupos composicionais de macroinvertebrados. Essas regiões são também aquelas que, em grande parte, apresentam riachos de fluxo rápido, com características oligotróficas e baixo impacto antropogênico (Omernik et al., 2016; Paulsen et al., 2008). Portanto, as ecorregiões localizadas em regiões montanhosas contribuíram desproporcionalmente com os resultados das análises de CS e *change point*. Por outro lado, apesar da correspondência relativamente alta entre a estrutura das comunidades e a estrutura espacial das ecorregiões, várias das mudanças nos regimes que eram esperadas *a priori* não foram detectadas. Por exemplo, nas faixas ao sul dos Estados Unidos, as mudanças detectadas

na estrutura das comunidades ocorreram, em geral, distantes dos limites das ecorregiões. Esses resultados indicam que a área de cada regime é mais flexível do que os limites rígidos definidos por ecorregiões, como sugerido por Sundstrom et al. (2017). No entanto, vale destacar que adotamos critérios restritivos para determinar as coincidências entre os limites das ecorregiões e as áreas de mudanças da estrutura das comunidades de macroinvertebrados aquáticos. Maiores frequências de coincidências poderiam ser detectadas, no entanto, com análises baseadas em zonas (*buffers*).

CONCLUSÃO

Diante das fortes mudanças ambientais causadas por atividades antrópicas, a ideia do Antropoceno tem sido fortemente considerada na literatura recente (Lewis & Maslin, 2015). Tal concepção sugere que estamos vivendo uma nova era geológica dominada pela espécie humana (Wigginton, 2016). Embora as evidências apontem para um cenário de mudanças catastróficas na biodiversidade do planeta, a influência biogeográfica ainda persiste em comunidades de macroinvertebrados de riachos dos EUA.

REFERÊNCIAS

Andersen, T., Carstensen, J., Hernández-García, E., & Duarte, C. M. (2009). Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(1), 49–57.

- Bini, L. M., Landeiro, V. L., Padial, A., Siqueira, T., & Heino, J. (2014). Nutrient enrichment is related to two facets of beta diversity for stream invertebrates across the United States. *Ecology*, 95(6), 1569–1578.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical ecology with R*. New York: Springer.
- Castles, S., & Miller, M. J. (1998). *The age of migration*. MacMillan press ltd.
- Chase, J. M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, 328(5984), 1388–1391.
- Dakos, V. et al. (2012). Methods for detecting early warnings of critical transitions in time series illustrated using simulated ecological data. *PLoS ONE*, 7(7).
- Dantas, V. de L., Hirota, M., Oliveira, R. S., & Pausas, J. G. (2016). Disturbance maintains alternative biome states. *Ecology Letters*, 19(1), 12–19.
- Davis, A. J. S. S., & Darling, J. A. (2017). Recreational freshwater fishing drives non-native aquatic species richness patterns at a continental scale. *Diversity and Distributions*, 23(6), 692–702.
- Dias, M. S. et al. (2014). Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters*, 17(9), 1130–1140.
- Dodds, W. K., Jones, J. R., & Welch, E. B. (1998). Suggested classification of stream trophic state: Distributions of temperate stream types by chlorophyll, total nitrogen, and phosphorus. *Water Research*, 32(5), 1455–1462.
- Dornelas, M., Gotelli, N. J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., & Magurran, A. E. (2014). Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science*, 344(6181), 296–299.
- Dudgeon, D. et al. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81(02), 163.

