



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA



TESE DE DOUTORADO

**Padrões de distribuição de espécies de percevejos semi-aquáticos (Hemiptera:
Gerromorpha): utilizando fatores ambientais e espaciais para determinar a estrutura das
comunidades em riachos amazônicos**

Erlane José Rodrigues da Cunha

BELÉM

2018



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA



Erlane José Rodrigues da Cunha

Padrões de distribuição de espécies de percevejos semi-aquáticos (Hemiptera: Gerromorpha): utilizando fatores ambientais e espaciais para determinar a estrutura das comunidades em riachos amazônicos

Orientador: Dr. Leandro Juen
(Universidade Federal do Pará)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Zoologia.

Área de concentração: Biodiversidade e Conservação.
Linha de pesquisa: Ecologia animal.

BELÉM

2018

Área de concentração: Biodiversidade e Conservação
Linha de pesquisa: Ecologia animal

Erlane José Rodrigues da Cunha

Padrões de distribuição de espécies de percevejos semi-aquáticos (Hemiptera: Gerromorpha): utilizando fatores ambientais e espaciais para determinar a estrutura das comunidades em riachos amazônicos

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia do convênio Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG/UFPA), como parte dos requisitos para a obtenção do título de doutor em Zoologia (Biodiversidade e Conservação), avaliada pela Comissão Examinadora abaixo:

Dr. Luciano Fogaça de Assis Montag
Membro Interno
Instituto de Ciências Biológicas
Universidade Federal do Pará – UFPA

Dr. Rogério Rosa da Silva
Membro Interno
Ciências da Terra e Ecologia
Museu Paraense Emílio Goeldi –MPEG

Dr. Bruno Spacek Godoy
Membro Externo
Núcleo de Ciências Agrárias e
Desenvolvimento Rural
Universidade Federal do Pará - UFPA

Dr. Fabio de Oliveira Roque
Membro Externo
Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Conservação
Universidade Federal do Mato Grosso
do Sul – UFMS

Dr. Felipe Ferraz Figueiredo Moreira
Membro Externo
Programa de Pós-graduação em
Biodiversidade e Saúde
Fundação Oswaldo Cruz – Rio de Janeiro

Dr. Karina Dias da Silva
Membro Externo
Programa de Pós-Graduação em Ecologia
Universidade Federal do Pará - UFPA

Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos
Membro Externo
Programa de Pós-Graduação em Ecologia
Universidade Federal do Pará – UFPA

Dr. Leandro Juen
Orientador
Instituto de Ciências Biológicas
Universidade Federal do Pará – UFPA

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- C972p Cunha, Erlane José Rodrigues
Padrões de distribuição de espécies de percevejos semi-aquáticos (Hemiptera: Gerromorpha): utilizando fatores ambientais e espaciais para determinar a estrutura das comunidades em riachos amazônicos / Erlane José Rodrigues Cunha. — 2018
88 f. : il.
- Tese (Doutorado) - Programa de Pós-graduação em Zoologia (PPGZOO), Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém, 2018.
Orientação: Prof. Dr. Leandro Juen
1. Dispersão. 2. Diversidade beta. 3. Ecologia de riachos. 4. Gerromorpha. 5. Metacomunidades. I. Juen, Leandro, *orient.* II. Título
-

CDD 301.3

SUMÁRIO

RESUMO	iv
ABSTRACT	vi
INTRODUÇÃO GERAL	8
REFERÊNCIAS	12
CAPÍTULO 1: EFEITOS DA CONECTIVIDADE E VARIAÇÃO AMBIENTAL SOBRE METACOMUNIDADES DE PERCEVEJOS SEMIAQUÁTICOS (HEMIPTERA) EM RIACHOS AMAZÔNICOS	15
CAPÍTULO 2: O PAPEL DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL, ESPAÇO E BIOGEOGRAFIA NA DISTRIBUIÇÃO DE PERCEVEJOS SEMIAQUÁTICOS (HEMIPTERA) NA AMAZÔNIA	34
CAPÍTULO 3: DIMORFISMO ALAR EM PERCEVEJOS SEMIAQUÁTICOS (HEMIPTERA) COMO FERRAMENTA PARA MONITORAMENTO DE RIACHOS: UMA AVALIAÇÃO DO CULTIVO DE PALMA DE DENDÊ NA AMAZÔNIA	60
CONCLUSÃO GERAL	81
APÊNDICE 1	83
APÊNDICE 2	84
APÊNDICE 3	88

RESUMO

Os ecossistemas lóticos amazônicos são sistemas complexos e dinâmicos, com uma extensa variação espacial e ambiental entre eles. Entender como as espécies aquáticas estão distribuídas é essencial para pensar em planos ou projetos de conservação desse bioma, fazendo-se necessária a tentativa de elucidar como tais condições afetam a distribuição dos organismos em resposta à especificidade de habitat e dispersão das espécies sob diferentes escalas. Diante desse cenário, esta tese teve o objetivo geral de avaliar como os fatores ambientais e espaciais estruturam as comunidades de percevejos semiaquáticos (Hemiptera) em riachos amazônicos. Para isso, dividimos a tese em três capítulos. No primeiro, avaliamos os fatores determinantes da estruturação das metacomunidades, considerando fatores ambientais, estrutura espacial linear e fluvial dentro de uma bacia de drenagem. Observamos que o efeito do ambiente teve maior influência sobre a estrutura da metacomunidade e somente fatores relacionados a dispersão via fluvial foram importantes para esses organismos. Assim, em escala de bacia hidrográfica, a estrutura da metacomunidade foi estruturada principalmente por *species sorting* sendo que *mass effects* pode atuar sobre a dispersão em escalas menores dentro da rede hidrográfica. No segundo capítulo analisamos os padrões de metacomunidades de percevejos semiaquáticos entre diferentes áreas biogeográficas da região amazônica. Em escala biogeográfica, encontramos que a limitação da variação das comunidades através do espaço foi determinante na estruturação da diversidade das comunidades. Esses resultados mostraram que ocorre alto *turnover* dentro das eco-regiões avaliadas devido à heterogeneidade ambiental. Além disso, a diversidade beta entre diferentes áreas biogeográficas da região amazônica evidenciou um padrão geral de decaimento da similaridade em decorrência das distâncias ambientais e espaciais. No terceiro capítulo, desconstruímos as comunidades de percevejos em assembleias de organismos ápteros e alados para avaliação da alteração do ambiente em áreas com alteração antrópica. Demonstramos que a composição das assembleias com espécies aladas difere da composição total da comunidade de percevejos, contudo, assembleias de ápteros e alados mostraram respostas associadas à perda de diversidade causada por atividade antrópica. Entretanto, as variáveis ambientais que estruturam essas assembleias foram diferentes, indicando que ocorre um *trade-off* entre reprodução (ápteros) e dispersão (alados) para o alcance do *fitness* dessas populações. Destacamos que características do habitat aquático em escala local, e a conectividade fluvial entre habitats são os principais determinantes na estruturação das comunidades desses organismos em escala de bacia hidrográfica.

Considerando escalas biogeográficas, a limitação da dispersão através do espaço foi o principal fator na estrutura das comunidades, contudo, a diversidade beta entre regiões mostrou também ser dependente de fatores locais. Consideramos que a especificidade desses organismos em viver na superfície da água, além de mostrar forte relação com esse habitat, também evidencia que a locomoção sobre a superfície da água é o principal mecanismo a dispersão desses organismos na rede hidrográfica. Além disso, processos que determinaram os padrões de diversidade das comunidades atua em escalas locais até biogeográficas. Contudo, destacamos que avanços dos impactos de atividades antrópicas na Amazônia podem também interferir nesses processos e atuar sobre a distribuição das espécies entre os ecossistemas lóticos da região.

Palavras-chaves: Dispersão; diversidade beta; ecologia de riachos, Gerromorpha; metacomunidades.

ABSTRACT

Amazonian lotic ecosystems are among the environments that have received most attention in studies on species distribution. This is related to the presence of high environmental complexity and spatial variation in these ecosystems, thus it is necessary to elucidate how such conditions affect the species distribution in response to habitat specificity and dispersion under different scales. Thus, in this thesis we aim to evaluate how environmental and spatial factors structure semi-aquatic bug (Hemiptera: Gerromorpha) communities in Amazonian streams. To achieve this goal, the thesis was divided into three chapters. First, we evaluated factors that structure metacommunities, considering environmental factors, linear and fluvial spatial structure within a drainage basin. We observed that the effect of the environment had greater effect on metacommunity structure and only factors related to river dispersion were important for these response. Thus, at basin scale, the metacommunity structure was affected mainly by species sorting and mass effects was associated to dispersion in smaller scales within basin network. In second chapter, we analyzed the patterns of metacommunities of semi-aquatic bugs among different biogeographic areas of the Amazon region, we found that the limitation of community variation across space was decisive in structuring the diversity of assemblies. These results showed that high turnover occurs within the eco-regions evaluated due to environmental heterogeneity. In addition, beta diversity between different biogeographic areas in Amazon region evidenced general patterns of decay of similarity due to environmental and spatial distances. In the third chapter, we deconstructed the assemblages between wingless and winged individuals to evaluate the alteration of the environment in areas with anthropic alteration. We find that the composition of winged species assemblages differs from the total community composition, however, assemblages of winged and winged species showed responses associated with the loss of diversity caused by anthropic activity. However, the environmental variables that structure these assemblies were different, indicating that a trade-off occurs between reproduction (wingless) and dispersion (winged) to reach the fitness of these populations. In general, we highlight that characteristics of the aquatic habitat on a local scale, and the fluvial connectivity between habitats are the main determinants in structuring the communities of these organisms at a basin scale. Considering biogeographic scales, the limitation of the dispersion through space was the main factor in the structure of the communities, however, the beta diversity between regions also showed to be dependent on local factors. We consider that the specificity of

these organisms to live on the surface of the water, besides showing strong relation with this habitat, also shows that the locomotion on the water surface is the main dispersion mechanism of these organisms in the basin network. In addition, the processes that have determined communities' patterns of diversity act on local scales up to biogeographic scales. However, we highlight that advances in the impacts of anthropic activities in the Amazon can also interfere in these processes and act on the distribution of species among the lotic ecosystems of the region.

Keywords: Dispersion; beta diversity; stream ecology; Gerromorpha; metacommunity.

INTRODUÇÃO GERAL

O conceito inicial de Metacomunidade foi criado por Wilson em 1992, com a definição de um conjunto de comunidades ligadas umas às outras por determinados mecanismos que mantenham fluxos de migrações de espécies entre as manchas de habitat. Até então, os processos de interação entre comunidades eram definidos pelos requerimentos ecológicos das espécies com base no nicho ocupado por cada espécie (Vellend 2010). Posteriormente, Hubbel (2001) utilizando os conceitos da Teoria do Equilíbrio de Biogeografia de Ilhas de MacArthur & Wilson (1963) propôs a Teoria Neutra, que determinava que populações locais funcionariam como ilhas onde os processos estocásticos (colonização e extinções locais) eram fatores essenciais para a manutenção da variação por meio de deriva genética, assim, inserindo componentes aleatórios como fundamentais na manutenção da diversidade (Vellend 2010). Com esses novos avanços, o componente aleatório passa a ser importante na distribuição das espécies, com a dispersão através do espaço ou do tempo sendo um fator limitante da presença ou abundância de uma espécie na comunidade (Chase & Bengtsson 2010).

Entretanto, Leibold et al. (2004) unificou todos esses conceitos em uma síntese sobre a estruturação de uma metacomunidade. Propondo quatro estruturas básicas em metacomunidades: modelo neutro (*neutral model*), dinâmica de manchas (*patch dynamics*) seleção (*species sorting*) e efeitos de massa (*mass effects*) (Leibold et al. 2004). Atualmente, dois destes paradigmas são identificados como os principais mecanismos de estruturação de metacomunidades: *species sorting* e *mass effects* (Cottenie 2005, Greinger & Gilbert 2016). Em metacomunidades estruturadas por *species sorting*, existe forte relação entre as espécies com as condições do ambiente (Leibold et al. 2004), desta forma, os processos de seleção baseadas no nicho são predominantes nas comunidades locais (Vellend 2010), mas existindo a necessidade que as espécies consigam se dispersar, conseguindo chegar a locais com condições ótimas (Cottenie 2005, Winegardner et al. 2012). Já por *mass effects*, os processos de dispersão das espécies se sobressaem em relação a relação espécie-habitat, portanto as espécies podem ocorrer em locais com condições desfavoráveis ou subótimas (Leibold et al. 2004). A interação entre esses processos dependem da conectividade entre os locais, especificidade ao habitat e capacidade de dispersão (Heino et al. 2015a, Tonkin et al. 2018). Dessa maneira, esses processos mostram um contínuo entre *mass effects* e *species sorting*, contudo, em grandes

escalas e/ou baixa conectividade entre os locais a metacomunidade é estruturada pela “limitação da dispersão” (Winegardner et al. 2012, Heino et al. 2016).

A dispersão limitada pelo espaço é regulada principalmente por processos regionais ligados a conectividade entre as comunidades (Chisholm et al. 2011, Anderson & Hayes 2017), onde o pool de espécies seria determinado pelo alcance destas e o gradiente de dispersão não limitada pelo espaço, seria regido por processos locais (Winegardner et al. 2012). Dessa maneira, a capacidade de dispersão e requerimentos ecológicos específicos das espécies seriam os determinantes do pool regional de espécies (Winegardner et al. 2012, Heino et al. 2015b). Além disso, a variação entre comunidades locais dentro de um pool regional, conhecida como diversidade beta, e é considerada a pedra fundamental em estudos de metacomunidades (Chase & Bengtsson 2010). A diversidade beta é altamente dependente dos fatores locais que determinam a diversidade local e das escalas espaciais associadas à conectividade entre essas comunidades locais (Heino et al. 2015b, Tonkin et al. 2018). Portanto, além da forte relação com a heterogeneidade do ambiente, os fatores espaciais determinam essa variação dentro do pool regional, uma vez que a distância entre as comunidades pode ser a grande responsável pela diferenciação entre comunidades em escalas espaciais mais amplas (Soininen et al., 2007; Baselga, 2010).

A diversidade beta pode ser particionada em dois fenômenos que estruturam as comunidades locais, *turnover* e aninhamento. O primeiro ocorre em virtude da substituição das espécies (*turnover*) devido a filtros ambientais e limitações da dispersão das espécies, levando a uma substituição natural da composição das espécies conforme aumenta as distâncias geográficas ou ambientais entre os locais, desde que a riqueza de espécies não seja limitante na variação das comunidades (Baselga 2007). O segundo corresponde à variação das comunidades locais dentro de um pool de espécies limitado pela diferença de riqueza entre estas comunidades, conhecida como aninhamento (*nestedness*), em que as diversidades locais seriam subconjuntos pertencentes aqueles mais diversos (Baselga 2010, Legendre 2014). Além disso, em uma escala geográfica mais ampla, a diversidade beta evidencia diferentes padrões dependentes desde fatores ambientais a fatores biogeográficos (Brasil et al 2018), mostrando decaimento da similaridade das comunidades com o aumento de distâncias ambientais e distâncias geográficas (i.e. *Distance-decay of similarity*) (Nekola & White 1999, Soininen et al. 2007).

Os ecossistemas aquáticos são distribuídos em redes dentrícas hierárquicas, em virtude de sua conectividade entre as bacias hidrográficas, representam excelentes sistemas para avaliar a estruturação de uma metacomunidade através dos processos locais e regionais, em virtude da possibilidade de variação nos mecanismos de dispersão dentro e entre bacias de drenagem (Brown & Swan 2010, Algarte et al. 2014). Por exemplo, organismos com dispersão passiva como comunidades de diatomáceas e briófitas, apresentam forte estruturação por fatores locais como a qualidade do habitat, entretanto são bastante afetadas por fatores regionais devido a limitação da dispersão através do espaço (Algarte et al. 2014, Heino et al. 2015a). Em contrapartida, em organismos com dispersão ativa, como muitos insetos aquáticos, o efeito de processos relacionados ao espaço é pouco representativo na estruturação dessas comunidades, uma vez que os processos locais (e.g. fatores ambientais) são os responsáveis pela estruturação da comunidade pela dispersão eficaz entre comunidades para a exploração de recursos e condições através do espaço (Karaouzas & Gritzalis 2006, Landeiro et al. 2012; Castillo-Escrivá et al. 2017; Brasil et al 2018).

Considerando os ecossistemas lóticos os pertencentes ao bioma amazônico, além dos complexos padrões naturais de distribuição das espécies, a intensa alteração antrópica na região causa mudanças nos processos de ecológicos, dependentes principalmente de fatores locais (Benone et al. 2017, Cunha & Juen 2017). Nesses ecossistemas, a ocupação do homem tem causado grande fragmentação no ambiente e alteração na biodiversidade por meio de atividades econômicas como a extração de madeira (Calvão et al, 2016, Nogueira et al, 2016), pecuária (Barros et al. 2004, Gardner et al. 2013), agricultura (Gardner et al. 2013, Cunha et al. 2015) e mineração (Callisto et al. 1998, Dedieu et al. 2015). Dessa forma, além da alteração nos processos locais, as transformações nas paisagens naturais causam limitação na dispersão das espécies entre os habitats, principalmente pela limitação da conectividade entre os ambientes e as comunidades dentro de uma bacia (Vannote et al. 1980, Allan 2004). Sabendo-se que tais comunidades locais estão conectadas por processos de dispersão, são necessárias abordagens que permitam a observação de como a interação entre estas comunidades são alteradas ou estruturadas dentro da diversidade regional de espécies (Cunha & Juen 2017).

Dentre os organismos aquáticos, o percevejos semi-aquáticos (Hemiptera) apresentam requerimentos próprios, habitando a superfície da água, estando sempre ligados a interface ar-água (Nieser & Melo 1997, Andersen & Weir 2004), havendo uma

forte dependência dos processos que ocorrem nos ecossistemas aquático e terrestre (Anderson & Weir 2004, Karaouzas & Gritzalis 2006). Os percevejos semi-aquáticos são organismos predadores que apresentam forte associação com o habitat aquático (Anderson & Weir 2004; Cunha et al. 2015), onde a dependência da lâmina d'água para sua locomoção é essencial para o sucesso evolutivo do grupo nesse ambiente (Andersen 1982). Além disso, a capacidade de dispersão para o grupo é muito variável (Andersen & Weir 2004), podendo ser “saltadores”, “patinadores” ou “caminhadores” (*walkers*) e ainda possuem variação alar, uma vez que podem ser ápteros, alados ou polimórficos (variação intraespecífica quanto ao tamanho e a presença ou não das asas) (Hu et al. 2003, Anderson & Weir 2004). Dessa maneira, os percevejos semi-aquáticos apresentam características importantes na detecção dos processos (locais e regionais) estruturadores da distribuição das espécies nos ecossistemas aquáticos (Karaouzas & Gritzalis 2006).

Visando a compreensão dos processos ecológicos dependentes de fatores locais e regionais em ecossistemas aquáticos, bem como, do efeito da alteração da paisagem sobre diversidade local de organismos aquáticos, esta tese teve como objetivo principal determinar como são estruturados os processos envolvidos na distribuição das espécies de percevejos semiaquáticos em riachos amazônicos. Para isso, o trabalho foi dividido em três capítulos. O primeiro avalia a importância dos fatores locais e regionais dependentes da conectividade fluvial sobre a estrutura da metacomunidade de percevejos semiaquáticos dentro de uma bacia hidrográfica na Amazônia. No segundo capítulo avaliamos como são estruturadas metacomunidade de percevejos semiaquáticos em diferentes eco-regiões da Amazônia, explorando os fatores ambientais e espaciais como preditoras da diversidade beta nessas comunidades dentro de uma escala biogeográfica. No terceiro capítulo, propomos a avaliação de alterações antrópicas utilizando subconjuntos das comunidades de percevejos semiaquáticos de acordo com a capacidade dispersiva determinada pela presença/ausência de asa. A tese é apresentada em forma de manuscritos de artigos científicos formatados de acordo com as normas do periódico *Journal of Insect Conservation*, a serem submetidos após a devida análise e correções propostas pela banca de avaliação.

REFERÊNCIAS

- Algarte VM, Rodrigues L, Landeiro VL, et al (2014) Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter?. *Hydrobiol* 722: 279-290.
- Allan JD (2004) Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *An Ver Ecol Evol Syst* 257-284.
- Andersen NM (1982) *The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha)*. Brill Academic, Leiden.
- Andersen NM, Weir TA (2004) *Australian water bugs: their biology and identification (Hemiptera-Heteroptera, Gerromorpha & Nepomorpha)*. Apoll books.
- Anderson KE & Hayes SM (2018) The effects of dispersal and river spatial structure on asynchrony in consumer–resource metacommunities. *Fresh Biol* 63(1), 100-113.
- Barros E, Grimaldi M, Sarrazin M, et al (2004) Soil physical degradation and changes in macrofaunal communities in Central Amazon. *Appl Soil Ecol* 26: 157-168.
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol Biogeogr* 19: 134-143.
- Baselga A. (2007) Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Soinenen et al. 2007. *Ecography* 30, 838–841.
- Benone NL, Esposito MC, Juen L, et al (2017). Regional Controls on Physical Habitat Structure of Amazon Streams. *Riv Res and App* 33(5), 766-776.
- Brasil LS, Oliveira-Júnior JM, Calvão LB, et al (2018) Spatial, biogeographic and environmental predictors of diversity in Amazonian Zygoptera. *Insect Conserv and Diver* 11(2), 174-184.
- Brown BL & Swan CM (2010) Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *J Anim Ecol* 79(3), 571-580.
- Callisto M, Esteves FA, Gonçalves Jr JF, et al (1998) Benthic macroinvertebrates as indicators of ecological fragility of small Rivers('Igarapes') in a bauxite mining region of Brazilian Amazonia. *Amazoniana*, 15: 1-9.
- Calvão LB, Nogueira DS, Montag ALF, et al (2016). Are Odonata communities impacted by conventional or reduced impact logging?. *For Ecol Manag* 382: 143-150.
- Castillo-Escrivà A, Rueda J, Zamora L, et al (2016) The role of watercourse versus overland dispersal and niche effects on ostracod distribution in Mediterranean streams (eastern Iberian Peninsula). *Acta Oecol* 73, 1-9.
- Chase JM, Bengtsson J (2010) Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology. In: Verhoef HA, Morin PJ (eds.). *Community Ecology*. Oxford University Press, Oxford.

- Chisholm C, Lindo Z & Gonzalez A (2011) Metacommunity diversity depends on connectivity and patch arrangement in heterogeneous habitat networks. *Ecography* 34(3), 415-424.
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett* 8 (11), 1175-1182.
- Cunha EJ & Juen L (2017) Impacts of oil palm plantations on changes in environmental heterogeneity and Heteroptera (Gerromorpha and Nepomorpha) diversity. *J Insect Conserv* 21(1), 111-119.
- Cunha EJ, Montag ALF & Juen L. (2015). Oil palm crops effects on environmental integrity of Amazonian streams and Heteropteran (Hemiptera) species diversity. *Ecol Indic* 52, 422-429.
- Dedieu N, Rhone M, Vigouroux R, Céréghino R (2015) Assessing the impact of gold mining in headwater streams of Eastern Amazonia using Ephemeroptera assemblages and biological traits. *Ecol Indic* 52: 332-340.
- Gardner TA, Ferreira J, Barlow J, et al. (2013) A social and ecological assessment of tropical land uses at multiple scales: The Sustainable Amazon Network. *Phil Trans Royal Soc Biol Sci* 368: 20120-20166.
- Grainger TN, & Gilbert B. (2016). Dispersal and diversity in experimental metacommunities: linking theory and practice. *Oikos* 125(9), 1213-1223.
- Heino J, Melo AS, Siqueira T, Soininen J, Valanko S, Bini LM (2015b) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Fresh Biol* 60: 845-869.
- Heino J, Soininen J, Alahuhta J, et al (2015a). A comparative analysis of metacommunity types in the freshwater realm. *Ecol Evol* 5; 1525-1537.
- Heino J, Soininen J, Alahuhta J, et al (2016). Metacommunity ecology meets biogeography: effects of geographical region, spatial dynamics and environmental filtering on community structure in aquatic organisms. *Oecol* 1-17.
- Hu DL, Chan B, Bush JW (2003). The hydrodynamics of water strider locomotion. *Nature* 424: 663-666.
- Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press.
- Karaouzas I & Gritzalis KC (2006) Local and regional factors determining aquatic and semi-aquatic bug (Heteroptera) assemblages in rivers and streams of Greece. *Hydrobiol* 573: 199-212.
- Landeiro VL, Bini L, Melo AS, et al (2012) The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Fresh Biol* 57(8), 1554-1564.

- Legendre P (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecol Biogeogr*, 23(11), 1324-1334.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, et al (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7: 601-613.
- MacArthur RH, Wilson EO (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*: 373-387.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *J Biogeogr*, 26,867–878
- Nieser N, Melo ALD (1997) *Heterópteros aquáticos de Minas Gerais*. Editora Ufmg.
- Nogueira DS, Calvão LB, Montag LF, et al (2016) Little effects of reduced-impact logging on insect communities in eastern Amazonia. *Environ Monit Assess* 188: 1-20.
- Tonkin JD, Altermatt F, Finn DS, Heino J, Olden JD, Pauls SU & Lytle D (2018) The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Fresh Biol*, 63(1), 141-163.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980) The river continuum concept. *Can J Fish Aquat Sci* 37: 130-137.
- Vellend M (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *Quart Rev Biol* 85(2), 183-206.
- Wilson DS (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73: 1984-2000.
- Winegardner AK, Jones BK, Ng ISY, et al (2012) The terminology of metacommunity ecology. *Trends Ecol Evol* 27: 253–254.

CAPÍTULO 1

**EFEITOS DA CONECTIVIDADE E VARIAÇÃO AMBIENTAL SOBRE METACOMUNIDADES
DE PERCEVEJOS SEMIAQUÁTICOS (HEMIPTERA) EM RIACHOS AMAZÔNICOS**

Cunha, Erlane José; Juen, Leandro

Efeitos da conectividade e variação ambiental sobre metacomunidades de percevejos semiaquáticos (Hemiptera) em riachos amazônicos

Cunha, Erlane José; Juen, Leandro

Resumo: O objetivo deste estudo foi determinar os processos estruturadores da metacomunidade de percevejos semiaquáticos em riachos amazônicos. Testamos a hipótese de que o ambiente é o fator determinante para estruturar a metacomunidade e que a estrutura espacial, conectada através da paisagem ou da rede dendrítica, também é importante com menor representatividade para a distribuição das espécies. Amostramos 39 riachos de uma bacia hidrográfica nos quais foram coletadas as comunidades locais. Utilizamos um conjunto de variáveis ambientais locais e duas configurações espaciais, considerando as distâncias euclidianas e as distâncias fluviais entre os locais, para construir as variáveis espaciais. Realizamos uma análise de redundância parcial para testar a importância relativa do ambiente e espaço, considerando separadamente as duas estruturas espaciais. O ambiente foi o fator mais importante para a distribuição das espécies, indicando a especificidade das espécies ao habitat dos riachos de cabeceira. Somente a estrutura espacial da rede dendrítica foi importante para estruturar a metacomunidade evidenciando que a locomoção sobre a superfície da água como principal mecanismo de dispersão. As adaptações para a vida sobre superfície da água foram a principal característica para a associação com o ambiente e dispersão dentro da rede dendrítica, e dessa forma para a conectividade de uma metacomunidade.

