



Universidade de Brasília  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Diversidade da assembleia de besouros aquáticos nas estações chuvosa e seca do Cerrado**

Keila Valentina Silva Marques

Brasília-DF  
Fevereiro, 2025



Universidade de Brasília  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

## **Diversidade da assembleia de besouros aquáticos nas estações chuvosa e seca do Cerrado**

Keila Valentina Silva Marques

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientadora: Profa. Dra.  
Marina Regina Frizzas

Brasília-DF

Fevereiro, 2025

**Diversidade da assembleia de besouros aquáticos nas estações chuvosa e seca do Cerrado**

Keila Valentina Silva Marques

Dissertação apresentada ao  
Programa de Pós-Graduação  
em Ecologia da Universidade  
de Brasília, como requisito  
parcial para obtenção do  
título de Mestre em Ecologia.  
Orientadora: Profa. Dra.  
Marina Regina Frizzas

Data da defesa: 27 de fevereiro de 2025

**Banca examinadora**

---

Profa. Dra. Marina Regina Frizzas (Presidente/Orientadora)

Departamento de Zoologia/UnB

---

Profa. Dra. Rosana Tidon (Titular)

Departamento de Genética e Morfologia/UnB

---

Prof. Dr. Marcos Callisto de Faria Pereira (Titular)

Departamento de Genética, Ecologia e Evolução/UFMG

---

Prof. Dr. Pedro Henrique Brum Togni (Suplente)

Departamento de Ecologia/UnB

Brasília-DF

Fevereiro, 2025

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer a minha família e amigos por me incentivarem e apoiarem durante esses dois anos de mestrado, especialmente a minha irmã Vitória Kaline Silva Marques e minha mãe Ivani Silva. Agradeço também por terem se disponibilizado a irem à campo comigo caso eu não conseguisse auxílio, especialmente minhas irmãs Vitória e Gabrielle Thawane Silva Marques, que foram para campo comigo e ainda tomaram chuva.

Agradeço com muito carinho a minha orientadora, a Profa. Dra. Marina Regina Frizzas, que não só me orientou e guiou excepcionalmente durante esses dois anos, mas também apoiou e ofereceu suporte sempre que precisei. Agradeço a toda a equipe do LABEC, sem vocês eu não teria conseguido concluir esse projeto, especialmente Daniel Serrão de Souza Aguiar, Guilherme Miguel Guerra Santos, João Marcus Pires Leal, Pedro Sisnando Araújo dos Santos e Tiago de Araujo Maia, que foram para muitos campos comigo. Também agradeço a Ana Clara Feitoza Nunes por toda a ajuda em laboratório, e ao Pedro Henrique de Oliveira Ribeiro, que sempre me incentivou e motivou. Agradeço a todos os professores e colegas do Programa de Pós-Graduação em Ecologia (PPGECL), especialmente o Prof. Dr. Pedro Giovani da Silva, por toda a paciência e contribuição. Também agradeço aos professores, colegas e técnicos do Departamento de Zoologia, especialmente ao Hugo Gomes Vieira, que também me ajudou em vários campos. Obrigada a todos por todo o apoio técnico e emocional durante esses dois anos de mestrado.

Por fim, agradeço ao PPGECL e a Universidade de Brasília (UnB) pela infraestrutura disponibilizada para realizar esse projeto, a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo fornecimento da minha bolsa, e ao financiamento disponibilizado pelo edital PPGECL/PROEX 01/2023 e PPGECL-UnB. Também agradeço a toda a equipe e pessoal do Parque Nacional de Brasília, Fazenda Água Limpa e Estação Ecológica de Águas Emendadas.

## SUMÁRIO

|                            |    |
|----------------------------|----|
| RESUMO.....                | 6  |
| ABSTRACT.....              | 7  |
| INTRODUÇÃO GERAL.....      | 8  |
| REFERÊNCIAS.....           | 10 |
| CAPÍTULO 1.....            | 23 |
| INTRODUÇÃO.....            | 24 |
| MÉTODOS.....               | 25 |
| RESULTADOS.....            | 29 |
| DISCUSSÃO.....             | 32 |
| REFERÊNCIAS.....           | 35 |
| MATERIAL SUPLEMENTAR.....  | 42 |
| CAPÍTULO 2.....            | 66 |
| INTRODUÇÃO.....            | 66 |
| MÉTODOS.....               | 67 |
| RESULTADOS.....            | 71 |
| DISCUSSÃO.....             | 74 |
| REFERÊNCIAS.....           | 76 |
| MATERIAL SUPLEMENTAR.....  | 82 |
| CONSIDERAÇÕES FINAIS ..... | 84 |

## RESUMO

A teoria de regras de montagem de comunidades (*communities assembly rules theory*) propõe que as espécies que ocorrem em um determinado local são delimitadas por restrições de dispersão, ambientais e de dinâmica interna, que atuam tanto em uma dimensão espacial quanto temporal, formando barreiras capazes de filtrar as espécies de acordo com as condições impostas, de forma que determinadas características se tornam mais abundantes na comunidade. O objetivo desse estudo foi caracterizar a assembleia de besouros aquáticos do Cerrado quanto a sua estrutura, composição e montagem nas estações chuvosa e seca. Coletamos besouros aquáticos em cinco córregos de três unidades de conservação. Analisamos a diversidade de larvas e adultos entre as estações e rodamos modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) para determinar quais variáveis ambientais afetam a diversidade. Também rodamos modelos para determinar o mecanismo de montagem das assembleias em cada estação. A abundância de adultos não diferiu entre as estações, já a abundância de larvas é maior na estação chuvosa. A riqueza não diferiu entre as estações e a diversidade foi maior na estação seca, enquanto a composição diferiu entre as estações, mas não a diversidade funcional. Variáveis ambientais temperatura da água, pH, oxigênio dissolvido (DO) e condutividade foram significativas para as métricas de diversidade. O mecanismo de montagem para adultos na estação chuvosa é estocástico, enquanto para adultos na seca e larvas em ambas as estações é filtragem ambiental. A temperatura da água e o pH foram significativos na ocorrência de espécies entre as estações, atuando nos traços dilatação do metafêmur, tamanho e largura do pronoto e grupo alimentar funcional, enquanto a condutividade foi significativa somente para a distribuição de espécies entre os sítios. Esses resultados demonstram que os besouros aquáticos são influenciados pelo ambiente, provavelmente devido a tolerâncias intrínsecas das espécies, dinâmica de recursos e condições nos habitats aquáticos que alteram a estrutura das assembleias, onde variáveis como temperatura da água, DO, pH e condutividade são importantes fatores para a diversidade desse grupo.

**Palavras-chave:** Coleoptera, sazonalidade, savana neotropical, mata de galeria, insetos aquáticos.

## ABSTRACT

The community's assembly rules theory proposes that the species that occur in a given place are delimited by dispersal, environmental and internal dynamics restrictions, which act in both a spatial and temporal dimension, forming barriers capable of filtering species according to the conditions imposed, so that certain characteristics become more abundant in the community. The aim of this study was to characterize the Cerrado aquatic beetle assembly in terms of its structure, composition and assemblage in the rainy and dry seasons. We collected aquatic beetles from five streams in three conservation units. We analyzed the diversity of larvae and adults between seasons and ran generalized linear mixed models (GLMMs) to determine which environmental variables affect diversity. We also ran models to determine the assembly mechanism of the assemblages in each season. The abundance of adults did not differ between seasons, while the abundance of larvae was higher in the rainy season. Richness did not differ between seasons and diversity was higher in the dry season, while composition differed between seasons, but not functional diversity. Environmental variables water temperature, pH, dissolved oxygen (DO) and conductivity were significant for diversity metrics. The assembly mechanism for adults in the rainy season is stochastic, while for adults in the dry season and larvae in both seasons it is environmental filtering. Water temperature and pH were significant in the occurrence of species between seasons, acting on the traits metafemur dilation, pronotum size and width and functional feeding group, while conductivity was only significant for the distribution of species between sites. These results show that aquatic beetles are influenced by the environment, probably due to the intrinsic tolerances of the species, resource dynamics and conditions in aquatic habitats that alter the structure of assemblages, where variables such as water temperature, DO, pH and conductivity are important factors for the diversity of this group.

**Keywords:** Coleoptera, seasonality, neotropical savannah, gallery forest, aquatic insects.

## INTRODUÇÃO GERAL

A teoria de regras de montagem de comunidades (*communities assembly rules theory*) propõe que as espécies que ocorrem em um determinado local são delimitadas por restrições de dispersão, ambientais e de dinâmica interna, que atuam tanto em uma dimensão espacial quanto temporal (Keddy 1992; Belyea and Lancaster 1999; Bohonak and Jenkins 2003). As restrições ambientais formam barreiras capazes de filtrar as espécies de acordo com as condições impostas, de forma que determinadas características se tornam mais abundantes na comunidade (Booth and Swanton 2002; Zuluaga 2015). A combinação desses traços funcionais permite que as funções ecossistêmicas permaneçam mesmo em diferentes tipos de ambiente (McGill et al. 2006; Sutton et al. 2021).

A sazonalidade é um fenômeno que atua na formação de restrições ambientais em uma escala temporal de curto prazo, alterando a composição e promovendo ganho ou perda de espécies de uma estação para a seguinte, o que depende do quanto esse fenômeno é variável e previsível (Korhonen et al. 2010; Tonkin et al. 2017). No Cerrado, existem duas estações climáticas bem definidas, a estação seca no inverno (de abril a setembro) caracterizada por baixa precipitação e a chuvosa no verão (de outubro a março) com precipitação média de 1400 mm (Castro et al. 1994; Silva et al. 2008). Estudos anteriores nesse bioma encontraram diferença na composição de macroinvertebrados aquáticos entre as estações (Righi-Cavallaro et al. 2010b), na abundância e número de famílias da ordem Coleoptera (Oliveira et al. 2021), e aumento da abundância de outras ordens de insetos na estação chuvosa (Aranda et al. 2021). Padrões sazonais na diversidade de insetos tropicais ainda não são bem determinados, sendo necessário estudos a longo prazo, em nível de espécies e com mais de um estágio de vida (Kishimoto-Yamada and Itioka 2015).

Em habitats aquáticos, a presença de uma estação mais seca e uma mais chuvosa altera as características do ambiente, como mudanças no fluxo e na descarga de água, alterações na profundidade e concentração de oxigênio dissolvido, temperatura, entre outras, de forma que as espécies podem apresentar diferentes adaptações em sua história de vida para conseguirem permanecer no local e se adequarem às condições ambientais (Williams 1996; McNamara and Houston 2008; Shinohara et al. 2023). Estudos de diversidade funcional de insetos aquáticos em zonas tropicais como o Cerrado são escassos, sendo a maior parte realizados na estação seca (Godoy et al. 2016, 2022b; Ferreira et al. 2017; Castro et al. 2018, 2020; Martins et al. 2021), com as ordens Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera (Brasil et al. 2014; Godoy et al. 2016; Ferreira et al. 2017; Castro et al. 2018, 2020), e em comparações com ambientes antropizados (Ferreira et al. 2017; Castro et al. 2018, 2020; Silva et al. 2021; Martins et al. 2021), sendo necessário mais estudos de condições de referência que abordem ambas as estações.

O fluxo d'água promove forças de arrasto (ou *drag*) e elevação (ou *lift*) que, respectivamente, deslocam e puxam os organismos aquáticos fazendo com que estes sejam levados rio abaixo ou removidos do substrato em que estavam aderidos. Para lidar com essas forças eles podem apresentar uma série de mudanças comportamentais e morfológicas, como por exemplo um formato mais achatado do corpo que auxilia a resistir a forças de arrasto (Ditsche and Summers 2014), alterações em apêndices corporais que permitem regular a elevação (Ditsche et al. 2023), sincronização de estágios de vida para escapar de inundações e a busca por locais mais adequados para se estabelecer enterrando-se no substrato ou dispersando por voo (Lytle and Poff 2004; De La Fuente et al. 2018).

Nesse contexto, os insetos aquáticos são bons organismos para se estudar esses efeitos, por apresentarem ciclo de vida geralmente curto, diferentes tipos de adaptações e exercerem papéis fundamentais na ciclagem de nutrientes dos ecossistemas aquáticos, além de serem sensíveis a mudanças ambientais (Wantzen 2006; Ramírez and Gutiérrez-Fonseca 2014a; Choudhary and Ahi 2015). Eles compõem aproximadamente 80% de toda a diversidade de animais aquáticos e são representados por 12 ordens, geralmente com estágios imaturos aquáticos e adultos terrestres, dentre as quais as mais representativas são Ephemeroptera (efeméridas), Trichoptera (*caddisflies*), Plecoptera (*stoneflies*), Odonata (libélulas e donzelinhas), Megaloptera (*fishflies*, *dobsonflies* e *alderflies*) e em menor proporção Hemiptera (alfaiates e baratas d'água), Diptera (moscas e mosquitos) e Coleoptera (besouros) (Dijkstra et al. 2014).



Estão divididos em diferentes grupos de acordo com a forma como exploram recursos alimentares, os denominados Grupos Alimentares Funcionais (*Functional Feeding Groups* - FFG), que incluem os raspadores, que consomem algas e biofilme aderidos a um substrato; os fragmentadores, que consomem tecido vegetal morto ou vivo cortando-o em pedaços menores; os perfuradores, que consomem líquidos vegetais de plantas vasculares; os coletores-filtradores, que consomem detritos presentes na coluna d'água; os coletores-catadores, que consomem detritos que se acumulam no fundo e; os predadores, que consomem outros organismos (Cummins and Klug 1979; Ramírez and Gutiérrez-Fonseca 2014a).

Os besouros aquáticos possuem associação com o ambiente aquático em pelo menos um de seus estágios de vida. Geralmente apresentam um corpo de superfície mais lisa e formato hidrodinâmico, pernas modificadas e adaptações respiratórias, como a presença de um estoque de ar temporário abaixo do élitro em contato com os espiráculos ou a presença de um plastrão, que é um estoque de ar permanente mantido por pelos hidrofóbicos na parte ventral do abdome (White 2009; Yee and Kehl 2015). São divididos em seis grupos ecológicos de acordo com o tipo de associação com o habitat (Jäch 1998; Jäch and Balke 2008), sendo estes: verdadeiramente aquáticos, onde os adultos ficam submersos na maior parte de sua vida; falsos aquáticos, em que as larvas ficam submersas e os adultos são terrestres; ripários, que são terrestres e vivem próximos à margem em áreas úmidas ou na vegetação ripária em qualquer estágio de vida; facultativos, que são predominantemente terrestres e ocasionalmente entram na água para procurar alimento ou refugiar-se; fitófilos, que vivem e se alimentam em plantas aquáticas, ficando submersos pelo menos em parte de qualquer estágio de vida e; parasitas, onde seus hospedeiros são mamíferos e anfíbios aquáticos.

A variação sazonal nas condições ambientais é um importante fator na composição da comunidade de insetos aquáticos. Observou-se que o efeito da distância temporal entre as amostras foi um dos principais preditores na mudança da composição de espécies de Trichoptera (Brasil et al. 2018). Bispo et al. (2006) verificaram que a influência da chuva na abundância de Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera (EPT) foi mais intensa em córregos de 3ª e 4ª ordem, mas não em córregos menores. Por outro lado, em riachos do Cerrado observou-se que a sazonalidade afeta a abundância de insetos EPT, mas a variação na composição faunística foi considerada pequena (Yokoyama et al. 2012). Sousa et al. (2014) encontraram diferenças na composição de gêneros de imaturos de EPT em locais e estações com fitofisionomias distintas do Cerrado, mas a riqueza de espécies não apresentou diferença significativa. Vilela et al. (2016) encontraram que adultos de Odonata em um ambiente de vereda apresentaram maior número de espécies na estação chuvosa quando comparada a estação seca. Para besouros aquáticos foi observado que espécies de adultos das famílias Dryopidae e Elmidae em córregos no estado de Tlaxcala no México, apresentaram maior pico de abundância durante o final do período chuvoso, enquanto outra espécie da família Dytiscidae teve maior abundância durante o período de seca (Luna-Luna et al. 2023). Miguélez & Valladares (2008) encontraram que adultos de Dytiscidae, Hydrophilidae e Helophoridae apresentaram maior abundância em voos de dispersão durante o verão chuvoso da província de León na Espanha. No Brasil, Valente-Neto et al. (2020) encontraram predominância de espécies lóticis em córregos perenes no final da estação seca e início da estação chuvosa em uma região de transição Cerrado-Mata Atlântica.

Outro aspecto relevante na composição da comunidade de insetos aquáticos são as características do ecossistema aquático quanto ao fluxo da água (lêntico ou lótico), temperatura, pH e oxigênio dissolvido. Besouros aquáticos são mais comuns em ambientes lênticos (com fluxo d'água lento) do que lóticos (com fluxo d'água rápido), com algumas espécies ocorrendo em ambos os tipos de ambiente (Bilton et al. 2019). Em habitats lóticos o movimento de água favorece espécies em que os adultos respiram por plastrão, como as da família Elmidae que são quase exclusivamente lóticas (Manzo 2013). Dong et al. (2014) demonstraram uma relação negativa entre o pH e a diversidade, riqueza e equitabilidade de Coleoptera aquáticos no nordeste da China, enquanto Taher e Heydarnejad (2019) encontraram que a temperatura da água é a variável de maior impacto na riqueza de espécies. Valente-Neto et al. (2016) demonstraram que as variáveis ambientais oxigênio dissolvido, temperatura, altitude e tipo de bioma foram as que mais explicaram a variação na composição da comunidade de besouros aquáticos associados a pedaços de madeira submersos nos biomas Cerrado e Mata Atlântica.

Portanto, os besouros aquáticos são bons modelos para estudos ecológicos e evolutivos, devido à sua ampla distribuição e taxonomia relativamente conhecida (Bilton et al. 2019). Também são bons bioindicadores da qualidade da água (Sharma et al. 2013) e potenciais indicadores de impactos ambientais em riachos e córregos (Braun et al. 2018b, a). Além disso, são fundamentais na dinâmica dos ecossistemas aquáticos, envolvidos na ciclagem de nutrientes e servindo de alimento para diversos vertebrados e invertebrados aquáticos (Yee and Kehl 2015). No entanto, no Brasil, estudos sobre esse grupo são escassos e restritos a algumas famílias específicas como Elmidae (Braun et al. 2014; Martins and Ferreira 2020), e geralmente para os biomas Mata Atlântica e Cerrado (Segura et al. 2012; Braun et al. 2014; Valente-Neto et al. 2016b; Martins and Ferreira 2020; Souza et al. 2022). Em geral, estudos sobre comunidades de insetos aquáticos negligenciam esse grupo, a maioria das referências encontradas concentram-se nas ordens Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera e, em menor parte Odonata, sendo os Hemiptera e Coleoptera aquáticos pouco mencionados. Sendo este número de trabalhos ainda menor para besouros aquáticos no Cerrado (Wantzen 2006; De Marco et al. 2014; Macedo et al. 2016; dos Reis et al. 2017; Godoy et al. 2017, 2019, 2022a; Silva et al. 2017; Carneiro et al. 2019; Souto et al. 2019; Callisto et al. 2021; Firmiano et al. 2021a), onde estas referências estudam diversas ordens de insetos aquáticos, majoritariamente na estação seca.

Estudos com besouros aquáticos podem revelar seu potencial como modelos de estudo e como bioindicadores (e.g. se são sensíveis a estressores ambientais), fornecer informações de sua ecologia como quais espécies ocorrem o ano todo e quais apresentam uma separação dos estágios de vida entre as estações, qual seria a estação mais apropriada para coletar adultos e larvas e desta forma definir uma época mais favorável para a coleta do grupo e de seus respectivos estágios de vida no Cerrado. Além disso, entender melhor como as diferentes estações atuam na dinâmica das espécies em ambientes aquáticos pode auxiliar no planejamento de melhores estratégias de manejo que levem em consideração a dinâmica temporal das comunidades. Portanto, esse estudo tem como objetivo caracterizar a assembleia de Coleoptera aquáticos do Cerrado quanto a sua estrutura, composição e montagem nas estações chuvosa e seca, respondendo a cinco perguntas: (i) como essa assembleia está estruturada taxonomicamente e funcionalmente em cada estação? (ii) a composição difere entre as estações? (iii) quais parâmetros ambientais afetam as métricas de diversidade? (iv) as diferentes características de cada estação atuam de forma determinística ou estocástica na montagem dessa assembleia? E (v) qual(i) traço(s) fenotípico(s) e parâmetro(s) ambiental(is) melhor explicam a distribuição e ocorrência de espécies em cada estação?

Esta dissertação está dividida em dois capítulos para melhor compreensão, sendo que no primeiro capítulo respondemos as perguntas (i), (ii) e (iii), e no segundo capítulo as perguntas (iv) e (v).

## REFERÊNCIAS

- Abellán P, Ribera I (2011) Geographic location and phylogeny are the main determinants of the size of the geographical range in aquatic beetles. *BMC Evol Biol* 11:344. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-344>
- Akünel A, Aslan EG (2017) Ecological investigations on Hydrophilidae and Helophoridae (Coleoptera) specimens gathered from several water bodies of Western Turkey. *Knowl Manag Aquat Ecosyst* 43. <https://doi.org/10.1051/kmae/2017035>
- Aranda R, Peil A, Rebello N, et al (2021) Abundance and seasonality of insects in urban fragments of the Brazilian Cerrado. *EntomoBrasilis* 14:e933. <https://doi.org/10.12741/ebrasilis.v14.e933>
- Araujo D, Brasil L, Pozzobom U, et al (2023) The presence of macrophytes changes the beta diversity of Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera (EPT) assemblages in Cerrado streams in Northeastern Brazil. *Limnology* 24:161–169. <https://doi.org/10.1007/s10201-023-00714-9>

- Arribas P, Velasco J, Abellán P, et al (2012) Dispersal ability rather than ecological tolerance drives differences in range size between lentic and lotic water beetles (Coleoptera: Hydrophilidae). *Journal of Biogeography* 39:984–994. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02641.x>
- Astudillo M, Novelo-Gutiérrez R, Vázquez G, et al (2016) Relationships between land cover, riparian vegetation, stream characteristics, and aquatic insects in cloud forest streams, Mexico. *HYDROBIOLOGIA* 768:167–181. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2545-1>
- Banks TB, Kincaid RM, Boersma KS (2018) Temperature and Dissolved Oxygen Determine Submersion Time in Aquatic Beetle *Peltodytes callosus* (Coleoptera: Haliplidae). *J Insect Behav* 31:427–435. <https://doi.org/10.1007/s10905-018-9689-6>
- Barbosa FF, Fernandes AS, Oliveira LG (2013) Taxonomic key for the genera of Elmidae (Coleoptera, Byrrhoidea) occurring in Goiás State, Brazil, including new records and distributional notes. *Rev Bras entomol* 57:149–156. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262013005000004>
- Belyea LR, Lancaster J (1999) Assembly Rules within a Contingent Ecology. *Oikos* 86:402–416. <https://doi.org/10.2307/3546646>
- Benetti CJ, Cueto JAR, Fiorentin GL (2003) Gêneros de Hydradephaga (Coleoptera: Dytiscidae, Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae) citados para o Brasil, com chaves para identificação. *Biota Neotrop* 3:1–20. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032003000100010>
- Bilton DT, Ribera I, Short AEZ (2019) Water Beetles as Models in Ecology and Evolution. *Annu Rev Entomol* 64:359–377. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011118-111829>
- Bispo PC, Oliveira LG, Bini LM, Sousa KG (2006) Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages from riffles in mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. *Braz J Biol* 66:611–622. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000400005>
- Bohonak AJ, Jenkins DG (2003) Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecol Letters* 6:783–796. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00486.x>
- Bonacina L, Fasano F, Mezzanotte V, Fornaroli R (2023) Effects of water temperature on freshwater macroinvertebrates: a systematic review. *Biological Reviews* 98:191–221. <https://doi.org/10.1111/brv.12903>
- Bonada N, Prat N, Resh V, Statzner B (2006) Developments in aquatic insect biomonitoring: A comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology* 51:495–523. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151124>
- Booth BD, Swanton CJ (2002) Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* 50:2–13. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0002:AIATAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0002:AIATAT]2.0.CO;2)
- Brandão LPM, Staehr PA, Bezerra-Neto JF (2016) Seasonal changes in optical properties of two contrasting tropical freshwater systems. *J Limnol.* <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1359>
- Brasil L, Juen L, Giehl N, Cabette H (2017) Effect of Environmental and Temporal Factors on Patterns of Rarity of Ephemeroptera in Stream of the Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology* 46:29–35. <https://doi.org/10.1007/s13744-016-0431-9>

Brasil L, Santos D, Vieira T, et al (2018) Spatiotemporal dynamics in caddisfly (Insecta: Trichoptera) of a Cerrado stream, Brazil. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 54:. <https://doi.org/10.1051/limn/2018028>

Brasil LS, De Lima EL, Spigoloni ZA, et al (2020) The habitat integrity index and aquatic insect communities in tropical streams: A meta-analysis. *Ecological Indicators* 116:106495. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106495>

Brasil LS, Juen L, Batista JD, et al (2014) Longitudinal Distribution of the Functional Feeding Groups of Aquatic Insects in Streams of the Brazilian Cerrado Savanna. *Neotropical Entomology* 43:421–428. <https://doi.org/10.1007/s13744-014-0234-9>

Brasil LS, Shimano Y, Batista JD, Cabette HSR (2013) Effects of environmental factors on community structure of Leptophlebiidae (Insecta, Ephemeroptera) in Cerrado streams, Brazil. *Iheringia - Serie Zoologia* 103:260–265. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212013000300008>

Braun BM, Bertaso TRN, Pires MM, et al (2018a) Responses of riffle beetle assemblages to deforestation in a semi-deciduous Atlantic Forest remnant. *An Acad Bras Ciênc* 90:2189–2201. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201820160853>

Braun BM, Pires MM, Stenert C, et al (2018b) Effects of riparian vegetation width and substrate type on riffle beetle community structure. *Entomological Science* 21:66–75. <https://doi.org/10.1111/ens.12283>

Braun BM, Salvarrey AVB, Kotzian CB, et al (2014) Diversity and distribution of riffle beetle assemblages (Coleoptera, Elmidae) in montane rivers of Southern Brazil. *Biota Neotrop* 14:. <https://doi.org/10.1590/1676-060320140615183046>

Bruno CGC, Gonçalves RC, Dos Santos A, et al (2022) The relationship between sediment metal concentration and Odonata (Insecta) larvae assemblage structure in Cerrado streams. *Limnetica* 41:27–41. <https://doi.org/10.23818/limn.41.03>

Burgazzi G, Laini A, Ovaskainen O, et al (2020) Communities in high definition: Spatial and environmental factors shape the micro-distribution of aquatic invertebrates. *Freshwater Biology* 65:2053–2065. <https://doi.org/10.1111/fwb.13599>

Burnham KP, Anderson DR (2010) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2. ed., [4. printing]. Springer, New York, NY

Cabral J, Nogueira P, Becegato V, et al (2021a) Environmental Assessment and Toxic Metal-Contamination Level in Surface Sediment of a Water Reservoir in the Brazilian Cerrado. *Water* 13:. <https://doi.org/10.3390/w13081044>

Cabral J, Oliveira S, dos Santos F, et al (2021b) Potentially toxic metal environmental pollution in sediments of a model hydroelectric plant water reservoir in Brazil. *Environmental Earth Sciences* 80:. <https://doi.org/10.1007/s12665-021-09808-y>

Callisto M, Linares MS, Kiffer WP, et al (2021) Beta diversity of aquatic macroinvertebrate assemblages associated with leaf patches in neotropical montane streams. *Ecol Evol* 11:2551–2560. <https://doi.org/10.1002/ece3.7215>

Calosi P, Bilton DT, Spicer JJ (2007) The diving response of a diving beetle: effects of temperature and acidification. *Journal of Zoology* 273:289–297. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00326.x>

- Carneiro FM, De Souza JPF, Silva KD, et al (2019) Low cross-taxon congruence among aquatic organisms in artificial tropical ponds: implications for biomonitoring. *Ann Limnol - Int J Lim* 55:21. <https://doi.org/10.1051/limn/2019022>
- Castro DMP, da Silva PG, Solar R, Callisto M (2020) Unveiling patterns of taxonomic and functional diversities of stream insects across four spatial scales in the neotropical savanna. *Ecological Indicators* 118:. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106769>
- Castro DMP, Hughes RM, Callisto M (2013) Effects of flow fluctuations on the daily and seasonal drift of invertebrates in a tropical river. *Ann Limnol - Int J Lim* 49:169–177. <https://doi.org/10.1051/limn/2013051>
- Castro DMPD, Dolédec S, Callisto M (2018) Land cover disturbance homogenizes aquatic insect functional structure in neotropical savanna streams. *Ecological Indicators* 84:573–582. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.09.030>
- Castro E, Veras D, Lustosa G, et al (2021) Effects of Environmental Variables and Habitat Integrity on the Structure of the Aquatic Insect Communities of Streams in the Cerrado-Caatinga Ecotone in Northeastern Brazil. *Neotropical Entomology* 50:21–31. <https://doi.org/10.1007/s13744-020-00816-4>
- Castro LHR, Moreira AM, Assad ED (1994) Definição e regionalização dos padrões pluviométricos dos Cerrados brasileiros. p.13–23. In: Assad ED *Chuvas nos Cerrados: análise e espacialização*. Brasília, Embrapa CPAC, Embrapa SPI
- Céspedes V, Pallarés S, Arribas P, et al (2013) Water beetle tolerance to salinity and anionic composition and its relationship to habitat occupancy. *Journal of Insect Physiology* 59:1076–1084. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2013.08.006>
- Choudhary A, Ahi J (2015) Biodiversity of Freshwater Insects: a review. *The International Journal Of Engineering And Science* 4:25–31
- Clarkson B, Archangelsky M, Torres PLM, Short AEZ (2018) Family Hydrophilidae. In: Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates*. Elsevier, pp 561–576
- Cortezzi SS, Bispo PC, Paciencia GP, Leite RC (2009) Anthropic action influence on aquatic macroinvertebrates in streams from a cerrado region of Southwestern of the State of São Paulo, Brazil. *Iheringia - Serie Zoologia* 99:36–43. <https://doi.org/10.1590/s0073-47212009000100005>
- Cummins KW, Klug MJ (1979) Feeding Ecology of Stream Invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:147–172
- Dallas H, Ross-Gillespie V (2015) Sublethal effects of temperature on freshwater organisms, with special reference to aquatic insects. *WSA* 41:712. <https://doi.org/10.4314/wsa.v41i5.15>
- Daniel J, Gleason J, Cottenie K, Rooney R (2019) Stochastic and deterministic processes drive wetland community assembly across a gradient of environmental filtering. *OIKOS* 128:1158–1169. <https://doi.org/10.1111/oik.05987>
- De La Fuente M, Bonada N, Bêche L, et al (2018) Evolutionary responses of aquatic macroinvertebrates to two contrasting flow regimes. *Hydrobiologia* 808:353–370. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3437-3>
- De Marco P, Nogueira DS, Correa CC, et al (2014) Patterns in the organization of Cerrado pond biodiversity in Brazilian pasture landscapes. *Hydrobiologia* 723:87–101. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1695-2>

- de Resende B, Ferreira V, Juen L, et al (2021) Seasonal fluctuations in the structure of the larval odonate community of a stream in the Cerrado-Amazon forest transition zone. *Aquatic Ecology* 55:861–873. <https://doi.org/10.1007/s10452-021-09865-2>
- Dézerald O, Céréghino R, Corbara B, et al (2015) Functional trait responses of aquatic macroinvertebrates to simulated drought in a Neotropical bromeliad ecosystem. *Freshwater Biology* 60:1917–1929. <https://doi.org/10.1111/fw.b.12621>
- Dijkstra K-DB, Monaghan MT, Pauls SU (2014) Freshwater Biodiversity and Aquatic Insect Diversification. *Annu Rev Entomol* 59:143–163. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011613-161958>
- Ditsche P, Hoffmann F, Kaehlert S, et al (2023) Hydrofoil-like legs help stream mayfly larvae to stay on the ground. *J Comp Physiol A* 209:325–336. <https://doi.org/10.1007/s00359-023-01620-2>
- Ditsche P, Summers AP (2014) Aquatic versus terrestrial attachment: Water makes a difference. *Beilstein J Nanotechnol* 5:2424–2439. <https://doi.org/10.3762/bjnano.5.252>
- Dodds WK, Whiles MR (2020) Chapter 24 - Freshwater Ecosystems. In: Dodds WK, Whiles MR (eds) *Freshwater Ecology* (Third Edition). Academic Press, pp 723–764
- Dong B, Geng C, Cai Y, Ji L (2014) Aquatic Coleoptera response to environmental factors of freshwater ecosystems in Changbai Mountain, northeast China. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 17:171–178. <https://doi.org/10.1080/14634988.2014.910441>
- dos Reis D, Salazar A, Machado M, et al (2017) Measurement of the Ecological Integrity of Cerrado Streams Using Biological Metrics and the Index of Habitat Integrity. *INSECTS* 8:. <https://doi.org/10.3390/insects8010010>
- Fernandes AS, Polizei TTS, Casari SA (2023) New species and immatures of the semiaquatic genus *Anchytarsus* Guérin-Ménéville, 1843 from Central Brazil (Coleoptera: Dryopoidea: Ptilodactylidae). *Biologia* 78:3441–3461. <https://doi.org/10.1007/s11756-023-01482-8>
- Ferreira WR, Hepp LU, Ligeiro R, et al (2017) Partitioning taxonomic diversity of aquatic insect assemblages and functional feeding groups in neotropical savanna headwater streams. *Ecological Indicators* 72:365–373. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.08.042>
- Firmiano KR, Cañedo-Argüelles M, Gutiérrez-Cánovas C, et al (2021a) Land use and local environment affect macroinvertebrate metacommunity organization in Neotropical stream networks. *J Biogeogr* 48:479–491. <https://doi.org/10.1111/jbi.14020>
- Firmiano KR, Castro DMP, Linares MS, Callisto M (2021b) Functional responses of aquatic invertebrates to anthropogenic stressors in riparian zones of Neotropical savanna streams. *Science of The Total Environment* 753:141865. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141865>
- Giehl N, Cabette H, Dias-Silva K, et al (2020) Variation in the diversity of semiaquatic bugs (Insecta: Heteroptera: Gerromorpha) in altered and preserved veredas. *Hydrobiologia* 847:3497–3510. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04364-1>
- Giehl N, Fonseca P, Dias-Silva K, et al (2022) Environmental and Seasonal Effects on Gerridae Assemblages (Heteroptera: Gerromorpha) from a Stream in Brazilian Savannah. *Neotropical Entomology* 51:376–385. <https://doi.org/10.1007/s13744-022-00952-z>
- Glazier DS (2012) Temperature affects food-chain length and macroinvertebrate species richness in spring ecosystems. *Freshwater Science* 31:575–585. <https://doi.org/10.1899/11.058.1>

