



Pós-Graduação
ZOOLOGIA
MPEG/UFPA



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

JOSÉ MAX BARBOSA DE OLIVEIRA JUNIOR

**ESTRUTURAÇÃO DA COMUNIDADE DE ODONATA
(INSECTA) NA AMAZÔNIA ORIENTAL: EFEITOS ESPACIAIS,
AMBIENTAIS E MORFOLÓGICOS EM IGARAPÉS ÍNTEGROS E
ALTERADOS**

Belém - PA
2015

JOSÉ MAX BARBOSA DE OLIVEIRA JUNIOR

**ESTRUTURAÇÃO DA COMUNIDADE DE ODONATA
(INSECTA) NA AMAZÔNIA ORIENTAL: EFEITOS ESPACIAIS,
AMBIENTAIS E MORFOLÓGICOS EM IGARAPÉS ÍNTEGROS E
ALTERADOS**

José Max Barbosa de Oliveira Junior

Tese apresentada ao programa de Pós-Graduação em Zoologia, curso Doutorado, Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Zoologia (área Ecologia e Conservação).

Orientador: Prof. Dr. Leandro Juen

Belém - PA
2015

JOSÉ MAX BARBOSA DE OLIVEIRA JUNIOR

**Estruturação da comunidade de Odonata (Insecta) na Amazônia
Oriental: efeitos espaciais, ambientais e morfológicos em igarapés
íntegros e alterados**

Tese aprovada como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Zoologia pelo Programa de Pós-Graduação em Zoologia (área Ecologia e Conservação) da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, pela comissão composta pelos docentes:

Dr^a. Helena Soares Ramos Cabette

-membro externo-

Departamento de Ciências Biológicas
Universidade do Estado de Mato Grosso-UNEMAT

Dr. Luciano Fogaça de Assis Montag

-membro interno-

Instituto de Ciências Biológicas
Universidade Federal do Pará-UFPA

Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos

-membro externo-

Instituto de Ciências Biológicas
Universidade Federal do Pará-UFPA

Dr^a. Yulie Shimano Feitoza

-membro externo-

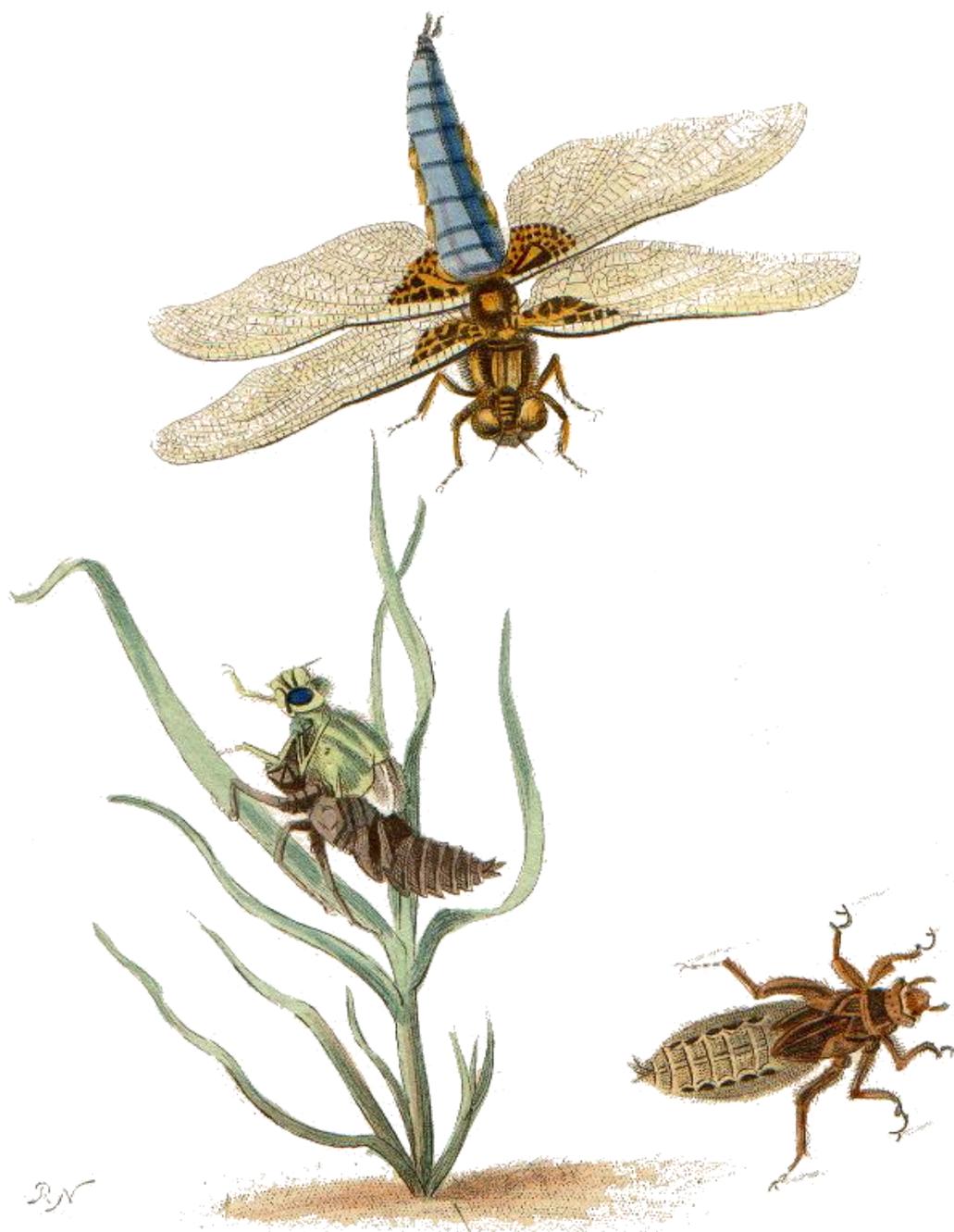
Coordenação de Zoologia
Museu Paraense Emílio Goeldi-MPEG

Dr. Leandro Juen

-orientador-

Instituto de Ciências Biológicas
Universidade Federal do Pará-UFPA

Universidade Federal do Pará / Museu Paraense Emílio Goeldi
Belém-Pará, 04 de dezembro de 2015.



“O Mestre na arte do ensino faz pouca distinção entre o seu trabalho e o seu lazer, entre a sua mente e o seu corpo, entre a sua educação e a sua recreação, entre o seu amor e a sua religião.

Ele dificilmente sabe distinguir um corpo do outro. Ele simplesmente persegue sua visão de excelência em tudo que faz, deixando para os outros a decisão de saber se está trabalhando ou se divertindo. Ele acha que está sempre fazendo as duas coisas simultaneamente. Tese entregue,

aliás, plena: eu estou inteiro nela. E por estar inteiro, reparto-me na imensidão de muitos obrigados e dedicatórias que devo a cada um que cuidou, ajudou ou me orientou nesses tempos de escrevivência”. (Texto Budista)

Aos meus progenitores (**Alice e José** - os
mais fortes pilares da minha vida), irmãos
(**Silvo, Winder, Marcos e Suziane**) e
meu orientador:

“DEDICO”

AGRADECIMENTOS

Neste primeiro instante meu agradecimento mais profundo é dedicado à “DEUS”.

Agradeço aos meus progenitores (os pilares mais forte da minha vida) que sempre primaram pela minha educação. Obrigado Sra. **Alice Maria** e Sr. **José Barbosa** pelo apoio nessa longa jornada. Por me amparar, aconselhar e doar amor em todos os momentos de minha vida. Em especial minha mãe, por ser exemplo de vida, guerreira e companheira, um anjo disfarçado de mulher. A você mãe, meus eternos e mais sinceros agradecimentos. Também agradeço a todos os meus irmãos: **Silvo**, **Winder**, **Marcos** e **Suziane**, pelo companheirismo, amizade, apoio e amor compartilhado em todas as etapas de minha vida.

Muito especialmente, agradeço ao meu grande exemplo, o professor **Dr. Leandro Juen** (mestre e educador por essência), pela atenção dispensada, paciência, dedicação e profissionalismo. Para mim, é um orgulho e imensa honra tê-lo como orientador por mais de cinco anos. Abdicou de muitas de suas atividades profissionais e parte de seu tempo pessoal à orientar-me. Esteve sempre presente com suas contribuições, sendo a peça chave para a conclusão do presente trabalho. Dando suporte ao meu pouco conhecimento, e de forma bem direta contribui para o meu crescimento profissional. Será impossível seguir e esquecer seus eternos ensinamentos, seus preciosos conselhos e sua inestimável confiança. **Sempre serei grato.**

Ao **Dr. Paulo De Marco Júnior** (UFG) pelo suporte acadêmico e institucional, acolhendo-me em seu laboratório. Aos Doutores **Luciano Montag** (UFPA), **Neusa Hamada** (INPA), **Helena Cabette** (UNEMAT), **Yulie Shimano** (MPEG), **Karina Dias da Silva** (INPA), **Maria Cristina Espósito** (UFPA), **Jorge Nessimian** (UFRJ), **Raphael Ligeiro** (UFPA) e **Ângelo Parise Pinto** (UFRJ) pelas valiosas sugestões em versões anteriores deste trabalho, que sem sombra de dúvidas foram de extrema importância.

Aos integrantes do Laboratório de Ecologia e Conservação (LABECO) da UFPA que estiveram presentes na construção deste, dando suporte e sugestões significativas para o manuscrito. À **Karina Dias**, **Miriam Almeida** e **Leandro Brasil** pelo suporte nas coletas de dados. Um agradecimento muito especial à doutoranda **Lenize Batista Calvão** (UFPA/MPEG), minha “flor”: pela amizade sincera e por suas valiosas sugestões. Ao especialista **Frederico Lencioni** pela confirmação da identificação dos Zygoptera e ao doutorando **Paulo Brasil** (UFOPA) por ter gentilmente elaborado os mapas. À Profa. **Quêzia Guerreiro** (UFOPA) “minha irmã de Santarém” pelo companheirismo, amizade e conselhos nesse um ano e meio de UFOPA. À Profa. **Wildes Diniz** (UFOPA) pela amizade, conselhos e paciência em ler e contribuir na versão final desse trabalho.

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq pela bolsa de doutorado concedida durante 15 meses, bem como ao PPG em Zoologia (UFPA/MPEG) e todos os seus docentes pelo suporte acadêmico. À Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA) pela compreensão da minha ausência em alguns períodos. Agradecemos as seguintes fontes de financiamento pelo apoio financeiro: Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia-Biodiversidade e Uso da Terra na Amazônia (CNPq 574008/2008-0), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-Embrapa (SEG 02.08.06.005.00), Governo britânico: Darwin Initiative (17-023), TNC-The Nature Conservancy, e Natural Environment Research Council (NERC) (NE/F01614X/1 and NE/G000816/1). Agradecemos também os sindicatos rurais (SR e STTRs) de Santarém, Belterra e Paragominas e todos os produtores rurais das regiões de estudo pelo seu apoio à pesquisa.

Enfim, a todos aqueles que de forma direta ou indireta contribuíram para elaboração deste, e também aqueles que não foram citados, mas mereciam. “**Meus Sinceros Agradecimentos**”.

SUMÁRIO

Folha de aprovação	iii
Epígrafe	iv
Dedicatória.....	v
Agradecimentos	vi
Sumário.....	viii
RESUMO GERAL	x
Lista de tabelas	xii
Lista de figuras	xiii
Lista de siglas, abreviaturas e símbolos.....	xv
INTRODUÇÃO GERAL	1
ESTRUTURA E FORMATAÇÃO DA TESE	9
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	12
CAPÍTULO 1: ESTRUTURAÇÃO DAS COMUNIDADES DE LIBÉLULAS (INSECTA: ODONATA) NA AMAZÔNIA ORIENTAL: EFEITO DE FATORES AMBIENTAIS E ESPACIAS EM IGARAPÉS PRESERVADOS E ALTERADOS	18
Resumo	20
INTRODUÇÃO	21
MATERIAL E MÉTODOS	24
Área de estudo.....	24
Coleta de dados	26
<i>Amostragem biológica</i>	<i>26</i>
<i>Preditores ambientais.....</i>	<i>27</i>
<i>Preditores espaciais</i>	<i>29</i>
Análise dos dados.....	29
RESULTADOS	31
Descrição da comunidade de Odonata.....	32
Características abióticas dos igarapés	32
Influência das variáveis ambientais sobre a composição de espécies	35
Ambiente e espaço afetando as comunidades de Odonata.....	39
DISCUSSÃO	40
AGRADECIMENTOS	47
REFERÊNCIAS	47
CAPÍTULO 2: RESPOSTA DAS COMUNIDADES DE ODONATA (INSECTA) AOS FATORES AMBIENTAIS LOCAIS E REGIONAIS EM IGARAPÉS COM DIFERENTES NÍVEIS DE CONSERVAÇÃO NA AMAZÔNIA ORIENTAL	55
Resumo	56
INTRODUÇÃO	57
MATERIAL E MÉTODOS	60
Área de estudo.....	60
Coleta de dados	62
<i>Amostragem biológica e procedimentos laboratoriais</i>	<i>62</i>
<i>Fatores ambientais locais.....</i>	<i>63</i>
<i>Fatores ambientais regionais (variáveis bioclimáticas e cobertura do solo).....</i>	<i>65</i>
Análises dos dados	66
RESULTADOS	67
Descrição da comunidade de Odonata.....	67

Características abióticas locais dos igarapés	66
Abundância e e composição das espécies de Odonata.....	68
Resposta das comunidades de Odonata aos fatores ambientais locais e regionais.....	71
DISCUSSÃO	74
CONCLUSÃO.....	79
AGRADECIMENTOS	80
REFERÊNCIAS	80
CAPÍTULO 3: SIMILARIDADE MORFOLÓGICA AFETA OS PADRÕES DE SEGREGAÇÃO ECOLÓGICA DE ANISOPTERA E ZYGOPTERA (INSECTA: ODONATA) EM IGARAPÉS PRESERVADOS E ALTERADOS NA AMAZÔNIA ORIENTAL?	92
Resumo	94
INTRODUÇÃO	95
MATERIAL E MÉTODOS	99
Área de estudo.....	99
Coleta de dados	101
<i>Amostragem de Odonata e procedimentos laboratoriais</i>	101
<i>Avaliação da condição física dos igarapés</i>	102
<i>Dados morfológicos dos indivíduos de Odonata</i>	103
Análises dos dados	105
<i>Coocorrência</i>	105
<i>Ordenação e sobreposição de tamanho</i>	106
RESULTADOS	107
Descrição geral da comunidade de Odonata na região de estudo.....	107
Coocorrência das espécies.....	108
Ordenação das espécies no espaço morfológico	110
Sobreposição morfológica das espécies.....	114
DISCUSSÃO	114
Coocorrência das espécies.....	114
Ordenação das espécies no espaço morfológico	116
Sobreposição morfológica das espécies.....	118
AGRADECIMENTOS	122
REFERÊNCIAS	122
CONCLUSÕES GERAIS	132
ANEXO.....	134
ANEXO 1- Índice de Integridade do Habitat-IIH (Nessimian <i>et al.</i> 2008)	134
APÊNDICES	136
APÊNCIDE 1- Lista de espécies por região (Paragominas e Santarém) e por categoria de conservação dos igarapés (Preservados e Alterados)	136
APÊNCIDE 2- Valores obtidos das métricas ambientais selecionadas para o Capítulo 1	141
APÊNCIDE 3- Valores obtidos das métricas ambientais locais e regionais selecionadas para o Capítulo 2.....	144

RESUMO GERAL

Entender como as comunidades naturais estão estruturadas tem sido um dos principais objetivos em ecologia. Fatores locais e regionais, como o clima, o tipo de habitat e as interações entre espécies, são os principais responsáveis pela estruturação das comunidades em ambientes naturais. Neste contexto, nosso objetivo é avaliar o efeito dos fatores ambientais (locais e regionais) e espaciais sobre a distribuição da comunidade de adultos de Odonata em igarapés preservados e alterados na Amazônia Oriental. Adicionalmente, avaliamos se existe um limite na similaridade morfológica para a coocorrência das espécies, buscando testar padrões na distribuição das espécies. Para responder a esses objetivos dividimos a tese em três capítulos: O primeiro capítulo avalia o efeito dos fatores ambientais e espaciais; o segundo o efeito dos fatores ambientais locais e regionais e o terceiro avalia se existe um limite na similaridade morfológica para a coocorrência de espécies de comunidade de adultos de Odonata na Amazônia. Foram amostrados Odonata adultos em 98 igarapés na Amazônia Oriental. Os fatores ambientais locais foram avaliados com base em um índice de integridade ambiental e variáveis físicas quantitativas. Variáveis espaciais foram geradas através de filtros espaciais. Foram considerados como fatores ambientais regionais o gradiente de altitude, variáveis bioclimáticas e percentuais de cobertura florestal. Foram selecionados dez indivíduos machos de cada espécie para mensurar nove medidas morfométricas, com o uso de um paquímetro. Foram amostrados 3.588 espécimes de Odonata, distribuídos em 11 famílias, 49 gêneros e 133 espécies. Somente os fatores ambientais explicam a variação na comunidade de Odonata em todos os ambientes (preservados e alterados), bem como separadamente, não houve efeito dos fatores espaciais. O mesmo foi observado para Zygoptera. Para Anisoptera, os fatores ambientais explicam a variação na comunidade apenas quando considerado todos os ambientes e alterados. Em ambientes preservados nem fatores ambientais e espaciais explicam a variação da comunidade. O particionamento de variação indicou contribuições distintas dos fatores ambientais locais e regionais sobre a variação na composição de espécies. O componente partilhado pelos dois fatores (locais e regionais) foi mais importante para explicar a variação tanto nas comunidades de Odonata como de Anisoptera e Zygoptera separadamente, seguido pelo componente ambiental local puro e por último, pelo componente ambiental regional puro. Porém além desses fatores, a competição mostrou-se um fator importante na distribuição das espécies. Padrões não aleatórios de coocorrência das espécies de Odonata ocorrem tanto nos igarapés preservados quanto nos alterados. O mesmo foi observado quando avaliado separadamente para Zygoptera. Já para Anisoptera foi encontrado um padrão aleatório de coocorrência das espécies tanto nos igarapés preservados quanto nos alterados. Em igarapés preservados foi observado que existe uma intensa competição interespecífica de Odonata baseada na morfologia. O mesmo não foi observado em igarapés alterados. Quando avaliado separadamente por subordem, para Zygoptera o mesmo padrão foi observado. Para Anisoptera tanto em igarapés preservados quanto em alterados as sobreposições morfológicas não são diferentes de valores esperados em comunidades aleatórias. Demonstramos que os Odonata estão fortemente associados às condições ambientais dos ecossistemas aquáticos na Amazônia Oriental. Um grande número de espécies de Odonata são estenotópicas, as tornando altamente dependentes de condições locais. Em geral as espécies de Zygoptera são sensíveis às variações ambientais por restrições ecofisiológicas, já os Anisoptera são mais tolerantes às diferentes condições ambientais. Para essas espécies mais especialistas, as condições locais do ambiente tendem a ser mais determinantes para a sua distribuição, o que leva a inferência de que uma seleção de espécies está atuando como processo

determinante na estrutura e dinâmica destas comunidades. A relação das subordens de Odonata com o habitat identificado neste estudo têm algumas implicações importantes no uso desses organismos para monitoramento em pequenos igarapés. Adicionalmente os padrões de distribuição das espécies de Odonata são afetados pelos processos de similaridade limitante, em especial em ambientes preservados, e para os grupos mais especialistas, como a maioria dos Zygoptera. À luz das rápidas mudanças ambientais, uma questão importante nos estudos sobre estruturação de comunidades é a escala em que o habitat é medido, uma vez que um habitat adequado deve atender às necessidades ecológicas de todos os estágios de vida desses indivíduos. Portanto, futuros trabalhos podem usar os fatores ambientais e espaciais conjuntamente com a similaridade limitante para melhor compreender a estruturação dessas comunidades.

Palavras-chave: Ambiente, distância espacial, libélulas, padrão de distribuição, similaridade limitante.

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Os 12 itens do Índice de Integridade do Habitat (IIH) que descrevem as condições ambientais dos igarapés amostrados em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil e suas correlações com os Eixos 1 e 2 da Análise de Componentes Principais (PCA) 32

Tabela 2. Partição da variação usando matriz de abundância de espécies de Odonata, Anisoptera e Zygoptera amostradas em: todos os ambientes, apenas preservados e apenas alterados, em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil. Ambiental [a]; Compartilhado [b]; Espacial [c]; Variação residual [d] 39

Capítulo 3

Tabela 1. Caracteres morfológicos, abreviações e suas respectivas funções no ambiente de indivíduos de Odonata, amostrados em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil 101

Tabela 2. Valores do C-score e CHECKER (simulado e observado), variâncias dos índices e valores de p da análise de coocorrência de espécies de Anisoptera e Zygoptera em igarapés preservados e alterados na Amazônia brasileira, Pará, Brasil 106

Tabela 3. Valores dos autovetores, autovalores e porcentagem da variação explicada pelo eixo I da Análise de Componentes Principais (PCA), em relação aos caracteres morfológicos das espécies de Anisoptera e Zygoptera amostradas em igarapés preservados e alterados na Amazônia brasileira, Pará, Brasil 109

Tabela 4. Valores dos índices de sobreposição (simulado e observado), variâncias do índice simulado e valores de p da análise de “Sobreposição de Tamanho” de espécies de Anisoptera e Zygoptera em igarapés preservados e alterados na Amazônia brasileira, Pará, Brasil..... 111

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

- Figura 1.** Rede de drenagem e igarapés amostrados nas regiões de Santarém/Belterra e Paragominas, Amazônia brasileira, Pará, Brasil. (Fonte: mapa elaborado através do programa ArcGis (ESRI 2011))..... 24
- Figura 2.** Abundância absoluta das famílias de Odonata (Zygoptera e Anisoptera), amostradas em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil.... 31
- Figura 3.** (A) Ordenação das variáveis ambientais (valores dos 12 itens do Índice de Integridade do Habitat (IIH)); (B) relação entre os scores das amostras do Eixo 1 da ordenação (PCA) e níveis de conservação (preservado e alterado) dos igarapés amostrados em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil. (LMC=largura da mata ciliar; EPMC=estado de preservação da mata ciliar; EMC10=estado de preservação da mata ciliar dentro de uma faixa de 10 m)..... 33
- Figura 4.** (A) Variação ambiental; (B) composição de espécies e (C) relação entre variação ambiental (Eixo I da PCA) e composição de espécies de Odonata (Eixo I da PCoA) em igarapés de duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil..... 35
- Figura 5.** (A) Variação ambiental; (B) composição de espécies e (C) relação entre variação ambiental (Eixo I da PCA) e composição de espécies de Anisoptera (Eixo I da PCoA) em igarapés de duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil..... 36
- Figura 6.** (A) Variação ambiental; (B) composição de espécies e (C) relação entre variação ambiental (Eixo I da PCA) e composição de espécies de Zygoptera (Eixo I da PCoA) em igarapés de duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil..... 37

Capítulo 2

- Figura 1.** Rede de drenagem e igarapés amostrados nas regiões de Santarém/Belterra e Paragominas, Amazônia Oriental, Pará, Brasil. (Fonte: mapa elaborado através do programa ArcGis (ESRI 2011)).....59
- Figura 2.** Esquema demonstrando o gradiente de uso da terra nas regiões de Santarém/Belterra e Paragominas, Amazônia Oriental, Pará, Brasil.....60
- Figura 3.** Abundância absoluta das famílias de Odonata (Zygoptera e Anisoptera), amostradas em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil..... 65
- Figura 4.** Abundância de espécies de: (A) Odonata-Paragominas; (B) Odonata-Santarém/Belterra; (C) Anisoptera-Paragominas; (D) Anisoptera-Santarém/Belterra; (E) Zygoptera-Paragominas e (F) Zygoptera-Santarém/Belterra ocorrentes por região (Paragominas e Santarém/Belterra) na Amazônia brasileira, Pará, Brasil, separado por categoria de conservação dos igarapés..... 66
- Figura 5.** Ordenação usando Análise de Coordenadas Principais - PCoA para composição das espécies de: (A) Odonata; (B) Anisoptera e (C) Zygoptera por categoria de conservação dos igarapés (preservados e alterados) amostrados em duas regiões na Amazônia brasileira, Pará, Brasil..... 68
- Figura 6.** Partição da variação usando matriz de distância das espécies de: Odonata; Anisoptera e Zygoptera, em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil. [A] Ambiental local puro; [P]

Ambiental regional puro; **[P:A]** fração de variação compartilhada por fatores ambientais locais e regionais; **[R]** não explicada nem por fatores ambientais locais nem por regionais. O comprimento da barra (cinza claro) corresponde a 100% da variação da matriz de abundância de espécies..... 70

Capítulo 3

Figura 1. Bacias, rede de drenagem e igarapés amostrados nas regiões de Paragominas e Santarém/Belterra, Amazônia brasileira, Pará, Brasil. (Fonte: mapa elaborado através do programa ArcGis (ESRI 2011))..... 98

Figura 2. Pontos tomados para aferição dos caracteres morfológicos de Anisoptera e Zygoptera de duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil. A) asa anterior; B) asa posterior; C) corpo, vista lateral; D) tórax, vista dorsal. Legenda: CAA-Comprimento da Asa Anterior; CAP-Comprimento da Asa Posterior; LAA-Largura da Asa Anterior, na altura do nodus; LAA-Largura da Asa Posterior, na altura do nodus; LAPB-Largura da Asa Posterior, na altura da base; CT-Comprimento total, da frente ao ápice do cercus, em vista lateral; CA-Comprimento do Abdômen, da base do primeiro segmento ao ápice do cercus, em vista lateral; CTO-Comprimento do Tórax, em vista lateral; LT-Maior Largura do Tórax, em vista dorsal. (Fonte: modificado de Askew, 1988)..... 102

Figura 3. Abundância absoluta das famílias de Zygoptera e Anisoptera, amostradas em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil..... 105

Figura 4. Valores simulados e observados do C-score e CHECKER na análise de coocorrência de espécies de Anisoptera e Zygoptera coletadas em igarapés da Amazônia brasileira, Pará, Brasil: **(A)** Anisoptera-preservedo; **(B)** Anisoptera-alterado; **(C)** Zygoptera-preservedo e **(D)** Zygoptera-alterado..... 107

Figura 5. Ordenação no espaço morfológico das espécies de Anisoptera e Zygoptera amostradas em igarapés: **(A)** preservados e **(B)** alterados na Amazônia brasileira, Pará, Brasil..... 110

LISTA DE SIGLAS, ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

C - C-score
CA - Comprimento do abdômen
CAA - Comprimento das asas anteriores
CAP - Comprimento das asas posterior
Ck - CHECKER
cm - Centímetro
CNPq - Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico
CT - Comprimento total
CTO - Comprimento do tórax
dbRDA - Análise de Redundância baseada na Distância
ECOSIM - Null Modeling Software for Ecologists
EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
e.g. - por exemplo
ESRI - Environmental Systems Research Institute
ex. - Exemplo
FOMWS - Field Operations Manual for Wadeable Streams
h - Hora
IIH - Índice de Integridade de Habitat
IMAZON - Instituto do Homem e Meio Ambiente da Amazônia
km - Quilômetro
L - Litro
LAA - Largura das asas anteriores
LandSat - Land Remote Sensing Satellite
LAP - Largura das asas posteriores
LAPB - Largura da asa posterior na altura da base
LT - Maior largura do tórax
m - Metro
mg - Miligrama
Mha - Milhão de hectare
mm - Milímetro
MPEG - Museu Paraense Emílio Goeldi
NERC - Natural Environment Research Council
O - Oeste
PA - Pará
PERMANOVA - Permutational Multivariate Analysis of Variance
PCA - Análise de Componentes Principais
PCNM - Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas
PCoA - Análise de Coordenadas Principais
PPG - Programa de Pós Graduação
pRDA - Análise de Redundância Parcial
S - Sul
UFPA - Universidade Federal do Pará
°C - Grau Celsius
% - Porcentagem
Ø - Diâmetro
® - Registrado
µS - Micro-Siemens

INTRODUÇÃO GERAL

Entender os padrões de distribuição das espécies nos ambientes naturais, há muito tempo tem sido um dos focos nas pesquisas em ecologia (Cortezzi *et al.*, 2009). Processos locais, regionais e históricos afetam profundamente a estrutura das comunidades locais (Reed & Bidner, 2004), possibilitando ou impedindo a presença das espécies nos ambientes.

Determinadas peculiaridades dos ambientes (e.g. características ecológicas do habitat) podem restringir o número de espécies e determinar a composição das comunidades. Fatores ecológicos locais podem explicar as diferenças de composição e estrutura nas comunidades de espécies, as quais não podem ser explicadas simplesmente por fatores históricos e biogeográficos de larga escala (Peres, 1993).

Teorias sobre a coexistência de espécies estão relacionadas com a quantidade de recursos disponíveis, competição e exclusão por espécies melhores adaptadas, e têm se tornado uma das preocupações centrais ao se discutir comunidades ecológicas (Chesson & Warner, 1981). De acordo com a Teoria do Nicho, cada espécie tem um conjunto de condições bióticas e abióticas que determinam os limites dentro dos quais elas podem persistir. Assim, quando pensamos em como estas espécies coexistem, somos levados a esperar que essa possível coexistência seja através da especialização em diferentes nichos (Chesson, 2000). Em contrapartida, a Teoria Neutra prediz que todos os organismos apresentam aptidões idênticas e, desta forma, teriam a mesma probabilidade de acessar e se estabelecer nos ambientes; nesse caso, o principal agente estruturador da similaridade faunística regional em uma escala de tempo ecológico seria a dispersão limitada pela distância geográfica entre as assembleias (Hubbell, 2001, 2005; Chave, 2004). Desta forma, locais mais próximos teriam maiores chances de serem colonizados por indivíduos

das mesmas espécies existentes nas assembleias circunvizinhas e, conseqüentemente, locais mais próximos teriam maior compartilhamento de espécies (Juen & De Marco, 2011). Mesmo em ambientes completamente homogêneos, as assembleias teriam sua dissimilaridade aumentada em função da distância devido às limitações espaciais impostas sobre a capacidade de dispersão das espécies (Hubbell, 2001; Cassemiro & Padial, 2008).

Nos sistemas aquáticos, fatores que agem em diferentes escalas espaciais e temporais (Brosse *et al.*, 2003) tais como a complexidade do habitat (Weigel *et al.*, 2003), variáveis físicos e químicos da água (Anjos & Takeda, 2005) e/ou fatores fortemente ligados a atividades antrópicas (Ometo *et al.*, 2000; Sponseller *et al.*, 2001) são considerados como os mais importantes para a estruturação dessas comunidades. Uma vez que a sobrevivência em ambientes aquáticos requer diversas adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais das espécies para o sucesso, a ausência dessas adaptações pode restringir a diversidade e a distribuição de espécies. A variação das condições físicas torna os sistemas mais heterogêneos, assim, é de se esperar que os habitat que tenham uma maior diversidade de espécies são aqueles que fornecem a maior quantidade de microhabitat, o que possibilitaria maior compartilhamento de nicho (Brown, 2003).

Adicionalmente, em escala local, as modificações ambientais de origem antrópica ocasionam a diminuição da integridade dos ambientes devido à perda de habitat (Allan & Castillo, 2007), alteração dos fatores físico-químicos, inclusive na velocidade da correnteza, na profundidade e vazão, resultando assim na alteração da dinâmica natural das comunidades aquáticas (Goulart & Callisto, 2003), como por exemplo para as comunidades de Odonata (Juen *et al.*, 2007; Oertli, 2008; Silva *et al.*, 2010; Monteiro-Júnior *et al.*, 2013, Oliveira-Junior *et al.*, 2015). Uma vez que muitas espécies são estenotópicas à essas variáveis, elas podem afetar o desenvolvimento das larvas,

comprometendo seu sucesso como adultos e/ou aumentando a probabilidade de extinção local, sejam adultos aquáticos, semi-aquáticos ou terrestres (Silva-Pinto *et al.*, 2012).

Desta forma, é possível prever que as comunidades naturais são formadas por uma relação entre extinção e colonização, mediadas através de respostas de cada espécie, e não somente por processos locais de interação das mesmas (Atmar & Patterson, 1993). Diante dessas problemáticas, avaliar a qualidade dos ambientes para compreender os padrões de diversidade das espécies é fundamental para definir estratégias adequadas para o planejamento e conservação da sua diversidade biológica (Veech *et al.*, 2002). Estabelecer quais fatores são os mais importantes para a estruturação das comunidades aquáticas e de como a diversidade do grupo é mantida pode contribuir com o entendimento sobre os processos físicos-químicos que regulam a distribuição espacial e temporal dessa diversidade nos ecossistemas (Balvanera *et al.*, 2002).

Entre os componentes da biota aquática, destacam-se as comunidades de macroinvertebrados, constituindo um grupo de extrema importância ecossistêmica, pois apresentam uma grande biodiversidade que reúne animais de várias categorias funcionais, sendo essenciais na manutenção da estrutura trófica dos sistemas aquáticos e apresentando fortes relações com as características ambientais (e.g. Benstead *et al.*, 2003; Benstead & Pringle, 2004; Silveira *et al.*, 2005). Embora a alta diversidade de espécies de invertebrados possa representar dificuldades para os estudos, outras características podem ser extremamente úteis para a detecção de perturbações ambientais em corpos d'água. A diminuição da riqueza de espécies, bem como alterações drásticas nas relações de dominância entre as espécies, e mesmo a presença ou ausência de certos grupos de organismos, podem ser indicadores do estado geral de integridade de ambientes aquáticos (Angermeier & Davideanu, 2004).

Entre os invertebrados aquáticos, insetos das ordens Ephemeroptera, Heteroptera, Odonata, Plecoptera e Trichoptera têm sido empregados como indicadores da qualidade ambiental em diversos tipos de sistemas aquáticos no Brasil e no mundo. No Brasil, como por exemplo, na Mata Atlântica (Roque & Trivinho-Strixino, 2001; Roque *et al.*, 2003), Cerrado (Calvão *et al.*, 2013; Oliveira-Junior *et al.*, 2013; Juen *et al.*, 2014) e Amazônia (Nessimian *et al.*, 2008; Couceiro *et al.*, 2011; 2012; Silva-Pinto *et al.*, 2012; Monteiro-Júnior *et al.*, 2013; Oliveira-Junior *et al.*, 2015).

Dentre essas ordens de insetos aquáticos, Odonata tem se destacado principalmente devido sua grande especificidade de habitat e resolução taxonômica bem resolvida (Garrison, 2010). Além disso, comparado com os macroinvertebrados aquáticos, o uso de adultos de Odonata para biomonitoramento possui vantagens como: a maioria pode ser reconhecida rapidamente no campo, as espécies se distribuem em faixas do habitat, sendo sensíveis a mudanças na qualidade da água e na condição ecológica do ambiente, e a comunidade é grande o suficiente para a avaliação do habitat (Samways & Steytler, 1996; Chovanec & Waringer, 2001).

Odonata em virtude das exigências ecofisiológicas dos indivíduos adultos quanto ao comportamento de voo e sua capacidade de termorregulação, podem ser divididas em dois grupos. Os pousadores, que permanecem a maior parte do tempo sobre poleiros em diferentes tipos de substrato e os voadores, que permanecem voando a maior parte do período de atividade (May, 1976; Corbet, 1999). Os pousadores são em geral ectotérmicos, usando a luz solar ou a temperatura ambiente como uma fonte principal de calor. Eles podem ser conformadores termais ou heliotérmicos. Os conformadores, de menor tamanho corporal, mostram elevada condutância e a temperatura do corpo varia com a do ambiente, principalmente, devido à troca de calor por convecção. Os heliotérmicos têm o corpo maior

e, conseqüentemente, condutância mais baixa, sendo suas atividades determinadas principalmente pela irradiação solar.

Os voadores, geralmente são endotérmicos, escapam da previsão deste cenário por produzirem calor através do controle da circulação da hemolinfa (May, 1976). As estratégias e os padrões ecofisiológicos de Odonata também associam a capacidade de termorregulação com o tamanho corporal (Corbet, 1999).

A associação dos padrões ecofisiológicos de Odonata com o tamanho corporal nos leva a crer que existe um *trade-off*, no qual as características ecológicas das espécies em conjunto com a heterogeneidade do habitat podem explicar os padrões de diversidade desses insetos (Kneitel & Chase, 2004). Espécies taxonomicamente relacionadas que ocorrem em um mesmo nicho geralmente possuem necessidades similares e acabam compartilhando de características ecológicas. Porém, a hipótese da similaridade limitante (Hutchinson, 1959; MacArthur & Levins, 1967), prediz que as espécies com características morfológicas similares não podem coexistir localmente devido à competição por limitação de recursos até um limite de similaridade, isso garantiria o uso de itens ligeiramente distintos. Acima deste limite, a exclusão competitiva passa a ser determinante na segregação das espécies com características ecológicas semelhantes (Winston, 1995).

Visto que a ordem Odonata é composta por organismos predadores, que se alimentam essencialmente de outros invertebrados (Heckman, 2008), variações morfológicas como a forma corporal tornam-se parâmetros altamente associados com a ecologia das espécies, e podem ser um fator desencadeador do processo de competição entre espécies dessa ordem, uma vez que essas características morfológicas estão correlacionadas com a maneira de explorar esses recursos alimentares, como o forrageamento e ocupação do ambiente (Hespenheide, 1973; Schoener, 1974).

Uma sutil distinção de recursos disponíveis no ambiente garantiria que na relação de espécies coocorrentes haveria uma sobreposição de nichos, porém parcial (Hutchinson, 1959; Pianka, 1982), gerando certa redução na amplitude de nichos potenciais e estreitamento no nicho realizado (Pianka, 1967). No entanto, a exclusão competitiva só será atuante caso ocorra sobreposição total de um recurso e caso este seja limitante (Putnam, 1996). Assim sendo, características relacionadas com alimentação deveriam exibir uma diferença mínima compatível (Hutchinson, 1959), e qualquer diferença em espécies simpátricas poderia ser interpretada como consequência evolutiva de seleção, favorecendo divergência de caracteres com um mínimo de divergência morfológica (Lossos, 2000).

Em espécies que apresentam características morfológicas (e.g. aparelho bucal, proporção e volume de tórax similares) e estratificação de forrageio semelhante, a competição será o processo que estrutura as comunidades de Odonata limitando a coexistência das espécies com requerimentos alimentares similares (Gotelli & MacAbe, 2002). Como consequência teríamos um cenário espacial de distribuição negativamente associado, conhecido como distribuição em forma de tabuleiro de xadrez, devido à exclusão competitiva (Simberloff, 1984; Gotelli & Graves, 1996), uma vez que se duas ou mais espécies competem pelo mesmo recurso limitante, uma delas poderá ser levada à extinção local através da exclusão competitiva (Simberloff, 1984).

Em relação às diversas teorias que predizem a organização das comunidades, nenhuma delas é precisa quando ocorre o declínio da qualidade dos habitat (Felipe & Suárez, 2010). Distúrbios pouco frequentes e de baixa magnitude são suportados pelas comunidades biológicas e podem, inclusive, manter a elevada diversidade de espécies (Connell, 1978). No entanto, a continuidade deste distúrbio pode eliminar espécies mais sensíveis, alterando a organização das comunidades (Felipe & Suárez, 2010). Têm-se

observado uma expressiva queda da qualidade da água e diminuição da integridade ambiental em corpos d'água no Brasil, levando a modificações na dinâmica natural das comunidades biológicas, culminando na perda de biodiversidade aquática (Callisto *et al.*, 2001; Dodds, 2002). As alterações na estrutura dos habitat pelo desmatamento, na bacia hidrográfica, alteram a dinâmica trófica e podem alterar a diversidade e composição de espécies de Odonata (Carvalho *et al.*, 2013; Monteiro-Júnior *et al.*, 2013; 2014; 2015; Oliveira-Junior *et al.*, 2015). Os organismos que dependem de condições ambientais específicas para sua coexistência são os primeiros a serem afetados (Cortezzi *et al.*, 2009), sua distribuição reflete diretamente os impactos provocados nos ecossistemas (Rios & Bailey, 2006).