Palavras-chave: Gerromorpha; Metacomunidade; Species sorting; Riachos de cabeceira

Introdução

Compreender como as espécies estão distribuídas de acordo com a variação ambiental em diferentes escalas geográficas ainda é uma das principais questões da ecologia de comunidades (Legendre 1993, Dray et al. 2012). Elucidar questões como esta tem sido feita a partir da análise da variação das comunidades através do espaço. Em vista disso, pesquisadores têm considerado comunidades locais como um pool regional de espécies que estão conectadas por meio da interação de múltiplos processos influenciados por fatores ambientais e espaciais em diferentes escalas (Wilson 1992, Heino 2015).

De acordo com o Conceito de Metacomunidade (Wilson 1992, Leibold et al. 2004), a montagem dessas comunidades locais conectadas é resultante da interação entre fatores locais (e.g. ambiente), fatores relacionados ao potencial de dispersão e eventos estocásticos (e.g. extinções e especiação) (Winegardner et al. 2012, Heino et al. 2015, Anderson & Hayes 2018). Por conseguinte, a conexão entre as comunidades locais foi esquematizada por Leibold et al. (2004), a priori, por quatro modelos conceituais de processos: *species sorting*, *patch dynamics*, *mass effect* e *neutral process*. Contudo, tais

processos apresentam uma continuidade entre si (Winegardner et al. 2012), evidenciando um gradiente entre os mecanismos relacionados a heterogeneidade do ambiente (*species sorting*), capacidade dispersiva das espécies (*mass effect*) e limitação da dispersão pelo espaço (Heino et al. 2015, Anderson & Hayes 2018, Tokin et al. 2018).

Considerando padrões de metacomunidades em ecossistemas lóticos, quatro modelos têm sido considerados através das perspectivas de metapopulações e da variação genética de organismos aquáticos (Finn et al. 2007, Hughes et al. 2009, Tokin et al. 2017). Estes modelos têm sido aplicados nos estudos incorporando-os como mecanismos estruturadores de metacomunidades baseado na conectividade entre comunidade locais através das redes dendríticas, onde os riachos são hierarquicamente distribuídos no espaço (Tonkin et al. 2017). O primeiro modelo, *stream hierarchy model* (SHM), relacionado a limitação da dispersão através da rede de riachos, prediz que ocorre aninhamento espacial das comunidades pela dispersão obrigatoriamente aquática ou terrestre através de um corredor de vegetação riparia. O segundo, *Death Valley model* (DVM), relacionado exclusivamente a *species sorting*, considera comunidades com espécies de muito baixa capacidade de dispersão e alta especificidade de habitat em ambientes com um conjunto de características singulares. O terceiro, *headwater model* (HWM), prediz que comunidades locais são específicas de habitats de riachos cabeceiras com alguma capacidade de dispersão a riachos mais próximos, também está relacionado a *species sorting* considerando baixa dependência da dispersão. Por último, *widespread dispersal model* (WDM), predominantemente estruturado por *mass effect*, considera comunidades de espécies com alta capacidade de dispersão e baixa especificidade do habitat, havendo certa homogeneização das metacomunidades.

Apesar da variação ambiental ser considerada o principal fator estruturador das metacomunidades lóticas (Heino et al. 2015, Tonkin et al. 2018), os mecanismos de dispersão através da rede dendrítica também devem ser avaliados como importantes estruturadores (Tonkin et al. 2017). Uma forma usual de utilizá-los é através da construção de variáveis espaciais como *Principal Coordinates of Neighbour Matrices* (PCNM), *Moran's eigenvector maps* (MEM) e *Asymmetric Eigenvector Maps* (AEM) que são utilizadas como representantes (*proxies*) dos mecanismos de dispersão através de uma configuração espacial das redes dendríticas seja por meio do curso d'água ou através da paisagem (Landeiro et al. 2012, Castillo-Escrivà et al. 2016). Além disso, o modo de dispersão considerando rede dendrítica (e.g. dispersão ativa, dispersão passiva) pode

inferir muito sobre essa dependência do espaço pelas espécies (Landeiro et al. 2012, Castillo-Escrivà et al. 2016, Tonkin et al. 2018).

Nos ecossistemas lóticos, entre os organismos aquáticos com dispersão ativa, os insetos possuem uma imensa diversidade de espécies além de diferentes adaptações e estratégias para ocorrerem em uma ampla variedade de habitats no ambiente aquático (Merritt & Cummins 2004). Um grupo que apresenta significativas adaptações e estratégias para a vida nos ecossistemas lóticos são os heterópteros pertencentes à infraordem Gerromorpha (Hemiptera), também conhecidos como percevejos semiaquáticos (Andersen 1982). Estes organismos são predadores adaptados à vida sobre a superfície da água com modificações nas pernas dependente da tensão superficial da água para sua locomoção que os tornam um grupo de “patinadores” muito associado às características do ambiente aquático (Hu & Bush 2003, Anderson & Wiens 2004). Embora estes organismos apresentem dispersão ativa pela superfície da água, o seu potencial de dispersão é bastante variado devido algumas espécies podem ser ápteras ou aladas, ou mesmo haver variação intraespecífica quanto à presença de asas (e.g. polimorfismo alar) (Anderson & Weir 2004, Karaouzas & Gritzalis 2006).

O objetivo deste estudo é avaliar os efeitos da variação ambiental e configuração espacial de riachos sobre a estruturação de metacomunidades de percevejos semiaquáticos. Além disso, determinar a importância relativa dos fatores locais (variáveis ambientais) e dos fatores relativos a dispersão e conectividade dos riachos (estrutura espacial através da paisagem e através da rede dendrítica). Assim, considerando as adaptações das espécies de Gerromorpha para vida sobre a superfície dos riachos, nossa hipótese é que a importância dos fatores locais (variação ambiental) seja maior em relação à variação espacial para esses organismos (e.g. *species sorting*). Também esperamos que ocorra limitação da dispersão através do espaço, onde os efeitos da estrutura espacial através da paisagem e da rede dendrítica não sejam diferentes para a estruturação da metacomunidade de percevejos semiaquáticos devido a variação no potencial de dispersão.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em 39 riachos da região amazônica localizados na Bacia do Rio Capim, município de Paragominas, Estado do Pará, Brasil (**Figura 1**). A vegetação da região é formada por floresta ombrófila densa (Almeida et al. 2009) e o clima é considerado tropical úmido “Aw”, de acordo com a classificação pelo sistema de Köppen (Peel et al 2007). A área amostrada fica à leste da floresta amazônica dentro de uma área de extração de madeira com estratégias de impacto reduzido (*Reduced Impacted Logging* – RIL para maiores detalhes consultar Dykstra & Heinrich (1996). Tais estratégias se mostram eficazes na preservação do ambiente e da biodiversidade para ecossistemas terrestres e aquáticos da região (Roque et al. 2015, Calvão et al. 2016, Nogueira et al. 2016). Visto que a área de amostragem está em região sob baixo efeito de impactos de atividades humanas, os riachos avaliados neste estudo são considerados preservados ou bastante próximos de preservados.

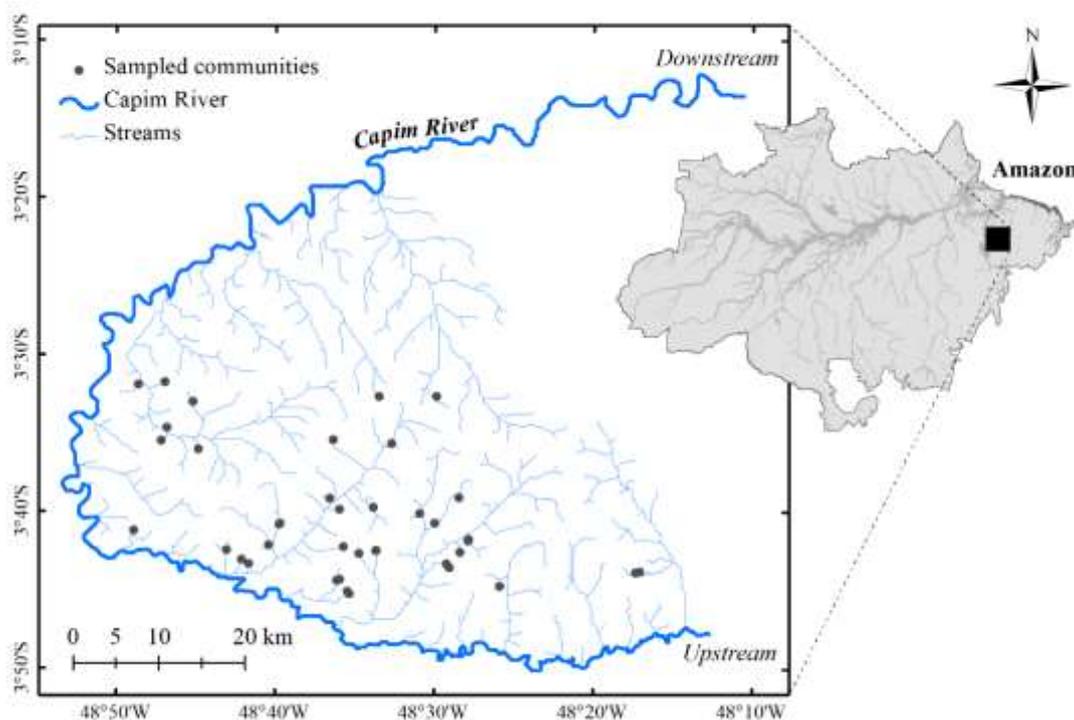


Figura 1. Mapa da área de estudo mostrando locais amostrados na Bacia do Rio Capim, município de Paragominas, Brasil.

Delineamento do estudo e Variáveis ambientais

Cada riacho avaliado foi considerado como uma amostra de comunidade local. Foi utilizado um trecho de 150m de cada riacho para a coleta das variáveis ambientais e amostragem biológica. As amostragens foram feitas sempre durante o período de estiagem entre os meses de agosto e novembro dos anos de 2012 e 2013. O delineamento e coleta das variáveis ambientais seguiu a metodologia proposta por Peck et al. (2006), onde o trecho de 150m é dividido em 15 secções de 10m para coletas das variáveis ambientais em cada secção. As variáveis ambientais mensuradas foram (Tabela 1): profundidade média do talvegue do canal (XDEPTH), largura do canal (XWIDTH), imersão no substrato (%EMBED) que se refere a quantidade de sedimento fino entre os substratos nas secções amostradas, declividade ao longo do canal (XSLOPE) considerando a superfície da água, dossel no centro do canal (XCANMID), dossel nas margens do canal (XCANBANK), temperatura da água (TEMP), pH, condutividade (COND) e oxigênio dissolvido (DO). Essas variáveis foram utilizadas como preditoras do ambiente por serem de grande importância para a diversidade de insetos aquáticos, incluindo os percevejos semiaquáticos (Kaufmman et al., 1999, Landeiro et al. 2012, Cunha et al 2015). Detalhes dos métodos para coleta e cálculo das variáveis utilizadas (exceto variáveis da água) são encontrados em Kaufmman et al. (1999) e Peck et al. (2006).

Tabela 1. Valores mínimos, máximo, médios e desvio padrão (DP) das variáveis ambientais coletadas no riachos amostrados na Bacia do Rio Capim, município de Paragominas, Brasil.

Variável	Código	Mínimo	Máximo	Média	DP
Profundidade (cm)	Depth	9.360	58.513	24.616	11.422
Largura (m)	Width	1.094	5.420	2.538	0.944
Imersão (%)	Embed	14.582	85.818	53.614	15.896
Declividade (cm)	Slope	1.120	27.580	7.015	6.018
Dossel - centro do canal (%)	CanMid	82.219	98.128	91.879	4.095
Dossel - margens (%)	CanBank	86.096	98.930	95.969	2.856
Temperatura da água (°C)	Temp	24.180	27.373	26.052	0.692
pH	pH	4.160	6.920	4.734	0.615
Condutividade elétrica (mS/cm)	Cond	0.008	0.039	0.016	0.005
Oxigênio dissolvido (mg/L)	DO	2.980	9.187	6.467	1.215

Amostragem das comunidades

Devido a especificidade do habitat dos percevejos semi-aquáticos, seguimos os métodos de amostragem aplicados por Cunha & Juen (2017). A coleta dos espécimes foi realizado por busca ativa ao longo do trecho de 150m limitada por tempo (1 h), ao longo dos diferentes habitat de toda superfície e margens do canal do riacho utilizando uma rede de mão com diâmetro de 18cm e malha de 0,5 mm. Os indivíduos foram identificados até espécie utilizando chaves taxonômicas especializadas (Moreira et al. 2011, Rodrigues et al. 2012, Magalhães & Moreira 2016). Além disso, quando necessário, realizamos a confirmação de grupos de difícil identificação por meio de comunicação com especialistas para o grupo taxonômico.

Variáveis espaciais

Foram utilizados dois conjuntos de dados para gerar os vetores espaciais, uma matriz de distância euclidiana entre as coordenadas geográficas dos pontos amostrados, considerando somente a distância linear através da paisagem (LIN) e uma matriz de distância hidrográfica (fluviais) considerando a distância entre os pontos amostrados através da rede dendrítica (FLU). As distancias fluviais foram calculadas para os pontos amostrados a partir da configuração espacial da malha da bacia hidrográfica utilizando métodos no pacote *riverdist* do software R (Tyers, 2017). Em seguida, a partir das matrizes de distância linear e fluvial foram construídas as matrizes de conectividade (*neighbourhood graphs*) pelo critério de *Minimum spanning tree* (pacote R *spdep*; Bivand et al, 2013). Posteriormente, foram extraídas variáveis espaciais a partir de *Moran's Eigenvector Maps* (MEM) (Dray et al. 2006) para cada matriz de conectividade através do pacote *spacemakeR* (Dray, 2013), sendo selecionados somente os MEM significativos e positivos em relação ao Índice de Moran (Peres-Neto et al. 2006; Legendre & Legendre 2012). Os MEM gerados foram as variáveis explanatórias para a variação da comunidade em relação ao espaço através da paisagem (LIN_MEM) e da rede dendrítica (FLU_MEM).

Análises estatísticas

A matriz de variáveis ambientais foi padronizada utilizando transformação *z score* (Legendre & Legendre 2012). Os valores da matriz de abundância das comunidades de percevejos semi-aquáticos foram transformados para uma matriz de abundancias relativas por transformação de *Hellinger* (Legendre & Gallagher 2001, Legendre & Legendre

2012). Em seguida, as variáveis ambientais e as variáveis espaciais, correspondentes à distâncias através da paisagem (linear) e através da rede dendrítica, foram selecionadas pelo método de *forward selection* (Blanchet et al. 2008) separadamente para cada matriz de variáveis (Apendice 1, Tab.1).

Para avaliar a representatividade dos fatores locais (variáveis ambientais) e relacionados a dispersão e conectividade das comunidades (através da paisagem e rede dendrítica) sobre a metacomunidade de percevejos semiaquáticos utilizamos uma *partial Redundancy Analysis* (pRDA; Bocard et al. 1992, Legendre & Legendre 2012) para cada conjunto de dados espaciais. Esta análise decompõe a variação das abundâncias das comunidades em quatro frações a partir das matrizes ambiental e espacial: [a] variação pelo ambiente “puro”, [b] variação pelo ambiente espacialmente estruturado, [c] variação pelo espaço “puro” e [d] variação não explicada (Bocard et al. 1992, Peres-Neto et al. 2006). Para avaliar as respostas das comunidades locais ao ambiente sem o peso da abundância das espécies nas comunidades locais, também foi desenvolvida uma *distance-based Redundancy Analysis* (dbRDA; Legendre & Anderson 1999, Legendre & Legendre 2012) utilizando o índice de jaccard para a matriz de presença/ausência de espécies. A dbRDA foi gerada, a priori, com a matriz de ocorrência das espécies e de variáveis ambientais selecionadas, em seguida foi adicionada uma terceira matriz condicionada com as variáveis espaciais, para remover o efeito do espaço sobre a análise. Todas as análises foram realizadas no programa R (R Core Team, 2016), o pacote *packfor* (Dray et al. 2016) foi utilizado para seleção de variáveis e o pacote *vegan* (Oksanen et al. 2018) para as demais análises.

Resultados

Foram coletados 5.925 indivíduos de percevejos semiaquáticos distribuídos em cinco famílias e 32 espécies (Tabela 2). A família Veliidae foi a mais abundante representando cerca de 73% dos espécimes coletados e 60% das espécies amostradas (n=19), sendo que o gênero *Rhagovelia* foi o mais abundante do estudo com 3.620 indivíduos representando o gênero distribuídos em sete espécies. A família Gerridae correspondeu a 26% dos indivíduos coletados, sendo 31% das espécies estudadas (n=10) das quais o gênero *Brachymetra* foi o mais representativo da família correspondendo a 1200 dos

indivíduos coletados. Três espécies foram mais abundantes no estudo *Brachymetra lata*, *Rhagovelia evidis* e *Rhagovelia jubata*, correspondendo a 71% da amostragem.

Tabela 2. Abundância e frequência das espécies de percevejos semi-aquáticos (Hemiptera: Gerromorpha) coletados nos pontos de amostragem da Bacia do Rio Capim, Paragominas, Brasil.

Familia	<i>Espécie</i>	Código	Abundância	Frequência
Gerridae			1534	
	<i>Brachymetra albinervis albinervis</i> (Amyot & Serville, 1843)	<i>Bra.a.albinervis</i>	55	13
	<i>Brachymetra lata</i> Shaw, 1933	<i>Bra.lata</i>	1142	39
	<i>Brachymetra shawi</i> Hungerford & Matsuda, 1957	<i>Bra.shawi</i>	3	3
	<i>Cylindrostethus palmaris</i> Drake & Harris, 1934	<i>Cyl.palmaris</i>	28	10
	<i>Neogerris lotus</i> (White, 1879)	<i>Neo.lotus</i>	16	6
	<i>Neogerris magnus</i> (Kuitert, 1942)	<i>Neo.magnus</i>	41	13
	<i>Tachygerris adamsoni</i> (Drake, 1942)	<i>Tac.adamsoni</i>	8	5
	<i>Tachygerris celocis</i> (Drake & Harris, 1931)	<i>Tac.celocis</i>	223	31
	<i>Tachygerris opacus</i> Champinon, 1898	<i>Tac.opacus</i>	14	8
	<i>Telmatometra parva</i> Kenaga, 1941	<i>Tel.parva</i>	4	1
Hebridae			7	
	<i>Hebrus</i> sp.	<i>Hebrus</i>	7	6
Hydrometridae			19	
	<i>Hydrometra comata</i> Torre-Bueno, 1926	<i>Hyd.comata</i>	19	10
Mesoveliidae			5	
	<i>Mesovelia amoena</i> Uhler, 1894	<i>Mes.amoena</i>	5	4
Veliidae			4360	
	<i>Microvelia hinei</i> Drake, 1920	<i>Mic.hinei</i>	24	7
	<i>Microvelia mimula</i> White, 1879	<i>Mic.mimula</i>	8	7
	<i>Microvelia</i> sp.1	<i>Mic.sp1</i>	11	8
	<i>Microvelia</i> sp.2	<i>Mic.sp2</i>	19	7
	<i>Microvelia</i> sp.3	<i>Mic.sp3</i>	54	17
	<i>Microvelia</i> sp.4	<i>Mic.sp4</i>	1	1
	<i>Paravelia bullialata</i> Polhemus & Polhemus, 1984	<i>Par.bullialata</i>	30	12
	<i>Paravelia conata</i> (Hungerford, 1929)	<i>Par.conata</i>	8	5
	<i>Rhagovelia brunae</i> Magalhães & Moreira, 2016	<i>Rha.brunae</i>	3	1
	<i>Rhagovelia elegans</i> Uhler, 1894	<i>Rha.elegans</i>	484	31
	<i>Rhagovelia evidis</i> Bacon, 1948	<i>Rha.evidis</i>	1965	36
	<i>Rhagovelia jubata</i> Bacon, 1948	<i>Rha.jubata</i>	1101	39
	<i>Rhagovelia robusta</i> Gould, 1931	<i>Rha.robusta</i>	3	2
	<i>Rhagovelia</i> sp.1	<i>Rha.sp1</i>	61	6
	<i>Rhagovelia</i> sp.2	<i>Rha.sp2</i>	3	1
	<i>Stridulivelia alia</i> (Drake, 1957)	<i>Str.alia</i>	13	5
	<i>Stridulivelia ayacucho</i> Polhemus & Spangler, 1995	<i>Str.ayacucho</i>	2	2
	<i>Stridulivelia strigosa</i> (Hungerford, 1929)	<i>Str.strigosa</i>	148	23

Total Geral	5925	-
--------------------	-------------	----------

Os resultados da Análise de Redundância parcial (pRDA) mostraram que em relação a estrutura espacial da rede dendrítica o ambiente puro explicou 29,6% da variação das comunidades de percevejos semiaquáticos e somente 2% dessa variação foi explicada pelo espaço puro. Considerando a estrutura espacial através da paisagem, o ambiente puro explicou 26,7% da variação das comunidades, enquanto não houve explicação do espaço puro considerando a conectividade linear entre as comunidades. A fração compartilhada entre ambiente e espaço (fração [b]) foi maior para estrutura através da paisagem com cerca de 6,7% de explicação da variação da comunidade, enquanto a estrutura dendrítica explicou 3,7% (Tabela 3).

Tabela 3. Resultados da Análise de Redundância parcial (pRDA) mostrando os valores das frações [a], [b], [c] e [d] considerando as diferentes estruturas espaciais conectadas linearmente através da paisagem ou através da rede dendrítica dos riachos.

Conectividade	Fração	Variáveis*	R ² Ajustado	F	p
Através da rede dendrítica	[a] Ambiente puro	Depth, Embed, Slope, CanBank	0.296	5.120	0.001
	[b] Ambiente + Espaço – Compartilhado		0.037	-	-
	[c] Espaço puro	FLU_MEM 4, FLU_MEM 5	0.020	2.144	0.024
	[d] Não explicado		0.647	-	-
Através da paisagem	[a] Ambiente puro	Depth, Embed, Slope, CanBank	0.267	4.704	0.001
	[b] Ambiente + Espaço – Compartilhado		0.066	-	-
	[c] Espaço puro	LIN_MEM 3, LIN_MEM 6	0.019	1.489	0.098
	[d] Não explicado		0.648	-	-

*Selecionadas por forward selection.

A variação na estrutura das comunidades apresentou forte relação com as variáveis ambientais considerando a abundância e presença/ausência das espécies após a remoção dos efeitos das variáveis espaciais em ambas as ordenações (Figura 2). Na pRDA os dois primeiros eixos da ordenação explicaram cerca de 34% da abundância das espécies, enquanto a dbRDA (após remoção do efeito do espaço) explicou cerca de 23% da ocorrência das espécies. As configurações das duas ordenações mostraram-se bastante semelhantes considerando abundância e ocorrência das espécies, onde *Rhagovelia evidis* apresentou maior associação com imersão (Embed) e profundidade (Depth) e *R. jubata* apresentou maior associação com dossel das margens (CanBank). Contudo, a variável

declividade (Slope) teve uma associação maior com as espécies quando considerada a matriz de ocorrência (dbRDA).

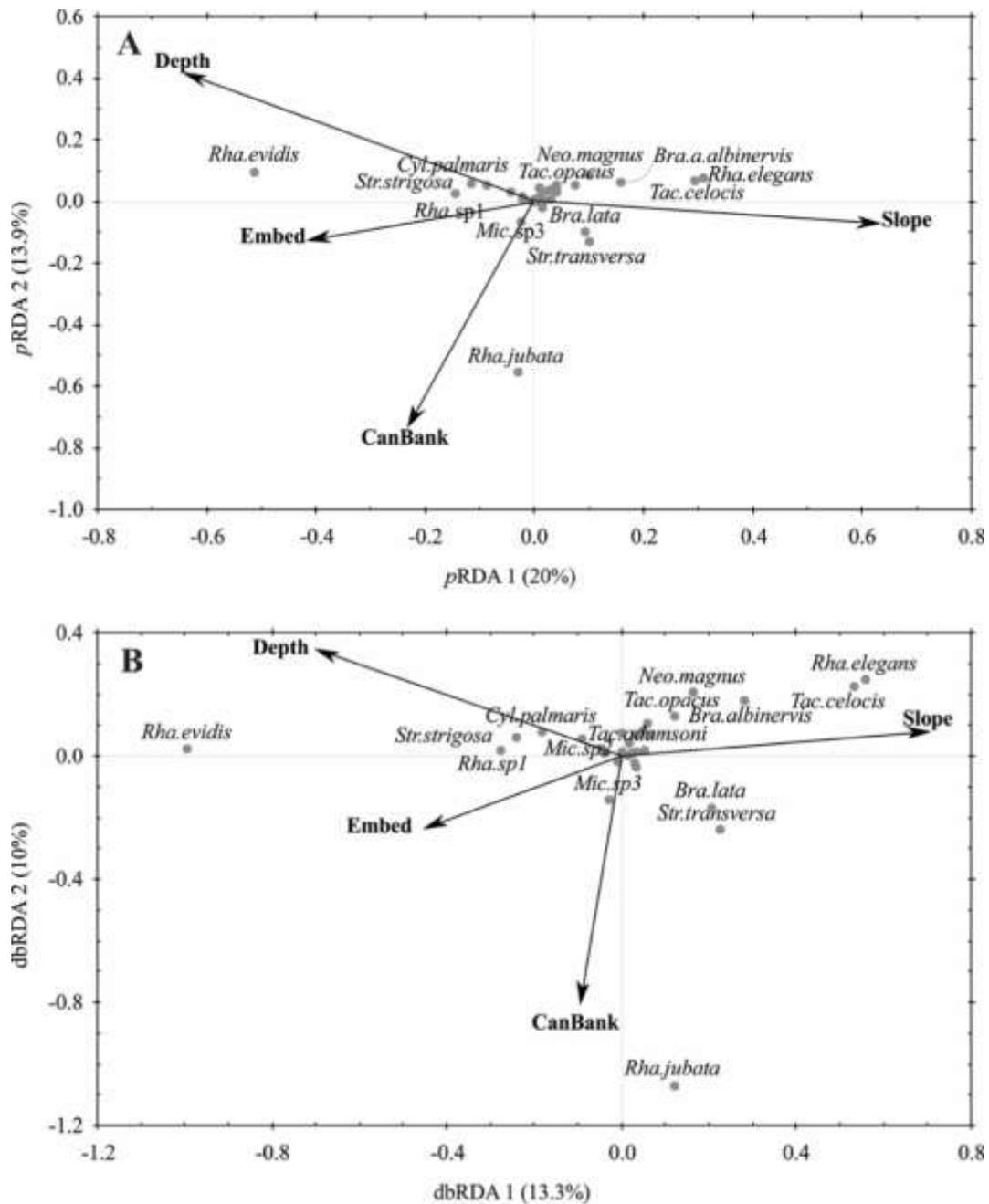


Figura 2. Análises de Redundância mostrando a relação entre as variáveis ambientais (profundidade, dossel nas margens, imersão e declividade) e as espécies de percevejos semiaquáticos (Hemiptera: Gerromorpha) baseadas na matriz de abundância (A) e presença/ausência (B) das espécies.