Godoy B, Faria A, Juen L, et al (2019) Taxonomic sufficiency and effects of environmental and spatial drivers on aquatic insect community. *Ecological Indicators* 107:. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105624>

Godoy B, Queiroz L, Lodi S, Oliveira L (2017) Environment and Spatial Influences on Aquatic Insect Communities in Cerrado Streams: the Relative Importance of Conductivity, Altitude, and Conservation Areas. *Neotropical Entomology* 46:151–158. <https://doi.org/10.1007/s13744-016-0452-4>

Godoy B, Queiroz L, Simiao-Ferreira J, et al (2022a) The effect of spatial scale on the detection of environmental drivers on aquatic insect communities in pristine and altered streams of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Tropical Insect Science* 42:2173–2182. <https://doi.org/10.1007/s42690-022-00738-1>

Godoy BS, Simião-Ferreira J, Lodi S, Oliveira LG (2016) Functional Process Zones Characterizing Aquatic Insect Communities in Streams of the Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology* 45:159–169. <https://doi.org/10.1007/s13744-015-0352-z>

Godoy BS, Valente-Neto F, Queiroz LL, et al (2022b) Structuring functional groups of aquatic insects along the resistance/resilience axis when facing water flow changes. *Ecology and Evolution* 12:. <https://doi.org/10.1002/ece3.8749>

Guan Q, He F, Li Z, et al (2024) Contrasting diversity patterns and drivers of aquatic macroinvertebrates in floodplain and non-floodplain wetlands. *Science of The Total Environment* 945:174045. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.174045>

Guzmán DC, Alcocer J, Lara JDC, et al (2022) Organic matter seasonality and ecosystem metabolism in two tropical first-order streams. *Limnetica* 41(2): 325–338

Heino J (2005) Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology* 50:1578–1587. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01418.x>

Hernández-Abrams DD, Connelly S, Freeman MC, et al (2023) Seasonal variability in macroinvertebrate assemblages in paired perennial and intermittent streams in Costa Rica. *Hydrobiologia* 850:215–230. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05055-9>

Hou Y, Pan B, Jiang X, et al (2022) Directional spatial processes override non-directional ones in structuring communities of lotic macroinvertebrates differing in dispersal ability. *Journal of Environmental Management* 317:. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115310>

Huber O (1987) Neotropical Savannas - Their Flora and Vegetation. *Trends in Ecology & Evolution* 2:67–71. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(87\)90151-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(87)90151-0)

Huttunen K-L, Mykrä H, Oksanen J, et al (2017) Habitat connectivity and in-stream vegetation control temporal variability of benthic invertebrate communities. *Sci Rep* 7:1448. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00550-9>

Inês S, Passos M, Manzo V, Maier CA (2018) Families Dryopidae, Elmidae, and Psephenidae. In: Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates*. Elsevier, pp 583–598

Iversen L, Rannap R, Briggs L, Sand-Jensen K (2017) Time-restricted flight ability influences dispersal and colonization rates in a group of freshwater beetles. *Ecology and Evolution* 7:824–830. <https://doi.org/10.1002/ece3.2680>

Jäch MA (1998) Annotated check list of aquatic and riparian/littoral beetle families of the world (Coleoptera). In: Jäch MA Water Beetles of China. 2:25–42

Jäch MA, Balke M (2008) Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:419–442. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9117-y>

Jami L, Gustafson GT, Steinmann T, et al (2021) Overcoming Drag at the Water-Air Interface Constrains Body Size in Whirligig Beetles. *Fluids* 6:249. <https://doi.org/10.3390/fluids6070249>

Jamil T, Ozinga WA, Kleyer M, Ter Braak CJF (2013) Selecting traits that explain species–environment relationships: a generalized linear mixed model approach. *J Vegetation Science* 24:988–1000. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.12036.x>

Juen L, de Oliveira-Junior JMB, Shimano Y, et al (2014) Composition and richness of odonata (Insecta) in streams with different levels of conservation in a cerrado-amazonian forest ecotone. *Acta Amazonica* 44:223–233. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000200008>

Juen L, Nogueira DS, Shimano Y, et al (2013) Concordance between ephemeroptera and trichoptera assemblage in streams from cerrado–amazonia transition. *Annales de Limnologie* 49:129–138. <https://doi.org/10.1051/limn/2013048>

Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>

Kishimoto-Yamada K, Itioka T (2015) How much have we learned about seasonality in tropical insect abundance since Wolda (1988)? *Entomological Science* 18:407–419. <https://doi.org/10.1111/ens.12134>

Klink CA, Machado RB (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19:707–713. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>

Korhonen JJ, Soininen J, Hillebrand H (2010) A quantitative analysis of temporal turnover in aquatic species assemblages across ecosystems. *Ecology* 91:508–517. <https://doi.org/10.1890/09-0392.1>

Laliberté E, Legendre P, Shipley B (2014) FD: Measuring Functional Diversity (FD) from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology. 1.0-12.3

Legras G, Loiseau N, Gaertner J-C, et al (2019) Assessment of congruence between co-occurrence and functional networks: A new framework for revealing community assembly rules. *Sci Rep* 9:19996. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56515-7>

Leonov VD (2023) Stochastic and Deterministic Processes in the Establishment of Taxonomic, Functional and Phylogenetic Diversity of Ecological Communities: A Review of Modern Concepts. *Russ J Ecol* 54:251–265. <https://doi.org/10.1134/S1067413623040057>

Li Z, Jiang X, Wang J, et al (2019a) Multiple facets of stream macroinvertebrate alpha diversity are driven by different ecological factors across an extensive altitudinal gradient. *Ecology and Evolution* 9:1306–1322. <https://doi.org/10.1002/ece3.4841>

Li Z, Wang J, Liu Z, et al (2019b) Different responses of taxonomic and functional structures of stream macroinvertebrate communities to local stressors and regional factors in a subtropical biodiversity hotspot. *Science of The Total Environment* 655:1288–1300. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.222>



Li Z, Xing Y, Liu Z, et al (2020) Seasonal changes in metacommunity assembly mechanisms of benthic macroinvertebrates in a subtropical river basin. *Science of the Total Environment* 729:. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139046>

Linares MS, Faccioli GG, Freitas LM (2013) Benthic macroinvertebrate community structure and seasonal variation in a neotropical stream in the State of Alagoas, Brazil. *Biota Neotrop* 13:50–54. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032013000300006>

Liu Z, Zhou T, Cui Y, et al (2021) Environmental filtering and spatial processes equally contributed to macroinvertebrate metacommunity dynamics in the highly urbanized river networks in Shenzhen, South China. *Ecological Processes* 10:. <https://doi.org/10.1186/s13717-021-00297-2>

Lopes Dos Santos G, Pereira MG, Delgado RC, et al (2021) Degradation of the Brazilian Cerrado: Interactions with human disturbance and environmental variables. *Forest Ecology and Management* 482:118875. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118875>

Luiza-Andrade A, Montag LFDA, Juen L (2017) Functional diversity in studies of aquatic macroinvertebrates community. *Scientometrics* 111:1643–1656. <https://doi.org/10.1007/s11192-017-2315-0>

Luna-Luna AM, Martins CC, Lara C, Contreras-Ramos A (2023) Diversity and Seasonality of Aquatic Beetles (Coleoptera) in Three Localities of the State of Tlaxcala, Central Mexico. *Hydrobiology* 2:244–259. <https://doi.org/10.3390/hydrobiology2010016>

Lytle DA, Poff NL (2004) Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology & Evolution* 19:94–100. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.002>

Macedo D, Hughes R, Ferreira W, et al (2016) Development of a benthic macroinvertebrate multimetric index (MMI) for Neotropical Savanna headwater streams. *Ecological Indicators* 64:132–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.019>

Malacarne TJ, Machado NR, Moretto Y (2024) Influence of land use on the structure and functional diversity of aquatic insects in neotropical streams. *Hydrobiologia* 851:265–280. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05207-5>

Manzo V (2013) Los élmidos de la región Neotropical (Coleoptera: Byrrhoidea: Elmidae): diversidad y distribución. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 72:199–212

Martins I, Castro D, Macedo D, et al (2021) Anthropogenic impacts influence the functional traits of Chironomidae (Diptera) assemblages in a neotropical savanna river basin. *Aquatic Ecology* 55:1081–1095. <https://doi.org/10.1007/s10452-021-09884-z>

Martins VM, Ferreira RL (2020) Limiting similarity in subterranean ecosystems: a case of niche differentiation in Elmidae (Coleoptera) from epigeal and hypogean environments. *Hydrobiologia* 847:593–604. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04123-x>

McGill B, Enquist B, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>

McNamara JM, Houston AI (2008) Optimal annual routines: behaviour in the context of physiology and ecology. *Phil Trans R Soc B* 363:301–319. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2141>

Mendes T, Luiza-Andrade A, Cabette H, Juen L (2018) How Does Environmental Variation Affect the Distribution of Dragonfly Larvae (Odonata) in the Amazon-Cerrado Transition Zone in Central Brazil? *Neotropical Entomology* 47:37–45. <https://doi.org/10.1007/s13744-017-0506-2>

Miguélez D, Valladares LF (2008) Seasonal dispersal of water beetles (Coleoptera) in an agricultural landscape: a study using Moericke traps in northwest Spain. *Annales de la Société entomologique de France (NS)* 44:317–326. <https://doi.org/10.1080/00379271.2008.10697570>

Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24:867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>

Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, et al (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28:167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>

Nogueira D, Cabette H (2011) New records and notes on geographic distribution of Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta) from Mato Grosso State, Brazil. *Biota Neotropica* 11:347–355. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000200033>

Oliveira CPD, Oliveira CMD, Specht A, Frizzas MR (2021) Seasonality and distribution of Coleoptera families (Arthropoda, Insecta) in the Cerrado of Central Brazil. *Rev Bras entomol* 65:e20210025. <https://doi.org/10.1590/1806-9665-rbent-2021-0025>

Ortega JCG (2021) Spatio-temporal variation in water beetle assemblages across temperate freshwater ecosystems. *Science of the Total Environment* 792

Pakulnicka J, Górski A, Bielecki A, et al (2013) Relationships within aquatic beetle (Coleoptera) communities in the light of ecological theories. *fa* 183:249–258. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2013/0413>

Pallarés S, Garoffolo D, Rodríguez B, Sánchez-Fernández D (2024) Role of climatic variability in shaping intraspecific variation of thermal tolerance in Mediterranean water beetles. *INSECT SCIENCE* 31:285–298. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.13241>

Pallarés S, Verberk W, Bilton D (2021) Plasticity of thermal performance curves in a narrow range endemic water beetle. *Journal of Thermal Biology* 102:. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.103113>

Picazo F, Millán A, Dolédec S (2012) Are patterns in the taxonomic, biological and ecological traits of water beetles congruent in Mediterranean ecosystems? *Freshwater Biology* 57:2192–2210. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02859.x>

Qi D, Zhang C, He J, et al (2021) Observation and analysis of diving beetle movements while swimming. *Sci Rep* 11:16581. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-96158-1>

Qi D, Zhang C, Wu Z, et al (2023) Dynamics and hydrodynamic efficiency of diving beetle while swimming. *Heliyon* 9:e14200. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e14200>

Ramírez A, Gutiérrez-Fonseca PE (2014a) Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *RBT* 62:155. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.15785>

Resetarits WJ (2001) Colonization under threat of predation: avoidance of fish by an aquatic beetle, *Tropisternus lateralis* (Coleoptera: Hydrophilidae). *Oecologia* 129:155–160. <https://doi.org/10.1007/s004420100704>

Ribera I, Foster G (1997) Functional types of diving beetle (Coleoptera: Hygrobiidae and Dytiscidae), as identified by comparative swimming behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:537–558

Ribera I, Nilsson AN (1995) Morphometric patterns among diving beetles (Coleoptera: Noteridae, Hygrobiidae, and Dytiscidae). *Can J Zool* 73:2343–2360. <https://doi.org/10.1139/z95-275>

Ribera I, Vogler AP (2000) Habitat type as a determinant of species range sizes: the example of lotic-lentic differences in aquatic Coleoptera. *Biological Journal of the Linnean Society* 71:33–52. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01240.x>

Richoux P (1994) Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic Coleoptera in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31:377–395. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01747.x>

Righi-Cavallaro KO, Roche KF, Froehlich O, Cavallaro MR (2010a) Structure of macroinvertebrate communities in riffles of a Neotropical karst stream in the wet and dry seasons. *Acta* 22:306–316. <https://doi.org/10.4322/actalb.02203007>

Righi-Cavallaro KO, Spies MR, Siegloch AE (2010b) Ephemeroptera, plecoptera e trichoptera assemblages in miranda river basin, mato grosso do sul state, Brazil. *Biota Neotropica* 10:254–260. <https://doi.org/10.1590/s1676-06032010000200028>

Ríos-Touma B, Cuesta F, Rázuri-Gonzales E, et al (2022) Elevational biodiversity gradients in the Neotropics: Perspectives from freshwater caddisflies (Insecta: Trichoptera). *PLOS ONE* 17:. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0272229>

Romero RDM, Ceneviva-Bastos M, Baviera GH, Casatti L (2013) Community structure of aquatic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera) in Cerrado streams of Paraguay, Paraná, and São Francisco river basins. *Biota Neotrop* 13:97–107. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032013000100011>

Saito VS, Siqueira T, Fonseca-Gessner AAP (2015) Should phylogenetic and functional diversity metrics compose macroinvertebrate multimetric indices for stream biomonitoring? *Hydrobiologia* 745:167–179. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2102-3>

Sano SM, Almeida SP de, Ribeiro JF, Embrapa Cerrados (eds) (2008) Cerrado: ecologia e flora, 1st edn. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, DF

Saulino H, Leite-Rossi L, Trivinho-Strixino S (2017) The effect of small reservoirs on chironomid diversity and trait composition in Savanna streams: evidence for Serial Discontinuity Concept. *Hydrobiologia* 793:109–119. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3013-2>

Saulino H, Trivinho-Strixino S (2017) The invasive white ginger lily (*Hedichium coronarium*) simplifies the trait composition of an insect assemblage in the littoral zone of a Savanna reservoir. *Revista Brasileira de Entomologia* 61:60–68. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2016.12.003>

Segura Mo, Fonseca-Gessner Aa, Spies Mr, Siegloch Ae (2012) Water beetles in mountainous regions in southeastern Brazil. *Braz J Biol* 72:311–321. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842012000200012>

- Segura MO, Valente-Neto F, Fonseca-Gessner AA (2011a) Chave de famílias de Coleoptera aquáticos (Insecta) do Estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotrop* 11:393–412. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000100037>
- Segura MO, Valente-Neto F, Fonseca-Gessner AA (2011b) Elmidae (Coleoptera, Byrrhoidea) larvae in the state of São Paulo, Brazil: Identification key, new records and distribution. *ZK* 151:53–73. <https://doi.org/10.3897/zookeys.151.1879>
- Seymour RS, Matthews PGD (2013) Physical gills in diving insects and spiders: theory and experiment. *Journal of Experimental Biology* 216:164–170. <https://doi.org/10.1242/jeb.070276>
- Sharma S, Pandey P, Dave V (2013) Role of Aquatic Beetles for Water Quality Assessment. *IJRSR* 4:1673–1676
- Sheth SD, Padhye AD, Ghate HV (2021) Effect of environment on functional traits of co-occurring water beetles. *Ann Limnol - Int J Lim* 57:2. <https://doi.org/10.1051/limn/2020030>
- Shimano Y, Cabette HSR, Salles FF, Juen L (2010) Composition and distribution of Ephemeroptera (Insecta) in Cerrado-Amazônia transition area, Brazil. *Iheringia - Serie Zoologia* 100:301–308. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212010000400004>
- Shimano Y, Juen L, Salles F, et al (2013a) Environmental and spatial processes determining Ephemeroptera (Insecta) structures in tropical streams. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 49:31–41. <https://doi.org/10.1051/limn/2013036>
- Shinohara N, Nakadai R, Suzuki Y, Terui A (2023) Spatiotemporal dimensions of community assembly. *Population Ecology* 65:5–16. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12144>
- Shoemaker LG, Sullivan LL, Donohue I, et al (2020) Integrating the underlying structure of stochasticity into community ecology. *Ecology* 101:e02922. <https://doi.org/10.1002/ecy.2922>
- Silva D, Herlihy A, Hughes R, Callisto M (2017) An improved macroinvertebrate multimetric index for the assessment of wadeable streams in the neotropical savanna. *Ecological Indicators* 81:514–525. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.06.017>
- Silva FAM, Assad EA, Evangelista BA (2008) Caracterização climática do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Informação Tecnológica
- Silva LFR, Castro DMP, Juen L, et al (2021) Functional responses of Odonata larvae to human disturbances in neotropical savanna headwater streams. *Ecological Indicators* 133:. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108367>
- Sousa E, Souto R, Jacobucci G (2014a) Distribution and seasonal variation of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera (Arthropoda: Insecta) in different aquatic environments of a Cerrado area, state of Minas Gerais, Brazil. *Bioscience Journal* 30:879–890
- Souto R, Corbi J, Jacobucci G (2019) Aquatic insects as bioindicators of heavy metals in sediments in Cerrado streams. *Limnetica* 38:575–586. <https://doi.org/10.23818/limn.38.33>
- Souza RA de, Clarkson B, Moreira FFF, Avelino-Capistrano F (2022) Diversidade de besouros aquáticos (Insecta: Coleoptera) em um trecho do Rio Marambaia, Mangaratiba, Rio de Janeiro, Brasil. *Entomology Beginners* 3:. <https://doi.org/10.12741/2675-9276.v3.e048>

- Souza H, Cabette H, Juen L (2011) Baetidae (Insecta, Ephemeroptera) of Cerrado streams in the state of Mato Grosso, Brazil, under different levels of environmental preservation. *Iheringia Serie Zoologia* 101:181–190
- Streit RP, Bellwood DR (2023) To harness traits for ecology, let's abandon 'functionality.' *Trends in Ecology & Evolution* 38:402–411. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.11.009>
- Sutton L, Mueter FJ, Bluhm BA, Iken K (2021) Environmental Filtering Influences Functional Community Assembly of Epibenthic Communities. *Front Mar Sci* 8:736917. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.736917>
- Taher M, Heydarnejad MS (2019) Ecological factors affecting aquatic beetle species (Insecta: Coleoptera). *IJAB* 15:. <https://doi.org/10.22067/ijab.v15i2.81541>
- Tomanova S, Usseglio-Polatera P (2007) Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *fal* 170:243–255. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0170-0243>
- Tomczyk NJ, Rosemond AD, Rogers PA, Cummins CS (2022) Thermal traits of freshwater macroinvertebrates vary with feeding group and phylogeny. *Freshwater Biology* 67:1994–2003. <https://doi.org/10.1111/fwb.13992>
- Tonin A, Boyero L, Bambi P, et al (2020) High within-stream replication is needed to predict litter fluxes in wet-dry tropical streams. *Freshwater Biology* 65:688–697. <https://doi.org/10.1111/fwb.13459>
- Tonkin JD, Bogan MT, Bonada N, et al (2017) Seasonality and predictability shape temporal species diversity. *Ecology* 98:1201–1216. <https://doi.org/10.1002/ecy.1761>
- Valente-Neto F, Da Silva FH, Covich AP, De Oliveira Roque F (2020) Streams dry and ecological uniqueness rise: environmental selection drives aquatic insect patterns in a stream network prone to intermittence. *Hydrobiologia* 847:617–628. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04125-9>
- Valente-Neto F, Saito V, Siqueira T, Fonseca-Gessner A (2016a) Evidence of species sorting driving aquatic beetles associated with woody debris in a transitional region between Cerrado and Atlantic Forest biomes. *Aquatic Ecology* 50:209–220. <https://doi.org/10.1007/s10452-016-9569-0>
- Verberk W, Calosi P, Spicer J, et al (2018) Does plasticity in thermal tolerance trade off with inherent tolerance? The influence of setal tracheal gills on thermal tolerance and its plasticity in a group of European diving beetles. *Journal of Insect Physiology* 106:163–171. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2017.12.005>
- Vilela D, Ferreira R, Del-Claro K (2016) The Odonata community of a Brazilian Vereda: seasonal patterns, species diversity and rarity in a palm swamp environment *Bioscience Journal* 32:486–495. <https://doi.org/10.14393/BJ-v32n2a2016-30491>
- Wang J, Hu J, Tang T, et al (2020) Seasonal shifts in the assembly dynamics of benthic macroinvertebrate and diatom communities in a subtropical river. *Ecology and Evolution* 10:692–704. <https://doi.org/10.1002/ece3.5904>
- Wantzen K (2006) Physical pollution: effects of gully erosion on benthic invertebrates in a tropical clear-water stream. *Aquatic conservation - Marine and Freshwater Ecosystems* 16:733–749. <https://doi.org/10.1002/aqc.813>
- White DS (2009) Coleoptera (Beetles) in Aquatic Ecosystems. In: *Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier, pp 144–156

Williams DD (1996) Environmental Constraints in Temporary Fresh Waters and Their Consequences for the Insect Fauna. *Journal of the North American Benthological Society* 15:634–650. <https://doi.org/10.2307/1467813>

Yee DA, Kehl S (2015) Order Coleoptera. In: Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates*. Elsevier, pp 1003–1042

Yokoyama E, Paciência GDP, Bispo PDC, et al (2012) A sazonalidade ambiental afeta a composição faunística de Ephemeroptera e Trichoptera em um riacho de Cerrado do Sudeste do Brasil? / Does environmental seasonality affect the faunal composition of Ephemeroptera and Trichoptera in a Cerrado stream from southeastern Brazil? *Ambiência* 8:73–84. <https://doi.org/10.5777/ambiencia.2012.01.06>

Zuluaga (2015) How ecological communities are structured: A review on ecological assembly rules. *Revista EIA* 12:27–53

## CAPÍTULO 1

**Este artigo foi submetido para a revista *Biodiversity and Conservation* e, está apresentado conforme as normas de formatação da revista.**

### **Seasonality-related variables drive taxonomic and functional diversity of aquatic beetle larvae and adults differently in a Neotropical Savanna**

Keila V. S. Marques<sup>1,2</sup>, Pedro G. da Silva<sup>1</sup> & Marina R. Frizzas<sup>2</sup>

<sup>1</sup>University of Brasília, Institute of Biological Sciences, Graduate Program in Ecology, Brasília, Distrito Federal, Brazil.

<sup>2</sup>University of Brasília, Institute of Biological Sciences, Department of Zoology, Brasília, Distrito Federal, Brazil.

E-mail: [keilavalentina22@gmail.com](mailto:keilavalentina22@gmail.com)

#### **Abstract**

Aquatic beetles are insects with morphological and behavioral adaptations for aquatic life. They have potential as bioindicators and in ecological and evolutionary studies; however, they remain understudied in tropical regions such as the Cerrado, a biome that has been increasingly degraded and has two well-defined climatic seasons. In environments that have well-defined climatic seasons, the influence of the different seasons on structure and functioning must also be considered when thinking about the management of these ecosystems. This study aims to evaluate the effect of seasonality on the diversity of aquatic beetles in the Neotropical savanna (Brazilian Cerrado). We collected larvae and adults of water beetles in five streams during the rainy and dry seasons. We measured environmental variables and calculated diversity metrics for both seasons and life stages. Our main findings show that the richness of larvae and adults of aquatic beetles did not differ between seasons, while the abundance of larvae was higher in the rainy season. The species composition of larvae and adults differed between seasons. The main differences in functional diversity were found for larvae and, different environmental parameters influenced the diversity of these organisms, such as dissolved oxygen, water temperature, conductivity, and pH. These results show that seasonality-related environmental variables drive the diversity of aquatic beetles, which seems to be able to maintain their ecosystem functions regardless of the season, probably due to the diversity of habits, behaviors and life cycles of the different families that occur in this group.

**Keywords:** aquatic insects, water beetles, Cerrado, Brazilian savanna, seasonal patterns, spatiotemporal patterns.

**Acknowledgements:** We would like to thank the entire LABEC team for their support in this research, the Graduate Program in Ecology at the University of Brasília, and the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for funding the first author's scholarship. We would also like to thank Nelson Ferreira Junior (UFRJ) and André Silva Fernandes (UFT) for their assistance in identifying the organisms. This work was financially supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), under process #310873/2021-5 (MRF fellowship).

**Author contributions:** KVSM wrote the main manuscript text, PGdS supported the analysis, and MRF supported the conceptualization and project administration. All authors contributed to the development and revision of the manuscript.

## Introduction

Ecological communities are structured by historical, environmental and dispersal constraints, where historical and stochastic factors, the environment and the characteristics of the organisms predict which species and functional groups will be assembled (Keddy 1992; Zuluaga 2015). Changes in environmental conditions can alter not only the diversity of species present in a site, but also the functions that these species can perform and, consequently, the ecosystem functioning (Mouillot et al. 2013). In environments that have well-defined climatic seasons, as is the case in tropical regions where there are dry and rainy seasons, the influence of the different seasons on the structure and functioning must also be considered when dealing with the management of these ecosystems.

Tropical aquatic ecosystems are characterized by more constant temperatures, low dissolved oxygen and annual variations in the depth, velocity and chemical characteristics of the water, which are related to the seasonality of these environments (Dudgeon 2008). Seasonality influences the environmental conditions of tropical streams, with the environmental parameters such as pH, alkalinity and dissolved oxygen in the water influencing variation in the benthic macro invertebrate community (Linares et al. 2013), changes in water flow altering species composition (Castro et al. 2013), and changes in temperature causing differences in the growth rate, fecundity and emergence of macro invertebrates (Bonacina et al. 2023). Seasonality, therefore, plays a major role in structuring aquatic macro invertebrate communities (Righi-Cavallaro et al. 2010a), with the traits of these organisms being related to environmental attributes (Tomanova and Usseglio-Polatera 2007).

Among aquatic macro invertebrates, aquatic insects have been widely used to study and evaluate terrestrial aquatic environments. Several studies have assessed the distribution and structure of the communities of these organisms in tropical aquatic habitats (Shimano et al. 2010, 2013b; Nogueira and Cabette 2011; Yokoyama et al. 2012), most of them under the effect of anthropized environments (Cortezzi et al. 2009; Souza et al. 2011; Brasil et al. 2013, 2020; Romero et al. 2013; Juen et al. 2014). With low sampling and identification costs, high sensitivity to pollutants, wide distribution and abundance (Bonada et al. 2006; Souto et al. 2019; Firmiano et al. 2021b), aquatic insects are widely used as model organisms to understand the impact of changes in natural habitats on biological communities, with the aim of proposing public policies for conservation and environmental management.

Among aquatic insects, Coleoptera includes many families with aquatic representatives that use this environment at different levels and life stages (Jäch 1998; Jäch and Balke 2008). Beetles have adaptations such as swimming legs, different breathing mechanisms and varied behavior and feeding (White 2009; Yee and Kehl 2015), making them a suitable group to be used as models in ecological and evolutionary studies (Bilton et al. 2019) in tropical aquatic ecosystems. In order to use these organisms, it is necessary to know the community composition and the influence of the temporal scale (e.g. seasonality) on the dynamics of this community. For aquatic beetles, there is a gap in the basic ecological knowledge of this group in tropical environments (Yee and Kehl 2015; Bilton et al. 2019), such as the Brazilian Cerrado. In the central region of the Cerrado originates major watersheds in Brazil and South America (Sano et al. 2008). The Cerrado is a diversity hotspot (Myers et al. 2000) that has been greatly altered by pastures and plantations (Klink and Machado 2005), in addition to the decrease in vegetation cover due to natural and illegal fires, and cattle ranching (Lopes Dos Santos et al. 2021). Increased pollution of the waters of this biome by heavy metals and other substances (Cabral et al. 2021a, b) has decreased the richness (Cortezzi et al. 2009), equitability (Bruno et al. 2022), and biomass of aquatic insects (Wantzen 2006).

This study aims to evaluate the effect of seasonality on the diversity of aquatic beetles in the Neotropical savanna. To do this, we sampled aquatic beetles in the same streams during the dry and rainy seasons in the Brazilian Cerrado. Our main questions are: (i) do the abundance, richness, composition, and functional diversity of aquatic beetle adults and larvae differ between the dry and rainy seasons? (ii) What factors (water parameters and rainfall) determine these differences? We expect a higher richness of larvae and adults in the dry season (Juen et al. 2013; Giehl et al. 2022), while abundance will be higher in the rainy season, because in this season we have a higher input of allochthonous nutrients in the streams and higher temperatures. We expect the aquatic beetle composition to be different between the seasons for both



life stages, as well as the functional diversity because of differences in species composition and the dynamics of resources and environmental conditions in each season. Finally, we expect water temperature, pH and dissolved oxygen to be positively related to the richness and abundance of larvae and adults (Brasil et al. 2013; Yee and Kehl 2015; Mendes et al. 2018; Castro et al. 2021; Godoy et al. 2022a).

## Methods

### Study area

The study was carried out in streams in three conservation units (UCs) in the Federal District, central Brazil: (i) Brasília National Park (PNB), (ii) Águas Emendadas Ecological Station (ESEC-AE) and (iii) the University of Brasília's Água Limpa Farm (FAL). The UCs are in the Cerrado, a tropical biome characterized mainly by savanna type vegetation, seasonal forest and grassland, and two well-defined climatic seasons. The dry season occurs in winter (from April to September) and is characterized by low rainfall and mild temperatures. The rainy season occurs in the summer (from October to March), with an average rainfall of 1400 mm and high temperatures (Castro et al. 1994; Silva et al. 2008). According to the National System of Conservation Units (SNUC), the PNB is part of the Planalto Central Environmental Protection Area, with 503,419 ha of sustainable use and state instance. The FAL is part of the Capetinga/Taquara Area of Relevant Ecological Interest for Sustainable Use and Federal level with 2,057 ha. Finally, the ESEC-AE is an ecological station of integral protection at state level with an area of 9,181 ha (Fig. 1).

The samples were collected from five streams (Fig. 1): Ribeirão Bananal ( $15^{\circ}41'55.5''\text{S}$   $47^{\circ}56'52.6''\text{W}$ ) and Córrego Poço d'água ( $15^{\circ}43'59.4''\text{S}$   $48^{\circ}00'52.8''\text{W}$ ) in the PNB, approximately 8 km from each other and part of the Ribeirão Bananal Hydrographic Unit (HU); Fumal ( $15^{\circ}35'18.5''\text{S}$   $47^{\circ}39'37.8''\text{W}$ ) and Vereda Grande ( $15^{\circ}32'35''\text{S}$   $47^{\circ}34'35''\text{W}$ ) in ESEC-AE, approximately 10 km from each other and part of the Upper São Bartolomeu River and Upper Maranhão River HUs, respectively, and Capetinga stream ( $15^{\circ}57'39''\text{S}$   $47^{\circ}56'40''\text{W}$ ) in FAL, part of the Ribeirão do Gama HU. PNB and FAL are approximately 27.1 km apart; PNB and ESEC-AE are 42.6 km apart, while FAL and ESEC-AE are 51.7 km apart. The sites comprise three basins in two hydrographic regions: the Maranhão River basin at ESEC-AE, which is part of the Tocantins/Araguaia hydrographic region, and the Paranoá River and São Bartolomeu River basins at PNB, FAL and ESEC-AE, which are part of the Paraná hydrographic region.

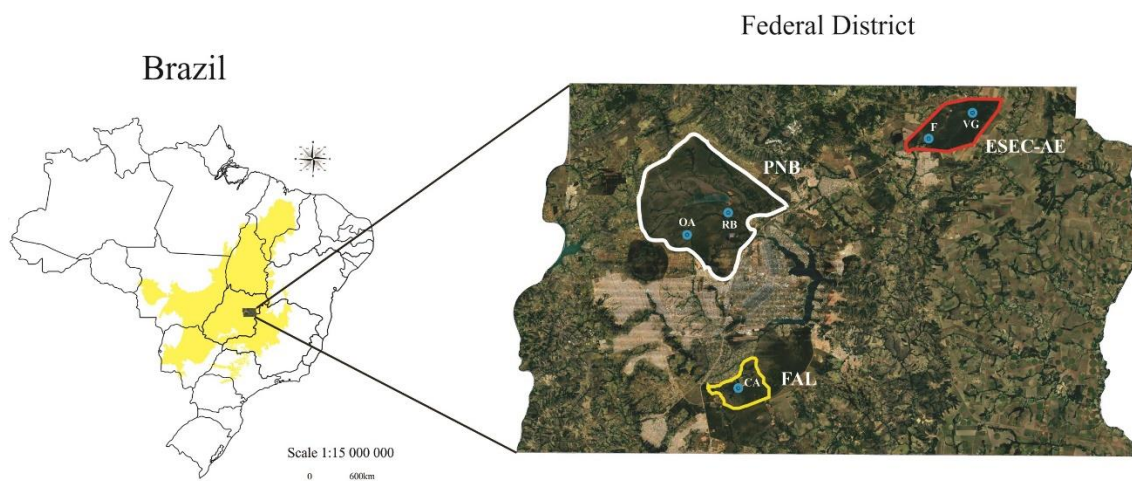


Fig. 1 Conservation units [(Brasília National Park (PNB), Águas Emendadas Ecological Station (ESEC-AE) and University of Brasília's Água Limpa Farm (FAL)] and study areas (blue dots - OA: Poço d'Água stream; RB: Bananal stream; CA: Capetinga stream; F: Fumal stream; VG: Vereda Grande stream) selected for the evaluation of the Cerrado (area highlighted in yellow) aquatic beetle assembly in Brasília, Federal District, Brazil (Source: Google Earth Pro, 2024).

## Collecting aquatic beetles

Collections were carried out in two periods: during the months of December 2023 and January 2024 (rainy season), and in July and August 2024 (dry season). To collect the specimens (adults and larvae) directly from the streams, we used D-net traps with a 250 µm mesh, with six points per stream, equidistant 5 m from each other. Each stream was sampled four times per period, every 14 days. At each point, the various substrates available were sampled, such as the bottom substrate (sandy, clayey, and stony), the bank, leaf litter, aquatic plants, and the water surface, for 20 seconds in three repetitions per substrate, totaling a minimum of 1.6 hours of active collection per stream in each season. To complement the collection of adult beetles, INTRAL light traps equipped with a black light (F15T12 Black Light 350) and powered by a 12V-60Ah automotive battery were installed near each stream and left on for a period of 12 hours in the field, one trap per stream, totaling 48 hours of passive collection per stream at each station.