Neste contexto, nosso objetivo foi avaliar o efeito dos fatores ambientais (locais e regionais) e espaciais sobre a distribuição da comunidade de adultos de Odonata em igarapés preservados e alterados na Amazônia Oriental. Adicionalmente, avaliamos se existiria um limite na similaridade morfológica para a coocorrência das espécies, buscando testar padrões na distribuição das espécies em ambientes preservados e em alterados pelo uso do solo. Para responder a esses objetivos dividimos a tese em três capítulos. O primeiro avaliou o efeito dos fatores ambientais e espaciais; o segundo o efeito dos fatores ambientais locais e regionais e terceiro se existiria um limite na similaridade morfológica para a coocorrência de espécies de comunidade de adultos de Odonata na Amazônia.

Com base nas exigências ecofisiológicas, quanto ao comportamento de voo e a capacidade de termorregulação das espécies, testaremos as hipóteses de que: i) a estruturação das comunidades locais respondem majoritariamente a fatores ambientais, sendo assim, organizadas por meio do nicho, devido à sensibilidade e às exigências ecológicas das espécies; ii) a maioria das espécies de cada subordem (Anisoptera e Zygoptera) apresentaria um limite mínimo de similaridade quanto às características

morfológicas. Esperamos que a maioria das espécies de Anisoptera e Zygoptera apresente uma diferenciação de nicho entre si. Assim, essas espécies apresentariam variações adaptativas na forma do corpo, promovendo diferenças no desempenho, gerando variações na utilização dos recursos disponíveis; iii) se a competição for o mecanismo responsável pela distribuição das espécies de Odonata, esperaríamos que as espécies filogeneticamente próximas, similares em relação às características ecológicas, morfológicas dominantes e que usam nichos similares apresentem um padrão de distribuição negativamente associado (modelo “tabuleiro de xadrez”).

ESTRUTURA E FORMATAÇÃO DA TESE

A tese intitulada “**Estruturação da comunidade de Odonata (Insecta) na Amazônia Oriental: efeitos espaciais, ambientais e morfológicos em igarapés íntegros e alterados**” está organizada em três capítulos, que estão no formato de artigos, cujos objetivos centrais e hipóteses seguem abaixo:

CAPÍTULO 1 - Intitulado “**Estruturação das comunidades de libélulas (Insecta: Odonata) na Amazônia Oriental: efeito de fatores ambientais e espaciais em igarapés preservados e alterados**”, busca avaliar a importância relativa de processos ambientais e fatores espaciais na estruturação das comunidades locais de adulto de Odonata em igarapés de duas regiões da Amazônia Oriental. Formatado de acordo com as normas da revista *Austral Ecology*.

Hipótese: Nossa hipótese é de que a estruturação das comunidades locais responda, majoritariamente, a fatores ambientais (e.g. estrutura da vegetação ripária, impactos humanos e variáveis físico-químicas), sendo assim, estas seriam organizadas de acordo com os pressupostos da Teoria do Nicho, devido à sensibilidade e as exigências ecológicas das espécies de Odonata. Não esperamos que todos os indivíduos (e.g. subordens) respondam a esses efeitos de maneira uniforme (Hayes & Sewlal, 2004). No caso de Odonata, há diferença na capacidade de migração e de exigências entre subordens e até mesmo dentro da mesma subordem. Desta forma, se o ambiente e/ou espaço realmente forem os responsáveis por estruturar a comunidade de Odonata, uma predição importante é a de que o padrão será mais evidente para a subordem Zygoptera, devido às restrições e menor capacidade de migração das espécies desse grupo (principalmente em espécies de menor tamanho corporal).

CAPÍTULO 2 - Intitulado “**Resposta das comunidades de Odonata (Insecta) aos fatores ambientais locais e regionais em igarapés com diferentes níveis de conservação na Amazônia Oriental**” avaliamos os efeitos dos fatores ambientais locais e regionais sobre a comunidade de adulto de Odonata na Amazônia Oriental. Formatado de acordo com as normas da revista *Hydrobiologia*.

Hipótese: Nossa hipótese é de que fatores ambientais locais sejam os principais fatores estruturadores da comunidade de adultos de Odonata na Amazônia Oriental. Esses fatores locais têm grande influência na estrutura biótica e na organização dentro dos sistemas aquáticos (Kikuchi & Uieda, 1998; Mugodo *et al.*, 2006). Pelo fato de um grande número de espécies de Odonata ser estenotópicas, esperamos que os fatores ambientais locais reflitam principalmente na estruturação da comunidade de Zygoptera, e menos na de Anisoptera. A baixa capacidade de migração das espécies de menor tamanho corporal, como as encontradas nessa subordem, deve torná-las mais dependentes das condições locais (e.g. variáveis físicas e químicas da água, estrutura do canal) e conseqüentemente a uma maior especialização de habitat (Juen & De Marco, 2011).

CAPÍTULO 3 - Intitulado “**Similaridade morfológica afeta os padrões de segregação ecológica de Anisoptera e Zygoptera (Insecta: Odonata) em igarapés preservados e alterados na Amazônia Oriental?**”, testamos os padrões de coocorrência das espécies de Odonata (Anisoptera e Zygoptera) da Amazônia Oriental a fim de avaliar se existe um limite de similaridade morfológica entre as espécies que possibilite suas coexistências. Formatado de acordo com as normas da revista *Insect Conservation and Diversity*.

Hipótese: Testamos a hipótese de que a maioria das espécies de cada subordem de Odonata apresentará características morfológicas divergentes, apresentando um limite de

similaridade para que ocorra a coocorrência. Essa divergência permitiria a coexistência de espécies de cada subordem, devido basicamente, ao uso de diferentes recursos alimentares e das restrições de termorregulação. Desta forma, devido a alta vagilidade das espécies de Anisoptera (indivíduos de maior tamanho corporal, razão superfície/volume), esperamos que a maioria das espécies dessa subordem apresentem coocorrência aleatória. Os Zygoptera geralmente são indivíduos de menor tamanho corporal, e por possuírem uma alta especificidade e baixa capacidade de migração, esperamos que a coocorrência entre as espécies dessa subordem seja não aleatória.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allan, J.D. & Castillo, M.M. (2007). Stream Ecology: structure and function of running waters, Springer, Dordrecht, 2 ed. 436p.
- Anjos, A.F. & Takeda, A.M. (2005). Colonização de Chironomidae (Díptera:Insecta) em diferentes tipos de substratos artificiais. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 22 (2):147-151.
- Angermeier, P.L. & Davideanu, G. (2004). Using fish communities to assess streams in Romania: initial development of an index of biotic integrity. *Hydrobiologia*, 511: 65-78.
- Atmar, W. & Patterson, B.D. (1993). The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96: 373-382.
- Balvanera, P.; Lott, E.; Segura, G.; Siebe, C. & Islas, A. (2002). Patterns of beta diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, 13: 145-158.
- Benstead, J.P. & Pringle, C.M. (2004). Deforestation alters the resource base and biomass of endemic stream insects in eastern Madagascar. *Freshwater Biology* 49: 490-501.
- Benstead, J.P.; Douglas, M.M. & Pringle, C.M. (2003). Relationships of stream invertebrate communities to deforestation in eastern Madagascar. *Ecological Applications* 13: 1473-1490.
- Brosse, S.; Arbuckle, C.J. & Townsend, C.R. (2003). Habitat scale and biodiversity: influence of catchment, stream reach and bedform scales on local invertebrate diversity. *Biodiversity Conservation*, 12: 2057-2075.
- Brown, B. L. (2003). Spatial heterogeneity reduces temporal variability in stream insect community. *Ecology Letters*, 6: 316-325.
- Callisto, M.; Moretti, M. & Goulart, M. (2001). Macroinvertebrados bentônicos como ferramenta para avaliar a saúde de riachos. *Revista Brasileira de Recursos Hídricos*, 6(1): 71-82.
- Calvão, L.B.; Vital, M.C.; Juen, L.; Lima-Filho, G.F.; Oliveira-Junior, J.M.B.; Silva-Pinto, N.S. & De Marco, P.Jr. (2013). Thermoregulation and microhabitat choice in males of *Erythrodiplax latimaculata* (Ris, 1911) (Odonata: Libellulidae). *Odonatologica*, 42 (1): 97-108.
- Carvalho, F.G.; Silva-Pinto, N.; Oliveira-Junior, J.M.B. & Juen, L. (2013). Effects of marginal vegetation removal on Odonata communities. *Acta Limnologica Brasiliensis*, 25: 10-18.
- Casemiro, F.A.S. & Padial, A.A. (2008). Teoria neutra da biodiversidade e biogeografia: aspectos teóricos, impactos na literatura e perspectivas. *Oecologia Brasiliensis*, 12: 706-719.

- Chase, J.M. (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136 (4): 489-498.
- Chave, J. (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7: 241-253.
- Chesson, P.L. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343-366.
- Chesson, P.L. & Warner, R.R. (1981). Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist*, 117: 923-943.
- Chovanec, A.E. Waringer, J. (2001). Ecological integrity of river floodplain systems assessment by dragonfly surveys (Insecta: Odonata). *Regulated rivers: research & management*, 17: 493-507.
- Corbet, P.S. (1999). Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. London: Ed. Comstock Pub Assoc, 802p.
- Cornell, H.V. & Lawton, J.H. (1992). Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61: 1-12.
- Cortezzi, S.S.; Bispo, P.C.; Paciencia, G.P. & Leite, R.C. (2009). Influência da ação antrópica sobre a fauna de macroinvertebrados aquáticos em riachos de uma região de cerrado do sudoeste do estado de São Paulo. *Iheringia, Série Zoológica*, 99(1): 36-43.
- Couceiro, S.R.M.; Hamada, N.; Forsberg, B.R.; Padovesi-Fonseca, C. (2011). Trophic structure of macroinvertebrates in Amazonian streams impacted by anthropogenic siltation. *Austral Ecology*, 36: 628-637.
- Couceiro, S.R.M.; Hamada, N.; Forsberg, B.R.; Pimentel, T.P.; Luz, S.L.B. (2012). A macroinvertebrate multimetric index to evaluate the biological condition of streams in the Central Amazon region of Brazil. *Ecological Indicators*, 18: 118-125.
- Dodds, W.K. (2002). Biodiversity of freshwaters. In: Dodds, W. K. ed. *Freshwater ecology: concepts and environmental applications*. Academic Press.p.183-202.
- Felipe, T.R.A. & Suárez, Y.R. (2010). Characterization and influence of environmental factors on stream fish assemblages in two small urban sub-basins, Upper Paraná River. *Biota Neotropica*, 10(2): 143-151.
- Garrison, R.W. (2010). A synonymic list of the New World Odonata. Disponível em: <<http://www.odonatacentral.org/views/pdfs/NWOL.pdf>>. Acesso em: 01 de fevereiro de 2013.
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996). *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington & London, 368p.
- Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. (2002). Species cooccurrence: a meta-analysis of J. M.Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83(8): 2091-2096.

- Goulart, M. & Callisto, M. (2003). Bioindicadores de qualidade de água como ferramenta em estudos de impacto ambiental. *Revista da FAPAM*, 2: 153-164.
- Hayes, F.E. & Sewlal, J.D. (2004). The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *Journal of Biogeography*, 31: 1809-1818.
- Hespenheide, H.A. (1973). Ecological inferences from morphological data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 4: 212-229.
- Heckman, C.W. (2008). Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata-Anisoptera. Illustrated keys to known families, genera, and species in South America. Springer, 725p.
- Holt, R.D. (1993). Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. In: Ricklefs R. & Schluter, D. (eds). Species diversity in ecological communities. Chicago University Press, Chicago, 432p.
- Hubbell, S.P. (2001). A unified Neutral Theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Hubbell, S.P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19: 166-172.
- Hutchinson, G.E. (1957). Population studies-animal ecology and demography: Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*. 93(870): 145-59.
- Juen, L.; Cabette, H.S.R. & De Marco, P.Jr. (2007). Odonate assemblage structure in relation to basin and aquatic habitat structure in Pantanal wetlands. *Hydrobiologia*, 579: 125-134.
- Juen, L.; Oliveira-Junior, J.M.B.; Shimano, Y.; Mendes, T.P. & Cabette, H.S.R. (2014). Composição e riqueza de Odonata (Insecta) em riachos com diferentes níveis de conservação em um ecótono Cerrado-Floresta Amazônica. *Acta Amazonica*, 44: 223-233.
- Kikuchi, R.M. & Uieda, V.S. (1998). Composição da comunidade de invertebrados de um ambiente lótico tropical e sua variação espacial e temporal. In: Nessimian, J.L. & Carvalho A.L.E. (eds.). Ecologia de insetos aquáticos. Rio de Janeiro: UFRJ-PPGE. (Séries Oecologia Brasiliensis, 5), 309p.
- Kneitel, J.M. & Chase, J.M. (2004). Disturbance, predator and resource interactions alter container community composition. *Ecology*, 85: 2088-2093.
- Lossos, J.B. (2000). Ecological character displacement and the study of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(8): 4106-4111.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921): 377-385.

- May, M.L. (1976). Thermoregulation in adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs*, 46: 1-32.
- Monteiro-Júnior, C.S.; Couceiro, S.R.M.; Hamada, N. & Juen, L. (2013). Effect of vegetation removal for road building on richness and composition of Odonata communities in Amazonia, Brazil. *International Journal of Odonatology*, DOI:10.1080/13887890.2013.764798.
- Monteiro-Júnior, C.S.; Juen, L. & Hamada, N. (2014). Effects of urbanization on stream habitats and associated adult dragonfly and damselfly communities in central Brazilian Amazonia. *Landscape and Urban Planning*, 127: 28-40.
- Monteiro-Júnior, C.S.; Juen, L. & Hamada, N. (2015). Analysis of urban impacts on aquatic habitats in the central Amazon basin: adult odonates as bioindicators of environmental quality. *Ecological Indicators*, 48: 303-11.
- Mugodo, J.; Kennard, M.J.; Liston, P.; Nichols, S.; Linke, S.; Norris, R.H. & Lintermans, M. (2006). Local stream habitat variables predicted from catchment scale characteristics are useful for predicting fish distribution. *Hydrobiologia*, 572(1): 59-70.
- Nessimian, J.L.; Venticinque, E.; Zuanon, J.; De Marco, P.Jr.; Gordo, M.; Fidelis, L.; Batista, J.D. & Juen, L. (2008). Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia*, 614: 117-131.
- Oertli, B. (2008). The use of dragonflies in the assessment and monitoring of aquatic habitats. In: Cordoba-Aguilar A. (ed.). *Dragonflies & Damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press, Oxford, 290p.
- Oliveira-Junior, J.M.B.; Silva-Pinto, N.; Cabette, H.S.R. & Juen, L. (2013). As variações na comunidade de Odonata (Insecta) em córregos podem ser preditas pelo Paradoxo do Plâncton? Explicando a riqueza de espécies pela variabilidade ambiental. *EntomoBrasilis*, 6(1): 1-8.
- Oliveira-Junior J. M. B., Shimano, Y., Gardner T. A., Hughes R. M., De Marco P. Jr. & Juen L. (2015) Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Austral Ecology* 40(6): 733-744.
- Ometo, J.P.; Martinelli, L.A.; Ballester, M.V.; Gessner, A.; Krusche, A.V.; Victoria R.L. & Williams, M. (2000). Effects of land use on water chemistry and macroinvertebrates in two streams of the Piracicaba river basin, Southeast Brazil. *Freshwater Biology*, 44: 327-337.
- Peres, C.A. (1993). Structure and special organization of an Amazonian terra firme forest primate community. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 259-279.
- Pianka, E.R. (1967). On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology*. 48: 333-351.
- Pianka, E.R. (1982). *Ecologia evolutiva*. Omega, Barcelona, 365p.

- Putman, R.J. (1996). Community ecology. Chapman & Hall, London, 83p.
- Reed, K. & Bidner L.R. (2004). Primate communities: past, present and possible future. *Year Book of Physical Anthropology*, 47: 2-39.
- Rios, S.L. & Bailey, R.C. (2006). Relationship between riparian vegetation and stream benthic communities at three spatial scales. *Hydrobiologia*, 553:153- 160.
- Roque, F.O. & Trivinho-Strixino, S. (2001). Benthic macroinvertebrates in mesohabitats of different spatial dimensions in a first order stream (São Carlos, SP). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 13(2): 69-77.
- Roque, F.O.; Trivinho-Strixino, S.; Strixino, G.; Agostinho, R.C. & Fogo, J.C. (2003). Benthic macroinvertebrates in streams of Jaragua State Park (Southeast of Brazil) considering multiple spatial scale. *Journal of Insect Conservation*, 7: 63-72.
- Samways, M.J. & Steytler, N.S. (1996). Dragonfly (Odonata) distribution patterns in urban and forest landscapes, and recommendations for riparian management. *Biological Conservation*, 78: 279-288.
- Scarano, F.R. & Dias, A.T.C. (2004). A importância de espécies no funcionamento de comunidades e ecossistemas. Pp. 43-60. In: Coelho, A.S.; Loyola, R.D. & Souza, M.B.G. (eds.). *Ecologia teórica: desafios para o aperfeiçoamento da ecologia no Brasil*. O Lutador, Belo Horizonte, 122p.
- Schoener, T.W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- Silva, D.P.; De Marco, P.Jr. & Resende, D.C. (2010). Adult Odonate abundance and community assemblage measures as indicators of stream ecological integrity: A case study. *Ecological Indicators*, 10: 744-752.
- Silva-Pinto, N.; Juen, L.; Cabette, H.S.R. & De Marco, P.Jr. (2012). Fluctuating asymmetry and wing size of *Argia tinctipennis* Selys (Zygoptera: Coenagrionidae) in relation to riparian forest preservation status. *Neotropical Entomology*, 41: 1-9.
- Silveira, M.P.; Baptista, D.F.; Buss, D.F.; Nessimian, J.L. & Egler, M. (2005). Application of biological measures for stream integrity assessment in south-east Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment*, 101: 117-128.
- Simberloff, D. (1984). Properties of coexisting bird species in two archipelagoes. In: Steong, J.R.; Simberloff, D.; Abele, L.G. & Thistle, A.B. (Eds.). *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, 613p.
- Sponseller, R.A.; Benfield, E.F. & Valett, H.M. (2001). Relationships between land use, spatial scale and stream macroinvertebrate communities. *Freshwater Biology*, 46: 1409-1424.
- Tscharntke, T.; Steffan-Dewenter, I.; Kruess, A. & Thies, C. (2002). Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications*, 12: 354-363.

- Veech, J.A.; Summerville, K.S.; Crist, T.O. & Gering, J.C. (2002). The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*, 99: 3-9.
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2): 183-206.
- Weigel, B.M.; Wang, L.; Rasmussen, P.W.; Butcher, J.T.; Stewart, P.M.; Simon, T.P. & Wiley, M.J. (2003). Relative influence of variables at multiple spatial scales on stream macroinvertebrates in the Northern Lakes and Forest ecoregion, U.S.A. *Freshwater Biology*, 48: 1440-1461.
- Willig, M.R.; Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review Ecology Evolution and Systematics*, 34: 273-309.
- Winston, M.R. (1995). Co-occurrence of morphologically similar species of stream fishes. *American Naturalist*, 145: 527-545.

Capítulo 1

**ESTRUTURAÇÃO DAS COMUNIDADES DE LIBÉLULAS (INSECTA:
ODONATA) NA AMAZÔNIA ORIENTAL: EFEITO DE FATORES AMBIENTAIS
E ESPACIAS EM IGARAPÉS PRESERVADOS E ALTERADOS**

Formatado de acordo com as normas da revista *Austral Ecology*

Estruturação das comunidades de libélulas (Insecta: Odonata) na Amazônia

Oriental: efeito de fatores ambientais e espaciais em igarapés preservados e alterados

JOSÉ MAX BARBOSA DE OLIVEIRA-JUNIOR^{1,2,*} & LEANDRO JUEN³

¹ Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Laboratório de Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, Rua Augusto Correia, Nº 1, Bairro Guamá, CEP: 66075-110, Belém, Pará, Brasil.

² Instituto de Ciências e Tecnologia das Águas, Universidade Federal do Oeste do Pará, Avenida Mendonça Furtado, Nº 2946, Bairro Fátima, CEP: 68040-470, Santarém, Pará, Brasil.

³ Instituto de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Rua Augusto Correia, Nº 1, Bairro Guamá, CEP: 66075-110, Belém, Pará, Brasil.

* Autor para correspondência. E-mail: josemaxoliveira@gmail.com (J.M.B. Oliveira-Junior).

Resumo

Avaliar o efeito dos fatores ambientais sobre as comunidades naturais tem sido uma das principais abordagens em ecologia, porém na última década fatores espaciais tem ganhado foco. Neste contexto, foi avaliada a importância relativa dos fatores ambientais e espaciais na estruturação das comunidades locais de adultos de Odonata em igarapés preservados e alterados na Amazônia. Foram amostrados adultos de Odonata em 98 igarapés na região da Amazônia Oriental, Pará, Brasil, com uso de rede entomológica. Os aspectos físicos de cada igarapé foram avaliados com base em um índice de integridade ambiental e um conjunto de variáveis físicas quantitativas. Variáveis espaciais foram geradas através da técnica de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas. Foram coletado 3.588 espécimes de Odonata, distribuídos em 11 famílias, 49 gêneros e 133 espécies. Somente os fatores ambientais explicam a variação na comunidade de Odonata em todos os ambientes, bem como separadamente. O mesmo foi observado para Zygoptera. Para Anisoptera, os fatores ambientais explicam a variação na comunidade apenas quando considerado todos os ambientes e alterados. Em ambientes preservados nem fatores ambientais ou espaciais explicam a variação. Em geral as espécies de Zygoptera são sensíveis às variações ambientais por restrições ecofisiológicas, já os Anisoptera são mais tolerantes às diferentes condições ambientais. Os Odonata podem ser modelos bastante interessantes para testar a importância destes fatores, uma vez que apresentam duplicidade no ciclo de vida, no qual as larvas são aquáticas e migram pelo meio aquático e os adultos terrestre/aéreos que migram através da matriz terrestre. Como as duas subordens de Odonata responderam diferenciadamente em relação a esses dois fatores, esse particionamento poderia melhorar a precisão de trabalhos de biomonitoramento. Desta forma, sugerimos que estudos terão maior poder explicativo se incluírem outras variáveis relacionadas às interações bióticas (e.g. competição) e em uma escala mais fina de variação ambiental, sendo necessárias investigações futuras para determinar como a odonatofauna em igarapés na Amazônia se comporta sob tais óticas.

Palavras-chave: Metacomunidades; Partição de variância; Anisoptera; Zygoptera; Teoria Neutra e de Nicho.

INTRODUÇÃO

Há muito tempo tem sido um dos principais objetivos das pesquisas em ecologia compreender como as espécies estão distribuídas nos ambientes naturais (Cortezzi *et al.* 2009). Variação na abundância e na composição das espécies ao longo do espaço constituem medidas importantes para o entendimento dos processos estruturadores da distribuição dessas espécies (Stone & Roberts 1990). Processos locais e regionais, tais como fatores bióticos e abióticos, o clima, a produtividade primária, o tipo de habitat e as interações entre as espécies, afetam profundamente a estrutura das comunidades (Reed & Bidner 2004).

É de esperar que ambientes com maior complexidade ambiental abriguem maior riqueza de espécies, por proporcionarem maior diversidade de nichos ecológicos, relacionados principalmente à disponibilidade de recursos alimentares (Pianka 1994). Sob essa perspectiva os fatores ambientais como estruturadores de comunidades locais têm sido um dos temas mais abordados em estudos ecológicos (Liebhold & Gurevitch 2002). Estes estudos, em sua maioria, são baseados na premissa de que a disponibilidade de nicho determina a diversidade e a composição de uma comunidade (Teoria de Nicho) (Hutchinson 1957). Sob esta perspectiva, a distribuição das espécies seria determinada pelos fatores abióticos e pela forma de como essas espécies, com diferentes necessidades de recursos e requisitos ambientais, particionam os nichos existentes, de forma que, quanto maior a heterogeneidade ambiental, maior será a taxa de substituição de espécies e menor será a similaridade entre os locais (Hutchinson 1957).

Em contrapartida, há uma abordagem espacial que afirma que todas as espécies apresentam aptidões idênticas (Teoria Neutra) (Hubbell 2001), portanto, teriam a mesma probabilidade de acessar e se estabelecer nos ambientes (Nekola & White 1999), assim, o principal agente estruturador da similaridade faunística regional em uma escala de tempo

ecológico seria a dispersão limitada pela distância geográfica entre as comunidades (Hubbell 2001; 2005; Chave 2004). Desta forma, locais mais próximos teriam maiores chances de serem colonizados por indivíduos das mesmas espécies existentes nas comunidades circunvizinhas e, conseqüentemente, teriam maior compartilhamento de espécies (Juen & De Marco 2011). Mesmo em ambientes completamente homogêneos, as comunidades teriam sua dissimilaridade aumentada em função da distância devido às limitações espaciais impostas sobre a capacidade de dispersão (Hubbell 2001; Cassemiro & Padiá 2008).

Muito embora os trabalhos sobre estruturação de comunidades naturais tenham dado maior ênfase em condições ambientais locais como fatores estruturadores (e.g. distúrbios, competição e condições abióticas) (Chesson 2000), nos últimos anos processos espaciais (distância geográfica) tem ganhado foco, buscando assim compreender a importância relativa de cada um destes fatores (Leibold *et al.* 2004; Reed & Bidner 2004).

Inúmeros são os estudos que buscam descrever ou tentam explicar como os processos ambientais e/ou fatores espaciais afetam a estrutura da comunidade de libélulas em diversas regiões do mundo (Foote & Hornung 2005; Calvão *et al.* 2013; Monteiro-Júnior *et al.* 2013; Dolný *et al.* 2011; Tiple *et al.* 2012; Simaika & Samways 2012), mas relativamente poucos testam explicitamente as contribuições de ambos os níveis dentro de um único sistema (McCauley 2007), como testado por Juen & De Marco (2011) com adultos em igarapés na Amazônia brasileira e Mendes *et al.* (2015) com larvas em riachos na Transição Cerrado- Amazônia, no Brasil.

Distúrbios ambientais de alta magnitude podem modificar os fatores ambientais e/ou espaciais e conseqüentemente eliminar as espécies mais sensíveis desses locais, alterando a organização das comunidades (Felipe & Suárez, 2010). Uma expressiva diminuição da integridade ambiental em corpos d'água pode ocasionar modificações na dinâmica natural

das comunidades biológicas, culminando na perda de biodiversidade aquática (Callisto *et al.*, 2001; Dodds, 2002). As alterações na estrutura dos habitat pelo desmatamento, na bacia hidrográfica, alteram a dinâmica trófica e podem alterar a diversidade e composição de espécies de Odonata (Carvalho *et al.*, 2013; Monteiro-Júnior *et al.*, 2013; 2014; 2015; Oliveira-Junior *et al.*, 2015). Visto que muitos organismos têm suas distribuições diretamente relacionadas aos impactos provocados nos ecossistemas (Rios & Bailey, 2006), se torna fundamental entender o efeito dos fatores ambientais e/ou espaciais em ambientes preservados e alterados.

Neste contexto, avaliamos a importância relativa de fatores ambientais e espaciais na estruturação das comunidades locais de adultos de Odonata em igarapés preservados e alterados de duas regiões da Amazônia brasileira. Estas regiões variam em extensão espacial e na integridade dos igarapés amostrados (Gardner *et al.* 2013). Nossa hipótese é de que a estruturação das comunidades locais responda, majoritariamente, a fatores ambientais (e.g. estrutura da vegetação ripária, impactos humanos e variáveis físico-químicas) em ambos os ambientes (preservados e alterados). Desta forma, como já demonstrado em vários outros trabalhos com macroinvertebrados aquáticos (Heino & Mykrä 2008; Shimano *et al.* 2013; Costa *et al.* 2014; Mendes *et al.* 2015), as comunidades seriam organizadas de acordo com os pressupostos da Teoria do Nicho, devido à sensibilidade e as exigências ecológicas das espécies de Odonata. O espaço terá poucos efeitos estruturantes sobre a comunidade, principalmente devido as conexões hidrológicas e às diferentes capacidades de dispersão das subordens de Odonata.

Não esperamos que todos os indivíduos (e.g. subordens) respondam a esses efeitos de maneira uniforme. No caso de Odonata, há diferença na capacidade de dispersão e de exigências entre subordens e até mesmo dentro da mesma subordem, conforme discutidos por Monteiro-Júnior *et al.* (2014), Oliveira-Junior *et al.* (2015) e De Marco *et al.* (2015).

Desta forma, se o ambiente realmente for o responsável por estruturar a comunidade de Odonata, uma predição importante é a de que o padrão será mais evidente para a subordem Zygoptera, devido às maiores restrições ambientais, e conseqüentemente menor capacidade de dispersão de suas espécies (principalmente para as de menor tamanho corporal) (Tscharrntke *et al.* 2002; Dutra & De Marco 2015).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Foram analisadas duas regiões da Amazônia brasileira, uma no município de Paragominas, e outra nos municípios de Santarém e Belterra, ambas no estado do Pará, Brasil (Figura 1). O município de Paragominas (1,9 Mha) localiza-se no nordeste do estado do Pará entre as coordenadas 02°59'51"S, 47°21'13"O. Apresenta precipitação pluviométrica média de 1.766mm/ano, temperatura média anual de 27°C e umidade relativa do ar de 81% (Watrín & Rocha 1992). Os municípios de Santarém e Belterra (1 Mha) (02°26'22"S, 54°41'55"O - 02°41'54"S, 54°53'18"O) situam-se no oeste desse estado, com precipitação pluviométrica média de 1.920mm/ano, temperatura média anual de 25°C e umidade relativa do ar de 86% (Nepstad *et al.* 2002). O clima predominante de Paragominas é do tipo "Af" e de Santarém e Belterra "Am" e "Amw" segundo a classificação de Köppen, caracterizados como tropical chuvoso com estação seca curta bem definida.

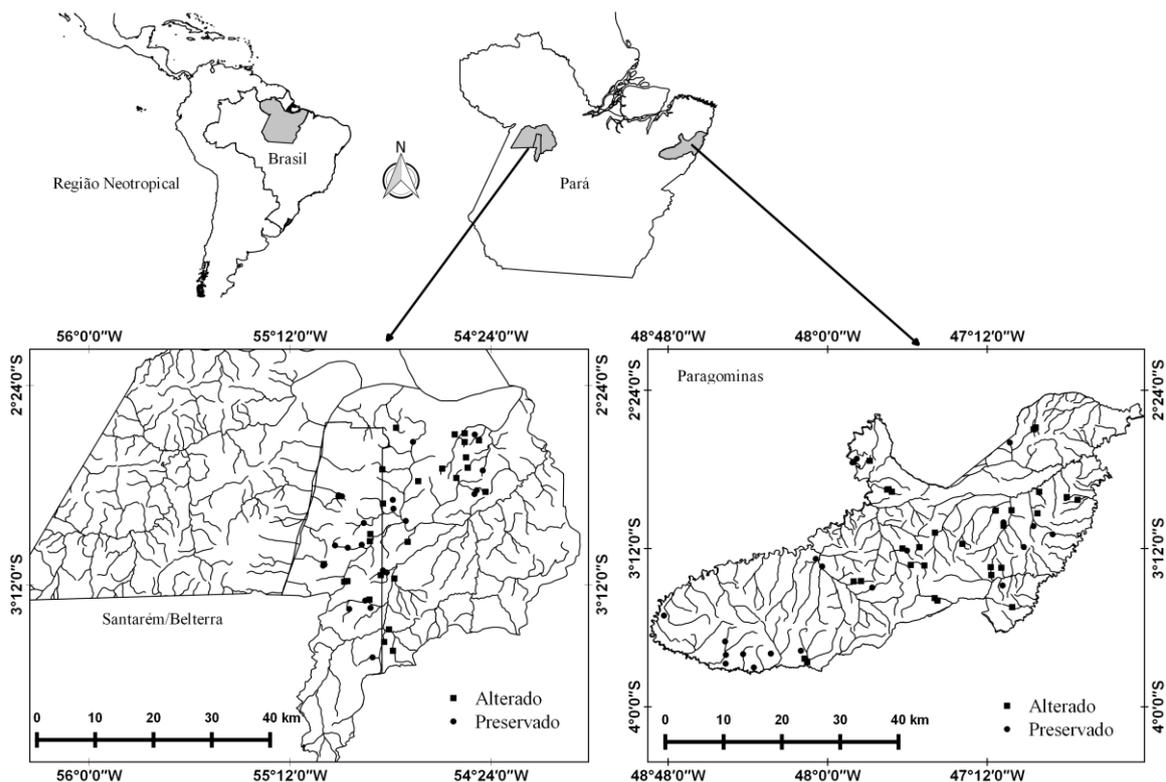


Figura 1. Rede de drenagem e igarapés amostrados nas regiões de Santarém/Belterra e Paragominas, Amazônia brasileira, Pará, Brasil. (Fonte: mapa elaborado através do programa ArcGis (ESRI 2011)).

A vegetação da região de Paragominas é classificada como floresta ombrófila densa (Velooso *et al.* 1991), e a Floresta tropical é a vegetação predominante em Santarém e Belterra, com exceção de savanas amazônicas encontradas na região noroeste do município (Feitosa *et al.* 2012). Ambas as regiões apresentam um gradiente de uso da terra (Moura *et al.* 2013), que abrange áreas alteradas que vão desde florestas secundárias (que se desenvolveram após eliminação completa) (Putz & Redford 2010), áreas de reflorestamento tipicamente de eucalipto (*Eucalyptus* sp. L'Hér.), teca (*Tectona grandis* L.) ou paricá (*Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* Huber ex Ducke) até áreas de pastagem de gado e agricultura mecanizada, tipicamente arroz e soja (*Oryza sativa* L.; *Glycine max* L.) (Gardner *et al.* 2013; Moura *et al.* 2013; Oliveira-Junior *et al.* 2015). Por outro lado, existem grandes remanescentes preservados compostos por floresta primária,

com fisionomia clímax original que nunca foi claramente derrubada (Gardner *et al.* 2013; Moura *et al.* 2013; Oliveira-Junior *et al.* 2015). Nesse contexto, o uso das duas áreas aumenta a variação ambiental e espacial do estudo, visto que, a probabilidade de aumentar o gradiente contemplado é maior.

Coleta de dados

Amostragem biológica

Foram amostrados 98 igarapés nas duas regiões no período de estiagem, sendo 50 no município de Paragominas entre junho e agosto de 2011, e 48 na região de Santarém e Belterra entre julho e agosto de 2010 (detalhe de seleção dos pontos pode ser observado em Gardner *et al.* 2013). Esse período foi escolhido porque a intensidade de precipitação durante a estação chuvosa dificulta o acesso aos locais e interfere nos padrões de atividade de adultos de Odonata (ver Corbet 1999; May 1976; 1991). Alguns estudos também já têm demonstrado que as maiores abundâncias e riqueza de espécies de larvas e adultos de Odonata ocorrem no período de estiagem (Fulan & Henry 2007; Baptista *et al.* 2001).

Foram demarcados trechos de 150 m em cada igarapé, subdivididos em 10 seções de 15 m cada, separadas por transecções margem a margem. Cada transecção foi nomeada da letra “A” à “K”, sendo a transecção “A” sempre a jusante e “K” a montante (Kaffman, 1999, Peck *et al.* 2006). Em virtude das peculiaridades de amostragens de Odonata, as seções longitudinais de 15 m foram subdivididas em três segmentos de cinco metros cada, sendo que em cada seção apenas os dois primeiros segmentos foram amostrados, compondo ao final 20 segmentos de cinco metros cada.

Medidas de temperatura e umidade do ar foram mensuradas em local sombreado próximo de cada igarapé (trecho de 150 m). As coletas foram realizadas impreterivelmente

entre as 10 e 14h, quando os raios solares alcançavam o canal do igarapé. Essas condições mínimas eram necessárias para garantir que todos os grupos de Odonata (conformadores, heliotérmicos e endotérmicos) estivessem ativos no momento da coleta (May 1976; 1991; De Marco & Resende 2002). Os indivíduos adultos foram coletados com uso de uma rede entomológica (40 cm Ø, 65 cm de profundidade e cabo de alumínio com 90 cm de comprimento) seguindo o protocolo de coleta usado em Ferreira-Peruquetti & De Marco (2002), e para o acondicionamento dos mesmos seguiu-se o protocolo descrito em Lencioni (2006).

Para a identificação dos espécimes coletados foram utilizadas chaves taxonômicas e guias ilustrados especializados (Borror 1945; Belle 1988; 1996; Garrison 1990; Lencioni 2005; 2006; Garrison *et al.* 2006; Garrison *et al.* 2010), comparando-os com material testemunho da coleção do Museu de Zoologia da Universidade Federal do Pará, Brasil. Após a identificação, todos os exemplares foram depositados como material testemunho na mesma Coleção.

Preditores ambientais

Desenvolvido por Nessimian *et al.* (2008), o Índice de Integridade do Habitat (IIH) (ANEXO 1) foi utilizado para mensurar a integridade de cada igarapé. Esse índice é constituído por 12 itens que descrevem as condições ambientais dos igarapés, avaliando visualmente as seguintes características: padrão de uso da terra adjacente à vegetação ribeirinha; largura da mata ciliar e seu estado de preservação; estado da mata ciliar dentro de uma faixa de 10 m ao redor do igarapé; condição do canal quanto ao tipo de sedimento e presença de dispositivos de retenção; estrutura e desgaste dos barrancos marginais; caracterização do leito quanto ao substrato, vegetação aquática, detritos, e disposição das áreas de corredeiras, poções e meandros. Cada item é composto de quatro a seis

alternativas. Essas alternativas estão ordenadas de forma a representar sistemas cada vez mais íntegros, sendo o valor do índice variável entre 0 (menos íntegro) e 1 (mais íntegro). Este índice está diretamente relacionado com o grau de conservação ambiental e tem sido utilizado com sucesso em outros estudos que avaliaram a integridade de sistemas aquáticos (Pereira *et al.* 2012; Monteiro-Júnior *et al.* 2013; 2014; Giehl *et al.* 2014; Oliveira-Junior *et al.* 2015).

O protocolo de avaliação ambiental de Peck *et al.* (2006) denominado *Field Operations Manual for Wadeable Streams – FOMWS*, e fatores físico-químicos da água foram utilizados para mensurar os preditores ambientais em cada igarapé, garantindo em ambas as áreas, uma padronização para mensuração das condições ambientais. Esse protocolo descreve como quantificar um conjunto de métricas de habitat físicos quantitativos, tais como vegetação ripária, impactos humanos não relacionados à vegetação ripária e variáveis de estrutura do canal de igarapés. Para cada categoria as seguintes variáveis preditoras foram utilizadas: (i) Vegetação Ripária: média de dossel do canal, dossel árvores grandes, ervas rasteira, solo exposto e média cobertura total; (ii) Impacto humano: proximidade com construção, rodovia, lixo, cultura, silvicultura e proximidade de impacto total; (ii) Estrutura do canal: largura molhada, altura do leito sazonal, ângulo das margens, macrófitas, número de madeira no canal (>60 cm de diâmetro e 5 m de comprimento), vegetação pendurada, imersão canal, declividade trecho, sinuosidade trecho, profundidade seção e vazão. Este protocolo apresenta um conjunto de métricas ambientais (e.g. abertura do dossel, largura, profundidade e impacto humano) que têm sido apontadas como importantes na estruturação das comunidades de Odonata. Todas essas métricas foram calculadas utilizando os procedimentos descritos por Kaufmann *et al.* (1999).

Em cada igarapé, com o uso de uma sonda multiparametros Horiba® modelo U-51, foi mensurado cinco descritores físico e físico-químicos da água: condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$), pH, oxigênio dissolvido (mg/L), sólidos totais dissolvidos e temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$).

Preditores espaciais

Variáveis espaciais foram geradas através da técnica de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM) (Borcard & Legendre 2002). A PCNM foi baseada em uma matriz de distância euclidiana entre os pontos amostrados, onde essa matriz de distância é submetida à uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), e os autovetores com autovalores positivos são extraídos para serem usados nas análises a posteriori. Estes autovetores, usualmente chamados de filtros espaciais (Diniz-Filho & Bini 2005) foram utilizados como nossas variáveis espaciais predictoras, totalizando ao final, cinco filtros espaciais.