Os resultados dos efeitos das variáveis imersão (Embed) e profundidade (Depth) apresentaram diminuição na relação com o eixo 1 das ordenações após a remoção do

efeito das variáveis espaciais (rede dendrítica e através da paisagem) indicando estruturação espacial (Tabela 4). Contudo a declividade (Slope) apresentou alteração mínima quando removido o efeito da estrutura espacial, assim como a variável (CanBank) (Tabela 4). Dessa maneira, a explicação compartilhada por espaço e ambiente ocorre, principalmente, pela interação das variáveis relacionadas ao eixo 1 das ordenações (imersão e profundidade) com a estrutura espacial (Figura 3).

Tabela 4. Relações entre as variáveis ambientais e scores dos eixos da Análises de Redundância baseadas na abundancia e presença/ausência de espécies antes e após a remoção do efeito das variáveis espaciais.

Variáveis	RDA fractions [a+b]		pRDA fraction [a]		dbRDA spatial effects not removed		dbRDA spatial effects removed	
	RDA 1	RDA 2	pRDA 1	pRDA 2	dbRDA 1	dbRDA 2	dbRDA 1	dbRDA 2
Depth	-0.807	0.454	-0.643	0.418	-0.838	0.408	-0.695	0.343
Embed	-0.716	-0.125	-0.480	-0.156	-0.714	-0.178	-0.447	-0.229
Slope	0.750	-0.134	0.683	-0.100	0.763	0.002	0.704	0.080
CanBank	-0.245	-0.816	-0.238	-0.807	-0.158	-0.817	-0.096	-0.804
Autovalor	0.081	0.033	0.051	0.036	1.575	0.695	0.968	0.722
Explicação (%)	25.3	10.5	20	13.9	18	7.9	13.3	9.9

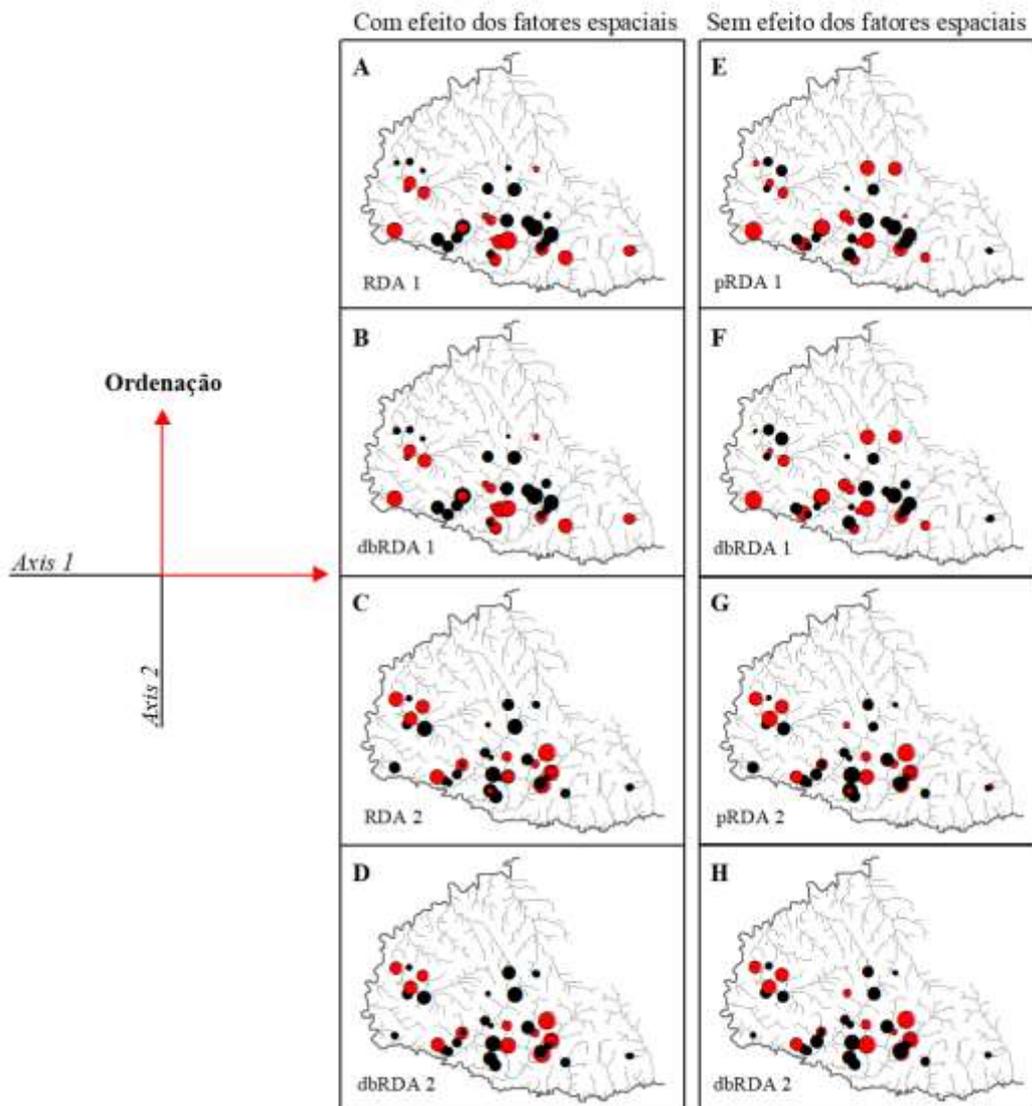


Figura 3. Mapas mostrando os scores dos eixos das ordenações (RDA e dbRDA) sem a remoção do efeito dos fatores espaciais (A, B, C e D) e após remoção dos fatores espaciais (E, F, G e H). Círculos vermelhos representam scores positivos; círculos pretos representam scores negativos; o tamanho do círculo corresponde ao valor absoluto do score.

Discussão

Nossos resultados evidenciaram que o ambiente pode ser considerado como principal fator estruturador da metacomunidade de percevejos semiaquáticos. Isto corrobora nossa hipótese de que *species sorting* é o processo estruturador dominante da metacomunidade, contudo, ainda é possível considerar parcialmente os efeitos do espaço, pois somente a estrutura espacial da rede dendrítica foi importante. Em geral, percevejos

semiaquáticos são organismos principalmente afetados pelos fatores ambientais, seja considerando tanto as variáveis físico-químicas da água quanto características físicas do habitat (Cunha et al. 2015, Cunha & Juen 2017). Em geral, relações entre o grupo avaliado e a estrutura espacial baseadas em distâncias geográficas são muito baixas (Karaouzas & Gritzalis 2006) ou não significativas (Cunha & Juen 2017).

Acreditamos que a capacidade de locomoção desses “patinadores” sobre superfície da água pode ser peça fundamental para a compreensão da estruturação da metacomunidade pela variação do ambiente e espaço baseado na rede dendrítica. A relação desses organismos com o habitat está intimamente ligada à locomoção sobre a superfície da água, onde estão especializados a se movimentar para a exploração de recursos, cópula e fuga de predadores (Anderson & Weir 2004, Song & Sitti 2007). Além disso, os percevejos semiaquáticos são muito relacionados à heterogeneidade do ambiente apresentando especificidade de habitats (Cunha & Juen 2017), essa relação se torna mais evidente quando observamos que o peso da abundância modifica a relação das espécies com o ambiente.

As variáveis ambientais avaliadas puderam ser separadas em dois grupos, o primeiro que inclui dossel e declividade dos riachos que não apresentou interferência pela estrutura espacial, e o segundo composto por imersão e profundidade, que foi bastante influenciado pelo espaço. No primeiro grupo estão as variáveis mais características de riachos de cabeceira, em que os riachos apresentam maior declividade para seu escoamento devido a variação da altitude (Harvey & Bencala 1993, Isaak et al. 2016) e maior cobertura de dossel importante para entrada de matéria orgânica externa (e.g. alóctone) dentro dos sistemas lóticos (Allan & Castillo 2007). A especificidade de habitat dos percevejos semiaquáticos está muito ligada a estas variáveis por interferirem diretamente na velocidade do fluxo de água, o que é importante na locomoção desses organismos dentro do riacho (Anderson 1982, Hu et al. 2003) e entrada de invertebrados terrestres nos riachos que ficam presos pela tensão superficial da água, correspondendo a proporção relevante dos recursos utilizados por estes predadores (Anderson & Weir 2004). Em contrapartida, o segundo grupo de variáveis, além de serem importantes para estruturar a metacomunidade de percevejos semiaquáticos, são bons indicadores da posição hierárquica dos riachos, onde riachos de maior profundidade e maior sedimentação estão mais afastados das cabeceiras (Allan & Castillo 2007). Assim,

imersão e profundidade, tornam-se variáveis indicadores da dispersão através da rede dendrítica, principalmente por estarem relacionados a estrutura espacial hierárquica.

A estrutura espacial baseada nas distancias através da rede dendrítica também foi um fator importante na distribuição regional das espécies, principalmente pela limitação da dispersão nos cursos d'água (Heino et al. 2015, Tonkin et al. 2018). Considerando a posição hierárquica dentro da rede dendrítica, a diferença nas características hidrológicas dos riachos se torna um agente importante na montagem da metacomunidade, onde canais principais (de maior ordem) apresentam propriedades estruturais que barram a dispersão de espécies entre os riachos de menor ordem (riachos de cabeceira) (Brown et al. 2011). Dessa maneira, esses organismos com dispersão ativa seriam influenciados por limitação da dispersão, ao contrário dos organismos com dispersão passiva que apresentam dispersão contínua (*mass effect*) ao longo da rede hidrológica (Cottenie 2005, Castillo-Escrivá et al. 2016, Tonkin et al. 2018).

A estruturação da metacomunidade de percevejos semiaquáticos por variáveis ambientais de riachos de cabeceira e limitação da dispersão através das distancias fluviais, demonstra que a conectividade entre as comunidades locais ocorre de acordo com o modelo de cabeceiras (*Headwater model*) (Finn et al. 2007, Tokin et al. 2017). Além disso, mesmo não sendo observado efeito das distancias lineares (através da paisagem), a ocorrência de asas em algumas espécies ou indivíduos de uma espécie de percevejos aquáticos, sugere que pode ocorrer dispersão terrestre desses organismos entre riachos próximos e desconectados pela rede dendrítica por meio de voo ineficiente (dispersão fraca) (Andersen 1982, Tonkin et al. 2017). Isso porque, esse modelo prediz tal estratégia, no qual organismos com baixa dispersão se deslocam a curtas distâncias para alcançar locais com características ótimas da mesma cabeceira (Finn et al. 2007, Tokin et al. 2017).

Em conclusão, nossos resultados mostraram que a metacomunidade de percevejos semiaquáticos é essencialmente estruturada pelo ambiente, como ocorre na maioria dos organismos em metacomunidades lóticas (Anderson & Hayes 2018, Tonkin et al. 2018). Entretanto, as distancias fluviais também foram preditores importantes para esses organismos patinadores adaptados à locomoção sobre a superfície da água (Anderson & Weir 2004), onde a rede dendrítica serve como vias para a dispersão ativa desses organismos ao longo do curso dos riachos. Além disso, a conectividade entre as comunidades locais de percevejos semiaquáticos foi definida pelo modelo de cabeceiras

de riachos (*headwater model*) devido à forte especificidade das espécies ao habitat lótico, bem como a variável capacidade de dispersão das espécies (Andersen 1982, Tonkin et al. 2018). Finalmente, estudos de metacomunidades de percevejos semiaquáticos ou organismos com estratégias similares de dispersão, poderiam incluir a variação do potencial dispersivo inter e intraespecífico para maior compreensão do comportamento da metacomunidade através do espaço, uma vez que a importância da variação ambiental são, em geral, melhor elucidadas para a compreensão das espécies em ecossistemas aquáticos.

Agradecimentos

Agradecemos à 33 Forest, CIKEL LTDA e Instituto de Floresta Tropical (IFT), Brasil, por fornecer apoio logístico. Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico Desenvolvimento (CNPq) pelo financiamento do projeto “Resilience time of aquatic communities after selective logging in Eastern Amazonia” através do universal 14/2011 (processo 481015/2011-6), e fornecimento da bolsa de doutorado de E.J. Cunha (processo 165908/2014-9) e bolsa de produtividade fornecida a L. Juen (processo 307597/2016-4). Também somos gratos L.B. Calvão e B.S. Prudente pelo auxílio na coleta dos dados G. Nicacio pelas sugestões e revisão do manuscrito.

Referências

- Allan JD, Castillo MM (2007) *Stream Ecology: structure and function of running waters*. Springer, Dordrecht.
- Almeida SS, Silva ASL, Silva ICB (2009) Cobertura vegetal. In: Monteiro MA, Coelho MCN, Barbosa EJS (eds.). *Atlas socioambiental: municípios de Tomé-Açu, Aurora do Pará, Ipixuna do Pará, Paragominas e Ulianópolis*. NAEA, Belém.
- Andersen NM (1982) *The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha)*. Brill Academic, Leiden.
- Andersen NM, Weir TA (2004) *Australian water bugs: their biology and identification (Hemiptera-Heteroptera, Gerromorpha & Nepomorpha)*. Apollo books.
- Anderson KE, Hayes S M (2018). The effects of dispersal and river spatial structure on asynchrony in consumer–resource metacommunities. *Fresh Biol*, 63(1), 100-113.

- Bivand RS, Hauke J, Kossowski T (2013). Computing the Jacobian in Gaussian spatial autoregressive models: An illustrated comparison of available methods. *Geog Anal* 45: 150-179.
- Blanchet FG, Legendre P, Borcard D (2008) Modelling directional spatial processes in ecological data. *Ecol Model* 215: 325-336.
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Brown, B. L., Swan, C. M., Auerbach, D. A., Campbell Grant, E. H., Hitt, N. P., Maloney, K. O., & Patrick, C. (2011). Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *J North Ame Bentholog Soc* 30(1), 310-327.
- Calvão LB, Nogueira DS, Montag LF, et al (2016) Are Odonata communities impacted by conventional or reduced impact logging?. *For Ecol Manag.*382: 143-150.
- Castillo-Escrivà A, Rueda J, Zamora L, et al (2016). The role of watercourse versus overland dispersal and niche effects on ostracod distribution in Mediterranean streams (eastern Iberian Peninsula). *Acta Oecol*, 73, 1-9.
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett* 8: 1175-1182.
- Cunha EJ, Juen L (2017). Impacts of oil palm plantations on changes in environmental heterogeneity and Heteroptera (Gerromorpha and Nepomorpha) diversity. *Journal of Insect Conservation*, 21(1), 111-119.
- Cunha EJ, Montag LFA, Juen L (2015). Oil palm crops effects on environmental integrity of Amazonian streams and Heteropteran (Hemiptera) species diversity. *Ecol Indic* 52, 422-429.
- Dray S, Legendre P, Blanchet G (2016) packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-8/r136. <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>. Acesso em Setembro de 2016.
- Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecol model* 196: 483-493.
- Dray S, Péliissier R, Couteron P, Fortin MJ, et al (2012) Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecol Monogr* 82(3), 257-275.
- Dykstra DP, Heinrich R (1996) FAO model code of forest harvesting practice. FAO.
- Finn DS, Blouin MS, Lytle DA (2007) Population genetic structure reveals terrestrial affinities for a headwater stream insect. *Fresh Biol*, 52, 1881–1897.
- Florianio CFB, Moreira FFF (2015) A new species of Rhagovelia Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Brazil. *Zoo* 4018: 437–443.

- Harvey JW, Bengala KE (1993) The effect of streambed topography on surface-subsurface water exchange in mountain catchments. *Water Resources Research*, 29(1), 89-98.
- Heino J, Melo AS, Siqueira T, et al (2015a) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Fresh Biol* 60(5), 845-869.
- Heino J, Soininen J, Alahuhta J, et al (2015b) A comparative analysis of metacommunity types in the freshwater realm. *Ecol and Evol* 5(7), 1525-1537.
- Heino J, Soininen J, Alahuhta J, et al (2016) Metacommunity ecology meets biogeography: effects of geographical region, spatial dynamics and environmental filtering on community structure in aquatic organisms. *Oecol* 1-17.
- Hu DL, Chan B, Bush JW (2003) The hydrodynamics of water strider locomotion. *Nat* 424(6949), 663.
- Hughes JM, Schmidt DJ, Finn DS (2009) Genes in streams: Using DNA to understand the movement of freshwater fauna and their riverine habitat. *BioScienc* 59, 573–583.
- Isaak DJ, Young MK, Luce CH, et al (2016) Slow climate velocities of mountain streams portend their role as refugia for cold-water biodiversity. *Proc Natl Acad of Scienc*, 113(16), 4374-4379.
- Karaouzas I & Gritzalis KC (2006) Local and regional factors determining aquatic and semi-aquatic bug (Heteroptera) assemblages in rivers and streams of Greece. *Hydrobiologia* 573: 199–212.
- Kaufmann PR, Levine P, Robinson EG, Seeliger C, Peck DV (1999) *Quantifying Physical Habitat in Wadeable Streams*. Environmental Protection Agency, Washington, DC.
- Landeiro VL, Bini L, Melo AS, et al (2012) The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Fresh Biol* 57: 1554-1564.
- Legendre L & Legendre P (2012) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre P & Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecol* 129: 271-280.
- Legendre P (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?. *Ecology*, 74(6), 1659-1673.
- Legendre P, Anderson MJ (1999) Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol Mon* 69, 1–24.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, et al (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7: 601-613.

- Moreira FFF, Alecrim V, Ribeiro JRI, Nessimian JL (2011) Identification key to the Gerridae (Insecta: Heteroptera: Gerromorpha) from the Amazon River floodplain, Brazil, with new records for the Brazilian Amazon. *Zool* 28: 269-279.
- Nogueira DS, Calvão LB, Montag LF, Juen L, De Marco P (2016) Little effects of reduced-impact logging on insect communities in eastern Amazonia. *Environ Monit Assess* 188: 1-20.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, et al (2016) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-0. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Peck DV, Herlihy AT, Hill BH, Hughes RM, Kaufmann PR, et al. (2006) Environmental Monitoring and Assessment Program-Surface Waters: Western Pilot Study Field Operations Manual for Wadeable Streams. Environmental Protection Agency, Washington, DC.
- Peel MC, Finlayson B L, McMahon TA (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol and earth system sciences discussions*, 4(2), 439-473.
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614–2625.
- Roque FO, Escarpinati SC, Valente-Neto F, Hamada N (2015) Responses of aquatic saproxylic macroinvertebrates to reduced-impact logging in central Amazonia. *Neotrop Entomol* 44: 345-350.
- Song YS & Sitti M (2007) Surface-tension-driven biologically inspired water strider robots: Theory and experiments. *IEEE Transactions on robotics*, 23(3), 578-589.
- Tonkin J D, Heino J & Altermatt F (2018b) Metacommunities in river networks: The importance of network structure and connectivity on patterns and processes. *Fresh Biol* 63(1), 1-5.
- Tonkin JD, Altermatt F, Finn DS, Heino D, et al (2018a). The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Fresh Biol* 63(1), 141-163.
- Tyers M (2017) riverdist: River Network Distance Computation and Applications. R package version 0.15.0. <https://CRAN.R-project.org/package=riverdist>.
- Wilson D (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, 73, 1984–2000.
- Winegardner AK, Jones BK, Ng ISY, Siqueira T, Cottenie K (2012) The terminology of metacommunity ecology. *Trends Ecol Evol* 27: 253–254.

CAPÍTULO 2

O PAPEL DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL, ESPAÇO E BIOGEOGRAFIA NA DISTRIBUIÇÃO DE PERCEVEJOS SEMIAQUÁTICOS (HEMIPTERA) NA AMAZÔNIA

Cunha, Erlane José; Juen, Leandro

O papel da heterogeneidade ambiental, espaço e biogeografia na distribuição de percevejos semiaquáticos (Hemiptera) na Amazônia

Cunha, Erlane José; Juen, Leandro

Resumo

Este estudo teve como objetivo determinar a importância dos fatores ambientais e espaciais na distribuição de percevejos semiaquáticos em seis bacias de drenagem de diferentes regiões biogeográficas na Amazônia. Testamos as hipóteses de que em escala biogeográfica os fatores espaciais serão mais importantes que fatores ambientais, além disso, a diversidade beta será relacionada a heterogeneidade do ambiente dentro dessas áreas, e também regida por fatores espaciais. Amostramos 58 riachos em seis eco-regiões de diferentes bacias de drenagem e espacialmente separadas pelos grandes rios da Amazônia. Encontramos inicialmente que a contribuição dos fatores espaciais é superior ao ambiente. Os fatores espaciais mostram estruturação desde pequenas à amplas escalas através dos MEM. Além disso, fatores locais referentes à vegetação ripária e qualidade da água apresentam contribuição relevante para essas metacomunidades. Dentro das eco-regiões os padrões de diversidade beta são semelhantes aos da heterogeneidade ambiental, principalmente estruturada por *turnover*. Dentro da escala biogeográfica, observamos o decaimento da diversidade beta através das distâncias ambientais e espaciais. Dessa maneira, consideramos que a limitação da dispersão é fator principal para a diversidade de percevejos semiaquáticos na Amazônia, contudo, os padrões de diversidade beta de percevejos semiaquáticos mostraram ser dependentes das características de cada eco-região amazônica.

Palavras-chave: Aninhamento, Biogeografia, Decaimento da similaridade, Gerromorpha, Metacomunidades, Rios como barreiras, *Turnover*.

Introdução

A Teoria de Metacomunidades de Leibold et al. (2004) busca explicar como comunidades se distribuem em respostas a fatores locais e regionais, usando como questão fundamental a conectividade através de dispersão (Holyoak et al. 2005, Greinger & Gilbert 2016). Dentre paradigmas *neutral model*, *patch dynamics*, *species sorting* e *mass effects* originalmente definidos por Leibold et al. (2004), os dois últimos são apontados como os principais mecanismos de estruturação de metacomunidades (Cottenie 2005, Greinger & Gilbert 2016). Em metacomunidades estruturadas por *species sorting*, a relação entre as espécies e as condições do ambiente é forte (Leibold et al. 2004), tendo como pressuposto que as espécies consigam se dispersar para os locais com condições ótimas (Cottenie 2005, Winegardner et al. 2012) dentro do seu espectro de

nicho. Já para metacomunidades estruturadas por *mass effects*, os processos de dispersão das espécies se sobressaem em relação a influência do habitat, e assim, as espécies podem ocorrer até mesmo com altas abundâncias em locais com condições desfavoráveis ou subótimas (Leibold et al. 2004). A interação desses processos depende da conectividade entre os locais, especificidade ao habitat e da capacidade de dispersão das espécies (Tonkin et al. 2018a, 2018b). Dessa maneira, esses processos mostram que a estruturação da metacomunidade ocorre em um contínuo entre *mass effects* e *species sorting*, ocorrendo “limitação da dispersão” em grandes escalas e/ou baixa conectividade entre os locais (Winegardner et al. 2012, Heino et al. 2015a).

A variação da composição de espécies entre comunidades locais, é conhecida como diversidade beta, podendo ser mantida por inúmeros processos ecológicos que agem sobre as manchas de habitat onde essas comunidades estão distribuídas (Chisholm et al. 2011). A heterogeneidade e conectividade entre manchas de habitat são considerados fatores elementares na manutenção da diversidade beta em um *pool* regional e são dependentes principalmente da especificidade e capacidade de dispersão das espécies, além da escala de atuação desses fatores (Qian 2009, Chisholm et al. 2011). Com o aumento da distância geográfica (escala) ocorre também um aumento na variação do ambiente seguido de uma diminuição da conectividade entre os locais (Soninen et al. 2007, Shackell et al. 2012). No caso de comunidades de riachos, a zona ripária dos riachos e a conectividade da bacia pela rede de drenagem são importantes na distribuição dos organismos aquáticos, representando os fatores locais e regionais, respectivamente (Brown & Swan 2010, Tonkin et al. 2018b). Os padrões de diversidade beta desses organismos mostram dependência da conectividade hidrológica indicando maior substituição de espécies (*turnover*) através da dispersão ao longo dos sistemas hídricos rumo a jusante e maior aninhamento (*nestedness*) à montante causado pela diferença de riqueza de espécies ao longo do curso hidrológico (Legendre 2014). Dessa maneira, considerando uma ampla escala geográfica, a diversidade beta aumenta evidenciando diferentes padrões dependentes desde fatores ambientais, até fatores biogeográficos mostrando decaimento da similaridade das comunidades com o aumento das distâncias geográficas (i.e. *Distance-decay of similarity*) (Nekola & White 1999, Soninen et al. 2007).

A heterogeneidade ambiental e dispersão dos organismos aquáticos influenciam na estruturação de metacomunidade em redes hidrográficas (Brown & Swan, 2010).

Riachos de cabeceira apresentam maior influência de fatores locais sendo principalmente estruturados por *species sorting*, enquanto em rios principais que recebem estes tributários são mais afetados por *mass effects* onde a dispersão é fator predominante (Brown & Swan 2010, Brown et al. 2011). Dessa maneira, o tamanho ou posição do riacho na rede hidrográfica (ordem do corpo d'água) tem forte influência sobre a estruturação de metacomunidade aquáticas, podendo tornar-se barreiras para dispersão de espécies mais associadas ao habitat em detrimento de espécies com melhor dispersão (Brown & Swan 2010). Para a região amazônica, grandes rios podem apresentar-se como barreiras geográficas para estruturação da biodiversidade da região (*River Barrier Hypothesis*, Wallace 1849), podendo influenciar na similaridade entre comunidades (i.g. diversidade beta) ou até mesmo favorecer diversificação de populações separadas pelos rios em algum momento da história evolutiva das espécies (Haffer 1997, Hayes & Sewlal 2004, Brasil et al. 2018). Assim, da mesma maneira que rios principais de bacias hidrográficas podem influenciar na estruturação de metacomunidade aquáticas (Brown & Swan 2010), rios maiores podem ter um papel importante na estruturação de metacomunidade de riachos de cabeceira influenciando na distribuição das espécies aquáticas dentro e entre regiões biogeográficas (Brasil et al. 2018).