All the specimens collected were taken to the Coleoptera Biology and Ecology Laboratory (LABEC-UnB), sorted, and stored in 70% alcohol. The aquatic adults collected with the light trap were separated from the others by identifying their adaptations to the aquatic environment (swimming legs, hydrodynamic shape) and family. The aquatic beetles were identified to the lowest possible taxonomic level using a stereoscopic microscope and identification keys (Benetti et al. 2003; Segura et al. 2011a, b; Barbosa et al. 2013; Clarkson et al. 2018; Inês S. Passos et al. 2018; Fernandes et al. 2023). Vouchers were deposited in the Entomological Collection of the Zoology Department of the University of Brasília (DZUB). Sampling was authorized by the Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation (ICMBio; license 88649-2) and Institute of the Environment and Water Resources of the Federal District (IBRAM; license 124708296/2023).

## Environmental variables

Water temperature, pH, dissolved oxygen (DO) and conductivity were measured using a portable AKSO AK88 multiparameter probe. Rainfall was measured with a rain gauge, with the rainfall for each collection day being the cumulative sum of rainfall up to that date. The flow rate of the streams was measured using the float method, which consists of timing the time taken for the float to travel a given distance, with the flow rate being equal to the area multiplied by the speed (Palhares et al. 2007).

## Ecological variables of the beetles

The beetles were categorized according to the following variables: Functional Feeding Group (FFG) (predators, shredders, scrapers, perforators, collector-filters, and collector-gatherers), adult life habit (aquatic or terrestrial), type of respiration (cutaneous, gill, temporary air bubble or plastron) and morphological characteristics of larvae and adults (Table 1). To determine the FFGs, adult life habit and type of respiration, specialized literature was used, considering information for the family level (White 2009; Ramírez and Gutiérrez-Fonseca 2014b; Yee and Kehl 2015).

As for the morphological characteristics of the adults (Fig. 2A-C), body size was measured using elytra length (TA), maximum elytra width (LAE), pronotum length (TAP), maximum pronotum width (LAP), maximum body height (AA), maximum metafemur width (LAF), metafemur length (TAF), metatibia length (TAT) and metatarsus length (TAM). The ratio LAF/TAF was used to determine how much the metafemur is dilated. To determine how much longer the metatarsus is than the metafemur, the formula was used: TAM/TAF. To determine how much larger the metatarsal is than the metatibia, the formula was used: TAM/TAT.

As for the morphological characteristics of the larvae (Fig. 2D), body size (TL) was measured from the last abdominal segment before the urogonoph to before the mandible, pronotum width (LLP), width between the 2nd and 3rd abdominal segments (LL2-3), width between the penultimate and last abdominal segments (LLF) and pronotum size (TLP). The size × width ratio was calculated using the equation: Larval shape (FL) = (LLP + LL2-3 + LLF)/TL, with values close to 1 being characteristic of flatter larvae.

All the values of the measurements of the morphological characteristics of the larvae and adults were normalized to standardize them to the same scale and remove the effect caused by very small or very

large species. This normalization was done by dividing by the maximum value of the measurement of each set of variables. The measurements were taken using a magnifying glass with a Leica EZ4HD camera and Leica Application Suit v.3.4.0 software. Twenty individuals of each morphospecies were randomly measured to take the average of each measurement. In cases where the number of individuals was less than 20, all available individuals were measured.

Table 1 Functions related to the measured morphological characteristics of adults and larvae of aquatic beetles.

| <b>Trait</b>                   | <b>Function</b>                                                                                    | <b>References</b>                                                              |
|--------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------|
| Functional Feeding Group       | Related to food preferences.                                                                       | (Ribera                                                                        |
| Adult habitat                  | Describes the type of habitat for the subsequent life stage.                                       | and Nilsson                                                                    |
| Respiration type               | Mechanism of oxygen acquisition.                                                                   | 1995;                                                                          |
| Pronotum size                  | Related to swimming velocity, with smaller sizes associated with faster swimming.                  | Ribera and Foster                                                              |
| Pronotum maximum width         | Related to drag resistance, where a wider pronotum enhances stability and improves swimming speed. | 1997;                                                                          |
| Elytral size                   | Used as a proxy for adult body size.                                                               | White                                                                          |
| Elytral maximum width          | Used as a proxy for adult body width.                                                              | 2009;                                                                          |
| Metafemur maximum width/size   | Related to thrust power, where a higher value indicates greater thrust strength.                   | Ramírez and Gutiérrez-Fonseca                                                  |
| Metatarsus size/metafemur size | Related to swimming efficiency, with higher values indicating better efficiency.                   | 2014b;                                                                         |
| Metatarsus size/metatibia size | Related to swimming efficiency, with higher values indicating better efficiency.                   | Ditsche and Summers                                                            |
| Maximum height                 | Used as a proxy for body flattening, where a flattened body is associated with faster swimming.    | 2014; Yee and Kehl                                                             |
| Body shape                     | Related to resistance to drift.                                                                    | 2015;                                                                          |
|                                |                                                                                                    | Sheth et al. 2021; Jami et al. 2021; Qi et al. 2021, 2023; Godoy et al. 2022b) |

## Data analysis

To characterize the aquatic beetle assemblage in each season, we calculated the total abundance of larvae and adults and tested the difference between seasons with generalized linear mixed-effects models (GLMMs) with season (i.e., dry vs. rainy) as the predictor variable. For richness, we used species accumulation curves with different Hill numbers in the iNEXT software (Hsieh et al. 2016), where  $q = 0$  corresponds to species richness,  $q = 1$  to the number of common species (exponential of Shannon entropy) and  $q = 2$  represents the number of most abundant species (inverse of Simpson concentration). To assess whether species composition differs between seasons, we used the ANOSIM test with Bray-Curtis similarity and represented dissimilarity with principal coordinates analysis (PCoA).

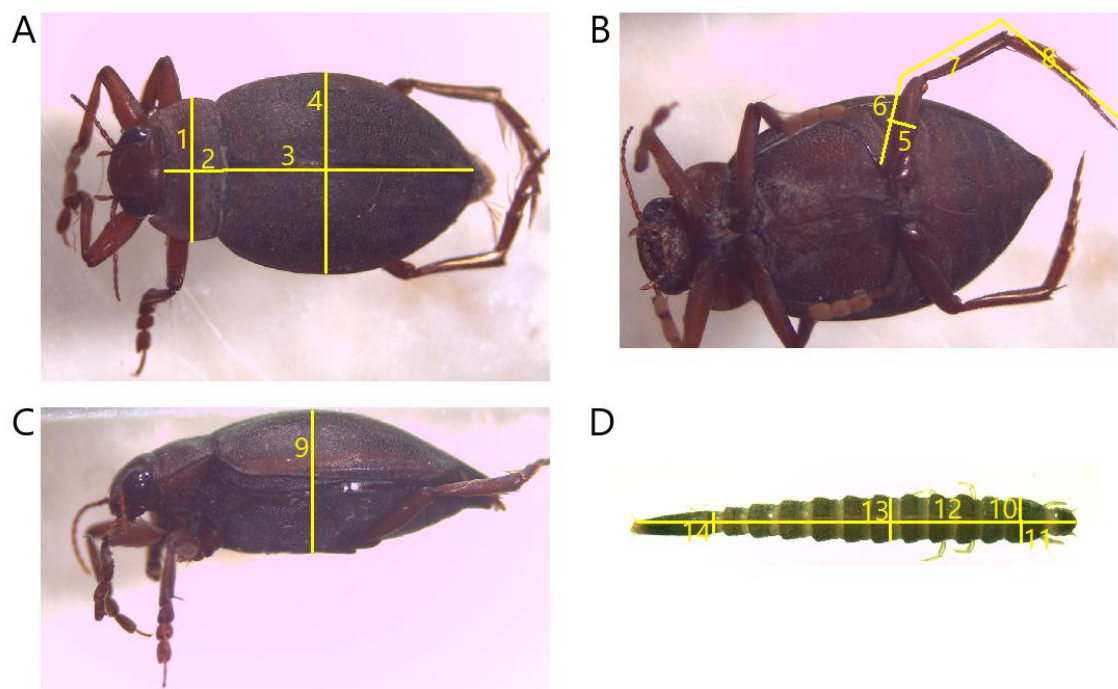


Fig. 2 Measured traits of adult and larvae of aquatic beetles. A: adult, dorsal; B: adult, ventral; C: adult, lateral; and D: larvae, dorsal. The numbers represent the traits measured, as follow: 1 - pronotum maximal width, 2 - pronotum size; 3 - elytral size; 4 - elytral maximum width; 5 - metafemur maximal width; 6 - metafemur size; 7 - metatibia size; 8 - metatarsus size; 9 - maximum height; 10 - larvae pronotum maximal width; 11 - larvae pronotum size; 12 - larvae body size; 13 - width between II and III abdominal segments; and 14 - width between last and penultimate abdominal segments.

GLMMs were used to check whether the water parameters differed between seasons, and for the richness and abundance of larvae and adults in each period with the environmental variables measured, to understand which variables might have an effect on the abundance and richness of these assemblages. First, we tested the collinearity of the environmental variables and outliers in the richness and abundance data in the PAST v.3.14 program. The variables were then standardized to the same scale by subtracting the mean of each and dividing by the standard deviation. Finally, 157 GLMMs were run for each group (larval abundance, larval richness, adult abundance and adult richness), checking the influence of the environmental variables in the rainy season and dry season separately, and then with both seasons and interaction with the season, with the best model being chosen using the Akaike Information Criterion corrected (AICc), Delta AICc and Akaike weight ( $w_i$ ), where the model with the lowest AICc value is the most suitable. Models with Delta AICc = 2 were considered equivalent and the most probable model is the one with the highest  $w_i$  within the group of models compared (Burnham and Anderson 2010).

For functional diversity, functional richness (FRic), functional evenness (FEve), functional divergence (FDiv), and RaoQ index were calculated. The distance between functional traits was calculated using Gower's dissimilarity, after which axes were generated using principal coordinates analysis (PCoA). PcoA axes were used as proxies for the traits to compute functional diversity metrics. For adults, ten axes were generated and eight removed to reduce the dimensionality of the functional space (functional space quality = 0.7806), and for larvae seven axes were generated and five removed (functional space quality = 0.6188). To calculate the metrics, the “dbFD” function from the “FD” package (Laliberté et al. 2014) in the R program was used. FRic represents the volume of multidimensional space occupied by all species in a functional space; FEve represents the regularity of the distribution and relative abundance of species within the functional space, and FDiv the proportion of total species abundance supported by species with extreme functional traits (Mouillot et al. 2013). The RaoQ index measures functional diversity, accounting for the uniformity of the distribution of functional traits in the community by functional richness and divergence (Mouchet et al. 2010). The difference in functional metrics between seasons and the effect of environmental

variables on functional metrics were analyzed using GLMMs. All analyses were carried out in the programs R v.4.4.0 (R Core Team 2024) and PAST v.3.14 (Hammer et al. 2001).

## Results

The environmental variables of water temperature and DO differ significantly between the seasons, with higher temperatures in the rainy season and higher DO in the dry season. There was no significant difference in pH, conductivity, and flow between the seasons (Table S1, Fig. S1). There was no precipitation in the dry season, while in the rainy season 52 mm of accumulated rainfall were recorded across the five streams on the collection days.

A total of 1,300 adult beetles were collected, distributed among 117 morphospecies and 11 families, and 905 larvae distributed among 68 morphospecies and nine families. In the rainy season, 1,427 individuals were collected (665 adults and 762 larvae), with 72 morphospecies of adults and 58 morphospecies of larvae. In the dry season, 778 individuals were collected (635 adults and 143 larvae), with 79 adult morphospecies and 36 larval morphospecies. For adults, the most abundant morphospecies in both seasons belongs to Gyrinidae (Table S2). In the rainy season, the most abundant larval morphospecies were two from Elmidae (*Hexacylloepus* sp.1 and Elmidae sp.2) and one from Dytiscidae (*Laccophilus* sp.2), while in the dry season four morphospecies were more abundant, two from Elmidae (*Hexacylloepus* sp.1 and Elmidae sp.3) and two from Scirtidae (Table S2).

There was no statistical difference in the abundance of adults between the seasons (GLMM,  $\chi^2 = 0.3902$ ,  $df = 1$ ,  $31$ ,  $p = 0.5322$ , random effect variance =  $5.609 \times 10^{-10}$ ,  $SE = 2.368 \times 10^{-5}$ ), while the abundance of larvae was higher in the rainy season (GLMM,  $\chi^2 = 7.8786$ ,  $df = 1$ ,  $30$ ,  $p = 0.005$ , random effect variance =  $0.0568$ ,  $SE = 0.0754$ ). There was no difference in the richness ( $q = 0$ ) of adults and larvae between the seasons (Fig. 3AB). Shannon's diversity ( $q = 1$ ) was higher in the dry season for both adults and larvae (Fig. 3CD), while Simpson's diversity ( $q = 2$ ) was higher only for larvae in the dry season (Fig. 3EF). There was a difference in species composition between the seasons, both for adults (Fig. 4A, ANOSIM,  $R = 0.0778$ ,  $p = 0.0308$ , 9999 permutations) and larvae (Fig. 4B, ANOSIM,  $R = 0.1984$ ,  $p = 0.0001$ , 9999 permutations). The GLMMs for richness and abundance of adults and larvae indicated that water temperature was significant for both life stages, while dissolved oxygen (DO) was significant only for larvae, and pH, conductivity and the interaction between rainfall and flow rate only for adults (Table 2).

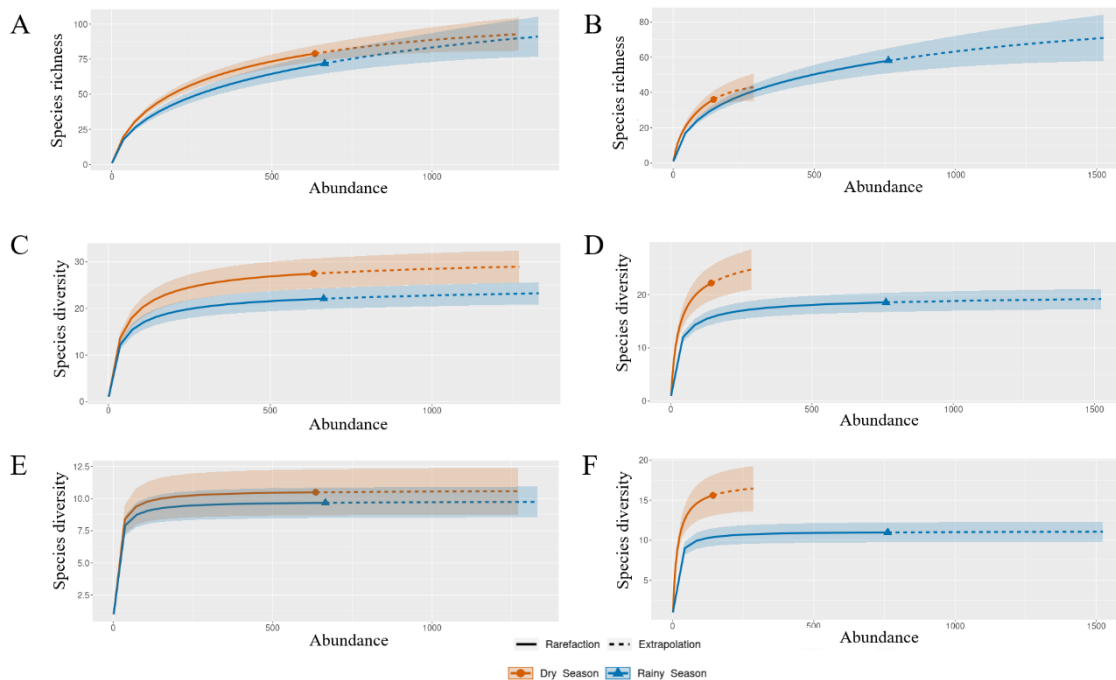


Fig. 3 Richness and diversity of adult (left panels) and larvae (right panels) of aquatic beetles in rainy and dry seasons in Cerrado streams. A: richness of adults; B: richness of larvae; C: Shannon diversity of adults; D: Shannon diversity of larvae; E: Simpson diversity of adults; F: Simpson diversity of larvae. Sample coverage for each group: Adults (rainy season: 0.96; dry season: 0.96); Larvae (rainy season: 0.97; dry season: 0.91).

There was no significant difference in the FRic of adults between seasons (GLMM,  $\chi^2 = 1.5706$ ,  $df = 1$ , 29,  $p = 0.2101$ , random effect variance = 0.7099, SE = 0.8426), and for larvae it was higher in the dry season (GLMM,  $\chi^2 = 7.4167$ ,  $df = 1$ , 19,  $p = 0.0065$ , random effect variance = 0.1669, SE = 0.4085). FEve did not differ between seasons for adults (GLMM,  $\chi^2 = 3.2373$ ,  $df = 1$ , 28,  $p = 0.0719$ , random effect variance = 0.0113, SE = 0.1062), and was higher in the rainy season for larvae (GLMM,  $\chi^2 = 6.5956$ ,  $df = 1$ , 18,  $p = 0.010$ , random effect variance = 0.0061, SE = 0.779), while FDiv was higher for adults in the dry season (GLMM,  $\chi^2 = 11.622$ ,  $df = 1$ , 28,  $p = 0.0006$ , random effect variance = 0.0096, SE = 0.0979) and did not differ for larvae between seasons (GLMM,  $\chi^2 = 0.526$ ,  $df = 1$ , 18,  $p = 0.4683$ , random effect variance = 0.0033, SE = 0.0577). The RaoQ index did not differ between seasons for adults (GLMM,  $\chi^2 = 2.9885$ ,  $df = 1$ , 31,  $p = 0.0839$ , random effect variance = 0.0146, SE = 0.1209), and for larvae (GLMM,  $\chi^2 = 0.9281$ ,  $df = 1$ , 29,  $p = 0.3354$ , random effect variance = 0.0438, SE = 0.2093). The GLMMs found that DO, conductivity, pH, flow rate, rainfall and water temperature was significant for functional metrics of both life stages (Table 3).

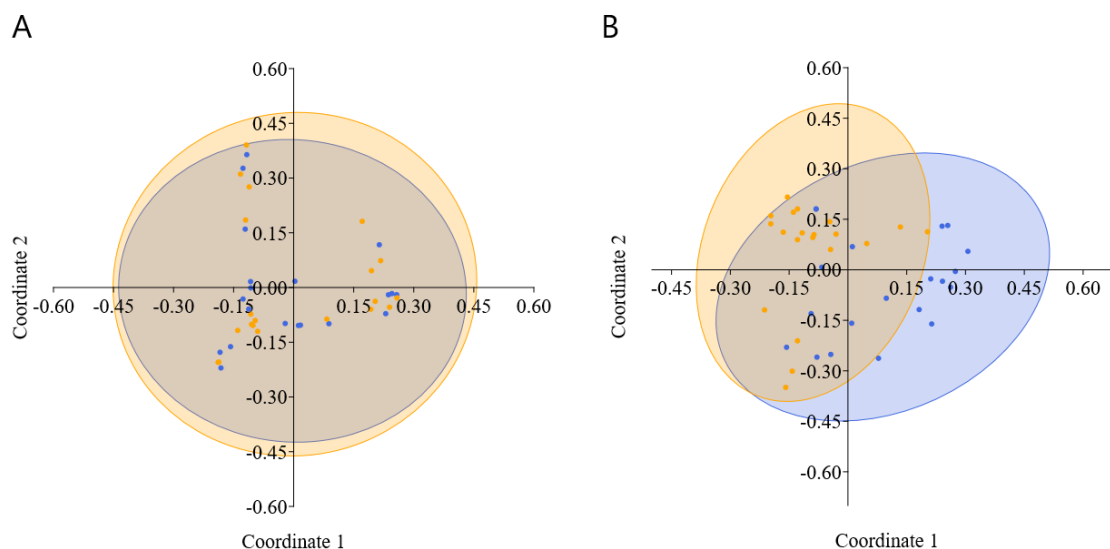


Fig. 4 Principal coordinates analysis of aquatic beetles in rainy and dry seasons in Cerrado streams. Blue represents the rainy season and orange represents the dry season. A: adult; B: larvae.

Table 2 Models results for adult and larvae aquatic beetles in rainy and dry seasons in Cerrado streams. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: rainfall. Effect plots can be found in supplementary material (Figures S2-S7).

| Season        | Response variable | Predictor variables      | Effect             | P-value |
|---------------|-------------------|--------------------------|--------------------|---------|
| <b>Adults</b> |                   |                          |                    |         |
| Both          | Richness          | no significant variables |                    | ns      |
|               | Abundance         | pH                       | - (Rainy), + (Dry) | *       |
| Dry           | Richness          | T                        | +                  | *       |
|               |                   | pH                       | +                  | *       |
|               |                   | CON                      | -                  | *       |
|               | Abundance         | pH                       | +                  | **      |
| Rainy         | Richness          | CON                      | +                  | *       |

|               |           |                          |   |     |
|---------------|-----------|--------------------------|---|-----|
|               |           | ↑PRECIP and ↓↓Flow rate  | - | **  |
|               |           | ↑PRECIP and ↑Flow rate   | + | **  |
|               | Abundance | PRECIP                   | - | **  |
| <b>Larvae</b> |           |                          |   |     |
| Both          | Richness  | T                        | + | *** |
|               |           | DO                       | + | *   |
|               | Abundance | T                        | + | *** |
|               |           | DO                       | + | **  |
| Dry           | Richness  | T                        | + | *** |
|               |           | no significant variables |   | ns  |
| Rainy         | Richness  | T                        | + | **  |
|               |           | DO                       | + | *   |
|               | Abundance | T                        | + | **  |
|               |           | DO                       | + | *   |

Significance codes: ns: no significance; \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$

Table 3 Models results for functional diversity of adult and larvae aquatic beetles in rainy and dry seasons. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: rainfall. Effect plots can be found in supplementary material (Figures S8-S15).

| Season        | Response variable | Predictor variables      | Effect             | P-value |
|---------------|-------------------|--------------------------|--------------------|---------|
| <b>Adults</b> |                   |                          |                    |         |
| Both          | FRic              | CON                      | + (Rainy), - (Dry) | *       |
|               | FEve              | DO                       | +                  | *       |
|               | FDiv              | T                        | -                  | ***     |
|               | RaoQ              | DO                       | +                  | *       |
| Dry           | FRic              | CON                      | -                  | ***     |
|               | FEve              | pH                       | -                  | *       |
|               |                   | Flow rate                | -                  | *       |
|               | FDiv              | no significant variables |                    | ns      |
| Rainy         | RaoQ              | CON                      | -                  | **      |
|               | FRic              | PRECIP                   | -                  | *       |
|               | FDiv              | PRECIP                   | +                  | **      |
|               | FEve              | DO                       | +                  | *       |
|               | RaoQ              | DO                       | +                  | *       |
| <b>Larvae</b> |                   |                          |                    |         |
| Both          | FRic              | DO                       | +                  | **      |
|               | FEve              | DO                       | - (Rainy), + (Dry) | ***     |
|               |                   | pH                       | + (Rainy), - (Dry) | **      |
|               | FDiv              | DO                       | + (Rainy), - (Dry) | *       |
| Dry           |                   | CON                      | +                  | *       |
|               | RaoQ              | no significant variables |                    | ns      |
|               | FRic              | DO                       | +                  | *       |
|               | FEve              | T                        | -                  | *       |
|               |                   | pH                       | -                  | **      |
|               | FDiv              | CON                      | +                  | **      |
|               |                   | Flow rate                | -                  | *       |



|       |      |                          |   |    |
|-------|------|--------------------------|---|----|
| Rainy | RaoQ | no significant variables |   | ns |
|       | FRic | no significant variables |   | ns |
|       |      | PRECIP                   | + | *  |
|       | FEve | DO                       | - | *  |
|       |      | Flow rate                | + | *  |
|       | FDiv | DO                       | + | *  |
|       |      | CON                      | + | ** |
|       | RaoQ | DO                       | + | *  |
|       |      | pH                       | - | *  |

Significance codes: ns: no significance; \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$

## Discussion

Our main findings show that the richness of larvae and adults of aquatic beetles did not differ between seasons and the abundance of larvae was higher in the rainy season. The species composition of larvae and adults differed between seasons. The main differences in functional diversity were found for larvae and different environmental parameters influenced the diversity of these organisms, such as DO, water temperature, conductivity, and pH. These results partially corroborate our hypotheses.

There was no statistical difference in the abundance of adult beetles between the seasons, but the rainy season had a higher number of larvae, which suggests that only dominant species reproduce or remain as larvae in the dry season. In the rainy season, the water level rises, the temperature is higher, there is a greater import of allochthonous nutrients into the stream and an increase in coarse particulate organic matter (CPOM) (Brandão et al. 2016), with greater entry and transport of litter (Tonin et al. 2020), which may have favored reproduction and the consequent increase in larvae during this season. For adult aquatic beetles, the similar abundance between seasons may be related to the more diversified feeding habits of the adult stage and the ability to disperse from the aquatic habitat to colonize other habitats. The time spent in each life stage for the families in this group is variable and seems to depend on the characteristics of the environment, with species that can spend eight months in the larval stage in temperate zones (White 2009). However, studies on the life cycle of aquatic beetles are scarce, especially in the tropics (Yee and Kehl 2015). In the dry season, the main source of primary production is through benthic organisms, there is an accumulation of litter that is transported and used in the rainy season (Tonin et al. 2020; Guzmán et al. 2022), and the increase in the number of genera and individuals of aquatic insects is associated with organic substrates (Brasil et al. 2017). This set of variables may act to regulate the species present at this station, so that there is not such a strong dominance of some, which makes the community more uniform and increases diversity.

Other studies have found an effect of seasonality on the composition of aquatic insects in the Cerrado, such as Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera and Hemiptera (Sousa et al. 2014b; Giehl et al. 2022). The dry and rainy seasons differ mainly in temperature, nutrient import, humidity and rainfall. For aquatic beetles, the difference found may imply the adaptability of this group, which in addition to occupying different trophic levels, also have variable life cycle attributes (White 2009), where aquatic beetle species are able to regulate their behavior in the face of different environmental conditions (Calosi et al. 2007; Banks et al. 2018), showing plasticity mainly in thermal tolerance (Verberk et al. 2018; Pallarés et al. 2021, 2024).

The seasons had average pH values of neutral to basic, with no significant difference between them. For adult beetles, pH had a negative effect on abundance in the rainy season and positive on abundance and richness in the dry season, which may be related to the different feeding strategies (e.g., different functional food groups) and pH tolerances of the species that occur in each season. Other studies have found a positive effect of pH on the richness and abundance of adult and immature aquatic insects (Mendes et al. 2018; Castro et al. 2021; Godoy et al. 2022a). Calosi et al. (2007) found that pH values =



7.5 decreased the time spent submerged and increased the frequency of trips to the water surface as the temperature rose in a species of Dytiscidae. This suggests that the effect of pH on these organisms has a complex relationship that may involve interactions with other environmental parameters.

The average temperature in both seasons varied from  $23.67 \pm 0.22^{\circ}\text{C}$  in the rainy season to  $18.10 \pm 0.51^{\circ}\text{C}$  in the dry season. Increased temperature is related to increased metabolism and development rate of aquatic insects (Schowalter 2017). Water temperature affected both life stages of aquatic beetles, with a positive effect on adult richness in the dry season, and larval richness and abundance in both seasons. In addition to the effect of temperature on submergence time and trips to the surface (Calosi et al. 2007), other studies have explored the thermal tolerance of aquatic beetles. Higher metabolic rates have been achieved in acclimatization at high temperatures through increased aerial rather than aquatic oxygen intake (Pallarés et al. 2021), and climate variability is an important factor in the thermal plasticity of this group (Pallarés et al. 2024).

The greater the amount of dissolved ions present, the greater the conductivity, which is correlated with productivity if its increase is caused by nutrients entering the stream (Dodds and Whiles 2020). Other studies have found an increase in the richness and abundance of adults and immatures of various orders of aquatic insects with conductivity (Godoy et al. 2017; Giehl et al. 2020; Araujo et al. 2023). While in the dry season the increase in conductivity occurs due to the decrease in water level which leaves the ions present more concentrated, the increase in conductivity in the rainy season is more related to the entry of allochthonous nutrients from outside the stream, such as branches, leaves and other debris that are submerged, since the increase in water level dilutes the salts present inside the streams. This influx of nutrients can favor species that feed on this debris, which increases richness. Aquatic beetles of the genera *Laccophilus* and *Hexacylloepus* were more abundant in streams with high conductivity in the Cerrado (Godoy et al. 2017), and *Laccophilus* was found in both seasons in this study.

Oxygen supply is a limiting factor in the activity and survival of aquatic insects (Schowalter 2017), and increasing water temperature can decrease the amount of dissolved oxygen (DO) where tropical streams already naturally have a lower amount of DO (Dudgeon 2008). The concentration of DO in the rainy season may have been maintained by the movement of water, while the lower temperatures in the dry season allowed for an adequate concentration. Aquatic beetles include adults that breathe through a permanent plastron (incompressible gas gill) or a temporary air bubble (compressible gas gill), and larvae that breathe through the integument or gills. The plastron is made up of small hydrophobic bristles that stabilize the gas bubble by resisting hydrostatic pressure (Seymour and Matthews 2013), the gas exchange with the oxygen dissolved in the water is constant, so a greater amount of DO benefits the groups that have this type of respiration, as well as the tegumentary and gill respiration of the larvae. Groups with compressible gas bubbles have a stock of air underneath the elytra; they capture air at the surface of the water and use O<sub>2</sub> from this stock until it is exhausted, requiring the stock to be renewed again (Calosi et al. 2007).

The partial pressure of O<sub>2</sub> inside the bubble decreases due to the drop in bubble volume, consumption in respiration and the increase in the partial pressure of nitrogen, in addition to suffering hydrostatic pressure with the increase in depth (Seymour & Matthews 2013). When rainfall increases, but the flow rate is high, the volume of water drains away, while when the flow rate is low, the water level rises and the depth increases, which makes temporary bubble respiration expensive. The increase in richness and abundance with DO and the relationship between adult richness and rainfall and flow can be explained by the way these organisms breathe.

The negative effect of precipitation on adult abundance may be related to the phenomena of drag and lift, where species are displaced and pushed downstream with the increase in the amount of rain falling in the streams. Other studies have found a decrease in the richness and abundance of Odonata immatures with rainfall in a Cerrado-Amazon Forest transition region (de Resende et al. 2021), as well as a decrease in the abundance of adults and immatures of various orders of aquatic insects in the rainy season in preserved and altered environments with heavy rainfall (Wantzen 2006).

Considering the functional diversity, other studies have found higher FRic of aquatic macro invertebrates in the dry season in intermittent streams in Costa Rica (Hernández-Abrams et al. 2023), and in post-flood periods in subtropical streams in China (Wang et al. 2020). This suggests that the adverse conditions imposed by the dry season may favor larval-stage species that have more diverse morphofunctional traits than in the rainy season. For FEve of aquatic insect communities, there was no difference between the dry and rainy seasons in minimally impacted neotropical streams (Malacarne et al. 2024), and between aquatic macro invertebrate communities in perennial and intermittent streams in Costa Rica (Hernández-Abrams et al. 2023). Our results suggest that larvae are efficient at exploiting resources from allochthonous material in the rainy season. For adults, there is greater specialization in the dry season, probably due to the ability of this life stage to seek out more favorable aquatic habitats and explore other types of environments. Despite the different environmental conditions in both seasons in the Cerrado, aquatic beetles seem to be able to maintain their ecosystem functions regardless of the season, which is probably due to the diversity of habits, behaviors and life cycles of the families that occur in this group. Even if there is a substitution of species between seasons, these species are so morpho functionally diverse, but at the same time similar together between seasons, that the functional diversity of RaoQ remains unchanged seasonally.

As for the effect of the environmental variables on functional diversity indices, pH has shown a positive effect on FDiv (Li et al. 2019b), FRic and FDiv of aquatic macro invertebrates (Heino 2005), as well as significant relationships with different functional feeding groups (Astudillo et al. 2016). As for temperature, aquatic beetles can exhibit thermal plasticity and change their swimming behavior (Calosi et al. 2007; Pallarés et al. 2021, 2024), but not all families in this group contain species that breathe through air bubbles. DO is related to gill respiration to the detriment of aerial respiration in places with an increase in this parameter (Li et al. 2019a), which may favor larvae with this type of respiration and adults that breathe by plastron. The positive effect of rainfall and flow rate on the FEve of larvae in the rainy season may be related to conditions that favor the transport of nutrients and the dispersal of larvae. Environmental variables can act on the respiration mechanisms, physiological processes and intrinsic tolerances of Coleoptera species, with different responses in each season. The study of the functional diversity of aquatic insects in Brazil is recent, with most of the work on the subject being carried out in European streams (Luiza-Andrade et al. 2017). Functional metrics are promising in assessing anthropogenic impacts, showing responses in multi-metric indices and biological invasions in the Cerrado (Saito et al. 2015; Saulino and Trivinho-Strixino 2017; Castro et al. 2018; Silva et al. 2021; Martins et al. 2021), but it is necessary to first analyze these metrics in reference environments, and then try to understand how environmental changes can alter the functionality of ecosystems.

Aquatic beetles represent a diverse and widely distributed group, with high potential in ecological and evolutionary studies (Bilton et al. 2019). They have different feeding strategies, behavior and adaptations for life in water, making them an interesting group for studying the dynamics of aquatic ecosystems and potential bioindicators (Braun et al. 2018b, a). They can regulate their behavior in the face of environmental variables, where variations in temperature and DO alter the time of submersion (Calosi et al. 2007; Banks et al. 2018), demonstrating potential adaptability to adverse conditions, especially when we think of the current scenario of global environmental change. At the same time, the different life habits and gaps in the study of the different families in this group make it difficult to conserve them (Yee & Kehl 2015), with records and estimates of threatened and extinct species. Studies that consider both seasons may be more favorable since we have exclusive species and different responses to the same environmental variables between seasons.

The structure and composition of adult and immature aquatic beetles varies between the dry and rainy seasons, with different environmental parameters influencing the diversity of these organisms. By better understanding the dynamics of this assemblage, we can use this group in other ecological studies of tropical streams, especially in the Cerrado. Prospects include studying other functional traits of the group, its diversity in other types of environments and in periods of transition between seasons and how global environmental changes and anthropization can interfere in its dynamics, as well as trying to understand what the relationships would be with spatial variables such as area and vegetation cover. In this study, we

investigated how the metrics of taxonomic and functional diversity of aquatic beetle larvae and adults differ seasonally under reference conditions, and which environmental parameters may influence these metrics. This is a first step toward understanding how environmental changes will impact the natural dynamics of this group in tropical environments, enabling us to propose new methods for assessing these impacts.