- Ebach, M. C. (2013). The bioregionalisation revival. *Zootaxa*, 3635(3), 269.
- Ebach, M. C., & Parenti, L. R. (2015). The dichotomy of the modern bioregionalization revival. *Journal of Biogeography*, 42(10), 1801–1808.
- Ellis, E. C., & Ramankutty, N. (2008). Putting people in the map: Anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(8), 439–447.
- Ficetola, G. F., Mazel, F., & Thuiller, W. (2017). Global determinants of zoogeographical boundaries. *Nature Ecology & Evolution*, 1(4), 89.
- Hartigan JA, 1975. *Clustering Algorithms*, New York: Wiley.
- Hawkins, C. P., Mykrä, H., Oksanen, J., & Vander Laan, J. J. (2015). Environmental disturbance can increase beta diversity of stream macroinvertebrate assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 24(4), 483–494.
- Henkel, S. K., & Nelson, W. G. (2018). Assessment of spatial patterns in benthic macrofauna of the U.S. west coast continental shelf, 2701–2717.
- Holt, B. G. et al. (2013). An update of Wallace’s zoogeographic regions of the world. *Science*, 339(6115), 74–78.
- Kéfi, S. et al. (2014). Early warning signals of ecological transitions: Methods for spatial patterns. *PLoS ONE*, 9(3), 10–13.
- Kéfi, S., Rietkerk, M., Alados, C. L., Pueyo, Y., Papanastasis, V. P., ElAich, A., & de Ruiter, P. C. (2007). Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature*, 449(7159), 213–217.
- Kerans, A. B. L., & Karr, J. R. (1994). Ecological Applications. *Ecological Applications*, 4(4), 768–785.
- Killick, R., Fearnhead, P., & Eckley, I. A. (2012). Optimal detection of changepoints with a linear computational cost. *Journal of the American Statistical Association*, 107(500), 1590–1598.

- Killick, R., & Eckley, I. (2014). changepoint: An R package for changepoint analysis. *Journal of Statistical Software*, 58(3), 1-19.
- Legendre, P., & Borcard, D. (2018). Box-Cox-chord transformations for community composition data prior to beta diversity analysis. *Ecography*, 1–5.
- Lewis, S. L., & Maslin, M. A. (2015). Defining the Anthropocene. *Nature*, 519(7542), 171–180.
- Luo, K., Hu, X., He, Q., Wu, Z., Cheng, H., Hu, Z., & Mazumder, A. (2018). Impacts of rapid urbanization on the water quality and macroinvertebrate communities of streams: A case study in Liangjiang New Area, China. *Science of The Total Environment*, 621, 1601–1614.
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., & Hornik, K. (2017). cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 2.0.6.
- McKinney, M. L. & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 450-453.
- Metcalfe, J. L. (1989). Biological water quality assessment of running waters based on macroinvertebrate communities: History and present status in Europe. *Environmental Pollution*, 60(1–2), 101–139.
- Mielke, P. W., Berry, K. J., & Johnson, E. S. (1976). Multi-response permutation procedures for a priori classifications. *Communications in Statistics - Theory and Methods*, 5(14), 1409–1424.
- Morrone, J. J. (2015). Biogeographical regionalisation of the world: A reappraisal. *Australian Systematic Botany*, 28(3), 81–90.

- Olden, J. D., LeRoy Poff, N., Douglas, M. R., Douglas, M. E., & Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(1), 18–24.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, and H. Wagner. 2019. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-4.
- Omernik, J. M. (1995). Ecoregions: a spatial framework for environmental management. *Biological Assessment and Criteria*. Lewis Publishers, London, UK, 49–65.
- Omernik, J., Paulsen, S., Griffith, G., & Weber, M. (2016). Regional patterns of total nitrogen concentrations in the National Rivers and Streams Assessment. *Journal of Soil and Water Conservation*, 71(3), 167–181.
- Parenti, L. & Ebach, M. (2009). *Comparative biogeography: discovering and classifying biogeographical patterns of a dynamic Earth* (Vol. 2). Univ of California Press.
- Paulsen, S. G. et al. (2008). Condition of stream ecosystems in the US: an overview of the first national assessment. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(4), 812–821.
- Potapova, M. G., & Charles, D. F. (2002). Benthic diatoms in USA rivers: distributions along spatial and environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 29(2), 167–187.
- R Core Team (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rueda, M., Rodríguez, M. Á., & Hawkins, B. A. (2010). Towards a biogeographic regionalization of the European biota. *Journal of Biogeography*, 37(11), 2067–2076.