Percevejos semiaquáticos (Hemiptera: Gerromorpha) compreendem um grupo de insetos aquáticos predadores abundantes em riachos de cabeceiras (Nieser e Melo 1997). Este grupo habita a superfície da água devido a pernas adaptadas à locomoção sobre a lâmina d'água dependente da tensão superficial (Andersen 1982, Andersen & Weir 2004), apresentando especificidade de habitat que o torna um grupo de organismos indicadores de qualidade de riachos (Dias-Silva et al. 2010, Cunha & Juen 2017). Além disso, os percevejos semiaquáticos podem ser afetados por fatores geográficos (Karaouzas & Gritzalis 2006) devido, principalmente, à grande variação nos mecanismos de dispersão que vai de locomoção sobre a lâmina da água à terrestre através do voo (Andersen 1982, Ditrich & Papácek 2009). O grupo compreende grande quantidade de espécies inteiramente ápteras, contudo, inúmeras espécies deste grupo apresentam polimorfismo alar que confere a eles variação na capacidade de dispersão devido a variabilidade do padrão alar, indo desde ausência completa de asas a organismos com asas de tamanho variável (Andersen 1982). Considerando os fatores locais e regionais mencionados, percevejos semiaquáticos, em virtude das singularidades destacadas acima, podem ser bons modelos de estudos para estudar os processos que estruturam um metacomunidade.

O objetivo deste trabalho foi determinar a importância relativa de fatores locais e regionais na estruturação de metacomunidades de percevejos semiaquáticos entre diferentes eco-regiões da Amazônia. Buscamos também, avaliar os padrões de diversidade beta de percevejos semiaquáticos entre essas áreas em relação a heterogeneidade do ambiente e das escalas espaciais. Testamos as seguintes hipóteses: (i) entre as eco-regiões (e.g. escala biogeográfica) a limitação da dispersão através do espaço será o agente estruturador da metacomunidade desses organismos devido a diminuição da conectividade dessas áreas separadas por grandes rios amazônicos; (ii) eco-regiões com maior heterogeneidade ambiental também apresentarão maior diversidade beta devido a especificidade das espécies dentro do pool regional de cada eco-região; e (iii) em escala biogeográfica, a limitação da dispersão pelo espaço também é acompanhada pela diversidade beta de percevejos semiaquáticos, uma vez que ocorre o decaimento da similaridade das comunidades através das amplas escalas espaciais.

Material e Método

Áreas de estudo

Amostramos 58 riachos em seis eco-regiões em diferentes bacias de drenagem na região amazônica: Negro (10), Juruena (10), Tapajós (8), Anapú (10), Acará (10) e Capim (10) (Figura 1). Somente a eco-região pertencente a bacia do Rio Negro encontra-se na calha norte da bacia amazônica (e.g. esquerda do eixo longitudinal do Rio Amazonas). A eco-região de Juruena está à esquerda do Rio Tapajós separada da eco-região do Tapajós que está à direita do rio. A eco-região do Anapu encontra-se em uma área da região amazônica sob forte influência da foz do Rio Amazonas estando entre os Rios Xingu e Tocantins, nessa região ocorre influência de maré diária nos riachos da região (Benone et al. 2017). As eco-regiões do Acará e do Capim estão à direita do Rio Tocantins, mas encontram-se em diferentes bacias de drenagem desconectadas. Todos os riachos amostrados estão dentro de áreas protegidas para conservação e apresentam vegetação ombrófila nativa (MMA 2004). De acordo com a classificação climática de Köppen-Geiger (Peel et al. 2007) as eco-regiões do Negro, Juruena, Tapajós e Anapu apresentam clima tropical de monções (*Am*), com regime de pluviosidade e alternância de estações chuvosas e secas de acordo com os ventos sazonais, já as eco-regiões Acará e Capim apresentam clima tropical chuvoso (*Af*) sem estações definidas apresentando períodos de

maior e menor precipitação. Considerando a região amazônica, a precipitação anual média de 2130 mm (Costa & Foley 1998) e temperatura anual média é de 26,5°C (Almeida et al. 2017).

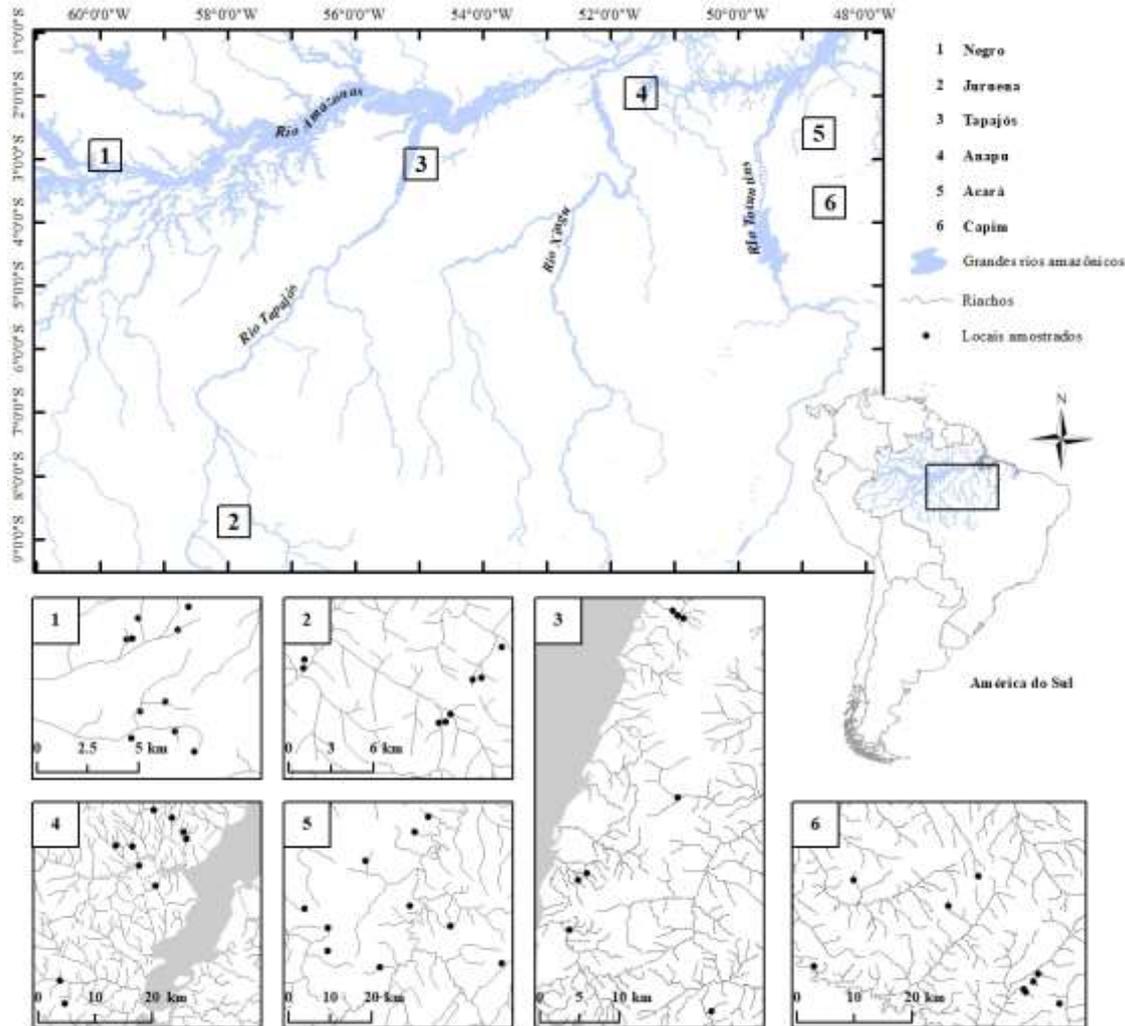


Figura 1. Riachos amostrados para coleta de variáveis ambientais e comunidades de percevejos semiaquáticos nas eco-regiões (Negro, Juruena, Tapajós, Anapu, Acará e Capim) da Amazônia.

Amostragem biológica

Utilizamos um trecho de 150 metros de cada riacho para a coleta dos conjuntos de dados ambientais e biológicos. Realizamos a coleta de percevejos semiaquáticos por busca ativa limitada por tempo (1 h) ao longo do trecho de 150m, ao longo dos diferentes habitat de toda superfície e margens do canal do riacho utilizando uma rede de mão com

diâmetro de 18cm e malha de 0,5 mm (Cunha & Juen 2017). Os indivíduos foram identificados até espécie utilizando chaves taxonômicas especializadas (Moreira et al. 2011, Rodrigues et al. 2012, Floriano et al. 2015). Além disso, quando necessário, realizamos a confirmação de grupos de difícil identificação por meio de comunicação com especialistas para o grupo taxonômico.

Variáveis ambientais

Para coleta do conjunto de dados ambientais, dividimos o trecho de 150m em 15 seções de 10m para coletas das variáveis ambientais em cada seção (Peck et al. 2006). As variáveis ambientais mensuradas correspondem a métricas de estrutura do habitat físico (detalhes em Kauffman et al. 1999) e variáveis da água. Utilizamos métricas que não apresentaram multicolinearidade entre si ($r_s > 0,7$), correspondendo a métricas de morfologia do canal, vegetação ripária e as variáveis da água. Entre as variáveis que foram correlacionadas, selecionamos aquelas com importância para comunidades aquáticas indicadas pela literatura (Allan & Castillo 2007, Juen et al., 2016; Chen et al., 2017, Nicacio & Juen 2018). Baseados nesses critérios, o conjunto de dados ambientais foi composto por 11 variáveis (Tabela 1): profundidade média da seção (cm), largura do canal (m), declividade do canal (cm), dossel nas margens do canal (%), dossel por árvores grandes (proporção da vegetação ripária), dossel por árvores pequenas (proporção da vegetação ripária), sub-bosque lenhoso (proporção da vegetação ripária), condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$), pH, oxigênio dissolvido (mg/L) e temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$). Detalhes dos métodos para coleta e cálculo das variáveis utilizadas (exceto variáveis da água) são encontrados em Kaufmman et al. (1999) e Peck et al. (2006).

Tabela 1. Valores de médias e desvio padrão (DP) das variáveis ambientais nas eco-regiões do Negro, Juruena, Tapajós, Anapu, Acará e Capim mensuradas nos riachos e utilizadas como preditores da diversidade de percevejos semiaquáticos na Amazônia. DP= desvio padrão.

Variável	Código	Negro		Juruena		Tapajós		Anapu		Acará		Capim	
		Média	DP	Média	DP	Média	DP	Média	DP	Média	DP	Média	DP
Profundidade da seção	XDEPTH_S	20.560	8.336	26.259	18.024	20.637	6.437	39.327	12.487	17.242	7.482	12.665	5.729
Largura molhada	XWIDTH	2.011	0.589	2.795	3.199	3.038	1.025	4.229	1.994	3.440	1.059	2.052	0.564
Declividade	XSLOPE	15.485	10.003	4.491	4.584	5.176	4.843	1.143	0.421	2.526	2.057	7.761	7.659
Cobertura de dossel - margens	XCDENBK	95.695	1.541	89.626	3.405	92.914	11.218	96.952	2.620	96.497	4.281	95.321	2.930
Dossel - árvores grandes	XCL	26.625	9.187	24.227	13.605	27.116	13.753	26.909	9.565	25.693	21.159	23.193	8.489
Dossel - árvores pequenas	XCS	56.364	9.380	63.523	10.829	64.830	9.181	51.920	12.518	45.443	16.742	42.807	7.533
Sub-bosque lenhoso	XMW	44.182	14.350	58.511	17.055	57.955	17.749	45.852	10.338	44.807	20.589	52.761	12.028
Temperatura da água	Temperatura	24.560	0.287	21.290	0.758	25.150	0.668	25.343	0.690	25.437	0.868	25.742	0.887
Potencial de Hidrogênio	pH	4.118	0.238	6.340	1.226	4.839	0.265	6.367	0.965	4.717	0.222	5.208	1.036
Condutividade elétrica da água	Condutividade	0.015	0.004	0.106	0.065	0.018	0.003	0.013	0.002	0.024	0.027	0.014	0.005
Oxigênio dissolvido	OD	6.057	0.845	9.307	1.657	6.757	1.695	8.693	3.609	7.079	1.687	5.985	1.441

Variáveis espaciais

Para o cálculo dos fatores espaciais, construímos uma matriz de conectividade (*neighbourhood graphs*) a partir das coordenadas geográficas dos locais amostrados nas eco-regiões estudadas (pacote R *spdep*; Bivand et al, 2013). A partir da matriz de conectividade, as variáveis espaciais (Moran's Eigenvector Maps – MEM) foram extraídas (pacote R *adespatial*, Dray et al. 2006, 2015). Essas variáveis espaciais, os MEM, são as variáveis preditoras para a variação da comunidade em relação ao espaço e representam as relações espaciais entre os pontos de amostragem em diferentes escalas (Peres-Neto et al. 2006; Legendre & Legendre 2012). Como matriz de auto correlação espacial foram utilizados somente os MEM significativos e positivos (Peres-Neto et al. 2006).

Análise de dados

Inicialmente, avaliamos a variação local do ambiente nas eco-regiões realizamos uma análise de componentes principais (PCA) com a matriz de variáveis ambientais padronizadas por *z-score* (Legendre & Legendre 2012) utilizando o critério de seleção de *broken stick*, Em seguida, construímos uma matriz de distâncias euclidianas com as variáveis ambientais padronizadas para avaliar a diferença ambiental entre as eco-regiões com uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA, Anderson 2001), com significância de $\alpha < 0,05$ definida pelo Teste de Monte Carlo com 9.999 permutações. Avaliamos também a variação local do ambiente (e.g. heterogeneidade ambiental) entre as eco-regiões através de um teste multivariado de homogeneidade das dispersões (PERMDISP) com 9.999 permutações (Anderson 2006, Anderson et al. 2006), calculada a partir da distância do centroide das eco-regiões gerada na PCA. As diferenças na heterogeneidade ambiental foram avaliadas entre cada uma das eco-regiões a partir de um teste de Tukey (HSD) pareado entre as eco-regiões com significância de $\alpha < 0,05$ (Anderson 2006, Zar 2010).

Os valores da matriz de abundância das espécies foram transformados para uma matriz de abundâncias relativas por transformação de *Hellinger* (Legendre & Gallagher 2001, Legendre & Legendre 2012). Em seguida, as variáveis ambientais e as variáveis espaciais foram selecionadas pelo método de *forward selection* (Blanchet et al. 2008) utilizando a matriz transformada de *Hellinger* das espécies como variável resposta, segundo os critérios de maior R^2_{ajustado} e $\alpha < 0,05$ para seleção (Apêndice 2, Tab.1). Para

responder nossa primeira hipótese de limitação da estruturação da metacomunidade pelo espaço, avaliamos a representatividade dos fatores locais e regionais sobre a metacomunidade de percevejos semiaquáticos utilizamos uma Análise de Redundância parcial (*p*RDA; Bocard et al. 1992, Legendre & Legendre 2012). Dessa maneira, decomparamos a variação da diversidade de percevejos semiaquáticos da Amazônia em quatro frações a partir das matrizes ambiental e espacial selecionadas previamente: [a] ambiente “puro”, [b] ambiente espacialmente estruturado, [c] espaço “puro” e [d] variação não explicada (Bocard et al. 1992, Peres-Neto et al. 2006).

Para responder nossa segunda hipótese de que os padrões de diversidade beta são relacionados a heterogeneidade das eco-regiões, avaliamos os componentes da diversidade beta e comparamos com a estrutura e heterogeneidade do ambientes das eco-regiões. Para isso, testamos a homogeneidade das dispersões (PERMDISP, Anderson 2006, Anderson et al. 2006) baseadas na ocorrência de espécies com os índices de dissimilaridade de Simpson (β_{SIM}), que revela o *turnover* espacial de espécies entre os locais, e dissimilaridade Nestedness (β_{NES}) resultante entre a diferença da diversidade beta total (β_{SOR}) e *turnover* (β_{SIM}) decorrente da diferença de riqueza de espécies entre os locais (Baselga 2010). Além desses índices, também utilizamos o índice de dissimilaridade de *Bray-Curtis* gerado a partir da matriz com transformação logarítmica ($y+1$) da abundância das espécies (Anderson 2006). A partir de cada matriz de dissimilaridade foi realizada uma análise de coordenadas principais (PCoA, Legendre & Legendre 2012) para cálculo da distância entre os centroides de cada eco-região e scores dos locais (Anderson 2006). Avaliamos as diferenças na diversidade beta entre as eco-regiões a partir de um teste de Tukey (HSD) com significância de $\alpha < 0,05$ (Anderson 2006, Zar 2010). Por fim, avaliamos a relação da diversidade beta entre ambiente e espaço, utilizando o teste de mantel (Legendre & Legendre 2012) entre a matriz de dissimilaridade de Sørensen (β_{SOR} – presença/ausência das espécies) e as matrizes de distâncias ambientais (matriz padronizada) e espaciais (matriz com MEM e distâncias geográficas em km) com o objetivo de avaliar o decaimento da similaridade (diversidade beta) e aumento da heterogeneidade ambiental e distâncias espaciais (Soininen et al. 2007, Baselga 2010). Também avaliamos o decaimento da similaridade com o índice de dissimilaridade de *Bray-Curtis* baseado na abundância logaritimizada ($y+1$).

Todas as análises foram realizadas no programa R (R Core Team, 2016), o pacote *packfor* (Dray et al., 2016) foi utilizado para seleção de variáveis, o pacote *betapart*

(Baselga 2012) foi usado para cálculo das matrizes de dissimilaridades de resultantes da diversidade beta e o pacote *vegan* (Oksanen et al., 2016) para as demais análises.

Resultados

Coletamos um total de 5.956 indivíduos de percevejos semiaquáticos, distribuídos em 55 espécies pertencentes a cinco famílias (Apêndice 2, Tab. 2). A eco-região da bacia do Rio Negro teve a menor riqueza de espécies com 14 espécies (n=799 indivíduos), em Juruena ocorreram 22 espécies (n=556), Tapajós apresentou 19 espécies (n=1.714), Anapu apresentou 21 espécies (n=405), Acará apresentou a maior riqueza entre as eco-regiões com 28 espécies (n=1.198) e eco-região do Capim apresentou 26 espécies (n=1.284). As espécies mais abundantes foram *Brachymetra lata* (n=1.622) e *Rhagovelia jubata* (n=1.593) e *R. evidis* (n=992). As espécies *B. lata* e *R. evidis* ocorreram em todas as eco-regiões, contudo, *R. jubata* não foi registrado apenas na eco-região do Negro.

Variação do ambiente entre as eco-regiões

Somente o primeiro eixo da PCA foi selecionado de acordo com o critério de Broken stick (Apêndice 2, Tab.3), explicando 28% da variação da estrutura local do ambiente (Figura 2A). As variáveis da água foram as que mais contribuíram para a formação do eixo, sendo pH ($r = -0,742$), condutividade ($r = -0,728$) e OD ($r = -0,637$) negativamente correlacionadas ao eixo, estando mais associados as eco-regiões de Juruena e Anapu, enquanto a temperatura da água ($r = 0,607$) foi positivamente relacionada ao eixo. A profundidade foi a variável do habitat que apresentou maior correlação com o eixo ($r = -0,620$) estando associada a eco-região do Anapu. Os resultados da PERMANOVA mostraram que ocorre diferença na estrutura local do ambiente entre as eco-regiões (Pseudo-F= 5,608; $p < 0,001$), contudo a eco-região do Acará não foi diferente do Capim e nem do Tapajós. Em relação a heterogeneidade do ambiente (PERMDISP) as eco-regiões também se mostraram diferentes, sendo que Juruena teve maior heterogeneidade dentre as eco-regiões e as eco-regiões do Negro e Capim foram as com menor heterogeneidade (Figura 2B)

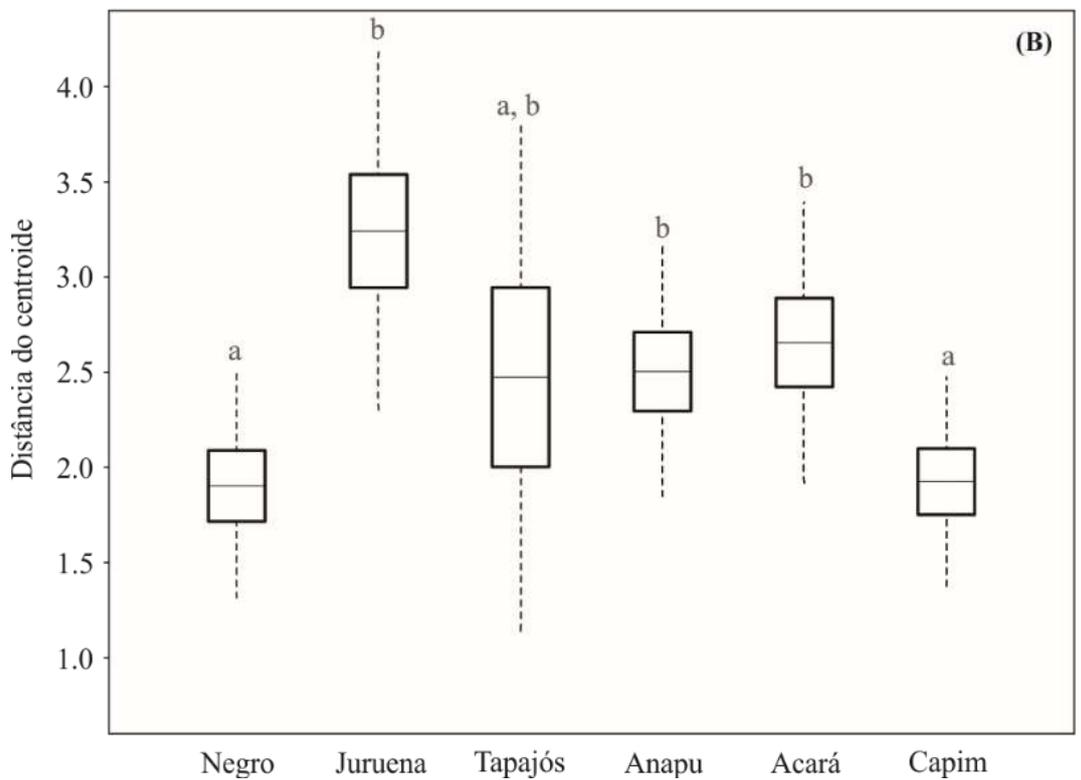
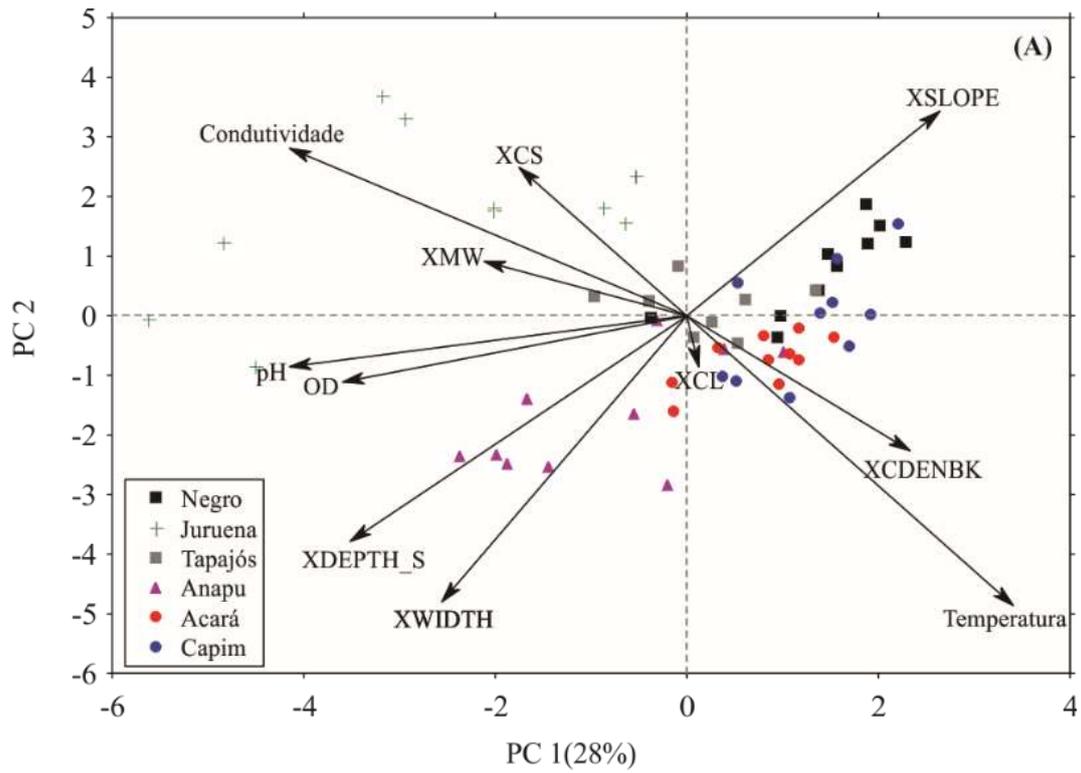


Figura 2. Resultados da Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando a variação da estrutura do ambiente nas eco-regiões da Amazônia (A) e *Box-plot* mostrando a diferença na heterogeneidade do ambiente calculada a partir da distância do centroide de cada região e seus scores da PCA (B). As diferenças foram calculadas

através do teste de Tukey pareado entre eco-regiões. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p < 0$).

Fatores locais e regionais

Foram selecionadas cinco variáveis ambientais pelo método de *forward selection*: profundidade (XDEPTH_S), declividade (XSLOPE), dossel por árvores grandes (XCS), condutividade e temperatura da água. As variáveis espaciais retidas pelo *forward selection* representam escalas mais amplas até escalas menores (por exemplo MEM1 e MEM19, respectivamente), mostrando a ocorrência de um gradiente na estrutura espacial e totalizando nove preditores espaciais: MEM1, MEM2, MEM3, MEM4, MEM5, MEM6, MEM8, MEM12 e MEM19 (Apêndice 2, Fig.1). Entre as eco-regiões da Amazônia, os fatores puramente espaciais foram os principais estruturadores das metacomunidades de percevejos semiaquáticos (R^2 ajustado = 0,228; $p = 0,001$), corroborando nossa primeira hipótese e mostrando que para essa escala a limitação da dispersão pelo espaço é mais forte que a estruturação pela fração pura do ambiente (R^2 ajustado = 0,082, $p = 0,001$). Esses resultados podem ser observados nas ordenações das frações parciais do ambiente e espaço (Figura 3), onde a estrutura das abundâncias das espécies é mais relacionada às variáveis espaciais quando comparados com os fatores ambientais.