## References

- Araujo D, Brasil L, Pozzobom U, et al (2023) The presence of macrophytes changes the beta diversity of Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera (EPT) assemblages in Cerrado streams in Northeastern Brazil. *Limnology* 24:161–169. <https://doi.org/10.1007/s10201-023-00714-9>
- Astudillo M, Novelo-Gutiérrez R, Vázquez G, et al (2016) Relationships between land cover, riparian vegetation, stream characteristics, and aquatic insects in cloud forest streams, Mexico. *Hydrobiologia* 768:167–181. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2545-1>
- Banks TB, Kincaid RM, Boersma KS (2018) Temperature and Dissolved Oxygen Determine Submersion Time in Aquatic Beetle *Peltodytes callosus* (Coleoptera: Haliplidae). *J Insect Behav* 31:427–435. <https://doi.org/10.1007/s10905-018-9689-6>
- Barbosa FF, Fernandes AS, Oliveira LG (2013) Taxonomic key for the genera of Elmidae (Coleoptera, Byrrhoidea) occurring in Goiás State, Brazil, including new records and distributional notes. *Rev Bras entomol* 57:149–156. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262013005000004>
- Benetti CJ, Cueto JAR, Fiorentin GL (2003) Gêneros de Hydradephaga (Coleoptera: Dytiscidae, Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae) citados para o Brasil, com chaves para identificação. *Biota Neotrop* 3:1–20. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032003000100010>
- Bilton DT, Ribera I, Short AEZ (2019) Water Beetles as Models in Ecology and Evolution. *Annu Rev Entomol* 64:359–377. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011118-111829>
- Bonacina L, Fasano F, Mezzanotte V, Fornaroli R (2023) Effects of water temperature on freshwater macroinvertebrates: a systematic review. *Biological Reviews* 98:191–221. <https://doi.org/10.1111/brv.12903>
- Bonada N, Prat N, Resh V, Statzner B (2006) Developments in aquatic insect biomonitoring: A comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology* 51:495–523. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151124>
- Brandão LPM, Staehr PA, Bezerra-Neto JF (2016) Seasonal changes in optical properties of two contrasting tropical freshwater systems. *J Limnol.* <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1359>
- Brasil L, Juen L, Giehl N, Cabette H (2017) Effect of Environmental and Temporal Factors on Patterns of Rarity of Ephemeroptera in Stream of the Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology* 46:29–35. <https://doi.org/10.1007/s13744-016-0431-9>
- Brasil LS, De Lima EL, Spigoloni ZA, et al (2020) The habitat integrity index and aquatic insect communities in tropical streams: A meta-analysis. *Ecological Indicators* 116:106495. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106495>
- Brasil LS, Shimano Y, Batista JD, Cabette HSR (2013) Effects of environmental factors on community structure of Leptophlebiidae (Insecta, Ephemeroptera) in Cerrado streams, Brazil. *Iheringia - Serie Zoologia* 103:260–265. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212013000300008>

Braun BM, Bertaso TRN, Pires MM, et al (2018a) Responses of riffle beetle assemblages to deforestation in a semi-deciduous Atlantic Forest remnant. *An Acad Bras Ciênc* 90:2189–2201. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201820160853>

Braun BM, Pires MM, Stenert C, et al (2018b) Effects of riparian vegetation width and substrate type on riffle beetle community structure. *Entomological Science* 21:66–75. <https://doi.org/10.1111/ens.12283>

Bruno CGC, Gonçalves RC, Dos Santos A, et al (2022) The relationship between sediment metal concentration and Odonata (Insecta) larvae assemblage structure in Cerrado streams. *Limnetica* 41:27–41. <https://doi.org/10.23818/limn.41.03>

Burnham KP, Anderson DR (2010) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2. ed., [4. printing]. Springer, New York, NY

Cabral J, Nogueira P, Becegato V, et al (2021a) Environmental Assessment and Toxic Metal-Contamination Level in Surface Sediment of a Water Reservoir in the Brazilian Cerrado. *Water* 13:. <https://doi.org/10.3390/w13081044>

Cabral J, Oliveira S, dos Santos F, et al (2021b) Potentially toxic metal environmental pollution in sediments of a model hydroelectric plant water reservoir in Brazil. *Environmental Earth Sciences* 80:. <https://doi.org/10.1007/s12665-021-09808-y>

Calosi P, Bilton DT, Spicer JJ (2007) The diving response of a diving beetle: effects of temperature and acidification. *Journal of Zoology* 273:289–297. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00326.x>

Castro DMPD, Dolédec S, Callisto M (2018) Land cover disturbance homogenizes aquatic insect functional structure in neotropical savanna streams. *Ecological Indicators* 84:573–582. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.09.030>

Castro DMP, Hughes RM, Callisto M (2013) Effects of flow fluctuations on the daily and seasonal drift of invertebrates in a tropical river. *Ann Limnol - Int J Lim* 49:169–177. <https://doi.org/10.1051/limn/2013051>

Castro E, Veras D, Lustosa G, et al (2021) Effects of Environmental Variables and Habitat Integrity on the Structure of the Aquatic Insect Communities of Streams in the Cerrado-Caatinga Ecotone in Northeastern Brazil. *Neotropical Entomology* 50:21–31. <https://doi.org/10.1007/s13744-020-00816-4>

Castro LHR, Moreira AM, Assad ED (1994) Definição e regionalização dos padrões pluviométricos dos Cerrados brasileiros. p.13–23. In: Assad ED *Chuvras nos Cerrados: análise e espacialização*. Brasília, Embrapa CPAC, Embrapa SPI

Clarkson B, Archangelsky M, Torres PLM, Short AEZ (2018) Family Hydrophilidae. In: Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates*. Elsevier, pp 561–576

Cortezzi SS, Bispo PC, Paciencia GP, Leite RC (2009) Anthropic action influence on aquatic macroinvertebrates in streams from a cerrado region of Southwestern of the State of São Paulo, Brazil. *Iheringia - Serie Zoologia* 99:36–43. <https://doi.org/10.1590/s0073-47212009000100005>

de Resende B, Ferreira V, Juen L, et al (2021) Seasonal fluctuations in the structure of the larval odonate community of a stream in the Cerrado-Amazon forest transition zone. *Aquatic Ecology* 55:861–873. <https://doi.org/10.1007/s10452-021-09865-2>

Ditsche P, Summers AP (2014) Aquatic versus terrestrial attachment: Water makes a difference. *Beilstein J Nanotechnol* 5:2424–2439. <https://doi.org/10.3762/bjnano.5.252>

Dodds WK, Whiles MR (2020) Chapter 24 - Freshwater Ecosystems. In: Dodds WK, Whiles MR (eds) *Freshwater Ecology* (Third Edition). Academic Press, pp 723–764

Dudgeon D (2008) *Tropical Stream Ecology*. Academic Press. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088449-0.X5001-8>

Fernandes AS, Polizei TTS, Casari SA (2023) New species and immatures of the semiaquatic genus *Anchytarsus* Guérin-Méneville, 1843 from Central Brazil (Coleoptera: Dryopoidea: Ptilodactylidae). *Biologia* 78:3441–3461. <https://doi.org/10.1007/s11756-023-01482-8>

Firmiano KR, Castro DMP, Linares MS, Callisto M (2021) Functional responses of aquatic invertebrates to anthropogenic stressors in riparian zones of Neotropical savanna streams. *Science of The Total Environment* 753:141865. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141865>

Giehl N, Cabette H, Dias-Silva K, et al (2020) Variation in the diversity of semiaquatic bugs (Insecta: Heteroptera: Gerromorpha) in altered and preserved veredas. *Hydrobiologia* 847:3497–3510. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04364-1>

Giehl N, Fonseca P, Dias-Silva K, et al (2022) Environmental and Seasonal Effects on Gerridae Assemblages (Heteroptera: Gerromorpha) from a Stream in Brazilian Savannah. *Neotropical Entomology* 51:376–385. <https://doi.org/10.1007/s13744-022-00952-z>

Godoy B, Queiroz L, Lodi S, Oliveira L (2017) Environment and Spatial Influences on Aquatic Insect Communities in Cerrado Streams: the Relative Importance of Conductivity, Altitude, and Conservation Areas. *Neotropical Entomology* 46:151–158. <https://doi.org/10.1007/s13744-016-0452-4>

Godoy B, Queiroz L, Simiao-Ferreira J, et al (2022a) The effect of spatial scale on the detection of environmental drivers on aquatic insect communities in pristine and altered streams of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Tropical Insect Science* 42:2173–2182. <https://doi.org/10.1007/s42690-022-00738-1>

Godoy BS, Valente-Neto F, Queiroz LL, et al (2022b) Structuring functional groups of aquatic insects along the resistance/resilience axis when facing water flow changes. *Ecology and Evolution* 12:. <https://doi.org/10.1002/ece3.8749>

Guzmán DC, Alcocer J, Lara JDC, et al (2022) Organic matter seasonality and ecosystem metabolism in two tropical first-order streams. *Limnetica* 41(2): 325-338. 10.23818/limn.41.19

Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.

Heino J (2005) Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology* 50:1578–1587. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01418.x>

Hernández-Abrams DD, Connelly S, Freeman MC, et al (2023) Seasonal variability in macroinvertebrate assemblages in paired perennial and intermittent streams in Costa Rica. *Hydrobiologia* 850:215–230. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05055-9>

Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1451-1456. available online at: iNEXT: Online Application for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity, <https://chao.shinyapps.io/iNEXTOnline/>

- Inês S. Passos M, Manzo V, Maier CA (2018) Families Dryopidae, Elmidae, and Psephenidae. In: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Elsevier, pp 583–598
- Jäch MA (1998) Annotated check list of aquatic and riparian/littoral beetle families of the world (Coleoptera). In: Jäch MA Water Beetles of China. 2:25–42
- Jäch MA, Balke M (2008) Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:419–442. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9117-y>
- Jami L, Gustafson GT, Steinmann T, et al (2021) Overcoming Drag at the Water-Air Interface Constrains Body Size in Whirligig Beetles. *Fluids* 6:249. <https://doi.org/10.3390/fluids6070249>
- Juen L, de Oliveira-Junior JMB, Shimano Y, et al (2014) Composition and richness of odonata (Insecta) in streams with different levels of conservation in a cerrado-amazonian forest ecotone. *Acta Amazonica* 44:223–233. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000200008>
- Juen L, Nogueira DS, Shimano Y, et al (2013) Concordance between ephemeroptera and trichoptera assemblage in streams from cerrado–amazonia transition. *Annales de Limnologie* 49:129–138. <https://doi.org/10.1051/limn/2013048>
- Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Klink CA, Machado RB (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19:707–713. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>
- Labiberté E, Legendre P, Shipley B (2014) FD: Measuring Functional Diversity (FD) from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology. 1.0-12.3
- Li Z, Jiang X, Wang J, et al (2019a) Multiple facets of stream macroinvertebrate alpha diversity are driven by different ecological factors across an extensive altitudinal gradient. *Ecology and Evolution* 9:1306–1322. <https://doi.org/10.1002/ece3.4841>
- Li Z, Wang J, Liu Z, et al (2019b) Different responses of taxonomic and functional structures of stream macroinvertebrate communities to local stressors and regional factors in a subtropical biodiversity hotspot. *Science of The Total Environment* 655:1288–1300. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.222>
- Linares MS, Faccioli GG, Freitas LM (2013) Benthic macroinvertebrate community structure and seasonal variation in a neotropical stream in the State of Alagoas, Brazil. *Biota Neotrop* 13:50–54. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032013000300006>
- Lopes Dos Santos G, Pereira MG, Delgado RC, et al (2021) Degradation of the Brazilian Cerrado: Interactions with human disturbance and environmental variables. *Forest Ecology and Management* 482:118875. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118875>
- Luiza-Andrade A, Montag LFDA, Juen L (2017) Functional diversity in studies of aquatic macroinvertebrates community. *Scientometrics* 111:1643–1656. <https://doi.org/10.1007/s11192-017-2315-0>
- Malacarne TJ, Machado NR, Moretto Y (2024) Influence of land use on the structure and functional diversity of aquatic insects in neotropical streams. *Hydrobiologia* 851:265–280. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05207-5>

- Martins I, Castro D, Macedo D, et al (2021) Anthropogenic impacts influence the functional traits of Chironomidae (Diptera) assemblages in a neotropical savanna river basin. *Aquatic Ecology* 55:1081–1095. <https://doi.org/10.1007/s10452-021-09884-z>
- Mendes T, Luiza-Andrade A, Cabette H, Juen L (2018) How Does Environmental Variation Affect the Distribution of Dragonfly Larvae (Odonata) in the Amazon-Cerrado Transition Zone in Central Brazil? *Neotropical Entomology* 47:37–45. <https://doi.org/10.1007/s13744-017-0506-2>
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24:867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, et al (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28:167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nogueira D, Cabette H (2011) New records and notes on geographic distribution of Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta) from Mato Grosso State, Brazil. *Biota Neotropica* 11:347–355. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000200033>
- Palhares JCP, Ramos C, Klein JB, et (2007) Medição da vazão em rios pelo método do flutuador. Embrapa Suínos e Aves.
- Pallarés S, Garoffolo D, Rodríguez B, Sánchez-Fernández D (2024) Role of climatic variability in shaping intraspecific variation of thermal tolerance in Mediterranean water beetles. *Insect Science* 31:285–298. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.13241>
- Pallarés S, Verberk W, Bilton D (2021) Plasticity of thermal performance curves in a narrow range endemic water beetle. *Journal of Thermal Biology* 102:. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.103113>
- Qi D, Zhang C, He J, et al (2021) Observation and analysis of diving beetle movements while swimming. *Sci Rep* 11:16581. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-96158-1>
- Qi D, Zhang C, Wu Z, et al (2023) Dynamics and hydrodynamic efficiency of diving beetle while swimming. *Heliyon* 9:e14200. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e14200>
- Ramírez A, Gutiérrez-Fonseca PE (2014) Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *RBT* 62:155. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.15785>
- R Core Team (2024) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Austria, Vienna.
- Ribera I, Foster G (1997) Functional types of diving beetle (Coleoptera: Hygrobiidae and Dytiscidae), as identified by comparative swimming behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:537–558
- Ribera I, Nilsson AN (1995) Morphometric patterns among diving beetles (Coleoptera: Noteridae, Hygrobiidae, and Dytiscidae). *Can J Zool* 73:2343–2360. <https://doi.org/10.1139/z95-275>
- Righi-Cavallaro KO, Roche KF, Froehlich O, Cavallaro MR (2010) Structure of macroinvertebrate communities in riffles of a Neotropical karst stream in the wet and dry seasons. *Acta* 22:306–316. <https://doi.org/10.4322/actalb.02203007>

Romero RDM, Ceneviva-Bastos M, Baviera GH, Casatti L (2013) Community structure of aquatic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera) in Cerrado streams of Paraguay, Paraná, and São Francisco river basins. *Biota Neotrop* 13:97–107. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032013000100011>

Saito VS, Siqueira T, Fonseca-Gessner AAP (2015) Should phylogenetic and functional diversity metrics compose macroinvertebrate multimetric indices for stream biomonitoring? *Hydrobiologia* 745:167–179. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2102-3>

Sano SM, Almeida SP de, Ribeiro JF, Embrapa Cerrados (eds) (2008) *Cerrado: ecologia e flora*, 1st edn. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, DF

Saulino H, Leite-Rossi L, Trivinho-Strixino S (2017) The effect of small reservoirs on chironomid diversity and trait composition in Savanna streams: evidence for Serial Discontinuity Concept. *Hydrobiologia* 793:109–119. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3013-2>

Saulino H, Trivinho-Strixino S (2017) The invasive white ginger lily (*Hedichium coronarium*) simplifies the trait composition of an insect assemblage in the littoral zone of a Savanna reservoir. *Revista Brasileira de Entomologia* 61:60–68. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2016.12.003>

Schowalter, TD (2017) *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*. Academic Press. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803033-2.00002-9>

Segura MO, Valente-Neto F, Fonseca-Gessner AA (2011a) Chave de famílias de Coleoptera aquáticos (Insecta) do Estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotrop* 11:393–412. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000100037>

Segura MO, Valente-Neto F, Fonseca-Gessner AA (2011b) Elmidae (Coleoptera, Byrrhoidea) larvae in the state of São Paulo, Brazil: Identification key, new records and distribution. *ZK* 151:53–73. <https://doi.org/10.3897/zookeys.151.1879>

Seymour RS, Matthews PGD (2013) Physical gills in diving insects and spiders: theory and experiment. *Journal of Experimental Biology* 216:164–170. <https://doi.org/10.1242/jeb.070276>

Sheth SD, Padhye AD, Ghatge HV (2021) Effect of environment on functional traits of co-occurring water beetles. *Ann Limnol - Int J Lim* 57:2. <https://doi.org/10.1051/limn/2020030>

Shimano Y, Cabette HSR, Salles FF, Juen L (2010) Composition and distribution of Ephemeroptera (Insecta) in Cerrado-Amazônia transition area, Brazil. *Iheringia - Serie Zoologia* 100:301–308. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212010000400004>

Shimano Y, Juen L, Salles FF, et al (2013) Environmental and spatial processes determining ephemeroptera (insecta) structures in tropical streams. *Annales de Limnologie* 49:31–41. <https://doi.org/10.1051/limn/2013036>

Silva FAM, Assad EA, Evangelista BA (2008) Caracterização climática do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Informação Tecnológica

Silva LFR, Castro DMP, Juen L, et al (2021) Functional responses of Odonata larvae to human disturbances in neotropical savanna headwater streams. *Ecological Indicators* 133:. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108367>

Sousa EF, Souto RMG, Jacobucci GB (2014) Distribution and seasonal variation of ephemeroptera, plecoptera and trichoptera (arthropoda: Insecta) in different aquatic environments of a cerrado area, state of minas gerais, Brazil. *Bioscience Journal* 30:879–890



- Souto R, Corbi J, Jacobucci G (2019) Aquatic insects as bioindicators of heavy metals in sediments in Cerrado streams. *Limnetica* 38:575–586. <https://doi.org/10.23818/limn.38.33>
- Souza H, Cabette H, Juen L (2011) Baetidae (Insecta, Ephemeroptera) of Cerrado streams in the state of Mato Grosso, Brazil, under different levels of environmental preservation. *Iheringia - Serie Zoologia* 101:181–190
- Tomanova S, Usseglio-Polatera P (2007) Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *freshwater biology* 170:243–255. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0170-0243>
- Tonin A, Boyero L, Bambi P, et al (2020) High within-stream replication is needed to predict litter fluxes in wet-dry tropical streams. *Freshwater Biology* 65:688–697. <https://doi.org/10.1111/fwb.13459>
- Verberk W, Calosi P, Spicer J, et al (2018) Does plasticity in thermal tolerance trade off with inherent tolerance? The influence of setal tracheal gills on thermal tolerance and its plasticity in a group of European diving beetles. *Journal of Insect Physiology* 106:163–171. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2017.12.005>
- Wang J, Hu J, Tang T, et al (2020) Seasonal shifts in the assembly dynamics of benthic macroinvertebrate and diatom communities in a subtropical river. *Ecology and Evolution* 10:692–704. <https://doi.org/10.1002/ece3.5904>
- Wantzen K (2006) Physical pollution: effects of gully erosion on benthic invertebrates in a tropical clear-water stream. *Aquatic Conservation - Marine and Freshwater Ecosystems* 16:733–749. <https://doi.org/10.1002/aqc.813>
- White DS (2009) Coleoptera (Beetles) in Aquatic Ecosystems. In: *Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier, pp 144–156
- Yee DA, Kehl S (2015) Order Coleoptera. In: *Thorpe and Covich's Freshwater Invertebrates*. Elsevier, pp 1003–1042
- Yokoyama E, Paciência GDP, Bispo PDC, et al (2012) Does environmental seasonality affect the faunal composition of Ephemeroptera and Trichoptera in a Cerrado stream from southeastern Brazil? *Ambiência* 8:73–84. <https://doi.org/10.5777/ambiencia.2012.01.06>
- Zuluaga (2015) How ecological communities are structured: A review on ecological assembly rules. *Revista EIA* 12:27–53

### Material suplementar

**Table S1** Model result for environmental variables measured in the rainy and dry seasons. SE: standard error for random effect;  $X^2$ : Chi squared value; df: degrees of freedom; T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity.

| Response variable | Predictor variables | P-value | Random effect variance  | SE                     | $X^2$  | df    | p                     |
|-------------------|---------------------|---------|-------------------------|------------------------|--------|-------|-----------------------|
| pH                | Season              | ns      | 0.1904                  | 0.4364                 | 1,2403 | 1, 31 | 0.2654                |
| T                 |                     | ***     | 0.0722                  | 0.2688                 | 196.11 | 1, 31 | $2.2 \times 10^{-16}$ |
| COM               |                     | ns      | 0.3104                  | 0.5572                 | 2.2774 | 1, 31 | 0.1313                |
| DO                |                     | ***     | $2.208 \times 10^{-10}$ | $1.486 \times 10^{-5}$ | 11.584 | 1, 31 | 0.0007                |
| Flow rate         |                     | ns      | 0.4354                  | 0.6599                 | 0.2412 | 1, 31 | 0.6234                |

Significance codes: ns: no significance; \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$

**Table S2.** Morphospecies of adult and larvae aquatic beetles collected in both seasons.

| ADULTS     |                            |            |              | LARVAE     |                        |            |              |
|------------|----------------------------|------------|--------------|------------|------------------------|------------|--------------|
| Family     | Morphospecie               | Dry season | Rainy season | Family     | Morphospecie           | Dry season | Rainy season |
| Dryopidae  | <i>Dryops</i> sp.1         | 2          | 2            | Dryopidae  | <i>Dryopidae</i> sp.1  | 1          | 2            |
|            | <i>Pelonomus</i> sp.1      | 15         | 2            |            | <b>Total</b>           | <b>1</b>   | <b>2</b>     |
|            | <b>Total</b>               | <b>17</b>  | <b>4</b>     |            |                        |            |              |
| Dytiscidae | <i>Meridiorhantus</i> sp.1 | 3          | 1            | Dytiscidae | <i>Cibystrini</i> sp.1 | 2          | 1            |
|            | <i>Laccophilus</i> sp.1    | 12         | 9            |            | Hydrophirinae sp.1     | 0          | 28           |
|            | Laccophilinae sp.1         | 19         | 7            |            | Dytiscidae sp.1        | 0          | 10           |
|            | Dytiscidae sp.1            | 28         | 1            |            | Dytiscidae sp.2        | 1          | 111          |
|            |                            |            |              |            | Dytiscidae sp.3        | 0          | 10           |

|                          |   |    |
|--------------------------|---|----|
| <i>Vatellus</i> sp.      | 9 | 2  |
| Dytiscidae sp.2          | 5 | 4  |
| Dytiscidae sp.3          | 1 | 1  |
| Dytiscidae sp.4          | 1 | 4  |
| Dytiscidae sp.5          | 3 | 2  |
| <i>Thermonectus</i> sp.  | 0 | 1  |
| <i>Copelatus</i> sp.1    | 2 | 40 |
| <i>Laccophilus</i> sp.2  | 4 | 7  |
| <i>Desmopachria</i> sp.1 | 2 | 1  |
| Dytiscidae sp.6          | 0 | 10 |
| <i>Desmopachria</i> sp.2 | 0 | 3  |
| Dytiscidae sp.7          | 1 | 3  |
| <i>Hydaticus</i> sp.1    | 0 | 1  |
| <i>Laccodytes</i> sp.    | 0 | 1  |
| <i>Hydaticus</i> sp.2    | 0 | 1  |
| <i>Copelatus</i> sp.2    | 0 | 1  |
| Dytiscidae sp.8          | 4 | 0  |
| Dytiscidae sp.9          | 2 | 0  |
| Dytiscidae sp.10         | 2 | 0  |
| Dytiscidae sp.11         | 2 | 0  |
| Dytiscidae sp.12         | 4 | 0  |

|                                |           |            |
|--------------------------------|-----------|------------|
| Dytiscidae sp.4                | 6         | 8          |
| Cibystrini sp.2                | 0         | 1          |
| Cibystrini sp.3                | 1         | 1          |
| Bidessini sp.1                 | 0         | 1          |
| Laccophilinae<br>sp.1          | 0         | 1          |
| Dytiscidae sp.5                | 0         | 1          |
| <b>Total</b>                   | <b>10</b> | <b>173</b> |
| Elmidae <i>Stegoelmis</i> sp.1 | 5         | 23         |
| Elmidae sp.1                   | 0         | 3          |
| Elmidae sp.2                   | 3         | 118        |
| Elmidae sp.3                   | 16        | 37         |
| Elmidae sp.4                   | 2         | 1          |
| Hexacylloepu<br>s sp.1         | 20        | 120        |
| Elmidae sp.5                   | 2         | 8          |
| Elmidae sp.6                   | 12        | 19         |
| Elmidae sp.7                   | 2         | 9          |
| <i>Stegoelmis</i> sp.2         | 0         | 13         |
| Elmidae sp.8                   | 3         | 2          |
| Elmidae sp.9                   | 0         | 78         |
| Elmidae sp.10                  | 1         | 1          |
| Elmidae sp.11                  | 0         | 4          |

|         |                  |            |            |
|---------|------------------|------------|------------|
|         | Dytiscidae sp.13 | 4          | 0          |
|         | Dytiscidae sp.14 | 2          | 0          |
|         | Dytiscidae sp.15 | 3          | 0          |
|         | Dytiscidae sp.16 | 1          | 0          |
|         | Dytiscidae sp.17 | 1          | 0          |
|         | Dytiscidae sp.18 | 1          | 0          |
|         | Dytiscidae sp.19 | 7          | 0          |
|         | Dytiscidae sp.20 | 1          | 0          |
|         | Dytiscidae sp.21 | 1          | 0          |
|         | Dytiscidae sp.22 | 1          | 0          |
|         | <b>Total</b>     | <b>126</b> | <b>100</b> |
| Elmidae | Elmidae sp.1     | 0          | 2          |
|         | Elmidae sp.2     | 4          | 4          |
|         | Elmidae sp.3     | 4          | 4          |
|         | Elmidae sp.4     | 18         | 17         |
|         | Elmidae sp.5     | 23         | 52         |
|         | Elmidae sp.6     | 0          | 4          |
|         | Elmidae sp.7     | 0          | 4          |
|         | Elmidae sp.8     | 0          | 1          |
|         | Elmidae sp.9     | 1          | 1          |
|         | Elmidae sp.10    | 2          | 1          |
|         | Elmidae sp.11    | 0          | 2          |

|           |                |           |            |
|-----------|----------------|-----------|------------|
|           | Elmidae sp.12  | 0         | 1          |
|           | Elmidae sp.13  | 0         | 1          |
|           | Elmidae sp.14  | 8         | 1          |
|           | Elmidae sp.15  | 0         | 4          |
|           | Elmidae sp.16  | 3         | 1          |
|           | Elmidae sp.17  | 2         | 2          |
|           | Elmidae sp.18  | 0         | 2          |
|           | Elmidae sp.19  | 0         | 13         |
|           | Elmidae sp.20  | 0         | 6          |
|           | Elmidae sp.21  | 0         | 12         |
|           | Elmidae sp.22  | 0         | 1          |
|           | Elmidae sp.23  | 0         | 2          |
|           | Elmidae sp.24  | 0         | 1          |
|           | Elmidae sp.25  | 8         | 0          |
|           | Elmidae sp.26  | 1         | 0          |
|           | Elmidae sp.27  | 2         | 0          |
|           | Elmidae sp.28  | 3         | 0          |
|           | <b>Total</b>   | <b>93</b> | <b>483</b> |
| Gyrinidae | Gyrinidae sp.1 | 0         | 3          |
|           | Gyrinidae sp.2 | 0         | 8          |
|           | Gyrinidae sp.3 | 0         | 3          |
|           | Gyrinidae sp.4 | 2         | 0          |

|               |    |   |                 |                         |          |           |
|---------------|----|---|-----------------|-------------------------|----------|-----------|
| Elmidae sp.12 | 2  | 1 |                 | <b>Total</b>            | 2        | <b>14</b> |
| Elmidae sp.13 | 1  | 1 | Hydrophilidae   | Hydrophilidae<br>sp.1   | 1        | 0         |
| Elmidae sp.14 | 0  | 2 |                 | Hydrophilidae<br>sp.2   | 2        | 0         |
| Larinae sp.1  | 18 | 0 |                 | <b>Total</b>            | <b>3</b> | <b>0</b>  |
| Elmidae sp.15 | 16 | 0 | Lutrochidae     | Lutrochidae<br>sp.1     | 0        | 6         |
| Elmidae sp.16 | 8  | 0 |                 | Lutrochidae<br>sp.2     | 0        | 4         |
| Larinae sp.2  | 26 | 0 |                 | Lutrochidae<br>sp.3     | 0        | 1         |
| Elmidae sp.17 | 8  | 0 |                 | Lutrochidae<br>sp.4     | 1        | 1         |
| Elmidae sp.18 | 3  | 0 |                 | Lutrochidae<br>sp.5     | 0        | 2         |
| Elmidae sp.19 | 1  | 0 |                 | Lutrochidae<br>sp.6     | 1        | 0         |
| Elmidae sp.20 | 5  | 0 |                 | Lutrochidae<br>sp.7     | 1        | 0         |
| Elmidae sp.21 | 1  | 0 |                 | <b>Total</b>            | <b>3</b> | <b>14</b> |
| Elmidae sp.22 | 7  | 0 | Psephenidae     | Psephenidae<br>sp.1     | 0        | 1         |
| Elmidae sp.23 | 6  | 0 |                 | Psephenidae<br>sp.2     | 1        | 2         |
| Elmidae sp.24 | 1  | 0 |                 | Psephenidae<br>sp.3     | 4        | 3         |
| Elmidae sp.25 | 3  | 0 |                 | <b>Total</b>            | <b>5</b> | <b>6</b>  |
| Elmidae sp.26 | 15 | 0 | Ptilodactylidae | Ptilodactylidae<br>sp.1 | 1        | 7         |

|               |                    |            |            |
|---------------|--------------------|------------|------------|
|               | Elmidae sp.27      | 1          | 0          |
|               | Elmidae sp.28      | 3          | 0          |
|               | Elmidae sp.29      | 1          | 0          |
|               | Elmidae sp.30      | 1          | 0          |
|               | Elmidae sp.31      | 2          | 0          |
|               | <b>Total</b>       | <b>181</b> | <b>96</b>  |
| Gyrinidae     | Gyrinidae sp.1     | 177        | 188        |
|               | Gyrinidae sp.2     | 30         | 32         |
|               | Gyrinidae sp.3     | 5          | 8          |
|               | Gyrinidae sp.4     | 3          | 1          |
|               | <b>Total</b>       | <b>215</b> | <b>229</b> |
| Hydraenidae   | Hydraenidae sp.1   | 8          | 0          |
|               | <b>Total</b>       | <b>8</b>   | <b>0</b>   |
| Hydrochidae   | Hydrochidae sp.1   | 2          | 0          |
|               | Hydrochidae sp.2   | 1          | 0          |
|               | <b>Total</b>       | <b>3</b>   | <b>0</b>   |
| Hydrophilidae | Hydrophilidae sp.1 | 0          | 34         |
|               | Hydrophilidae sp.2 | 37         | 19         |
|               | Hydrophilidae sp.3 | 0          | 1          |
|               | Hydrophilidae sp.4 | 1          | 2          |
|               | Hydrophilidae sp.5 | 0          | 3          |

|           |                      |           |           |
|-----------|----------------------|-----------|-----------|
|           | Ptilodactylidae sp.2 | 0         | 2         |
|           | Ptilodactylidae sp.3 | 2         | 0         |
|           | <b>Total</b>         | <b>3</b>  | <b>9</b>  |
| Scirtidae | Scirtidae sp.1       | 11        | 10        |
|           | Scirtidae sp.2       | 0         | 3         |
|           | Scirtidae sp.3       | 10        | 42        |
|           | Scirtidae sp.4       | 1         | 4         |
|           | Scirtidae sp.5       | 1         | 1         |
|           | Scirtidae sp.6       | 0         | 1         |
|           | <b>Total</b>         | <b>23</b> | <b>61</b> |

|                     |   |    |
|---------------------|---|----|
| Hydrophilidae sp.6  | 1 | 1  |
| Hydrophilidae sp.7  | 1 | 24 |
| Hydrophilidae sp.8  | 0 | 35 |
| Hydrophilidae sp.9  | 3 | 1  |
| Hydrophilidae sp.10 | 0 | 19 |
| Hydrophilidae sp.11 | 0 | 4  |
| Hydrophilidae sp.12 | 2 | 1  |
| Hydrophilidae sp.13 | 0 | 8  |
| Hydrophilidae sp.14 | 0 | 3  |
| Hydrophilidae sp.15 | 0 | 26 |
| Hydrophilidae sp.16 | 0 | 13 |
| Hydrophilidae sp.17 | 0 | 4  |
| Hydrophilidae sp.18 | 0 | 1  |
| Hydrophilidae sp.19 | 0 | 3  |
| Hydrophilidae sp.20 | 0 | 1  |
| Hydrophilidae sp.21 | 0 | 1  |
| Hydrophilidae sp.22 | 0 | 1  |
| Hydrophilidae sp.23 | 0 | 1  |
| Hydrophilidae sp.24 | 0 | 1  |
| Hydrophilidae sp.25 | 8 | 0  |
| Hydrophilidae sp.26 | 1 | 0  |
| Hydrophilidae sp.27 | 1 | 0  |

|               |                         |           |            |
|---------------|-------------------------|-----------|------------|
|               | Hydrophilidae sp.28     | 5         | 0          |
|               | Hydrophilidae sp.29     | 10        | 0          |
|               | <b>Total</b>            | <b>70</b> | <b>207</b> |
| Lutrochidae   | Lutrochidae sp.1        | 2         | 4          |
|               | Lutrochidae sp.2        | 3         | 0          |
|               | <b>Total</b>            | <b>3</b>  | <b>4</b>   |
| Noteridae     | Noteridae sp.1          | 0         | 1          |
|               | Noteridae sp.2          | 0         | 2          |
|               | <i>Suphisellus</i> sp.1 | 0         | 2          |
|               | Noteridae sp.3          | 6         | 0          |
|               | <b>Total</b>            | <b>6</b>  | <b>5</b>   |
| Scirtidae     | Scirtidae sp.1          | 0         | 3          |
|               | Scirtidae sp.2          | 0         | 8          |
|               | Scirtidae sp.3          | 0         | 8          |
|               | <b>Total</b>            | <b>0</b>  | <b>19</b>  |
| Staphylinidae | Staphylinidae sp.1      | 0         | 1          |
|               | Staphylinidae sp.2      | 4         | 0          |
|               | <b>Total</b>            | <b>1</b>  | <b>1</b>   |

**Table S3.** Models results for adult aquatic beetles in rainy and dry seasons. SE: standard error for random effect; X2: Chi squared value; df: degrees of freedom; T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: rainfall.