Análise dos dados

Para evitar problemas de multicolinearidade entre as variáveis ambientais (métricas de Peck *et al.* 2006 e variáveis físico-químicas da água) foram realizadas matrizes de correlação de Pearson entre elas. Quando a correlação foi igual ou superior a 0,70 entre duas variáveis, selecionamos para análise aquela que tem importância registrada para o grupo (Ferreira *et al.* 2014). Um procedimento de seleção (*forward stepwise*) foi utilizado para selecionar o modelo de variáveis ambientais (conjunto de 239 variáveis) que melhor explica a variação na composição da comunidade de Odonata, Anisoptera e Zygoptera.

Para verificar a distinção entre as categorias de conservação, os valores dos 12 itens do IIIH que descrevem as condições ambientais foram sumarizados pela Análise de

Componentes Principais (PCA). Para determinar quais componentes principais seriam retidos para análise foi utilizada a aleatoriedade obtida pelo modelo de *Broken-stick* (Jackson 1993). Para testar se as categorias de conservação foram significativamente distintas foi realizado um Teste *t* de Student ($p < 0.05$) com os escores gerados pela PCA. O papel potencial de cada categoria de conservação foi obtido através de um teste complementar, a Análise Multivariada Permutacional da Dispersão (PERMDISP= P_{perm}), com base na distância das amostras em relação à média do grupo (Anderson 2006).

Para as variáveis ambientais foi realizada uma PCA (Análise de Componentes Principais), com medida de distância Euclidiana (matriz de correlação), para obtenção do eixo mais significativo. Todas as variáveis ambientais, exceto pH, foram padronizadas para homogeneizar as escalas das diferentes unidades usadas para mensurar cada variável (Clarke & Gorley 2006). Para determinar quais componentes principais seriam retidos para análise foi utilizada a aleatoriedade obtida pelo modelo de *Broken-stick* (Jackson 1993; Peres-Neto *et al.* 2003).

Para relacionar a composição de espécies nos ambientes, uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) foi utilizada, para obtenção do eixo mais significativo. A medida de dissimilaridade utilizada nessa análise foi o Índice de Bray-Curtis a partir de uma matriz logaritimizada ($\log+1$) (Legendre & Legendre 1998). Posteriormente, uma regressão linear simples dos valores desses eixos foi realizada para avaliar a influência do ambiente sobre a composição.

Para testar diferenças significativas na composição de espécies entre as duas categorias de conservação dos igarapés (preservado e alterado), foi utilizada uma análise multivariada de variância permutacional (PERMANOVA), com 9,999 repetições. A PERMANOVA não pressupõe normalidade ou homocedasticidade e permite testar as

interações entre os fatores. No entanto, os resultados significativos com a PERMANOVA podem indicar diferenças tanto devido à dissimilaridade entre grupos como à variação da dispersão dentro dos grupos (Anderson & Walsh 2013).

Para avaliar a importância relativa das variáveis ambientais e espaciais sobre a estrutura da comunidade de espécies de Odonata foi utilizada uma análise de redundância parcial (pRDA) (Peres-Neto & Legendre 2010). Antes da análise de pRDA, os dados de densidade foram transformados de acordo com o método de Hellinger (Legendre & Gallagher 2001). Esse método é indicado para preservar a distância euclidiana entre as unidades amostrais em um espaço n-dimensional, bem como para controlar o problema da ausência de linearidade entre os dados brutos de abundância (Legendre & Gallagher 2001; Peres-Neto *et al.* 2006). A variação total explicada pela pRDA é particionada entre as contribuições dos preditores, exclusivamente (a) e (c), e conjuntamente (b) (Borcard *et al.* 1992). Neste caso, a variação na estruturação das comunidades será particionada em: i) espaço “puro” (a), a parte da variação que é explicada apenas pela estrutura espacial, independentemente dos preditores ambientais, ii) ambiente “puro” (c), a parte explicada apenas pelas características ambientais, não compartilhadas com os preditores espaciais. A variação explicada conjuntamente por ambiente e espaço é representada em (b). Existe ainda uma fração ou resíduo (d) não explicada nem pelos preditores ambientais nem espaciais (Borcard *et al.* 1992). Esta análise é robusta na presença de variáveis colineares nas tabelas de dados exploratórios, não havendo a necessidade de estas serem removidas para os testes (Peres-Neto & Legendre 2010; Peres-Neto *et al.* 2006).

Todas as análises foram realizadas pelas rotinas do programa R (R Development Core Team 2011), utilizando os pacotes *vegan* e *MASS*.

RESULTADOS

Descrição da comunidade de Odonata

Foram coletados 3.588 espécimes de Odonata, distribuídos em 11 famílias, 49 gêneros e 133 espécies. A subordem Zygoptera contribuiu com 2.415 indivíduos, distribuídos em oito famílias (Calopterygidae, Coenagrionidae, Dicteriidae, Megapodagrionidae, Perilestidae, Polythoridae, Protoneuridae e Pseudostigmatidae), 20 gêneros e 71 espécies. Anisoptera contribuiu com 1.173 indivíduos, distribuído em três famílias (Aeshnidae, Gomphidae e Libellulidae), 29 gêneros e 62 espécies (APÊNDICE 1).

Para Zygoptera, Calopterygidae foi a família mais abundante com 696 espécimes (Figura 2); espécies de *Mnesarete* foram as mais abundantes (n= 521), seguido por *Argia* (n= 438) e *Epipleoneura* (n= 351). Enquanto que de Anisoptera, Libellulidae foi mais abundante, apresentando 1.154 espécimes (Figura 2); as espécies de *Erythrodiplax* (n= 552), *Oligoclada* (n= 167) e *Diastatops* (n= 114) foram as mais abundantes (APÊNDICE 1).

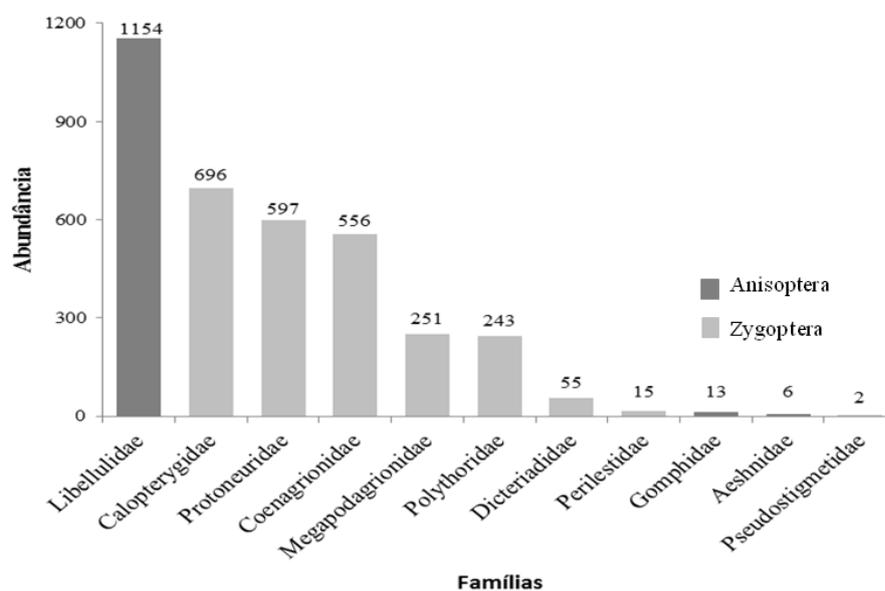


Figura 2. Abundância absoluta das famílias de Odonata (Zygoptera e Anisoptera), amostradas em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil.

Características abióticas dos igarapés

Os valores do IIH variaram de 0,15 à 0,99 (APÊNDICE 2); os 98 igarapés foram classificados em duas categorias arbitrárias de condições ambientais: alterados (0,15 - 0,69; 55 igarapés) e preservados (0,70 - 0,99; 43 igarapés) (Figura 3A). A separação dos igarapés em duas categorias de conservação foi significativa ($T = 13,292$; $gl = 96$; $p < 0,001$) (Figuras 3 A, B).

A associação dos dois eixos da PCA representou 58,23% da variação ambiental. Foi analisado apenas o primeiro eixo, uma vez que o segundo não apresentou valor observado maior que o valor estimado pelo *Broken-stick* (tal procedimento foi adotado sempre que essa situação se apresentou). Este primeiro eixo explicou sozinho 45,04% dos nossos resultados (autovalor = 5,40). Nesta análise foi observado que houve uma separação das amostras por categorias de conservação. Os igarapés preservados apresentaram relação positiva com a integridade ambiental, agrupando-se em direção aos maiores valores para largura e estado de preservação da mata ciliar (Figura 3A). Os igarapés alterados apresentaram perda significativa e mudanças no estado de preservação da mata ciliar ripária, desta forma, pode-se observar um agrupamento dos mesmos negativamente associados a integridade desta vegetação (Tabela 1, Figura 3A).

Como subsidio para tal explicação dos agrupamentos, pode-se observar que as variáveis que mais contribuíram para a formação do primeiro eixo estão estritamente relacionadas a estrutura física da vegetação ripária. Tais variáveis relacionam-se negativamente com o nível de conservação destes ambientes, sendo elas: largura da mata ciliar (LCM), estado de preservação da mata ciliar (EPMC) e estado da mata ciliar dentro de uma faixa de 10 m (EMC10) (Tabela 1, Figura 3A).

Tabela 1. Os 12 itens do Índice de Integridade do Habitat (IIH) que descrevem as condições ambientais dos igarapés amostrados em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil e suas correlações com os Eixos 1 e 2 da Análise de Componentes Principais (PCA).

Variáveis do Índice de Integridade do Habitat (IIH)	Loadings	
	Eixo 1	Eixo 2
Padrão de uso da terra além da zona de vegetação ribeirinha (PUTZVR)	0,028	0,087
Largura da mata ciliar (LMC)	0,141	0,033
Estado de preservação da Mata Ciliar (EPMC)	0,133	0,013
Estado da mata ciliar dentro de uma faixa de 10 m (EMC10)	0,133	0,012
Dispositivos de retenção (DR)	0,079	0,059
Sedimentos no canal (SC)	0,083	0,104
Estrutura do barranco do rio (EBR)	0,038	0,231
Escavação sob o barranco (ESB)	0,081	0,040
Leito do rio (LR)	0,008	0,262
Áreas de corredeiras e poções ou meandros (ACPM)	0,067	0,100
Vegetação aquática (VA)	0,085	0,058
Detritos (D)	0,123	0,001
Autovalores	5,405	1,582
<i>Broken-stick</i>	5,404	6,987

* Valores em negrito representam as variáveis que mais contribuíram para a formação do Eixo 1 ($\geq 0,13$)

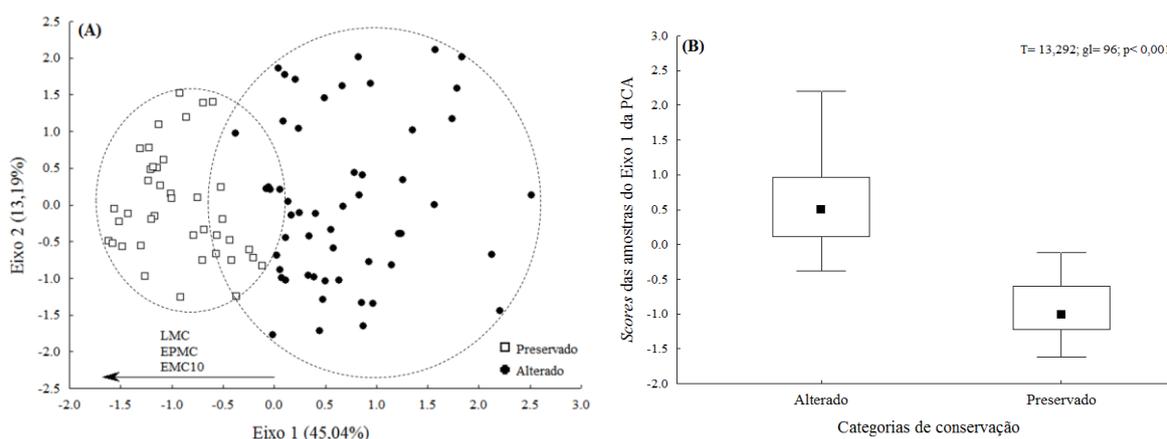


Figura 3. (A) Ordenação das variáveis ambientais (valores dos 12 itens do Índice de Integridade do Habitat (IIH)); (B) relação entre os *scores* das amostras do Eixo 1 da ordenação (PCA) e níveis de conservação (preservado e alterado) dos igarapés amostrados em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil. (LMC=largura da mata ciliar; EPMC=estado de preservação da mata ciliar; EMC10=estado de preservação da mata ciliar dentro de uma faixa de 10 m).

Em termos de dispersão, em relação ao centroide de cada agrupamento, os grupos diferem em termos de heterogeneidade ambiental ($F= 16,134$; $P_{\text{perm}}= 0,001$). Locais alterados foram mais heterogêneos do que os preservados, indicando que ambientes alterados apresentam em média 0,23 de variação ambiental a mais do que ambientes preservados.

Influência das variáveis ambientais sobre a composição de espécies

As variáveis que explicaram a distinção entre os pontos amostrais e de suas respectivas odonofauna em duas regiões da Amazônia Oriental foram, principalmente: IIIH, Condutividade, Média de cobertura de dossel, Construção, Impacto total, Vazão e Profundidade. Os igarapés amostrados apresentaram a seguinte variação ambiental: 1) IIIH (0,15 à 0,99), 2) Condutividade (7,00 à 76,20 μS), 3) Média de cobertura de dossel (0,00 à 100,00 %), 4) Construção (0,00 à 0,63 %), 5) Impacto total (0,00 à 2,73 %), 5) Vazão (0,01 à 1,45 m^3/s) e 6) Profundidade (5,76 à 86,89 cm) (APÊNDICE 2).

A associação dos dois eixos da PCA representou 46,56% da variação ambiental (modelo selecionado para **Odonata**). Foi analisado apenas o primeiro eixo, uma vez que o segundo eixo não apresentou valor observado maior que o valor estimado pelo *Brokenstick*. O primeiro eixo explicou sozinho 25,38% dos resultados (autovalor= 2,02). Nesta análise foi observado que houve uma separação das amostras por níveis de conservação (Figura 4A). As variáveis que mais contribuíram para a formação do primeiro eixo estão estritamente relacionadas à estrutura física da vegetação ripária e do canal. Sendo que Média de Cobertura de Dossel relaciona-se negativamente com o nível de conservação destes ambientes, e Vazão positivamente (Figura 4A).

A **composição** de espécies de **Odonata** diferiu entre as duas categorias de conservação dos igarapés (preservados e alterados) (PERMANOVA, pseudo F= 10,323; p= 0,001) (Figura 4B). Das 134 espécies coletadas, 22 ocorrem apenas em igarapés preservados e 49 apenas em igarapés alterados. Igarapés preservados e alterados compartilham 63 espécies. As variáveis ambientais apresentaram efeito sobre variação na composição de espécies da comunidade de Odonata ($r^2= 0,110$; p= 0,001) (Figura 4C).

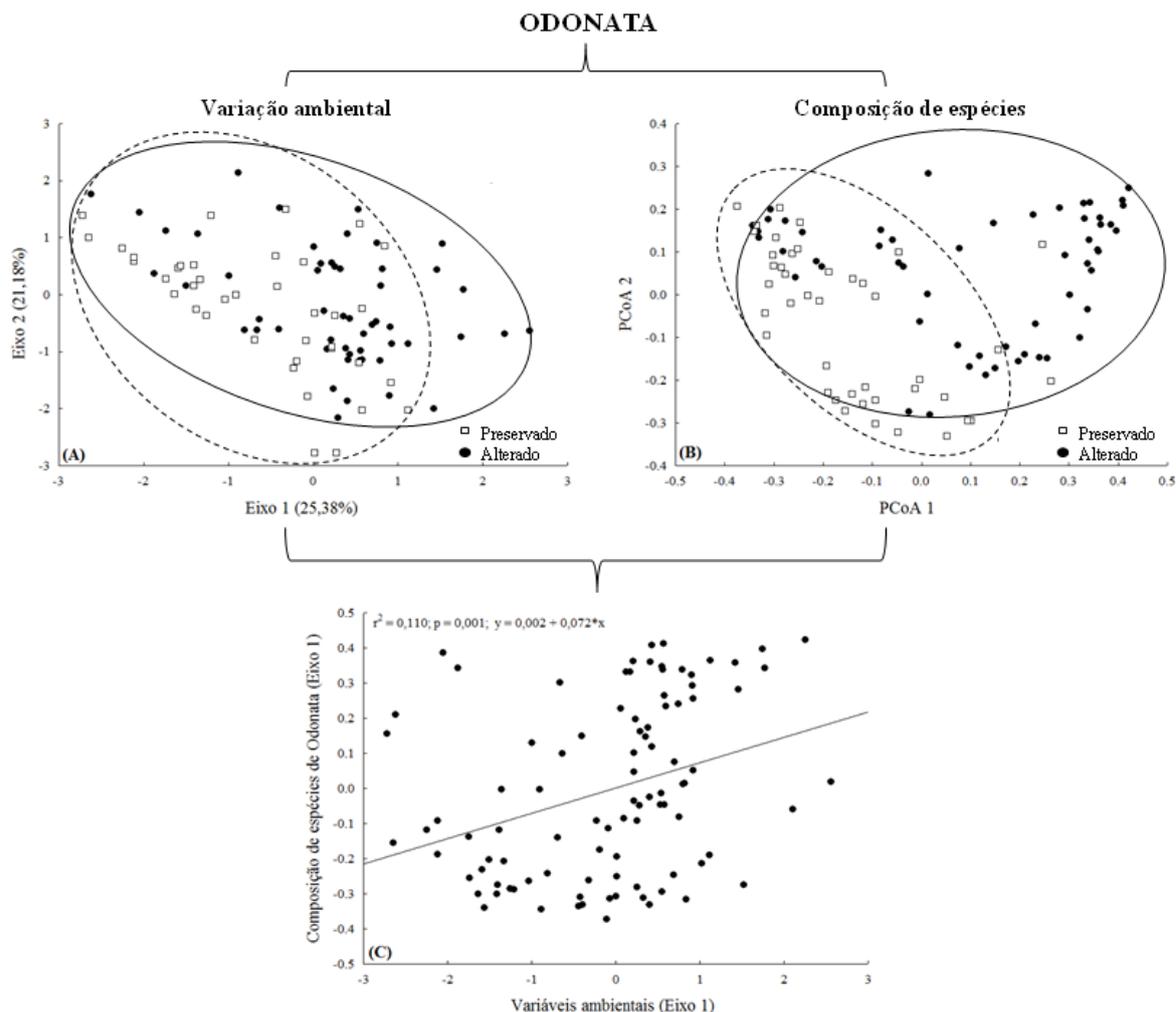


Figura 4. (A) Variação ambiental; (B) composição de espécies e (C) relação entre variação ambiental (Eixo I da PCA) e composição de espécies de Odonata (Eixo I da PCoA) em igarapés de duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil.

Avaliando separadamente por subordem, para **Anisoptera**, a associação dos dois eixos da PCA representou 48,15% da **variação ambiental** (modelo selecionado). Foi analisado apenas o primeiro eixo, uma vez que o segundo eixo não apresentou valor observado maior que o valor estimado pelo *Broken-stick*. O primeiro eixo explicou sozinho 29,33% dos nossos resultados (autovalor= 2,34). Nesta análise foi observado que houve uma separação das amostras por níveis de conservação (Figura 5A). As variáveis que mais contribuíram para a formação do primeiro eixo estão estritamente relacionadas a integridade dos igarapés. Tais variáveis relacionam-se negativamente com o nível de

conservação destes ambientes, sendo elas: Porcentagem de Construção, Estrada e Impacto Total (Figura 5A).

A **composição** de espécies de **Anisoptera** diferiu significativamente entre as diferentes categorias de conservação dos igarapés (PERMANOVA, pseudo F= 7,110; p= 0,001) (Figura 5B). A variação ambiental afeta significativamente a variação da composição de espécies da comunidade de Anisoptera ($r^2= 0,065$; p= 0,029) (Figura 5C).

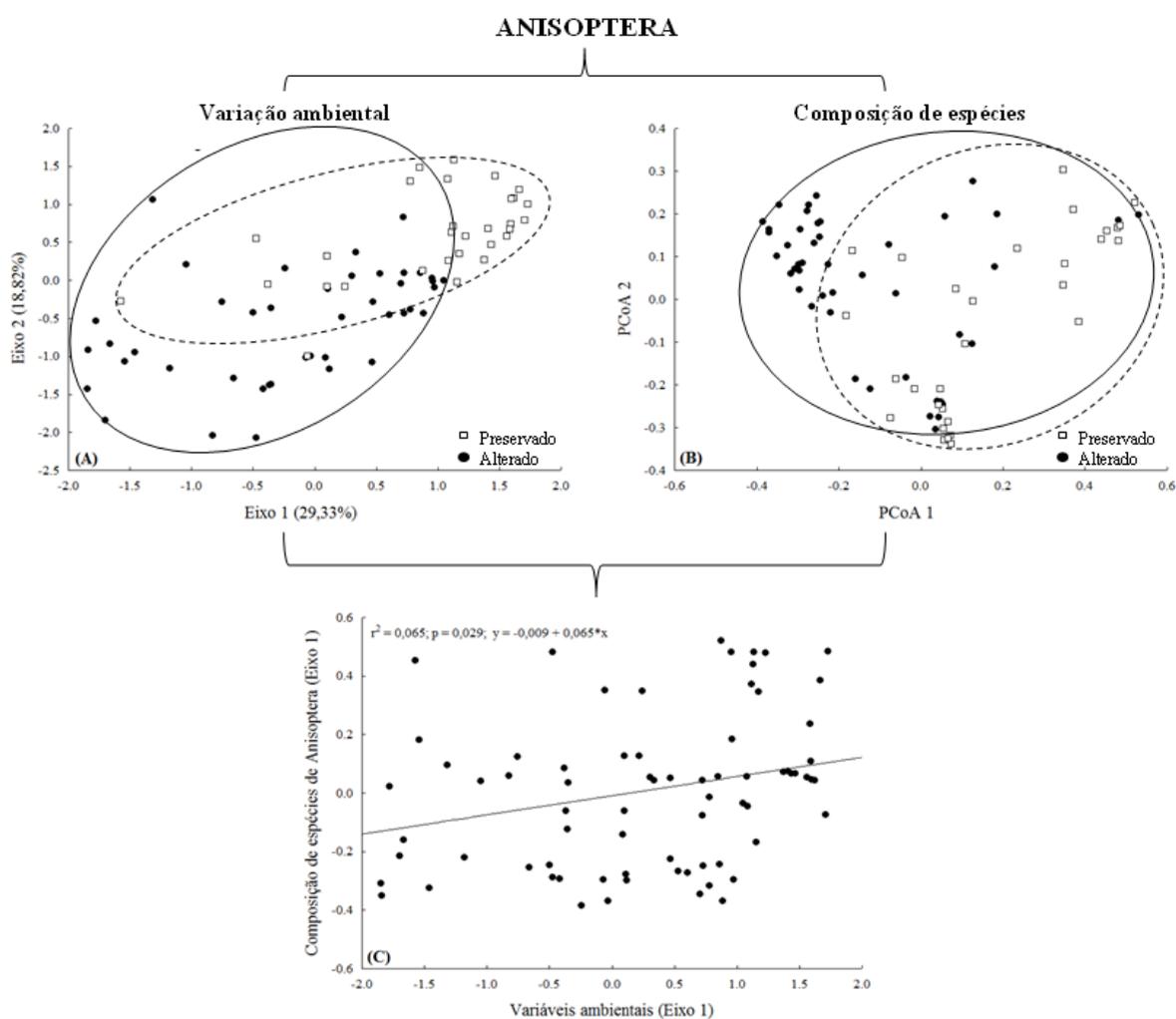


Figura 5. (A) Variação ambiental; (B) composição de espécies e (C) relação entre variação ambiental (Eixo I da PCA) e composição de espécies de Anisoptera (Eixo I da PCoA) em igarapés de duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil.

Para **Zygoptera**, a associação dos dois eixos da PCA representou 49,54% da **variação ambiental** (modelo selecionado). Foi analisado apenas o primeiro eixo. O

primeiro eixo explicou sozinho 28,93% dos nossos resultados (autovalor = 2,03). Nesta análise foi observado que houve uma separação das amostras por níveis de conservação (Figura 6A). As variáveis que mais contribuíram para a formação do primeiro eixo estão estritamente relacionadas a estrutura física da vegetação ripária e do canal. Sendo que a Média de Cobertura de Dossel relaciona-se negativamente com o nível de conservação destes ambientes, e Condutividade positivamente (Figura 6A).

A **composição** de espécies de **Zygoptera** diferiu significativamente entre as diferentes categorias de conservação dos igarapés (PERMANOVA, pseudo F= 7,937; p= 0,001) (Figura 6B). As variáveis ambientais apresentaram efeito significativo sobre variação na composição de espécies da comunidade de Zygoptera ($r^2= 0,410$; $p < 0,001$) (Figura 6C).

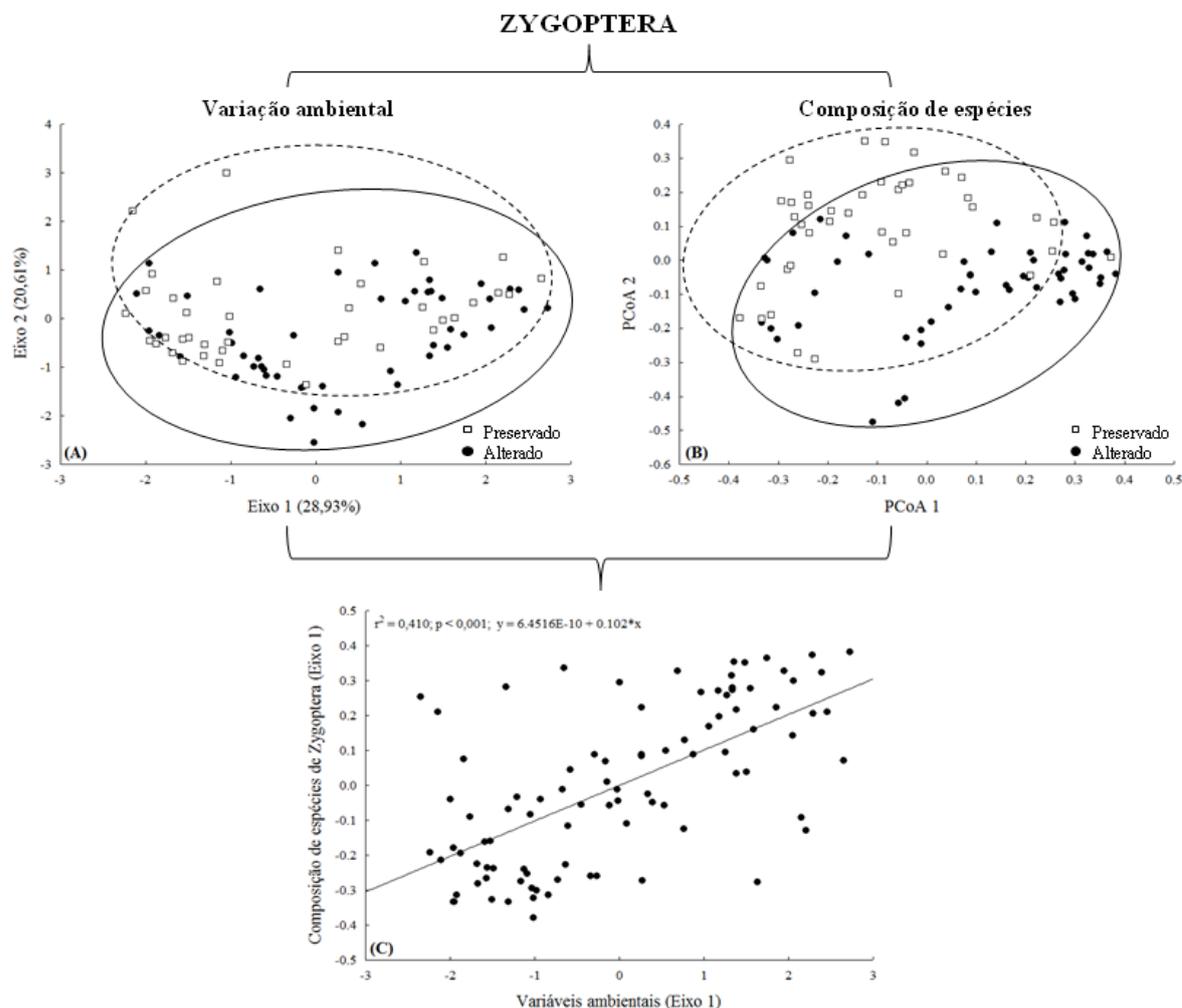


Figura 6. (A) Variação ambiental; (B) composição de espécies e (C) relação entre variação ambiental (Eixo I da PCA) e composição de espécies de Zygoptera (Eixo I da PCoA) em igarapés de duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil.

Ambiente e espaço afetando as comunidades de Odonata

Considerando todos os ambientes, 22% da variância na **composição da comunidade de Odonata** foi explicada exclusivamente por fatores ambientais (fração [a]), enquanto que nenhuma porcentagem foi explicada exclusivamente por fatores espaciais (fração de [c]) (Tabela 2). Considerando apenas os ambientes **preservados**, 23% da variância foi explicada exclusivamente por fatores ambientais (fração [a]), enquanto que a relação com os processos espaciais não foi significativa (fração de [c]) (Tabela 2). Considerando apenas os ambientes **alterados**, 26% da variância foi explicada exclusivamente por fatores ambientais (fração [a]) e 1% foi explicado exclusivamente por fatores espaciais (fração de [c]) (Tabela 2).

Considerando apenas a comunidade de **Anisoptera** em todos ambientes, 15% da variância na composição da comunidade foi explicada exclusivamente por fatores ambientais (fração [a]). Fatores exclusivamente espaciais (fração [c]) não explicam a variação dessa comunidade (Tabela 2). Considerando apenas os ambientes **preservados**, a variância na composição não é explicada nem por fatores ambientais (fração [a]) nem por fatores espaciais (fração de [c]). Considerando apenas os ambientes **alterados**, aproximadamente 22% da variância na composição da comunidade de Anisoptera pode ser explicada exclusivamente por fatores ambientais (fração [a]). Fatores exclusivamente espaciais (fração [c]) não explicam a variação dessa comunidade (Tabela 2).

Para **Zygoptera**, aproximadamente 18% da variância na composição foi explicada exclusivamente por fatores ambientais (fração [a]), enquanto que nenhuma porcentagem foi explicada exclusivamente por fatores espaciais (fração de [c]). Considerando apenas os

ambientes **preservados**, 23% da variância foi explicada exclusivamente por fatores ambientais (fração [a]), enquanto que nenhuma porcentagem foi explicada exclusivamente por fatores espaciais (fração de [c]). Considerando apenas os ambientes **alterados**, aproximadamente 19% da variância na composição da comunidade de Zygoptera pode ser explicada exclusivamente por fatores ambientais (fração [a]). Fatores exclusivamente espaciais (fração [c]) não explicam a variação dessa comunidade (Tabela 2).

Tabela 2. Partição da variação usando matriz de abundância de espécies de Odonata, Anisoptera e Zygoptera amostradas em: todos os ambientes, apenas preservados e apenas alterados, em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil. Ambiental [a]; Compartilhado [b]; Espacial [c]; Variação residual [d].

Ordem/Subordens	Todos os ambientes		Preservados		Alterados	
	R ²	P	R ²	P	R ²	p
Odonata						
Ambiental [a]	0,223	<0,001	0,225	<0,001	0,258	<0,001
Compartilhado [b]	0,010		0,088		0,001	
Espacial [c]	-0,001	0,529	-0,007	0,554	0,009	0,314
Variação residual [d]	0,767		0,695		0,732	
Anisoptera						
Ambiental [a]	0,155	<0,001	0,023	0,419	0,222	<0,001
Compartilhado [b]	0,009		-0,053		0,002	
Espacial [c]	-0,005	0,688	0,114	0,147	0,002	0,467
Variação residual [d]	0,841		0,915		0,774	
Zygoptera						
Ambiental [a]	0,183	<0,001	0,233	<0,001	0,189	<0,001
Compartilhado [b]	0,015		0,099		-0,001	
Espacial [c]	-0,005	0,741	-0,018	0,628	-0,009	0,632
Variação residual [d]	0,806		0,686		0,820	

DISCUSSÃO

Demonstramos que os Odonata estão associados às condições ambientais dos ecossistemas aquáticos na Amazônia Oriental, corroborando nossa hipótese de que a estruturação das

comunidades locais responde, majoritariamente, a fatores ambientais (e.g. estrutura da vegetação ripária, impactos humanos e variáveis físico-químicas).

A composição de espécies manteve-se distinta entre igarapés preservados e alterados. A variação na composição das comunidades de Odonata nos diferentes níveis de conservação pode estar diretamente relacionada às alterações na mata ciliar que, segundo Voelz & McArthur (2000), podem refletir diretamente na estruturação das comunidades. Em ambientes aquáticos, alterações ambientais moderadas podem aumentar o número de não-nativo ou de espécies tolerantes à perturbação, pois aumentam a exposição desses ambientes à luz solar, favorecendo assim a presença de Anisoptera, dada a sua precisa termorregulação (May 1991). Já os Ambientes mais degradados tendem a afetar a composição de Zygoptera, resultando na homogeneização da assembleia (Carvalho *et al.* 2013). Espécies de Zygoptera normalmente vivem em regiões tropicais, em pequenos riachos cobertos por densa vegetação (De Marco *et al.* 2015; Oliveira-Junior *et al.* 2015). Visto que são organismos pequenos, delicados e têm corpos delgados, a sua elevada razão superfície/volume provavelmente os tornam suscetíveis ao superaquecimento e desidratação. Assim, eles são restritos a ambientes sombreados, que tendem a ser mais preservados (Juen & De Marco 2011). Indivíduos com corpos pequenos, como é o caso da maioria dos Zygoptera, devem ser mais sensível à variação ambiental por causa de suas restrições ecofisiológicas (Corbet & May 2008) ou da alta especialização de habitat. Os Anisoptera são heliotérmicos e voadores, e sua abundância é altamente dependente da luz solar incidente (Remsburg *et al.* 2008), que eles usam para a termorregulação (Resende, 2010; Calvão *et al.* 2013). Desta forma, muitas espécies de Anisoptera evitam áreas sombreadas e conseqüentemente sua abundância diminuiu com o aumento do sombreamento da vegetação (Ward & Mill 2005; Remsburg *et al.* 2008).

No contexto de metacomunidades, pesquisas recentes têm demonstrado que as comunidades locais são estruturadas por fatores ambientais e processos espaciais (Chase & Bengtsson 2010; Cottenie 2005; Leibold *et al.* 2004). Porém, nossos resultados demonstraram que apenas os fatores ambientais são importantes para explicar a variação na composição tanto da comunidade de Odonata quanto das comunidades das subordens Anisoptera e Zygoptera analisadas separadamente.

A estruturação de comunidades locais de insetos aquáticos realmente tem sido muitas vezes explicada pelo balanço entre processos espaciais e fatores ambientais locais (Costa *et al.* 2014; Siqueira *et al.* 2012; Shimano *et al.* 2013), no entanto o último tem sido considerado o mais importante para essa estruturação (Costa *et al.* 2014; Landeiro *et al.* 2012). O predomínio da influência de fatores ambientais locais sugere que os mecanismos preditos pela Teoria do Nicho tem um papel mais importante do que aqueles preditos pela Teoria Neutra para explicar a estruturação de comunidade de insetos aquáticos em pequenos igarapés da Amazônia Oriental. Embora alguns estudos tenham mostrado que os fatores de paisagem, tais como a geologia e área de superfície ou geográficas (latitude, distância entre locais de amostragem) são tão importantes como, por exemplo, as características físico-químicas da água (Corkum 1989; Lammert & Allan 1999), no presente estudo essas variáveis tiveram menor poder de explicação. Desta forma, com base no modelo preditivo de distribuição de espécies “*Species sorting*” pode-se afirmar que estrutura da comunidade local de Odonata pode estar sendo determinada pela heterogeneidade do ambiente, agindo como um filtro na distribuição das espécies em um habitat adequado, através da disponibilidade de recursos necessários às espécies. Nesse contexto, a dispersão seria indispensável para a composição local das espécies, uma vez que elas se estabelecem em condições adequadas de gradiente ambiental para sua sobrevivência (Leibold *et al.* 2004).

Estudos sobre metacomunidades têm mostrado que uma grande porcentagem da variabilidade permanece sem explicação (Göthe *et al.* 2013; Nabout *et al.* 2009; Schulz *et al.* 2012). Os igarapés são ecossistemas muito dinâmicos, apresentando uma forte variação estocástica (Death 2002), e como não consideramos as interações bióticas, uma grande porcentagem de variabilidade não explicada já podia ser esperada. Uma boa porcentagem dessa variância é devido a outros fatores (e.g. competição, seleção sexual), como variáveis ambientais não medidas no local ou estruturas espaciais que foram perdidas por exigir funções mais complexas para serem descritas (Borcard *et al.* 2011).

Em nossos resultados nenhum dos conjuntos de dados explicaram mais de 26% da variabilidade na composição tanto para Odonata quanto por subordem separadamente (Zygoptera e Anisoptera), em todos os ambientes (preservados e alterados). Essa porcentagem de explicação é maior que a encontrada por Costa *et al.* (2014) avaliando comunidades de Ephemeroptera em riachos de São Paulo, Brasil (17%), maior do que as registradas para Bactérias, Fitoplâncton e Peixes (11%, 7% e 6% respectivamente) em riachos do Quebec no Canadá (Beisner *et al.* 2006) e ao encontrado para Fitotelmatas (14%) em uma região da Mata Atlântica, no Brasil (Schulz *et al.* 2012). Nossos resultados corroboraram com os encontrado por Mendes *et al.* (2015) que avaliou larvas de Odonata em riachos no Cerrado, no qual demonstraram que o ambiente foi o principal fator estruturador da comunidade de Zygoptera (29%). Corroboram também com os obtidos por Heino & Mykrä (2008), Costa *et al.* (2014) e Shimano *et al.* (2013), os quais também mostram que uma parcela maior da variabilidade na composição de Ephemeroptera é afetada basicamente por fatores ambientais locais, evidenciando a importância desses na estruturação das comunidades de insetos aquáticos. Em riachos da Europa Central, Feld & Hering (2007) observaram que 22% da variação na comunidade de macroinvertebrados bentônicos é explicada por variáveis ambientais.

Um grande número de espécies de Odonata são estenotópicas, o que as tornam altamente dependentes de condições locais (McPeck 2008). Adicionalmente, o modo e a via de dispersão têm um grande impacto na organização das metacomunidades (Landeiro *et al.* 2011). Desta forma, o fato dos fatores ambientais terem refletido principalmente na estruturação da comunidade de Zygoptera, e menos na de Anisoptera pode ser explicado pela baixa capacidade de dispersão das espécies de menor tamanho corporal, como as encontradas geralmente na subordem, tornando-as mais dependentes das condições locais (e.g. variáveis físicas e químicas da água (condutividade), estrutura do canal e da cobertura vegetal) e fazendo com que elas discriminem e selecionem somente um recurso no ambiente, conseqüentemente especialistas de habitat, que propiciam condições específicas para sua sobrevivência (Tschardt *et al.* 2002). Um bom exemplo de especialização de habitat pode ser observado em *Chalcopteryx*: as fêmeas precisam de um habitat específico para oviposição e, portanto, só são encontrados em ambientes preservados (Resende 2010). Isto contrasta com outros estudos investigando a influência das características do habitat sobre comunidades de Odonata, no qual foi identificado que algumas espécies apresentam associações particulares à tipos de habitat específicos (Clark & Samways 1996; Schindler *et al.* 2003). Em riachos da Grécia, as variáveis ambientais locais também desempenharam papel mais importante na variação de Heteroptera do que a posição geográfica, sendo essa diferença também atribuída a baixa capacidade de dispersão desse grupo (Karaouzas & Gritzalis 2006).