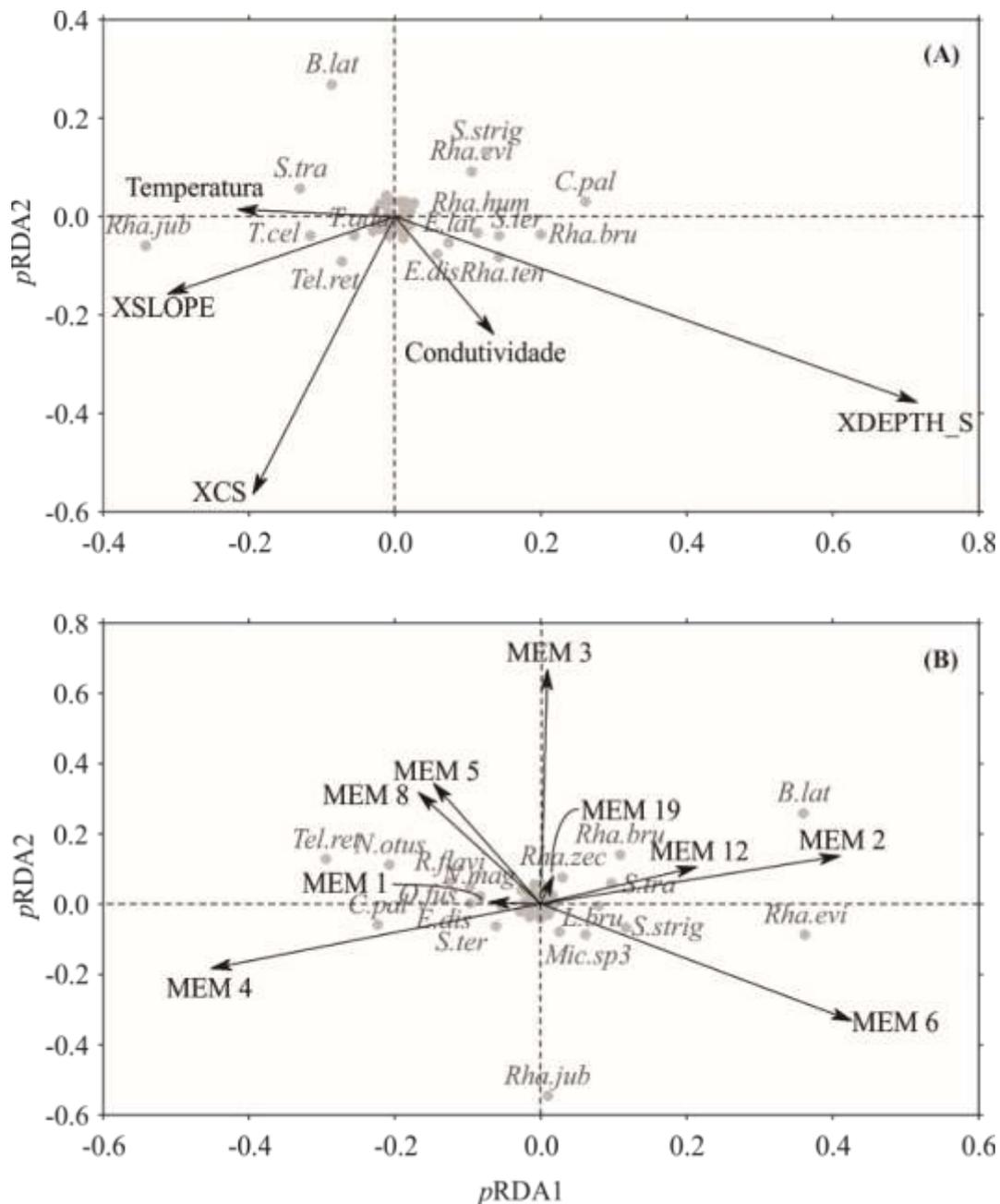


Figura 3. Análises de Redundância parcial (pRDA) mostrando a relação entre as espécies de percevejos semiaquáticos (Hemiptera: Gerromorpha) e as matrizes ambientais (A) e espaciais (B) utilizando as variáveis selecionadas por *forward selection*. Espécies com correlação entre os eixos da ordenação próximos a zero são indicadas pelos círculos cinza preenchidos.

Padrões de similaridade e diversidade beta

Observamos que dentre as áreas avaliadas a eco-região do Anapu apresentou maior diversidade beta baseada na abundância (distância de *Bray-Curtis*), mostrando diferenças entre as eco-regiões do Negro, Juruena e Tapajós (Figura 4A,B). Em relação

aos componentes da diversidade beta, houve maior turnover (β_{SIM}) na eco-região do Anapu, sendo maior que as eco-regiões do Negro e Tapajós (Figura 4C,D). Contudo, a eco-região do Anapu mostrou baixa estruturação da diversidade beta pelo componente aninhamento (β_{NE}), sendo menor que a eco-região do tapajós (Figura 4E,F). Para as eco-regiões de Acará e Capim não houve diferenças na diversidade beta (baseada na abundância e componentes da diversidade beta) entre as outras eco-regiões.

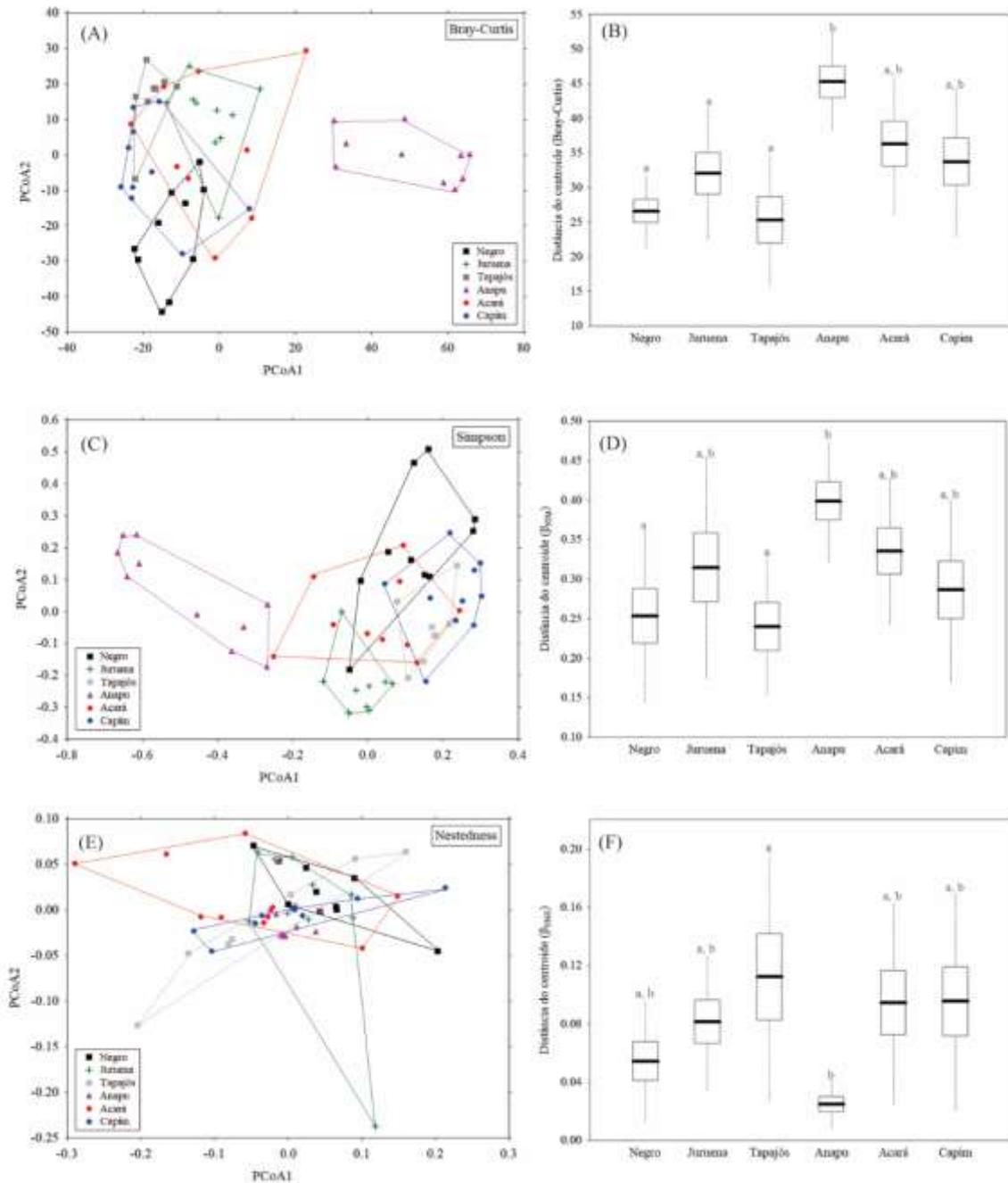


Figura 4. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) calculadas a partir dos índices de dissimilaridade de Bray-Curtis (A), Simpson- β_{SIM} (C) e Nestedness- β_{NE} (E), e *Box-plot* mostrando a diferença na diversidade beta calculada a partir da distância do centroide de

cada região e scores da PCoA calculadas a partir dos índices de dissimilaridade de Bray-Curtis (B), Simpson- β_{SIM} (D) e Nestedness- β_{NES} (F). As diferenças foram calculadas através do teste de Tukey pareado entre eco-regiões. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p < 0$).

Encontramos padrões semelhantes de similaridade entre as comunidades baseadas na abundância (*Bray-Curtis*) e diversidade beta total (β_{SOR}). Para diversidade beta (β_{SOR}), houve maior dissimilaridade entre as comunidades com maiores distâncias ambientais ($r = 0,2164$; $p = 0,001$), bem como, quando considerado as distâncias baseadas nos vetores espaciais ($r = 0,312$; $p = 0,001$) (Figura 5A,B). Também observamos aumento da dissimilaridade entre as comunidades baseadas na abundância (*Bray-Curtis*) quando houve o aumento das distâncias ambientais ($r = 0,229$; $p = 0,001$) e espaciais ($r = 0,344$; $p = 0,001$) (Figura 5D, E). Para as distâncias geográficas (Km) o aumento da distância também foi relacionado ao aumento da dissimilaridade entres as comunidades baseado na abundância ($r = 0,109$, $p = 0,017$), contudo para a diversidade beta (β_{SOR}) essa relação foi maior ($r = 0,189$; $p = 0,001$) (Figura 5C, F).

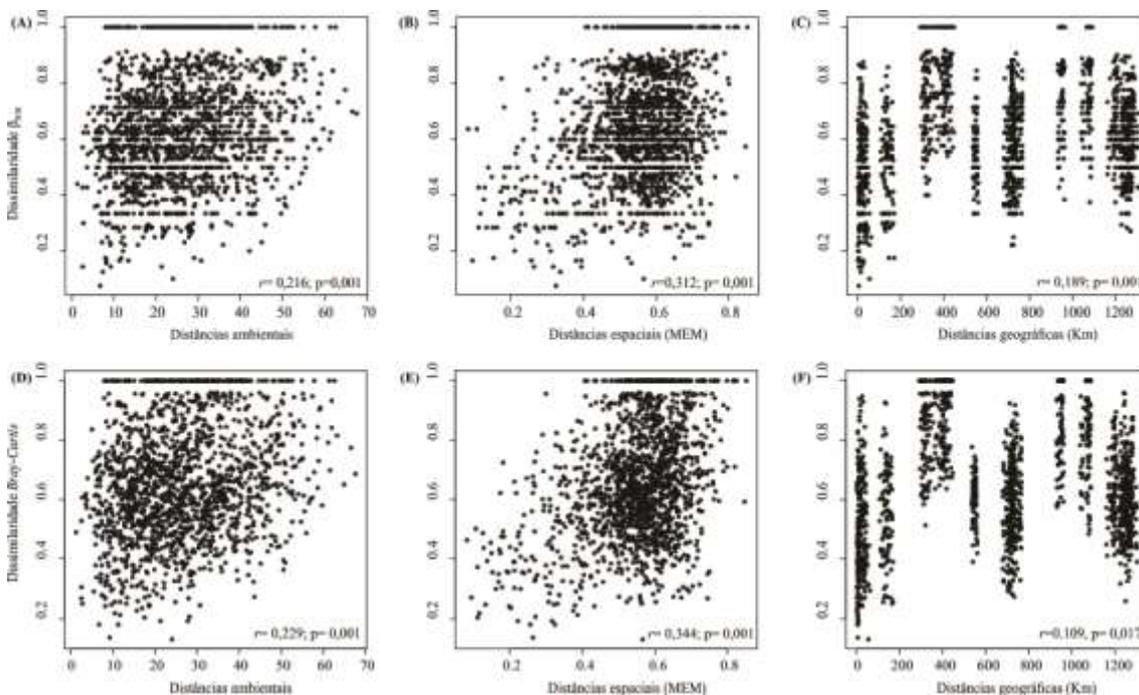


Figura 5. Relações entre a dissimilaridade de Sørensen e distancias ambientais (A), espaciais baseadas nos MEM (B) e distâncias geográficas em Km (C), e Dissimilaridade de *Bray-Curtis* e distancias ambientais (D), espaciais baseadas nos MEM (E) e distâncias geográficas em Km (F). Valores da correlação de Pearson e p computados pelo teste de mantel são apresentados.

Discussão

O espaço foi o fator mais importante na estruturação das metacomunidades de percevejos semiaquáticos na Amazônia, corroborando nossa primeira hipótese. Nossa segunda hipótese de que a beta diversidade é dependente de uma maior heterogeneidade ambiental também foi corroborada quando avaliamos o padrão de heterogeneidade ambiental entre as eco-regiões avaliado pelo PERMDISP, mostrando que eco-regiões como Anapu com alta heterogeneidade do ambiente apresentam maior *turnover* de espécies que áreas com menor heterogeneidade como foi o caso da eco-região do Negro. Além disso, a mesma tendência de maior *turnover* foi observada para as áreas de Juruena e Acará que apresentaram maior heterogeneidade que a eco-região do Negro, embora a diferença de *turnover* não ter sido encontrada. A dissimilaridade entre as comunidades também aumentou em maiores distâncias ambientais indicando a dependência entre a diversidade beta e a heterogeneidade ambiental. Por fim, nossa terceira hipótese de decaimento da similaridade com o aumento das distâncias espaciais também foi corroborada, evidenciando as distâncias geográficas tem maior relação entre diversidade beta total (β_{SOR}) que a dissimilaridade das comunidades baseadas na abundância.

A estrutura ambiental entre as eco-regiões mostrou forte variação entre as eco-regiões estudadas, mostrando a variabilidade dos fatores locais na região amazônica como também já foi observado por Benone et al. (2017) para a estrutura física do habitat. Contudo, as variáveis da água em conjunto foram os principais determinantes na estruturação das eco-regiões, isso porque essas variáveis são dependentes da estrutura geomorfológicas dos riachos de cabeceira (Vannote 1980, Allan & Castillo 2007), bem como da dinâmica de entrada de nutrientes orgânicos alóctones dentro desses riachos (Allan & Castillo 2007). Em relação às eco-regiões, Juruena apresentou forte diferenciação principalmente relacionada a estrutura da vegetação que pode ser pelo fato de que a região pertence a um ecótono junto com áreas de florestas decíduas e cerrado (Ackerly 1989, MMA 2004). A eco-região do Anapu também apresentou grande diferença na estrutura relacionada principalmente à largura e profundidade dos riachos, onde a influência e dinâmica de maré na região que ocorre diariamente decorrente da formação geológica da região (Behling & Costa 2000) pode ser o principal mecanismo para a estruturação dos habitats na região (Nicacio & Juen 2018). As eco-regiões do Acará e Capim foram estruturalmente semelhantes, contudo houve diferença na heterogeneidade

do ambiente entre essas áreas, apesar da proximidade espacial, que pode ser devido à forte influência da fragmentação da paisagem nessa região da Amazônia (Fischer & Lindenmayer 2007, Gardner et al. 2013).

Os fatores ambientais também foram importantes para estruturar as metacomunidades de percevejos semiaquáticos. As variáveis de declividade e cobertura vegetal foram importantes para a variação das comunidades de percevejos semiaquáticos (Cunha et al. 2015, Vieira et al. 2015). A locomoção desses organismos sobre a lâmina da água depende da dinâmica piscinas/corredeiras (*pool/rifle*), bastante associada a diferença de elevação nesses riachos (Allan & Castillo 2007), e é mecanismo importante para estruturação das comunidades locais por espécies mais adaptadas a águas com maior velocidade ou paradas (Anderson & Weir 2004). A cobertura vegetal é importante na formação dos micro-habitat dentro dos riachos ideais para reprodução e forrageio, fornecendo ainda grande parte dos recursos, como insetos caídos da vegetação, evidenciando o hábito predador oportunista de algumas espécies de percevejos semiaquáticos (Anderson 1982, Anderson & Weir 2004). Além desses fatores locais, as variáveis da água também foram importantes para as comunidades locais, uma vez que estas espécies são afetadas pela temperatura da água (Cunha & Juen 2017) que é condição importante para reprodução e desenvolvimento dos imaturos de gerrídeos (Cooper 1984, Harada 1998).

A variação das comunidades de 8% explicada pelos fatores locais é considerável quando comparado a estudos de invertebrados aquáticos em menores escalas espaciais (Tokin et al. 2016, Castillo-Escrivá et al. 2016, Nicacio & Juen 2018), indicando que as metacomunidades dessas eco-regiões são estruturadas por *species sorting* devido a filtragem do ambiental das espécies (Cotennie et al. 2005, Mykrä et al. 2007). Contudo, é necessário considerar que a variabilidade na dispersão é importante para manutenção das abundâncias das espécies nas comunidades locais podendo haver *mass effects* em escala temporal sobre a estruturação das metacomunidades (Qian 2009, Tokin et al. 2016). Dessa maneira, a sazonalidade é importante no aumento da taxa de dispersão desses organismos entre comunidade locais pela ocorrência de gerações aladas devido a mudança das condições ambientais (e.g. polimorfismo alar) (Andersen 1993, Alroth 1999).

Em relação a diversidade beta, observamos que as eco-regiões com maior heterogeneidade apresentaram maior *turnover* (β_{SIM}) ou tendem a isso, contudo quando

avaliamos a diversidade beta considerando a abundância das espécies (*Bray-Curtis*), o padrão da relação heterogeneidade-diversidade beta muda, onde há uma redução do *turnover* na área de Juruena. Os padrões de diversidade beta são altamente variáveis e podem também depender principalmente da riqueza de espécies das comunidades locais (Legendre 2014). Avaliando essa relação entre as eco-regiões, Anapu maior riqueza que Tapajós, contudo sua amostragem foi de aproximadamente um terço dos indivíduos coletados na região do Tapajós ($n=1.714$), isso pode ocorrer principalmente pelo maior aninhamento (β_{NES}) na região do Tapajós. Por outro lado, na eco-região do Anapu as comunidades parecem não mostrou aninhamento, que pode ser decorrente da variação diária do habitat devido à dinâmica de maré na região (Benone et al. 2017, Nicacio & Juen 2018) que parece ser o principal motivo para a diversidade beta resultante predominantemente do *turnover* espacial. Ainda, observamos que ocorre o padrão geral de aumento da diversidade beta (β_{SIM} e *Bray-Curtis*) ao longo dos gradientes ambientais observado para comunidades aquáticas (Al-Shami et al. 2013, Heino & Grönroos 2017).

Considerando a escala biogeográfica da Amazônia, os fatores espaciais (23% de explicação) tiveram importância muito superior aos fatores ambientais. Os fatores espaciais agiram desde amplas escalas (e.g. MEM1 e MEM2) a menores escala (MEM19). Dessa maneira, as diferentes escalas determinantes da estrutura das metacomunidades indicaram a limitação da dispersão através do espaço entre as eco-regiões através das maiores escalas e efeito do espaço dentro das eco-regiões por escalas menores, indicando a estruturação por mass dentro das eco-regiões (Qian 2009, Bie et al. 2012, Nicacio & Juen 2018). Tal poder preditivo para a variação das metacomunidades avaliadas é inesperado, considerando que a dispersão ativa de invertebrados é mais associada a mecanismos de filtragem ambiental, ao contrário do que acontece com espécies com alta vagilidade ou de dispersão passiva (Qian 2009, Castillo-Escrivá et al. 2016, Tonkin et al. 2016). Contudo a limitação da dispersão dessas espécies pode ocorrer principalmente pela dependência de espécies/indivíduos não alados que dependem da lamina da água para locomoção (Harada 1998, Karaouzas & Gritzalis 2006, ver também Capítulo 1). Entre as eco-regiões estudadas, os grandes rios amazônicos também podem ser fatores fundamentais na limitação da dispersão entre comunidade conectadas pela rede hidrográfica, uma vez que de acordo com a ordem dos corpos d'água, as metacomunidades são estruturadas por mecanismos diferentes, species sorting nas cabeceiras e mass effects nos rios principais (Brown & Swan 2010). Dessa maneira, como

maiores escalas tendem a apresentar maior limitação na dispersão através da diminuição na conectividade dessas comunidades (Heino et al. 2015, Tonkin et al. 2016), acreditamos que os grandes rios possam ser elementos que diminuem essa conectividade entre as áreas biogeográficas estudadas (eco-regiões), não sendo barreiras impermeáveis para a diversidade de percevejos semiaquáticos.

O decaimento da similaridade através das escalas espaciais e distâncias geográficas mostram um padrão natural ocorrente em comunidades quando avaliados em escalas biogeográficas (Soininen et al. 2007, Baselga 2010). Contudo quando comparamos a similaridade baseada na abundância e diversidade beta total (β_{SOR}), observamos que as abundâncias das espécies apresentam maior relação com as distâncias através das escalas espaciais calculadas pelos MEM que a diversidade beta, em contrapartida, a diversidade beta apresenta maior relação com as distâncias geográficas puras (Km). Isso pode ocorrer pela variação na abundância nas escalas intermediárias e pequenas dentro das eco-regiões indicando estruturação por *mass effects*, onde locais com maiores abundância funcionam como fontes de espécies que se dispersam aos sumidouros ocorrendo a manutenção das populações ao longo do gradiente de acordo com a estrutura espacial (Leibold et al. 2004, Tonkin et al. 2016). Já para diversidade beta, as distâncias geográficas revelam a distância espacial bruta entre áreas que estão totalmente desconectadas ou que apresentam um gradiente de conectividade (Soininen et al. 2007). Dessa maneira, apesar de considerarmos que os grandes rios são barreiras permeáveis para as espécies de percevejos semiaquáticos, em maiores distâncias, atravessar mais de uma dessas barreiras pode se tornar um limitante espacial efetivo. Contudo, para compreender a função desses grandes rios como barreiras ecológicas são necessários também estudos de filogeografia para observar se os processos de origem e diversificação dessas espécies na Amazônia foram direcionados por essas possíveis barreiras.

Nosso estudo aponta que os fatores espaciais são os principais mecanismos estruturadores da variação das metacomunidade de percevejos semiaquáticos na Amazônia. Dessa maneira, a estruturação das metacomunidades em escala biogeográfica ocorre primeiramente pela limitação da dispersão através do espaço, e quando considerado escalas menores, as comunidades das eco-regiões apresentam estruturação por *species sorting* devido as especificidades de habitat e adaptações na locomoção e *mass effects* devido à variação no potencial de dispersão por meio da locomoção sobre a lamina d'água ou voo. A diversidade beta e *turnover* nas metacomunidades mostraram

relação positiva com a heterogeneidade do ambiente, contudo padrões de aninhamento puderam ser identificados devido à diferença de riqueza de espécies nas eco-regiões. O decaimento da similaridade das comunidades através das regiões biogeográficas mostrou-se efetivo na estruturação da biodiversidade de percevejos semiaquáticos ao longo da Bacia amazônica. Por fim os grandes rios amazônicos parecem ser limitantes complementares à estruturação das metacomunidades ao longo das escalas biogeográficas. Contudo, estudos futuros sobre biogeografia e filogeografia dessas espécies são importantes conhecimento do passado evolutivo das espécies amazônicas, bem como compreensão dos processos ainda atuantes na dispersão através desses grandes rios.

Agradecimentos

Agradecemos a Fundação Amazônia de Amparo a Estudos e Pesquisas (FAPESPA) (Editail 128/2014) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico Desenvolvimento (CNPq) (Editais 475611 / 2012-8 e 481015 / 2011-6) pelo financiamento do estudo e fornecimento das bolsas de doutorado de E.J. Cunha (CNPq processo 165908/2014-9) e produtividade fornecida a L. Juen (CNPq processo 307597/2016-4). Também somos gratos ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio), Conservação Internacional do Brasil (CI-Brasil), Fundação para o Apoio e Desenvolvimento de Pesquisas (FADESP), 33 Forest e ao Grupo Agropalma pelo apoio logístico e financeiro.

Referências

- Ackerly DD, Thomas WW, Ferreira CC, Pirani JR (1989) The forest-cerrado transition zone in southern Amazonia: results of the 1985 Projeto Flora Amazônica expedition to Mato Grosso. *Brittonia*, 41(2), 113-128.
- Ahloth P, Alatalo RV, Hyvarinen E, Suhonen J (1999) Geographical variation in wing polymorphism of the waterstrider *Aquarius najas* (Heteroptera, Gerridae). *J Evol Biol* 12(1), 156-160.
- Allan JD, Castillo MM (2007) *Stream Ecology: structure and function of running waters*. Springer, Dordrecht.
- Almeida CT, Oliveira-Júnior JF, Delgado RC, Cubo P, Ramos MC (2017) Spatiotemporal rainfall and temperature trends throughout the Brazilian Legal Amazon, 1973–2013. *Int J Clim* 37(4), 2013-2026.