| Season | Response variable | Predictor variables      | Effect             | P-value | Random effect variance | SE                    | X2      | df    | p      | AICc     | Delta AICc | wi     |
|--------|-------------------|--------------------------|--------------------|---------|------------------------|-----------------------|---------|-------|--------|----------|------------|--------|
| Both   | Richness          | no significant variables |                    |         |                        |                       |         |       |        |          |            |        |
|        | Abundance         | pH                       | - (Rainy), + (Dry) | *       | 1.748 <sup>e-09</sup>  | 4.180 <sup>e-05</sup> | 8.0868  | 2, 30 | 0.0175 | 367.3113 | 0.0000     | 0.1957 |
| Dry    | Richness          | T                        | +                  | *       | 1.548 <sup>e-10</sup>  | 1.244 <sup>e-05</sup> | 4.1810  | 1, 10 | 0.0409 | 127.3818 | 0.5674     | 0.0534 |
|        |                   | pH                       | +                  | *       | 1.548 <sup>e-10</sup>  | 1.244 <sup>e-05</sup> | 5.8220  | 1, 10 | 0.0158 | 127.3818 | 0.5674     | 0.0534 |
|        |                   | CON                      | -                  | *       | 1.548 <sup>e-10</sup>  | 1.244 <sup>e-05</sup> | 3.9375  | 1, 10 | 0.0472 | 127.3818 | 0.5674     | 0.0534 |
|        | Abundance         | pH                       | +                  | **      | 4.937 <sup>e-10</sup>  | 2.222 <sup>e-05</sup> | 8.6774  | 1, 11 | 0.0032 | 179.8127 | 0.0000     | 0.1623 |
| Rainy  | Richness          | CON                      | +                  | *       | 2.226 <sup>e-10</sup>  | 1.492 <sup>e-05</sup> | 11.836  | 1, 11 | 0.0048 | 123.9486 | 0.0426     | 0.2263 |
|        |                   | ↑PRECIP and ↓↓Flow rate  | -                  | **      | 2.226 <sup>e-10</sup>  | 1.492 <sup>e-05</sup> | 10.1186 | 1, 11 | 0.0015 | 123.9486 | 0.0426     | 0.2263 |
|        |                   | ↑PRECIP and ↑Flow rate   | +                  | **      | 2.226 <sup>e-10</sup>  | 1.492 <sup>e-05</sup> | 10.1186 | 1, 11 | 0.0015 | 123.9486 | 0.0426     | 0.2263 |
|        | Abundance         | PRECIP                   | -                  | **      | 2.546 <sup>e-10</sup>  | 1.596 <sup>e-05</sup> | 8.4302  | 1, 11 | 0.0037 | 191.4092 | 0.0000     | 0.0727 |

Significance codes: ns: no significance; \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$

**Table S4.** Models results for aquatic beetles larvae in rainy and dry seasons. SE: standard error for random effect; X2: Chi squared value; df: degrees of freedom; T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: rainfall.

| Season | Response variable | Predictor variables      | Effect | P-value | Random effect variance | SE                    | X2      | df    | p                     | AICc     | Delta AICc | wi     |
|--------|-------------------|--------------------------|--------|---------|------------------------|-----------------------|---------|-------|-----------------------|----------|------------|--------|
| Both   | Richness          | T                        | +      | ***     | 0.1326                 | 0.3641                | 28.9708 | 2, 29 | 5.118 <sup>e-07</sup> | 218.6846 | 0.0000     | 0.4336 |
|        |                   | DO                       | +      | *       | 0.1326                 | 0.3641                | 8.5822  | 2, 29 | 0.0137                | 218.6846 | 0.0000     | 0.4336 |
|        | Abundance         | T                        | +      | ***     | 0.4543                 | 0.6740                | 25.307  | 2, 28 | 3.197 <sup>e-06</sup> | 309.1658 | 0.0000     | 0.2958 |
|        |                   | DO                       | +      | **      | 0.4543                 | 0.6740                | 12.033  | 2, 28 | 0.0024                | 309.1658 | 0.0000     | 0.2958 |
| Dry    | Richness          | T                        | +      | ***     | 8.197 <sup>e-11</sup>  | 9.054 <sup>e-06</sup> | 19.8940 | 1, 11 | 8.186 <sup>e-06</sup> | 98.4966  | 0.0000     | 0.1540 |
|        |                   | pH                       | +      | ns      | 8.197 <sup>e-11</sup>  | 9.054 <sup>e-06</sup> | 3.8019  | 1, 11 | 0.0512                | 98.4966  | 0.0000     | 0.1540 |
|        | Abundance         | no significant variables |        |         |                        |                       |         |       |                       |          |            |        |
| Rainy  | Richness          | T                        | +      | **      | 0.2377                 | 0.4875                | 9.9038  | 1, 11 | 0.0017                | 130.7214 | 0.0000     | 0.1088 |

|           |     |   |    |        |        |        |       |        |          |        |        |
|-----------|-----|---|----|--------|--------|--------|-------|--------|----------|--------|--------|
| Abundance | DO  | + | *  | 0.2377 | 0.4875 | 6.2277 | 1, 11 | 0.0126 | 130.7214 | 0.0000 | 0.1088 |
|           | T   | + | ** | 0.6313 | 0.7945 | 7.8738 | 1, 9  | 0.0050 | 189.9762 | 0.4935 | 0.0525 |
|           | DO  | + | *  | 0.6313 | 0.7945 | 4.6370 | 1, 9  | 0.0313 | 189.9762 | 0.4935 | 0.0525 |
|           | CON | + | ns | 0.6313 | 0.7945 | 1.5394 | 1, 9  | 0.2147 | 189.9762 | 0.4935 | 0.0525 |

Significance codes: ns: no significance; \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$

**Table S5.** Models results for adult aquatic beetles functional diversity in rainy and dry seasons. SE: standard error for random effect; X2: Chi squared value; df: degrees of freedom; T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: rainfall.

| Season | Response variable | Predictor variables      | Effect             | P-value | Random effect variance | SE                    | X2      | df    | p                     | AIC      | AICc   | wi     |
|--------|-------------------|--------------------------|--------------------|---------|------------------------|-----------------------|---------|-------|-----------------------|----------|--------|--------|
| Both   | FRic              | CON                      | + (Rainy), - (Dry) | *       | 1.725 <sup>e-08</sup>  | 0.0002                | 7.6501  | 2, 27 | 0.0218                | 247.7186 | 0.0000 | 0.2548 |
|        | FEve              | DO                       | +                  | *       | 0.0063                 | 0.0796                | 9.0906  | 2, 25 | 0.0106                | -29.4828 | 0.0000 | 0.2599 |
|        |                   | pH                       | + (Rainy), - (Dry) | ns      | 0.0063                 | 0.0796                | 4.3430  | 2, 25 | 0.1140                | -29.4828 | 0.0000 | 0.2599 |
|        | FDiv              | T                        | -                  | ***     | 0.0084                 | 0.0918                | 16.3072 | 2, 25 | 0.0003                | -22.0521 | 0.0000 | 0.3241 |
|        |                   | CON                      | +                  | ns      | 0.0084                 | 0.0918                | 2.8416  | 2, 25 | 0.2415                | -22.0521 | 0.0000 | 0.3241 |
|        | RaoQ              | DO                       | +                  | *       | 0.0307                 | 0.1751                | 7.6914  | 2, 31 | 0.0214                | 189.2015 | 0.0000 | 0.1938 |
| Dry    | FRic              | CON                      | -                  | ***     | 1.517 <sup>e-10</sup>  | 1.232 <sup>e-05</sup> | 26.727  | 1, 12 | 2.343 <sup>e-07</sup> | 139.6009 | 0.3648 | 0.1053 |
|        | FEve              | pH                       | -                  | *       | 7.495 <sup>e-13</sup>  | 8.657 <sup>e-07</sup> | 4.2109  | 1, 10 | 0.0402                | -22.7773 | 0.0000 | 0.1445 |
|        |                   | Flow rate                | -                  | *       | 7.495 <sup>e-13</sup>  | 8.657 <sup>e-07</sup> | 4.6513  | 1, 10 | 0.0310                | -22.7773 | 0.0000 | 0.1445 |
|        | FDiv              | no significant variables |                    |         |                        |                       |         |       |                       |          |        |        |
| Rainy  | RaoQ              | CON                      | -                  | **      | 2.845 <sup>e-11</sup>  | 5.334 <sup>e-06</sup> | 8.4905  | 1, 12 | 0.0036                | 0.1106   | 0.5720 | 0.1106 |
|        | FRic              | T:DO                     | -                  | ns      | 2.000 <sup>e-10</sup>  | 1.414 <sup>e-05</sup> | 3.5332  | 1, 7  | 0.0601                | 114.1003 | 0.0000 | 0.1258 |
|        |                   | PRECIP                   | -                  | *       | 2.000 <sup>e-10</sup>  | 1.414 <sup>e-05</sup> | 4.6813  | 1, 7  | 0.0305                | 114.1003 | 0.0000 | 0.1258 |
|        | FDiv              | PRECIP                   | +                  | **      | 0.0063                 | 0.0795                | 7.3931  | 1, 6  | 0.0065                | -1.0907  | 0.0000 | 0.1122 |

|      |           |   |    |                       |                       |        |       |        |         |        |        |
|------|-----------|---|----|-----------------------|-----------------------|--------|-------|--------|---------|--------|--------|
|      | pH        | + | ns | 0.0063                | 0.0795                | 0.2718 | 1, 6  | 0.6021 | -1.0907 | 0.0000 | 0.1122 |
|      | CON       | + | ns | 0.0063                | 0.0795                | 2.7523 | 1, 6  | 0.0971 | -1.0907 | 0.0000 | 0.1122 |
| FEve | PRECIP    | - | ns | 0.0088                | 0.0939                | 0.8498 | 1, 6  | 0.3566 | 2.8410  | 0.0000 | 0.2085 |
|      | DO        | + | *  | 0.0088                | 0.0939                | 5.0252 | 1, 6  | 0.0250 | 2.8410  | 0.0000 | 0.2085 |
|      | Flow rate | + | ns | 0.0088                | 0.0939                | 1.4493 | 1, 6  | 0.2286 | 2.8410  | 0.0000 | 0.2085 |
| RaoQ | DO        | + | *  | 2.283 <sup>e-09</sup> | 4.778 <sup>e-05</sup> | 6.2403 | 1, 10 | 0.0125 | 99.4346 | 0.0000 | 0.0853 |
|      | CON       | + | ns | 2.283 <sup>e-09</sup> | 4.778 <sup>e-05</sup> | 3.7013 | 1, 10 | 0.0544 | 99.4346 | 0.0000 | 0.0853 |

Significance codes: ns: no significance; \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$

**Table S6.** Models results for larvae aquatic beetles functional diversity in rainy and dry seasons. SE: standard error for random effect; X2: Chi squared value; df: degrees of freedom; T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: rainfall.

| Season | Response variable | Predictor variables      | Effect             | P-value | Random effect variance | SE                    | X2      | df    | p         | AIC      | AICc   | Wi     |
|--------|-------------------|--------------------------|--------------------|---------|------------------------|-----------------------|---------|-------|-----------|----------|--------|--------|
| Both   | FRic              | DO                       | +                  | **      | 1.976 <sup>e-10</sup>  | 1.406 <sup>e-05</sup> | 12.7219 | 2, 16 | 0.0017    | 132.2273 | 0.0000 | 0.1755 |
| Both   | FRic              | CON                      | -                  | ns      | 1.976 <sup>e-10</sup>  | 1.406 <sup>e-05</sup> | 3.5119  | 2, 16 | 0.1727    | 132.2273 | 0.0000 | 0.1755 |
| Both   | FEve              | DO                       | - (Rainy), + (Dry) | ***     | 0.0040                 | 0.0630                | 21.685  | 2, 15 | 1.955e-05 | -29.7638 | 0.0000 | 0.6852 |
| Both   | FEve              | pH                       | + (Rainy), - (Dry) | **      | 0.0040                 | 0.0630                | 11.500  | 2, 15 | 0.0032    | -29.7638 | 0.0000 | 0.6852 |
| Both   | FDiv              | DO                       | + (Rainy), - (Dry) | *       | 0.0023                 | 0.0479                | 6.2024  | 2, 15 | 0.0450    | -38.7611 | 0.0000 | 0.1648 |
| Both   | FDiv              | CON                      | +                  | *       | 0.0023                 | 0.0479                | 6.0556  | 2, 15 | 0.0484    | -38.7611 | 0.0000 | 0.1648 |
| Both   | RaoQ              | no significant variables |                    |         |                        |                       |         |       |           |          |        |        |
| Dry    | FRic              | DO                       | +                  | *       | 1.185 <sup>e-09</sup>  | 3.442 <sup>e-05</sup> | 5.2501  | 1, 7  | 0.0219    | 88.09690 | 0.2120 | 0.1680 |
| Dry    | FEve              | T                        | -                  | *       | 1.071 <sup>e-12</sup>  | 1.035 <sup>e-06</sup> | 3.8548  | 1, 5  | 0.0496    | -15.8677 | 0.0000 | 0.2680 |
| Dry    | FEve              | pH                       | -                  | **      | 1.071 <sup>e-12</sup>  | 1.035 <sup>e-06</sup> | 6.9373  | 1, 5  | 0.0084    | -15.8677 | 0.0000 | 0.2680 |
| Dry    | FDiv              | T                        | +                  | ns      | 1.296 <sup>e-12</sup>  | 1.139 <sup>e-06</sup> | 0.6212  | 1, 4  | 0.4306    | -14.6175 | 0.0000 | 0.2143 |
| Dry    | FDiv              | CON                      | +                  | **      | 1.296 <sup>e-12</sup>  | 1.139 <sup>e-06</sup> | 7.0002  | 1, 4  | 0.0081    | -14.6175 | 0.0000 | 0.2143 |
| Dry    | FDiv              | Flow rate                | -                  | *       | 1.296 <sup>e-12</sup>  | 1.139 <sup>e-06</sup> | 4.6244  | 1, 4  | 0.0315    | -14.6175 | 0.0000 | 0.2143 |

|       |      |                          |   |    |                       |                       |         |      |        |          |        |        |
|-------|------|--------------------------|---|----|-----------------------|-----------------------|---------|------|--------|----------|--------|--------|
| Dry   | RaoQ | no significant variables |   |    |                       |                       |         |      |        |          |        |        |
| Rainy | FRic | no significant variables |   |    |                       |                       |         |      |        |          |        |        |
| Rainy | FEve | PRECIP                   | + | *  | 1.503 <sup>e-14</sup> | 1.226 <sup>e-07</sup> | 6.5070  | 1, 1 | 0.0107 | -1.3152  | 0.0000 | 0.2043 |
| Rainy | FEve | DO                       | - | *  | 1.503 <sup>e-14</sup> | 1.226 <sup>e-07</sup> | 4.2090  | 1, 1 | 0.0402 | -1.3152  | 0.0000 | 0.2043 |
| Rainy | FEve | Flow rate                | + | *  | 1.503 <sup>e-14</sup> | 1.226 <sup>e-07</sup> | 5.0939  | 1, 1 | 0.0240 | -1.3152  | 0.0000 | 0.2043 |
| Rainy | FDiv | T                        | + | ns | 0.0008                | 0.0279                | 0.2176  | 1, 1 | 0.6409 | -22.6951 | 0.0000 | 0.1933 |
| Rainy | FDiv | DO                       | + | *  | 0.0008                | 0.0279                | 3.9683  | 1, 1 | 0.0464 | -22.6951 | 0.0000 | 0.1933 |
| Rainy | FDiv | CON                      | + | ** | 0.0008                | 0.0279                | 10.2015 | 1, 1 | 0.0014 | -22.6951 | 0.0000 | 0.1933 |
| Rainy | RaoQ | PRECIP                   | + | ns | 0.1349                | 0.3673                | 2.4448  | 1, 8 | 0.1179 | 102.4083 | 0.0000 | 0.1205 |
| Rainy | RaoQ | DO                       | + | *  | 0.1349                | 0.3673                | 4.2196  | 1, 8 | 0.0400 | 102.4083 | 0.0000 | 0.1205 |
| Rainy | RaoQ | pH                       | - | *  | 0.1349                | 0.3673                | 4.0262  | 1, 8 | 0.0448 | 102.4083 | 0.0000 | 0.1205 |

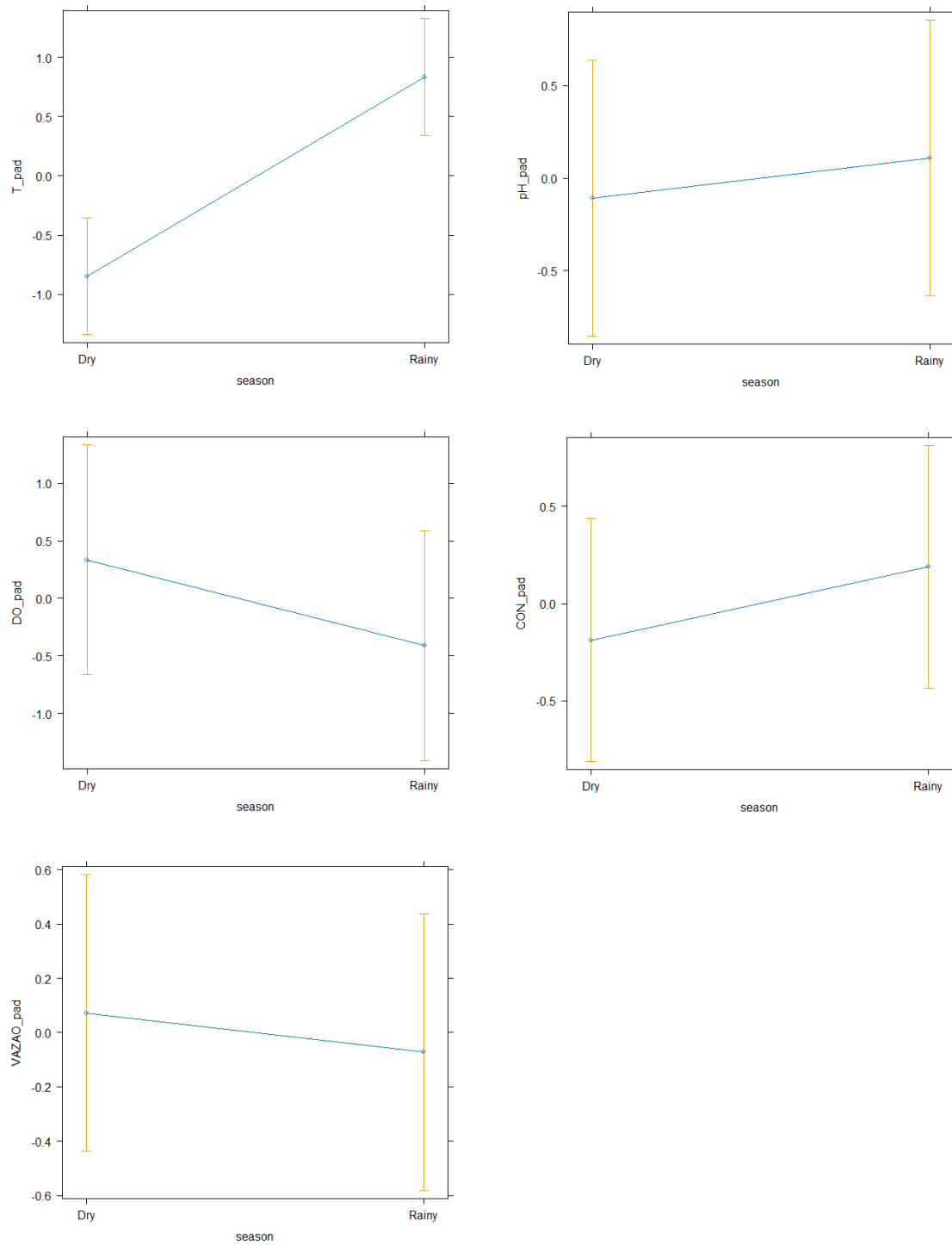
Significance codes: ns: no significance; \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$

**Table S7.** Environmental variables measured for each collection site.

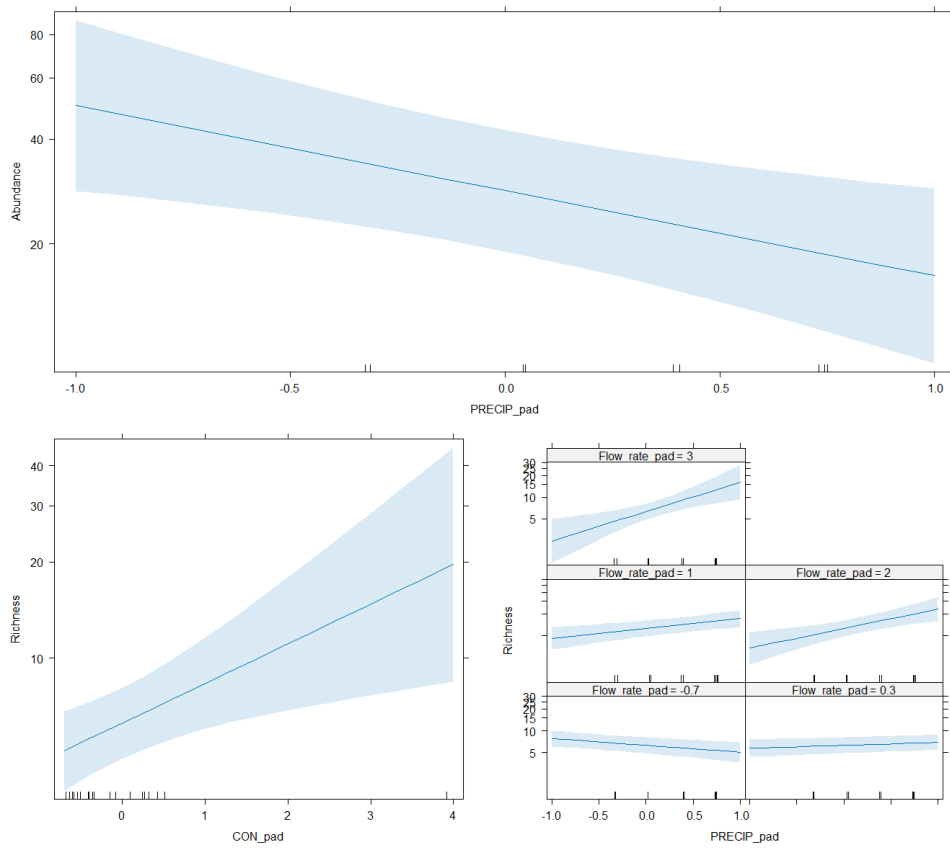
| Stream           | Season | Rainfall (mm) | Temperature (°C) | pH   | Dissolved oxygen<br>(mg/l) | Electrical Conductivity<br>(uS) | Flow rate x10 <sup>-3</sup> (m3/s) |
|------------------|--------|---------------|------------------|------|----------------------------|---------------------------------|------------------------------------|
| Fumal            | Rainy  | 0             | 24.47            | 7.45 | 6.4                        | 470                             | 75.06                              |
| Vereda Grande    | Rainy  | 0             | 26.13            | 5.78 | 3.8                        | 124.6                           | 2.98                               |
| Capetinga        | Rainy  | 0.5           | 23.97            | 8.01 | 6                          | 17.2                            | 1.27                               |
| Poço d'Água      | Rainy  | 0             | 22.87            | 8.01 | 7                          | 20.7                            | 12.78                              |
| Ribeirão Bananal | Rainy  | 0             | 24.43            | 7.65 | 7.6                        | 99.6                            | 49.65                              |
| Fumal            | Rainy  | 10            | 24.33            | 7.16 | 6.4                        | 96.8                            | 63.3                               |
| Vereda Grande    | Rainy  | 10            | 22.7             | 6.44 | 4.6                        | 7.8                             | 5.08                               |
| Capetinga        | Rainy  | 1.5           | 24.37            | 7.72 | 7.9                        | 21.2                            | 75.61                              |
| Poço d'Água      | Rainy  | 6             | 23               | 7.4  | 7                          | 36.2                            | 19.73                              |
| Ribeirão Bananal | Rainy  | 6             | 24.9             | 7    | 6.5                        | 116                             | 78.35                              |
| Capetinga        | Rainy  | 14.5          | 22.37            | 7.85 | 6.6                        | 3.6                             | 243.3                              |
| Poço d'Água      | Rainy  | 8             | 22.77            | 8.36 | 5.8                        | 30.5                            | 26.1                               |
| Ribeirão Bananal | Rainy  | 8             | 23.37            | 7.2  | 5.4                        | 37.8                            | 152.61                             |
| Fumal            | Rainy  | 12            | 24.47            | 7.57 | 6                          | 64.7                            | 3.93                               |

|                  |       |      |       |      |      |       |        |
|------------------|-------|------|-------|------|------|-------|--------|
| Vereda Grande    | Rainy | 12   | 23.75 | 6.45 | 4.2  | 11.1  | 76.45  |
| Capetinga        | Rainy | 15.5 | 22.73 | 7.51 | 6.5  | 57.6  | 5.15   |
| Poço d'Água      | Rainy | 14   | 22.57 | 7.4  | 6.2  | 32.1  | 2.2    |
| Ribeirão Bananal | Rainy | 14   | 22.9  | 7.07 | 6.1  | 105.1 | 2.77   |
| Fumal            | Rainy | 12   | 23.43 | 6.88 | 5.6  | 82.5  | 3.6    |
| Vereda Grande    | Rainy | 12   | 23.83 | 6.55 | 4.4  | 13.3  | 8.32   |
| Poço d'Água      | Dry   | 0    | 17.8  | 7.94 | 7    | 4.6   | 60.54  |
| Ribeirão Bananal | Dry   | 0    | 17.8  | 6.57 | 8.8  | 88.7  | 81.16  |
| Capetinga        | Dry   | 0    | 15.83 | 7.92 | 8    | 7.6   | 12.04  |
| Fumal            | Dry   | 0    | 22.1  | 6.88 | 8.5  | 111.9 | 95.85  |
| Vereda Grande    | Dry   | 0    | 18.57 | 5.64 | 4.2  | 9.8   | 3.16   |
| Poço d'Água      | Dry   | 0    | 17.17 | 8.43 | 7.4  | 4.9   | 95.84  |
| Ribeirão Bananal | Dry   | 0    | 16.97 | 6.75 | 7.5  | 62.6  | 100.18 |
| Capetinga        | Dry   | 0    | 14.9  | 8.46 | 11.9 | 3.0   | 10.14  |
| Fumal            | Dry   | 0    | 21.23 | 7.34 | 6.7  | 93.0  | 69.91  |
| Vereda Grande    | Dry   | 0    | 18.3  | 7.55 | 5.4  | 5.3   | 1.66   |
| Poço d'Água      | Dry   | 0    | 18.17 | 7.03 | 8.3  | 3.5   | 61.56  |
| Ribeirão Bananal | Dry   | 0    | 17.73 | 6.63 | 6.8  | 103.3 | 123.45 |
| Capetinga        | Dry   | 0    | 15.07 | 8.24 | 8.2  | 2.6   | 4.63   |
| Fumal            | Dry   | 0    | 21.13 | 6.85 | 5.5  | 123.5 | 96.74  |
| Vereda Grande    | Dry   | 0    | 16.97 | 5.52 | 4.6  | 6.8   | 1.02   |
| Poço d'Água      | Dry   | 0    | 16.67 | 6.80 | 7.8  | 5.1   | 45.98  |
| Ribeirão Bananal | Dry   | 0    | 17.3  | 7.15 | 9.3  | 116.4 | 88.90  |
| Capetinga        | Dry   | 0    | 15.67 | 8.38 | 8.3  | 8.7   | 2.94   |
| Fumal            | Dry   | 0    | 23.03 | 6.80 | 5.5  | 81.5  | 105.75 |
| Vereda Grande    | Dry   | 0    | 19.63 | 5.04 | 3.7  | 5.4   | 0.76   |

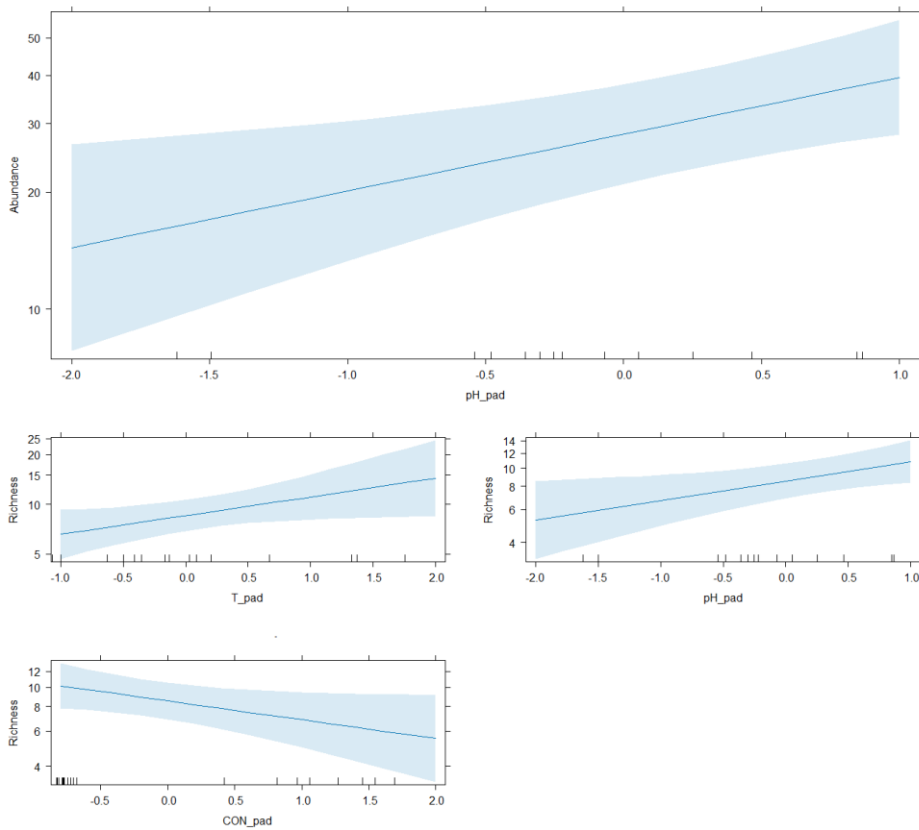
---



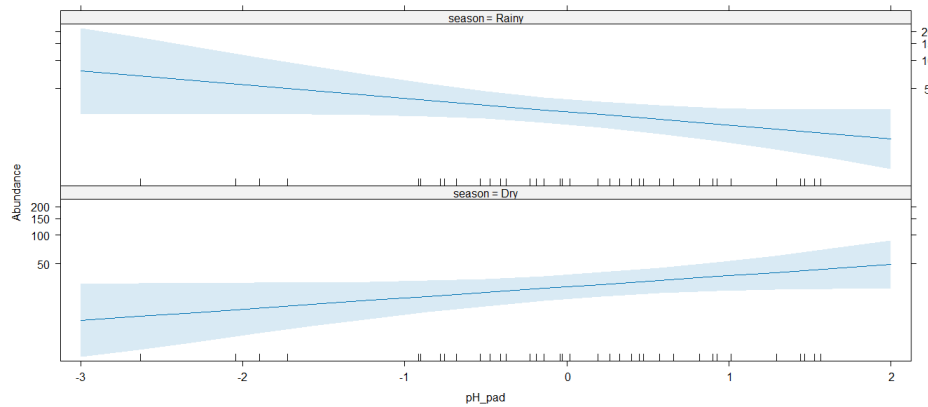
**Fig. S1** Effect plots for generalized linear mixed models for environmental variables measured in the rainy and dry seasons. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: conductivity; VAZAO: flow rate. Variable values are on a standardized scale (<sub>pad</sub>).



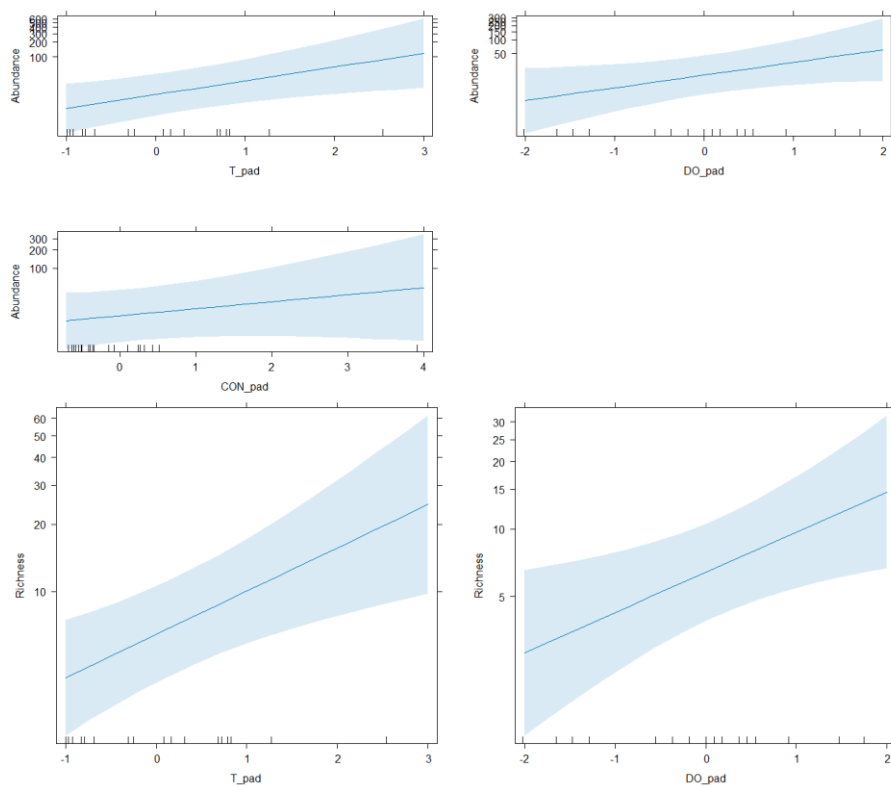
**Fig. S2** Effect plots for generalized linear mixed models for adult aquatic beetle abundance and richness in the rainy season. PRECIP: rainfall; CON: conductivity. Variables values are on a standardized scale (\_pad).



**Fig. S3** Effect plots for generalized linear mixed models for adult aquatic beetle abundance and richness in the dry season. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity. Variables values are on a standardized scale (\_pad).