Espécies de Zygoptera são sensíveis às variações ambientais por restrições ecofisiológicas (Juen & De Marco 2011). Muitas vezes a quantidade de floresta, especialmente dentro de uma faixa de 400 m em torno do corpo d'água, pode ter um efeito negativo (quando ausente) sobre espécies adultas de pequeno tamanho corporal (ex. *Telebasis* e *Oxyagrion*) (Pither & Taylor 1998). Por serem conformadores termais, os

mesmos apresentam alta condundância térmica associada ao tamanho do corpo. Assim a temperatura corporal irá variar de acordo com a radiação solar do ambiente (Heirinch 1993; Mendes *et al.* 2015). A maior parte de espécies de Zygoptera em ambientes tropicais é associada às áreas sombreadas, pois apresentam uma alta razão entre a superfície e o volume corporal que as tornam vulneráveis ao superaquecimento pela exposição constante à irradiação solar e à perda excessiva de água (Juen & De Marco 2011; Paulson 2006). Nesse contexto, áreas que apresentam pouca vegetação (áreas mais abertas) podem se tornar barreiras de difícil transposição para os indivíduos do grupo (Paulson 2006; Carvalho *et al.* 2013; Dutra & De Marco 2015).

Muito embora os Anisoptera sejam mais tolerantes às diferentes condições ambientais (Tscharntke *et al.* 2002), ainda existe uma clara influência do componente ambiental sobre a estruturação dessa comunidade quando considerado todos os ambientes ou apenas os alterados. Para ambientes preservados nem o ambiente e nem o espaço influenciaram a composição de Anisoptera. Indivíduos maiores (como os encontrados dentro dessa subordem) tendem a apresentar mecanismos homeostáticos mais eficientes e maior mobilidade e, por isso, tendem a tolerar condições ambientais mais diversificadas e alcançar regiões mais distantes de suas regiões de origem (Tscharntke *et al.* 2002), assim, não seria esperado que espécies com tais características apresentassem relações muito específicas com ambiente e com o espaço. Mudanças na paisagem podem estar aumentando o número de Anisoptera oportunistas (ex. *Diastatops*), reduzindo o grau em que indivíduos dessa subordem são estruturados pelos componentes ambientais e espaciais.

Bons dispersores (muitos Anisoptera) não devem mostrar limitação de dispersão excessiva, mas estruturação espacial significativa da sua composição da comunidade, se houver, deve ser devido aos *Mass effects* (Heino 2013). Em geral, relações mais fortes entre dissimilaridade de comunidades e distância geográfica devem ser esperadas em grandes

extensões espaciais (Nekola & White 1999). Baixos efeitos espaciais podem ser atribuídos a possibilidade de que regiões em extensão espacial não muito grande podem não ser suficientemente fortes para detecção de limitações na dispersão (Brown & Swan 2010; Dixo & Verdade 2006; Heino *et al.* 2012). Na Finlândia, Astorga *et al.* (2012) verificaram que os organismos de água doce são mais controlados por fatores ambientais do que por dispersão, limitada em distâncias de até 1.100 km.

Odonata se mostrou um grupo bastante interessante para testar a importância dos fatores ambientais e espaciais, uma vez que apresentam duplicidade no ciclo de vida, no qual as larvas são aquáticas e migram neste meio e os adultos terrestre/aéreos que migram através da matriz terrestre.

Como as duas subordens de Odonata responderam diferenciadamente em relação a apenas um desses dois fatores, mas com elementos diversos de influência, o particionamento em análises independentes de cada subordem poderia melhorar a precisão de trabalhos de biomonitoramento. Sugerimos que estudos terão maior poder explicativo se incluírem outras variáveis relacionadas às interações bióticas (e.g. competição) e em uma escala mais fina de variação ambiental. Nesse contexto, investigações futuras são necessárias para determinar como a Odonatofauna em igarapés na Amazônia se comporta sob essa ótica.

A respeito das estradas na Amazônia, acredita-se que o desmatamento não está sob controle e que novas rodovias terão como efeitos impactos negativos sobre a floresta. Nesse contexto, seria possível elaborar monitoramentos independentes para impacto de desflorestamento e impactos com construção e presença de vias de tráfego? Visto que os ecossistemas aquáticos apresentam grande diversidade biológica, que a manutenção da qualidade dos cursos d'água desperta grande interesse social e econômico e que sua

aferição pode dar-se por diferentes métodos, é necessário sempre olhar todos os índices de qualidade ambiental ou construir um para cada grupo e usar medidas de componentes da comunidade e dominância de espécies como elementos chave no processo?

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq pela bolsa de doutorado e o PPG em Zoologia (UFPA/MPEG). Ao Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia Biodiversidade e Uso da Terra na Amazônia (CNPq 574008/2008-0), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-Embrapa (SEG: 02.08.06.005.00), United Kingdom Darwin Initiative (17-023), Nature Conservancy e Natural Environment Research Council (NERC) (NE/F01614X/1 e NE/G000816/1) pelo suporte institucional e acadêmico. LJ agradece pela bolsa produtividade (303252/2013-8) do CNPq. Agradecemos ao doutorando L Brasil pelo apoio nas coletas de material biológico e aos especialistas NS Pinto pelo auxílio na identificação dos Anisoptera e F Lencioni pela confirmação e identificação dos Zygoptera. L Montag, HSR Cabette, JL Nessimian e N Hamada pelas valiosas contribuições em versões anteriores desse manuscrito. Ao doutorando Paulo Santos Brasil pela elaboração do mapa.

REFERÊNCIAS

- Anderson M. J. (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* **62**, 245-253.
- Astorga A., Oksanen J., Luoto M., Soininen J., Virtanen R. & Muotka, T. (2012) Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography* **21**, 365-375.
- Baptista D. F., Dorvillé L. F. M., Buss D. F. & Nessimian J. L. (2001) Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. *Revista Brasileira de Biologia* **61(2)**, 295-304.

- Belle J. (1988) A synopsis of the species of *Phyllocycla* Calvert with description of four new taxa and a key to the genera of the neotropical Gomphidae (Odonata, Gomphidae). *Tijdschrift voor Entomologie* **131**, 73-102.
- Belle J. (1996) Higher classification of the South-American Gomphidae (Odonata). *Zoologische Mededelingen* **70**, 298-324.
- Beisner B. E., Peres-Neto P. R., Lindstro E. S. Barnett A. & Longhi M. L. (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* **87**, 2985–2991.
- Borcard D., F. Gillet & Legendre P. (2011) *Numerical Ecology* with R. Springer, New York, 302p.
- Borcard D. & Legendre P. (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**, 51-68.
- Borcard D., Legendre P. & Drapeau P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73(10)**, 45-55.
- Borror D. J. (1945) A key to the New World genera of Libellulidae (Odonata). *Annals of Entomological Society of America* **38**, 168-194.
- Brow B. L. & Swan C. M. (2010) Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *Journal of Animal Ecology* **79**, 571-580.
- Calvão L. B., Vital M. V. C., Juen L., Lima Filho G. F., Oliveira-Junior J.M.B., Pinto N. S., De Marco Jr. P. (2013) Thermoregulation and microhabitat choice in *Erythrodiplax latimaculata* Ris males (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* **42**, 97-108.
- Casemiro F. A. S. & Padiá A. A. (2008) Teoria neutra da biodiversidade e biogeografia: aspectos teóricos, impactos na literatura e perspectivas. *Oecologia Brasiliensis* **12**, 706-719.
- Chave J. (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* **7**, 241–253.
- Chesson P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review Ecology Systematics* **31**, 343-366.
- Chase J. M. & Bentgsson J. (2010) Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology. In: Verhoef H. A. & Morin P. J. (eds), *Community ecology: processes, models and applications*. Oxford: Oxford Univ. Press, p. 57-68.
- Clarke K. R. & Gorley R. N. (2006) *Primer v.6. User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Clark T. E. & Samways M. J. (1996) Dragonflies (Odonata) as indicators of biotope quality in the Kruger National Park, South Africa. *Journal of Applied Ecology* **33(1)**, 1001-1012.

- Corbet P. S. (1999) Dragonflies: Behavior and ecology of Odonata. Comstock Publ. Assoc., Ithaca, NY, 829p.
- Corkum L. D. (1989) Patterns of benthic invertebrate assemblages in rivers of north-western North America. *Freshwater Biology* **21**, 191-205.
- Costa L. S. M., Zanini Branco C. C. & Bispo P. C. (2014) O Papel dos Fatores Ambientais e Espaciais Sobre a Fauna de Ephemeroptera (Insecta) em Riachos de Mata Atlântica. *EntomoBrasilis* **7(2)**, 86-92.
- Cortezzi S. S., Bispo P. C., Paciencia G. P. & Leite R. C. (2009) Influência da ação antrópica sobre a fauna de macroinvertebrados aquáticos em riachos de uma região de cerrado do sudoeste do Estado de São Paulo. *Iheringia* **99(1)**, 36-43.
- Cottenie K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* **8**, 1175-1182.
- Death R. G. (2002) Predicting invertebrate diversity from disturbance regimes in Forest streams. *Oikos* **97**, 18-30.
- De Marco P. Jr. & Resende D. C. (2002) Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica* **31**, 129-138.
- De Marco P. Jr., Batista J. D. & Cabette H. S. R. (2015) Community Assembly of Adult Odonates in Tropical Streams: An Ecophysiological Hypothesis. *Plos One* **10(4)**, 1-17.
- Diniz-Filho J. A. F. & Bini L. M. (2005) modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography* **14**, 177-185.
- Dixo M. & Verdade V. K. (2006) Herpetofauna de serrapilheira da Reserva Florestal de Morro Grande, Cotia (SP). *Biota Neotropica* **6(2)**, 1-20.
- Dolný A., Bárta D., Lhota S., Rusdianto & Drozd, P. (2011) Dragonflies (Odonata) in the Bornean rain forest as indicators of changes in biodiversity resulting from forest modification and destruction. *Trop. Zool.* **24**, 63-86.
- Dutra S. & De Marco P. Jr. (2015) Bionomic differences in odonates and their influence on the efficiency of indicator species of environmental quality. *Ecological Indicators* **49**, 132-142.
- Feitosa, M.A.C., Julião, G.M., Costa, M.D.P., Belém, B. Pessoa, F.A.C. (2012). Diversity of sand flies in domiciliary environment of Santarém, state of Pará, Brazil: species composition and abundance patterns in rural and urban areas. *Acta Amazonica* **42**, 507-514.

- Feld C. K. & Hering D. (2007) Community structure or function: effects of environmental stress on benthic macroinvertebrates at different spatial scales. *Freshwater Biology* **52**(7), 1380-1399.
- Ferreira W. R., Ligeiro R., Macedo D., Hughes R. M., Kaufmann P. R., Oliveira L. G. & Callisto M. (2014) Importance of environmental factors for the richness and distribution of benthic macroinvertebrates in tropical headwater streams. *Freshwater Science* **33**(3), 860-871.
- Ferreira-Peruquetti P. & De Marco P. Jr. (2002) Efeito da alteração ambiental sobre comunidades de odonata em riachos de Mata Atlântica de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* **19**(2), 32-37.
- Foote A. L. & Hornung C. L. R. (2005) Odonates as biological indicators of grazing effects on Canadian prairie wetlands. *Ecological Entomology* **30**, 273-283.
- Fuentes M. (2002) Seed dispersal and tree species diversity. *Trends in Ecology and Evolution* **17**(12), 550p.
- Fulan J. A. & Henry R. (2007) Temporal distribution of immature Odonata (Insecta) on *Eichhornia azurea* (Kunth) stands in the Camargo Lake, Paranapanema River, São Paulo. *Revista Brasileira de Entomologia* **51**, 224-227.
- Gardner T. A., Ferreira J., Barlow J., Lees A. C., Parry L., Vieira I. C. G. et al. (2013) A social and ecological assessment of tropical land-uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B*. 368 (1619) <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0166>.
- Garrison R. W. (1990) A synopsis of the genus *Hetaerina* with descriptions of four new species (Odonata: Calopterigidae). *Transactions of American Entomological Society* **116**, 175-259.
- Garrison R. W., Von Ellenrieder N. & Louton J. A. (2006) Dragonfly genera of the New World: an illustrated and annotated key to the Anisoptera. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 368p.
- Garrison R.W., Von Ellenrieder N. & Louton J. A. (2010) Damselfly genera of the New World. Baltimore, an illustrated and annotated key to the Zygoptera. The Johns Hopkins University Press, 490p.
- Göthe E., Angeler D. G. & Sandin L. (2013) Metacommunity structure in a small boreal stream network. *Journal of Animal Ecology* **82**, 449-458.
- Heino J. & Mykrä H. (2008) Control of stream insect assemblages: roles of spatial configuration and local environmental factors. *Ecological Entomology* **33**, 614-622.

- Heino J. (2013) The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biol. Rev.* **88**, 166-178.
- Heino J., Grönroos M., Soininen J., Virtanen R. & Muotka T. (2012) Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. *Oikos* **121**(4), 537-544.
- Heinrich B. (1993) *The Hot-Blooded Insects: Strategies and Mechanism of Thermoregulation*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Hutchinson G. E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* **22**, 415-427.
- Hubbell S.P. (2001). *A unified Neutral Theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hubbell S. P. (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* **19**, 166-172.
- Jackson D. A. (1993) Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* **74**, 2204-2214.
- Juen L. & De Marco P. Jr. (2011) Odonate biodiversity in terra-firme forest streamlets in Central Amazonia: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity* **4**, 265-274.
- Kaufmann P. R., Levine P., Robison G. E., Seeliger C. & Peck D. V. (1999) Quantifying physical habitat in wadeable streams. U.S. Environmental Protection Agency, EPA/620/R-99/003, Whashington, D.C. 149p.
- Karouzas I. & Gritzalis K. C. (2006) Local and regional factors determining aquatic and semi-aquatic bug (Heteroptera) assemblages in rivers and streams of Greece. *Hydrobiologia* **573**, 199-212.
- Lammert M. & Allan J. D. (1999) Assessing biotic integrity of streams: Effects of scale in measuring the influence of land use/ cover and habitat structure on fish and macroinvertebrates. *Environmental Management* **23**, 257-270.
- Landeiro V. L., Bini L. M. Melo A. S. Pes A. M. O. & Magnusson W. E. (2012) The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshwater Biology* **57**, 1554-1564.
- Landeiro V. L., Magnusson W. E., Melo A. S., Espírito-Santo H. M. V. & Bini L. M. (2011) Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshwater Biology* **56**, 1184-1192.
- Legendre P. & Gallagher E. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**, 271-280.

- Legendre P., Legendre L. (1998) Numerical ecology, 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam.
- Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P. J., Chase M., Hoopes M. F. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**, 601- 613.
- Lencioni F. A. A. (2005) The Damselflies of Brazil: An Illustrated Guide – The Non Coenagrionidae Families. All Print Editora, São Paulo, 332p.
- Lencioni F. A. A. (2006) The Damselflies of Brazil: An Illustrated Guide - Coenagrionidae. All Print Editora, São Paulo, 419p.
- Levin S. A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* **73(6)**, 1943-1967.
- Liebhold A. M. & Gurevitch J. (2002) Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography* **25**, 553-557.
- May M. L. (1976). Thermoregulation in adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecol. Monograph* **46**, 1-32.
- May M. L. (1991) Thermal adaptations of dragonflies, revisited. *Advances in Odonatology* **5**, 71-88.
- Mendes T. P; Cabette H. S. R. & Juen L. (2015) Setting boundaries: Environmental and spatial effects on Odonata larvae distribution (Insecta). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **87(1)**, 239-248.
- McCauley S. J. (2007) The role of local and regional processes in structuring larval dragonfly distributions across habitat gradients. *Oikos* **116**, 121-133.
- McPeck M. A. (2008) Ecological factors limiting the distributions and abundances of Odonata. Dragonflies & Damselflies. In: Córdoba-Aguilar A, Editor. Model organisms for ecological and evolutionary research. pp.51-62. Oxford University Press.
- Monteiro-Júnior C. S., Couceiro S. R. M., Hamada N. & Juen L. (2013) Effect of vegetation removal for road building on richness and composition of Odonata communities in Amazonia, Brazil. *Int. J. Odonatol.* **16**, 135-44.
- Monteiro-Júnior C. S., Juen L. & Hamada N. (2014) Effects of urbanization on stream habitats and associated adult dragonfly and damselfly communities in central Brazilian Amazonia. *Landscape and Urban Planning* **127**, 28-40.
- Moura N. G. M., Lees A. C. L., Andretti C., Davis B., Solar R., Aleixo A., Barlow J., Ferreira J. & Gardner T. (2013) Avian biodiversity in multiple-use landscapes of the Brazilian Amazon. *Biological Conservation* **167**, 339-348.

- Nabout J. C., Siqueira T., Bini L. M., Nogueira I. S. (2009) No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica* **35**, 720-726.
- Nekola J. C. & White P. S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* **26**, 867-878.
- Nepstad D. C., Moutinho P. R. S., Dias-Filho M. B., Davidson E., Cardinot G., Markewitz, D., Figueiredo R., Vianna N., Lefebvre P., Ray D., Silva J. M., Cardoso, Sternberg L., Moreira M., Guerreiro J. B., Barros L., Ishida F. Y., Belk E., Schwalb E. K. (2002) The effects of rainfall exclusion on canopy processes and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research* **107(20)**, 80-85.
- Nessimian J. L., Venticinque E., Zuanon J., De Marco P. Jr., Gordo M., Fidelis, L., Batista J. D. & Juen L. (2008) Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia* **614**, 117-131.
- Oliveira-Junior J. M. B., Shimano, Y., Gardner T. A., Hughes R. M., De Marco P. Jr. & Juen L. (2015) Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Austral Ecology* **40(6)**: 733-744.
- Paulson D. (2006). The importance of forest to Neotropical dragonflies. In Cordero Rivera, A. (ed.), *Forest and Dragonflies*. Pensoft Publishers, Sofia.
- Peck D. V., Herlihy A. T., Hill B. H., Hughes R. M., Kaufmann P. R., Klemm D., Lazorchak J. M., McCormick F. H., Peterson S. A., Ringold P. L., Magee T. & Cappaert M. (2006) Environmental Monitoring and Assessment Program-Surface Waters Western Pilot Study: Field Operations Manual for Wadeable Streams. EPA/620/R-06/003. U.S. Environmental Protection Agency, Washington, D.C.
- Peres-Neto P. R., Jackson D. A. & Somers K. M. (2003) Giving meaningful interpretation to ordination axes: assessing loading significance in principal component analysis. *Ecology* **84**, 2347-2363.
- Peres-Neto P. R., Legendre P. (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecol. Biogeogr* **19(2)**, 174–184.
- Peres-Neto P. R., Legendre P., Dray S., Borcard D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* **87**, 2614-2625.
- Pianka E. (1994) *Evolutionary ecology*. New York: Harper Collins College Publishers. 484 p.
- Pither J. & Taylor P. D (1998) An experimental assessment of landscape connectivity. *Oikos* **83**, 166-174.

- Putz F. E. & Redford H. K. (2010) Tropical forest definitions, degradation, phase shifts, and further transitions. *Biotropica* **42**, 10-20.
- R Development Core Team. (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>. Acesso em: 20 de março de 2012.
- Reed K. E. & Bidner L. R. (2004) Primate communities: past, present and possible future. *Yearbook of Physical Anthropology* **47(S39)**, 2-39.
- Schindler M., Fesl C. & Chovanec A. (2003) Dragonfly associations (Insect: Odonata) in relation to habitat variables: a multivariate approach. *Hydrobiologia* **497(1)**, 169-180.
- Schulz G., Siqueira T., Stefan G. & Roque F.O. (2012) Passive and active dispersers respond similarly to environmental and spatial processes: an example from metacommunity dynamics of tree hole invertebrates. *Fundamental and Applied Limnology* **181**, 315–326.
- Simaika J. P. & Samways M. J. (2012) Using dragonflies to monitor and prioritize lotic systems: a South African perspective., **12**, 251-259.
- Siqueira T., Bini, L. M., Roque, F. O., Couceiro S. R. M., Trivino-Strixino S. & Cottenie K. (2012) Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography* **35**, 183-192.
- Shimano Y., Juen L., Salles F. F., Nogueira D. S. & Cabette H.S.R. (2013) Environmental and spatial processes determining Ephemeroptera (Insecta) structures in tropical streams. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* **49**, 31-41.
- Stone L. & Roberts A. (1990) The checkerboard score and species distribution. *Oecologia* **85**, 74-79.
- Tiple A. D., Paunikae S. & Talmale S. S. (2012) Dragonflies and Damselflies (Odonata: Insecta) of Tropical Forest research Institute, Jabalpur, Madhya Pradesh, Central India. *Journal of Threatened Taxa* **4(4)**, 2529-2533.
- Tscharntke T., Steffan-Dewenter I., Kruess A. & Thies C. (2002) Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* **12**, 354-363.
- Veloso H. P., Rangel Filho A. L. R. & Lima J. C. A. (1991) Classificação Da Vegetação Brasileira Adaptada a Um Sistema Universal. Rio de Janeiro, 123p.
- Watrin O. S. & Rocha A. M. A. (1992) Levantamento da Vegetação Natural e do Uso da Terra no Município de Paragominas (PA) Utilizando Imagens TM/Landsat. Belém, EMBRAPA/CPATU. (EMBRAPA/CPATU, Boletim de Pesquisa, 124) 40 p.

Capítulo 2

**RESPOSTA DAS COMUNIDADES DE ODONATA (INSECTA) AOS FATORES
AMBIENTAIS LOCAIS E REGIONAIS EM IGARAPÉS COM DIFERENTES
NÍVEIS DE CONSERVAÇÃO NA AMAZÔNIA ORIENTAL**

Formatado de acordo com as normas da revista *Hydrobiologia*

Resposta das comunidades de Odonata (Insecta) aos fatores ambientais locais e regionais em igarapés com diferentes níveis de conservação na Amazônia Oriental

José Max Barbosa de Oliveira-Junior, Karina Dias da Silva, Leandro Juen

J. M. B. Oliveira-Junior, L. Juen

Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Laboratório de Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, Rua Augusto Correia, Nº 1, Bairro Guamá, CEP: 66075-110, Belém, Pará, Brasil.

K. Dias Silva

Coordenação de Pesquisas em Entomologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Avenida André Araújo, Bairro Petrópolis, CEP: 69067-375, Manaus, Amazonas, Brasil.

* Autor para correspondência. E-mail: josemaxoliveira@gmail.com

Resumo

A variação na composição e distribuição de espécies e sua relação com as variáveis ambientais locais e regionais são temas fundamentais em ecologia de comunidades. Neste contexto, nosso objetivo é avaliar os efeitos dos fatores ambientais locais e regionais sobre as comunidades de adultos de Odonata em igarapés preservados e alterados na Amazônia. Foram amostrados Odonata adultos em 98 igarapés na Amazônia Oriental, Pará, Brasil. Os fatores ambientais locais foram avaliados com base em um índice de integridade ambiental e um conjunto de variáveis físicas quantitativas. As variáveis altitude, variáveis bioclimáticas e percentuais de cobertura florestal foram denominadas como fatores ambientais regionais. Foram coletados 3,588 espécimes de Odonata, distribuídos em 11 famílias, 49 gêneros e 133 espécies. O componente partilhado pelos dois fatores (locais e regionais) foi mais importante para explicar a variação tanto nas comunidades de Odonata como de Anisoptera e Zygoptera separadamente, seguido pelo componente ambiental local e por último, pelo componente ambiental regional. A comunidade de Odonata pode ser influenciada tanto por fatores ecológicos regionais como por fatores locais, havendo, um forte predomínio da influência de fatores ambientais locais na estruturação dessa comunidade. Muitas espécies dessa ordem exigem características específicas do habitat (maioria dos Zygoptera), para essas espécies mais especialistas, as condições locais do ambiente tendem a ser mais determinantes para a sua distribuição, o que leva a inferência de que uma seleção de espécies está atuando como processo determinante na estrutura e dinâmica destas comunidades. A relação da comunidade de Odonata com o habitat identificado neste estudo têm algumas implicações importantes no uso desses organismos para monitoramento em pequenos igarapés da Amazônia Oriental. À luz das rápidas mudanças ambientais, uma questão importante nos estudos sobre estruturação de comunidades é a escala em que o habitat é medido. É de grande importância considerar as diferentes escalas em tais estudos, uma vez que um habitat adequado deve atender às necessidades ecológicas de todos os estágios de vida desses indivíduos.

Palavras-chave: Anisoptera; Paisagem; Partição de variância; Variáveis ambientais; Zygoptera.

Introdução

Estudos sobre a variação na composição e distribuição das espécies e sua relação com as variáveis ambientais locais e regionais são temas fundamentais em estudos de ecologia de comunidades (Terborgh et al., 1990; Jetz et al., 2012). Entender como essas relações ocorrem na região Tropical é extremamente importante em virtude da sua grande biodiversidade contrastante com as alterações ambientais que são cada vez mais frequentes (Bradshaw et al., 2009; Peres, 2011). Desta forma, compreender os fatores primários responsáveis pela determinação da estruturação das comunidades e distribuição de espécies tornou-se um dos principais objetivos em ecologia (Brown, 2014) sob a ótica conservacionista (Peres, 2011).

Em regiões tropicais, a diversidade local pode ser regulada tanto por fatores ambientais locais quanto por fatores regionais (Hillebrand & Blenckner, 2003). Embora muitos trabalhos tem se dedicado a avaliar os efeitos dos fatores locais na diversidade (Tilman & Pacala, 1993; Chesson, 2000) ou até mesmo das interações como por exemplo, a competição, predação e parasitismo (e.g. Connell 1961; Paine 1966), nos últimos anos, fatores que ocorrem em escalas maiores também têm sido apontados como determinantes para a riqueza de espécies das comunidades locais (Cornell & Lawton, 1992; Lawton, 1999).

O principal argumento para justificar esses estudos em grande escala é devido a maior estabilidade do clima nas regiões tropicais, ao aumento na produtividade e maior extensão em área dessa região, que tornaria a taxa de extinção de espécies menos provável de acontecer (devido a maior amplitude de distribuição das espécies), possibilitando maiores taxas de especiação (Rosenzweig, 2003). As propriedades de um local dependem muitas vezes dos processos externos a ele, como por exemplo de migrações de indivíduos,

permeabilidade de matriz e aos efeitos que a paisagem pode exercer. A migração de múltiplas espécies entre habitat locais conecta comunidades vizinhas ao longo de uma paisagem, ocasionando variações na estrutura da metacomunidade estabelecida na região (Leibold et al., 2004).

No contexto regional da paisagem, a colonização de novos habitat é proporcionada pelo conjunto regional de espécies que mantém as populações locais através da dispersão de indivíduos aptos para tal. Já a permanência e a perpetuação dos organismos, das populações e das comunidades dependem das condições ambientais locais e das interações com as espécies preestabelecidas (Ricklefs & Schuler, 1993).

Em ambientes aquáticos, existe um longo histórico de estudos que avaliam a relação entre a biodiversidade e os gradientes ambientais, tanto para os macroinvertebrados aquáticos (Dolédec & Statzner, 2010; Juen & De Marco, 2013) como para os peixes (Strecker et al., 2011). Os macroinvertebrados podem ser influenciados tanto por fatores ambientais locais como, por exemplo, substrato e características físico-químicas da água, bem como, por fatores regionais, como a clima, altitude e até mesmo pela variação da latitude (Vinson & Hawkins, 1996). Desta forma, a composição das espécies pode variar de acordo com as características ambientais de cada sistema, ou ainda com as distâncias geográficas e os limites de dispersão presentes ao longo da paisagem (Roque et al., 2010). Adicionalmente, os padrões estabelecidos pelos dois grupos de fatores acima podem ser alterados por mudanças no uso da terra nos sistemas aquáticos, levando a uma perda de biodiversidade (Dolédec & Statzner, 2010). Qualquer alteração em um desses fatores pode interferir na composição e distribuição dos organismos aquáticos (Weigel et al., 2003).

Entre os inúmeros grupos de macroinvertebrados, os Odonata (Insecta) são conhecidos por apresentarem distribuição, riqueza e composição estreitamente associados às mudanças nos recursos ambientais (Gerlach et al., 2013). Os Odonata apresentam ciclo

de vida relativamente longo (de até um ano nos trópicos) (Stoks & Córdoba-Aguilar, 2012), são amplamente distribuídas nos sistemas aquáticos (Corbet, 1999; Dolný et al., 2012), apresentam duplicidade no ciclo de vida, onde as larvas são aquáticas e os adultos terrestres/aéreos (Oertli, 2008). O fato das larvas e adultos de Odonata ocuparem dois ambientes distintos sugere que este grupo pode fornecer informações valiosas de alterações que ocorrem tanto nos ambientes aquáticos como nos terrestres (Butler & de Maynadier, 2008).

Embora estudos tenham demonstrado a importância do gradiente ambiental em múltiplas escalas sobre os traços funcionais de macroinvertebrados (e.g. Poff et al., 2006; Tomanova et al., 2008; Zuellig & Schmidt, 2012), o papel relativo da paisagem e das variáveis ambientais locais sobre a diversidade de Odonata em igarapés tropicais ainda são pouco compreendidos, ou quando realizados não são em uma grande escala de abrangência (Juen & De Marco, 2011). Os filtros ambientais podem selecionar as espécies que irão ocorrer em um determinado local devido a condições ambientais limitantes como luminosidade, temperatura e umidade (Heino, 2013).

Neste contexto, nossa proposta é avaliar a relação entre os efeitos de fatores ambientais locais e regionais sobre as comunidades de adultos de Odonata em igarapés preservados e alterados na Amazônia Oriental. Nossa hipótese é de que fatores ambientais locais sejam os principais fatores estruturadores da comunidade de adultos de Odonata na Amazônia Oriental. Pelo fato de um grande número de espécies de Odonata ser estenotópicas, esperamos que os fatores ambientais locais reflitam principalmente na estruturação da comunidade de Zygoptera, e menos na de Anisoptera. A baixa capacidade de dispersão das espécies de menor tamanho corporal, como as encontradas em Zygoptera (Conrad et al., 2002), deve torná-las mais dependentes das condições locais (e.g. variáveis físicas e químicas da água, estrutura do canal) e conseqüentemente a uma maior

especialização de habitat (Tscharntke et al., 2002). Em contrapartida, a alta vagilidade das espécies de Anisoptera (indivíduos de maior tamanho corporal, razão superfície/volume), pode proporcionar à maioria das espécies capacidade de se deslocarem de ambientes com condições ambientais desfavoráveis.

Material e Métodos

Área de estudo

Foram analisadas duas regiões da Amazônia Oriental, uma no município de Paragominas, e outra nos municípios de Santarém-Belterra, Pará, Brasil. O município de Paragominas (1.9 Mha) localiza-se no nordeste do estado do Pará entre as coordenadas 02°59'51"S, 47°21'13"W. Apresenta precipitação pluviométrica média de 1.766mm/ano, temperatura média anual de 27 °C e umidade relativa do ar de 81% (Watrin & Rocha, 1992). Os municípios de Santarém-Belterra (1 Mha) (02°26'22"S, 54°41'55"W e 02°41'54"S, 54°53'18"W, respectivamente) situam-se no oeste desse estado, com precipitação pluviométrica um pouco mais elevada, em média de 1.920mm/ano, temperatura média anual de 25 °C e umidade relativa do ar de 86% (Nepstad et al., 2002). O clima predominante de Paragominas é do tipo "Af" e de Santarém e Belterra "Am" e "Amw" segundo a classificação de Köppen, caracterizados como tropical chuvoso com estação seca curta bem definida (Fig. 1). As duas áreas apresentam uma diferença de aproximadamente 2 °C na temperatura média anual, 5% na umidade relativa do ar e 154mm/ano na precipitação pluviométrica. A menor distância entre pontos das duas áreas analisadas foi de 1.100 km e as maiores de 2.210 km, o que garante uma maior variação ambiental regional.

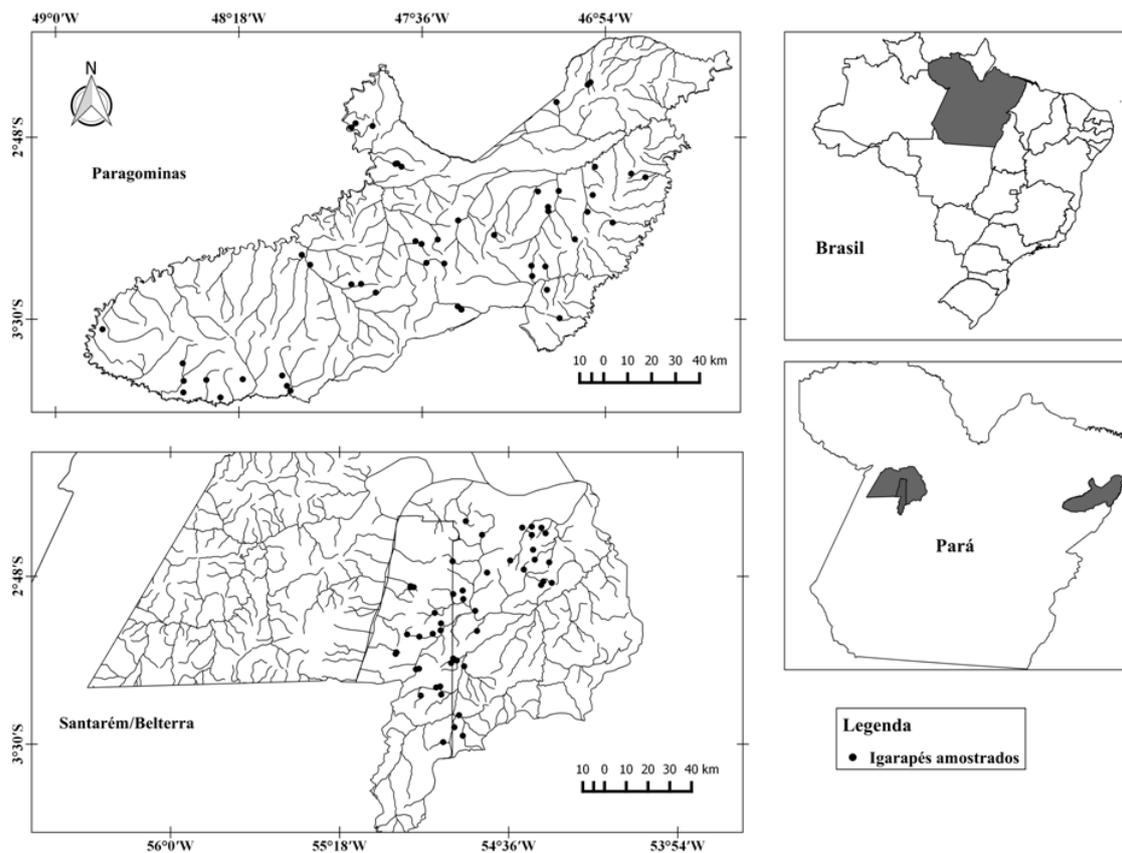


Figura 1. Rede de drenagem e igarapés amostrados nas regiões de Santarém/Belterra e Paragominas, Amazônia Oriental, Pará, Brasil. (Fonte: mapa elaborado através do programa ArcGis (ESRI 2011)).

A vegetação da região de Paragominas é classificada como floresta ombrófila densa (Veloso et al., 1991), e a Floresta tropical é a vegetação predominante em Santarém e Belterra, com exceção de savanas amazônicas encontradas na região noroeste do município (Feitosa et al., 2012). Ambas as regiões apresentam um gradiente de uso da terra (Moura et al., 2013; Oliveira-Junior et al., 2015) que abrange áreas preservadas e alteradas, como pode ser observado na Figura 2.

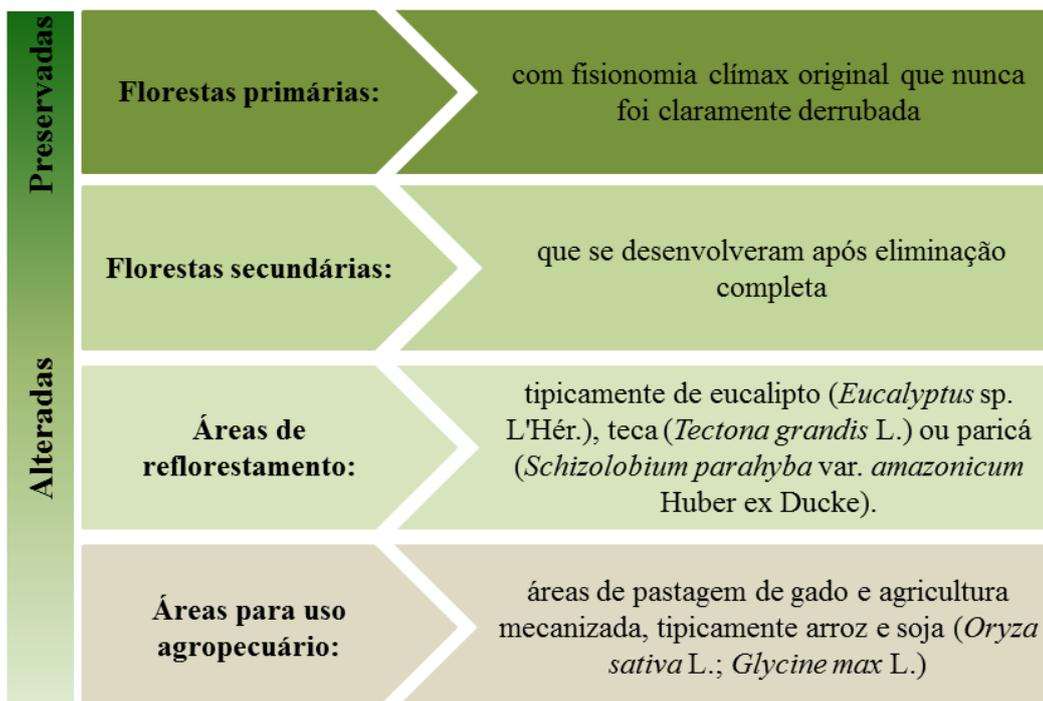


Figura 2. Esquema demonstrando o gradiente de uso da terra nas regiões de Santarém/Belterra e Paragominas, Amazônia Oriental, Pará, Brasil.

Coleta de dados

Amostragem biológica e procedimentos laboratoriais

Foram amostrados 98 igarapés nas duas regiões no período de estiagem, sendo 50 no município de Paragominas entre junho e agosto de 2011, e 48 na região de Santarém e Belterra entre os meses de julho e agosto de 2010. A estação das chuvas, entre dezembro e maio, não foi incluída no estudo, devido às exigências ecofisiológicas de Odonata (a elevada precipitação durante esta estação pode reduzir a eficácia dos procedimentos de amostragem ver May, 1976; 1991; Corbet, 1999). Além disso, alguns estudos também já têm demonstrado que as maiores riqueza e abundância de Odonata ocorrem no período de estiagem (Baptista et al., 2001; Fulan & Henry, 2007).

Foram demarcados trechos de 150 m em cada igarapé, subdivididos em 10 seções de 15 m cada, separadas por transecções margem a margem (ver Gardner et al., 2013). Em virtude das peculiaridades de amostragens de Odonata, as seções longitudinais de 15 m foram subdivididas em três segmentos de 5 m cada, sendo que em cada seção apenas os dois primeiros segmentos foram amostrados, compondo ao final 20 segmentos de 5 m cada.

Medidas de temperatura e umidade do ar foram mensuradas em local sombreado próximo de cada igarapé. As coletas foram realizadas entre as 10:00 e 14:00 h, quando os raios solares alcançavam o igarapé, condições mínimas necessárias para garantir que os diferentes grupos de Odonata (conformadores, heliotérmicos e endotérmicos) estivessem ativos no momento da coleta (May, 1976; 1991; De Marco & Resende, 2002). As libélulas avistadas foram coletadas com uso de rede entomológica (40 cm Ø) seguindo o protocolo de coleta usado em Oliveira-Junior et al. (2015), e acondicionados segundo o protocolo de Lencioni (2006).

Para identificação dos espécimes foram utilizadas chaves taxonômicas e guias ilustrados (Borror, 1945; Belle, 1988; 1996; Garrison, 1990; Lencioni, 2005; 2006; Garrison et al., 2006; Garrison et al., 2010), comparando-os com material testemunho da coleção do Museu de Zoologia da Universidade Federal do Pará, Brasil, e, então aí depositados como material testemunho.