- Rueda, M., Rodríguez, M. Á., & Hawkins, B. A. (2013). Identifying global zoogeographical regions: Lessons from Wallace. *Journal of Biogeography*, 40(12), 2215–2225.
- Scheffer, M. et al. (2009). Early-warning signals for critical transitions. *Nature*, 461(7260), 53–59.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413(6856), 591–596.
- Scheffer, M., & Carpenter, S. R. (2003). Catastrophic regime shifts in ecosystems: Linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(12), 648–656.
- Scheffer, M., Carpenter, S. R., Dakos, V., & van Nes, E. H. (2015). Generic Indicators of Ecological Resilience: Inferring the Chance of a Critical Transition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 145–167.
- Scheffer, M., & Van Nes, E. H. (2007). Shallow lakes theory revisited: Various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia*, 584(1), 455–466.
- Slater, P. L. (1858). On the general Geographical Distribution of the Members of the Class Aves. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology*, 2(7), 130–136.
- Shurin, J. B., Amarasekare, P., Chase, J. M., Holt, R. D., Hoopes, M. F., & Leibold, M. A. (2004). Alternative stable states and regional community structure. *Journal of Theoretical Biology*, 227(3), 359–368.
- Silva de Miranda, P. L., Oliveira-Filho, A. T., Pennington, R. T., Neves, D. M., Baker, T. R., & Dexter, K. G. (2018). Using tree species inventories to map biomes and assess their climatic overlaps in lowland tropical South America. *Global Ecology and Biogeography*, 27(8), 899–912.

- Soininen, J., Paavola, R., & Muotka, T. (2004). Benthic diatom communities in boreal streams: community structure in relation to environmental and spatial gradients. *Ecography*, 27(3), 330–342.
- Sundstrom, S. M. et al. (2017). Detecting spatial regimes in ecosystems. *Ecology Letters*, 20(1), 19–32.
- Van Sickle, J., & Hughes, R. M. (2000). Classification strengths of ecoregions, catchments, and geographic clusters for aquatic vertebrates in Oregon. *Journal of the North American Benthological Society*, 19(3), 370–384.
- Vinson, M. R., & Hawkins, C. P. (1998). Biodiversity of Stream Insects: Variation at Local, Basin, and Regional Scales. *Annual Review of Entomology*, 43(1), 271–293.
- Wallace, A.R. (1876) *The geographical distribution of animals*, Vol 2. Harper & Brothers, New York.
- Waite, I. R., Herlihy, A. T., Larsen, D.P. & Klemm, D. J. (2000). Comparing strengths of geographic and nongeographic classifications of stream benthic macroinvertebrates in the Mid-Atlantic Highlands, USA. *Journal of the North American Benthological Society*, 19(3), 429–441.
- Wildlife Conservation Society - WCS, and Center for International Earth Science Information Network - CIESIN - Columbia University. 2005. Last of the Wild Project, Version 2, 2005 (LWP-2): Global Human Footprint Dataset (Geographic). Palisades, NY: NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC)
- Whittaker, R. H., & Levin, S. A. (1977). The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2), 117–139.
- Whittaker, R. J., Riddle, B. R., Hawkins, B. A., & Ladle, R. J. (2013). The geographical distribution of life and the problem of regionalization: 100 years after Alfred Russel Wallace. *Journal of Biogeography*, 40(12), 2209–2214.

Wigginton, N. S. (2016). Evidence of an Anthropocene epoch. *Science*, 351(6269), 134–137.

Material suplementar

Tabela S1 Valor médio ($\pm$ DP) de cada uma das 25 variáveis incluídas em nossas análises.