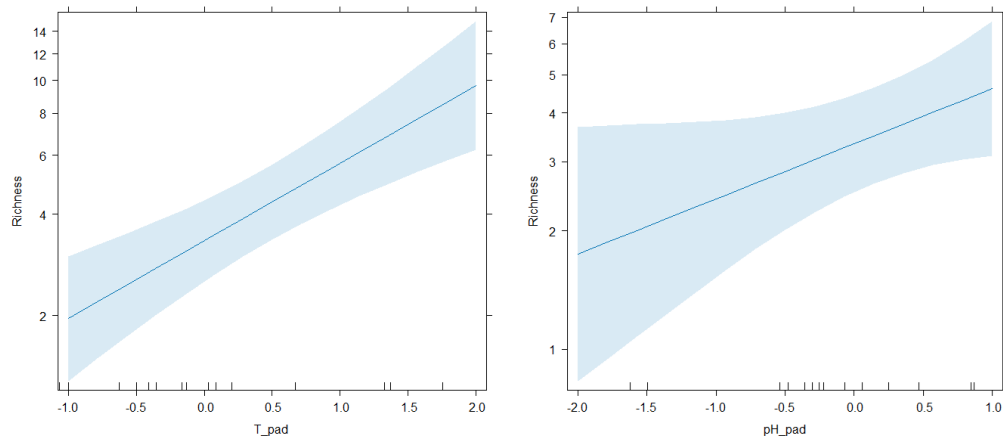


**Fig. S4** Effect plots for generalized linear mixed models for adult aquatic beetle abundance in both seasons. Variables values are on a standardized scale (\_pad).

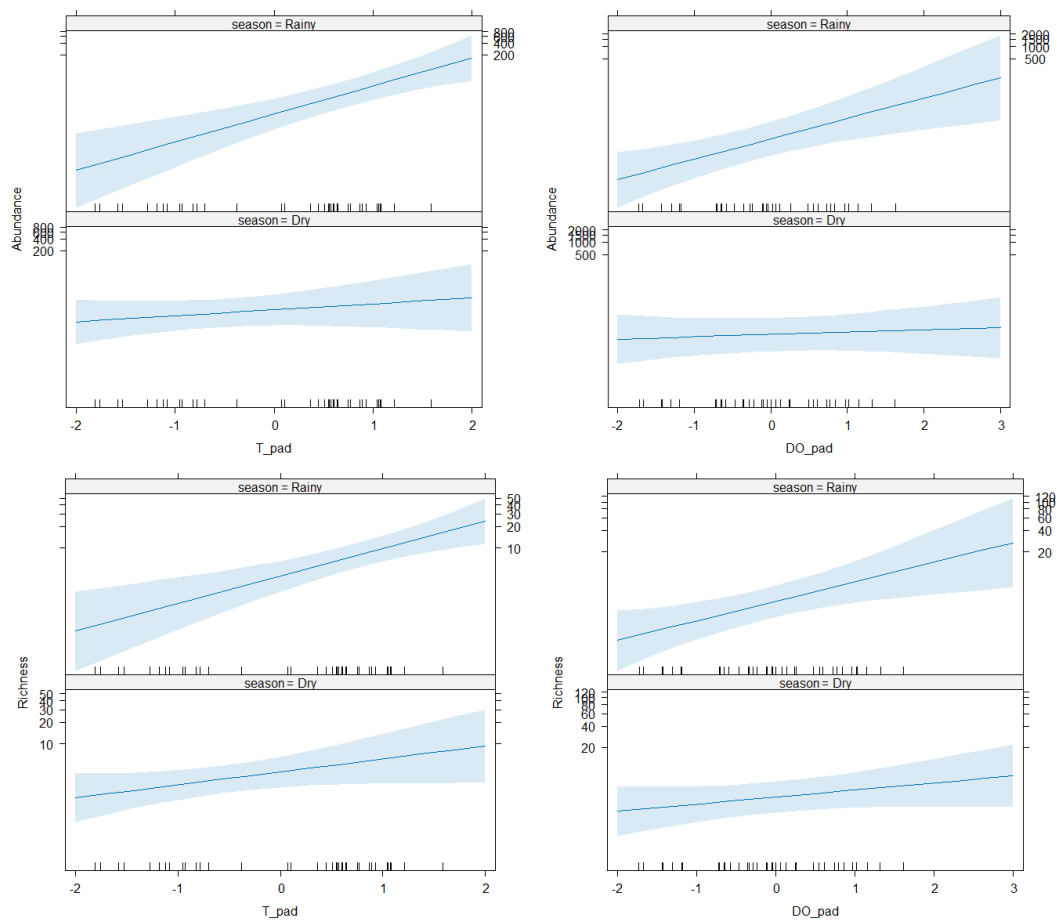


**Fig. S5** Effect plots for generalized linear mixed models for larvae aquatic beetle abundance and richness in the rainy season. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity. Variables values are on a standardized scale (\_pad).

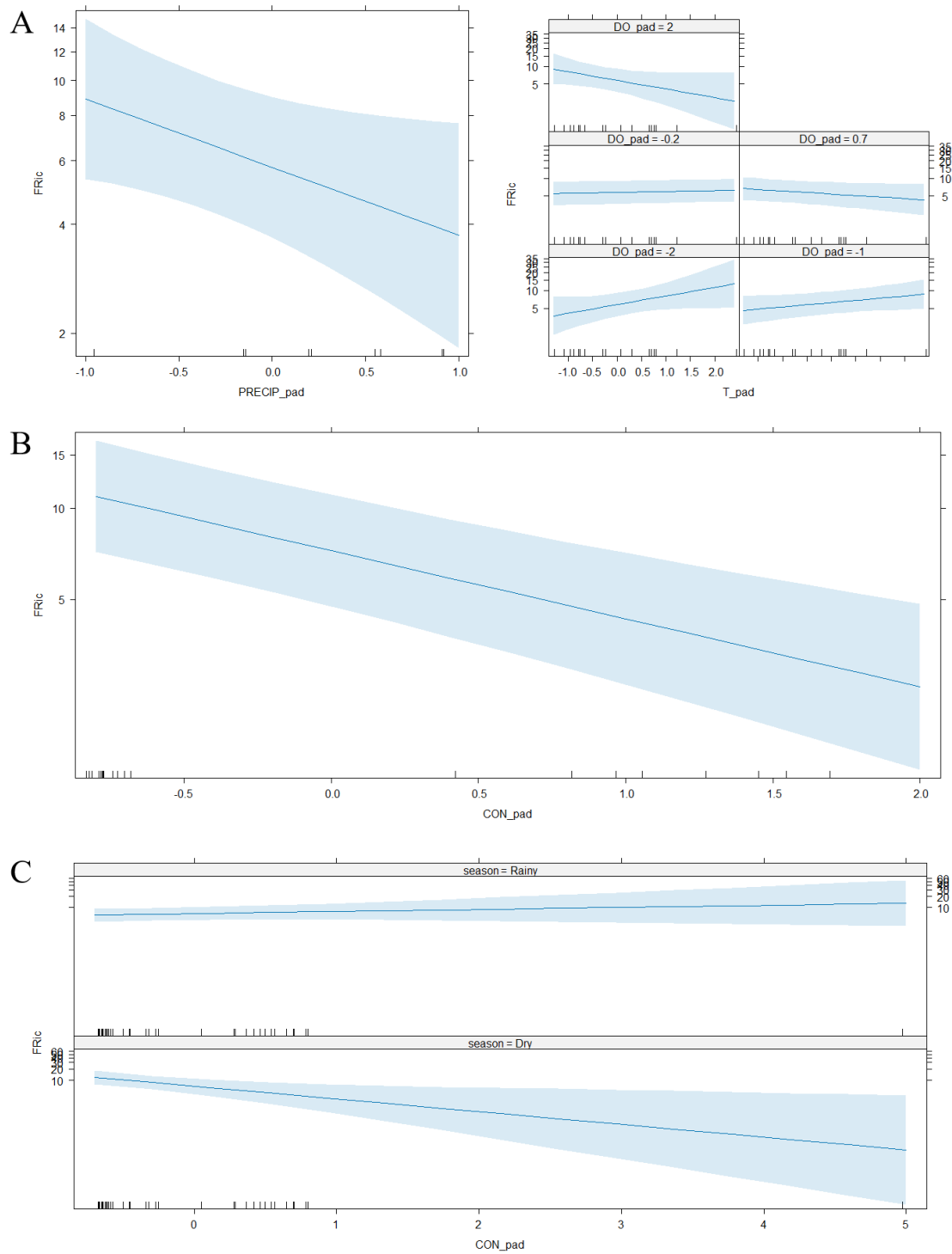




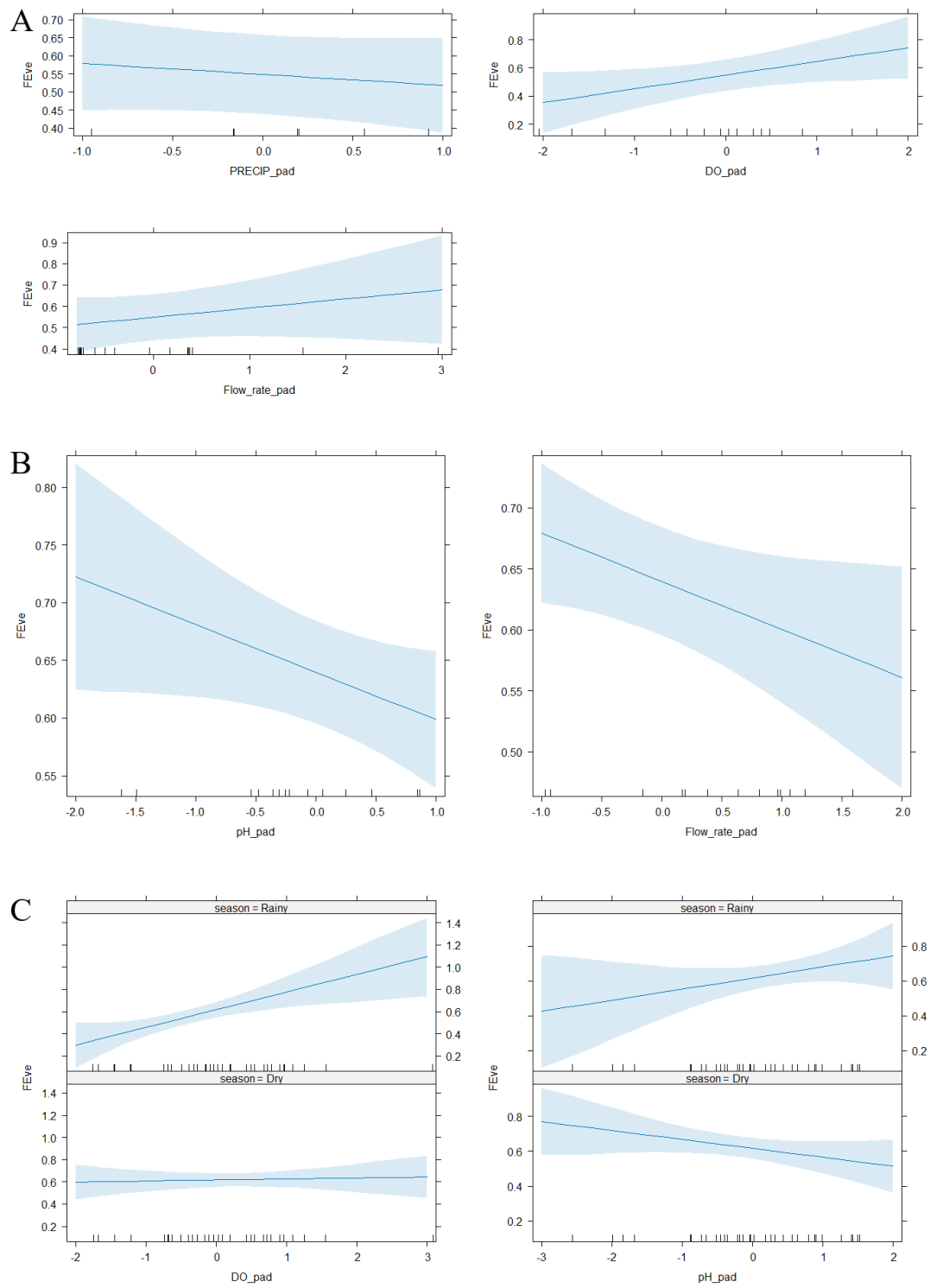
**Fig. S6** Effect plots for generalized linear mixed models for larvae aquatic beetle richness in the dry season. T: water temperature. Variables values are on a standardized scale ( $\_pad$ ).



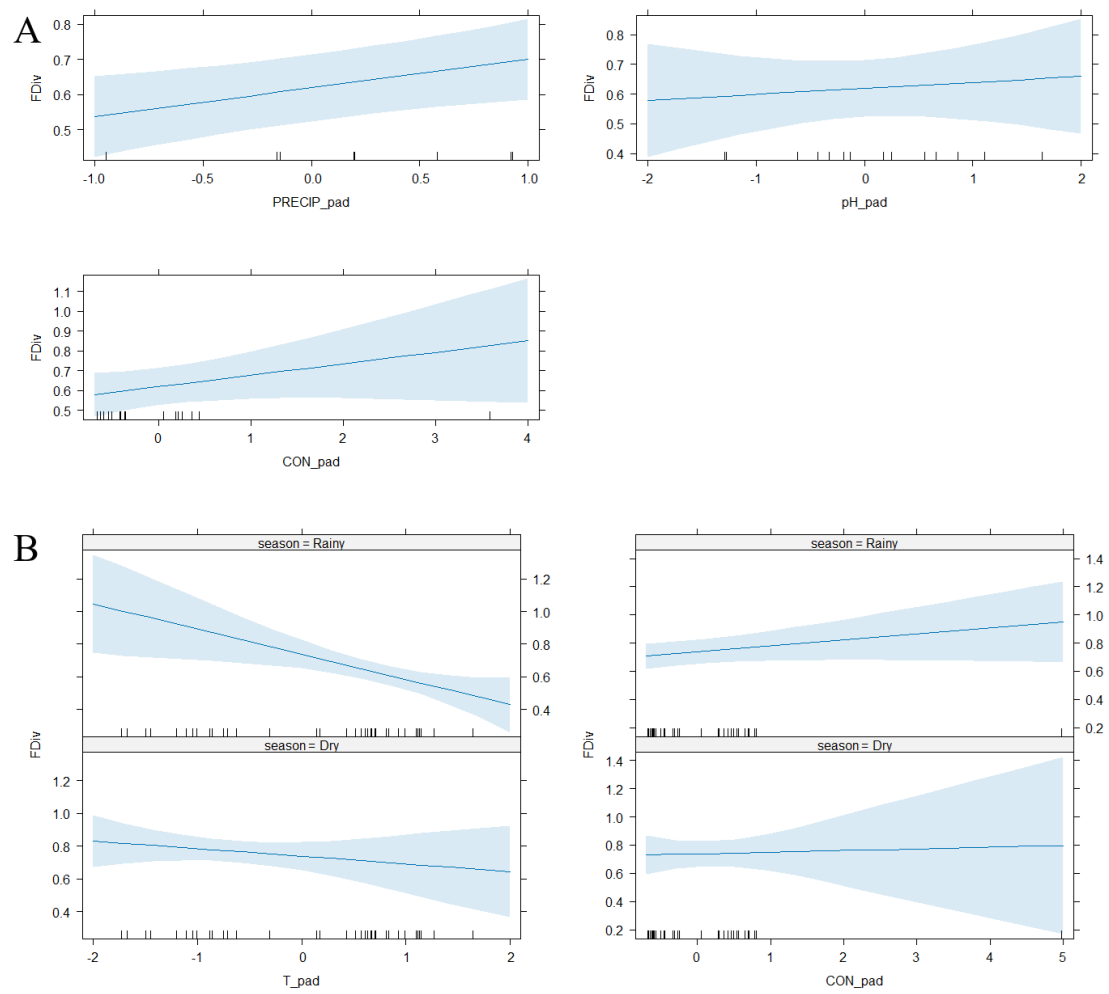
**Fig. S7** Effect plots for generalized linear mixed models for larvae aquatic beetle abundance and richness in both seasons. T: water temperature; DO: dissolved oxygen. Variables values are on a standardized scale ( $\_pad$ ).



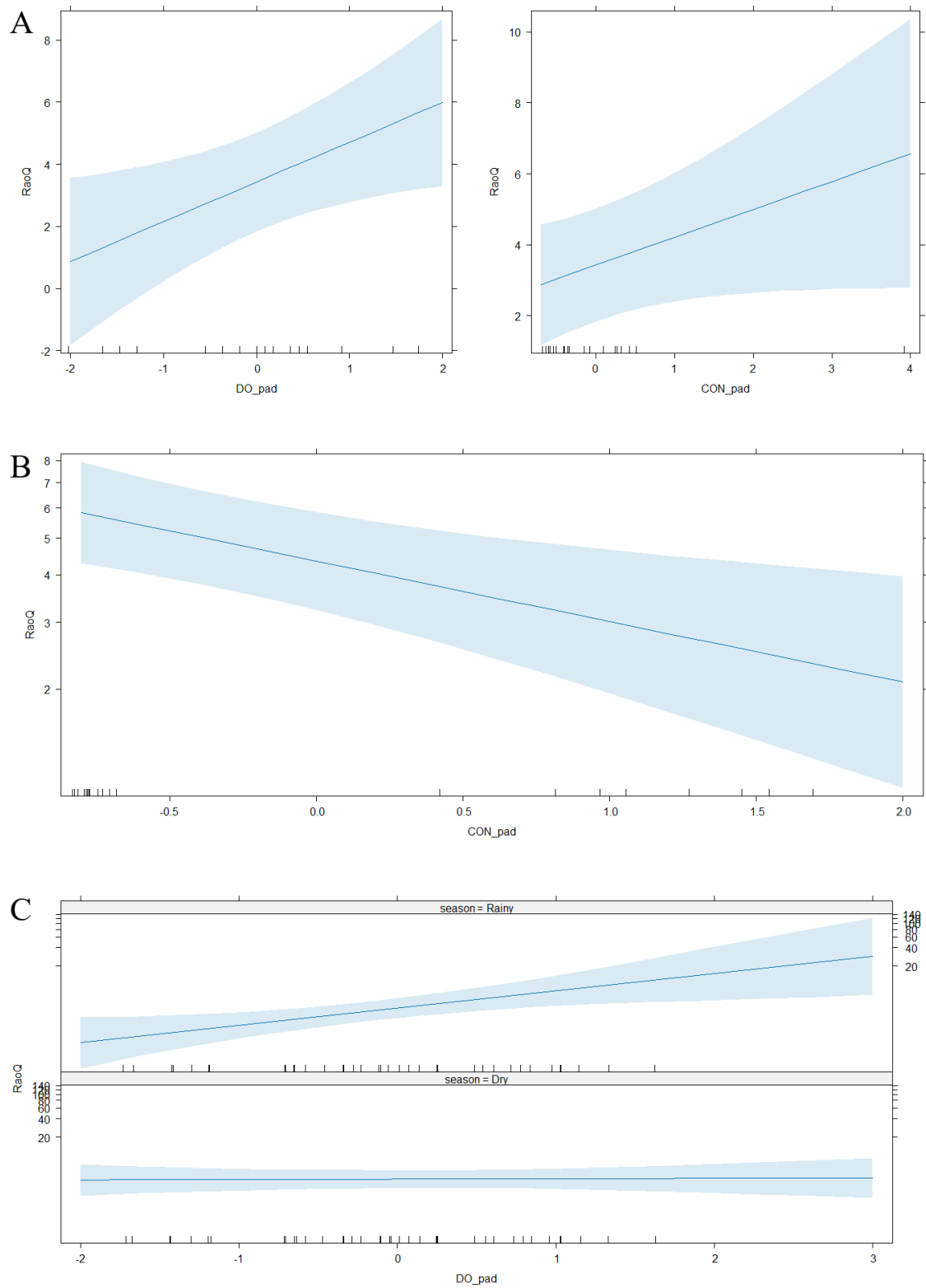
**Fig. S8** Effect plots for generalized linear mixed models for FRic of adult aquatic beetles. A: rainy season, B: dry season; and C: both seasons. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: precipitation. Variables values are on a standardized scale (\_pad).



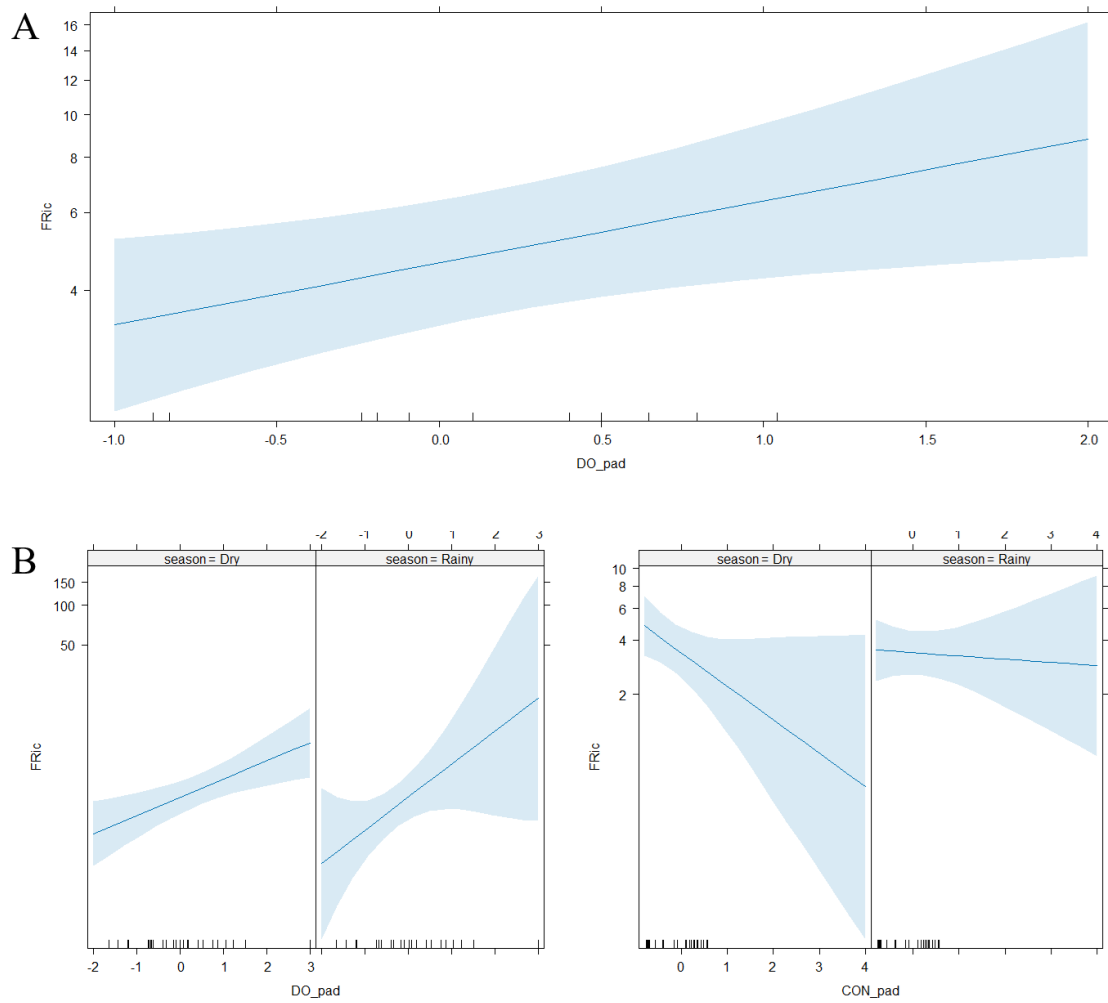
**Fig. S9** Effect plots for generalized linear mixed models for FEve of adult aquatic beetles. A: rainy season, B: dry season; and C: both seasons. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: precipitation. Variables values are on a standardized scale (\_pad).



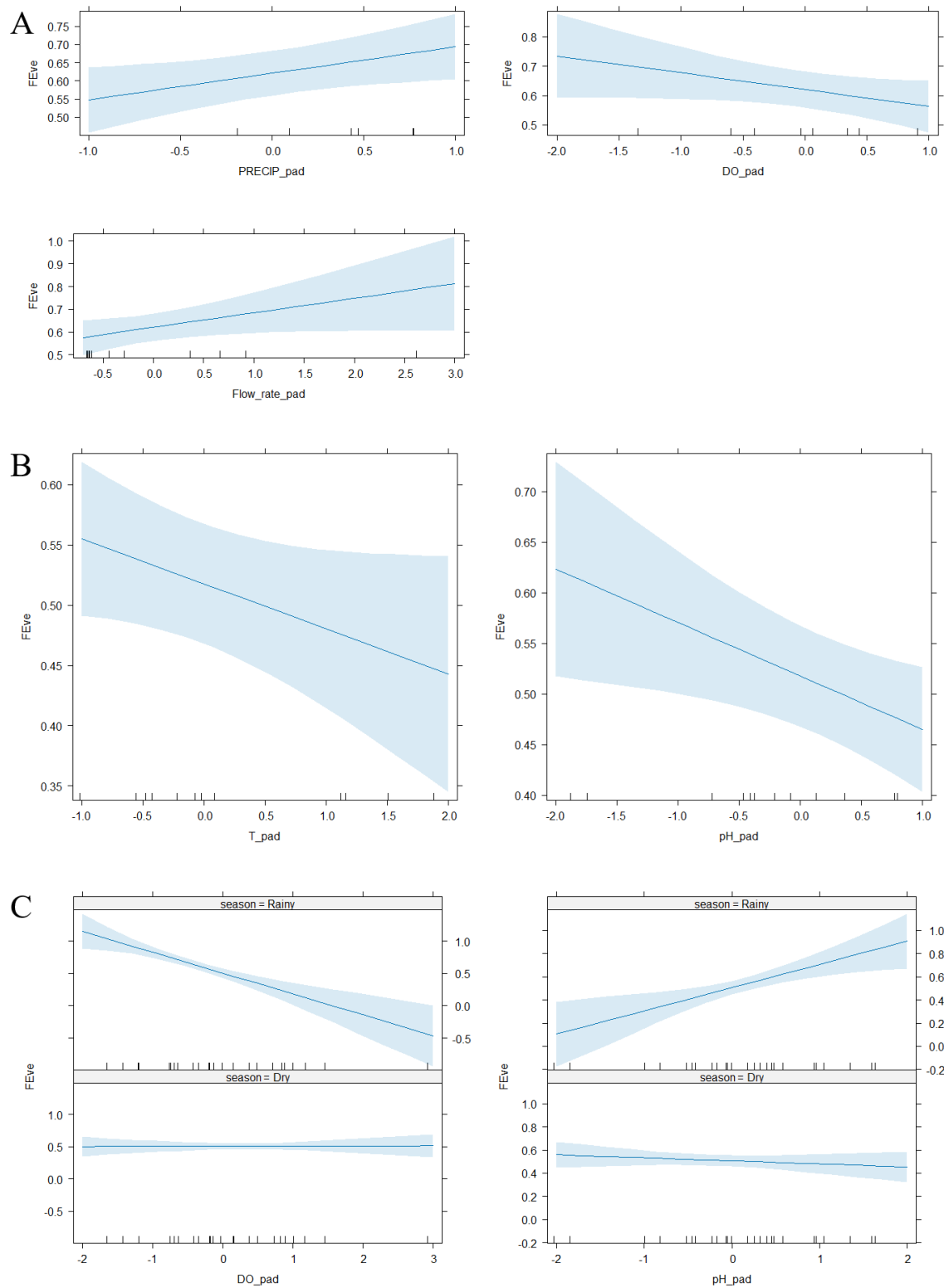
**Fig. S10** Effect plots for generalized linear mixed models for FDiv of adult aquatic beetles. A: rainy season, B: both seasons. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: precipitation. Variables values are on a standardized scale (pad).



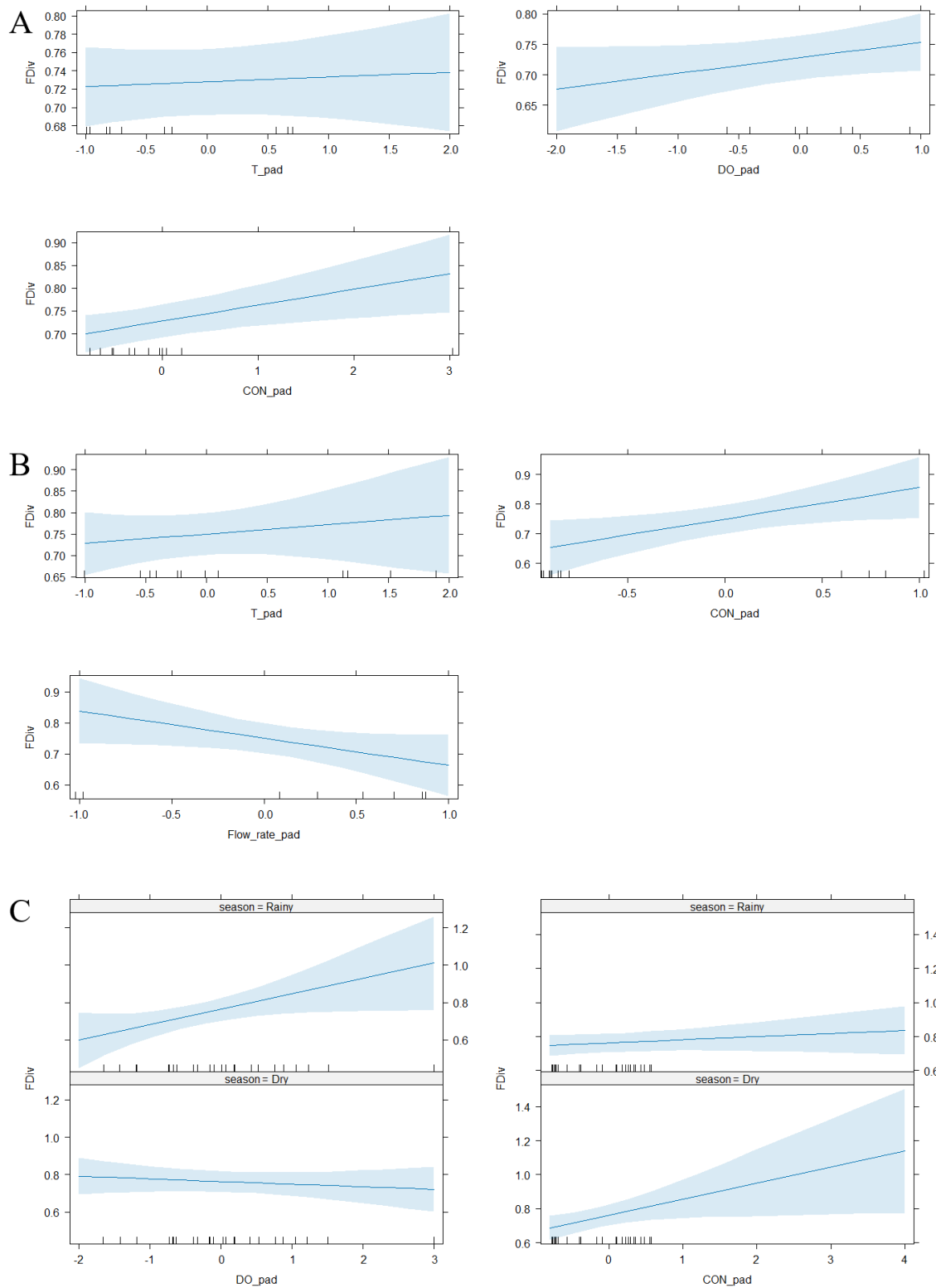
**Fig. S11** Effect plots for generalized linear mixed models for RaoQ of adult aquatic beetles. A: rainy season, B: dry season; and C: both seasons. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: precipitation. Variables values are on a standardized scale (\_pad).



**Fig. S12** Effect plots for generalized linear mixed models for FRic of larvae aquatic beetles. A: dry season; and B: both seasons. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: precipitation. Variables values are on a standardized scale ( $\_pad$ ).

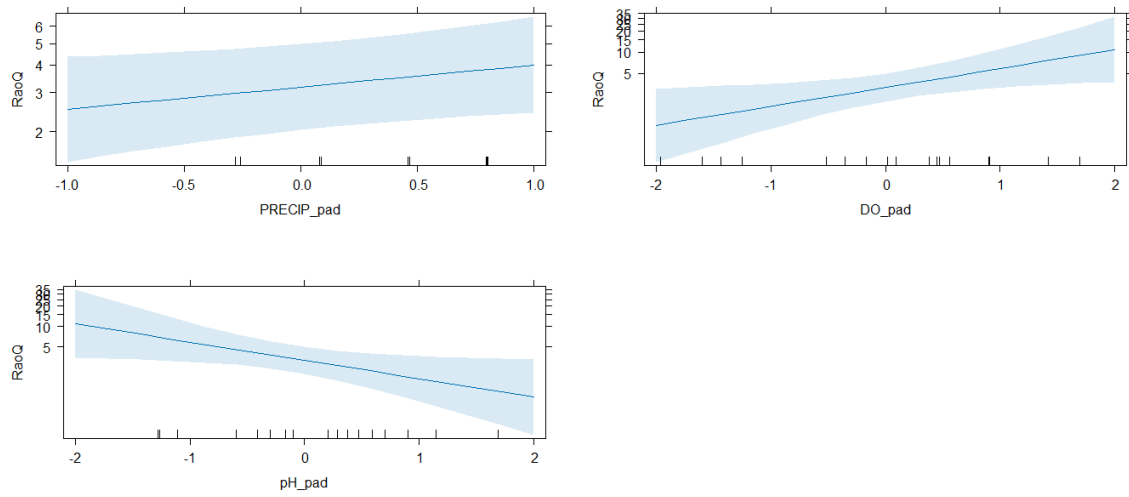


**Fig. S13** Effect plots for generalized linear mixed models for FEve of larvae aquatic beetles. A: rainy season; B: dry season; and C: both seasons. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: precipitation. Variables values are on a standardized scale (\_pad).



**Fig. S14** Effect plots for generalized linear mixed models for FDiv of larvae aquatic beetles. A: rainy season; B: dry season; and C: both seasons. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: precipitation. Variables values are on a standardized scale (\_pad).





**Fig. S15** Effect plots for generalized linear mixed models for RaoQ of larvae aquatic beetles. in the rainy season. T: water temperature; DO: dissolved oxygen; CON: water conductivity; PRECIP: precipitation. Variables values are on a standardized scale (\_pad).

## CAPÍTULO 2

### MECANISMO DE MONTAGEM DA ASSEMBLEIA DE BESOUROS AQUÁTICOS NAS ESTAÇÕES CHUVOSA E SECA DO CERRADO

**Resumo:** O uso de traços fenotípicos no estudo da ecologia permite entender como o ambiente atua sobre as características morfológicas das espécies. Besouros aquáticos são insetos que apresentam diferentes adaptações para a vida na água, como corpo em formato hidrodinâmico, pernas natatórias e respiração por bolha de gás ou plastrão. As estações do ano impõem diferentes condições ambientais, que afetam tanto as funções ecossistêmicas quanto a composição de espécies, atuando como barreiras que filtram as características favorecendo que algumas sejam mais abundantes. Esse trabalho propõe responder: (i) qual o mecanismo de montagem da assembleia de besouros aquáticos em uma savana neotropical como o Cerrado nas estações seca e chuvosa, e (ii) qual(is) variável ambiental e traço(s) fenotípico(s) melhor explicam a ocorrência das espécies em cada estação. Utilizamos modelos nulos baseados em estrutura de redes e modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) para responder a estas perguntas. Encontramos que o mecanismo de montagem da assembleia de besouros aquáticos adultos na estação chuvosa é estocástico, enquanto para adultos na estação seca e larvas em ambas as estações o mecanismo de montagem é filtragem ambiental. As variáveis ambientais pH e temperatura da água foram significativas na probabilidade de ocorrência das espécies com traços como dilatação do metafêmur, grupo alimentar funcional, tamanho e largura do pronoto. A temperatura da água, pH e condutividade isoladamente foram significativas para a distribuição de espécies entre os sítios, o que sugere que o ambiente influencia a montagem e características presentes nas assembleias desse grupo.