Fatores ambientais locais

Desenvolvido por Nessimian et al. (2008), o Índice de Integridade do Habitat (IIH) (ANEXO 1) foi utilizado para mensurar a integridade de cada igarapé. Tal índice, com 12 itens discrimina as condições ambientais dos igarapés, avaliando visualmente as seguintes características: padrão de uso da terra adjacente à vegetação ribeirinha; largura da mata

ciliar e seu estado de preservação; estado da mata ciliar dentro de uma faixa de 10 m ao redor do igarapé; condição do canal quanto ao tipo de sedimento e presença de dispositivos de retenção; estrutura e desgaste dos barrancos marginais; caracterização do leito quanto ao substrato, vegetação aquática, detritos, e disposição das áreas de corredeiras, poções e meandros. Cada item é composto de quatro a seis alternativas. Essas alternativas estão ordenadas de forma a representar sistemas cada vez mais íntegros, sendo o valor do índice variável entre 0 (menos íntegro) e 1 (mais íntegro).

Um protocolo de avaliação ambiental de Peck et al. (2006) denominado *Field Operations Manual for Wadeable Streams - FOMWS* e fatores físico-químicos da água também foram utilizados para mensurar os fatores ambientais locais. O protocolo descreve como quantificar um conjunto de métricas de habitat físicos quantitativos, tais como vegetação ripária, impactos humanos não relacionados à vegetação ripária e variáveis de estrutura do canal de igarapés. Para cada categoria as seguintes variáveis preditoras foram utilizadas: (i) Vegetação Ripária: média de dossel do canal, dossel árvores grandes, ervas rasteira, solo exposto e média cobertura total; (ii) Impacto Humano: proximidade com construção, rodovia, lixo, cultura, silvicultura e proximidade de impacto total; (ii) Estrutura do Canal: largura molhada, altura leito sazonal, ângulo das margens, macrófitas, número de madeira no canal (tamanho 1 e 4), vegetação pendurada, imersão canal, declividade trecho, sinuosidade trecho, profundidade seção e vazão. Todas essas métricas são calculadas utilizando os procedimentos descritos por Kaufmann et al. (1999).

Em cada igarapé, com o uso de uma sonda multiparametros Horiba®, modelo U-51, foi mensurado cinco descritores físicos e físico-químicos da água: condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$), pH, Oxigênio dissolvido (mg/L), sólidos totais dissolvidos e temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$).

Fatores ambientais regionais (variáveis bioclimáticas e cobertura do solo)

Um conjunto de variáveis como gradiente de altitude, variáveis bioclimáticas e percentuais de cobertura florestal foram consideradas fatores ambientais regionais/paisagem.

Como descrito em Tomanova et al. (2007) o fator altitude tem sido significativamente relacionada à variabilidade taxonômica de macroinvertebrados nos trópicos. Variáveis bioclimáticas têm sido frequentemente utilizadas em estudos de modelos de distribuição de espécies (Hijmans et al., 2005; Colzani et al., 2013; De Marco et al., 2015) e podem influenciar tanto nas características da paisagem quanto na dinâmica de uma comunidade (Colzani et al., 2013). As variáveis bioclimáticas utilizadas foram: (1) temperatura mínima no ano mais frio, selecionados por potencialmente influenciar na dinâmica populacional aquática (Bonada et al., 2007; Colzani et al., 2013); (2) precipitação anual, utilizada devido sua grande importância na estruturação de comunidades de macroinvertebrados em riachos tropicais (Bispo et al., 2001; Colzani et al., 2013); e (3) coeficiente de variação sazonal de chuva, que pode ser considerado como uma medida indireta da variabilidade ambiental hidrológica no sistema (Colzani et al., 2013). A cobertura florestal foi definida por *buffers* em zonas de 200 m, delimitando a paisagem para estimar a porcentagem de cobertura. A proporção de habitat em ambientes preservados ou cobertura natural está entre as principais variáveis que explicam a distribuição de espécies e estrutura da comunidade em ambientes naturais (Fahrig, 2003; Carvalho et al., 2013).

As variáveis bioclimáticas utilizadas foram acessadas na base de dados do WorldClim, versão 1.4. A resolução utilizada foi de aproximadamente 1 km no equador (30 arc-segundos). O WorldClim disponibiliza um conjunto de 19 variáveis bioclimáticas (ver <http://www.worldclim.org/> Hijmans et al., 2005) amplamente utilizadas no meio acadêmico. Os dados de cobertura da terra foram obtidos por meio de interpretações de

imagens LandSat, disponibilizadas pela organização ambiental Instituto do Homem e Meio Ambiente da Amazônia (IMAZON).

Análise dos dados

Para diminuir os problemas de multicolinearidade entre as variáveis ambientais (locais e regionais) foram realizadas matrizes de correlação de Pearson entre essas variáveis. Quando a correlação foi igual ou superior a 0,70 entre duas variáveis, utilizamos apenas uma delas nas análises, dando sempre preferência para aquela que já é definida na literatura como importante para explicar a distribuição do grupo. Adicionalmente, um procedimento de seleção (*forward stepwise*) foi utilizado para determinar o subconjunto de variáveis ambientais que melhor explicam a variação na comunidade de Odonata. Todas as variáveis ambientais, exceto pH, foram padronizadas para homogeneizar as escalas das diferentes unidades de mensuração (Clarke & Gorley, 2006).

Para resumir a composição de espécies nos ambientes por categoria de conservação (preservado e alterado) foi utilizado uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA). A medida de dissimilaridade utilizada nessa análise foi o Índice de Bray-Curtis (Legendre & Legendre, 1998). Para testar as diferenças significativas da composição de espécies entre as categorias de conservação foi realizada uma Análise Multivariada de Variância Permutacional (PERMANOVA), com 9.999 replicações (Anderson & Walsh, 2013). A PERMANOVA não pressupõe normalidade ou homocedasticidade e permite testar as interações entre os fatores. No entanto, os resultados significativos com a PERMANOVA podem indicar diferenças tanto devido à dissimilaridade entre grupos como à variação da dispersão dentro dos grupos. O papel potencial de cada um destes fatores foi obtido através de um teste complementar, usando a Análise Multivariada Permutacional da Dispersão

(PERMDISP= P_{perm}), com base na distância das amostras em relação à média do grupo (Anderson, 2006). Para essa análise também usamos a distância de Bray curtis.

Para avaliar a importância relativa dos fatores ambientais locais e regionais sobre a comunidade de Odonata foi realizada uma análise de Redundância baseada em Distância (dbRDA) (Legendre & Anderson, 1999) com as matrizes das variáveis ambientais (locais e regionais) e matriz de distância de composição das espécies (Odonata, Anisoptera e Zygoptera). A variação na estruturação das comunidades foi particionada em: [A] fatores ambientais locais puro, a parte explicada apenas pelas variáveis ambientais locais, não compartilhadas com as variáveis regionais; [P] fatores ambientais regionais puro, a parte da variação que é explicada apenas pelas variáveis de paisagem, independentemente das variáveis ambientais locais; e [P:A] fração de variação compartilhada por variáveis ambientais locais e regionais. Existe ainda uma fração ou resíduo [R] não explicada nem pelas variáveis ambientais locais nem regionais (Borcard et al., 1992).

Todas as análises foram realizadas pelas rotinas do programa R (R Development Core Team 2011), utilizando os pacotes vegan, labdsv e mgcv.

Resultados

Descrição da comunidade de Odonata

Foram coletados 3,588 espécimes de Odonata, distribuídos em 11 famílias, 49 gêneros e 133 espécies. A subordem Zygoptera contribuiu com 2,415 indivíduos, distribuídos em oito famílias (Calopterygidae, Coenagrionidae, Dictyrididae, Megapodagrionidae, Perilestidae, Polythoridae, Protoneuridae e Pseudostigmatidae), 20 gêneros e 71 espécies. Anisoptera contribuiu com 1,173 indivíduos, distribuído em três famílias (Aeshnidae,

Gomphidae e Libellulidae), 29 gêneros e 62 espécies (para uma descrição detalhada ver Capítulo 1) (Fig. 3) (APÊNDICE 1).

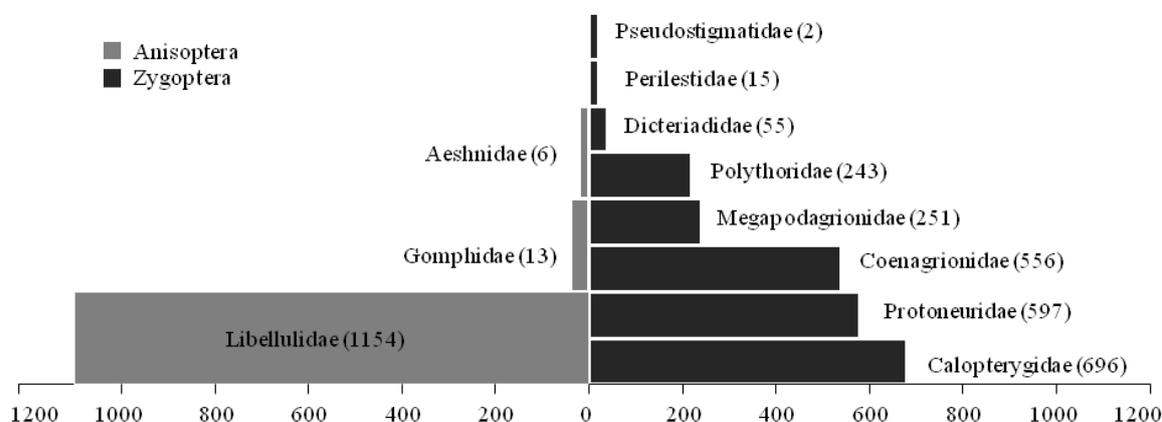


Figura 3. Abundância absoluta das famílias de Odonata (Zygoptera e Anisoptera), amostradas em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil.

Características abióticas locais dos igarapés

Ver descrição no tópico Resultados (subtópico “Características abióticas dos igarapés”) do Capítulo 1.

Abundância e composição das espécies de Odonata

Para Odonata, tanto em Paragominas (Fig. 4A) como em Santarém/Belterra (Fig. 4B) há uma mesma proporção de abundância de espécies nos igarapés preservados e alterados. Avaliando separadamente, para Anisoptera, tanto em Paragominas (Fig. 4C) como em Santarém/Belterra (Fig. 4D) há uma maior abundância de espécies em igarapés alterados. Para Zygoptera, a maior abundância de espécies pode ser observada em igarapés preservados em ambas as regiões (Figs. 4E e 4F).

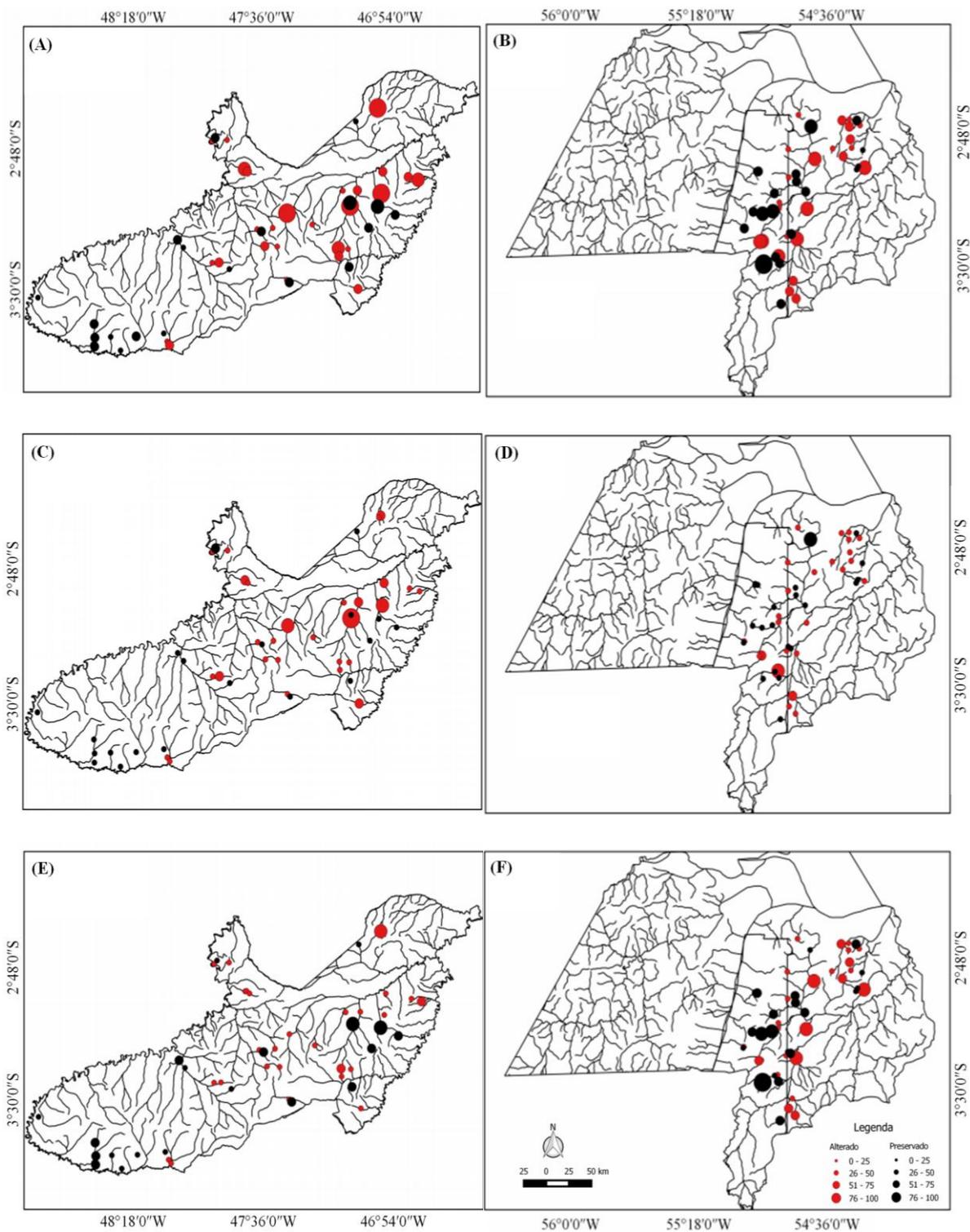


Figura 4. Abundância de espécies de: (A) Odonata-Paragominas; (B) Odonata-Santarém/Belterra; (C) Anisoptera-Paragominas; (D) Anisoptera-Santarém/Belterra; (E) Zygoptera-Paragominas e (F) Zygoptera-Santarém/Belterra ocorrentes por região (Paragominas e Santarém/Belterra) na Amazônia brasileira, Pará, Brasil, separado por categoria de conservação dos igarapés.

A composição de espécies de Odonata diferiu significativamente entre as duas categorias de conservação (PERMANOVA, pseudo $F= 10,323$; $p= 0,001$) (Fig. 5A). O mesmo foi observado quando avaliado separadamente tanto para Anisoptera (PERMANOVA, pseudo $F= 7,110$; $p= 0,001$; Fig. 5B) como para Zygoptera (PERMANOVA, pseudo $F= 7,937$; $p= 0,001$) (Fig. 5C). Em termos de variação de composição de espécie em cada agrupamento, houve diferença de heterogeneidade tanto para Odonata como para Zygoptera ($F= 8,029$; $P_{perm}= 0,012$; $F= 3,115$; $P_{perm}= 0,001$ respectivamente). Em Odonata locais alterados foram mais heterogêneos do que os preservados e o padrão inverso foi observado para Zygoptera. Já para Anisoptera não houve variação ($F= 3,524$; $P_{perm}= 0,103$). Das 133 espécies coletadas, 22 ocorrem apenas em igarapés preservados e 49 apenas em igarapés alterados. Igarapés preservados e alterados compartilham 62 espécies (APÊNDICE 1).

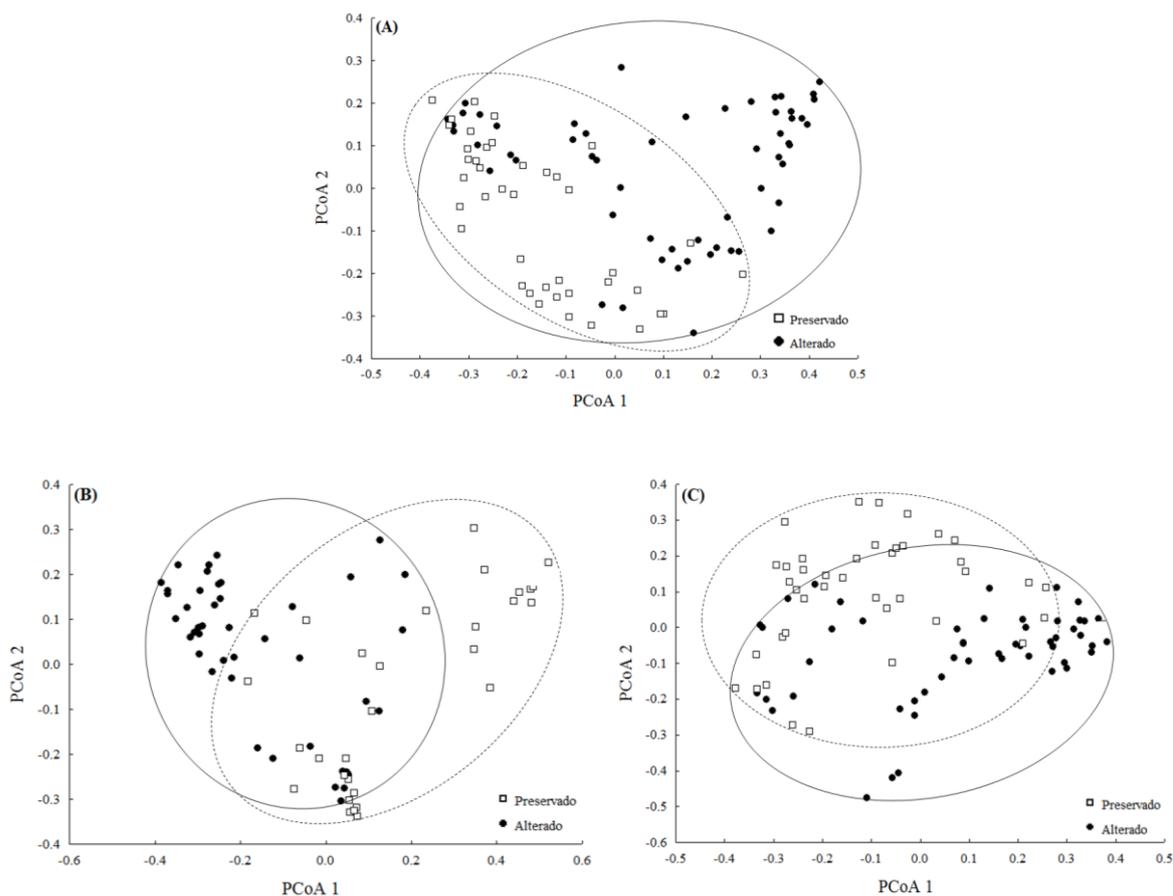


Figura 5. Ordenação usando Análise de Coordenadas Principais - PCoA para composição das espécies de: (A) Odonata; (B) Anisoptera e (C) Zygoptera por categoria de conservação dos igarapés (preservados e alterados) amostrados em duas regiões na Amazônia brasileira, Pará, Brasil.

Resposta das comunidades de Odonata aos fatores ambientais locais e regionais

As principais variáveis ambientais locais que explicaram a distinção entre os pontos amostrais e da comunidade nas duas regiões da Amazônia Oriental foram: IIIH (0,15 à 0,99), Condutividade (7,00 à 76,20 μS), Média de cobertura de dossel (0,00 à 100,00 %), Média de cobertura de dossel de árvores grandes (0,00 à 40,11 %), Construção (0,00 à 0,63 %), Impacto total (0,00 à 2,73 %), Vazão (0,01 à 1,45 m^3/s) e Profundidade (5,76 à 86,89 cm) (APÊNDICE 2). Em relação aos fatores ambientais regionais as principais variáveis foram: Porcentagem de floresta primária (0,00 à 100,00 %) (variação mínima e máxima), Precipitação do quadrimestre mais quente (828 à 1,248 mm), Altitude (31 à 156 m), Média

de temperatura anual (25,30 à 27,00 °C), Precipitação anual (1,586 à 2,269 mm) e Precipitação no mês mais frio (18 à 52 mm) (APÊNDICE 3).

O particionamento de variação indicou contribuições distintas dos fatores ambientais locais e regionais para explicar a variação na composição de espécies de libélulas (Fig. 6). Para **Odonata**, o componente partilhado pelos dois conjuntos de variáveis ambientais [P:A] desempenhou um papel importante na variação da composição de espécies ($R^2_{adj.} = 0,24$), seguido pelo componente ambiental local puro [P] ($R^2_{adj.} = 0,12$; $p < 0,001$) e por último, pelo componente ambiental regional puro [A] ($R^2_{adj.} = 0,07$; $p < 0,001$) (Fig. 6).

Considerando apenas as subordens, para **Anisoptera**, o componente partilhado pelos dois conjuntos de variáveis ambientais [P:A] também desempenhou um papel importante na variação da composição de espécies ($R^2_{adj.} = 0,15$), seguido pelo componente ambiental local puro [P] ($R^2_{adj.} = 0,11$; $p = 0,001$) e por último, pelo componente ambiental regional puro [A] ($R^2_{adj.} = 0,03$; $p = 0,036$) (Fig. 6). Para **Zygoptera** o mesmo padrão foi observado ([P:A] $R^2_{adj.} = 0,24$; [P] $R^2_{adj.} = 0,10$; $p < 0,001$; [A] $R^2_{adj.} = 0,08$; $p < 0,001$) (Fig. 6).

Ambiental local [A]								
Odonata $R^2_{adj.} = 0,12$ $p < 0,001$	Anisoptera $R^2_{adj.} = 0,11$ $p = 0,007$	Zygoptera $R^2_{adj.} = 0,10$ $p < 0,001$						
			Compartilhado [P:A]			Resíduo [R]		
			Odonata $R^2_{adj.} = 0,24$	Anisoptera $R^2_{adj.} = 0,15$	Zygoptera $R^2_{adj.} = 0,24$	Odonata $R^2_{adj.} = 0,57$	Anisoptera $R^2_{adj.} = 0,70$	Zygoptera $R^2_{adj.} = 0,58$
			Ambiental regional [P]					
			Odonata $R^2_{adj.} = 0,07$ $p < 0,001$	Anisoptera $R^2_{adj.} = 0,03$ $p = 0,036$	Zygoptera $R^2_{adj.} = 0,08$ $p < 0,001$			

Figura 6. Partição da variação usando matriz de distância das espécies de: Odonata; Anisoptera e Zygoptera, em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil. [A] Ambiental local puro; [P] Ambiental regional puro; [P:A] fração de variação compartilhada por fatores ambientais locais e regionais; [R] não explicada nem por fatores ambientais locais nem por regionais. O comprimento da barra (cinza claro) corresponde a 100% da variação da matriz de abundância de espécies.

Discussão

As condições locais dos ambientes (ex. largura, profundidade, fluxo e cobertura do dossel) se mostraram mais importantes na estruturação da comunidade de Odonata, corroborando nossa hipótese de que fatores ambientais locais são os principais fatores estruturadores da comunidade de adultos de Odonata na Amazônia Oriental. Esses fatores locais já têm sido apontados como importantes na estrutura biótica e na organização dentro dos sistemas aquáticos (Kikuchi & Uieda, 1998; Mugodo et al., 2006; Juen & De Marco, 2011; Carvalho et al., 2013). Como a estruturação das comunidades de Odonata ao longo da paisagem foi determinada tanto pelos fatores ambientais regionais, em menor escala, quanto por fatores locais, mais significativos. Combinação destes dois grupos de variáveis atuam como condutores da diversidade de Odonata nas regiões.

A integridade dos igarapés se mostrou um fator importante na estruturação das duas subordens, mas com resultados opostos. Espécies do grupo **Zygoptera** se mostraram sensíveis às alterações da integridade física dos ambientes, apresentando maior densidade em igarapés preservados, enquanto espécies de **Anisoptera** foram até mesmo favorecidas, apresentando maior densidade em igarapés alterados. Esse padrão tem sido recorrente nos estudos com a ordem (Carvalho et al., 2013; Monteiro-Júnior et al., 2013; 2014; 2015; Oliveira-Junior et al., 2015; Silva et al., 2015).

Sendo a vegetação ripária um fator altamente relacionado à integridade destes ambientes, a mesma apresentou forte efeito na comunidade de Odonata. A retirada da vegetação ripária tem efeito negativo sobre a abundância de espécies de **Zygoptera**, muitas espécies dessa subordem são altamente dependentes de áreas cobertas por vegetação densa. E por serem pequenas e com corpo delgado, em virtude da sua alta razão superfície volume são mais sujeitas ao superaquecimento e à dessecação, se tornando mais sensíveis às

variações ambientais por restrições ecofisiológicas (Corbet, 1999; Corbet & May, 2008), ficando restritas a locais mais sombreados (Juen & De Marco, 2011).

Para **Anisoptera** a retirada da vegetação ripária pode proporcionar um aumento na abundância de espécies. Por serem heliotérmicas a abundância dos mesmos é altamente dependente da radiação solar (Remsburg et al., 2008), necessária para se aquecerem e iniciarem suas atividades (May, 1976; Corbet & May, 2008; Resende, 2010), evitando assim as áreas sombreadas (Samways et al., 2005; Ward & Mill, 2005; Remsburg et al., 2008).

Esse padrão de termorregulação pode explicar essa grande dicotomia na distribuição das espécies registradas no estudo. Outro fator que corrobora esse argumento é o fato de que na maioria das vezes que estudos testaram a ordem como bioindicadoras de qualidade ambiental, as espécies de Zygoptera estiveram associadas a ambientes mais íntegros e por outro lado as de Anisoptera a ambientes abertos ou modificados (Monteiro-Júnior et al., 2014; 2015; Oliveira-Junior et al., 2015; Silva et al., 2015).

Embora muitos trabalhos sobre metacomunidades tenham evidenciado que uma grande porcentagem da variabilidade permanece sem explicação (Göthe et al. 2013; Nabout et al. 2009; Schulz et al. 2012), em nossos resultados (utilizando apenas dados ambientais) quase todos os conjuntos de dados explicaram mais da metade da variabilidade na composição tanto para Odonata quanto por subordem separadamente (Zygoptera e Anisoptera). Esse fato demonstra a importância do componente ambiental para estruturação das comunidades de libélulas. Diferentes processos operam em diferentes escalas espaciais, e os processos que operam em pequenas escalas podem influenciar padrões de grande escala (Thrush et al., 1997). Isso pode explicar a importância conjunta de ambos os fatores (locais e regionais) a estruturação das comunidades de Odonata.

A composição de Odonata pode ser influenciada por fatores ecológicos regionais (e.g. limitação de água, temperatura e heterogeneidade ambiental) (Keil et al., 2008) e locais (ex. físico-químicos da água, cobertura do dossel e impacto humano) (Monteiro-Júnior et al., 2013; Carvalho et al., 2013; Oliveira-Junior et al., 2013; 2015), no entanto, ainda é visível o predomínio da influência de fatores ambientais locais (aproximadamente 11% de explicação) na estruturação da comunidade de Odonata, corroborando com estudos em regiões neotropicais, no qual os fatores locais dos rios (ex. largura, profundidade, fluxo e cobertura do dossel) parecem ser mais importante do que fatores em maior escala (ex. altitude e precipitação) na estruturação de comunidades bentônicas (Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007).

A alta variabilidade local dos igarapés demonstram a importância de micro e mesoescalas na estruturação ecológica de comunidades bentônicas em diferentes tipos de mesohabitat (Armitage & Pardo, 1995; Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007). Como demonstrado por Lamouroux et al., (2004), a estrutura funcional das comunidades de invertebrados bentônicos está significativamente relacionada com variáveis locais, sendo a variabilidade funcional nos trechos dos riachos em grande parte dependente do microhabitat.

Muitas espécies de Odonata exigem características específicas do habitat (em geral a maioria dos Zygoptera) (Corbet, 1999; McPeck, 2008), para essas espécies mais especialistas, as condições locais do ambiente tendem a ser mais determinantes para a sua distribuição, o que leva a inferência de que uma seleção de espécies está atuando como processo determinante na estrutura e dinâmica destas comunidades (Pandit et al., 2009). Isto contrasta com outros estudos investigando a influência do habitat nas características das comunidades que Odonata, no qual identificaram que algumas espécies são associadas a tipos de habitat específicos (Schindler et al., 2003; Oliveira-Junior et al., 2015).

A ausência de vegetação pode levar um aumento da temperatura da água de habitat aquáticos (Fritzsos et al., 2005). Desta forma o declínio na riqueza de espécies Zygoptera pode ser um reflexo da retirada da vegetação marginal desses habitat, em vez da própria temperatura da água (Carvalho et al., 2013; Oliveira-Junior et al., 2015). Dadas as exigências ecofisiológicas de Odonata, vários estudos têm demonstrado que a diversidade desse grupo é afetada em uma escala local principalmente por modificações da vegetação (Samways & Steytler, 1996; Carvalho et al., 2013), estado de conservação do corpo de água (Stewart & Samways, 1998; Oliveira-Junior et al., 2015), variáveis de habitat físicos e químicos (Jacob et al., 1984; Oliveira-Junior et al., 2015), e alterações antrópicas (Oertli, 2008; Silva et al., 2010; Carvalho et al., 2013; Monteiro-Júnior et al., 2013; Oliveira-Junior et al., 2015). Por exemplo, a condutividade elétrica estimula o aumento da produção de algas e macroinvertebrados em igarapés da Amazônia, aumentando assim o alimento para predadores, tais como larvas de Zygoptera (Ribeiro et al., 1998). A quantidade de madeira nos leitos também influencia a riqueza de espécies Zygoptera, provavelmente porque estas espécies apresentam oviposição epifítica ou endofítica (Fulan & Henry, 2007).

Variáveis como precipitação e altitude têm sido registradas como importantes na estruturação de comunidades de macroinvertebrados em riachos tropicais (Bispo et al., 2001; Sites et al., 2003). A precipitação poder afetar a dinâmica e padrões hidrológicos das águas correntes (Swift et al., 1988; Arnell, 1999). Consequentemente a dinâmica hidrológica influencia na estrutura das comunidades de macroinvertebrados aquáticos (Stenert et al., 2003). Bispo et al. (2001) e Huamantínco & Nessimian (1999) indicam que a sazonalidade na distribuição de chuvas é um fator importante na determinação da diversidade de comunidade de invertebrados em riachos. São comuns diferenças na morfologia, traços comportamentais e fisiológicos das espécies ao longo de gradientes climáticos (Murray et al., 2004; Thuiller et al., 2004). Regiões com características

climáticas semelhantes devem favorecer organismos com características ecológicas semelhantes, ao passo que as regiões que diferem em clima devem favorecer organismos com características diferentes (Murray et al., 2004; Thuiller et al., 2004). Conseqüentemente, traços morfológicos e composição de espécies devem se alterar com as mudanças climáticas (Díaz & Cabido, 1997; Mulholland et al., 1997). Contudo, em grandes escalas espaciais, a variabilidade de Odonata também deve estar relacionada com as características climáticas de precipitação. Por exemplo, De Marco et al. (2015) testando a vulnerabilidade de uma espécie de Odonata (*Diastatops nigra* Montgomery, 1990) que vive na floresta endêmica da Amazônia, constataram que áreas adequadas previstas foram manchas isoladas na Amazônia central e muitas áreas periféricas, e que em geral, essas áreas apresentam climas estáveis com baixa sazonalidade de chuvas.

Em relação á altitude, estudos têm registrado que o número de espécies, bem como a sua frequência de ocorrência, pode diminuir com o aumento desta, devido principalmente a alta variação da temperatura nessas regiões (Jacobsen, 2004). A relação entre riqueza de espécies e altitude pode não ser observada entre áreas com pequenas diferenças altitudinais (Sternet & Maltchik, 2007). Porém algumas exceções podem ser encontradas em Odonata, no qual algumas espécies (e.g. *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798)) são conhecidas por voar mais alto do que qualquer outro Odonata (Corbet, 2004), com vários registros em regiões de alta altitude (até 6,300 m) no Himalaia (Wojtusiak, 1974; Vick, 1989; Corbet, 2004), desta forma, possivelmente a altitude não seja um fator tão importante para distribuição de algumas espécies de adultos de Odonata.

Existe uma interação de efeito entre os fatores locais e regionais a estruturação das comunidades de Odonata. Porém ainda é visível o forte predomínio da influência de fatores ambientais locais nessas comunidades, mostrando a importância desses fatores sobre o grupo. Frente a essas colocações, e no contexto atual da crescente degradação dos

ecossistemas aquáticos, entender como as comunidades variam ao longo de paisagens ou regiões geográficas (por meio da avaliação da composição de espécies entre as comunidades, da heterogeneidade espacial entre e dentro das comunidades) e o grau de afinidade ecológica que as espécies apresentam com fatores ambientais (locais e regionais) é de extrema importância para uma avaliação efetiva de como a diversidade é mantida. A compreensão desses padrões é uma ferramenta crucial para o planejamento de medidas para conservação à longo prazo da biodiversidade aquática (Balvanera et al., 2002; Juen & De Marco, 2011). Desta forma, para alcançar tais medidas de conservação se torna fundamental primariamente a preservação dos ecossistemas aquáticos, e em segunda instância a recuperação destes, para que as condições locais voltem a se estabelecer (os reintegrando com a paisagem), principalmente através de medidas de reconstrução das condições físicas (e.g. reflorestamento) e ajuste das condições ecológicas dos corpos d'água.

Conclusão

A relação da comunidade de Odonata com o habitat identificado neste estudo têm algumas implicações importantes no uso de Odonata para monitoramento em pequenos igarapés da Amazônia Oriental. Existe uma interação de efeito entre os fatores locais e regionais a estruturação das comunidades de Odonata. Porém ainda é visível o forte predomínio da influência de fatores ambientais locais nessas comunidades, mostrando a importância desses fatores sobre o grupo. Neste contexto, à luz das rápidas mudanças ambientais, uma questão importante nos estudos sobre estruturação de comunidades é a escala em que o habitat é medido. O habitat tem sido definido como o conjunto de recursos e condições necessários para, e acessíveis a, indivíduos de uma espécie em um local (Dennis et al., 2007). Desta forma, é de grande importância considerar as diferentes escalas (local e

regional) em estudos futuros, uma vez que um habitat adequado deve atender às necessidades ecológicas de todos os estágios de vida desses indivíduos.

Agradecimentos

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq pela bolsa de doutorado e o PPG em Zoologia (UFPA/MPEG). Ao Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia Biodiversidade e Uso da Terra na Amazônia (CNPq 574008/2008-0), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-Embrapa (SEG: 02.08.06.005.00), United Kingdom Darwin Initiative (17-023), Nature Conservancy e Natural Environment Research Council (NERC) (NE/F01614X/1 e NE/G000816/1) pelo suporte institucional e acadêmico. LJ agradece pela bolsa produtividade (303252/2013-8) do CNPq. Agradecemos ao NS Pinto pelo auxílio na identificação dos Anisoptera e ao especialista F Lencioni pela confirmação e identificação dos Zygoptera. Ao doutorando Paulo Santos Brasil pela elaboração dos mapas.

Referências

- Anderson, M. J., 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62: 245-253.
- Anderson, M. J. & D. C. I. Walsh, 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs* 83: 557-574.
- Armitage, P. D. & I. Pardo, 1995. Impact assessment of regulation at the reach level using macroinvertebrate information from mesohabitats. *Regulated Rivers: Research & Management* 10: 147-158.
- Arnell, N. W. 1999. Climate change and global water resources. *Global Environmental Change* 9: 31-49.

- Baptista, D. F., L. F. M. Dorvillé, D. F. Buss & J. L. Nessimian, 2001. Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. *Revista Brasileira de Biologia* 61(2): 295-304.
- Belle, J., 1988. A synopsis of the species of *Phyllocycla* Calvert with description of four new taxa and a key to the genera of the neotropical Gomphidae (Odonata, Gomphidae). *Tijdschrift voor Entomologie* 131: 73-102.
- Belle, J., 1996. Higher classification of the South-American Gomphidae (Odonata). *Zoologische Mededelingen* 70: 298-324.
- Bispo, P. C., L. G. Oliveira, V. L. Crisci & M. M. Silva. 2001. A pluviosidade como fator de alteração da entomofauna bentônica (Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera) em córregos do Planalto Central do Brasil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 13: 1-9.
- Bonada, N., S. Dolédec & B. Statzner, 2007. Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between Mediterranean and temperate regions: Implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology* 13: 1658-1671.
- Borcard D., P. Legendre & P. Drapeau, 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73(10): 45-55.
- Borror, D. J., 1945. A key to the New World genera of Libellulidae (Odonata). *Annals of Entomological Society of America* 38: 168-194.
- Bradshaw, C. J. A., N. S. Sodhi & B. W. Brook, 2009. Tropical turmoil: a biodiversity tragedy in progress. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 79-87.
- Brown, J. H., 2014. Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography* 41: 8-22.
- Butler, R. G. & P. G. de Maynadier, 2008 The significance of littoral and shoreline habitat integrity to the conservation of lacustrine damselflies (Odonata). *Journal of Insect Conservation* 12: 23-36.
- Carvalho, F. G., N. Silva-Pinto, J. M. B. Oliveira-Junior & L. Juen, 2013. Effects of marginal vegetation removal on Odonata communities. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25: 10-18.

- Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 31: 343-366.
- Clarke, K. R. & R. N. Gorley, 2006. Primer v.6. User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Colzani, E., T. Siqueira, M. T. Suriano & F. O. Roque, 2013. Responses of Aquatic Insect Functional Diversity to Landscape Changes in Atlantic Forest. *Biotropica* 45(3): 343-350.
- Connell, J. H., 1961. The influence of intra-specific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710-723.
- Cornell, H. V. & J. H. Lawton, 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1-12.
- Conrad, K. F., K. H. Willson, K. Whitfield, I. F. Harvey, C. J. Thomas & T. N. Sherratt, 2002. Characteristics of dispersing *Ischnura elegans* and *Coenagrion puella* (Odonata): age, sex, size, morph and ectoparasitism. *Ecography* 25: 439-445.
- Corbet, P. S., 1999. Dragonflies: Behavior and ecology of Odonata. Comstock Publ. Assoc., Ithaca, NY, 829p.
- Corbet, P. S., 2004. Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. Colchester: Harley Books. 829p.
- Corbet, P. S. & M. L. May, 2008. Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology* 11: 155-171.
- Dennis, R. L. H., T. G. Shreeve & D. A. Sheppard, 2007. Species conservation and landscape Management: A habitat perspective. In: Stewart A. J., New T. R. & Lewis O. T. (eds.). *Insect Conservation Biology*. pp. 92-126. CABI Publishing.
- De Marco, P. Jr., C. C. Nóbrega, R. A. Souza & U. G. Neiss, 2015. Modeling the distribution of a rare Amazonian odonate in relation to future deforestation. *Freshwater Science* 34(3): 1123-1132.
- De Marco, P. Jr. & D. C. Resende, 2002. Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica* 31: 129-138.

- Díaz, S. & M. Cabido, 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463-474.
- Dolédéc, S. & B. Statzner, 2010. Responses of freshwater biota to human disturbances: contribution of J-NABS to developments in ecological integrity assessments. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 286-311.
- Dolný, A., F. Harabis, D. Bárta, S. Lhota & P. Drozd, 2012. Aquatic insects indicate terrestrial habitat degradation: changes in taxonomical structure and functional diversity of dragonflies in tropical rainforest of East Kalimantan. *Tropical Zoology* 25: 141-57.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Feitosa, M. A. C., G. M. Julião, M. D. P. Costa, B. Belém & F. A. C. Pessoa, 2012. Diversity of sand flies in domiciliary environment of Santarém, state of Pará, Brazil: species composition and abundance patterns in rural and urban areas. *Acta Amazonica* 42: 507-514.
- Ferreira-Peruquetti, P. & P. De Marco, 2002. Efeito da alteração ambiental sobre comunidades de Odonata em riachos de Mata Atlântica de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19(2): 32-37.
- Fulan, J.A. & R. Henry, 2007. Temporal distribution of immature Odonata (Insecta) on *Eichhornia azurea* (Kunth) stands in the Camargo Lake, Paranapanema River, São Paulo. *Revista Brasileira de Entomologia* 51: 224-227.
- Fritzsons, E., L. E. Mantovani, A. Chaves Neto & N. E. A. Rizzi, 2005. A Influência da floresta ciliar sobre a temperatura das águas do rio Capivari, região cárstica Curitiba. *Revista Floresta* 35: 395-407.
- Gardner, T. A., J. Ferreira, J. Barlow, A. C. Lees, L. Parry, I. C. G. Vieira et al., 2013. A social and ecological assessment of tropical land-uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B*. 368 (1619) <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0166>.
- Garrison, R. W., 1990. A synopsis of the genus *Hetaerina* with descriptions of four new species (Odonata: Calopterigidae). *Transactions of American Entomological Society* 116: 175-259.