- Al-Shami SA, Heino J, Che Salmah MR, et al (2013) Drivers of beta diversity of macroinvertebrate communities in tropical forest streams. *Fresh Biol* 58(6), 1126-1137.
- Andersen NM (1982) *The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha)*. Brill Academic, Leiden.
- Andersen NM (1993) The evolution of wing polymorphism in water striders (Gerridae): a phylogenetic approach. *Oikos*, 433-443.
- Andersen NM, Weir TA (2004) *Australian water bugs: their biology and identification (Hemiptera-Heteroptera, Gerromorpha & Nepomorpha)*. Apollo books.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26(1), 32-46.
- Anderson MJ (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62: 245–253.
- Anderson MJ, Ellingsen, KE, McArdle BH (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecol Lett* 9: 683-693.
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol Biogeog* 19, 134–143.
- Baselga A, Orme D, Villeger S, Bortoli J, Leprieur F (2018) *Betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components*. R package version 1.5.0. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>
- Behling H & Costa ML (2000) Holocene environmental changes from the Rio Curuá record in the Caxiuanã region, eastern Amazon Basin. *Quatern Res* 53(3), 369-377.
- Benone NL, Esposito MC, Juen L, et al (2017) Regional Controls on Physical Habitat Structure of Amazon Streams. *Riv Res and App* 33(5), 766-776.
- Bie T, Meester L, Brendonck L, Martens K, Goddeeris B, Ercken D, Wichelen J (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecol Letters* 15(7), 740-747.
- Bivand RS, Hauke J, Kossowski T (2013). Computing the Jacobian in Gaussian spatial autoregressive models: An illustrated comparison of available methods. *Geog Anal* 45: 150-179.
- Blanchet FG, Legendre P, Borcard D (2008) Modelling directional spatial processes in ecological data. *Ecol Model* 215: 325-336.
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.

- Brasil LS, Oliveira-Júnior JM, Calvão LB, et al (2018) Spatial, biogeographic and environmental predictors of diversity in Amazonian Zygotera. *Insect Conserv and Diver* 11(2), 174-184.
- Brown BL & Swan CM (2010) Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *J Anim Ecol* 79(3), 571-580.
- Brown BL, Swan CM, Auerbach DA, et al (2011) Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Bentholog Societ* 30(1), 310-327.
- Castillo-Escrivà A, Rueda J, Zamora L, et al (2016) The role of watercourse versus overland dispersal and niche effects on ostracod distribution in Mediterranean streams (eastern Iberian Peninsula). *Acta Oecol* 73, 1-9.
- Chen KRM, Hughes JG, Brito CG, et al (2017) A multi-assemblage, multi-metric biological condition index for eastern Amazonia streams. *Ecol Indic* 78: 48–61.
- Chisholm C, Lindo Z, Gonzalez A (2011) Metacommunity diversity depends on connectivity and patch arrangement in heterogeneous habitat networks. *Ecography* 34(3), 415-424.
- Cooper SD (1984) The effects of trout on water striders in stream pools. *Oecol* 63(3), 376-379.
- Costa MH, Foley JA (1998). A comparison of precipitation datasets for the Amazon basin. *Geophys Res Lett* 25(2), 155-158.
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett* 8(11), 1175-1182.
- Cunha EJ & Juen L (2017) Impacts of oil palm plantations on changes in environmental heterogeneity and Heteroptera (Gerromorpha and Nepomorpha) diversity. *J Insect Conserv* 21(1), 111-119.
- Dias-Silva K, Cabette HS, Juen L, De Marco JP (2010) The influence of habitat integrity and physical-chemical water variables on the structure of aquatic and semi-aquatic Heteroptera. *Zool* 27(6).
- Ditrich T, Papáček M (2009) Correlated traits for dispersal pattern: Terrestrial movement of the water cricket *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). *Eur J Entomol* 106: 551.
- Dray S, Guillaume Guenard, Legendre P, Wagner HH (2015). *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*. R package version 0.0-1/r135. <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>.
- Dray S, Legendre P, Blanchet G (2016) *packfor: Forward Selection with permutation* (Canoco p.46). R package version 0.0-8/r136. <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>. Acesso em Setembro de 2016.

- Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecolog model* 196: 483-493.
- Fischer J, Lindenmayer DB (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global ecol and biogeogr*, 16(3), 265-280.
- Floriano CFB, Moreira FFF (2015) A new species of *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Brazil. *Zootaxa* 4018: 437–443.
- Gardner TA, Ferreira J, Barlow J, et al (2013). A social and ecological assessment of tropical land uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. *Phil. Trans. R. Soc. B* 368(1619), 20120166.
- Grainger TN, Gilbert B (2016) Dispersal and diversity in experimental metacommunities: linking theory and practice. *Oikos* 125(9), 1213-1223.
- Haffer JR (1997) Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiver & Conserv* 6, 451-476.
- Harada T (1998) To fly or not to fly: response of water striders to drying out of habitat. *Ecol Entomol* 23(4), 370-376.
- Hayes FE, Sewlal JAN (2004) The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *J Biogeogr* 31(11), 1809-1818.
- Heino J, Grönroos M (2017) Exploring species and site contributions to beta diversity in stream insect assemblages. *Oecol* 183(1), 151-160.
- Heino J, Melo AS, Siqueira T, et al (2015). Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Fresh Biol* 60(5), 845-869.
- Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (2005) *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press.
- Juen L, Cunha EJ, Carvalho FG, Ferreira MC, et al (2016) Effects of oil palm plantations on the habitat structure and biota of streams in Eastern Amazon. *River Res and Appl* 32(10): 2081–2094.
- Karaouzas I & Gritzalis KC (2006) Local and regional factors determining aquatic and semi-aquatic bug (Heteroptera) assemblages in rivers and streams of Greece. *Hydrobiol* 573: 199-212.
- Kaufmann PR, Levine P, Robinson EG, Seeliger C, Peck DV (1999) *Quantifying Physical Habitat in Wadeable Streams*. Environmental Protection Agency, Washington, DC.
- Legendre L, Legendre P (2012) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecol Biogeogr*, 23(11), 1324-1334.

- Leibold, MA, Holyoak M, Mouquet N, et al (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol letters*, 7(7), 601-613.
- MMA (2004) Mapas de Cobertura Vegetal dos Biomas Brasileiros,. Acessado em: 21 de maio de 2018.
- Moreira FFF, Alecrim V, Ribeiro JRI, Nessimian JL (2011) Identification key to the Gerridae (Insecta: Heteroptera: Gerromorpha) from the Amazon River floodplain, Brazil, with new records for the Brazilian Amazon. *Zool* 28: 269-279.
- Mykrä H, Heino J, Muotka T (2007) Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation. *Global Ecol and Biogeogr* 16(2), 149-159.
- Nekola JC, White PS (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *J Biogeogr* 26,867–878
- Nicacio G, Juen L (2018) Relative roles of environmental and spatial constraints in assemblages of Chironomidae (Diptera) in Amazonian floodplain streams. *Hydrobiol* 1-13.
- Nieser N, Melo ALD (1997) Heterópteros aquáticos de Minas Gerais. Editora Ufmg.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, et al (2016) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-0. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Peck DV, Herlihy AT, Hill BH, Hughes RM, Kaufmann PR et al. (2006) Environmental Monitoring and Assessment Program-Surface Waters: Western Pilot Study Field Operations Manual for Wadeable Streams. Environmental Protection Agency, Washington, DC.
- Peel MC, Finlayson B, McMahon TA (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol and earth system scienc discuss* 4(2), 439-473.
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecol* 87: 2614–2625.
- Qian H (2009) Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecol and Biogeogr* 18(3), 327-332.
- R Development Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rodrigues HDD, Moreira FFF, Nieser N, et al (2014) The genus *Paravelia* Breddin, 1898 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) in Brazil, with descriptions of eight new species. *Zootaxa* 3784: 1-47.
- Shackell NL, Fisher, JA, Frank KT, Lawton P (2012) Spatial scale of similarity as an indicator of metacommunity stability in exploited marine systems. *Ecol Appl* 22(1), 336-348.
- Soininen J, McDonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30(1), 3-12.

- Tonkin J D, Heino J, Altermatt F (2018b) Metacommunities in river networks: The importance of network structure and connectivity on patterns and processes. *Fresh Biol* 63(1), 1-5.
- Tonkin JD, Altermatt F, Finn DS, Heino J, Olden JD, Pauls SU & Lytle D (2018a) The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Fresh Biol* 63(1), 141-163.
- Tonkin JD, Stoll S, Jähnig SC, Haase P (2016) Contrasting metacommunity structure and beta diversity in an aquatic-floodplain system. *Oikos*, 125(5), 686-697.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE. (1980) The river continuum concept. *Canad J Fisher Aqua Scienc* 37: 130–137.
- Vieira TB, Dias-Silva K, Pacífico ES (2015) Effects of riparian vegetation integrity on fish and heteroptera communities. *Appl Ecol Env Res* 13(1), 53-65.
- Wallace AR (1849) On the monkeys of the Amazon. *Proceed Zool Soc Lond* 20:107-110
- Winegardner AK, Jones BK, Ng ISY, et al (2012) The terminology of metacommunity ecology. *Trends Ecol Evol* 27: 253–254.
- Zar JH (2010) *Biostatistical Analysis*. Pearson Higher Ed.

CAPÍTULO 3

DIMORFISMO ALAR EM PERCEVEJOS SEMIAQUÁTICOS (HEMIPTERA) COMO FERRAMENTA PARA MONITORAMENTO DE RIACHOS: UMA AVALIAÇÃO DO CULTIVO DE PALMA DE DENDÊ NA AMAZÔNIA

Cunha, Erlane José; Guterres, Alana Patrícia Meguy; Juen, Leandro

Dimorfismo alar em percevejos semiaquáticos (Hemiptera) como ferramenta para monitoramento de riachos: uma avaliação do cultivo de palma de dendê na Amazônia

Cunha, Erlane José; Guterres, Alana Patrícia Meguy; Juen, Leandro

Resumo: Este trabalho avaliou a eficiência do dimorfismo alar em percevejos semiaquáticos como ferramenta na avaliação de riachos alterados para a plantação de dendê. Amostramos 27 riachos da Amazônia Oriental, classificados em áreas preservadas e áreas de plantação de dendê. A matriz total de espécies \times locais foi decomposta em duas matrizes derivadas, separadas em indivíduos ápteros e alados. Foi avaliada a concordância entre as matrizes derivadas e a matriz total, além do efeito da plantação e das variáveis ambientais na abundância e riqueza de espécies para cada conjunto de dados. Somente a matriz de ápteros apresentou estrutura congruente com a matriz total, contudo, foi observada perda de espécies nas áreas de plantação para ápteros e alados. A riqueza de espécies de ápteros foi maior em áreas com menor temperatura da água e dossel mais fechado, já a riqueza de alados foi maior em locais com menores valores de temperatura e condutividade. O número de organismos com fenótipo alado foi maior nas áreas preservadas. Nossos resultados evidenciaram a relação da expressão do fenótipo alado em decorrência das alterações no ambiente, além de destacar o *trade-off* entre dispersão e reprodução nessas áreas, indicando que estratégias utilizando o polimorfismo alar pode ser uma ferramenta eficiente no monitoramento e conservação dos riachos amazônicos.

Palavras-chave: Conservação de riachos; Heteroptera; *Elaeis guineensis*; Polimorfismo alar; Uso da terra.

Introdução

Na maioria dos insetos, a dispersão por meio do voo é uma estratégia relacionada a busca por recursos e forrageio, reprodução, diminuição de condições adversas como competição, predação e até mesmo alteração ambiental (Harrison 1980). Diversos grupos, principalmente Hemiptera e Ortoptera, apresentam polimorfismo alar que afeta a capacidade de voo, apresentando variação na forma e tamanho das asas, que é expressado através da interação genótipo-heterogeneidade do ambiente, por meio de controle hormonal (Southwood 1961, Roff 1986, Andersen 1993). Esse mecanismo é importante para o sucesso na colonização de habitat através da dispersão (Harrison 1980, Van Belleghem, 2015, Ahlroth et al. 1999), por aumentar sua capacidade dispersiva, uma vez que organismos alados conseguem alcançar regiões mais distantes, quando comparados com indivíduos da mesma espécie de forma áptera ou micróptera (Simmons & Thomas, 2004). Dentre os hemípteros, os percevejos semiaquáticos (Heteroptera: Gerromorpha)

são adaptados a locomoção sobre a superfície d'água, além de apresentar uma grande diversidade quanto a variação das asas (Andersen 1982, Andersen 1993), compreendendo desde organismos que são exclusivamente ápteros a espécies polimórficas (Andersen 1982). Espécies polimórficas expressam esse atributo (e.g. asa) principalmente quando as condições do ambiente não estão favoráveis para suas populações, onde o sucesso e manutenção dessas populações (i.e. *fitness*) é alcançado pela dispersão dos indivíduos alados a locais com condições ótimas (Southwood 1961, Andersen 1993).

Os mecanismos de expressão da forma alada em percevejos semiaquáticos polimórficos são bem estudados em ambientes temperados (Andersen 1973, Andersen 1993, Ahlroth et al. 1999), entretanto, pouco se sabe sobre esse fenômeno em ambientes tropicais. Em regiões temperadas, a expressão desse atributo (e.g. asa) está primeiramente relacionado a sazonalidade e a reprodução de populações que passam por diapausa durante o inverno (Vepsäläinen 1978, Andersen 1993). Sabe-se também que o potencial reprodutivo de organismos ápteros é maior em locais estáveis ou com menores variações ambientais (Andersen, 1993). Assim, essa alteração natural do habitat é considerada um “gatilho” para desencadear o desenvolvimento de asas na geração seguinte dessas populações (Järvinen & Vepsäläinen 1976, Roff & Fairbairn 1991). Em geral, organismos com menor potencial de dispersão, como por exemplo organismos ápteros, são mais tolerantes a mudanças no habitat por terem sua dispersão limitada pelo espaço (Rundle et al. 2002, Sarremejane et al. 2017), enquanto organismo com elevadas taxas de dispersão tem maior especificidade de habitat, pois a dispersão está ligada a busca de condições ótimas (Tonkin et al 2018). Dessa maneira, a alternância entre gerações ápteras e aladas em uma comunidade de percevejos semiaquáticos, possivelmente esteja relacionada a ocorrência de distúrbios antrópicos (Järvinen & Vepsäläinen 1976, Andersen 2000),

Os riachos amazônicos são intensamente ameaçados pelas diversas atividades antrópicas (Laurance et al. 2011, Castello & Macedo 2016). Dentre estas atividades, o uso de áreas na Amazônia para o cultivo da palma de dendê (*Elaeis guineensis* Jacq.) apresenta o maior potencial de desenvolvimento (Butler & Laurance 2009, Englund 2015). O custo econômico da produção, grande produtividade por área plantada em um longo período de tempo (aproximadamente 25 anos) são apontados como principais incentivos para a atividade ser economicamente vantajosa (Ramalho-Filho et al. 2010, Englund 2015). No Brasil, órgãos governamentais oferecem incentivos fiscais ao desenvolvimento da atividade, tendo como justificativa a Conservação da Amazônia

devido seus efeitos serem menos nocivos a diversidade regional e “recuperação de áreas”, quando comparados com pastagem, agricultura de ciclo curto e extração de madeira (Ramalho-Filho et al. 2010). Contudo, já se sabe que a atividade tem influência negativa na biodiversidade de riachos tropicais (Mercer et al. 2014, Luke et al. 2017, Wilkinson et al. 2018), incluindo a Amazônia, causando alteração na composição da fauna e até mesmo perda de espécies e serviços ecossistêmicos (Almeida et al 2016, Juen et al 2016, Shimano & Juen 2016, Cunha & Juen 2017, Luiza-Andrade et al. 2017, Paiva et al 2017).

A avaliação da qualidade de riachos tropicais alterados pode ser realizada utilizando diversos organismos aquáticos fundamentais na estabilidade do ecossistema aquático (Jacobsen et al. 1997, Dudgeon et al. 2006). Além de métricas convencionais como índices de diversidade, riqueza e composição de espécies, podem ser construídos índices de qualidade biótica utilizando organismos chave para indicar maior ou menor qualidade do ambiente aquático, como por exemplo, os índices de integridade biótica (Allan & Flecker 1993, Murphy et al. 2015). Percevejos semiaquáticos, são considerados indicadores de qualidade do ambiente (Dias-Silva et al. 2010), uma vez que sua riqueza e composição são afetadas por distúrbios antrópicos (Vieira et al. 2014, Cunha & Juen 2017). Apesar da relação entre a ocorrência de asas em organismos polimórficos e variação do ambiente ser conhecida (Andersen 1993), tal atributo ainda não é utilizado como uma ferramenta para monitoramento de condições ambientais. Dessa maneira, os mecanismos para manutenção de populações através do maior potencial reprodutivo em indivíduos ápteros ou maior potencial dispersivo em alados (Andersen 1993), podem ajudar na compreensão da dinâmica dessas comunidades em riachos tropicais alterados.

O objetivo deste estudo foi avaliar o potencial da utilização do polimorfismo alar e da ocorrência de asas em percevejos semiaquáticos como ferramenta de avaliação de riachos em uma região da Amazônia onde ocorre o cultivo de dendê. Para isso, a comunidade de percevejos semiaquáticos foi separada considerando apenas o dimorfismo áptero (sem asas) e alado (com asas), desconstruindo essa comunidade em uma matriz de espécies com organismos ápteros e outra somente com organismos alados. Testamos as seguintes hipóteses: i) As diversidades de ápteros e alados de percevejos semiaquáticos, representadas por abundância e riqueza de espécies, podem ser utilizadas como representantes (*proxys*) da comunidade total para o biomonitoramento de áreas alteradas para plantação de palma, evidenciando mecanismos diferentes de manutenção das espécies na comunidade; ii) A diversidade dessas assembleias é afetada principalmente

pelas variáveis ambientais, uma vez que o ambiente tem forte influência sobre a expressão do polimorfismo alar nessas espécies; e iii) espécies dimórficas apresentam menor abundância de organismos alados em áreas alteradas, uma vez que populações aladas podem surgir com o objetivo de se dispersar e alcançar áreas de melhor qualidade ambiental.

Material e Métodos

Área de estudo e desenho do estudo

O estudo foi realizado na Amazônia Oriental, em riachos da bacia hidrográfica do Rio Acará, nos municípios de Acará, Moju e Tailândia, estado do Pará, Brasil. A região estudada corresponde a 39 mil ha de áreas plantadas de dendê, circundadas por diversas áreas de reserva florestal (aproximadamente 64 mil ha) divididos em um conjunto de diferentes fragmentos de tamanhos variáveis (Figura 1). A área cultivada apresenta um mosaico de plantações de dendê com diferentes idades de plantios e uma pequena parte de áreas disponíveis para novos plantios. O clima da área é classificado como tropical úmido (Af) segundo a classificação climática de Köppen (adaptado de Peel et al. 2007), sem inverno definido e com altos níveis de precipitação ao longo do ano. A região apresenta precipitação média anual de 2.344 mm³, com estação seca de junho a novembro ocorrendo precipitação mínima de 54 mm³ no mês de setembro e estação chuvosa de dezembro a março alcançando precipitação máxima de 427 mm³ (Albuquerque et al. 2012). A temperatura média anual na região é de 26,6 °C (Oliveira et al. 2002).

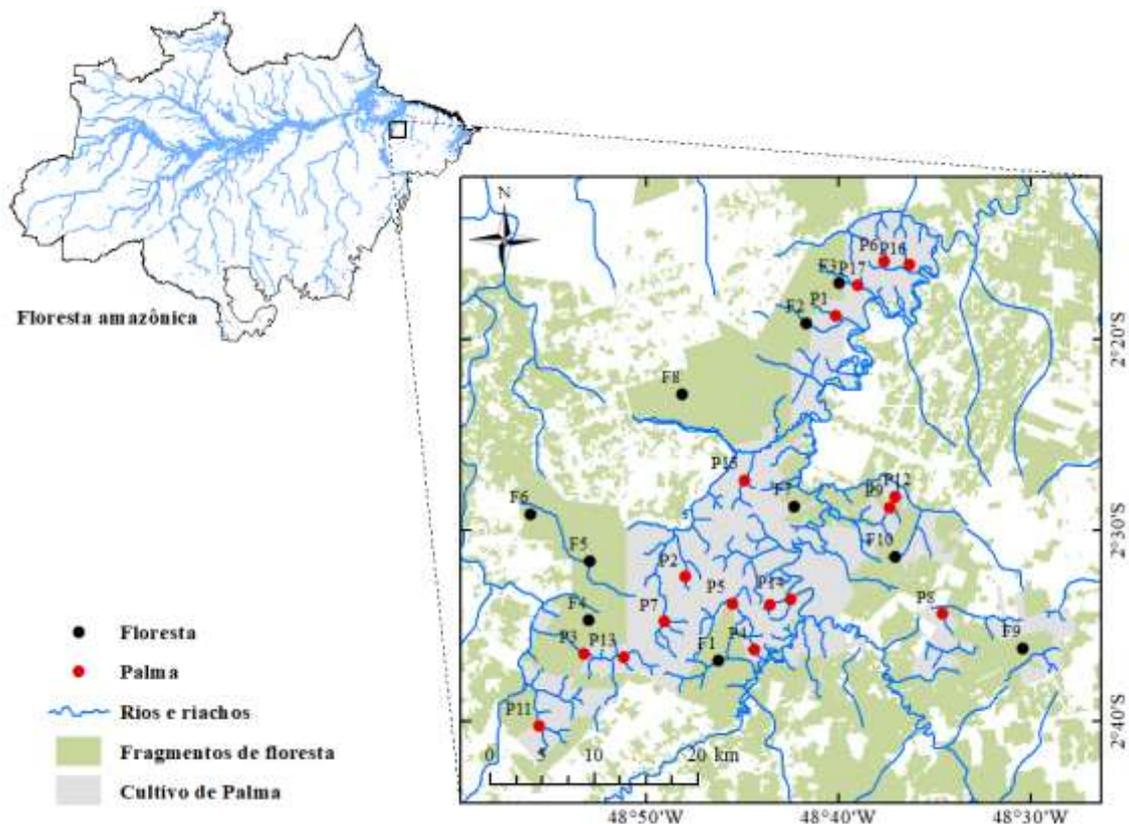


Figura 1. Mapa apresentando os riachos e locais amostrados nas áreas de floresta primária e áreas de plantação de palma nos municípios de Acará, Moju e Tailândia, Pará, Brasil.

Desenho amostral e coleta dos dados

Amostramos 27 riachos independentes entre si, correspondendo a dez áreas de floresta primária e 17 dentro da vegetação ripária de áreas plantadas. Cada riacho foi amostrado em um trecho de 150 metros, subdivididos em 10 seções divididas por 11 transecções, utilizadas como réplicas para coleta dos dados bióticos e abióticos em cada riacho (adaptado de Peck et al 2006). As coletas aconteceram entre os meses de outubro e novembro de 2012 e 2013, sempre no período de menor precipitação para diminuir o efeito da variação das métricas abióticas e eventos sazonais nas populações de percevejos semiaquáticos. A amostragem de percevejos semiaquáticos foi realizada sistematicamente em todos os riachos de forma ativa na superfície da água, utilizando uma rede de mão (18 cm de diâmetro e malha de 1 mm). A coleta também foi limitada por tempo, com esforço de seis minutos em cada seção, totalizando um tempo médio de uma hora de amostragem em cada riacho (ver Cunha & Juen 2017). Os indivíduos coletados foram identificados até espécies, utilizando características diagnósticas e chaves dicotômicas para determinados grupos (Moreira et al. 2011; Rodrigues et al. 2014;

Magalhães & Moreira 2016). Também foi observada a ocorrência de asas, usando apenas o dimorfismo entre áptero e alado, desconsiderando também a classificação da variação no tamanho das asas (ver Andersen, 1982).

Utilizamos oito variáveis ambientais importantes para a estruturação da diversidade de percevejos semiaquáticos (Karaouzas & Gritzalis 2006, Vieira et al. 2014, Cunha & Juen 2017) coletadas dentro do trecho de 150 metros (Tabela 1). As variáveis profundidade, largura, cobertura de dossel no centro do canal e cobertura de dossel nas margens foram medidas nas 11 transecções do trecho. As variáveis da água (temperatura da água, pH, condutividade elétrica e oxigênio dissolvido) foram mensuradas com medidor multiparâmetro em três pontos do trecho do riacho (0m, 75m e 150m).

Tabela 1. Valores de médias e desvio padrão (DP) das variáveis ambientais mensuradas nos riachos de floresta e plantação de palma utilizadas como preditores da diversidade de percevejos semiaquáticos nos municípios de Acará, Moju e Tailândia, Pará, Brasil. DP= desvio padrão.

Variável	Floresta		Palma	
	Média	DP	Palma	DP
Profundidade (cm)	33.210	14.206	38.017	14.126
Largura (m)	3.440	1.059	3.247	1.184
Dossel - centro do canal (%)	93.783	7.470	90.453	8.269
Dossel – margens (%)	96.497	4.281	94.055	6.059
Temperatura da água (°C)	25.166	0.443	26.242	0.541
pH	4.634	0.180	4.973	0.188
Condutividade (µS/cm)	0.015	0.007	0.019	0.004
Oxigênio dissolvido (mg/L)	7.342	1.491	6.773	0.627

Desconstrução das comunidades em relação a ocorrência das asas

Inicialmente, tabulamos os dados das espécies x locais para todos os indivíduos coletados, nomeamos esse conjunto como a comunidade total de percevejos semiaquáticos. Em seguida utilizamos o atributo “presença de asa” para separar a comunidade total em duas matrizes derivadas, a primeira contendo somente os indivíduos ápteros e a segunda somente com os indivíduos alados. Dessa maneira, consideramos apenas o dimorfismo alar, separando os organismos em ápteros e alados, sem considerar a variação no tamanho das asas (e.g. micrópteros e braquípteros, Andersen 1982). As espécies dimórficas ocorreram nas duas matrizes havendo a decomposição da abundância total entre estas, por outro lado, para as espécies que se apresentaram apenas na forma áptera ou alada foram inseridas somente na matriz correspondente a presença ou ausência

do atributo (Figura 2). Não observamos evidências de autotomia das asas nos espécimes estudados.