**Palavras-chave:** regras de montagem, sazonalidade, savana neotropical, filtragem ambiental, mecanismos estocásticos, mecanismos determinísticos.

#### Introdução

As comunidades locais são formadas por restrições históricas, capacidade de dispersão dos organismos, fatores ambientais e dinâmica entre as espécies (Keddy 1992; Belyea and Lancaster 1999). As estações do ano impõem diferentes condições ambientais, que afetam tanto as funções ecossistêmicas quanto as espécies que as desempenham, atuando como barreiras que filtram as características de forma que algumas se tornam mais abundantes (Booth and Swanton 2002; McGill et al. 2006).

Traços fenotípicos são quaisquer características mensuráveis em um organismo, podendo estar relacionados ao tamanho corporal, comportamento e história de vida (Streit and Bellwood 2023). O uso de traços em um espaço multidimensional permite comparar como mudanças no ambiente afetam as espécies, favorecendo ou desfavorecendo algumas de forma que determinados traços atuam na permanência e tolerância frente a mudanças no ambiente (Mouillot et al. 2013).

Em ecossistemas aquáticos tropicais, as diferentes estações alteram características físicas e químicas da água, como a condutividade elétrica, temperatura, regime de água e recursos alimentares (Dudgeon 2008; Brandão et al. 2016), onde essas variáveis ambientais são importantes filtros na montagem das comunidades locais de insetos aquáticos (Shimano et al. 2013a; Firmiano et al. 2021a).

As comunidades podem ser montadas por mecanismos estocásticos ou determinísticos. A estocasticidade pode influenciar as comunidades através de processos demográficos (e.g. taxa de nascimentos, migração), eventos ambientais (e.g. precipitação, aumento da temperatura), e erros de medida, que alteram a probabilidade de determinado traço ocorrer no ambiente (Shoemaker et al. 2020). Para os mecanismos determinísticos, a composição e razão de espécies é determinada pelas propriedades do habitat e características das espécies, que devem estar adaptadas para as condições ambientais e convivência umas com as outras (Leonov 2023).

Os besouros aquáticos são insetos que apresentam adaptações para a vida na água, como a presença de um plastrão ou bolha de ar temporária para respiração dos adultos, pernas natatórias e formato

hidrodinâmico do corpo (White 2009; Yee and Kehl 2015). Possuem associação com habitat aquático no estágio de vida adulto, larval ou ambos, com diversas famílias que utilizam e exploram esse tipo de ambiente com diferentes estratégias (Jäch 1998; Jäch and Balke 2008). Estudos com esse grupo encontraram que as diferentes estações alteram a abundância e dispersão das diferentes famílias de Coleoptera (Miguélez and Valladares 2008; Luna-Luna et al. 2023), com influência de variáveis ambientais como pH na diversidade (Dong et al. 2014). A co-ocorrência de espécies da mesma guilda está relacionada tanto à especialização quanto às fortes relações com o ambiente quando estas se evitam (Pakulnicka et al. 2013), com a área de distribuição relacionada ao tipo de ambiente (Ribera and Vogler 2000), onde a capacidade de dispersão também atua nesse parâmetro (Arribas et al. 2012). Outro trabalho encontrou que modelos com a filogenia e localização geográfica explicam a maior parte da variação na área de distribuição, com ambos os fatores ecológicos e localização geográfica influenciados pela filogenia e importantes na moldagem dessa área (Abellán and Ribera 2011).

As savanas são biomas tropicais com predominância de camada herbácea no ecossistema, onde a maior parte dos processos energéticos ocorrem nesse estrato (Huber 1987). O Cerrado é uma savana neotropical com duas estações climáticas bem definidas, a estação seca no inverno (de abril a setembro) caracterizada por baixa precipitação, e a chuvosa no verão (de outubro a março), com precipitação média de 1400 mm (Castro et al. 1994; Silva et al. 2008). Esse bioma vem sendo muito alterado para a construção de pastos e plantações (Klink and Machado 2005), além da diminuição da cobertura vegetal devido a queimadas e criação de gado (Lopes Dos Santos et al. 2021). Há carência de estudos de diversidade e distribuição de besouros aquáticos nos trópicos (Yee and Kehl 2015), principalmente em biomas como o Cerrado.

Diversas pesquisas encontraram fatores relacionados a área de distribuição, dispersão e características da comunidade de Coleoptera aquáticos (Ribera and Vogler 2000; Abellán and Ribera 2011; Arribas et al. 2012; Pakulnicka et al. 2013), porém poucos trabalhos procuram determinar o mecanismo por trás da montagem da assembleia desse grupo, principalmente nos trópicos e para ambos os estágios de vida, além de entender como diferentes estações podem atuar na predominância de determinados traços na comunidade. Esse trabalho propõe responder: (i) qual o mecanismo de montagem da assembleia de besouros aquáticos em uma savana neotropical como o Cerrado nas estações seca e chuvosa, e (ii) qual(is) variável ambiental e traço(s) melhor explicam a ocorrência das espécies em cada estação. Esperamos que a filtragem ambiental seja o principal mecanismo de montagem das assembleias de larvas e adultos em ambas as estações, devido à forte influência de variáveis ambientais na comunidade de insetos aquáticos (Valente-Neto et al. 2016a; Godoy et al. 2019; Firmiano et al. 2021a).

## **Métodos**

### **Área de estudo**

O estudo foi conduzido em córregos localizados em três unidades de conservação (UCs) no Distrito Federal, Brasil Central: (i) Parque Nacional de Brasília (PNB), (ii) Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESEC-AE) e (iii) Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília (FAL). Segundo o Sistema Nacional de Unidades de Conservação (SNUC), o PNB está situado na Área de Proteção Ambiental do Planalto Central, de uso sustentável, com uma área de 503.419 ha, enquanto a FAL faz parte da Área de Relevante Interesse Ecológico do Capetinga/Taquara, também de uso sustentável, com 2.057 ha. A ESEC-AE, por sua vez, é uma estação ecológica de proteção integral, com uma área de 9.181 ha. As coletas foram realizadas em cinco córregos (Figura 1B): o Ribeirão Bananal (15°41'55.5"S 47°56'52.6"W) e o Córrego Poço d'Água (15°43'59.4"S 48°00'52.8"W) no PNB, localizados a cerca de 8 km de distância um do outro e inseridos na Unidade Hidrográfica (UH) do Ribeirão Bananal; os córregos Fumal (15°35'18.5"S 47°39'37.8"W) e Vereda Grande (15°32'35"S 47°34'35"W) na ESEC-AE, distantes cerca de 10 km e localizados nas UHs do Alto Rio São Bartolomeu e Alto Rio Maranhão, respectivamente; e o Córrego Capetinga (15°57'39"S 47°56'40"W) na FAL, que está inserido na UH Ribeirão do Gama. As distâncias entre as UCs são as seguintes: PNB e FAL estão a aproximadamente 27,1 km de distância; PNB e ESEC-AE a 42,6 km; e FAL e ESEC-AE a 51,7 km. Os locais de coleta abrangem três bacias de duas regiões

hidrográficas distintas: a bacia do Rio Maranhão, localizada na ESEC-AE, que integra a região hidrográfica do Tocantins/Araguaia; e as bacias do Rio Paranoá e do Rio São Bartolomeu, situadas no PNB, FAL e ESEC-AE, que fazem parte da região hidrográfica do Paraná.

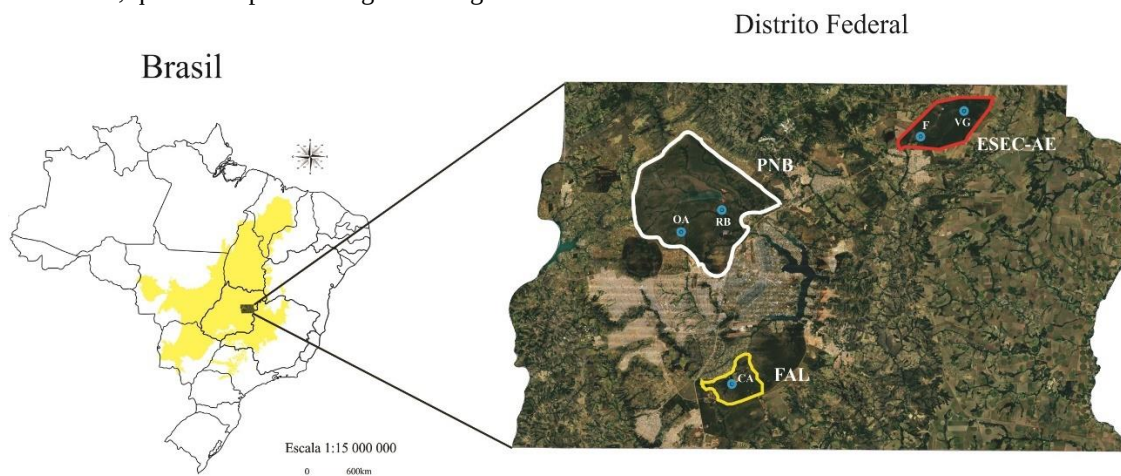


Figura 1. Unidades de conservação [(Parque Nacional de Brasília (PNB), Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESEC-AE) e Fazenda Água Limpa (FAL) da Universidade de Brasília] e áreas de estudo (pontos azuis - OA: córrego Poço d'Água; RB: córrego Bananal; CA: Córrego Capetinga; F: Córrego Fumal; VG: Córrego Vereda Grande) selecionadas para a avaliação da assembleia de besouros aquáticos do Cerrado (área destacada em amarelo) em Brasília, Distrito Federal, Brasil (Fonte: Google Earth Pro, 2024).

### Coleta de besouros aquáticos

As coletas foram realizadas em dois períodos: durante os meses de dezembro de 2023 e janeiro de 2024, que compreendem a estação chuvosa, e em julho e agosto de 2024, que compreendem a estação seca. Para coletar os espécimes (adultos e larvas) diretamente nos córregos, utilizamos armadilhas do tipo rede-D com malha de 250  $\mu$ m, sendo seis pontos por córrego, equidistantes 5 m um do outro (Figura 2A). Cada córrego foi amostrado quatro vezes por período, a cada 14 dias. Em cada ponto foram amostrados os diversos substratos disponíveis, como substrato de fundo (arenoso, argiloso e pedregoso), margem, folhoso, plantas aquáticas e superfície d'água, durante 20 segundos em três repetições por substrato, totalizando um valor mínimo de 1,6 horas de coleta ativa por córrego em cada estação. Para complementar a coleta de besouros adultos, foram instaladas armadilhas luminosas modelo INTRAL equipada com luz preta (F15T12 *Black Light* 350) e alimentada por bateria automotiva de 12V-60Ah próximas a cada córrego (Figura 2B), que permaneceram ligadas durante um período de 12 horas no campo, sendo uma armadilha por córrego, totalizando 48 horas de coleta passiva por córrego em cada estação.

Todos os espécimes coletados foram levados para o Laboratório de Biologia e Ecologia de Coleoptera (LABEC-UnB), triados e armazenados em álcool 70%. Os adultos aquáticos coletados com armadilha luminosa foram separados dos demais pela identificação de adaptações para o ambiente aquático (pernas natatórias, formato hidrodinâmico) e família. A identificação dos besouros aquáticos foi feita até o menor nível taxonômico possível com uso de um microscópio estereoscópico e chaves de identificação (Benetti et al. 2003, 2018; Segura et al. 2011a,b; Barbosa et al. 2013; Fernandes et al. 2013; Clarkson et al. 2018; Passos et al. 2018; Melo 2018). Vouchers foram depositados na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília (DZUB). A amostragem foi autorizada pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio; licença 88649-2) e pelo Instituto do Meio Ambiente e dos Recursos Hídricos do Distrito Federal (IBRAM; licença 124708296/2023).

### Variáveis ambientais

A temperatura, pH, oxigênio dissolvido (DO) e condutividade da água foram medidos com sonda multiparâmetros portátil AKSO modelo AK88. A precipitação foi medida com um pluviômetro, sendo a precipitação de cada dia de coleta a soma acumulada de precipitação até aquela data. A vazão dos córregos foi medida utilizando o método do flutuador, que consiste em cronometrar o tempo necessário para que o

flutuador percorra uma distância determinada, sendo a vazão igual à área multiplicada pela velocidade (Palhares et al. 2007).

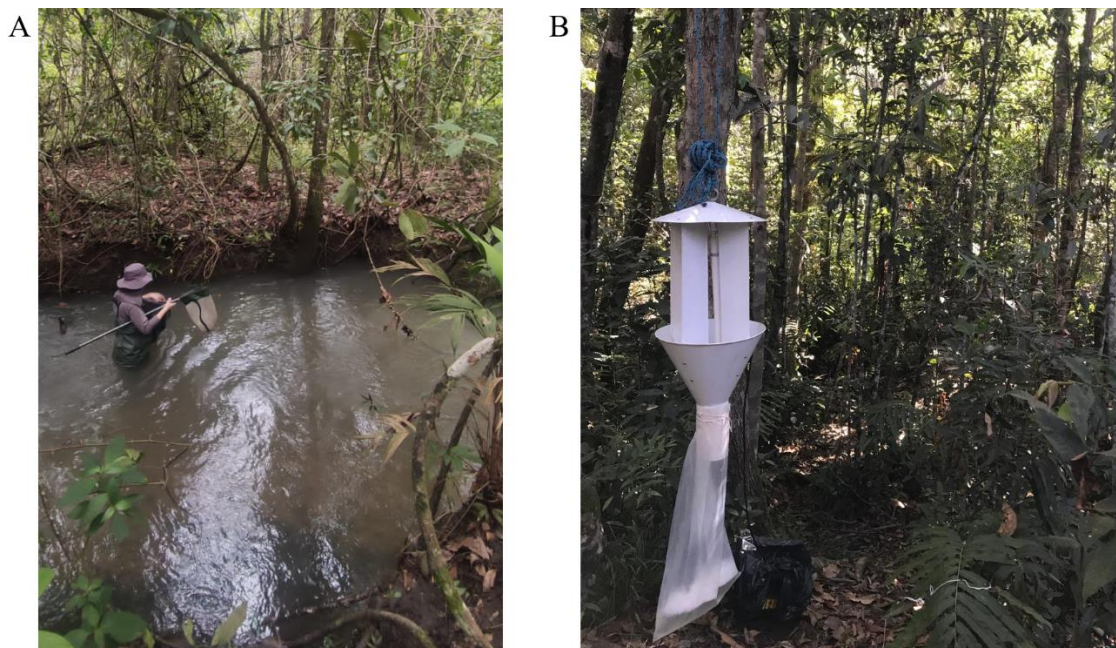


Figura 2. Armadilhas utilizadas na coleta de besouros aquáticos em matas de galeria do Cerrado. A: coleta com armadilha rede-D; e B: armadilha luminosa.

### Variáveis ecológicas dos besouros

Os besouros foram categorizados conforme as seguintes variáveis: grupo alimentar funcional ou *Functional Feeding Group* – FFG (predadores, fragmentadores, raspadores, perfuradores, coletores-filtradores e coletores-catadores), hábito de vida do adulto (aquático ou terrestre), tipo de respiração (cutânea, branquial, bolha de ar temporária ou plastrão) e características morfológicas de larvas e adultos (Tabela 1). Para determinar os FFGs, hábito de vida do adulto e tipo de respiração foi utilizada literatura especializada considerando informações para o nível de família (White 2009; Ramírez and Gutiérrez-Fonseca 2014b; Yee and Kehl 2015).

Quanto as características morfológicas dos adultos (Figura 3A-C), foram medidos o tamanho corporal através do comprimento do élitro (TA), largura máxima do élitro (LAE), comprimento do pronoto (TAP), largura máxima do pronoto (LAP), altura máxima do corpo (AA), largura máxima do metafêmur (LAF), comprimento metafêmur (TAF), comprimento da metatíbia (TAT) e comprimento do metatarso (TAM). Para determinar o quanto o metafêmur é dilatado, foi utilizada a relação:  $LAF/TAF$ . Para determinar o quanto o metatarso é maior que o metafêmur, foi utilizada a fórmula:  $TAM/TAF$ . Para determinar o quanto o metatarso é maior que a metatíbia, foi utilizada a fórmula:  $TAM/TAT$ .

Quanto as características morfológicas das larvas (Figura 3D), foram medidos o tamanho corporal (TL) do último segmento abdominal antes do urogonfo até antes da mandíbula, largura do pronoto (LLP), largura entre o 2º e 3º segmentos abdominais (LL2-3), largura entre o penúltimo e último segmentos abdominais (LLF) e tamanho do pronoto (TLP). Foi calculada a proporção de tamanho  $\times$  largura através da equação:  $\text{Formato da larva (FL)} = (LLP + LL2-3 + LLF)/TL$ , sendo valores próximos a 1 característicos de larvas mais achatadas.

Todos os valores das medidas de características morfológicas das larvas e dos adultos foram normalizados de forma a padronizá-los para a mesma escala e remover o efeito causado por espécies muito

pequenas ou muito grandes. Essa normalização foi feita através da divisão pelo valor máximo da medida de cada conjunto de variáveis.

As medidas foram realizadas com o uso de uma lupa com câmera modelo Leica EZ4HD e uso do software Leica Application Suit v.3.4.0. Foram medidos aleatoriamente 20 indivíduos de cada morfoespécie para tirar a média de cada medida. Nos casos em que o número de indivíduos era inferior a 20, todos os indivíduos disponíveis foram medidos.

Tabela 1. Funções relacionadas às características morfológicas medidas de adultos e larvas de besouros aquáticos.

| <b>Característica</b>                             | <b>Função</b>                                                                                                               | <b>Referências</b>          |
|---------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|
| Grupo alimentar funcional                         | Relacionado a preferências alimentares                                                                                      | Ribera &                    |
| Habitat do adulto                                 | Descreve o tipo de habitat para o estágio de vida subsequente                                                               | Nilsson 1995;               |
| Tipo de respiração                                | Mecanismo de aquisição de oxigênio                                                                                          | Ribera &                    |
| Comprimento do pronoto                            | Relacionado à velocidade de natação, com tamanhos menores associados à natação mais rápida                                  | Foster 1997; White 2009;    |
| Largura máxima do pronoto                         | Relacionada à resistência ao arrasto, em que um pronoto mais largo aumenta a estabilidade e melhora a velocidade de natação | Ditsche & Summers 2014;     |
| Comprimento do élitro                             | Usado como indicador do tamanho do corpo adulto                                                                             | Ramírez & Gutiérrez-Fonseca |
| Largura máxima do élitro                          | Usado como indicador da largura do corpo adulto                                                                             | 2014; Yee                   |
| Largura máxima do metafêmur/comprimento           | Relacionado à força de empuxo, em que um valor mais alto indica maior força de empuxo                                       | & Kehl                      |
| Comprimento do metatarso/comprimento do metafêmur | Relacionado à eficiência de natação, com valores mais altos indicando melhor eficiência                                     | 2015; Jami et al. 2021;     |
| Comprimento do metatarso/comprimento da metatíbia | Relacionado à eficiência da natação, com valores mais altos indicando melhor eficiência                                     | Qi et al. 2021, 2023;       |
| Altura máxima do corpo                            | Usado como indicador de achatamento do corpo, em que um corpo achatado está associado a uma natação mais rápida             | Sheth et al. 2021;          |
| Formato do corpo                                  | Relacionada à resistência ao arrasto                                                                                        | Godoy et al. 2022b          |

### Análise de dados

Para verificar qual o mecanismo de montagem das assembleias em cada estação, utilizamos a abordagem de Legras et al. (2019). Construímos duas matrizes: uma de co-ocorrência (onde as espécies são linhas e os sítios são colunas) e uma funcional (onde as colunas são os traços das espécies) para construção de redes. Os nós das redes representam as espécies, e os vértices representam o grau de diferenciação funcional ou co-ocorrência. Para a rede funcional, computamos a matriz de similaridade de traços funcionais das espécies com distância de Gower. Para a rede de co-ocorrência utilizamos a dissimilaridade de Bray-Curtis entre as amostras. A modularidade de ambas as matrizes foi otimizada com algoritmo de Louvain, e as duas redes computadas. Em seguida, verificamos se espécies de um mesmo grupo funcional também pertencem ao mesmo grupo de co-ocorrência através de um índice que computa a diversidade modular para cada grupo funcional (Dgf). A média desse índice (DgM) (que varia de 0 – se todas as espécies do mesmo grupo funcional pertencem ao mesmo grupo de co-ocorrência à 1 – se todas as espécies dos grupos funcionais diferem dos grupos de co-ocorrência) é comparada a um modelo nulo, onde o valor de  $p$  é utilizado para definir se o mecanismo de montagem da assembleia é determinístico ( $DgM < 5\%$  da distribuição nula do modelo se for filtragem ambiental,  $DgM > 95\%$  se for limitação da similaridade) ou estocástico/ausência de dominância dos outros dois mecanismos ( $DgM$  entre 5-95%).



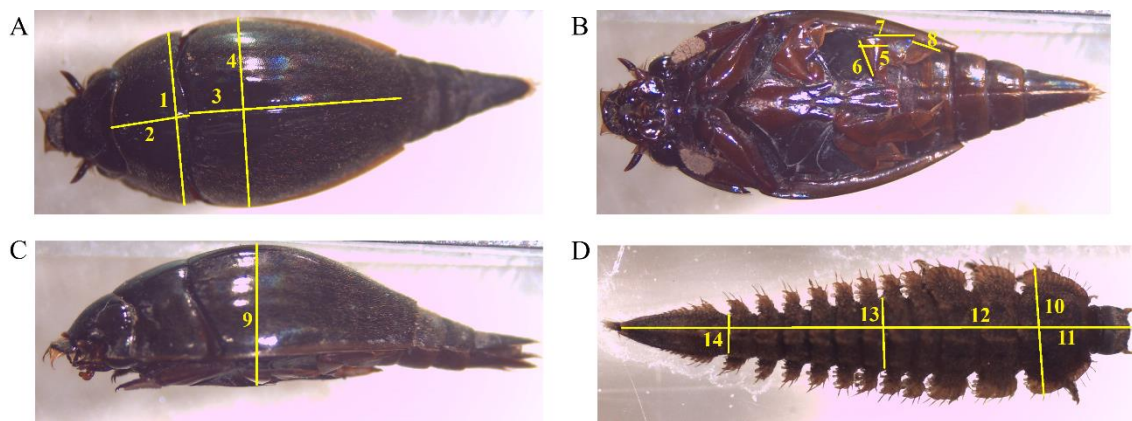


Figura 3. Características medidas de adultos e larvas de besouros aquáticos. A: adulto, dorsal; B: adulto, ventral; C: adulto, lateral; e D: larva, dorsal. Os números representam as características medidas, como segue: 1 - largura máxima do pronoto; 2 - tamanho do pronoto; 3 - tamanho do élitro; 4 - largura máxima do élitro; 5 - largura máxima do metafêmur; 6 - tamanho do metafêmur; 7 - tamanho da metatíbia; 8 - tamanho do metatarso; 9 - altura máxima; 10 - largura máxima do pronoto da larva; 11 - tamanho do pronoto da larva; 12 - tamanho do corpo da larva; 13 - largura entre o II e o III segmentos abdominais; e 14 - largura entre o último e o penúltimo segmentos abdominais.

Para determinar quais variáveis ambientais e traços explicam a ocorrência das espécies em cada estação, utilizamos modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) conforme abordagem sugerida por Jamil et al. (2013). Primeiro compilamos três matrizes de dados (Y: abundância de espécies por sítio; X: variáveis ambientais por sítio, e Z: traços por espécies) em um único *dataframe*, onde *y* é a matriz Y escrita como um vetor. Os fatores espécie e sítio codificam para qual espécie e sítio cada elemento de *y* pertence. O vetor *y* é utilizado como variável resposta nos modelos. O modelo de melhor provável explicação para a ocorrência de espécies é selecionado pela abordagem de seleção progressiva em camadas, com três etapas: (i) rodar modelos nulos com efeitos aleatórios para espécies e sítio e adicionar a cada passo as variáveis ambientais para qual o efeito aleatório dependente da ocorrência de espécies mais decai as informações do critério de seleção, em seguida utilizamos a parte aleatória selecionada na próxima etapa, (ii) adicionando as interações traço-ambiente somente com as variáveis ambientais selecionadas anteriormente, essas variáveis permanecem como termos fixos e aleatórios no modelo, e as interações que mais decrescem as informações são computadas de forma contínua até que a informação não decaia mais, por fim, na etapa (iii) as interações não significativas são removidas do modelo final. O critério de seleção utilizado foi o valor de SigAIC, onde a adição de parâmetros no modelo decai esse valor somente se o parâmetro for significativo a um nível de 5% pelo teste de razão de verossimilhança.

## Resultados

Para os adultos, o mecanismo de montagem da assembleia na estação chuvosa é estocástico/ausência de dominância de mecanismos determinísticos, enquanto o mecanismo de montagem na estação seca é filtragem ambiental (Figura 4, Tabela 2). Para as larvas, o mecanismo de montagem da assembleia foi filtragem ambiental em ambas as estações (Figura 5, Tabela 3).

Os GLMMs (Tabelas S1-2) encontraram que não houve interação significativa entre a variável ambiental selecionada e os traços das espécies de adultos na estação chuvosa, porém a temperatura da água teve efeito positivo na distribuição de espécies entre os sítios. Na estação seca, o aumento da temperatura da água diminui a probabilidade de ocorrência de espécies de adultos com metafêmur mais dilatado, e teve efeito positivo na distribuição das espécies entre os sítios, enquanto a condutividade teve efeito negativo. Para as larvas na estação chuvosa, os modelos encontraram menor probabilidade de ocorrência de espécies com pronoto maior com aumento do pH, enquanto o pH sozinho tem efeito positivo na distribuição das espécies entre os sítios e o tamanho do pronoto tem efeito negativo. Para larvas na estação seca, somente

as interações foram significativas, onde o aumento da temperatura da água diminui a probabilidade de ocorrência de espécies raspadoras, porém aumenta a probabilidade de ocorrência de espécies que são simultaneamente fragmentadoras, raspadoras e coletoras-catadoras. Nessa estação, a interação entre temperatura e largura do pronoto também foi significativa, com aumento da probabilidade de ocorrência de espécies com pronoto mais largo.

Para os adultos, os três grupos funcionais formados nas estações chuvosa e seca são protagonizados pelas mesmas famílias e características, sendo esses grupos: (1) coletores-catadores de tamanho médio que respiram por bolha de ar temporária e são bons nadadores, a maioria da família Hydrophilidae (27 morfoespécies na estação chuvosa e 13 na estação seca); (2) predadores de tamanho pequeno à médio que respiram por bolha de ar temporária e são ótimos nadadores, a maioria pertencente à família Dytiscidae (27 morfoespécies na estação chuvosa, e 33 na estação seca), e (3) coletores-catadores, fragmentadores e raspadores de tamanho pequeno que respiram por plastrão e não são bons nadadores ou não nadam, a maioria da família Elmidae (18 morfoespécies na estação chuvosa e 33 na estação seca).

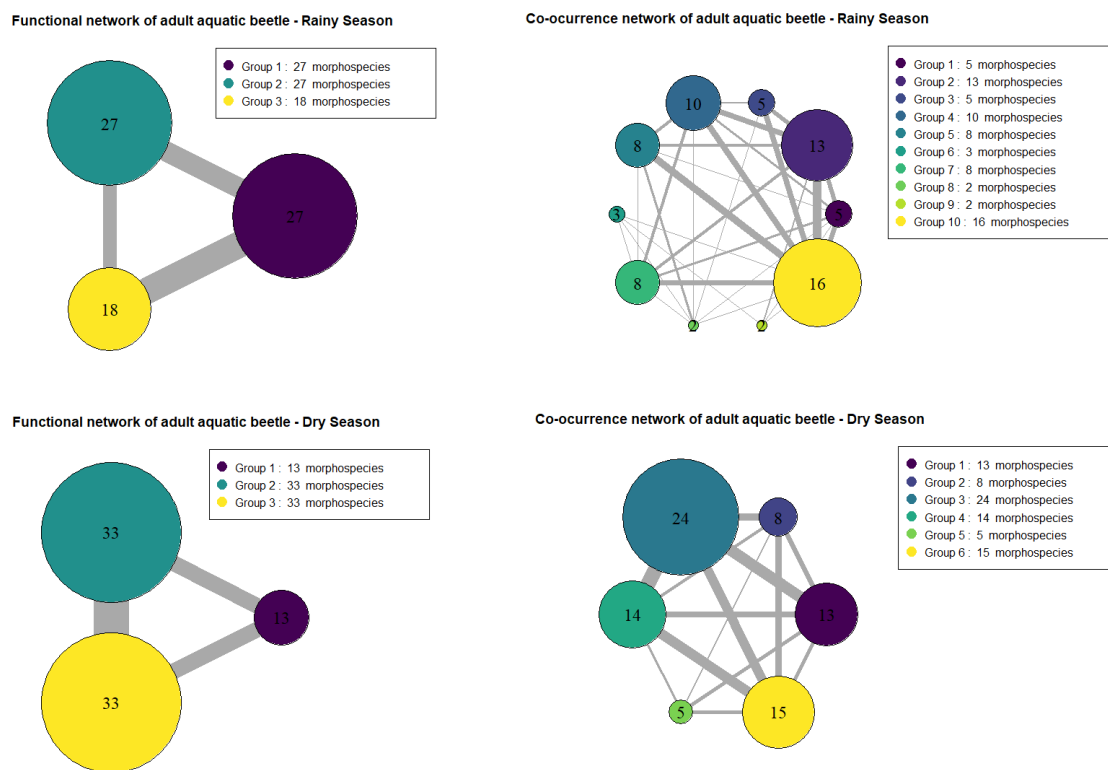


Figura 4. Redes funcionais e de co-ocorrência de besouros aquáticos adultos. A: estação chuvosa; B: estação seca.

Tabela 2. Regras de montagem que estruturam a assembleia de besouros aquáticos adultos nas estações chuvosa e seca. O valor de p representa a porcentagem dos valores de DgM inferiores à distribuição nula de cada DgM observado.

|                       | Modularidade | Número de grupos | Valor do índice de DgM | Valor de p |
|-----------------------|--------------|------------------|------------------------|------------|
| Estação chuvosa       |              |                  |                        |            |
| Rede funcional        | 0,04         | 3                | 0,6530                 | **         |
| Rede de co-ocorrência | 0,44         | 10               |                        |            |
| Estação seca          |              |                  |                        |            |
| Rede funcional        | 0,05         | 3                | 0,5233                 | *          |



Rede de co-ocorrência 0,52 6

\*Valor de  $p < 5\%$ : processos determinísticos (filtragem ambiental).

\*\*Valor de  $p$  entre 5-10%: dominância de fatores estocásticos/ausência de dominância de processos determinísticos.

\*\*\*Valor de  $p > 95\%$ : processos determinísticos (limitação de similaridade/competição).

Para as larvas, verificou-se quatro grupos funcionais na estação chuvosa, sendo eles: (1) fragmentadoras, raspadoras e perfuradoras de tamanho pequeno e corpo pouco achatado, com respiração cutânea e adultos de hábito terrestre, sendo todas da família Scirtidae (6 morfoespécies), (2) fragmentadoras e raspadoras de tamanho pequeno a médio, corpo cilíndrico ou achatado, com respiração branquial e adultos de hábito aquático ou terrestre, pertencentes as famílias Psephenidae, Ptilodactylidae, Elmidae e Lutrochidae (14 morfoespécies); (3) fragmentadoras, raspadoras e coletoras-catadoras de tamanho pequeno e corpo cilíndrico, com respiração branquial e adultos de hábito aquático, sendo a maioria da família Elmidae (20 morfoespécies), e (4) predadoras de tamanho variável, formato do corpo cilíndrico, com respiração branquial e adultos de hábito aquático, a maioria da família Dytiscidae (18 morfoespécies). Na estação seca, temos cinco grupos funcionais de larvas, sendo eles: (1) fragmentadoras, raspadoras e coletoras-catadoras de tamanho pequeno e corpo cilíndrico, com respiração branquial e adultos de hábito aquático, sendo a maioria da família Elmidae (16 morfoespécies); (2) fragmentadoras e raspadoras de tamanho pequeno a médio, corpo achatado, com respiração branquial e adultos terrestres, pertencentes a família Psephenidae (2 morfoespécies); (3) fragmentadoras, raspadoras e perfuradoras de tamanho pequeno e corpo pouco achatado, com respiração cutânea e adultos de hábito terrestre, sendo todas da família Scirtidae (4 morfoespécies); (4) predadoras de tamanho variável, formato do corpo cilíndrico, com respiração branquial e adultos de hábito aquático, pertencentes as famílias Dytiscidae, Gyrinidae e Hydrophilidae (7 morfoespécies); e (5) fragmentadoras de respiração branquial, adultos aquáticos ou terrestres, de tamanho variável e corpo cilíndrico, a maioria da família Lutrochidae (7 morfoespécies).

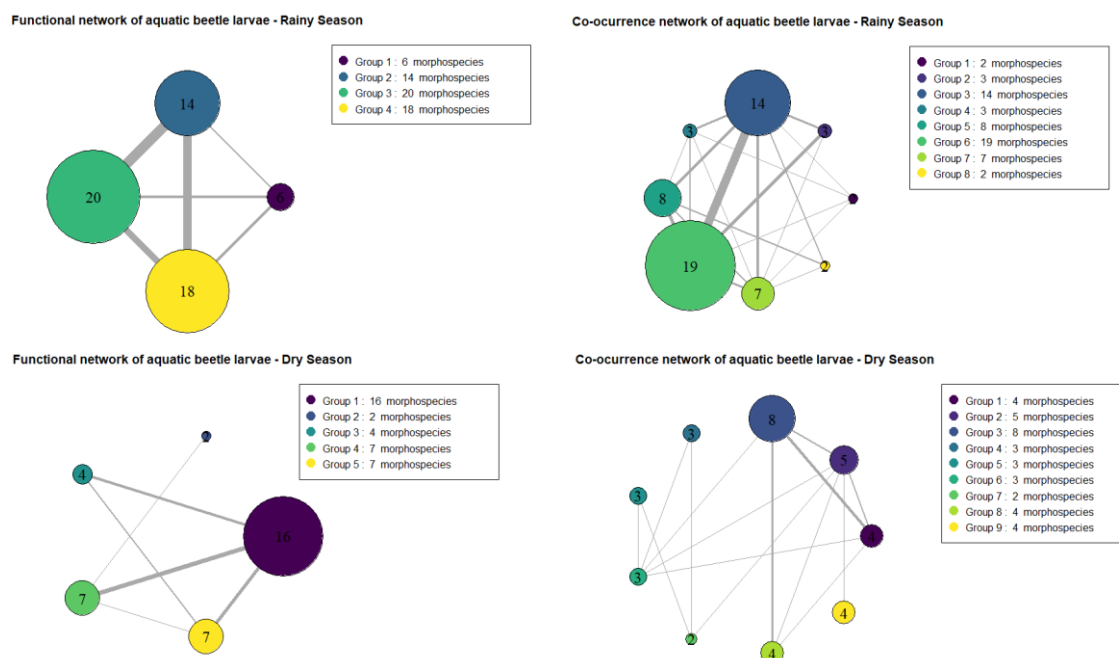


Figura 5. Redes funcionais e de co-ocorrência de larvas de besouros aquáticos. A: estação chuvosa; B: estação seca.