- Garrison, R. W., N. Von Ellenrieder & J. A. Louton, 2006. Dragonfly genera of the New World: an illustrated and annotated key to the Anisoptera. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 368p.
- Garrison, R.W., N. Von Ellenrieder & J. A. Louton, 2010. Damselfly genera of the New World. Baltimore, an illustrated and annotated key to the Zygoptera. The Johns Hopkins University Press, 490p.
- Gerlach, J., M. Samways & J. Pryke, 2013. Terrestrial invertebrates as bioindicators: an overview of available taxonomic groups. *Journal of Insect Conservation* 17: 831-50.
- Heino, J., 2013. The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological Reviews* 88: 166-178.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones & A. J. Jarvis, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hillebrand, H. & T. Blenckner, 2002. Regional and local impacts on species diversity - from pattern to process. *Oecologia* 132: 479-491.
- Huamantínco, A. A. & J. L. Nessimian, 1999. Estrutura e distribuição espacial da comunidade de larvas de Trichoptera (Insecta) em um tributário de primeira ordem do Rio Paquequer, Teresópolis, RJ. *Acta Limnológica Brasiliensia* 11: 1-16.
- Jackson, D. A., 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristic and statistical approaches. *Ecology* 74: 2204-2214.
- Jacob, U., H. Walther & R. Klenke, 1984. Aquatic insect larvae as indicators of limiting minimal contents of dissolved oxygen-part II. *Aquatic Insects* 6: 185-190.
- Jacobsen, D. 2004. Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology* 49: 1293-1305.
- Jetz, W., G. H. Thomas, J. B. Joy, K. Hartmann & A. O. Mooers, 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491: 444-448.

- Juen, L. & P. De Marco, 2011. Odonate biodiversity in terra-firme forest streamlets in Central Amazonia: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity* 4: 265-274.
- Junk, W. J., P. B. Bayley, R. E. Sparks, 1989. The flood pulse concept in rivers-floodplain systems. *Special Publication. Canadian Fishery Aquatic Science* 106: 110-127.
- Kaufmann, P. R., P. Levine, G. E. Robison, C. Seeliger & D. V. Peck, 1999. Quantifying physical habitat in wadeable streams. U.S. Environmental Protection Agency, EPA/620/R-99/003, Washington, D.C. 149p.
- Kikuchi, R. M. & V. S. Uieda, 1998. Composição da comunidade de invertebrados de um ambiente lótico tropical e sua variação espacial e temporal, p. 157-173. In: *Nessimian J. L. & Carvalho A. L. (Eds). Ecologia de insetos aquáticos. Rio de Janeiro, PPGE-UFRJ, Séries Oecologia Brasiliensis, 309p.*
- Lamouroux, N., S. Dolédec & S. Gayraud, 2004. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 449-466.
- Lawton, J. H., 1999. "Are there general laws in ecology?" *Oikos* 84: 177-192.
- Legendre, P. & M. J. Anderson, 1999. Distance-based redundancy analysis: Testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs* 69: 1-24.
- Legendre, P. & L. Legendre, 1998. *Numerical ecology*, 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. J. Amarasekare, M. Chase & M. F. Hoopes, 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Lencioni, F. A. A., 2005. *The Damselflies of Brazil: An Illustrated Guide – The Non Coenagrionidae Families*. All Print Editora, São Paulo, 332p.
- Lencioni, F. A. A., 2006. *The Damselflies of Brazil: An Illustrated Guide - Coenagrionidae*. All Print Editora, São Paulo, 419p.
- May, M. L., 1976. Thermoregulation in adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs* 46: 1-32.

- May, M. L., 1991. Thermal adaptations of dragonflies, revisited. *Advances in Odonatology* 5: 71-88.
- McPeck, M. A., 2008. Ecological factors limiting the distributions and abundances of Odonata. Dragonflies & Damselflies. *In: Córdoba-Aguilar A. (ed.). Model organisms for ecological and evolutionary research.* pp. 51-62. Oxford University Press.
- Monteiro-Júnior C. S., S. R. M. Couceiro, S. R. M. N. Hamada & L. Juen, 2013. Effect of vegetation removal for road building on richness and composition of Odonata communities in Amazonia, Brazil. *International Journal of Odonatology* 16: 135-44.
- Monteiro-Júnior C. S., L. Juen & N. Hamada, 2014. Effects of urbanization on stream habitats and associated adult dragonfly and damselfly communities in central Brazilian Amazonia. *Landscape and Urban Planning* 127: 28-40.
- Monteiro-Júnior C. S., L. Juen & N. Hamada, 2015. Analysis of urban impacts on aquatic habitats in the central Amazon basin: adult odonates as bioindicators of environmental quality. *Ecological Indicators* 48: 303-11.
- Moura, N. G. M., A. C. L. Lees, C. Andretti, B. Davis, R. Solar, A. Aleixo, J. Barlow, J. Ferreira & T. Gardner, 2013. Avian biodiversity in multiple-use landscapes of the Brazilian Amazon. *Biological Conservation* 167: 339-348.
- Mugodo, J., M. J. Kennard, P. Liston, S. Nichols, S. Linke, R. H. Norris & M. Lintermans, 2006. Local stream habitat variables predicted from catchment scale characteristics are useful for predicting fish distribution. *Hydrobiologia* 572(1): 59-70.
- Mulholland, P. J., G. B. Best, C. C. Coutant, G. M. Hornberger, J. L. Meyer, P. J. Robinson, J. R. Stenberg, R. E. Turner, F. Vera-Herrera & R. G. Wetzel, 1997. Effects of climate change on freshwater ecosystems of the south-eastern United States and the Gulf Coast of Mexico. *Hydrological Processes* 11: 949-970.
- Murray, B. R., A. H. D. Brown, C. R. Dickman, & M. S. Crowther, 2004. Geographical gradients in seed mass in relation to climate. *Journal of Biogeography* 31: 379-388.
- Nepstad, D. C., P. R. S. Moutinho, M. B. Dias-Filho, E. Davidson, G. Cardinot, D. Markewitz, R. Figueiredo, N. Vianna, P. Lefebvre, D. Ray, J. M. Silva, L. Sternberg, M. Moreira, J. B. Guerreiro, L. Barros, F. Y. Ishida, E. Belk & E.

- K.Schwalb, 2002. The effects of rainfall exclusion on canopy processes and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research* 107(20): 80-85.
- Nessimian, J. L., E. Venticinque, J. Zuanon, P. De Marco, M. Gordo, L. Fidelis, J. D. Batista & L. Juen, 2008. Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia* 614: 117-131.
- Oertli, B., 2008. The use of dragonflies in the assessment and monitoring of aquatic habitats, in: Córdoba-Aguilar, A. (Ed.), *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, Oxford, pp. 79-95.
- Oliveira-Junior, J. M. B., Y. Shimano, T. Gardner, R. M. Hughes, P. De Marco & L. Juen, 2015. Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Austral Ecology* 40(6): 733-744.
- Paine, R. T., 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 65-75.
- Pandit, S. N., J. Kolasa & K. Cottenie, 2009. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology* 90(8): 2253-2262.
- Peck, D. V., A. T. Herlihy, B. H. Hill, R. M. Hughes, P. R. Kaufmann, D. Klemm, J. M. Lazorchak, F. H. McCormick, S. A. Peterson, P. L. Ringold, T. Magee & M. Cappaert, 2006. *Environmental Monitoring and Assessment Program-Surface Waters Western Pilot Study: Field Operations Manual for Wadeable Streams*. EPA/620/R-06/003. U.S. Environmental Protection Agency, Washington, D.C.
- Peres, C. A., 2011. Conservation in sustainable-use tropical forest reserves. *Conservation Biology* 25: 1124-1129.
- Peres-Neto, P. R., D. A. Jackson & K. M. Somers, 2003. Giving meaningful interpretation to ordination axes: assessing loading significance in principal component analysis. *Ecology* 84: 2347-2363.
- Poff, N. L., J. D. Olden, N. K. M. Vieira, D. S. Finn, M. P. Simmons & B. C. Kondratieff, 2006. Functional trait niches of North American lotic insects: Traits-based

- ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 730-755.
- Putz, F. E. & H. K. Redford, 2010. Tropical forest definitions, degradation, phase shifts, and further transitions. *Biotropica* 42: 10-20.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>. Acesso em: 20 de março de 2012.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200-205.
- Remsburg, A. J., A. C. Olson & M. J. Samways, 2008. Shade alone reduces adult dragonfly (Odonata: Libellulidae) abundance. *Journal of Insect Behavior* 21: 460-468.
- Resende, D. C., 2010. Residence advantage in heterospecific territorial disputes of *Erythrodiplax* Brauer species (Odonata, Libellulidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 54: 110-114.
- Ribeiro, J. R. I., J. L. Nessimian & E. C. Mendonça, 1998. Aspectos da distribuição dos Nepomorpha (Hemiptera: Heteroptera) em corpos d'água na restinga de Maricá, Estado do Rio de Janeiro. *Oecologia Brasiliensis* (ed. by J. L.Nessimian & A. L.Carvalho), pp. 113-128. PPGE-UFRJ.
- Ricklefs, R. E. & D. Schluter, 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Roque, F. O., T. Siqueira, L. M. Bini, M. C. Ribeiro, L. R. Tambosi, G. Ciocheti & S. Trivinho-Strixino, 2010. Untangling associations between chironomid taxa in Neotropical streams using local and landscape filters. *Freshwater Biology* 55(4): 847-865.
- Rosenzweig, M. L., 2003. How to reject the area hypothesis of latitudinal gradients. In: *Macroecology: concepts and consequences* (T.M. Blackburn & K.J. Gaston, eds), pp. 87–106. Blackwell Publishing, Oxford.
- Samways, M. J. & N. S. Steytler, 1996. Dragonfly (Odonata) distribution patterns in urban and forest landscapes, and recommendations for riparian management. *Biological Conservation* 78: 279-288.

- Samways, M. J., S. Taylor & W. Tarboton, 2005. Extinction reprieve following alien removal. *Conservation Biology* 19: 1329-1330.
- Schindler, M., C. Fesl & A. Chovanec, 2003. Dragonfly associations (Insecta: Odonata) in relation to habitat variables: a multivariate approach. *Hydrobiologia* 497(1): 169-180.
- Silva, D. P., P. De Marco & D. C. Resende, 2015. Adult odonate abundance and community assemblage measures as indicators of stream ecological integrity: A case study. *Ecological Indicators* 10(3): 744-752.
- Sites, R. W., M. R. Willig & M. J. Linit., 2003. Macroecology of Aquatic Insects: A Quantitative Analysis of Taxonomic Richness and Composition in the Andes Mountains of Northern Ecuador. *Biotropica* 35(2): 226-239.
- Stenert, C. & L. Maltchik, 2007. Influence of area, altitude and hydroperiod on macroinvertebrate communities in southern Brazil wetlands. *Marine and Freshwater Research* 58(11): 993-1001.
- Stenert, C., E. M. Santos & L. Maltchik, 2003. Os efeitos do pulsod e inunda  o na comunidade de macroinvertebrados em uma lagoa associada a uma plan  cie de inunda  o do sul do Brasil. In: henry, R. Ec  tonos nas interfaces dos ecossistemas aqu  ticos. S  o Carlos. RIMA. 47-60p. (349 p).
- Stewart, D. A. B. & M. J. Samways, 1998. Conserving dragonfly (Odonata) assemblages relative to river dynamics in an African savanna game reserve. *Conservation Biology* 12: 683-692.
- Stoks, R. & A. C  rdoba-Aguilar, 2012. Evolutionary ecology of Odonata: a complex life cycle perspective. *Annual Review of Entomology* 57: 249-65.
- Strecker, A. L., P. M. Campbell & J. D. Olden, 2011. The aquarium trade as an invasion pathway in the Pacific Northwest. *Fisheries* 36: 74-85.
- Swift, L. W., G. B. Cunningham & J. E. Douglass, 1988. Climatology and hydrology. In: *Forest Hydrology and Ecology at Coweeta* (eds Swank WT, Crossley DA), pp. 35–55. Springer-Verlag, New York.
- Terborgh, J., S. K. Robinson, T. A. Parker, C. A. Munn & Nina, 1990. Pierpont Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs* 60: 213-238.

- Thrush, S. F., V. J. Cummings, P. K. Dayton, R. Ford, J. Grant, J. E. Hewitt, A. H. Hines, S. M. Lawrie, R. D. Pridmore, P. Legendre, B. H. McArdle, D. C. Schneider, S. J. Turner, R. B. Whitlatch & M. R. Wilkinson, 1997. Matching the outcome of small-scale density manipulation experiments with larger scale patterns: an example of bivalve adult/juvenile interactions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 216: 153-169.
- Thuiller, W., S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne, & T. Rebelo, 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for *Leucadendron* taxa. *Ecology* 85: 1688-1699.
- Tilman, D. & S. Pacala, 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs R. E. & D. Schluter (eds). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, pages 13-25. University of Chicago Press, Chicago.
- Tomanova, S. & P. Usseglio-Polatera, 2007. Patterns of benthic community traits in Neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *Fundamental and Applied Limnology* 170(3): 243-255.
- Tomanova, S., N. Moya & T. Oberdorff, 2008. Using macroinvertebrate biological traits for assessing biotic integrity of Neotropical streams. *River Research and Applications* 24: 1230-1239.
- Tomanova, S., P. A. Tedesco, M. Campero, P. A. Van Damme, Moyan & T. Oberdorff, 2007. Longitudinal and altitudinal changes of macroinvertebrate functional feeding groups in Neotropical streams: A test of the River Continuum Concept. *Fundamental and Applied Limnology* 170: 233-241.
- Tscharntke, T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess & C. Thies, 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* 12: 354-363.
- Veloso, H. P., A. L. R. Rangel Filho & J. C. A. Lima, 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro, 123p.
- Vick, G. S., 1989. List of the dragonflies recorded from Nepal, with a summary of their altitudinal distribution. *Opuscula Zoologica Fluminensia* 43: 1-21.

- Vinson, M. R. & C. P. Hawkins, 1996. Effects of sampling area and subsampling procedure on comparisons of taxa richness among streams. *Journal North American Benthological Society* 15(3): 392-399.
- Zuellig, R. E. & T. S. Schmidt, 2012. Characterizing invertebrate traits in wadeable streams of the contiguous US: Differences among ecoregions and land uses. *Freshwater Science* 31: 1042-1056.
- Ward, L. & P. J. Mill, 2005. Habitat factors influencing the presence of adult *Calopteryx splendens* (Odonata: Zygoptera). *European Journal of Entomology* 102: 47-51.
- Watrin, O. S. & A. M. A. Rocha, 1992. Levantamento da vegetação natural e do uso da terra no município de Paragominas (PA) utilizando imagens TM/Landsat. Belém, EMBRAPA/CPATU. (EMBRAPA/CPATU, Boletim de Pesquisa, 124) 40 p.
- Wojtusiak, J., 1974. A dragonfly migration in the high Hindu Kush (Afghanistan), with a note on high altitude records of *Aeshna juncea mongolica* Bartenev, and *Pantala flavescens* (Fabricius) (Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae). *Odonatologica* 3: 137-142.

Capítulo 3

**SIMILARIDADE MORFOLÓGICA AFETA OS PADRÕES DE SEGREGAÇÃO
ECOLÓGICA DE ANISOPTERA E ZYGOPTERA (INSECTA: ODONATA) EM
IGARAPÉS PRESERVADOS E ALTERADOS NA AMAZÔNIA ORIENTAL?**

Formatado de acordo com as normas da revista *Insect Conservation and Diversity*

Similaridade morfológica afeta os padrões de segregação ecológica de Anisoptera e Zygoptera (Insecta: Odonata) em igarapés preservados e alterados na Amazônia Oriental?

JOSÉ MAX BARBOSA DE OLIVEIRA JUNIOR,^{1,2,*} & LEANDRO JUEN¹

¹Laboratório de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi.

²Instituto de Ciências e Tecnologia das Águas, Universidade Federal do Oeste do Pará.

Título curto: Similaridade morfológica de libélulas

* Autor para correspondência: JOSÉ MAX BARBOSA DE OLIVEIRA JUNIOR, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Laboratório de Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, Rua Augusto Correia, Nº 1, Bairro Guamá, CEP: 66075-110, Belém, Pará, Brazil. E-mail: josemaxoliveira@gmail.com.

Resumo. 1. Interações interespecíficas como a competição é um dos principais fatores que determinam a distribuição, abundância e diversidade de organismos em comunidades naturais. Nesse contexto, nosso objetivo foi avaliar os padrões de coocorrência das espécies de adultos de libélulas em igarapés preservados e alterados na Amazônia, testando se existe um limite mínimo de similaridade morfológica entre as espécies que possibilite suas coexistências.

2. Amostramos 98 igarapés na região da Amazônia Oriental, Pará, Brasil, usando rede entomológica para a captura dos indivíduos adultos de libélulas. Foram selecionados 10 indivíduos machos de cada espécie, e com uso de um paquímetro digital foram mensuradas nove medidas morfológicas. Essas medidas estão intimamente relacionadas à utilização do nicho e termoregulação das espécies.

3. Coletamos 3.588 espécimes de Odonata, distribuídos em 11 famílias, 49 gêneros e 133 espécies. Encontramos um padrão não aleatório de coocorrência das espécies de Zygoptera tanto nos igarapés preservados quanto nos alterados. Já para Anisoptera encontramos um padrão aleatório de coocorrência das espécies tanto nos igarapés preservados quanto nos alterados. Em igarapés preservados foi observado que existe uma intensa competição interespecífica de Zygoptera baseada na morfologia, já nos igarapés alterados o padrão foi aleatório. Para Anisoptera tanto em igarapés preservados quanto em alterados as sobreposições morfológicas são aleatórias.

4. Espécies de Anisoptera com maior tamanho corporal e maior capacidade de dispersão, geralmente mostram padrões aleatórios de coocorrência, e espécies de Zygoptera com menor tamanho corporal, alta especificidade e baixa capacidade de dispersão mostram padrões não aleatórios. Normalmente, padrões de distribuição modelo tabuleiro de xadrez são interpretados como prova da competição, o que ficou evidente para a subordem Zygoptera. Interações competitivas entre espécies que são diferentes morfológicamente são frequentemente assimétricas, possivelmente devido às distintas capacidades, resultantes de diferentes histórias evolutivas.

5. Os padrões não aleatórios na sobreposição do tamanho podem estar relacionados aos limites nos recursos alimentares e devido à competição interespecífica. Já os padrões aleatórios, pode estar relacionados à fatores como chance de invasões, extinções locais, co-colonizações idiossincrásticas, populações pequenas e deriva genética. Os padrões de distribuição das espécies de libélulas são afetados pelos processos de similaridade limitante, em especial em ambientes preservados, e para os grupos mais especialistas, como maioria dos Zygoptera. Portanto, futuros trabalhos podem usar a similaridade limitante como um fator a mais, juntamente com os processos ambientais e espaciais na busca de uma maior compreensão da estruturação dessas comunidades.

Palavras-chave. Coexistência, Competição interespecífica, Libélulas, Similaridade limitante, Tamanho corporal.

Introdução

Para preservar a biodiversidade não basta conhecer bem a distribuição (Araújo & Williams, 2000) e a abundância das espécies (Gaston & Blackburn, 2000), também é preciso conhecer os fatores que afetam suas variações, pois sem conhecer as causas dos padrões de distribuição desses organismos é praticamente impossível garantir a sua conservação, principalmente em um mundo de transformações e redução de ambientes naturais cada vez mais intensas (Giannini *et al.*, 2012), como as que estamos vivendo atualmente.

Para que ocorra a coexistência de espécies em uma determinada comunidade um dos princípios é a possibilidade de partilha dos recursos disponíveis (Cardoso *et al.*, 1989), sendo este um dos principais fatores que determinam a distribuição, abundância e diversidade de organismos (Toft, 1985). Na partilha de recurso, um fator chave é a competição inter e intraespecífica, afetando não somente a distribuição das espécies, mas também, caracteres como a taxa de natalidade e sobrevivência (Grant & Schluter, 1984). Esse tipo de interação antagônica ocorre quando há baixa disponibilidade de recurso essencial para o crescimento e reprodução (Amarasekare, 2009). Em comunidade estruturada pela competição, a coexistência estável só será possível caso as espécies apresentem diferenças de requisitos ecológicos, que são determinadas pela ausência de sobreposição de nicho (Gotelli & Graves, 1996).

Teorias sobre a coexistência de espécies relacionadas com a quantidade de recursos disponíveis, competição e exclusão por espécies melhores adaptadas, têm se tornado uma das preocupações centrais ao se discutir comunidades ecológicas (Adler, 2007; Cadotte, 2007). De acordo com a Teoria do Nicho, cada espécie tem um conjunto de condições bióticas e abióticas que determinam os limites dentro dos quais elas podem persistir.

Assim, quando pensamos em como estas espécies coexistem, somos levados a esperar que essa possível coexistência seja através da especialização em diferentes nichos (Chesson, 2000). O conjunto de hipóteses, modelos e teorias construídos sob a ótica da formação de comunidades por ocupação e uso de nicho, enfoca a interação dos indivíduos vivos e as consequências destas interações para a aptidão ecológica dos mesmos (Scarano & Dias, 2004).

A razão entre os tamanhos corporais das espécies é uma das métricas mais utilizadas para o estudo da sobreposição de nichos (McClain & Boyer, 2009). O tamanho corporal está relacionado com diversas características morfológicas dos animais que, por sua vez, refletem seu nicho ecológico (Cooper & Purvis, 2009; McClain & Boyer, 2009). Para espécies competidoras coexistirem é necessário que a razão de tamanho entre elas seja grande o suficiente para não haver grande sobreposição de nicho (MacArthur & Levins, 1967; Gotelli & Graves, 1996). Espécies estreitamente relacionadas (e.g. mesmo gênero) que ocorrem em um mesmo ambiente e apresentam conservação de nicho, geralmente possuem necessidades similares e acabam compartilhando características ecológicas. No entanto, a hipótese da similaridade limitante (Hutchinson, 1959; MacArthur & Levins, 1967) prediz que espécies com características morfológicas similares não podem coexistir localmente devido à competição por limitação de recursos até um limite de sua similaridade, isso garantiria o uso de recursos ligeiramente distintos. Após este limite, a exclusão competitiva passa a ser determinante na segregação das espécies semelhantes (Winston, 1995).

Odonata vêm sendo amplamente utilizados como organismo modelo em estudos que investigam os fatores que regulam a estrutura de comunidades, devido a sua grande especificidade de habitat, resolução taxonômica apurada, coleta, manipulação em campo e em laboratório ser mais simples (Garrison, 2010; Calvão *et al.*, 2013; Monteiro-Júnior *et*

al., 2015; Oliveira-Junior *et al.*, 2015), do que quando comparada com outros organismos aquáticos. Essa ordem constitui um grupo de extrema importância ecológica, pois apresentam uma grande biodiversidade, são essenciais na manutenção da estrutura trófica dos sistemas aquáticos e apresentam fortes relações com as características ambientais (e.g. Benstead *et al.*, 2003; Benstead & Pringle, 2004; Silveira *et al.*, 2005; Bried & Samways, 2015).

As espécies de Odonata, em virtude das exigências ecofisiológicas dos indivíduos adultos quanto ao comportamento de voo e sua capacidade de termorregulação podem ser divididas em dois grupos: os pousadores e voadores. Os pousadores (em geral ectotérmicos) usam a luz solar ou a temperatura ambiente como fonte principal de calor (May, 1976; Corbet, 1999). Eles podem ser conformadores térmicos ou heliotérmicos. Os conformadores, em geral pertencentes a subordem Zygoptera, são de menor tamanho corporal, tem alta condutância térmica e a temperatura do corpo varia com a temperatura ambiente, principalmente por transferência de calor através da convecção (Heinrich & Casey, 1978). Os heliotérmicos têm maiores tamanhos corporal (alguns Zygoptera e a maioria Anisoptera) e conseqüentemente menor condutância; sua atividade é determinada principalmente pela incidência de luz solar (Corbet & May, 2008). Já os voadores (endotérmicos; maioria dos Anisoptera), escapam da previsão deste cenário por produzirem calor através do controle da circulação da hemolinfa (May, 1976).

Quanto à alimentação essa ordem é composta por organismos predadores generalistas, que se alimentam essencialmente de qualquer invertebrado cujo tamanho permita sua subjugação e posterior ingestão (Heckman, 2008). Variações morfológicas como a forma corpórea tornam-se parâmetros altamente associados com a ecologia das espécies, podendo tornar essas características um fator desencadeador do processo de competição entre suas espécies. Tais características morfológicas estão correlacionadas

com a maneira de explorar esses recursos alimentares, como o forrageamento e a ocupação do ambiente (Hespenheide, 1973; Schoener, 1974). Indivíduos maiores (maioria dos Anisoptera) apresentam uma maior demanda nutricional do que os de menor tamanho corporal (maioria dos Zygoptera), precisando ser mais ágeis e eficientes no forrageamento, no entanto, necessitam, proporcionalmente, de menos alimentos, pois gastam menos energia para manter o seu metabolismo e suas atividades (Conrad *et al.*, 2002).

Uma sutil distinção de recursos garantirá que na relação de espécies coocorrentes haja uma sobreposição parcial de nichos (Hutchinson, 1959; Pianka, 1982), gerando certa redução na amplitude de nichos potenciais e estreitamento no nicho realizado (Pianka, 1967). No entanto, a exclusão competitiva só será atuante caso ocorra sobreposição total de um recurso e caso este seja limitante (Putnam, 1996). Assim, características relacionadas com alimentação deveriam exibir uma diferença mínima compatível (Hutchinson, 1959), e qualquer diferença em espécies simpátricas poderia ser interpretada como consequência evolutiva de seleção, favorecendo divergência de caracteres com um mínimo de divergência morfológica (Lossos, 2000).

Os padrões ecofisiológicos e estratégias de Odonata também associam a capacidade de termorregulação com o tamanho corporal (ver Corbet, 1999). Desta forma, a associação das estratégias e desses padrões ecofisiológicos de Odonata com o tamanho corporal nos leva a acreditar que exista um *trade-off*, no qual as características ecológicas das espécies em conjunto com a heterogeneidade do habitat podem explicar os padrões de diversidade desses insetos (Kneitel & Chase, 2004; De Marco *et al.*, 2015; Dutra & De Marco, 2015).

Como o efeito de fatores ambientais e espaciais para as subordens Anisoptera e Zygoptera são diferentes (ver capítulos 1 e 2), trabalharemos somente com os efeitos por subordens separadamente, haja vista que eles são antagônicos (Carvalho *et al.*, 2013; Juen *et al.*, 2014, Monteiro-Júnior *et al.*, 2014; 2015; Oliveira-Junior *et al.*, 2015,). Nesse

contexto, nosso objetivo é testar os padrões de coocorrência das espécies de Anisoptera e Zygoptera e avaliando se existe um limite de similaridade morfológica entre as espécies que possibilite suas coexistências. Testaremos a hipótese de que a maioria das espécies de cada subordem apresentará características morfológicas divergentes, apresentando um mínimo de dissimilaridade para a coocorrência. Essa divergência permitiria a coexistência de espécies de cada subordem, devido basicamente, ao uso de diferentes recursos alimentares e das restrições de termorregulação.

Desta forma, devido a alta vagilidade das espécies de Anisoptera (indivíduos de maior tamanho corporal, razão superfície/volume), esperamos que a maioria das espécies dessa subordem apresentem coocorrência aleatória. Os Zygoptera geralmente são indivíduos de menor tamanho corporal, e por possuírem uma alta especificidade e baixa capacidade de dispersão, esperamos que a coocorrência entre as espécies dessa subordem seja não aleatória.

Material e Métodos

Área de Estudo

Foram amostramos 98 igarapés no período de estiagem, sendo 48 na região de Santarém-Belterra entre os meses de julho e agosto do ano de 2010, e 50 no município de Paragominas entre junho e agosto de 2011 (Figura 1). Optou-se por este período, pois altos regimes de pluviosidade afeta o padrão de atividade de Odonata, e portanto, é um fator limitante para a coleta, devido às suas exigências ecofisiológicas (ver Corbet, 1999; May, 1976; 1991). Além disso, alguns estudos têm demonstrado que a maior riqueza e abundância de Odonata ocorrem no período de estiagem (Fulan & Henry, 2007; Baptista *et al.*, 2001).

A região de Santarém-Belterra é drenada pela Bacia do Rio Curuá-Una, que deságua diretamente no Rio Amazonas (02°26'22"S, 54°41'55"O e 02°41'54"S, 54°53'18"O, respectivamente) (Figura 1). Essa região apresenta vegetação do tipo floresta tropical, com exceção de savanas amazônicas encontrados na região noroeste do município (Feitosa *et al.*, 2012). A segunda região, localizada no município de Paragominas (02°59'51"S, 47°21'13"O) (Figura 1) compreende pelo menos cinco microbacias, mas é dominada pela drenagem do Rio Uruaim. A vegetação de Paragominas é do tipo floresta ombrófila densa, também conhecida como floresta equatorial úmida de terra firme (Velooso *et al.*, 1991). Segundo a classificação de Köppen, o clima predominante de ambas as regiões é do tipo "Aw", caracterizados como tropical chuvoso com estação seca curta bem definida, com chuvas inferiores a 60 mm, temperatura média anual de 27,2 °C, umidade relativa do ar de 81% (Paragominas) e 88% (Santarém-Belterra) e com precipitação pluviométrica média de 2.000mm/ano (Furtado & Macedo, 2006).

Paragominas e Santarém/Belterra apresentam um gradiente de uso da terra (Moura *et al.*, 2013), com áreas alteradas compostas por florestas secundárias (Putz & Redford, 2010), áreas de reflorestamento tipicamente de teca (*Tectona grandis* L.), eucalipto (*Eucalyptus* sp. L'Hér.) ou paricá (*Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* Huber ex Ducke) bem como por áreas de pastagem de gado e agricultura mecanizada, tipicamente arroz e soja (*Oryza sativa* L.; *Glycine max* L.) (Gardner *et al.*, 2013; Moura *et al.*, 2013). Por outro lado, ainda existe grandes remanescentes preservados compostos por floresta primária, com fisionomia clímax original que nunca foi claramente derrubada (Gardner *et al.*, 2013; Moura *et al.*, 2013).

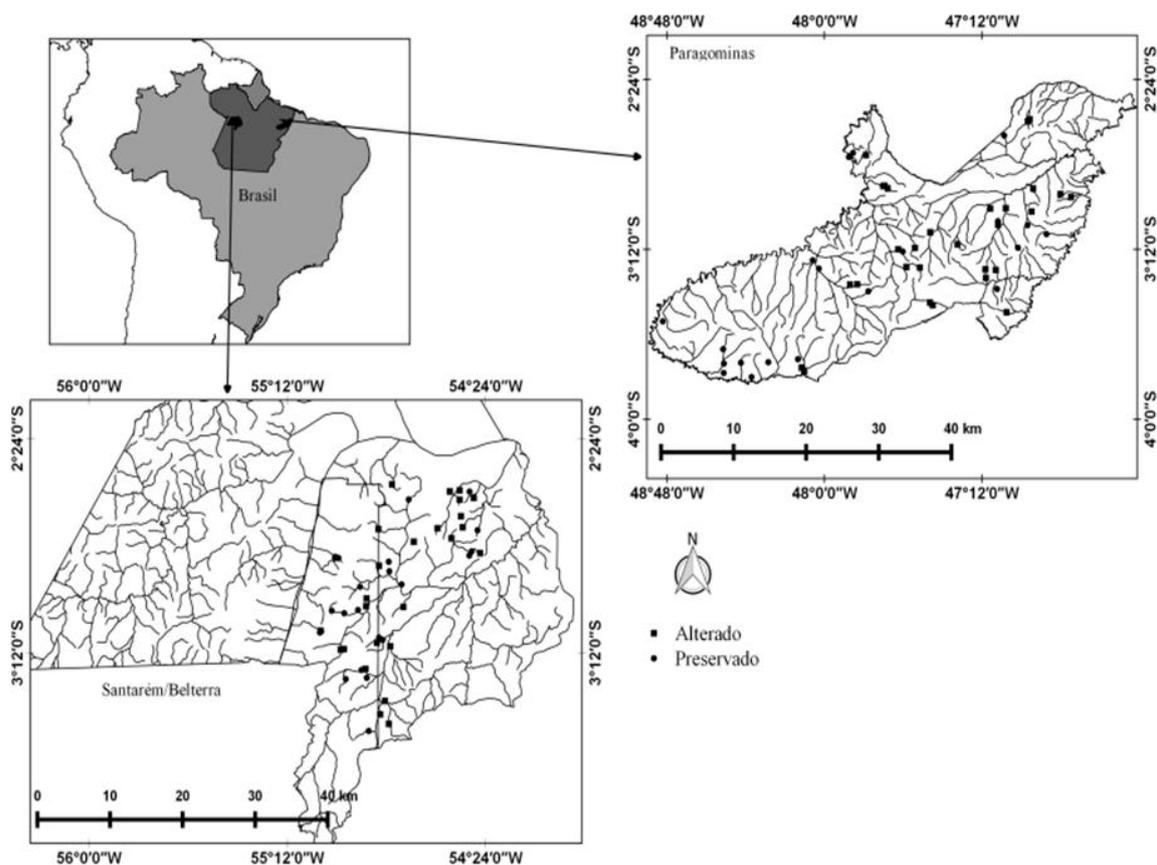


Figura 1. Bacias, rede de drenagem e igarapés amostrados nas regiões de Paragominas e Santarém/Belterra, Amazônia brasileira, Pará, Brasil. (Fonte: mapa elaborado através do programa ArcGis (ESRI 2011)).

Coleta de Dados

Amostragem de Odonata e procedimentos laboratoriais

Foi demarcado um trecho de 150 m em cada igarapé, subdividindo-os em 10 seções de 15 m cada, separadas por 11 transectos margem a margem. Em virtude das exigências ecofisiológicas de Odonata, as seções longitudinais de 15 m foram subdivididas em três segmentos de cinco metros cada, sendo que em cada seção foram amostrados apenas os dois primeiros segmentos, compondo ao final em cada igarapé, 20 segmentos de cinco metros cada. Estes segmentos foram posteriormente agrupados para as análises de dados, representando uma unidade amostral.

Os indivíduos adultos foram coletados usando rede entomológica (40 cm de diâmetro, 65 cm de profundidade e cabo de alumínio com 90 cm de comprimento) seguindo o protocolo de coleta usado em Oliveira-Junior *et al.* (2015). Em cada igarapé o tempo médio de coleta foi de uma hora.

Com o uso de termômetro a temperatura e umidade do ar foram mensuradas, em local sombreado próximo de cada igarapé (trecho de 150 m). As coletas foram realizadas impreterivelmente entre as 10 e 14 h, quando os raios solares alcançavam o igarapé. Essas condições mínimas eram necessárias para garantir que a maioria dos grupos de Odonata (conformadores, heliotérmicos e endotérmicos) estivessem ativos no momento da coleta (May, 1976; 1991; De Marco & Resende, 2002). Para o acondicionamento dos indivíduos foi seguido o protocolo descrito em Lencioni (2006), sendo a secagem apenas pelo meio de desidratação natural.

Os indivíduos coletados foram identificados através de chaves taxonômicas especializadas (Borror, 1945; Belle, 1988; 1996; Garrison, 1990; Carvalho & Calil, 2000; Lencioni, 2005; 2006; Garrison *et al.*, 2006; Garrison *et al.*, 2010), comparando-os com material testemunho da coleção do Museu de Zoologia da Universidade Federal do Pará, e quando necessário alguns exemplares foram enviados para os especialistas Frederico Lencioni (Zygoptera) e Ângelo Parise Pinto (Anisoptera). Após a identificação, todos os exemplares foram depositados como material testemunho na Coleção do Museu de Zoologia da Universidade Federal do Pará, Belém, PA, Brasil.

Avaliação da condição física dos igarapés

As categorias de conservação utilizadas para descrever os igarapés amostrados podem ser observadas nos tópicos: Coleta de Dados (subtópico “Preditores ambientais”) e Resultados (subtópico “Características abióticas dos igarapés”) do Capítulo 1.

Dados morfométricos dos indivíduos de Odonata

Foram selecionados 10 indivíduos machos de cada espécie (em bom estado de conservação), para a obtenção das medidas morfológicas dos caracteres analisados. O número de indivíduos selecionado para análise dos caracteres está dentro dos parâmetros estabelecidos por Palmer & Strobeck (2003). Os atributos morfológicos selecionados representarão um “*proxy*” da capacidade de locomoção, aquisição alimentar, detecção de presas, posição e seleção de microhabitat e dinamismo, importantes componentes do nicho ecológico das espécies de Odonata. Apenas machos tiveram suas medidas morfológicas aferidas devido a baixa abundância de fêmeas na área de estudo e ausência de chaves e/ou guias taxonômicos para as mesmas. Para aquelas espécies com abundância inferior a 10 indivíduos, todos os indivíduos coletados foram mensurados. Foram aferidas sete medidas morfológicas, sendo que algumas ainda foram divididas em parte anterior ou posterior: Comprimento total; Comprimento do abdômen; Comprimento do tórax; Maior largura do tórax; Comprimento das asas anterior e posterior; Largura das asas anterior e posterior; Largura da asa posterior na altura da base (Tabela 1, Figura 2). Com uso de um paquímetro digital, as aferições das medidas foram realizadas três vezes (para diminuir erros de mensuração) e considerou-se a média destes valores para obtenção do valor final. Adotou-se como padrão o lado direito do corpo para as medidas de comprimento, evitando assim a variação originada pela assimetria flutuante da população. Para minimizar possíveis problemas de variação dos dados morfológicos, foi utilizado duas métricas para mediar a sobreposição morfológica entre espécies: Volume do tórax (VT), que é a multiplicação da maior largura do tórax (LT) pelo comprimento do tórax (CTO) (Equação 1) e a Proporção do tórax (PT), que é a divisão do comprimento do tórax (CTO) pelo Comprimento do abdômen (CA) (Equação 2). Tais métricas estão relacionadas com a termorregulação das espécies e também influenciam em outros processos como: estratégias comportamentais,

incluindo a territorialidade, capacidade de obter recursos e/ou competir por alimento, quantidade de músculos relacionados ao batimento das asas e indicadores honestos da qualidade de um indivíduo (sucesso reprodutivo) (Chai & Srygley, 1990; May, 1991). A terminologia dos caracteres teve como base Borror (1945).

$$VT = LT * CTO \quad (\text{Equação 1})$$

$$PT = \frac{CTO}{CA} \quad (\text{Equação 2})$$

Tabela 1. Caracteres morfológicos, abreviações e suas respectivas funções no ambiente de indivíduos de Odonata, amostrados em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil.