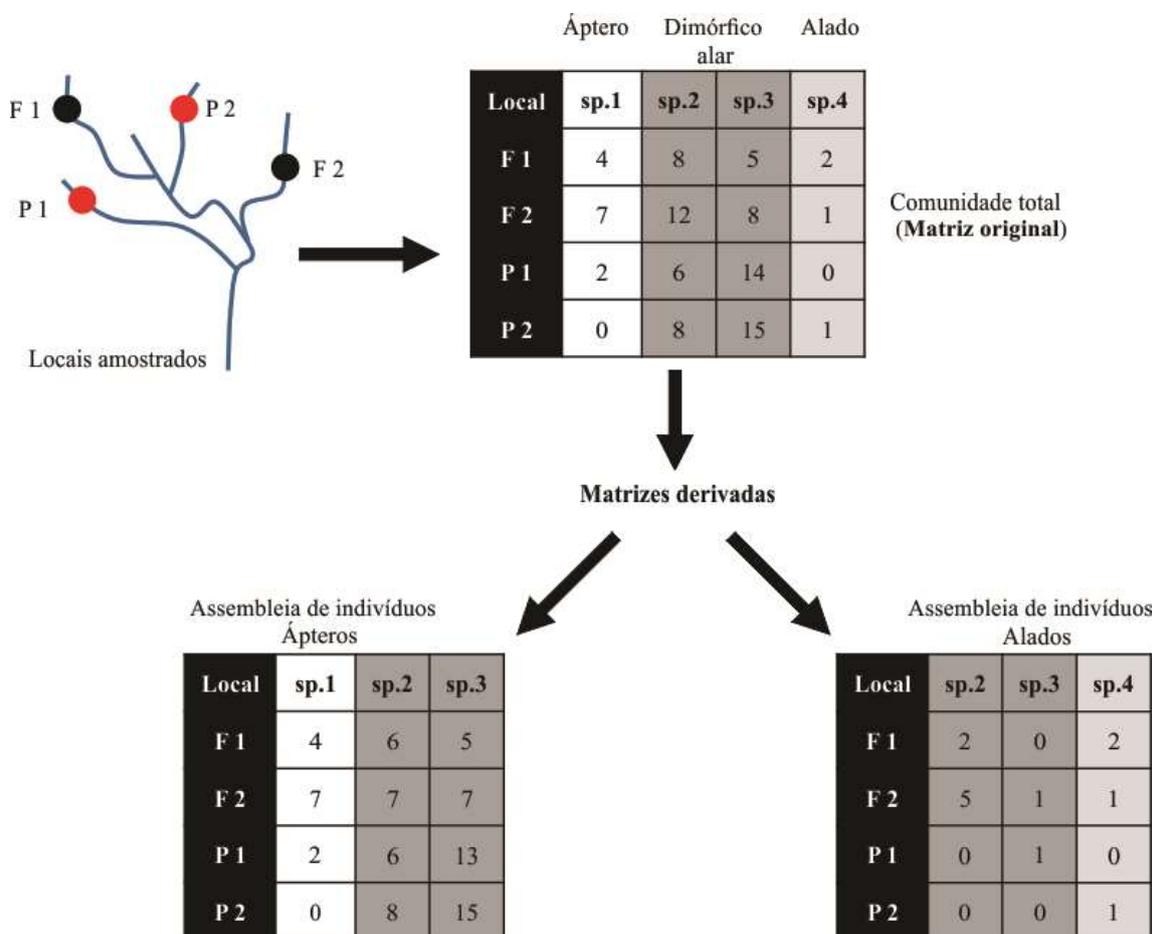


Figura 2. Procedimento de desconstrução da comunidade de percevejos semiaquáticos em assembleias de ápteros e alados e decomposição da abundância das espécies dimórficas entre as matrizes derivadas.

Análise dos dados

Para realizar as análises dos dados, utilizamos três conjuntos de dados biológicos: a matriz total de espécies e os dois subconjuntos gerados através da desconstrução da comunidade (assembleia de ápteros e assembleia de alados). Para verificar se as assembleias de ápteros e alados podem ser utilizadas como matrizes representantes da comunidade total de percevejos semiaquáticos, foi avaliada a concordância entre os subconjuntos gerados com a matriz total de espécies através da Análise de Procrustes (Gower 1975, Legendre & Legendre et al. 2012). Essa análise, cria uma superposição de duas ordenações pela rotação e distorção geométrica de uma em relação a outra, gerando um coeficiente que utiliza o critério de quadrados mínimos (*least-squares criterion*) dos

resíduos para minimizar a soma dos quadrados dos resíduos (estatística m^2), onde menores valores de m^2 representam maior concordância entre as matrizes. Utilizamos os dois primeiros eixos gerados por uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA, Legendre & Legendre, 2012) baseados na abundância das espécies para avaliar a concordância entre as matrizes derivadas (ápteros e alados) e a matriz total. Em seguida, avaliamos para os três conjuntos de dados se houve alteração na abundância das espécies entre as áreas de floresta e plantação de palma utilizando uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA, Anderson 2001), com significância de $p < 0,05$ definida pelo Teste de MonteCarlo com 9.999 permutações. Todas as matrizes foram previamente transformadas usando $\log(x+1)$ e utilizamos a distância de *Bray-Curtis* como medida de dissimilaridade das matrizes para as análises de PCoA e PERMANOVA (Legendre & Legendre 2012, Anderson 2001).

Em relação a riqueza taxonômica de percevejos semiaquáticos, comparamos a riqueza de espécies de cada conjunto de dados (riqueza total, riqueza de espécies ápteras e riqueza de espécies aladas) entre as áreas de floresta e plantação de palma com o *teste t* para variâncias separadas (*t Test two-sided*) com nível de significância menor que 5% ($p < 0,05$), uma vez que a distribuição dos dados foi normal, contudo não houve homogeneidade na variância dos dados (Zar, 2010). Para determinarmos a relação entre riqueza de espécies de cada conjunto de dados e o ambiente, e quais variáveis são responsáveis por esta relação, utilizamos o método de Regressão dos melhores subconjuntos (*Best Subsets Regression*) (Garside 1965, Zhang & Cavanaugh 2015), que gera combinações entre as variáveis preditoras para explicar a variável resposta. Para tentar diminuir os problemas de multicolinearidade as variáveis que apresentaram Correlação de Pearson ($r \geq 0,8$) foram removidas da análise. Devido a quantidade de amostras utilizadas ($n=27$), utilizamos no máximo três variáveis para o modelo, onde os melhores modelos foram selecionados de acordo com o critério de Akaike corrigido (AICc) (Bozdogan, 1987). Além do melhor modelo selecionado para cada conjunto de dados, representado pelo menor valor de AICc, também foram considerados bons preditores da riqueza de espécies os modelos com variação de AICc menores que 2 ($\Delta AICc < 2$). Após a seleção do modelo foram gerados os coeficientes de determinação ajustados (R^2_{ajustado}) para cada modelo.

Para avaliar o efeito da plantação de palma sobre a abundância das espécies dimórficas, bem como o efeito sobre a ocorrência de indivíduos alados nessas áreas

realizamos a análise não-paramétrica *Teste U de Mann-Witney* (Zar, 2010) para comparar a abundância total e abundância de indivíduos alados entre áreas de floresta e plantação de palma, considerando o grau de significância de alpha menor que 5% ($p < 0,05$). Avaliamos somente as espécies dimórficas com abundância total igual ou maior que cinco locais (Apêndice 3, Tab. 1).

Todas as análises foram realizadas no programa R (R Core Team 2017), utilizando os pacotes *car* (Fox & Weisberg 2011), *vegan* (Oksanen 2018) e *leaps* (Lumley 2017).

Resultados

Foram coletados 2.756 espécimes de percevejos semiaquáticos, pertencentes a cinco famílias e 32 espécies (Tabela 2). As espécies mais abundantes na amostragem foram *Brachymetra lata* (20%), *Rhagovelia brunae* (20%), *R. evidis* (14%), *R. jubata* (12%) e *R. elegans* (11%). A espécie mais abundante na área de floresta foi *B. lata* ($n=301$), enquanto que nas áreas de plantação de palma a espécie mais abundante foi *Rhagovelia brunae* ($n=534$). Considerando a região estudada, observamos um total de 2.541 indivíduos ápteros ($n_{\text{floresta}}= 1.001$, $n_{\text{palma}}= 1.540$) e 215 indivíduos alados ($n_{\text{floresta}}=197$, $n_{\text{palma}}= 18$), onde 12 espécies apresentaram somente a condição áptera, 10 espécies apresentaram somente a condição alada e 10 espécies apresentaram dimorfismo ocorrendo indivíduos alados e ápteros.

Tabela 2. Espécies coletadas nos riachos das áreas de floresta e plantação de palma nos municípios de Acará, Moju e Tailândia, Pará, Brasil.

Família	Espécie	Floresta	Palma	Condição alar*
Gerridae	<i>Brachymetra lata</i> Shaw, 1933	301	253	Dimórfico
	<i>Cylindrostethus palmaris</i> Drake & Harris, 1934	24	132	Dimórfico
	<i>Limnogonus recurvus</i> Drake & Harris, 1930	1	-	Alado
	<i>Neogerris lubricus</i> (White, 1879)	-	5	Dimórfico
	<i>Neogerris magnus</i> (Kuitert, 1942)	1	-	Áptero
	<i>Rheumatobates minutus flavidus</i> Drake & Harris, 1942	1	-	Alado
	<i>Tachygerris adamsoni</i> (Drake, 1942)	10	2	Alado
	<i>Tachygerris celocis</i> (Drake & Harris, 1931)	10	10	Alado
	<i>Tachygerris opacus</i> Champinon, 1898	5	-	Alado
Hebridae	<i>Hebrus sp</i>	-	1	Alado
Hydrometridae	<i>Hydrometra comata</i> Torre-Bueno, 1926	4	1	Áptero
Mesoveliidae	<i>Mesovelia amoena</i> Uhler, 1894	3	4	Áptero
Veliidae	<i>Euvelia discala</i> Polhemus & Polhemus, 1984	28	73	Áptero
	<i>Euvelia lata</i> Polhemus & Polhemus, 1984	29	78	Áptero

<i>Microvelia argentata</i> Nieser & Alkins-Koo, 1991	1	1	Áptero
<i>Microvelia hinei</i> Drake, 1920	3	-	Dimórfico
<i>Microvelia mimula</i> White, 1879	-	2	Áptero
<i>Microvelia sp1</i>	25	5	Áptero
<i>Microvelia sp2</i>	8	-	Áptero
<i>Paravelia bullialata</i> Polhemus & Polhemus, 1984	3	1	Alado
<i>Paravelia conata</i> (Hungerford, 1929)	-	2	Alado
<i>Paravelia spinifera</i> Polhemus & Polhemus, 1984	2	-	Dimórfico
<i>Rhagovelia brunae</i> Magalhães & Moreira, 2016	12	534	Dimórfico
<i>Rhagovelia elegans</i> Uhler, 1894	107	189	Dimórfico
<i>Rhagovelia evidis</i> Bacon, 1948	219	162	Áptero
<i>Rhagovelia cf. humboldti</i> Polhemus, 1997	2	-	Alado
<i>Rhagovelia jubata</i> Bacon, 1948	315	22	Áptero
<i>Stridulivelia alia</i> (Drake, 1957)	17	15	Dimórfico
<i>Stridulivelia anta</i> Polhemus & Spangler, 1995	3	-	Alado
<i>Stridulivelia strigosa</i> (Hungerford, 1929)	40	6	Dimórfico
<i>Stridulivelia tersa</i> (Drake & Harris, 1941)	8	59	Dimórfico
<i>Stridulivelia transversa</i> (Hungerford, 1929)	15	2	Áptero
Total Geral	1197	1559	

*Condição alar observada somente na região estudada.

A assembleia de ápteros e a comunidade total de espécies de percevejos semiaquáticos apresentaram alta concordância para a abundância de espécies ($r= 0,985$; $m^2= 0,010$; $p= 0,001$) (Figura 3A). Contudo, a assembleia de alados não mostrou concordância com a comunidade total de percevejos semiaquáticos ($r= 0,164$; $m^2= 0,973$; $p= 0,906$) (Figura 3B). Essas relações são bem observadas quando avaliamos a diferença entre áreas de floresta e plantação de palma, onde houveram diferenças nas abundâncias de espécies tanto para a comunidade total (PERMANOVA: Pseudo-F= 5.857, $p= 0.003$) quanto para a assembleia de ápteros (PERMANOVA: Pseudo-F= 6.949, $p= 0.002$), enquanto que a assembleia de alados não evidenciou essas diferenças para abundância de espécies (PERMANOVA: Pseudo-F= 0.809, $p= 0.566$).

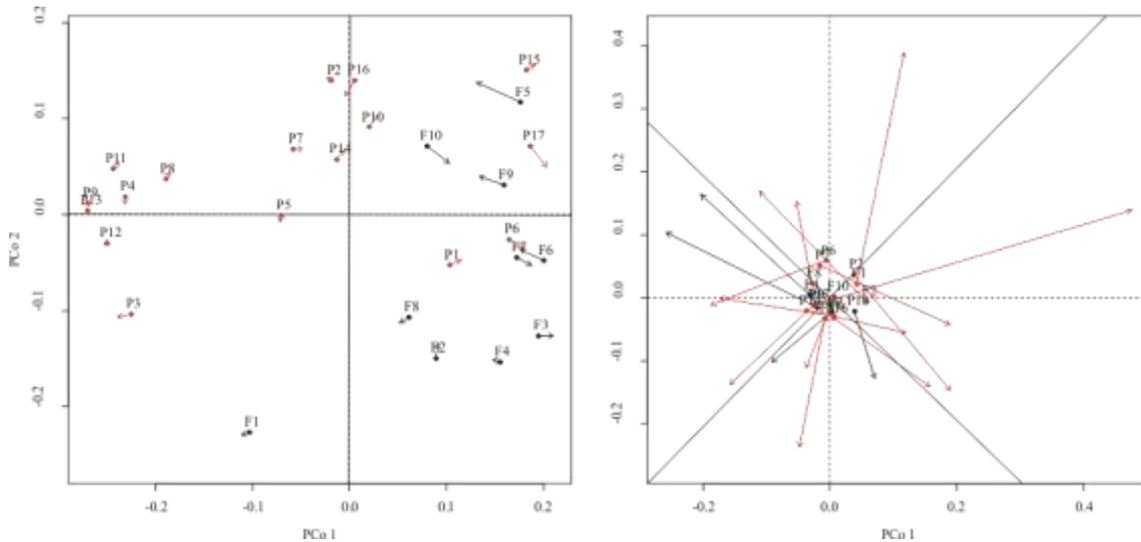


Figura 3. Representação da rotação dos eixos da Análise de Coordenadas Principais pela Análise de Procrustes sobre a matriz da comunidade total de percevejos semiaquáticos para as abundâncias das assembleias de ápteros (A) e assembleias de alados (B). Círculos pretos preenchidos representam riachos de floresta e círculos vermelhos preenchidos representam riachos de plantação de palma. As setas se originam nos *scores* das PCoA rotacionados e pontas indicam os *scores* das PCoA gerados pela matriz da comunidade total.

Considerando a comunidade total de espécies de percevejos semiaquáticos, houve maior riqueza de espécies na floresta do que nas áreas de plantação de palma ($t_{2\text{-sided}} = 3,221$; g.l.= 12,170; $p_{2\text{-sided}} = 0,007$), com cerca de quatro espécies a mais na floresta. A riqueza de espécies também foi maior quando consideramos as assembleias de ápteros ($t_{2\text{-sided}} = 2,304$; g.l.= 12,304; $p_{2\text{-sided}} = 0,039$) e alados ($t_{2\text{-sided}} = 2,278$; g.l.= 10,315; $p_{2\text{-sided}} = 0,045$), apresentando duas espécies a mais de ápteros e três espécies a mais de alados nas áreas de floresta. Considerando a influência do ambiente sobre a riqueza total de espécies o melhor modelo foi representado pela temperatura e dossel nas margens ($R^2_{\text{ajustado}} = 0,525$; $F = 15,351$; $p = 0,004$), o melhor modelo para explicar a riqueza de espécies ápteras também foi formado pela temperatura e dossel nas margens ($R^2_{\text{ajustado}} = 0,365$; $F = 8,488$; $p = 0,002$); já para a riqueza de espécies aladas o melhor modelo foi formado por temperatura e condutividade da água ($R^2_{\text{ajustado}} = 0,502$; $F = 14,101$; $p < 0,001$). A temperatura da água e o dossel nas margens foram as variáveis mais importantes considerando todos os modelos selecionados dentro do ΔAICc , a temperatura esteve presente em todos os modelos explicativos, contudo dossel nas margens não foi importante para a riqueza de alados.

Tabela 4. Regressões usando os melhores conjuntos (*Best subsets regressions*) de variáveis ambientais preditoras da riqueza de espécies total de espécies e riqueza de espécies considerando assembleias de ápteros e alados.

Variável/Resposta Modelo	AICc	Δ AICc	R ² _{ajustado}
Riqueza Total			
Temperatura + Dossel (margens)	124.576	0	0.525
Temperatura + Largura + Dossel (margens)	126.147	-1.571	0.530
Riqueza de ápteros			
Temperatura + Dossel (margens)	118.549	0	0.365
Temperatura + Largura + Dossel (margens)	120.069	-1.520	0.374
Temperatura + Condutividade + Dossel (margens)	120.287	-1.738	0.369
Temperatura + Oxigênio dissolvido + Dossel (margens)	120.374	-1.825	0.367
Riqueza de alados			
Temperatura + Condutividade	117.254	0	0.502
Temperatura	118.620	-1.366	0.443

*Em negrito estão representados os melhores modelos selecionados.

Avaliando as populações das espécies dimórficas na região, encontramos que quatro espécies têm sua abundância total afetada pela plantação de palma, onde as espécies *Brachymetra lata* e *Stridulivelia strigosa* apresentam menor abundância nas áreas de plantação de palma, podendo ter suas populações mais associadas às áreas preservadas. Já as espécies *Cylindrostethus palmaris* e *Rhagovalia brunae*, foram mais abundantes nas áreas de plantação de palma, tendo suas populações mais associadas a áreas alteradas. Considerando somente a ocorrência do atributo “presença de asa” nessas populações, observamos que as espécies *Brachymetra lata* e *Rhagovalia elegans* apresentaram maior abundância de indivíduos alados nas áreas de floresta.

Tabela 5. Resultados do test U de Mann-Witney, comparando a abundância de indivíduos entre áreas de floresta e áreas de plantação de palma.

Espécie dimórfica alar	Média Floresta	Média Palma	U	Z adjusted	p-level
Abundância total					
<i>Brachymetra lata</i>	30.1	14.882	43.5	-2.111	0.035
<i>Cylindrostethus palmaris</i>	2.4	7.765	46.0	1.970	0.049
<i>Rhagovalia brunae</i>	1.2	31.412	26.0	3.020	0.003
<i>Rhagovalia elegans</i>	10.7	11.118	79.0	-0.307	0.759
<i>Stridulivelia alia</i>	1.7	0.882	83.5	-0.085	0.932
<i>Stridulivelia strigosa</i>	4	0.353	32.0	-3.297	0.001
<i>Stridulivelia tersa</i>	0.8	3.471	56.5	1.544	0.123
Abundância de alados					
<i>Brachymetra lata</i>	8	0.118	47.5	-2.444	0.015

<i>Cylindrostethus palmaris</i>	1.3	0.235	64.5	-1.339	0.180
<i>Rhagovelia brunae</i>	0.2	0.059	81.0	-0.442	0.658
<i>Rhagovelia elegans</i>	4.6	0.176	52.0	-2.155	0.031
<i>Stridulivelia alia</i>	0.8	0	76.5	-1.304	0.192
<i>Stridulivelia strigosa</i>	0.2	0	76.5	-1.304	0.192
<i>Stridulivelia tersa</i>	0.6	0.059	63.5	-1.747	0.081

Discussão

A estrutura das assembleias de ápteros foi afetada pelo uso da terra para o plantio de dendê, apresentando alta relação com a comunidade total de percevejos semiaquáticos. Por outro lado, a estrutura das assembleias de alados não foi afetada e não houve congruência com a comunidade total, corroborando parcialmente nossa hipótese de que os subconjuntos contendo ápteros ou alados são bons representantes da comunidade. Contudo, a perda de espécies (para áptero e alados) e a riqueza de espécies foi fortemente afetada pelo ambiente, o que corroborou nossa hipótese de que ápteros e alados apresentam forte especificidade de habitat, demonstrada na relação com variáveis ambientais na área estudada. Além disso, espécies que expressaram polimorfismo alar apresentaram maior abundância de indivíduos nas áreas preservadas, indicando que o cultivo de palma afeta as populações de dimórficos para dispersão a locais de melhor qualidade. Dessa maneira, as alterações antrópicas causadas pelo cultivo de palma em riachos tropicais, causam variação na composição, abundância e riqueza de espécies (Juen et al. 2016, Cunha & Juen 2017), podendo levar até mesmo a extinção local de heterópteros aquáticos (Mercer et al. 2014).

As mudanças que ocorrem no ambiente em virtude do uso do solo para plantação de palma afetam a estrutura da comunidade de percevejos semiaquáticos (Cunha & Juen, 2017), entretanto, somente as assembleias ápteras evidenciaram esse padrão. É provável que este fato ocorra principalmente pela maior abundância de ápteros nos riachos, assim essa assembleia acompanha fielmente os padrões de distribuição mostrados na comunidade total. Além disso, a escassez de indivíduos alados nas áreas de plantação (n=18) sugere que organismos alados possuem estratégias diferentes nessas áreas, onde possivelmente se dispersam para outras áreas fugindo de ambientes degradadas ou não ótimas a esses organismos, assim que detectam as condições desfavoráveis e já se encontraram com as asas desenvolvidas para o voo. Comunidades que apresentam o

genótipo polimórfico alar expressam o fenótipo áptero em sua maioria, direcionando o custo envolvido na produção das asas devido ao desenvolvimento da musculatura alar para o desenvolvimento dos órgãos reprodutores, principalmente de fêmeas (Roff 1986, Wang et al. 2016). Dessa maneira, o subconjunto da comunidade contendo somente alados surge em detrimento das condições ambientais, sejam sazonais, em casos onde haja condições extremas que exijam diapausa nos organismos (e.g. inverno em regiões temperadas, Andersen 1993), ou alterações ambientais, como avaliado neste estudo.

Dessa maneira, as variáveis ambientais são fatores fundamentais para a distribuição das espécies de percevejos semiaquáticos (Karaouzas & Gritzalis 2006, Cunha & Juen 2017). A alteração da vegetação ripária em áreas de plantação de palma é a principal causa de mudanças no micro-habitat e microclima dos riachos (Juen et al. 2016, Sheaves et al. 2018) e, dessa forma, da alteração na diversidade de macroinvertebrados (Mercer et al. 2014, Shimano et al, 2016, Paiva et al. 2017). As comunidades de percevejos semiaquáticos, foram afetadas principalmente pela temperatura da água e dossel nas margens, variáveis que são intimamente ligadas a integridade da vegetação ripária em áreas de plantação de palma (Cunha et al. 2015, Juen et al. 2016). Isso porque, a zona ripária nos riachos de cabeceira oferece sombreamento importante para a manutenção da temperatura da água e aumento da cobertura de dossel sobre os riachos (Nakamura & Yamada 2005, Bleich et al. 2014).

Percevejos semiaquáticos dependem da cobertura vegetal devido ao dossel da vegetação ripária (Vieira et al. 2014) em especial, os organismos ápteros foram essencialmente afetados pelo dossel nas margens. Considerando maior potencial reprodutivo desses organismos, uma maior cobertura de dossel nas margens foi importante, uma vez que essas áreas apresentam a maior quantidade das superfícies e substratos para oviposição (Andersen 1982). Já os organismos alados foram afetados somente pelas características indicadoras de qualidade da água, segundo Bleich et al (2014) o aumento da temperatura da água é relacionado à menor cobertura vegetal em áreas alteradas. Já a condutividade elétrica está relacionada à salinidade que pode ser causada pelo uso de pesticidas e fertilizantes inorgânicos nas áreas de cultivo (Kefford, 1997, Tan et al. 2009). Dessa maneira, a dispersão de organismos alados a locais com melhor qualidade pode ser peça chave para manutenção de populações em áreas ameaçadas por algum tipo de alteração antrópica, uma vez que esses locais poderão atuar como ambiente fonte para a comunidade. Assim, a conservação das comunidades de

percevejos semiaquáticos ocorre pelo aumento do potencial reprodutivo dos organismos ápteros e/ou aumento do potencial dispersivo nos organismos alados.

As populações de espécies dimórficas também foram afetadas pela alteração do ambiente. As espécies *Cylindrothetus palmaris* e *Rhagovelia brunae* foram mais abundantes em áreas de plantação de palma, elas são consideradas generalistas estando associadas a habitats degradados, principalmente com maiores valores de pH e condutividade elétrica (Cunha & Juen 2017). Já as espécies *Brachymetra lata* e *Stridulivelia strigosa* foram mais abundantes em áreas de floresta, sendo indicadoras de locais com maior grau de preservação e com maior heterogeneidade de habitat (Cunha & Juen 2017). Somente *B. lata* e *R. elegans* com fenótipos alados foram associados às áreas preservadas, além disso, são duas das espécies mais abundantes nos riachos estudados para os dois tipos de ambientes. Cunha & Juen (2017) mostraram que as duas espécies são associadas a riachos com menores temperatura da água, mostrando que também apresentam relação com a variável ambiental mais importante para explicar a diversidade de percevejos semiaquáticos. Outro ponto a ser ressaltado é que a maior abundância dos indivíduos alados foi sempre nas áreas preservadas, possivelmente porque ambientes preservados corresponderem a áreas alvo de sua dispersão.

Apesar da grande complexidade na dinâmica dos ecossistemas aquáticos, o uso de recursos simplificados em monitoramentos da diversidade biológica em áreas alteradas é bastante aceito e difundido (Chessman 1996, Barbour et al., 1999, Nessimian et al. 2012), uma vez que exigem menor esforço de coleta e resultados consistentes. Além disso, Shimano et al. (2018) mostrou que o custo de tempo e recursos envolvidos em amostragens biológicas pode exceder o necessário para se obter respostas ecológicas satisfatórias. Desta maneira, sugerimos, que para percevejos semiaquáticos o uso de diversidade alfa de alados e/ou populações específicas de dimórficos alares tem um bom poder preditivo, conseguindo responder efetivamente ao efeito da alteração de áreas para plantação de palma. Dessa forma, dependendo do objetivo do monitoramento da biodiversidade, o uso de espécies indicadoras que possam ser identificadas ainda em campo, como *Brachymetra lata* e *Cylindrothetus palmaris*, podem evitar tanto a exploração dessas populações em amostragens biológicas excessivas quanto a interferência na dinâmica dessas populações e comunidades locais nos riachos amazônicos, principalmente para os estudos de monitoramentos com amostragens periódicas.

Apesar da dinâmica e distribuição das assembleias de espécies de alados de percevejos semiaquáticos serem diferentes da comunidade total, a diversidade alfa ainda mantém respostas similares em relação a alteração do ambiente pelo cultivo de palma, podendo ser usadas como alternativas em biomonitoramentos. A riqueza de espécies de ápteros e alados respondeu antagonicamente ao ambiente evidenciando suas divergências quanto as suas estratégias de vida, onde o *trade-off* entre reprodução e dispersão foi elucidado em nossos resultados. Além disso, as abundâncias de populações dimórficas também representaram a alteração do ambiente, sobretudo a abundância de indivíduos alados de *B. lata* e *R. elegans* que foi maior nos ambientes preservados, considerados locais alvo para a dispersão destes organismos. Por fim, consideramos que o uso de espécies como *B. lata* e *C. palmaris*, possam ser utilizadas em monitoramentos de riachos em áreas alteradas sem necessidade de coletas. Consideramos que tais resultados e sugestões além de demonstrar os efeitos negativos das plantações de palma sobre a diversidade de percevejos semiaquáticos, podem auxiliar na conservação efetiva de ecossistemas aquáticos na Amazônia.