Variáveis Ambientais	Médias $\pm$ DP
Área da bacia hidrográfica (km ²)	675.7 $\pm$ 3682.7
Elevação (m)	807.6 $\pm$ 747
Cobertura do dossel	10.2 $\pm$ 4.9
Temperatura (°C)	16.7 $\pm$ 5.6
Vazão (m ³ /s)	0.32 $\pm$ 1.2
Largura do banco (m)	10.3 $\pm$ 21.2
Profundidade (m)	3.7 $\pm$ 5.6
Largura do riacho (m)	6.3 $\pm$ 7.12
Cobertura de algas (%)	0.05 $\pm$ 0.11
Cobertura de macrófitas (%)	0.07 $\pm$ 0.14
Detritos de madeira (%)	0.04 $\pm$ 0.08
Pequenos detritos (%)	0.08 $\pm$ 0.10
Vegetação suspensa (%)	0.13 $\pm$ 0.16
Margens rebaixadas (%)	0.05 $\pm$ 0.09
Pedregulhos (%)	0.12 $\pm$ 0.18
Estruturas artificiais (%)	0.01 $\pm$ 0.04
Potássio (μ eq/L)	82.5 $\pm$ 140.5
Íon amônio (μ eq/L)	3.0 $\pm$ 20.3
Coloração (PCU)	14.7 $\pm$ 16.4
Condutividade (μ S/cm a 25 °C)	503.2 $\pm$ 764.5
Nitrogênio total (μ gC/L)	1272 $\pm$ 3331.9
Fósforo total (μ g/L)	99.9 $\pm$ 303.9
Sólidos suspensos (mg/L)	27.1 $\pm$ 168.0
Turbidez (NTU)	19.4 $\pm$ 195.9
Alcalinidade (μ eq/L)	2576.1 $\pm$ 2466.2

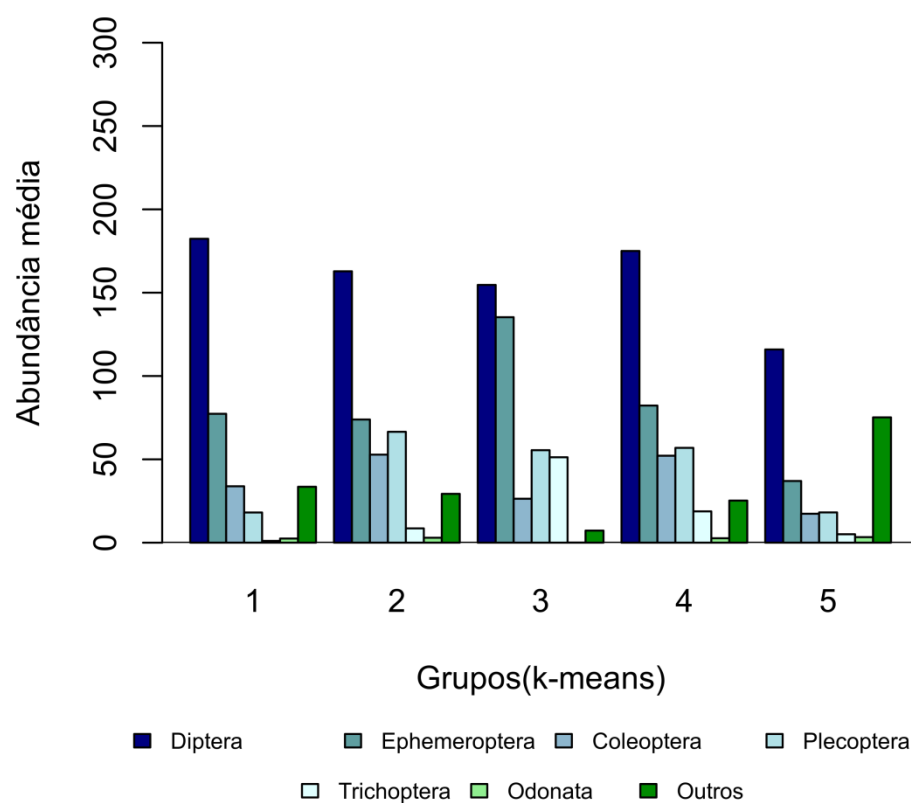


FIGURA S1 Abundância média das principais ordens de macroinvertebrados (Diptera, Ephemeroptera, Coleoptera, Plecoptera, Trichoptera, Odonata e Outros) dentro dos cinco grupos de riachos delimitados pela análise de *k-means* com base nos dados de macroinvertebrados aquáticos no território dos Estados Unidos da América.