Tabela 3. Regras de montagem que estruturam a assembleia de larvas de besouros aquáticos nas estações chuvosa e seca. O valor de  $p$  representa a porcentagem dos valores de DgM inferiores à distribuição nula de cada DgM observado.

|                       | Modularidade | Número de grupos | Valor do índice de DgM | Valor de p |
|-----------------------|--------------|------------------|------------------------|------------|
| Estação chuvosa       |              |                  |                        |            |
| Rede funcional        | 0,04         | 4                | 0,5478                 | *          |
| Rede de co-ocorrência | 0,39         | 8                |                        |            |
| Estação seca          |              |                  |                        |            |
| Rede funcional        | 0,04         | 5                | 0,5132                 | *          |
| Rede de co-ocorrência | 0,32         | 9                |                        |            |

\*Valor de  $p < 5\%$ : processos determinísticos (filtragem ambiental).

\*\*Valor de  $p$  entre 5-10%: dominância de fatores estocásticos/ausência de dominância de processos determinísticos.

\*\*\*Valor de  $p > 95\%$ : processos determinísticos (limitação de similaridade/competição).

## Discussão

Nesse trabalho encontramos que a filtragem ambiental é o principal mecanismo de montagem das assembleias de besouros aquáticos adultos na estação seca, e larvas nas estações seca e chuvosa do Cerrado. Para adultos na estação chuvosa, o mecanismo de montagem é estocástico. Variáveis ambientais pH e temperatura da água foram significativas na probabilidade de ocorrência das espécies com traços como dilatação do metafêmur, FFG, tamanho e largura do pronoto. A temperatura da água, pH e condutividade isoladamente foram significativas para a distribuição de espécies entre os sítios.

Os fatores estocásticos podem mascarar processos determinísticos em comunidades de invertebrados bentônicos (Huttunen et al. 2017). Outro estudo encontrou dominância de processos estocásticos em assembleias de macro invertebrados aquáticos (Guan et al. 2024), com a variação explicada por variáveis espaciais e ambientais. Para besouros aquáticos, a variação espaço-temporal parece estar mais relacionada a montagem anterior das assembleias do que a fatores ambientais e espaciais (Ortega 2021), onde as diferentes estações influenciam a frequência de voo e colonização por espécies da mesma família (Iversen et al. 2017). O mecanismo de montagem encontrado para os adultos na estação chuvosa pode estar relacionado aos eventos de precipitação nessa estação e aos hábitos diversificados dessa fase de vida, onde famílias como Hydrophilidae e Dytiscidae conseguem sair da água e voar várias vezes, essa última por distâncias consideráveis (White 2009). Fatores abióticos relacionados a estrutura, idade e área do habitat podem afetar as comunidades de besouros aquáticos (Yee and Kehl 2015), assim como a presença de predadores no ambiente diminui a colonização de habitats aquáticos por esse grupo (Resetarits 2001), o que pode interferir na montagem dessas assembleias. Dentre as variáveis ambientais medidas, não houve interação significativa com os traços funcionais para a probabilidade de ocorrência de espécies na estação chuvosa, o que reforça a ideia que outros fatores não medidos podem atuar nas assembleias de adultos nessa estação. A temperatura da água controla os padrões de distribuição de insetos aquáticos (Dallas and Ross-Gillespie 2015), com efeito positivo ou negativo que depende das adaptações e tolerância térmica das espécies (Bonacina et al. 2023). Besouros aquáticos podem apresentar plasticidade na tolerância térmica (Calosi et al. 2007; Pallarés et al. 2021, 2024), o que sugere que o efeito positivo da temperatura da água na distribuição das espécies entre os sítios em ambas as estações pode estar relacionado as adaptações metabólicas e comportamentais dessa fase de vida.

Os processos determinísticos (e.g., filtragem ambiental, limitação da similaridade) têm sido encontrados como principais mecanismos na montagem de comunidades de macroinvertebrados aquáticos (Daniel et al. 2019; Burgazzi et al. 2020), com a filtragem ambiental o mecanismo dominante para esses grupos (Dézerald et al. 2015; Wang et al. 2020; Li et al. 2020; Ríos-Touma et al. 2022; Hou et al. 2022). Para adultos de besouros aquáticos na estação seca e larvas em ambas as estações, a filtragem ambiental foi o mecanismo dominante. Outro estudo demonstrou que as variáveis ambientais são mais importantes na estrutura e dinâmica de macroinvertebrados na estação seca, enquanto variáveis espaciais são mais pronunciadas na estação chuvosa, mas ambas juntas explicam a maior parte da variação nas duas estações (Liu et al. 2021). Famílias como Hydrophilidae foram mais abundantes na estação chuvosa em um estudo

no Cerrado, enquanto Elmidae foi mais abundante na seca pós-chuva (Oliveira et al. 2021), com correlação positiva entre o número de espécimes de Coleoptera e a temperatura e precipitação. Adultos de Hydrophilidae são mais ativos e abundantes durante o verão e a primavera em zonas temperadas, além de apresentarem emergências em massa, enquanto os Elmidae não apresentam padrão sazonal forte no ciclo de vida (White 2009; Yee and Kehl 2015). Para os trópicos, os resultados encontrados podem estar relacionados a sincronismos na dispersão e emergência de adultos, onde emergências em massa podem ocorrer para algumas famílias (White 2009), porém dados sobre a fenologia de besouros aquáticos nos trópicos e subtrópicos são escassos (Yee and Kehl 2015).

O aumento da temperatura da água na estação seca diminuiu a probabilidade de ocorrência de adultos com metafêmur mais dilatado, sendo que esse traço está relacionado a uma maior força de impulso. As menores temperaturas dessa estação parecem favorecer espécies com essa característica, que permite um nado mais ativo mesmo em temperaturas mais baixas. O aumento da temperatura aumenta o metabolismo de macroinvertebrados aquáticos, o que exige maior consumo de energia (Bonacina et al. 2023). Nossos resultados sugerem que, com o aumento da temperatura na estação seca, essas espécies de nado mais ativo não conseguem balancear de forma eficiente sua atividade e demanda energética, onde temperaturas menores diminuem seu metabolismo. O efeito negativo da condutividade na distribuição das espécies de adultos entre os sítios na estação seca pode estar relacionado a concentração de íons que podem ser prejudiciais para algumas espécies. A distribuição de Hydrophilidae apresentou correlação positiva com o aumento da condutividade em um estudo no oeste da Turquia (Akünal and Aslan 2017), porém outro estudo em laboratório encontrou que Dytiscidae e Hydraenidae toleram níveis baixos à intermediários de condutividade até um limite, onde o aumento dessa variável torna-se letal para espécies dessas famílias (Céspedes et al. 2013). Nossos resultados sugerem que a relação com a condutividade pode estar relacionada a tolerâncias intrínsecas das espécies que ocorrem na estação seca, sendo que Hydraenidae foi coletada exclusivamente nessa estação, enquanto Dytiscidae foi mais abundante na estação seca e Hydrophilidae na estação chuvosa.

Para as larvas na estação seca, a temperatura favoreceu espécies de hábitos mais herbívoros e detritívoros principalmente da família Elmidae, enquanto a probabilidade de ocorrência de espécies somente raspadoras da família Psephenidae diminuiu. O aumento da temperatura da água diminuiu o tamanho máximo da cadeia trófica de macroinvertebrados aquáticos (Glazier 2012), onde fragmentadores preferem temperaturas menores, e predadores, filtradores e coletores catadores temperaturas mais elevadas (Tomczyk et al. 2022). Na estação seca, o nível da água diminuiu, as temperaturas são menores, o estoque de serrapilheira aumenta, e a entrada de nutrientes é majoritariamente autóctone pela produção por organismos bentônicos (Tonin et al. 2020; Guzmán et al. 2022). Esses resultados sugerem que larvas de besouros aquáticos com dietas mais diversas capazes de explorar a serrapilheira em diferentes níveis tróficos são favorecidas, provavelmente devido as maiores demandas energéticas com o aumento da temperatura. O aumento do pH diminuiu a probabilidade de ocorrência de espécies com pronoto mais largo desse estágio de vida, sendo que as espécies de pronoto mais estreito encontradas tem corpo de formato mais cilíndrico, e são principalmente da família Elmidae, que são rastejadoras de fundo, bem esclerotizadas e de respiração branquial, enquanto espécies de pronoto mais largo incluem indivíduos de Psephenidae com respiração branquial e corpo achatado. A relação com o pH pode estar relacionada as tolerâncias intrínsecas das espécies de larvas de besouros aquáticos que apresentam pronoto mais estreito, já que o pH pode interferir em diversas atividades enzimáticas de macroinvertebrados aquáticos (Schowalter 2017), além de estar relacionado a preferências alimentares em besouros aquáticos (Picazo et al. 2012).

Espécies com larvas aquáticas e adultos terrestres tendem a ocorrer em ambientes com alta variabilidade temporal, enquanto adultos raspadores que respiram por plastrão e larvas que respiram por brânquias ocorrem em baixa variabilidade (Richoux 1994). Scirtidae, Psephenidae e Ptilodactylidae se encaixam na primeira categoria, e foram mais abundantes na estação chuvosa em nosso estudo. As espécies da segunda categoria são principalmente da família Elmidae, com maior abundância de adultos coletados na estação seca e larvas na estação chuvosa. Hydrophilidae apresentam maior diversidade de traços relacionados a história de vida quando comparadas a outras famílias, e junto a Hydraenidae apresentam maior diversidade de traços relacionados a requerimentos ambientais (Picazo et al. 2012). Em nosso estudo,

Hydraenidae foi exclusiva da estação seca, enquanto um maior número de espécies e indivíduos de Hydrophilidae foram coletados na estação chuvosa, provavelmente porque essa última contém espécies que apresentam traços mais heterogêneos que permitem a permanência em diferentes condições ambientais, enquanto Hydraenidae tolera diferentes tipos de ambiente. Os adultos de Dytiscidae e Gyrinidae foram coletados em ambas as estações, sendo que essas famílias também apresentam características que permitem a ocorrência em diferentes tipos de ambiente (Richoux 1994). O habitat atua como um molde para os traços biológicos de besouros aquáticos, onde a velocidade da corrente, distribuição longitudinal e preferência de substrato estão relacionados a alimentação, respiração e dispersão de espécies das famílias (Picazo et al. 2012). Nossos resultados suportam esses outros achados, onde variáveis ambientais temperatura da água, pH e condutividade elétrica atuam na distribuição das espécies entre os sítios e sobre diferentes características morfológicas.

Nesse estudo encontramos que o mecanismo de montagem da assembleia de besouros aquáticos adultos na estação chuvosa é estocástico, enquanto para adultos na estação seca e larvas em ambas as estações o mecanismo é a filtragem ambiental. Na estação seca, a temperatura da água funciona como filtro para as espécies de adultos e larvas, atuando sobre o tamanho do pronoto e grupos alimentares funcionais, enquanto na estação chuvosa o pH atua sobre a largura do pronoto das larvas. Outros fatores como a influência de variáveis espaciais e processos relacionados a características demográficas das espécies também podem ser explorados no futuro, especialmente na estação chuvosa, além de traços relacionados a dispersão. Nosso estudo apresenta algumas limitações, outras variáveis ambientais não mensuradas podem ser relevantes para as espécies de besouros aquáticos, assim como outros traços. A carência de informações sobre esse grupo para os trópicos também é uma limitação, sendo a maior parte dos artigos utilizados na discussão realizados em zonas temperadas. Além disso, os estudos concentram-se no estágio de vida adulto, com escassez de informações sobre larvas das diferentes famílias. O uso de traços das espécies em estudos ecológicos é uma linha de pesquisa promissora, que permite entender melhor a relação dos organismos com o ambiente, além de permitir relacionar traços a funções e entender como distúrbios poderiam afetar o ecossistema. Estudos que buscam determinar padrões sazonais em condições de referência permitem entender como a dinâmica das comunidades funciona de forma natural, para que então seja possível aplicar esse conhecimento em pesquisas que buscam compreender e prever como as alterações no ambiente irão afetar as espécies, para propor metodologias de monitoramento e conservação de habitats aquáticos.

## Referências

- Abellán P, Ribera I (2011) Geographic location and phylogeny are the main determinants of the size of the geographical range in aquatic beetles. *BMC Evol Biol* 11:344. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-344>
- Akünel A, Aslan EG (2017) Ecological investigations on Hydrophilidae and Helophoridae (Coleoptera) specimens gathered from several water bodies of Western Turkey. *Knowl Manag Aquat Ecosyst* 43. <https://doi.org/10.1051/kmae/2017035>
- Arribas P, Velasco J, Abellán P, et al (2012) Dispersal ability rather than ecological tolerance drives differences in range size between lentic and lotic water beetles (Coleoptera: Hydrophilidae). *Journal of Biogeography* 39:984–994. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02641.x>
- Belyea LR, Lancaster J (1999) Assembly Rules within a Contingent Ecology. *Oikos* 86:402–416. <https://doi.org/10.2307/3546646>
- Bonacina L, Fasano F, Mezzanotte V, Fornaroli R (2023) Effects of water temperature on freshwater macroinvertebrates: a systematic review. *Biological Reviews* 98:191–221. <https://doi.org/10.1111/brv.12903>
- Booth BD, Swanton CJ (2002) Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* 50:2–13. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0002:AIATAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0002:AIATAT]2.0.CO;2)

- Brandão LPM, Staehr PA, Bezerra-Neto JF (2016) Seasonal changes in optical properties of two contrasting tropical freshwater systems. *J Limnol.* <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1359>
- Burgazzi G, Laini A, Ovaskainen O, et al (2020) Communities in high definition: Spatial and environmental factors shape the micro-distribution of aquatic invertebrates. *Freshwater Biology* 65:2053–2065. <https://doi.org/10.1111/fw.b.13599>
- Calosi P, Bilton DT, Spicer JJ (2007) The diving response of a diving beetle: effects of temperature and acidification. *Journal of Zoology* 273:289–297. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00326.x>
- Castro LHR, Moreira AM, Assad ED (1994) Definição e regionalização dos padrões pluviométricos dos Cerrados brasileiros. p.13–23. In: Assad ED (ed.) *Chuvas nos Cerrados: análise e espacialização*. Brasília, Embrapa CPAC, Embrapa SPI, 423 p.
- Céspedes V, Pallarés S, Arribas P, et al (2013) Water beetle tolerance to salinity and anionic composition and its relationship to habitat occupancy. *Journal of Insect Physiology* 59:1076–1084. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2013.08.006>
- Dallas H, Ross-Gillespie V (2015) Sublethal effects of temperature on freshwater organisms, with special reference to aquatic insects. *WSA* 41:712. <https://doi.org/10.4314/wsa.v41i5.15>
- Daniel J, Gleason J, Cottenie K, Rooney R (2019) Stochastic and deterministic processes drive wetland community assembly across a gradient of environmental filtering. *OIKOS* 128:1158–1169. <https://doi.org/10.1111/oik.05987>
- Dézerald O, Céréghino R, Corbara B, et al (2015) Functional trait responses of aquatic macroinvertebrates to simulated drought in a Neotropical bromeliad ecosystem. *Freshwater Biology* 60:1917–1929. <https://doi.org/10.1111/fw.b.12621>
- Ditsche P, Summers AP (2014) Aquatic versus terrestrial attachment: Water makes a difference. *Beilstein J Nanotechnol* 5:2424–2439. <https://doi.org/10.3762/bjnano.5.252>
- Dong B, Geng C, Cai Y, Ji L (2014) Aquatic Coleoptera response to environmental factors of freshwater ecosystems in Changbai Mountain, northeast China. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 17:171–178. <https://doi.org/10.1080/14634988.2014.910441>
- Dudgeon D (2008) *Tropical Stream Ecology*. Academic Press. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088449-0.X5001-8>
- Firmiano KR, Cañedo-Argüelles M, Gutiérrez-Cánovas C, et al (2021) Land use and local environment affect macroinvertebrate metacommunity organization in Neotropical stream networks. *J Biogeogr* 48:479–491. <https://doi.org/10.1111/jbi.14020>
- Glazier DS (2012) Temperature affects food-chain length and macroinvertebrate species richness in spring ecosystems. *Freshwater Science* 31:575–585. <https://doi.org/10.1899/11.058.1>
- Godoy B, Faria A, Juen L, et al (2019) Taxonomic sufficiency and effects of environmental and spatial drivers on aquatic insect community. *Ecological Indicators* 107:. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105624>
- Godoy BS, Valente-Neto F, Queiroz LL, et al (2022) Structuring functional groups of aquatic insects along the resistance/resilience axis when facing water flow changes. *Ecology and Evolution* 12:. <https://doi.org/10.1002/ece3.8749>

- Guan Q, He F, Li Z, et al (2024) Contrasting diversity patterns and drivers of aquatic macroinvertebrates in floodplain and non-floodplain wetlands. *Science of The Total Environment* 945:174045. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.174045>
- Guzmán DC, Alcocer J, Lara JDC, et al (2022) Organic matter seasonality and ecosystem metabolism in two tropical first-order streams. *Limnetica* 41(2): 325-338 (2022). DOI: 10.23818/limn.41.19
- Hou Y, Pan B, Jiang X, et al (2022) Directional spatial processes override non-directional ones in structuring communities of lotic macroinvertebrates differing in dispersal ability. *Journal of Environmental Management* 317:. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115310>
- Huber O (1987) Neotropical Savannas - Their Flora and Vegetation. *Trends in Ecology & Evolution* 2:67–71. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(87\)90151-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(87)90151-0)
- Huttunen K-L, Mykrä H, Oksanen J, et al (2017) Habitat connectivity and in-stream vegetation control temporal variability of benthic invertebrate communities. *Sci Rep* 7:1448. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00550-9>
- Iversen L, Rannap R, Briggs L, Sand-Jensen K (2017) Time-restricted flight ability influences dispersal and colonization rates in a group of freshwater beetles. *Ecology and Evolution* 7:824–830. <https://doi.org/10.1002/ece3.2680>
- Jäch MA (1998) Annotated check list of aquatic and riparian/littoral beetle families of the world (Coleoptera). In: Jäch MA *Water Beetles of China*. 2:25–42
- Jäch MA, Balke M (2008) Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:419–442. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9117-y>
- Jami L, Gustafson GT, Steinmann T, et al (2021) Overcoming Drag at the Water-Air Interface Constrains Body Size in Whirligig Beetles. *Fluids* 6:249. <https://doi.org/10.3390/fluids6070249>
- Jamil T, Ozinga WA, Kleyer M, Ter Braak CJF (2013) Selecting traits that explain species–environment relationships: a generalized linear mixed model approach. *J Vegetation Science* 24:988–1000. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.12036.x>
- Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Klink CA, Machado RB (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19:707–713. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>
- Legras G, Loiseau N, Gaertner J-C, et al (2019) Assessment of congruence between co-occurrence and functional networks: A new framework for revealing community assembly rules. *Sci Rep* 9:19996. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56515-7>
- Leonov VD (2023) Stochastic and Deterministic Processes in the Establishment of Taxonomic, Functional and Phylogenetic Diversity of Ecological Communities: A Review of Modern Concepts. *Russ J Ecol* 54:251–265. <https://doi.org/10.1134/S1067413623040057>
- Li Z, Xing Y, Liu Z, et al (2020) Seasonal changes in metacommunity assembly mechanisms of benthic macroinvertebrates in a subtropical river basin. *Science of the Total Environment* 729:. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139046>

- Liu Z, Zhou T, Cui Y, et al (2021) Environmental filtering and spatial processes equally contributed to macroinvertebrate metacommunity dynamics in the highly urbanized river networks in Shenzhen, South China. *Ecological Processes* 10:. <https://doi.org/10.1186/s13717-021-00297-2>
- Lopes Dos Santos G, Pereira MG, Delgado RC, et al (2021) Degradation of the Brazilian Cerrado: Interactions with human disturbance and environmental variables. *Forest Ecology and Management* 482:118875. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118875>
- Luna-Luna AM, Martins CC, Lara C, Contreras-Ramos A (2023) Diversity and Seasonality of Aquatic Beetles (Coleoptera) in Three Localities of the State of Tlaxcala, Central Mexico. *Hydrobiology* 2:244–259. <https://doi.org/10.3390/hydrobiology2010016>
- McGill B, Enquist B, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Miguélez D, Valladares LF (2008) Seasonal dispersal of water beetles (Coleoptera) in an agricultural landscape: a study using Moericke traps in northwest Spain. *Annales de la Société entomologique de France (NS)* 44:317–326. <https://doi.org/10.1080/00379271.2008.10697570>
- Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, et al (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28:167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Oliveira CPD, Oliveira CMD, Specht A, Frizzas MR (2021) Seasonality and distribution of Coleoptera families (Arthropoda, Insecta) in the Cerrado of Central Brazil. *Rev Bras entomol* 65:e20210025. <https://doi.org/10.1590/1806-9665-rbent-2021-0025>
- Ortega JCG (2021) Spatio-temporal variation in water beetle assemblages across temperate freshwater ecosystems. *Science of the Total Environment*
- Pakulnicka J, Górski A, Bielecki A, et al (2013) Relationships within aquatic beetle (Coleoptera) communities in the light of ecological theories. *fal* 183:249–258. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2013/0413>
- Palhares, J. C. P., Ramos C., Klein, J. B., Lima, J. C. M. M., de, Mullher, S., Cestonaro, T., 2007. Mediçãoda vazão em rios pelo método do flutuador. *Embrapa Suínos e Aves*.
- Pallarés S, Garoffolo D, Rodríguez B, Sánchez-Fernández D (2024) Role of climatic variability in shaping intraspecific variation of thermal tolerance in Mediterranean water beetles. *Insect Science* 31:285–298. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.13241>
- Pallarés S, Verberk W, Bilton D (2021) Plasticity of thermal performance curves in a narrow range endemic water beetle. *Journal of Thermal Biology* 102:. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.103113>
- Picazo F, Millán A, Dolédec S (2012) Are patterns in the taxonomic, biological and ecological traits of water beetles congruent in Mediterranean ecosystems? *Freshwater Biology* 57:2192–2210. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02859.x>
- Qi D, Zhang C, He J, et al (2021) Observation and analysis of diving beetle movements while swimming. *Sci Rep* 11:16581. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-96158-1>
- Qi D, Zhang C, Wu Z, et al (2023) Dynamics and hydrodynamic efficiency of diving beetle while swimming. *Heliyon* 9:e14200. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e14200>

- Ramírez A, Gutiérrez-Fonseca PE (2014) Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *RBT* 62:155. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.15785>
- Resetarits WJ (2001) Colonization under threat of predation: avoidance of fish by an aquatic beetle, *Tropisternus lateralis* (Coleoptera: Hydrophilidae). *Oecologia* 129:155–160. <https://doi.org/10.1007/s004420100704>
- Ribera I, Foster G (1997) Functional types of diving beetle (Coleoptera: Hygrobiidae and Dytiscidae), as identified by comparative swimming behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:537–558
- Ribera I, Nilsson AN (1995) Morphometric patterns among diving beetles (Coleoptera: Noteridae, Hygrobiidae, and Dytiscidae). *Can J Zool* 73:2343–2360. <https://doi.org/10.1139/z95-275>
- Ribera I, Vogler AP (2000) Habitat type as a determinant of species range sizes: the example of lotic-lentic differences in aquatic Coleoptera. *Biological Journal of the Linnean Society* 71:33–52. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01240.x>
- Richoux P (1994) Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic Coleoptera in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31:377–395. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01747.x>
- Ríos-Touma B, Cuesta F, Rázuri-Gonzales E, et al (2022) Elevational biodiversity gradients in the Neotropics: Perspectives from freshwater caddisflies (Insecta: Trichoptera). *PLOS ONE* 17:. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0272229>
- Schowalter, TD (2017) *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*. Academic Press. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803033-2.00002-9>
- Sheth SD, Padhye AD, Ghatge HV (2021) Effect of environment on functional traits of co-occurring water beetles. *Ann Limnol - Int J Lim* 57:2. <https://doi.org/10.1051/limn/2020030>
- Shimano Y, Juen L, Salles F, et al (2013) Environmental and spatial processes determining Ephemeroptera (Insecta) structures in tropical streams. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 49:31–41. <https://doi.org/10.1051/limn/2013036>
- Shoemaker LG, Sullivan LL, Donohue I, et al (2020) Integrating the underlying structure of stochasticity into community ecology. *Ecology* 101:e02922. <https://doi.org/10.1002/ecy.2922>
- Silva FAM, Assad EA, Evangelista BA (2008). Caracterização climática do bioma Cerrado. p. 69–88. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Vol. 2, Brasília, Embrapa Informação Tecnológica, 406 p.
- Streit RP, Bellwood DR (2023) To harness traits for ecology, let's abandon 'functionality.' *Trends in Ecology & Evolution* 38:402–411. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.11.009>
- Tomczyk NJ, Rosemond AD, Rogers PA, Cummins CS (2022) Thermal traits of freshwater macroinvertebrates vary with feeding group and phylogeny. *Freshwater Biology* 67:1994–2003. <https://doi.org/10.1111/fwb.13992>
- Tonin A, Boyero L, Bambi P, et al (2020) High within-stream replication is needed to predict litter fluxes in wet-dry tropical streams. *Freshwater Biology* 65:688–697. <https://doi.org/10.1111/fwb.13459>



Valente-Neto F, Saito V, Siqueira T, Fonseca-Gessner A (2016) Evidence of species sorting driving aquatic beetles associated with woody debris in a transitional region between Cerrado and Atlantic Forest biomes. *Aquatic Ecology* 50:209–220. <https://doi.org/10.1007/s10452-016-9569-0>

Wang J, Hu J, Tang T, et al (2020) Seasonal shifts in the assembly dynamics of benthic macroinvertebrate and diatom communities in a subtropical river. *Ecology and Evolution* 10:692–704. <https://doi.org/10.1002/ece3.5904>

White DS (2009) Coleoptera (Beetles) in Aquatic Ecosystems. In: *Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier, pp 144–156

Yee DA, Kehl S (2015) Order Coleoptera. In: *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. Elsevier, pp 1003–1042

## Material suplementar

Tabela S1. Efeitos fixos para GLMMs de adultos e larvas de besouros aquáticos nas estações chuvosa e seca.

|                 | Nome                                  | Parâmetro estimado | SE     | Valor de z |
|-----------------|---------------------------------------|--------------------|--------|------------|
| Estação chuvosa |                                       |                    |        |            |
| Adultos         | (Intercepto)                          | -3.2734            | 0.3887 | -8.422***  |
|                 | Temperatura                           | 0.5088             | 0.1893 | 2.688**    |
|                 | LAF/TAF                               | 1.1396             | 0.6103 | 1.867      |
| Larvas          | (Intercepto)                          | -1.9070            | 0.0011 | -1670.8*** |
|                 | pH                                    | 0.5897             | 0.0011 | 516.8***   |
|                 | Comprimento do pronoto                | -2.1072            | 0.0011 | -1846.5*** |
|                 | pH:Comprimento do pronoto             | -1.5577            | 0.0011 | -1365.0*** |
| Estação seca    |                                       |                    |        |            |
| Adultos         | (Intercepto)                          | -3.7728            | 0.4810 | -7.843***  |
|                 | Temperatura                           | 1.7056             | 0.6381 | 2.673**    |
|                 | Vazão                                 | 0.1781             | 0.3176 | 0.561      |
|                 | Condutividade                         | -0.7923            | 0.3711 | -2.135*    |
|                 | LAF/TAF                               | 1.0115             | 0.9279 | 1.090      |
| Larvas          | Temperatura:LAF/TAF                   | -3.7771            | 1.3570 | -2.783**   |
|                 | (Intercepto)                          | -1.9868            | 0.4852 | -4.095***  |
|                 | Temperatura                           | -0.6284            | 0.4689 | -1.340     |
|                 | FFGSC                                 | -5.7237            | 4.9240 | -1.162     |
|                 | FFGSH                                 | -0.4649            | 0.5104 | -0.911     |
|                 | FFGSH_SC_CC                           | 0.0636             | 0.3878 | 0.164      |
|                 | FFG_SC_PI_CC                          | 0.8568             | 0.4620 | 1.854 .    |
|                 | Largura máxima do pronoto             | -2.2282            | 1.5951 | -1.397     |
|                 | Temperatura:FFGSC                     | -9.5347            | 4.1507 | -2.297*    |
|                 | Temperatura:FFGSH                     | 0.0234             | 0.4892 | 0.048      |
|                 | Temperatura:FFGSH_SC_CC               | 1.1243             | 0.3651 | 3.079**    |
|                 | Temperatura:FFGSH_SC_PI_CC            | -0.6519            | 0.4821 | -1.352     |
|                 | Temperatura:Largura máxima do pronoto | 2.7917             | 1.3627 | 2.049*     |

Valor de z: estimado/SE: .  $p < 0.1$ , \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ ,  $p < 0.001$ \*\*\*

Tabela S2. Efeitos aleatórios para GLMMs de adultos e larvas de besouros aquáticos nas estações chuvosa e seca.

| Grupos                                                                      | Nome         | Variância | SE     | Correlação |
|-----------------------------------------------------------------------------|--------------|-----------|--------|------------|
| Adultos – Estação chuvosa: Número de obs.: 1440, grupos: sp, 72; sítios, 20 |              |           |        |            |
| Sp                                                                          | (Intercepto) | 0.5114    | 0.7151 |            |
|                                                                             | Temperatura  | 0.2970    | 0.5450 | -1.00      |
| Sítio                                                                       | (Intercepto) | 0.3957    | 0.6290 |            |
| Adultos – Estação seca: Número de obs.: 1440, grupos: sp, 79; sítios, 20    |              |           |        |            |
| Sp                                                                          | (Intercepto) | 0.3043    | 0.5516 |            |
|                                                                             | Temperatura  | 1.4118    | 1.1882 | -0.08      |
|                                                                             | Vazão        | 2.8631    | 1.6921 | 0.19 -0.10 |

|                                                                           |               |           |        |       |       |       |
|---------------------------------------------------------------------------|---------------|-----------|--------|-------|-------|-------|
|                                                                           | Condutividade | 2.7750    | 1.6658 | 0.59  | -0.07 | -0.68 |
| Sítio                                                                     | (Intercepto)  | 0.1960    | 0.4428 |       |       |       |
| Larvas – Estação chuvosa: Número de obs.: 720, grupos: sp, 58; sítios, 20 |               |           |        |       |       |       |
| sp                                                                        | (Intercepto)  | 0.6207    | 0.7878 |       |       |       |
|                                                                           | pH            | 0.1280    | 0.3578 | 1.00  |       |       |
| Sítio                                                                     | (Intercepto)  | 0.9734    | 0.9866 |       |       |       |
| Larvas – Estação seca: Número de obs.: 720, grupos: sp, 36; sítios, 20    |               |           |        |       |       |       |
| Sp                                                                        | (Intercepto)  | 0.0003    | 0.0164 |       |       |       |
|                                                                           | Temperatura   | 0.0365e-3 | 0.0060 | -0.73 |       |       |
| Sítio                                                                     | (Intercepto)  | 0.2606    | 0.5105 |       |       |       |

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho encontramos que a estrutura, composição e montagem da assembleia de besouros aquáticos apresenta uma relação complexa entre as estações chuvosa e seca do bioma Cerrado, onde a abundância das larvas difere entre as estações, mas não a de adultos, a riqueza de espécies não difere entre as estações e a diversidade é maior na estação seca. A composição de espécies difere entre as estações, porém não a diversidade funcional para ambos os estágios de vida. As variáveis ambientais são significativas para abundância, riqueza e métricas de diversidade funcional, onde a temperatura da água, o pH, oxigênio dissolvido (DO) e condutividade foram as preditoras mais frequentes nos modelos. O mecanismo de montagem da assembleia de besouros aquáticos adultos na estação chuvosa é estocástico, enquanto para adultos na estação seca e larvas em ambas as estações o mecanismo é a filtragem ambiental, com diferentes grupos funcionais formados entre as estações. Variáveis ambientais como temperatura da água e pH são significativas para a ocorrência de espécies, atuando sobre os traços fenotípicos dilatação do metafêmur, tamanho e largura do pronoto e grupo alimentar funcional, que estão relacionados ao comportamento de nado e exploração de recursos alimentares no ambiente.

Com esses resultados podemos concluir que as condições ambientais são importantes na estruturação das assembleias de besouros aquáticos no Cerrado, atuando sobre a diversidade desses organismos. As diferentes espécies que ocorrem em cada estação são capazes de explorar os diferentes recursos e tolerar as condições ambientais impostas pelas estações, de forma que mesmo que algumas métricas funcionais diferem entre as estações, a diversidade funcional para esse grupo se mantém inalterada para ambos os estágios de vida entre as estações, o que provavelmente se deve aos hábitos de vida e estratégias variáveis das famílias desse grupo.

Os besouros aquáticos incluem famílias que ocupam diferentes estratos no habitat aquático e também podem explorar o habitat terrestre, o que torna esse grupo interessante no estudo das teorias ecológicas e evolutivas, já que apresentam essa ampla gama de comportamentos. Limitações na identificação das espécies em diferentes estágios de vida e escasses de estudos sobre a fenologia de besouros aquáticos nos trópicos torna o estudo do grupo um desafio, podemos estar perdendo informações valiosas não vistas em outros grupos de insetos aquáticos. Com esse estudo conseguimos verificar alguns padrões sazonais para larvas e adultos em condições de referência, o que é um primeiro passo no avanço do conhecimento do grupo em ambientes tropicais da América do Sul. Conhecendo a dinâmica natural das comunidades nesses ambientes, podemos explorar como as mudanças ambientais globais poderiam afetar essa dinâmica, propor novas metodologias de monitoramento e utilizar esses organismos como modelo em estudos ecológicos e evolutivos.