Agradecimentos

Agradecemos ao Grupo Agropalma pelo apoio financeiro para este projeto e Conservação Internacional Brasil por seu apoio logístico e administrativo ao projeto. Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico Desenvolvimento (CNPq) pelo financiamento do projeto “Influência dos diferentes tipos de uso da terra sobre a biodiversidade aquática da Amazônia Oriental” através Edital CNPq/Universal 14/2014 e fornecimento da bolsa de doutorado de E.J. Cunha (processo 165908/2014-9) e bolsa de produtividade fornecida a L. Juen (processo 307597/2016-4).

Referências

- Ahlroth P, Alatalo RV, Hyvarinen E, Suhonen J (1999) Geographical variation in wing polymorphism of the waterstrider *Aquarius najas* (Heteroptera, Gerridae). *J Evol Biol* 12(1), 156-160.
- Albuquerque MF, Souza EB, Oliveira MCF, Souza-Júnior JA(2012) Precipitação nas mesorregiões do Estado do Pará:climatologia, variabilidade e tendências nas últimas décadas(1978-2008). *Rev Bras Clim* 6, 151–168

- Allan JD, Flecker AS (1993) Biodiversity conservation in running waters. *BioScience* 43(1), 32-43.
- Almeida SM, Silva LC, Cardoso MR, Cerqueira PV, Juen L, Santos MP (2016) The effects of oil palm plantations on the functional diversity of Amazonian birds. *J Trop Ecol* 32, 510-525.
- Andersen NM (1973) Seasonal polymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine pondskaters (Hem. Gerridae). *Insect Syst & Evol* 4(1), 1-20.
- Andersen NM (1982) *The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha)*. Brill Academic, Leiden.
- Andersen NM (1993) The evolution of wing polymorphism in water striders (Gerridae): a phylogenetic approach. *Oikos*, 433-443.
- Andersen NM (2000) The evolution of dispersal dimorphism and other life history traits in water striders (Hemiptera: Gerridae). *The evolution of dispersal dimorphism and other life history traits in water striders (Hemiptera: Gerridae)*, 3(1), 187-199.
- Anderson MJ (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26(1), 32-46.
- Barbour MT, Gerritsen J, Snyder BD, Stribling JB (1999) Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish (Vol. 339). Washington, DC: US Environmental Protection Agency, Office of Water.
- Bleich ME, Mortati AF, André T, Piedade MTF (2014) Riparian deforestation affects the structural dynamics of headwater streams in Southern Brazilian Amazonia. *Trop Conserv Sci* 7: 657-676
- Bozdogan H. (1987) Model selection and Akaike's information criterion (AIC): The general theory and its analytical extensions. *Psychometrika*, 52, 345-370.
- Butler RA, Laurance WF (2009) Is oil palm the next emerging threat to the Amazon?. *Tropic Conserv Science*, 2(1), 1-10.
- Castello L, Macedo MN (2016) Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. *Global Chang Biol* 22(3), 990-1007.
- Chessman BC (1995) Rapid assessment of rivers using macroinvertebrates: a procedure based on habitat-specific sampling, family level identification and a biotic index. *Austral Ecol* 20, 122-129.
- Cunha EJ & Juen L (2017) Impacts of oil palm plantations on changes in environmental heterogeneity and Heteroptera (Gerromorpha and Nepomorpha) diversity. *J Insect Conserv* 21(1), 111-119.
- Cunha EJ, Montag LFA & Juen L. (2015). Oil palm crops effects on environmental integrity of Amazonian streams and Heteropteran (Hemiptera) species diversity. *Ecol Indic* 52, 422-429.
- Dias-Silva K, Cabette HS, Juen L, De Marco JP (2010) The influence of habitat integrity and physical-chemical water variables on the structure of aquatic and semi-aquatic Heteroptera. *Zool* 27(6).

- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, et al (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev* 81(2), 163-182.
- Englund O, Berndes G, Persson UM, Sparovek G (2015) Oil palm for biodiesel in Brazil—risks and opportunities. *Env Res Lett* 10(4), 044002.
- Fox J, Weisberg S (2011) *An {R} Companion to Applied Regression*, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage.
- Garside MJ (1965) The best sub-set in multiple regression analysis. *Appl Stat* 196-200.
- Gower JC (1975) Generalized Procrustes Analysis. *Psychometrika*, 40(1), 33-51.
- Harrison RG (1980) Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Rev Ecol and Systemat* 11(1), 95-118.
- Jacobsen D, Schultz R, Encalada A (1997) Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Fresh Biol* 38(2), 247-261.
- Järvinen O, Vepsäläinen K (1976) Wing dimorphism as an adaptive strategy in water-striders (Gerris). *Hereditas* 84(1), 61-68.
- Järvinen O, Vepsäläinen K (1976) Wing dimorphism as an adaptive strategy in water-striders (Gerris). *Hereditas*, 84(1), 61-68.
- Juen L, Cunha EJ, Carvalho FG, Ferreira MA, et al (2016) Effects of oil palm plantations on the habitat structure and biota of streams in Eastern Amazon. *River Res Appl* 32, 2081–2094.
- Karaouzas I, Gritzalis KC (2006) Local and regional factors determining aquatic and semi-aquatic bug (Heteroptera) assemblages in rivers and streams of Greece. *Hydrobiol* 573: 199–212.
- Kefford BJ (1998) The relationship between electrical conductivity and selected macroinvertebrate communities in four river systems of south-west Victoria, Australia. *Intern J Salt Lake Res* 7, 153-170.
- Laurance WF, Camargo JL, Luizão RC, et al (2011). The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biol Conserv* 144(1), 56-67.
- Legendre L & Legendre P (2012) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Luiza-Andrade A, Brasil LS, Benone NL, Shimano Y, Farias APJ, Montag LF, Juen L (2017) Influence of oil palm monoculture on the taxonomic and functional composition of aquatic insect communities in eastern Brazilian Amazonia. *Ecol Indic* 82, 478-483.
- Luke SH, Dow RA, Butler S, et al (2017) The impacts of habitat disturbance on adult and larval dragonflies (Odonata) in rainforest streams in Sabah, Malaysian Borneo. *Fresh Biol* 62(3), 491-506.
- Lumley T (2017). leaps: Regression Subset Selection. R package version 3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=leaps>
- Mercer EV, Mercer TG, Sayok AK (2014) Effects of forest conversions to oil palm plantations on freshwater macroinvertebrates: a case study from Sarawak, Malaysia. *J Land Use Sci* 9, 260-277.

- Moreira FFF, Alecrim V, Ribeiro JRI, Nessimian JL (2011) Identification key to the Gerridae (Insecta: Heteroptera: Gerromorpha) from the Amazon River floodplain, Brazil, with new records for the Brazilian Amazon. *Zoologia* 28: 269-279.
- Murphy JF, Jones JI, Pretty JL, et al (2015). Development of a biotic index using stream macroinvertebrates to assess stress from deposited fine sediment. *Fresh Biol* 60(10), 2019-2036.
- Nakamura F, Yamada H (2005) Effects of pasture development on the ecological functions of riparian forests in Hokkaido in northern Japan. *Ecol Engin* 24, 539-550.
- Nessimian JL, Venticinque EM, Zuanon, J, et al (2008) Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia*, 614(1), 117.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, et al (2016) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-0. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Oliveira LL, Fontinhas RL, Lima AMM, Lima RJS (2002) Mapas dos parâmetros climatológicos do Estado do Pará: umidade, temperatura e insolação, médias anuais. Anais do XIII Congresso Brasileiro de Meteorologia. Sociedade Brasileira de Meteorologia, Fortaleza. <http://www.cbmet.com/cbmfiles/22-762cad766c70d3a4452c4afd29dec7b.doc>.
- Paiva CKS, Faria APJ, Calvão LB, Juen L (2017) Effect of oil palm on the Plecoptera and Trichoptera (Insecta) assemblages in streams of eastern Amazon. *Env Monit Assessm* 189, 393.
- Peck DV, Herlihy AT, Hill BH, Hughes RM, Kaufmann PR et al. (2006) *Environmental Monitoring and Assessment Program-Surface Waters: Western Pilot Study Field Operations Manual for Wadeable Streams*. Environmental Protection Agency, Washington, DC.
- Peel, MC, Finlayson BL, McMahon TA (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydro Earth Sys Sciences Disc* 4, 439-473.
- R Core Team (2017). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramalho-Filho A, Motta PEF, Freitas PL, Teixeira WG (2010) Zoneamento agroecológico, produção e manejo da cultura de palma de óleo na Amazônia. Embrapa Solos, Rio de Janeiro.
- Rodrigues HDD, Moreira FFF, Nieser N, Chen PP, Melo AL, Dias-Silva K, Giehl NFS (2014) The genus *Paravelia* Breddin, 1898 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) in Brazil, with descriptions of eight new species. *Zootaxa* 3784: 1-47.
- Roff DA (1986) The evolution of wing dimorphism in insects. *Evol* 40, 1009-1020.
- Roff DA, Fairbairn DJ (1991) Wing dimorphisms and the evolution of migratory polymorphisms among the Insecta. *Am Zool* 31: 243-251.
- Rundle SD, Foggo A, Choiseul V, Bilton D T (2002) Are distribution patterns linked to dispersal mechanism? An investigation using pond invertebrate assemblages. *Fresh Biol* 47, 1571-1581.

- Sarremejane R, Mykrä H, Bonada N, Aroviita J, Muotka T (2017) Habitat connectivity and dispersal ability drive the assembly mechanisms of macroinvertebrate communities in river networks. *Fresh Biol* 62, 1073-1082.
- Sheaves M, Johnston R, Miller K, Nelson PN (2018) Impact of oil palm development on the integrity of riparian vegetation of a tropical coastal landscape. *Agriculture, Ecosys Environ* 262, 1-10.
- Shimano Y, Cardoso M, Juen L (2018) Ecological studies of mayflies (Insecta, Ephemeroptera): Can sampling effort be reduced without losing essential taxonomic and ecological information?. *Acta Amaz* 48, 137-145.
- Shimano, Y., & Juen, L. (2016) How oil palm cultivation is affecting mayfly assemblages in Amazon streams. *Int J Limnol*, 52, 35-45.
- Simmons AD, Thomas CD (2004) Changes in dispersal during species' range expansions. *Am Natu* 164: 378-395.
- Southwood TRE (1961) A hormonal theory of the mechanism of wing polymorphism in Heteroptera. *Physiol Entomol* 36: 63-66.
- Tan JL, Kang YH (2009) Changes in soil properties under the influences of cropping and drip irrigation during the reclamation of severe salt-affected soils. *Agricul Sci China* 8, 1228-1237.
- Van Belleghem, S. M., Roelofs, D., & Hendrickx, F. (2015). Evolutionary history of a dispersal-associated locus across sympatric and allopatric divergent populations of a wing-polymorphic beetle across Atlantic Europe. *Mol Ecol* 24: 890-908.
- Vepsäläinen K. (1978) Wing dimorphism and diapause in Gerris: determination and adaptive significance. In *Evolution of insect migration and diapause* . Springer, New York, NY.
- Vepsäläinen, K. A. R. I. (1974). Determination of wing length and diapause in water-striders (Gerris Fabr., Heteroptera). *Hereditas*, 77(2), 163-175.
- Vieira TB, Dias-Silva K, Pacífico ES (2015) Effects of riparian vegetation integrity on fish and heteroptera communities. *Appl Ecol Environ Res* 13, 53-65.
- Wang X, Wei K, Yang Z, Jennings DE, Duan JJ (2016) Effects of biotic and abiotic factors on phenotypic partitioning of wing morphology and development in *Sclerodermus pupariae* (Hymenoptera: Bethyridae). *Sci Rep* 6, 26408.
- Wilkinson CL, Yeo DC, Tan HH, Fikri AH, Ewers RM (2018) Land-use change is associated with a significant loss of freshwater fish species and functional richness in Sabah, Malaysia. *Biol Conserv* 222, 164-171.
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical Analysis*. Pearson Higher Ed.
- Zhang T, Cavanaugh JE (2016) A multistage algorithm for best-subset model selection based on the Kullback–Leibler discrepancy. *Comput Stat* 31, 643-669.

CONCLUSÃO GERAL

Considerando como escala a bacia hidrográfica, nossos resultados mostraram que a metacomunidade de percevejos semiaquáticos é essencialmente estruturada pelo ambiente, padrão geralmente observado para as comunidades aquáticas de dispersão ativa. Contudo, a conectividade fluvial também foi preditora para a distribuição desses organismos patinadores adaptados à locomoção sobre a superfície da água, onde a rede dendrítica pode servir como vias para a dispersão ativa desses organismos ao longo do curso dos riachos. Dessa maneira, a metacomunidade de percevejos semiaquáticos, em escala regional, é estrutura-se por processos de *species sorting* e *mass effects*. Além disso, pudemos observar que a conectividade entre as comunidades locais de percevejos semiaquáticos segue o modelo de riachos de cabeceira (*headwater model*) devido à forte especificidade das espécies ao habitat lótico, bem como, a variável capacidade de dispersão das espécies limitadas a cabeceiras dos riachos.

No segundo capítulo, ao expandir a escala de estudo, observamos que a variação das metacomunidade de percevejos semiaquáticos na Amazônia é limitada espacialmente pela dispersão entre diferentes áreas biogeográficas. Entretanto, dentro dessas áreas biogeográficas a influência dos mecanismos de *species sorting* e *mass effects* se tornam determinantes para os padrões de variação regional, devido às especificidades de habitat e variação no potencial de dispersão por meio da locomoção sobre a lâmina d'água. De forma geral, a substituição de espécies (turnover) foi o padrão mais comum considerando a diversidade beta nas áreas estudadas. Contudo, o padrão de aninhamento foi identificado na região mais central da Bacia Amazônica, a área do Tapajós principalmente em relação a área do Anapu com alta heterogeneidade do ambiente e *turnover* de espécies. Por fim, os grandes rios amazônicos podem atuar como uma limitação complementares na estruturação da diversidade amazônica ao longo das escalas biogeográficas, tendo em vista a diferenciação das comunidades ao longo do espaço.

Considerando o efeito da alteração das paisagens naturais na Amazônia, observamos que a distribuição das assembleias de espécies de alados apresenta estrutura diferente da comunidade total de percevejos semiaquáticos, contudo apresentam respostas eficientes e alternativas viáveis para o biomonitoramento dessas áreas alteradas. Considerando as riquezas de espécies de ápteros e alados, observamos respostas diferentes em relação ao ambiente evidenciando suas divergências quanto as suas estratégias de vida, onde o *trade-off* entre reprodução e dispersão foi indicado em nossos

resultados. Em adição, espécies dimórficas como *B. lata*, *C. palmaris* e *R. elegans* podem ser utilizadas em monitoramentos de riachos em áreas alteradas sem necessidade de coletas, por serem fáceis de identificar até mesmo em campi, auxiliando na conservação efetiva de ecossistemas aquáticos na Amazônia.

Portanto, demonstramos que os processos que atuam em escalas diferentes são importantes para a estruturação das comunidades estudadas. Escalas intermediárias, como bacias hidrográficas apresentam estruturação das metacomunidades principalmente por seleção, contudo, o aumento da escala sugerem padrões biogeográficos evidenciados pelas grandes distancias geográficas. Esses padrões biogeográficos podem ser resultantes da deriva das espécies ou até mesmo terem sido formado por processos evolutivos e barreiras geográficas não efetivamente avaliadas neste estudo. Por fim, as alterações antrópicas também podem ser barreiras para a dispersão das espécies de percevejos semiaquáticos, inclusive considerando a variação intraespecífica desses organismos. Os pontos destacados aqui são fundamentais para estudos futuros da conservação dos percevejos semiaquáticos na Amazônia, contudo, consideramos que abordagens evolutivas como estudo filogeográficos e avaliação da diversidade através de paisagens alteradas são fundamentais para diminuir a lacuna no conhecimento sobre a distribuição desses organismos.

APÊNDICE 1

Tab. 1. Tab. 1. Variáveis ambientais e espaciais dos riachos amostrados na bacia do Rio Capim, retidas pelo método de *forward selection*.

	Variável	R²	R²adj. Acumulado	F	p
Ambiente	Profundidade	0.189	0.167	8.620	0.000
	Dossel - margens	0.092	0.241	4.605	0.001
	Imersão	0.082	0.308	4.508	0.000
	Declividade	0.040	0.333	2.287	0.022
Espaço	FLU_MEM 5	0.053	0.028	2.079	0.024
	FLU_MEM 4	0.053	0.057	2.143	0.044
	LIN_MEM 3	0.075	0.050	2.993	0.014
	LIN_MEM 6	0.058	0.085	2.407	0.032

APENDICE 2

Tab. 1. Variáveis ambientais e espaciais das eco-regiões (Negro, Juruena, Tapajós, Anapu, Acará e Capim) da Amazônia retidas pelo método de *forward selection*.

	Variável	R²	R²adj. acumulado	F	p
Ambiente	XDEPTH_S	0.108	0.093	6.811	0.000
	Temperatura	0.044	0.122	2.874	0.003
	XSLOPE	0.038	0.146	2.525	0.009
	XCS	0.037	0.170	2.560	0.008
	Condutividade	0.027	0.184	1.914	0.045
Espaço	MEM2	0.104	0.088	6.501	0.000
	MEM4	0.061	0.135	4.023	0.000
	MEM6	0.056	0.178	3.868	0.000
	MEM3	0.055	0.221	3.995	0.001
	MEM1	0.050	0.261	3.883	0.000
	MEM5	0.035	0.286	2.797	0.004
	MEM8	0.030	0.305	2.440	0.006
	MEM12	0.023	0.318	1.927	0.034
	MEM19	0.021	0.329	1.812	0.045

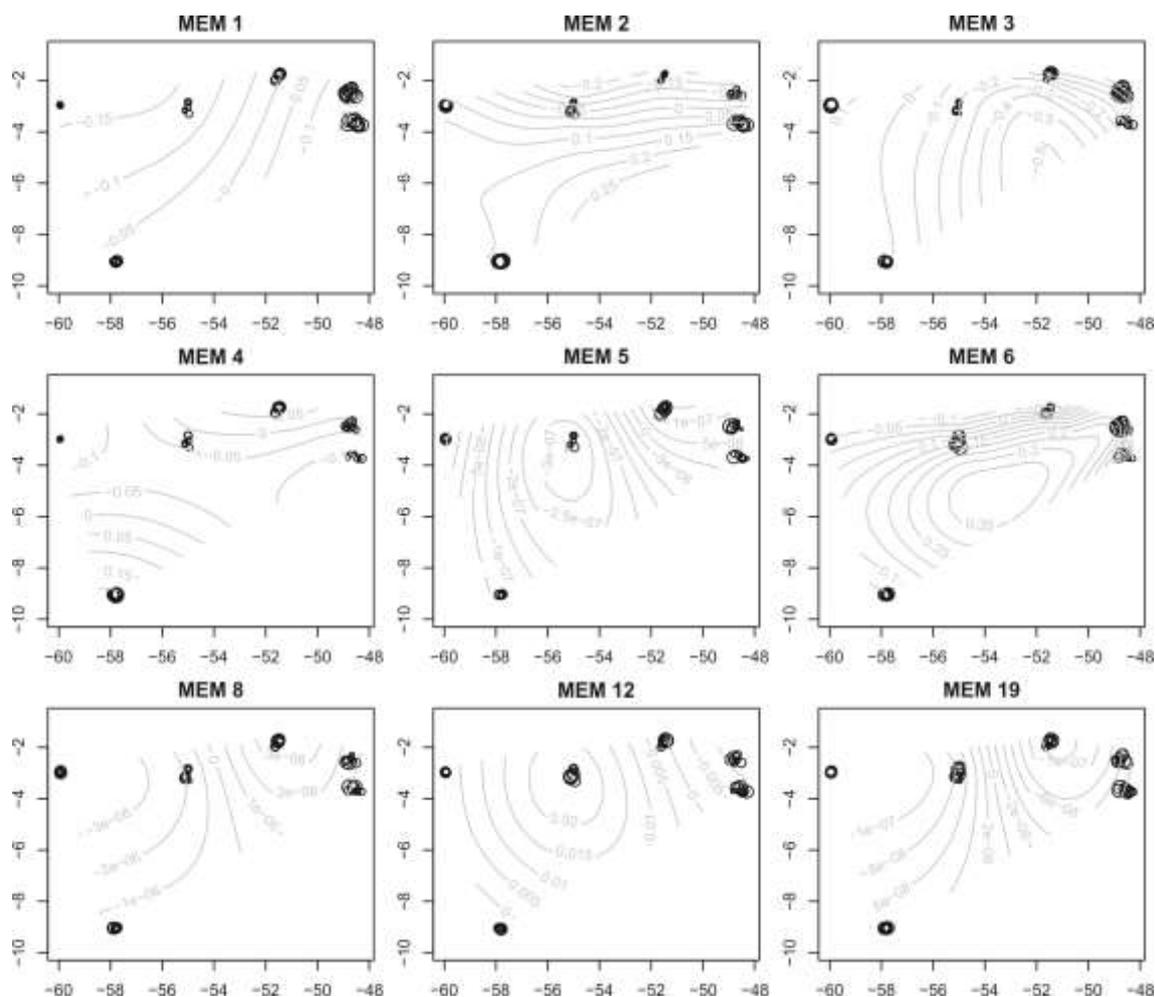


Fig. 1. Gráficos de superfície mostrando a estrutura do espaço entre as eco-regiões para cada MEM selecionado pelo *forward selection*.

Tab. 2. Lista com a abundância das espécies de percevejos semi-aquáticos (Hemiptera: Gerromorpha) coletados nas seis eco-regiões (Negro, Juruena, Tapajós, Anapu, Acará e Capim) da Amazônia.

Família/Espécie	Negro	Juruena	Tapajós	Anapu	Acará	Capim
Gerridae						
<i>Brachymetra albinervis</i>	-	-	-	-	-	24
<i>Brachymetra lata</i>	572	230	225	29	302	264
<i>Brachymetra shawi</i>	-	20	-	-	-	1
<i>Cylindrostethus palmaris</i>	5	42	4	99	24	1
<i>Lathriobatoides cf. brunneus</i>	25	-	34	-	-	-
<i>Limnogonus recurvus</i>	-	-	-	-	1	-
<i>Neogerris celeris</i>	-	2	-	-	-	-
<i>Neogerris lotus</i>	-	1	-	38	-	-
<i>Neogerris magnus</i>	-	2	-	15	1	6
<i>Ovatametra fusca</i>	-	-	-	17	-	-
<i>Rheumatobates minutus flavidus</i>	-	-	-	22	1	-

<i>Rheumatobates minutus minutus</i>	-	-	1	-	-	-
<i>Rheumatobates spinosus</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Tachygerris adamsoni</i>	-	1	-	2	10	5
<i>Tachygerris celocis</i>	-	7	6	-	10	70
<i>Tachygerris opacus</i>	-	-	-	-	5	2
<i>Telmatometra parva</i>	-	1	-	-	-	4
<i>Telmatometra retusa</i>	-	-	-	80	-	-
<i>Trepobates sp</i>	-	-	-	3	-	-
Hebridae						
<i>Hebrus spp</i>	-	-	1	-	-	1
Hydrometridae						
<i>Hydrometra comata</i>	-	1	-	-	4	10
<i>Hydrometra metator</i>	1	-	-	-	-	-
Mesoveliidae						
<i>Mesovelia amoena</i>	-	1	9	2	3	2
<i>Mesovelia mulsanti</i>	1	-	-	-	-	-
Veliidae						
<i>Euvelia advena</i>	-	-	-	2	-	-
<i>Euvelia discala</i>	-	-	-	16	28	-
<i>Euvelia lata</i>	-	-	-	5	29	-
<i>Microvelia argentata</i>	-	-	-	-	1	-
<i>Microvelia hinei</i>	-	-	1	-	3	4
<i>Microvelia mimula</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Microvelia sp1</i>	-	-	1	-	-	2
<i>Microvelia sp2</i>	-	-	-	-	25	2
<i>Microvelia sp3</i>	-	2	34	-	8	28
<i>Microvelia sp4</i>	-	-	26	-	-	-
<i>Paravelia bipunctata</i>	-	1	-	-	-	-
<i>Paravelia bullialata</i>	1	1	6	-	3	6
<i>Paravelia conata</i>	-	-	-	-	-	3
<i>Paravelia spinifera</i>	-	-	-	-	2	-
<i>Rhagovelia sp1</i>	-	-	13	-	-	-
<i>Rhagovelia brunae</i>	23	25	-	6	12	-
<i>Rhagovelia elegans</i>	9	5	1	-	107	162
<i>Rhagovelia evidis</i>	38	77	310	2	219	346
<i>Rhagovelia cf. humboldti</i>	-	12	-	1	2	-
<i>Rhagovelia jubata</i>	-	95	959	4	315	220
<i>Rhagovelia cf. kararao</i>	-	10	-	-	-	-
<i>Rhagovelia robusta</i>	-	-	-	-	-	1
<i>Rhagovelia tenuipes</i>	-	18	-	-	-	-
<i>Rhagovelia zecai</i>	23	-	-	-	-	-
<i>Stridulivelia alia</i>	4	-	1	6	17	3
<i>Stridulivelia anta</i>	-	-	-	-	3	-
<i>Stridulivelia ayacucho</i>	-	2	-	-	-	-

<i>Stridulivelia stridulata</i>	1	-	-	-	-	-
<i>Stridulivelia strigosa</i>	29	-	61	18	40	35
<i>Stridulivelia tersa</i>	-	-	-	37	8	-
<i>Stridulivelia transversa</i>	67	-	21	-	15	81
Total Geral	799	556	1714	405	1198	1284

APENDICE 3

Tab. 1. Abundância e ocorrência das espécies dimórficas amostradas nos riachos de áreas preservadas e de plantação de palma, nos municípios de Acará, Moju e Tailândia, Pará, Brasil.

<i>Espécie</i>	Floresta		Palma	
	Ápteros	Alados	Ápteros	Alados
<i>Brachymetra lata</i>	221	80	251	2
<i>Cylindrostethus palmaris</i>	11	13	128	4
<i>Microvelia hinei</i>	1	2	0	0
<i>Neogerris lubricus</i>	0	0	4	1
<i>Paravelia spinifera</i>	1	1	0	0
<i>Rhagovelia brunae</i>	10	2	533	1
<i>Rhagovelia elegans</i>	61	46	186	3
<i>Stridulivelia alia</i>	9	8	15	0
<i>Stridulivelia strigosa</i>	38	2	6	0
<i>Stridulivelia tersa</i>	2	6	58	1
Total	354	160	1181	12