Caracteres morfológicos	Abreviações	Funções/importância
Comprimento total	CT	Importantes componentes de fitness em machos territorialistas e menos importante em machos não-territorialistas (Sokolovska <i>et al.</i> , 2000).
Comprimento do abdômen	CA	
Comprimento do tórax	CTO	
Maior largura do tórax	LT	
Comprimento das asas anteriores	CAA	Expressam traços comportamentais como a dispersão e a guarda de parceiro. Asas maiores e mais largas possibilitam voos mais longos, mas com menor manobrabilidade, por outro lado, asas menores possibilitam voos mais curtos, porém com mais manobras e com mais versatilidade (Johansson <i>et al.</i> , 2009).
Comprimento das asas posteriores	CAP	
Largura das asas anteriores	LAA	
Largura das asas posteriores	LAP	
Largura da asa posterior na altura da base	LAPB	

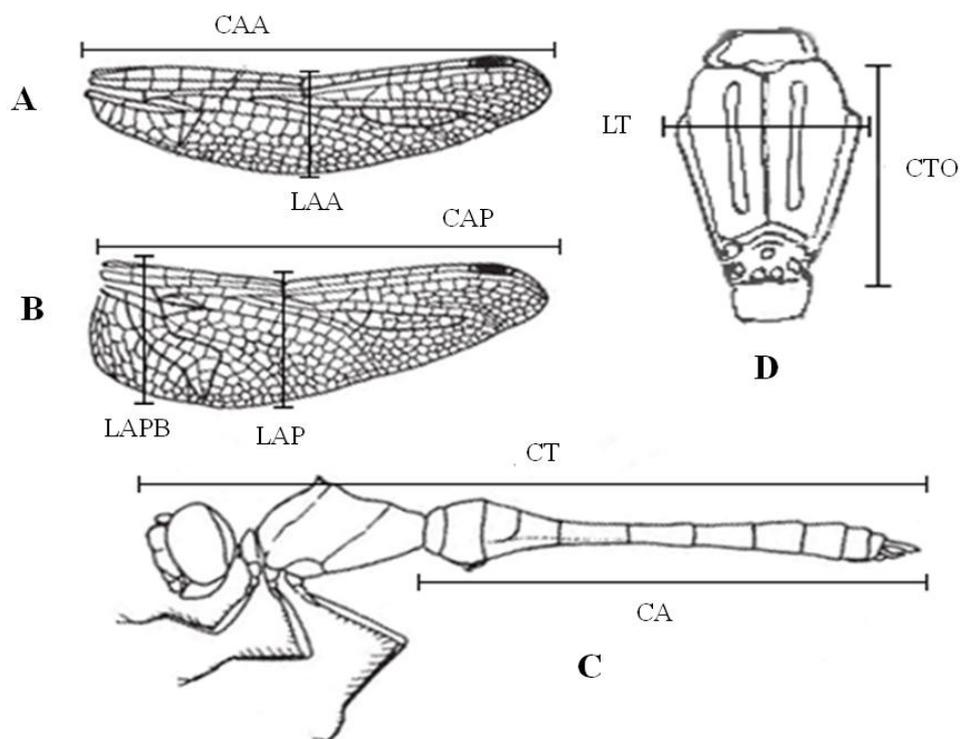


Figura 2. Pontos tomados para aferição dos caracteres morfológicos de Anisoptera e Zygoptera de duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil. **A)** asa anterior; **B)** asa posterior; **C)** corpo, vista lateral; **D)** tórax, vista dorsal. Legenda: CAA-Comprimento da Asa Anterior; CAP-Comprimento da Asa Posterior; LAA-Largura da Asa Anterior, na altura do *nodus*; LAA-Largura da Asa Posterior, na altura do *nodus*; LAPB-Largura da Asa Posterior, na altura da base; CT-Comprimento total, da frente ao ápice do *cercus*, em vista lateral; CA-Comprimento do Abdômen, da base do primeiro segmento ao ápice do *cercus*, em vista lateral; CTO-Comprimento do Tórax, em vista lateral; LT-Maior Largura do Tórax, em vista dorsal. (Fonte: modificado de Askew, 1988).

Análise dos Dados

Coocorrência

Os dados foram organizados como matrizes de presença-ausência. Cada linha da matriz representa uma espécie e cada coluna representa um igarapé. Foram construídas quatro matrizes: duas para o conjunto total das espécies apenas de Anisoptera (uma para igarapés preservados e outra para alterados), e duas para o conjunto total das espécies apenas de Zygoptera (uma para igarapés preservados e outra para alterados).

Para verificar a existência de padrões não aleatórios de coocorrência de espécies de Anisoptera e Zygoptera, foram utilizados dois índices o CHECKER (Ck) e C-Score (C)

(Diamond, 1975; Stone & Roberts, 1990), que tem sido os dois mais usados nos trabalhos com esse enfoque (Gotelli & Graves, 1996; Gotelli, 2000).

Embora esses índices resumam os padrões de coocorrência, eles podem revelar aspectos diferentes. CHECKER contabiliza o número de pares de espécies formando distribuições mutuamente excludentes (*checkerboard distributions*), ou seja, o número de pares de espécies que não coocorrem. Em uma comunidade estruturada pela competição, não deve haver mais pares do “tabuleiro de xadrez” de espécies do que o esperado por acaso (Diamond, 1975). Por outro lado, C-Score mede o número médio de unidades de "tabuleiro de xadrez" entre todos os possíveis pares de espécies. Isto é, ele gera uma coocorrência média de pares de espécies, mas não necessariamente requer distribuições “tabuleiro de xadrez” perfeitas. Utilizando o módulo “Coocorrência” do Ecosim (Gotelli & Enstminger, 2001), foram geradas 10,000 matrizes aleatórias a partir da matriz original construindo um modelo nulo de distribuição de frequência dos valores dos índices (C-Score e CHECKER). Posteriormente, os valores observados de ambos os índices foram comparados com a distribuição de frequência dos valores estimados pelas aleatorizações. Se a comunidade é estruturada pela competição, as comunidades observadas devem conter significativamente maiores valores de índice (observado > esperado) e mais pares do tabuleiro de xadrez (Gotelli & Graves, 1996; Gotelli & McCabe, 2002).

Ordenação e sobreposição de tamanho

Para visualizar a ordenação das espécies no espaço morfológico, os valores das medidas de caracteres morfológicos foram logaritimizadas ($\log+1$) e sumarizados através da Análise de Componentes Principais (PCA), baseada em matriz de covariância. Para determinar quais componentes principais serão retidos para análise, foi utilizada a aleatoriedade obtida pelo modelo de *Broken-stick* (Jackson, 1993; Peres-Neto *et al.*, 2003).

O módulo de “Sobreposição do Tamanho” do Ecosim (Gotelli & Enstminger, 2001) foi utilizado para testar a hipótese da similaridade limitante e verificar se a sobreposição morfológica é menor do que seria esperado em comunidades com essas variáveis distribuídas ao acaso. As métricas morfológicas utilizadas para gerar os modelos nulos no módulo “Sobreposição do Tamanho” foram Volume do tórax (VT) e Proporção do tórax (PT). Para esse modelo foi utilizada a variância no comprimento do segmento e transformação logarítmica dos dados com 10,000 simulações. O segmento representa a diferença de tamanho entre duas espécies consecutivas.

Utilizando a variância do tamanho do segmento como a medida de sobreposição de nicho, é possível avaliar a tendência geral da homogeneidade na diferença entre o tamanho das espécies na comunidade (Gotelli & Enstminger, 2001). Quando a métrica do comprimento mínimo do segmento é selecionada, o menor segmento da comunidade é calculado medindo o espaçamento entre o par de espécies mais similares em tamanho. Essa medida determina se há um espaçamento mínimo necessário para a coexistência na comunidade. Em uma comunidade estruturada, o comprimento mínimo do segmento deve ser maior do que o esperado pelo acaso. O nível de significância foi $\geq 0,05$.

As análises foram realizadas por subordens (Anisoptera e Zygoptera), bem como por tipo de ambiente separadamente (preservados e alterados). As análises foram realizadas pelo software ECOSIM profissional (version 7.0) (Gotelli & Entsminger, 2003) e pelas rotinas do programa R (R Development Core Team, 2015) utilizando o pacote *Vegan*.

Resultados

Descrição geral da comunidade de Odonata na região de estudo

Foram amostrados 3.588 espécimes de Odonata, distribuídos em 11 famílias, 49 gêneros e 133 espécies. A subordem Zygoptera contribuiu com 2.415 indivíduos,

distribuídos em oito famílias (Calopterygidae, Coenagrionidae, Dictyrididae, Megapodagrionidae, Perilestidae, Polythoridae, Protoneuridae e Pseudostigmatidae), 20 gêneros e 71 espécies. Anisoptera contribuiu com 1.173 indivíduos, distribuído em três famílias (Aeshnidae, Gomphidae e Libellulidae), 29 gêneros e 62 espécies (para melhor descrição ver Capítulo 1) (APÊNDICE 1).

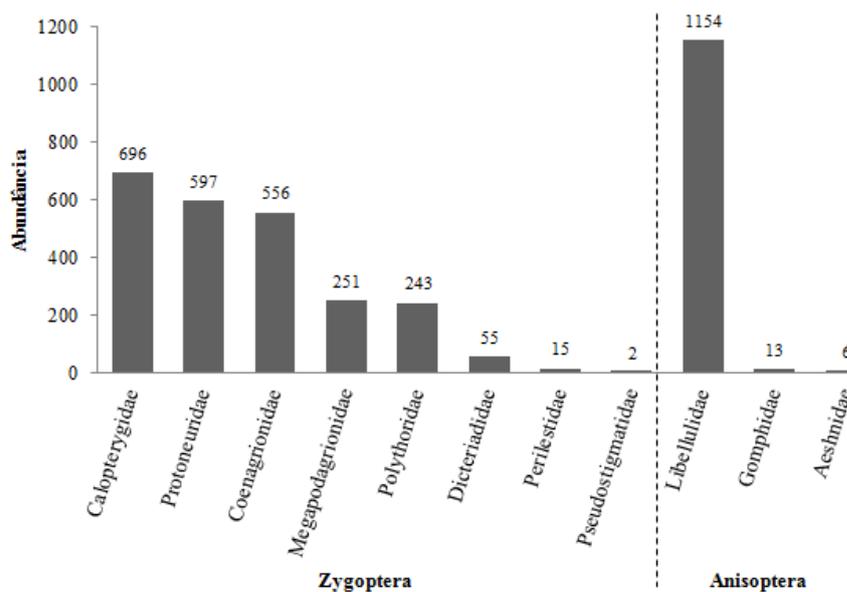


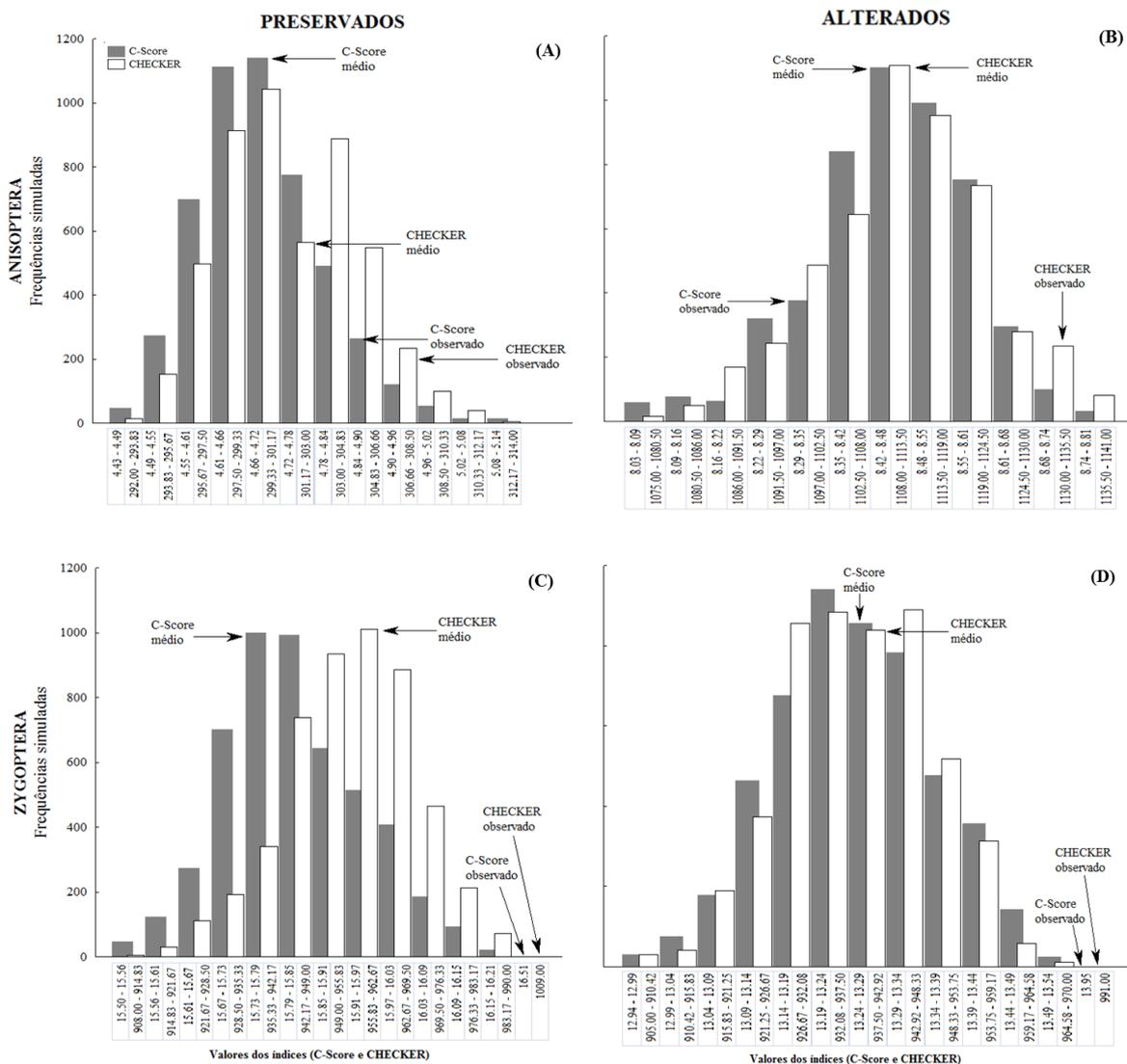
Figura 3. Abundância absoluta das famílias de Zygoptera e Anisoptera, amostradas em duas regiões da Amazônia brasileira, Pará, Brasil.

Coocorrência das espécies

Encontramos um padrão não segregado das espécies de **Anisoptera** (associação local de espécies) tanto nos igarapés preservados ($C = 4,87$; $p = 0,068$; $Ck = 308,00$; $p = 0,046$) quanto nos alterados ($C = 8,33$; $p = 0,849$; $Ck = 1130,00$; $p = 0,063$) (Tabela 2, Figuras 4A, 4B). Para **Zygoptera** encontramos um padrão de segregação das espécies (exclusão local de espécies), tanto nos igarapés preservados ($C = 16,51$; $p = 0,000$; $Ck = 1009,00$; $p = 0,000$) quanto nos alterados ($C = 13,95$; $p = 0,000$; $Ck = 991,00$; $p = 0,0$) (Tabela 2, Figuras 4C, 4D). Tais resultados demonstram que apenas a comunidade de **Anisoptera** não apresenta uma segregação ecológica estruturada pela competição interespecífica.

Tabela 2. Valores do C-score e CHECKER (simulado e observado), variâncias dos índices e valores de p da análise de coocorrência de espécies de Anisoptera e Zygoptera em igarapés preservados e alterados na Amazônia brasileira, Pará, Brasil.

Subordens	Ambiente	Índice	Observado	Média do simulado	Variância índice simulado	p observado \geq esperado	p observado \leq esperado
Anisoptera	Preservado	C-Score	4,868	4,694	0,174	0,068	0,935
		CHECKER	308,000	301,374	12,138	0,046	0,971
	Alterado	C-Score	8,331	8,455	0,124	0,849	0,152
		CHECKER	1130,000	1111,876	126,358	0,063	0,946
Zygoptera	Preservado	C-Score	16,508	15,827	0,681	0,000	1,000
		CHECKER	1009,000	956,285	171,922	0,000	1,000
	Alterado	C-Score	13,946	13,248	0,698	0,000	1,000
		CHECKER	991,000	938,364	109,093	0,000	1,000



Ordenação das espécies no espaço morfológico

Foram mensurados caracteres morfológicos de 675 indivíduos, dos quais 235 foram de Anisoptera e 440 de Zygoptera.

Considerando as comunidades de **Anisoptera** e **Zygoptera** em ambientes preservados, o primeiro eixo explicou 78,69% da variação morfológica total (autovalor = 7,08) e para ambientes alterados essa explicação foi de 79,03% (autovalor = 7,12). Para

ambos os ambientes foram analisados apenas o primeiro eixo, uma vez que o segundo eixo não apresentou valor observado maior que o valor estimado pelo *Broken-stick*. O primeiro eixo apresentou auto-vetores altos e negativos para Comprimento da Asa Anterior (CAA) e Comprimento da Asa Posterior (CAP) em ambos os ambientes (Tabela 3; Figura 5).

Para **Anisoptera** em ambientes preservados, as espécies *Fylgia amazonica* Kirby, 1889 e *Perithemis lais* (Perty, 1833) obtiveram os maiores valores positivos no eixo 1, já *Gynacantha membranalis* Karsch, 1891 e *Orthemis discolor* (Burmeister, 1839) foram responsáveis pelos maiores valores negativos (Figura 5A). Em ambientes alterados a espécie *P. lais* também obteve o maior valor positivo no eixo 1, seguida de *Micrathyria* sp.2, Kirby, 1889 bem como *G. membranalis* também obteve o maior valor negativo seguida de *Cacoides latro* (Erichson in Schomburgk, 1848) (Figura 5B).

Para **Zygoptera** em ambientes preservados, as espécies *Acanthallagma luteum* Williamson & Williamson, 1924 e *Tigriagrion auratinigrum* Calvert, 1909 obtiveram os maiores valores positivos no primeiro eixo, já *Heliocharis amazona* Selys, 1853 e *Heteragrion aurantiacum* Selys, 1862 foram responsáveis pelos maiores valores negativos (Figura 5A). Para ambientes alterados a espécie *T. auratinigrum* Calvert, 1909 também obteve o maior valor positivo no primeiro eixo, seguida de *Acanthagrion adustum* Williamson, 1916, bem como *H. amazona* Selys, 1853 também obteve o maior valor negativo seguida de *H. aurantiacum* Selys, 1862 (Figura 5B).

Tabela 3. Valores dos autovetores, autovalores e porcentagem da variação explicada pelo eixo I da Análise de Componentes Principais (PCA), em relação aos caracteres morfológicos das espécies de Anisoptera e Zygoptera amostradas em igarapés preservados e alterados na Amazônia brasileira, Pará, Brasil.

Caracteres morfológicos	<i>Loadings</i>			
	Preservado		Alterado	
	Eixo I	Eixo II	Eixo I	Eixo II
Comprimento Total (CT)	-0,811	-0,568	-0,808	0,576
Comprimento da Asa Anterior (CAA)	-0,983*	-0,143	-0,979*	0,136
Largura da Asa Anterior (LAA)	-0,930	0,285	-0,932	-0,305
Comprimento da Asa Posterior (CAP)	-0,978*	-0,165	-0,978*	0,130
Largura da Asa Posterior (LAP)	-0,914	0,364	-0,914	-0,384
Largura da Asa Posterior na Altura da Base (LAPB)	-0,810	0,554	-0,790	-0,566
Comprimento do Abdômen (CA)	-0,671	-0,724	-0,648	0,741
Comprimento do Tórax (CTO)	-0,886	0,114	-0,937	-0,056
Largura do Tórax (LT)	-0,953	0,107	-0,961	-0,074
Autovalores	7,082	1,440	7,117	1,486
Explicação	78,68	16,003	79,073	16,507
<i>Broken-stick</i>	2,829	1,829	2,829	1,829

*Valores em negrito representam as variáveis que mais contribuíram para a formação do Eixo 1 (≥ 0.97).

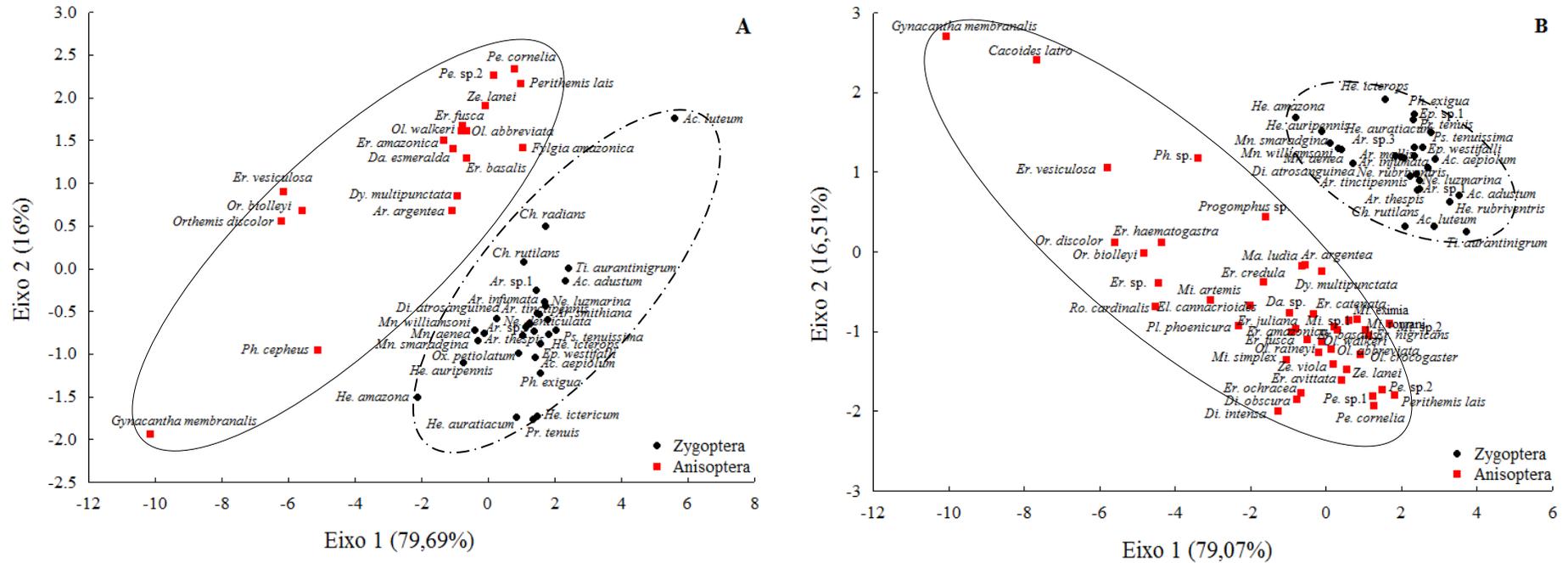


Figura 5. Ordenação no espaço morfológico das espécies de Anisoptera e Zygoptera amostradas em igarapés: **A)** preservados e **B)** alterados na Amazônia brasileira, Pará, Brasil.

Sobreposição morfológica das espécies

Para **Anisoptera** tanto em igarapés preservados ($p = 0,431$) quanto em alterados ($p = 0,773$) as sobreposições morfológicas não são diferentes de valores esperados em comunidades cuja composição é definida de forma aleatória (Tabela 4).

Em igarapés preservados foi observado que existe uma intensa competição interespecífica de **Zygoptera** baseada na morfologia ($p < 0,001$) (Tabela 4). Em igarapés alterados, as sobreposições morfológicas interespecíficas obtidas nesse tipo de ambiente não são diferentes de valores esperados em comunidades aleatórias ($p = 0,406$) (Tabela 4).

Tabela 4. Valores dos índices de sobreposição (simulado e observado), variâncias do índice simulado e valores de p da análise de “Sobreposição de Tamanho” de espécies de Anisoptera e Zygoptera em igarapés preservados e alterados na Amazônia brasileira, Pará, Brasil.

	Anisoptera		Zygoptera	
	Preservado	Alterado	Preservado	Alterado
Índice observado	0,001	0,001	0,106	0,001
Média do índice simulado	<0,001	<0,001	0,004	0,001
Variância do índice simulado	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
p observado \geq esperado	0,431	0,773	<0,001	0,406
p observado \leq esperado	0,569	0,989	1,000	0,594

Discussão

Coocorrência das espécies

Os padrões de coocorrência encontrados nesse estudo, para espécies de libélulas de pequenos igarapés da Amazônia Oriental suportam nossa hipótese de que espécies de Anisoptera com maior tamanho corporal (razão superfície/volume) e maior poder de dispersão mostram padrões aleatórios de coocorrência, e espécies de Zygoptera com menor tamanho corporal, alta especificidade e baixa capacidade de dispersão, geralmente mostram padrões não aleatórios (e.g. tabuleiro de xadrez). Normalmente, padrões de

distribuição modelo tabuleiro de xadrez são interpretados como prova da competição (Diamond, 1975; Leibold & Mikkelsen, 2002), o que ficou evidente para a subordem Zygoptera. A exclusão competitiva como a seleção de habitat podem produzir padrões de distribuição nesse modelo, possivelmente relacionados à interação idiosincrática entre os traços das espécies e características ambientais do habitat (Mayfield & Levine, 2010).

Espécies congêneres simpátricas divergem na escala de microhabitat, uma vez que elas geralmente exploraram os recursos alimentares da mesma forma (Joahannsson, 1978), resultando na exclusão do menos competitivo (Khelifa *et al.*, 2013). Nossos resultados corroboram com esse ponto de vista, uma vez que padrão de distribuição tipo tabuleiro de xadrez ocorreu entre espécies de Zygoptera, ecologicamente e morfologicamente distintas. Em Zygoptera a maioria das espécies possuem exigências mais específicas de microhabitat, como por exemplo, *Acanthagrion apicale* (Selys, 1876) e *Argia infumata* Selys, 1865 têm requisitos de habitat distintos. *A. apicale* é encontrada em piscinas ao longo do canal do igarapé, enquanto *A. infumata* está associada à águas correntes (Carvalho & Nessimian, 1998), desta forma, a distribuição de cada espécie tende a ser menor e mais restrita.

Por outro lado, espécies de Anisoptera apresentam maior preferência por ambientes abertos e que na maioria possuem maior oferta de recursos, desta forma, a variação de microhabitat pode ser menor e levar à uma diminuição da competição. Acreditamos, que indivíduos de maior tamanho corporal (maioria dos Anisoptera) não sofram limitações de dispersão (May, 1981; Conrad *et al.*, 1999) e portanto, poderiam se deslocar de locais com muita competição, consequentemente particionando e tornando seus nichos maiores.

Apesar da teoria determinista sobre a distribuição das espécies na comunidade ser a predominante na ecologia de comunidades (Diamond, 1975; Grant, 1972; Diamond, 1978; Stone & Roberts, 1990), muitos trabalhos mostram que algumas comunidades não

apresentam padrões de distribuição definidos (Volkov *et al.*, 2003; McGill *et al.*, 2006). Visto que para Odonata poucos estudos têm elucidado o papel da competição sobre as comunidades dessa ordem de insetos, é esperado que a competição passe a ser mais intensa entre espécies estreitamente relacionadas e provavelmente levem essas espécies à segregação de habitat (Eguchi, 1980).

Outros mecanismos, ao invés de exclusão competitiva pode levar a não-aleatoriedade em padrões de coocorrência entre espécies (Weiher & Keddy, 1999). Algumas espécies podem apresentar "tabuleiros de xadrez de habitat" e segregar devido a afinidade por habitat não sobrepostos (Gotelli & McCabe, 2002). Tais colocações são consistentes com uma reinterpretação do processo de assembleia, sugerindo que a coexistência depende da interação entre os traços das espécies e fatores ambientais limitantes (Chesson, 2000; Mayfield & Levine, 2010). Algumas espécies também podem apresentar "tabuleiros de xadrez históricos" e coocorrem com pouca frequência por causa de especiação alopátrica e outros eventos históricos e biogeográficos (Cracraft, 1988; Gotelli & McCabe, 2002).

Por fim, não podemos ignorar que mudanças na fenologia (Dingemanse & Kalkman, 2008), mudanças nos predadores (McPeck, 1998), competição com espécies introduzidas e outras interações específicas sem dúvida também podem contribuir para taxas de ocorrência de Odonata (Corbet, 2004).

Ordenação das espécies no espaço morfológico

Embora os indivíduos sejam muito similares morfológicamente, caracteres como o tamanho das asas, variaram muito entre as duas subordens (Zygoptera e Anisoptera). O tamanho da asa em libélulas pode ser afetada por uma combinação de fatores como: seleção sexual, interações agonísticas, exibições de corte intersexuais e dispersão

(Johansson *et al.*, 2009). Em outros grupos como aves, vários estudos também têm demonstrado que o tamanho das asas é afetado por vários fatores como seleção sexual (Altshuler & Dudley, 2006), distância migratória e estratégias de forrageamento (Kaboli *et al.* 2007). Teorias sobre a relevância funcional do tamanho das asas já é bem documentado (Rayner 1988; Winkler & Leisler, 1992; Wakeling & Ellington, 1997; 1997b; 1997c; Wootton & Kukalová-Peck, 2000; Hedenström, 2002).

Devido a natureza do estudo, não podemos separar os efeitos de seleção do efeito de plasticidade fenotípica. Estudos anteriores têm demonstrado que, embora algumas características morfológicas de voo estão sob controle genético, a proporção da asa em *Drosophila* apresenta uma resposta plástica ao ambiente (Azevedo *et al.*, 1998). Em geral considera-se que proporções mais elevadas fornecem um benefício por mais tempo-distância (Mönkkönen, 1995) ou voos mais eficientes e livres (Ennos, 1989). A relação de massa corporal com a área da asa - conhecido como "carga alar" - tem uma forte influência sobre a quantidade de impulso gerado por batimento de asa (Dudley, 2002).

As libélulas heliotérmicas (maioria dos Anisoptera) têm o corpo maior e, conseqüentemente, condutância mais baixa, sendo suas atividades determinadas principalmente pela irradiação solar, conseqüentemente vivem mais em áreas mais abertas (Corbet & May, 2008). Desta forma, tendem a apresentar mecanismos homeostáticos mais eficientes e maior mobilidade e, por isso, tendem a alcançar regiões mais distantes de seus pontos de submergência (Tscharntke *et al.*, 2002) o que de certa forma demanda uma alta "carga alar" (Dudley, 2002). Os Zygoptera por serem conformadores termais, apresentam alta condutância térmica associada ao tamanho do corpo. Assim, a temperatura corporal dos indivíduos desse grupo irá variar de acordo com a radiação solar do ambiente (Heirinch, 1993; Mendes *et al.*, 2015). A maior parte de espécies de Zygoptera em ambientes tropicais é associada às áreas sombreadas, pois apresentam uma alta razão entre

a superfície e o volume corporal que as tornam vulneráveis ao superaquecimento pela exposição constante à irradiação solar e à perda excessiva de água (Juen & De Marco, 2011; Paulson, 2006). Nesse contexto, áreas que apresentam pouca vegetação (áreas mais abertas) podem se tornar barreiras de difícil transposição para os indivíduos do grupo (Paulson, 2006) resultado da baixa “carga alar” desses indivíduos (Dudley, 2002), os tornando fracos dispersores.

A nítida variação na morfologia da asa entre as duas subordens (Anisoptera e Zygoptera), reflete os diferentes desempenhos aerodinâmicos entre os indivíduos dessas subordens. As diferenças morfológicas entre Anisoptera e Zygoptera podem estar refletindo os distintos movimentos corpóreos destes dois grupos. Os Anisoptera geralmente usam um plano de curso inclinado (Wakeling & Ellington, 1997a), enquanto que o plano de curso dos Zygoptera é geralmente mais próximo do horizontal (Sato & Azuma, 1997). Em altas velocidades (ex. Anisoptera ao migrar), uma base da asa posterior mais larga deve ser vantajosa (Hankin, 1921; Corbet, 1962) para um plano inclinado, o que corrobora com o encontrado nesse estudo (Anisoptera com maior largura da asa na região da base). Porém, bases da asa mais larga possivelmente não favorecerá a sua manobrabilidade (Hedenström & Møller, 1992), o que não é tão importante para indivíduos de áreas abertas como a maioria deles. Por outro lado, a morfologia das asas confere aos Zygoptera voos de baixa velocidade, no entanto, permitindo maiores manobras (Hedenström & Møller, 1992), sendo essa última característica fundamental em áreas mais fechadas com maior frequência de obstáculos formados pela densa vegetação ripária dos igarapés.

Sobreposição morfológica das espécies

Muito embora algumas tentativas de encontrar a evidência do espaçamento uniforme esperado pela teoria da similaridade limitante tenham falhado (ex. Mouillot *et al.*

(2005), como por exemplo, com parasitas de peixe na República Checa; Mouillot *et al.* (2007) com peixe de lagoas na França e Mason *et al.* (2007) com peixes de lago na França), nossos resultados em igarapés preservados demonstrou que existe uma intensa competição interespecífica de Zygoptera baseada na morfologia, grupo este que apresenta maior requerimentos de condições ambientais.

Ainda são inexistentes estudos que tenha relatado especificamente a similaridade limitante em comunidades de libélulas. Modelos teóricos de evolução de nicho, deslocamento de caracteres, e especiação adaptativa rotineiramente assumem que a competição é mais forte entre indivíduos morfologicamente idênticos (Dieckmann & Doebeli, 1999; Ackermann & Doebeli, 2004; Doebeli *et al.*, 2007). A ocorrência de padrões não aleatórios de sobreposição de tamanho entre espécies distintas, como os tentilhões das Galápagos (Abbott, 1977), plantas do Canadá (Weiher *et al.*, 1998) e roedores do deserto (Bowers & Brown, 1982), tem sido atribuída a limites nos recursos alimentares e à competição interespecífica. A prevalência de diferenças de tamanho entre coexistência, em espécies de vertebrados estreitamente relacionadas (Foote & Larkin, 1988; Nagel & Schluter, 1998; Ratcliffe & Grant, 1983) sugere que a mudança no tamanho é uma resposta comum à forte seleção ecológica.

Interações competitivas entre espécies que são diferentes morfologicamente são frequentemente assimétricas (Resetarits, 1995), possivelmente devido às distintas capacidades, resultantes de diferentes histórias evolutivas (Keddy, 1989). As libélulas mostram comportamento territorial elaborado (Corbet, 1999). O macho maduro guarda uma área dentro de uma zona úmida e luta com outros machos, a fim de manter o seu território e se reproduzir (Corbet, 1999). Ao ocupá-lo, o indivíduo irá reduzir o recurso limitado, que é o espaço, não somente para indivíduos da mesma espécie, mas também para heteroespecíficos com características morfológicas semelhantes (ex. cor, tamanho ou

estrutural morfologia) e preferências de habitat similares (Kelhifa *et al.*, 2013). Desta forma, a sobreposição morfológica em libélulas pode também ser um indicativo de flexibilidade no modo de dieta alimentar e na mudança de ambientes (Bellwood *et al.*, 2006).

Em igarapés alterados as sobreposições morfológicas interespecíficas de Anisoptera e Zygoptera não são diferentes significativamente de valores esperados em comunidades aleatórias. A coocorrência de espécies que são mais similares em sua diversidade funcional do que o esperado por acaso tem sido muitas vezes interpretado como evidência de filtros ambientais atuando em escala regional (Petchey *et al.*, 2007). A alta semelhança morfológica entre espécies que coexistem pode estar refletindo uma falta de especialização de nicho (Winemiller, 1991) ou até mesmo, um indicativo de que as espécies em questão são mais generalistas. Enquanto muitas espécies de libélulas exigem características específicas do habitat (maioria Zygoptera) (Corbet, 1999; McPeck, 2008), outra grande parte ocorrem em distintos ambientes e são capazes de utilizar diferentes habitats aquáticos ao longo de um contínuo fluxo do curso d'água (maioria Anisoptera) (Balzan, 2012).

A modificação do habitat pode alterar a disponibilidade alimentar e conseqüentemente a densidade de predadores das larvas de libélulas, e do uso que fazem desse ambiente, alterando assim as taxas de desenvolvimento larval e as taxas de alimentação do grupo (Crowley & Johnson, 1992), favorecendo a coocorrência de espécies morfológicamente semelhantes em ambientes alterados. Outros estudos utilizando análises de modelos nulos também encontraram padrões aleatórios na distribuição do tamanho corporal (e.g. Strong *et al.*, 1979; Simberloff, 1981).

Vários fatores têm sido apontados como responsáveis por padrões aleatórios na sobreposição do tamanho, incluindo chance de invasões, extinções locais, co-colonizações idiossincrásticas, populações pequenas e deriva genética (Strong *et al.*, 1979).

Adicionalmente, uma alternativa para coocorrência de espécies seria a de que as espécies poderiam apresentar divergência ecológica em outros eixos de utilização dos recursos, provavelmente em relação ao forrageamento, ao microhabitat e à composição da dieta.

Scheffer & van Nes (2006) sugeriram que espécies similares no uso de recursos poderiam se agrupar para facilitar indiretamente um ao outro através da supressão de um competidor comum. Em libélulas, as disputas pela manutenção de territórios e, conseqüentemente, de potenciais parceiros para reprodução, podem culminar em comportamentos agonísticos entre indivíduos de uma mesma espécie (Switzer, 2002) ou até mesmo entre espécies diferentes. Nessas disputas os “vizinhos” (indivíduos que dividem territórios ou dominam territórios contíguos) podem ser benéficos e valiosos para um residente. Em geral, entre territórios estabelecidos, vizinhos são menos propensos a se envolver em uma luta para assumir o território que não são intrusos territoriais (Brodsky & Montgomerie, 1987) e, portanto, o custo de defender um território estabelecido contra um vizinho é tipicamente baixo. O aumento da familiaridade com os vizinhos ("efeito querido inimigo"; Temeles, 1994), faz com que alguns indivíduos respondam de forma menos agressiva à entrada de seus vizinhos do que a entrada de não vizinhos em seu território, e isso pode ser um dos fatores que possibilita a coocorrência de espécies similares (Switzer & Eason, 2003).

Vários trabalhos não conseguiram encontrar evidências de similaridade limitante. Com base nos esforços usados nesse estudo, está claro que existe uma tendência nos padrões não aleatórios na distribuição do tamanho corporal de libélulas. É evidente que os padrões de distribuição das espécies de libélulas são afetados pelos processos de similaridade limitante, em especial em ambientes preservados, e para o grupo mais especialista, como maioria dos Zygoptera, que apresentam maior requerimento de condições ambientais. Zygoptera, restritos a ambientes sombreados, apresentam um padrão

de segregação das espécies (exclusão local de espécies), o que leva a partições de nichos no ambiente, mais definidos do que Anisoptera, que pode sobrepor (associação local de espécies) pela menor competitividade dado aos tamanhos maiores de nicho. Portanto, futuros trabalhos podem usar a similaridade limitante como uma variável exploratória a mais, junto com os processos ambientais e espaciais para tentar entender um pouco mais da estruturação dessas comunidades.

Agradecimentos

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq pela bolsa de doutorado e o PPG em Zoologia (UFPA/MPEG). Ao Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia Biodiversidade e Uso da Terra na Amazônia (CNPq 574008/2008-0), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-Embrapa (SEG: 02.08.06.005.00), United Kingdom Darwin Initiative (17-023), Nature Conservancy e Natural Environment Research Council (NERC) (NE/F01614X/1 e NE/G000816/1) pelo suporte institucional e acadêmico. LJ agradece pela bolsa produtividade (303252/2013-8) do CNPq. Agradecemos aos doutorandos L Brasil pelo apoio nas coletas de material biológico. Agradecemos aos especialistas F Lencioni pela confirmação e identificação dos Zygoptera e NS Pinto pela confirmação e identificação dos Anisoptera. Ao doutorando Paulo Santos Brasil pela elaboração do mapa.

Referências

- Abbott, L., Abbott, I.K. & Grant, P.R. (1977) Comparative ecology of Galápagos ground finches (*Geospiza* Gould): evaluation of the importance of floristic diversity and interspecific competition. *Ecological Monographs*, **47**, 151-184.
- Ackermann, M. & Doebeli, M. (2004) Evolution of niche width and adaptive diversification. *Evolution* **58**, 2599-2612.
- Adler P.B.; Hillerislambers, J. & Levine, J.M. (2007). A niche for neutrality. *Ecology Letters*, **10**, 95-104.