TABELA S2 Tabela de confusão entre ecorregiões do nível II (linhas) e a tipologia gerada pela análise de *k*-means com base na composição de macroinvertebrados (colunas).

Ecorregiões (<i>a priori</i>)	1	2	3	4	5
Omernik Nível II					
Desertos gelados	6	5	10	46	24
Desertos quentes	0	0	0	2	3
Floresta Mediterrânea	2	8	2	45	12
Arquipélago de Madrean	0	0	0	0	2
Montanhas de Gila	0	4	0	11	8
Florestas mistas	12	8	0	3	3
Planaltos do Atlântico	2	8	0	15	4
Cordilheira Ocidental	1	8	181	95	17
Florestas Marinhas da Costa Oeste	0	5	9	17	3
Florestas mistas de Planícies	8	38	0	9	9
Planícies centrais	11	6	0	1	6
Planícies do Sudeste	49	35	0	3	24
Florestas de Ozark	19	64	0	13	17
Planícies costeiras do Mississippi	6	1	0	0	8
Pradarias temperadas	42	10	0	0	19
Pradarias semiáridas do Centro-Oeste	41	6	1	4	24
Pradarias semiáridas do Sento-Sul	21	4	0	1	15
Planícies costeiras do Texas-Louisiana	4	0	0	0	5
Soma	224	210	203	265	203

TABELA S3 Tabela de confusão entre as tipologias geradas com todas as variáveis ambientais (C_1 - linhas) e com a composição de macroinvertebrados (colunas).

C_1	<i>k-means</i>				
	1	2	3	4	5
1	15	9	33	40	18
2	2	6	2	2	0
3	13	15	8	11	16
4	1	0	1	0	0
5	17	13	0	4	10
6	1	0	0	0	0
7	8	6	8	6	6
8	2	5	0	4	4
9	2	2	17	13	4
10	7	11	3	7	4
11	1	4	1	2	2
12	1	0	1	1	0
13	8	6	25	34	8
14	0	2	3	1	0
15	3	4	9	3	7
16	8	4	7	10	5
17	9	14	10	13	9
18	1	0	0	0	2
19	17	16	17	19	18
20	17	16	12	32	19
21	5	3	12	7	9
22	5	0	2	4	1
23	4	5	10	11	5
24	11	7	0	2	9
25	59	58	13	35	44
26	7	4	9	4	3
Soma	224	210	202	265	203

TABELA S4 Tabela de confusão entre as tipologias com as variáveis ambientais relacionadas com o processo de eutrofização (C_2 - linhas) e com a composição de macroinvertebrados (colunas).

C_2	<i>k-means</i>				
	1	2	3	4	5
1	42	45	21	44	44
2	2	4	2	2	2
3	3	3	6	2	6
4	1	1	0	0	0
5	7	6	5	7	6
6	0	0	1	0	0
7	8	1	16	14	7
8	31	26	9	18	17
9	32	21	59	49	28
10	14	8	1	5	10
11	0	2	0	1	0
12	5	6	9	16	9
13	39	48	56	82	42
14	32	27	7	15	19
15	8	12	10	10	13
Soma	224	210	202	265	203

TABELA S5 Tabela de confusão comparando as tipologias geradas com os dados de pegada humana (linhas) e com a composição de macroinvertebrados (colunas).

	<i>k-means</i>				
Pegada Humana	1	2	3	4	5
1	97	74	187	206	94
2	87	89	15	41	81
3	40	47	1	18	28
Soma	224	210	203	265	203