- Adler, P.B., Hillerislambers, J. & Levine, J.M. (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters*, **10**, 95-104.
- Altshuler, D.L. & Dudley, R. (2006) The physiology and biomechanics of avian flight at high altitude. *Integrative and Comparative Biology*, **46(1)**, 62-71.
- Amarasekare, P. (2009) Competition and coexistence in animal communities, pp. 196-201. *In: Levin S.A. The Princeton guide to ecology* (ed.). Princeton University, Princeton.
- Araújo, M.B. & Williams, P. (2000) Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation*, **96**, 331-345.
- Askew, R.R. (1988) *The Dragonflies of Europe*. Harley Books, Colchester, 291p.
- Azevedo, B.R., James, A.C., McCabe, J. & Partridge, L. (1998) Latitudinal variation of wing:thorax size ratio and wing-aspect ratio in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, **52**, 1353-1362.
- Baptista, D.F., Dorvillé, L.F.M., Buss, D.F. & Nessimian, J.L. (2001) Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. *Revista Brasileira de Biologia*, **61(2)**, 295-304.
- Belle, J. (1988) A synopsis of the species of *Phyllocycla* Calvert with description of four new taxa and a key to the genera of the neotropical Gomphidae (Odonata, Gomphidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, **131**, 73-102.
- Belle, J. (1996) Higher classification of the South-American Gomphidae (Odonata). *Zoologische Mededelingen*, **70**, 298-324.
- Bellwood, D.R., Wainwright, P.C., Fulton, C.J. & Hoey, A.S. (2006) Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **273**, 101-107.
- Benstead, J.P. & Pringle, C.M. (2004) Deforestation alters the resource base and biomass of endemic stream insects in eastern Madagascar. *Freshwater Biology*, **49**, 490-501.
- Benstead, J.P., Douglas, M.M. & Pringle, C.M. (2003) Relationships of stream invertebrate communities to deforestation in eastern Madagascar. *Ecological Applications*, **13**, 1473-1490.
- Borror, D.J. (1945) A key to the New World genera of Libellulidae (Odonata). *Annals of Entomological Society of America*, **38**, 168-194.
- Bowers, M.A. & Brown, J.H. (1982) Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure? *Ecology*, **63**, 391-400.
- Bried, J.T. & Samways, M.J. (2015) A review of odonatology in freshwater applied ecology and conservation science. *Freshwater Science*, **34(3)**, 1023-1031.
- Brodsky, L.M. & Montgomerie, R.D. (1987) Asymmetrical contests in defence of rock ptarmigan territories. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **21**, 267-272.

- Cadotte, M.W. (2007) Concurrent niche and neutral processes in the competition-colonization model of species coexistence. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 2739-2744.
- Calvão, L.B., Vital, M.C., Juen, L.; Lima-Filho, G.F., Oliveira-Junior, J.M.B., Silva-Pinto, N.S. & De Marco, P.Jr. (2013) Thermoregulation and microhabitat choice in males of *Erythrodiplax latimaculata* (Ris, 1911) (Odonata: Libellulidae). *Odonatologica*, **42(1)**, 97-108.
- Cardoso, A.J., Andrade, G.V., Haddad, C.F.B. (1989) Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no Sudoeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, **49(1)**, 241-249.
- Carvalho, A.L. & Calil, E.R. (2000) Chaves de identificação para as famílias de Odonata (Insecta) ocorrentes no Brasil - adultos e larvas. *Papéis Avulsos de Zoologia do Museu de Zoologia da USP*, **41**, 423-441.
- Carvalho, A.L. & Nessimian, J.L. (1998) Odonata do Estado do Rio de Janeiro, Brasil: habitats e hábitos das larvas. In: Nessimian, J.L. & Carvalho, A.L. (eds). *Ecologia de Insetos Aquáticos*. Series Oecologia Brasiliensis, 5. PPGE-URRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- Carvalho, F.G., Silva-Pinto, N., Oliveira-Junior, J.M.B. & Juen, L. (2013) Effects of marginal vegetation removal on Odonata communities. *Acta Limnologica Brasiliensis*, **25**, 10-18.
- Chai, P. & Srygley R.B. (1990) Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain-forest butterflies. *The American Naturalist*, **135**, 748-765.
- Chesson, P.L. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**, 343-366.
- Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**, 1302-1310.
- Conrad, K.F., Wilson, K.H., Harvey, I.F., Thomas, C.J. & Sherrat, T.N. (1999) Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape. *Ecography*, **22**, 524-531.
- Conrad, K.F., Wilson, K.H., Whitfield, I.F., Harvey, C.J., Thomas, C.J. & Sherrat, T.N. (2002) Characteristics of dispersing *Ischnura elegans* and *Coenagrion puella* (Odonata): age, sex, size, morph and ectoparasitism. *Ecography*, **25**, 439-445.
- Cooper, N. & Purvis A. (2009) What factors shape rates of phenotypic evolution? A comparative study of cranial morphology of four mammalian clades. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 1024-1035.
- Corbet, P.S. (1962) A biology of dragonflies. London: Whiterby.
- Corbet, P.S. (1999) Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. London: Ed. Comstock Pub Assoc, 802p.

- Corbet, P.S. (2004) Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. Harley, Colchester.
- Corbet, P.S. & May, M.L. (2008) Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology*, **11**, 155-171.
- Cracraft, J. (1988) Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Zoology*, **37**, 221-236.
- De Marco, P.Jr. & Resende, D.C. (2002) Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica*, **31**, 129-138.
- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. In: Cody, M.L. & Diamond, J. (Eds), Ecology and evolution of communities. Cambridge: Harvard University Press. p. 342-444.
- Diamond, J.M. (1978) Niche shifts and the rediscovery of interespecific competition. *American Scientist*, **66**, 322-331.
- Dieckmann, U. & Doebeli, M. (1999) On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, **400**, 354-357.
- Dingemans, N.J. & Kalkman, V.J. (2008) Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands. *Ecological Entomology*, **33**, 394-402.
- Doebeli, M., Blok, H.J., Leimar, O. & Dieckmann, U. (2007) Multimodal pattern formation in phenotype distributions of sexual populations. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **274**, 347-357.
- Dudley, R. (2002) Mechanisms and implications of animal flight maneuverability. *Integrative and Comparative Biology* **42**, 135-140.
- Eguchi, M. (1980) Population strategies of two species in genus *Mnais* coexisting at the stream. *Bulletin of the Society of Population Ecology*, **33**, 10-19.
- Ennos, A.R. (1989) The effect of size on the optimal shapes of gliding insects and seeds. *Journal of Zoology*, **219**, 61-69.
- ESRI. (2011) ArcGis Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Feitosa, M.A.C., Julião, G.B., Costa, M.D.P., Belém, B. & Pessoa, F. (2012) Diversity of sand flies in domiciliary environment of Santarém, state of Pará, Brazil: species composition and abundance patterns in rural and urban areas. *Acta Amazonica*, **42(4)**, 507-514.
- Foote, C.J. & Larkin, P.A. (1988) The role of male choice in the assortative mating of anadromous and non-anadromous sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Behaviour*, **106(1-2)**, 43-61.

- Fulan, J.A. & Henry, R. (2007) Temporal distribution of immature Odonata (Insecta) on *Eichhornia azurea* (Kunth) stands in the Camargo Lake, Paranapanema River, São Paulo. *Revista Brasileira de Entomologia*, **51**, 224-227.
- Furtado, A.M.M. & Macedo, M.R.A. (2006) As unidades de relevo e a expansão do sítio urbano da grande Santarém - Microrregião do Médio Amazonas paraense - Estado do Pará: Observações preliminares. *In: Annals of VI Regional Conference on Geomorphology. Tropical and Subtropical Geomorphology: Processes, methods and techniques. Goiânia/GO.*
- Gardner, T.A., Ferreira, J., Barlow, J., Lees, A.C., Parry, L., Vieira, I.C.G. et al. (2013) A social and ecological assessment of tropical land-uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B*, **368** (1619), <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0166>.
- Garrison, R.W. (1990) A synopsis of the genus *Hetaerina* with descriptions of four new species (Odonata: Calopterigidae). *Transactions of American Entomological Society* **116**, 175-259.
- Garrison, R.W., Von Ellenrieder, N. & Louton, J.A. (2006) Dragonfly genera of the New World: an illustrated and annotated key to the Anisoptera. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 368p.
- Garrison, R.W. (2010) A synonymic list of the New World Odonata. Disponível em: <<http://www.odonatacentral.org/views/pdfs/NWOL.pdf>>. Acesso em: 01 de fevereiro de 2013.
- Garrison, R.W., Von Ellenrieder, N. & Louton, J.A. (2010) Damselfly genera of the New World. Baltimore, an illustrated and annotated key to the Zygoptera. The Johns Hopkins University Press, 490p.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (2000) Pattern and process in macroecology. London: Blackwell Science.
- Giannini, T.C., Siqueira, M.F., Acosta, A.L., Barreto, F.C.C., Saraiva, A.M. & Alves-dos-Santos, I. (2012) Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies. *Rodriguésia*, **63**(3), 733-749.
- Gotelli, N.J. (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, **81**, 2606-2621.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2001) Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the Knight's tour. *Oecologia*, **129**, 281-291.
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996) Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington & London, 368p.
- Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. (2002) Species cooccurrence: a metaanalysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, **83**(8), 2091-2096.
- Grant, P.R. (1972) Convergent and divergent character displacement. *Biological Journal of the Linnean Society*, **4**, 39-68.

- Grant, P. & Schluter, D. (1984) Interspecific competition inferred from patterns of guild structure, pp. 201-233. *In*: Strong D.R., Simberloff D., Abele L. G & Thistle A. B (eds.). *Ecological communities: concept issues and the evidence*. Hankin E. H. (1921) The soaring flight of dragonflies. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, **20**, 460-465.
- Hedenström, A. (2002) Aerodynamics, evolution and ecology of avian flight. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 415-422.
- Hedenström, A. & Møller, A.P. (1992) Morphological adaptations to song flight in passerine birds: a comparative study. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, **247**, 183-187.
- Heinrich, B. (1993) *The Hot-Blooded Insects: Strategies and Mechanism of Thermoregulation*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Heinrich, B. & Casey T. M. (1978) Heat transfer in dragonflies: 'fliers' and 'perchers'. *Journal of Experimental Biology*, **74**, 17-36.
- Hespenheide, H.A. (1973) Ecological inferences from morphological data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **4**, 212-229.
- Heckman, C.W. (2008) *Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata-Anisoptera*. Illustrated keys to known families, genera, and species in South America. Springer, 725p.
- Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, **93(870)**, 145-59.
- Jackson, D.A. (1993) Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology*, **74**, 2204-2214.
- Johannsson, O.E. (1978) Co-existence of larval Zygoptera (Odonata) common to Norfolk Broads (U.K.). *Oecologia*, **32**, 303-321.
- Johansson, F., Söderquist, M. & Bokma, F. (2009) Insect wing shape evolution: independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 362-372.
- Juen, L. & De Marco, P.Jr., (2011) Odonate biodiversity in terra firme forest streamlets in Central Amazonia: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity*, **4**, 1-10.
- Juen, L., Oliveira-Junior, J.M.B., Shimano, Y., Mendes, T.P. & Cabette, H.S.R. (2014) Composição e riqueza de Odonata (Insecta) em riachos com diferentes níveis de conservação em um ecótono Cerrado-Floresta Amazônica. *Acta Amazonica*, **44(2)**, 175-184.
- Kaboli, M, Aliabadian, M, Guillaumet, A, Roselaar, C.S., Prodon, R. 2007. Ecomorphology of the wheatears (genus *Oenanthe*). *Ibis*, **149**, 792-805.

- Keddy, P.A. (1989) Competition- population and community biology series. Chapman & Hall, Nova Iorque.
- Khelifa, R., Zebba, R., Moussaoui, A., Kahalerras, A., Bensouilah, S. & Mahdjoub, H. (2013) Niche partitioning in three sympatric congeneric species of dragonfly, *Orthetrum chrysostigma*, *O. coerulescens anceps*, and *O. nitidinerve*: the importance of microhabitat. *Journal of Insect Science*, **13**, 71.
- Kneitel, J.M. & Chase, J.M. (2004) Disturbance, predator and resource interactions alter container community composition. *Ecology*, **85**, 2088-2093.
- Leibold, M.A. & Mikkelsen, G.M. (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, **97**, 237-250.
- Lencioni, F.A.A. (2005) The Damselflies of Brazil: An illustrated guide-The non Coenagrionidae families. All Print Editora, São Paulo, 332p.
- Lencion, F.A.A. (2006) The Damselflies of Brazil: An illustrated guide-Coenagrionidae. All Print Editora, São Paulo, 419p.
- Lossos, J.B. (2000) Ecological character displacement and the study of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97(8)**, 4106-4111.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101(921)**, 377-385.
- Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Irz, P. & Argillier, C. (2007). Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanism of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, **153**, 441-451.
- May, M.L. (1976) Thermoregulation in adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs*, **46**, 1-32.
- May, M.L. (1981) Allometric analysis of body and wing dimensions of male anisoptera. *Odonatologica*, **10**, 279-291.
- May, M.L. (1991) Thermal adaptations of dragonflies, revisited. *Advances in Odonatology*, **5**, 71-88.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, **13**, 1085-1093.
- Mendes, T.P., Cabette, H.S.R. & Juen, L. (2015) Setting boundaries: Environmental and spatial effects on Odonata larvae distribution (Insecta). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **87(1)**, 239-248.
- McClain, C.R. & Boyer, A.Ç. (2009) Biodiversity and body size are linked across metazoans. *Proceedings of the Royal Society, B* **276**, 2209-2215.
- McGill, B., Maurer, B.A & Weiser, M.D. (2006) Empirical evaluation of neutral theory ecology. *Ecology*, **8**, 1411-1423.

- McPeck, M.A. (1998) The consequence of changing the top predator in a food web: a comparative experimental approach. *Ecological Monographs*, **68**, 1-23.
- Mönkkönen, M. (1995). Do migrant birds have more pointed wings? *A comparative study. Evolutionary Ecology*, **9**, 520-528.
- Monteiro-Júnior, C.S., Juen, L. & Hamada, N. (2014). Effects of urbanization on stream habitats and associated adult dragonfly and damselfly communities in central Brazilian Amazonia. *Landscape and Urban Planning*, **127**, 28-40.
- Monteiro-Júnior, C.S., Juen, L. & Hamada, N. (2015) Analysis of urban impacts on aquatic habitats in the central Amazon basin: adult odonates as bioindicators of environmental quality. *Ecological Indicators*, **48**, 303-11.
- Mouillot, D., Gaillard, S., Aliaumea, C., Verlaque, M., Belsher, T., Troussellier, M. & Chi, T.D. (2005) Ability of taxonomic diversity indices to discriminate coastal lagoon environments based on macrophyte communities. *Ecological Indicators*, **5(1)**, 1-17.
- Mouillot, D., Dumay, O. & Tomasini, J.A. (2007) Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **71**, 443-456.
- Moura, N.G.M., Lees, A.C.L., Andretti, C., Davis, B., Solar, R., Aleixo, A., Barlow, J., Ferreira, J. & Gardner, T. (2013) Avian biodiversity in multiple-use landscapes of the Brazilian Amazon. *Biological Conservation*, **167**, 339-348.
- Myers, A.A. & Giller, P.S. (1988) Analytical Biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions. *In: Myers A.A. & Giller P.S (eds.). Biogeographic Patterns. Chapman & Hall, London. p. 15-21.*
- Nagel, L., Schluter, D. (1998) Body size, natural selection, and speciation in sticklebacks. *Evolution*, **52**, 209-218.
- Oliveira-Junior, J.M.B., Shimano, Y., Gardner, T.A., Hughes, R.M., De Marco, P. & Juen, L. (2015) Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Austral Ecology*, **40(6)**, 733-744.
- Palmer, A.R. & Strobeck, C. (2003) Fluctuating asymmetry analyses revisited. *In: Polak, M. (ed.). Developmental instability. Causes and consequences: 279-319. Oxford University Press, Oxford.*
- Paulson, D. (2006) The importance of forest to Neotropical dragonflies. *In: Cordero Rivera, A. (ed.), Forest and Dragonflies. Pensoft Publishers, Sofia.*
- Peres-Neto, P.R., Jackson, D.A. & Somers, K.M. (2003) Giving meaningful interpretation to ordination axes: assessing loading significance in principal component analysis. *Ecology*, **84**, 2347-2363.
- Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S., Gaston, K.J. (2007) Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, **76(5)**, 977-985.

- Pianka, E.R. (1967) On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology*, **48**, 333-351.
- Pianka, E.R. (1982) *Ecologia evolutiva*. Omega, Barcelona, 365p.
- Putman, R.J. (1996) *Community ecology*. Chapman & Hall, London, 83p.
- Putz, F.E. & Redford, H.K. (2010) Tropical forest definitions, degradation, phase shifts, and further transitions. *Biotropica*, **42**, 10-20.
- Ratcliffe, L.M. & Grant, P.R. (1983) Species recognition in Darwin finches (Geospiza, Gould). 1. Discrimination by morphological cues. *Animal Behaviour*, **31**, 1139-1153.
- R Development Core Team, (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>. Acesso em: 20 de março de 2013.
- Rayner, J.M.V. (1988) Form and function in avian flight. In: Johnston RF, ed. *Current ornithology*, Vol. 5. New York, NY: Plenum Press, 1-66.
- Resetarits, Jr.W.J. (1995) Competitive asymmetry and coexistence in size structured populations of brook trout and spring salamanders. *Oikos*, **73**, 188-198.
- Rohlf, F.J. & Sokal, R.R.N. (1981) Comparing numerical taxonomic studies. *Systematic Zoology*, **30**, 459-499.
- Sato, M., & Azuma, A. (1997) The flight performance of a damselfly *Ceriatagrion melanurum* Selys. *Journal of Experimental Biology*, **200(12)**, 1765-1779.
- Scarano, F.R. & Dias, A.T.C. (2004) A importância de espécies no funcionamento de comunidades e ecossistemas. Pp. 43-60. In: Coelho, A.S.; Loyola, R.D. & Souza, M.B.G. (eds.). *Ecologia teórica: desafios para o aperfeiçoamento da ecologia no Brasil*. O Lutador, Belo Horizonte, 122p.
- Schoener, T.W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**, 27-39.
- Silveira, M.P.; Baptista, D.F.; Buss, D.F.; Nessimian, J.L. & Egler, M. (2005) Application of biological measures for stream integrity assessment in south-east Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment*, **101**, 117-128.
- Simberloff, D. (1981) Community effects of introduced species. In: Nitecki, M.H. (ed) *Biotic Crises in Ecological and Evolutionary Time*, pp 53-81. Academic Press, New York
- Sokolovska, N., Rowe, L. & Johansson, F. (2000) Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology*, **25**, 239-248.
- Stone, L. & Roberts, A. (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, **85**, 74-79.

- Strong, D.R., Szyska, L.A. & Simberloff, D.S. (1979) Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, **33**, 897-913.
- Switzer, P.V. (2002) Territory quality, habitat selection, and competition in the amberwing dragonfly, *Perithemis tenera* (Say) (Odonata: Libellulidae): Population patterns as a consequence of individual behavior. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **75**, 145-157.
- Switzer, P. & Eason, P.K. (2003) Space use in territorial amberwing dragonflies: are residents female maximizers or neighbor minimizers? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **54**, 321-328.
- Temeles, E.J. (1994) The role of neighbours in territorial systems: when are they 'dear enemies'? *Animal Behaviour*, **47**, 339-350.
- Toft, C.A. (1985) Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, **1985**, 1-21.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. & Thies, C. (2002) Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications*, **12**, 354-363.
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. (1991) Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro, 123p.
- Volkov, L., Banavar, J.R., Hubbell, S.P. & Maritan, A. (2003) Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, **424**, 1035-1037.
- Wakeling, J.M. & Ellington, C.P. (1997a) Dragonfly flight I. Gliding flight and steady-state aerodynamic forces. *Journal of Experimental Biology*, **200**, 543-556.
- Wakeling, J.M. & Ellington, C.P. (1997b) Dragonfly flight II. Velocities, acceleration and kinematics of flapping flight. *Journal of Experimental Biology*, **200**, 557-582.
- Wakeling, J.M. & Ellington, C.P. (1997c) Dragonfly flight III. Lift and power requirements. *Journal of Experimental Biology*, **200**, 583-600.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1999) Ecological Assembly Rules – Perspectives, advances, retreats. Cambridge: Cambridge University Press.
- Weiher, E., Clarke, G.D.P. & Keddy, P.A. (1998) Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, **81**, 309-322.
- Winemiller, K. O. (1991) Comparative ecology of *Serranochromis* species (teleostei: Cichlidae) in the Upper Zambezi River. *Journal of Fish Biology*, **39**, 617-639.
- Winkler, H. & Leisler, B. (1992) On the ecomorphology of migrants. *Ibis*, **134**(1), 21-28.
- Winston, M.R. (1995) Co-occurrence of morphologically similar species of stream fishes. *American Naturalist*, **145**, 527-545.
- Wootton, R.J., Kukalová-Peck, J. 2000. Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta). *Biological Review: The Cambridge Philosophical Society*, **75**, 129-167.

CONCLUSÕES GERAIS

Demonstramos que os preditores ambientais são fatores que afetam significativamente a comunidade de Odonata em pequenos igarapés na Amazônia Oriental. Espécies de Zygoptera são sensíveis às variações ambientais por restrições ecofisiológicas, já os Anisoptera são mais tolerantes às diferentes condições ambientais. Os Odonata podem ser modelos bastante interessantes para testar a importância dos fatores ambientais (locais e regionais) e espaciais, uma vez que muitas espécies exigem características específicas do habitat (grande maioria dos Zygoptera). Para essas espécies mais especialistas, as condições locais do ambiente estão sendo determinantes para a sua distribuição, o que leva a inferência de que uma seleção de espécies está atuando como processo determinante na estrutura e dinâmica destas comunidades. A composição de espécies manteve-se distinta entre igarapés preservados e alterados. A variação na composição das comunidades de Odonata nos diferentes níveis de conservação pode estar diretamente relacionada às alterações na mata ciliar que, podem refletir diretamente na estruturação das comunidades.

A relação da comunidade de Odonata com o habitat identificado neste estudo têm algumas implicações importantes no uso desses organismos para monitoramento em pequenos igarapés da Amazônia Oriental. À luz das rápidas mudanças ambientais, uma questão importante nos estudos sobre estruturação de comunidades é a escala em que o habitat é medido. É de grande importância considerar as diferentes escalas em tais estudos, uma vez que um habitat adequado deve atender às necessidades ecológicas de todos os estágios de vida desses indivíduos. Também não podemos excluir a possibilidade de que as comunidades de Odonata tropicais poderiam ser reguladas por eventos estocásticos, desta forma, sugerimos que estudos terão maior poder explicativo se incluírem outras variáveis relacionadas às interações bióticas (e.g. competição), sendo necessárias investigações

futuras para determinar como a Odonatofauna em igarapés na Amazônia se comporta sob essa ótica.

Os padrões de coocorrência encontrados nesse estudo, para espécies de libélulas de pequenos igarapés da Amazônia Oriental suportam nossa hipótese de que espécies de Anisoptera com maior tamanho corporal (razão superfície/volume) e maior poder de migração mostram padrões apenas aleatórios de coocorrência, enquanto que espécies de Zygoptera, com menor tamanho corporal, alta especificidade e baixa capacidade de migração, mostram padrões não aleatórios (e.g. tabuleiro de xadrez).

Normalmente, padrões de distribuição modelo tabuleiro de xadrez são interpretados como prova da competição, o que ficou evidente tanto para ordem Odonata como para a subordem Zygoptera. Visto que para Odonata poucos estudos têm elucidado o papel da competição sobre as comunidades dessa ordem de insetos, é esperado que a competição passe a ser mais intensa entre espécies estreitamente relacionadas e provavelmente levem essas espécies à segregação de habitat. Por fim, não podemos ignorar que mudanças na fenologia, mudanças nos predadores, competição com espécies introduzidas e outras interações específicas sem dúvida também podem contribuir para taxas de ocorrência de Odonata.

Não está claro se existe uma tendência nos padrões aleatórios ou não aleatórios na distribuição do tamanho corporal de Odonata registrados neste estudo. No entanto, é evidente que os padrões de distribuição das espécies de Odonata são afetados pelos processos de similaridade limitante, em especial em ambientes preservados, e para os grupos mais especialistas, como maioria dos Zygoptera, que apresentam maior requerimento de condições ambientais. Portanto, futuros trabalhos podem usar a similaridade limitante como mais um fator junto com os processos ambientais e espaciais para tentar entender um pouco mais a estruturação dessas comunidades.

ANEXO 1- Índice de Integridade do Habitat - IIH (Nessimian *et al.* 2008).

Local: _____ Data: __/__/__

Coordenadas: _____

1) Padrão de uso da terra além da zona de vegetação ribeirinha

1. Cultivos Agrícolas de ciclo curto
2. Pasto
3. Cultivos Agrícolas de ciclo longo
4. Capoeira
5. Floresta Contínua

2) Largura da mata ciliar

1. Vegetação arbustiva ciliar ausente
2. Mata ciliar ausente com alguma vegetação arbustiva
3. Mata ciliar bem definida de 1 a 5m de largura
4. Mata ciliar bem definida entre 5 e 30m de largura
5. Mata ciliar bem definida com mais de 30m
6. Continuidade da mata ciliar com a floresta adjacente

3) Estado de preservação da mata ciliar

1. Cicatrizes profundas com barrancos ao longo do seu comprimento
2. Quebra freqüente com algumas cicatrizes e barrancos
3. Quebra ocorrendo em intervalos maiores que 50m
4. Mata Ciliar intacta sem quebras de continuidade

4) Estado da mata ciliar dentro de uma faixa de 10m

1. Vegetação constituída de grama e poucos arbustos
2. Mescla de grama com algumas árvores pioneiras e arbustos
3. Espécies pioneiras mescladas com árvores maduras
4. Mais de 90% da densidade é constituída de árvores não pioneiras ou nativas

5) Dispositivos de retenção

1. Canal livre com poucos dispositivos de retenção
2. Dispositivo de retenção solto movendo-se com o fluxo
3. Rochas e/ou troncos presentes, mas preenchidas com sedimento
4. Canal com rochas e/ou troncos firmemente colocados no local

6) Sedimentos no canal

1. Canal dividido em tranças ou rio canalizado
2. Barreira de sedimento e pedras, areia e silte comuns
3. Algumas barreiras de cascalho e pedra bruta e pouco silte
4. Pouco ou nenhum alargamento resultante de acúmulo de sedimento

7) Estrutura do barranco do rio

1. Barranco instável com solo e areia soltos, facilmente perturbável
2. Barranco com solo livre e uma camada esparsa de grama e arbustos
3. Barranco firme, coberto por grama e arbustos.
4. Barranco estável de rochas e/ou solo firme, coberto de grama, arbustos e raízes
5. Ausência de barrancos

8) Escavação sob o barranco

1. Escavações severas ao longo do canal, com queda de barrancos
2. Escavações freqüentes

3. Escavações apenas nas curvas e constrictões
4. Pouca ou nenhuma evidência, ou restrita a áreas de suporte de raízes

9) Leito do rio

1. Fundo uniforme de silte e areia livres, substrato de pedra ausente
2. Fundo de silte, cascalho e areia em locais estáveis
3. Fundo de pedra facilmente móvel, com pouco silte
4. Fundo de pedras de vários tamanhos, agrupadas, com interstício óbvio

10) Áreas de corredeiras e poções ou meandros

1. Meandros e áreas de corredeiras/poções ausentes ou rio canalizado
2. Longos poções separando curtas áreas de corredeiras, meandros ausentes
3. Espaçamento irregular
4. Distintas, ocorrendo em intervalos de 5 a 7 vezes a largura do rio

11) Vegetação aquática

1. Algas emaranhadas no fundo, plantas vasculares dominam o canal
2. Emaranhados de algas, algumas plantas vasculares e poucos musgos
3. Algas dominantes nos poções, plantas vasculares semi-aquáticas ou aquáticas ao longo da margem
4. Quando presente consiste de musgos e manchas de algas

12) Detritos

1. Sedimento fino anaeróbio, nenhum detrito bruto
2. Nenhuma folha ou madeira, matéria orgânica bruta e fina com sedimento
3. Pouca folha e madeira, detritos orgânicos finos, floculentos, sem sedimento
4. Principalmente folhas e material lenhoso com sedimento
5. Principalmente folhas e material lenhoso sem sedimento

APÊNDICE 1- Lista de espécies, por região (Paragominas e Santarém) e por categoria de conservação dos igarapés (Preservados e Alterados), amostrados em duas regiões da Amazônia Oriental, Pará, Brasil.

SUBORDENS/FAMÍLIAS/ESPÉCIES	PARAGOMINAS		SANTARÉM		TOTAL
	Preservado	Alterado	Preservado	Alterado	
ANISOPTERA					
Aeshnidae					
<i>Gynacantha membranalis</i> Karsch, 1891	6	0	0	0	6
Gomphidae					
<i>Cacoides latro</i> (Erichson, 1848)	0	2	0	0	2
<i>Phyllocycla bartica</i> Calvert, 1948	0	0	1	2	3
<i>Phyllogomphoides cepheus</i> Belle, 1980	1	0	0	0	1
<i>Progomphus intricatus</i> Hagen in Selys, 1858	0	0	0	1	1
<i>Progomphus maculatus</i> Belle, 1984	0	0	1	0	1
<i>Progomphus</i> sp.1 Selys, 1854	0	3	0	0	3
<i>Zonophora calippus</i> Selys, 1869	0	0	1	1	2
Libellulidae					
<i>Argyrothemis argentea</i> Ris, 1909	5	16	4	1	26
<i>Dasythemis esmeralda</i> Ris, 1910	0	1	1	7	9
<i>Diastatops obscura</i> Rambur, 1842	5	100	3	6	114
<i>Dythemis multipunctata</i> Kirby, 1894	0	1	0	0	1
<i>Elasmothemis cannacrioides</i> (Calvert, 1906)	0	8	0	3	11
<i>Elasmothemis williamsoni</i> (Ris, 1919)	0	0	0	1	1
<i>Erythemis credula</i> (Hagen, 1861)	0	2	0	0	2
<i>Erythemis haematogastra</i> (Burmeister, 1839)	0	3	0	4	7
<i>Erythemis</i> sp.1 Hagen, 1861	0	1	0	0	1
<i>Erythemis vesiculosa</i> (Fabricius, 1775)	0	0	0	6	6
<i>Erythrodiplax amazonica</i> Sjöstedt, 1918	3	21	0	0	24
<i>Erythrodiplax avittata</i> Borrer, 194	0	0	0	2	2
<i>Erythrodiplax basalis</i> (Kirby, 1897)	11	238	3	56	308
<i>Erythrodiplax castanea</i> (Burmeister, 1839)	0	0	0	2	2
<i>Erythrodiplax fusca</i> (Rambur, 1842)	1	95	15	96	207
<i>Erythrodiplax juliana</i> Ris, 1911	0	5	0	7	12
<i>Erythrodiplax melanica</i> Borrer, 1942	0	0	0	1	1
<i>Erythrodiplax nigricans</i> (Rambur, 1842)	0	0	2	6	8
<i>Erythrodiplax ochracea</i> (Burmeister, 1839)	0	1	0	0	1
<i>Erythrodiplax paraguayensis</i> (Förster, 1905)	0	0	0	3	3
<i>Fylgia amazonica</i> Kirby, 1889	3	0	2	1	6
<i>Gynothemis</i> sp.1 Calvert in Ris, 1909	1	1	0	0	2
Continua ...					

Continuação Apêndice 1

SUBORDENS/FAMÍLIAS/ESPÉCIES	PARAGOMINAS		SANTARÉM		TOTAL
	Preservado	Alterado	Preservado	Alterado	
<i>Macrothemis absimilis</i> Costa, 1991	0	0	0	1	1
<i>Macrothemis ludia</i> Belle, 1987	0	1	0	0	1
<i>Miathyria marcella</i> (Selys in Sagra, 1857)	0	1	0	0	1
<i>Miathyria simplex</i> (Rambur, 1842)	0	3	0	0	3
<i>Micrathyria aequalis</i> (Hagen, 1861)	0	0	1	1	2
<i>Micrathyria artemis</i> Ris, 1911	0	7	2	3	12
<i>Micrathyria eximia</i> Kirby, 1897	0	1	0	0	1
<i>Micrathyria hesperis</i> Ris, 1911	0	0	0	4	4
<i>Micrathyria pseudeximia</i> Westfall, 1992	0	1	0	0	1
<i>Micrathyria romani</i> Sjöstedt, 1918	0	0	3	6	9
<i>Micrathyria</i> sp. 1 Kirby, 1889	0	3	0	0	3
<i>Micrathyria</i> sp. 2 Kirby, 1889	0	1	0	0	1
<i>Micrathyria</i> sp. 3 Kirby, 1889	0	6	0	0	6
<i>Micrathyria ungulata</i> Förster, 1907	0	0	0	2	2
<i>Nephepeltia berlai</i> Santos, 1950	0	0	1	0	1
<i>Nephepeltia flavifrons</i> (Karsch, 1889)	0	0	0	1	1
<i>Oligoclada abbreviata</i> (Rambur, 1842)	16	42	0	0	34
<i>Oligoclada amphinome</i> Ris, 1919	0	0	21	0	21
<i>Oligoclada crocogaster</i> Borrer, 1931	0	4	0	0	4
<i>Oligoclada stenoptera</i> Borrer, 1931	0	0	2	1	3
<i>Oligoclada walkeri</i> Geijskes, 1931	49	25	3	0	77
<i>Oligoclada xanthopleura</i> Borrer, 1931	0	0	0	4	4
<i>Orthemis biolleyi</i> Calvert, 1906	1	2	0	0	3
<i>Orthemis discolor</i> (Burmeister, 1839)	0	25	5	30	60
<i>Perithemis cornelia</i> Ris, 1910	1	2	0	0	3
<i>Perithemis lais</i> (Perty, 1834)	9	28	15	9	61
<i>Perithemis</i> sp. 1 Hagen, 1861	0	1	0	0	1
<i>Perithemis</i> sp. 2 Hagen, 1861	1	1	0	0	2
<i>Rhodopygia cardinalis</i> (Erichson, 1848)	0	9	0	0	9
<i>Zenithoptera fasciata</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	0	2	2
<i>Zenithoptera lanei</i> Santos, 1941	2	31	0	9	42
<i>Zenithoptera viola</i> Ris, 1910	0	1	0	0	1
ZYGOPTERA					
Família Caloptegidae					
<i>Hetaerina auripennis</i> (Burmeister, 1839)	6	32	0	0	38
<i>Hetaerina indepressa</i> Garrison, 1990	0	0	30	97	127

Continua ...

Continuação Apêndice 1

SUBORDENS/FAMÍLIAS/ESPÉCIES	PARAGOMINAS		SANTARÉM		TOTAL
	Preservado	Alterado	Preservado	Alterado	
<i>Hetaerina rosea</i> Selys, 1853	0	0	1	0	1
<i>Hetaerina sanguinea</i> Selys, 1853	0	4	0	6	10
<i>Mnesarete aenea</i> (Selys, 1853)	56	4	149	81	290
<i>Mnesarete cupraea</i> (Selys, 1853)	1	0	0	0	1
<i>Mnesarete smaragdina</i> (Selys, 1869)	0	0	32	109	141
<i>Mnesarete williamsoni</i> Garrison, 2006	19	69	0	0	88
Coenagrionidae					
<i>Acanthagrion adustum</i> Williamson, 1916	0	26	0	0	26
<i>Acanthagrion aepiolum</i> Tennessen, 2004	2	4	0	0	6
<i>Acanthagrion apicale</i> Selys, 1876	3	5	0	2	10
<i>Acanthagrion ascendens</i> Calvert, 1909	3	4	0	0	7
<i>Acanthagrion chacoense</i> Calvert, 1909	1	0	0	0	1
<i>Acanthagrion jessei</i> Leonard, 1977	0	1	0	0	1
<i>Acanthagrion kennedii</i> Williamson, 1916	3	16	1	1	21
<i>Acanthagrion rubrifrons</i> Leonard, 1977	3	0	0	0	3
<i>Acanthagrion</i> sp.1 Selys, 1876	0	1	0	0	1
<i>Acanthallagma luteum</i> Williamson & Williamson, 1924	3	8	0	0	11
<i>Argia chapadae</i> Calvert, 1909	0	0	0	3	3
<i>Argia eliptica</i> Selys, 1865	0	0	10	8	18
<i>Argia euphorbia</i> Fraser, 1946	0	0	7	1	8
<i>Argia fumigata</i> Hagen in Selys, 1865	2	1	0	9	12
<i>Argia infumata</i> Selys, 1865	54	0	45	1	100
<i>Argia insipida</i> Hagen in Selys, 1865	2	0	0	0	2
<i>Argia mollis</i> Hagen in Selys, 1865	1	3	0	0	4
<i>Argia reclusa</i> Selys, 1865	1	0	0	0	1
<i>Argia smithiana</i> Calvert, 1909	11	0	0	0	11
<i>Argia</i> sp. Rambur, 1842	0	0	24	29	53
<i>Argia</i> sp.1 Rambur, 1842	15	1	0	0	16
<i>Argia</i> sp. 2 Rambur, 1842	0	1	0	0	1
<i>Argia</i> sp. 3 Rambur, 1842	22	14	0	0	36
<i>Argia</i> sp. 4 Rambur, 1842	1	0	0	0	1
<i>Argia</i> sp. 5 Rambur, 1842	2	2	0	0	4
<i>Argia</i> sp. 6 Rambur, 1842	0	1	0	0	1
<i>Argia</i> sp. 7 Rambur, 1842	2	0	0	0	2
<i>Argia</i> sp. 8 Rambur, 1842	2	2	0	0	4
<i>Argia thespis</i> Hagen in Selys, 1865	31	13	0	0	44

Continua ...

Continuação Apêndice 1

SUBORDENS/FAMÍLIAS/ESPÉCIES	PARAGOMINAS		SANTARÉM		TOTAL
	Preservado	Alterado	Preservado	Alterado	
<i>Argia tinctipennis</i> Selys, 1865	33	11	47	24	115
<i>Argia tupi</i> Calvert, 1909	2	0	0	0	2
<i>Ischnura capreolus</i> (Hagen, 1861)	0	1	0	0	1
<i>Telebasis sanguinalis</i> Calvert, 1909	0	3	0	0	3
<i>Telebasis</i> sp. nov. Selys, 1865	0	0	1	0	1
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i> Calvert, 190	4	22	0	0	26
Dicteriadidae					
<i>Dicterias atrosanguinea</i> Selys, 1853	2	0	22	10	34
<i>Heliocharis amazona</i> Selys, 1853	4	3	12	2	21
Megapodagrionidae					
<i>Heteragrion aurantiacum</i> Selys, 1862	51	1	0	0	52
<i>Heteragrion icterops</i> Selys, 1862	3	8	3	4	18
<i>Heteragrion</i> sp. nov. Selys, 1862	1	0	119	32	152
<i>Oxystigma petiolatum</i> (Selys, 1862)	3	0	0	0	3
<i>Oxystigma williamsoni</i> Geijskes, 1976	0	0	12	14	26
Perilestidae					
<i>Perilestes attenuatus</i> Selys, 1886	0	0	0	1	1
<i>Perilestes kahli</i> Williamson & Williamson, 1924	12	0	0	0	12
<i>Perilestes solutus</i> Williamson & Williamson, 1924	2	0	0	0	2
Polythoridae					
<i>Chalcolpteryx radians</i> Ris, 1914	0	0	61	36	97
<i>Chalcopteryx rutilans</i> (Rambur, 1842)	30	0	61	55	146
Protoneuridae					
<i>Epipleoneura capilliformis</i> (Selys, 1886)	4	0	67	56	127
<i>Epipleoneura fuscaenea</i> Williamson, 1915	0	5	0	0	5
<i>Epipleoneura haroldoi</i> Santos, 1964	0	0	25	9	34
<i>Epipleoneura metallica</i> Rácenis, 1955	51	107	0	0	158
<i>Epipleoneura pereirai</i> Machado, 1964	0	0	2	0	2
<i>Epipleoneura spatulata</i> Rácenis, 1960	0	0	0	17	17
<i>Epipleoneura westfalli</i> Machado, 1986	5	3	0	0	8
<i>Neoneura denticulata</i> Williamson, 1917	4	5	0	0	9
<i>Neoneura gaida</i> Rácenis, 1953	0	1	0	0	1
<i>Neoneura joana</i> Williamson, 1917	0	2	0	0	2
<i>Neoneura luzmarina</i> De Marmels, 1989	16	9	6	26	57
<i>Neoneura rubriventris</i> Selys, 1860	1	22	0	0	23
Continua ...					

Continuação Apêndice 1

SUBORDENS/FAMÍLIAS/ESPÉCIES	PARAGOMINAS		SANTARÉM		TOTAL
	Preservado	Alterado	Preservado	Alterado	
<i>Phasmoneura exigua</i> (Selys, 1886)	0	0	5	35	40
<i>Protoneura tenuis</i> Selys, 1860	61	0	2	0	63
<i>Psaironeura tenuissima</i> (Selys, 1886)	10	0	25	16	51
Pseudostigmatidae					
<i>Mecistogaster linearis</i> (Fabricius, 1776)	1	0	1	0	2
TOTAL	661	1108	856	963	3588

APÊNDICE 2- Valores obtidos das métricas ambientais selecionadas para o Capítulo 1, por Igarapé (IG) amostrado em duas regiões da Amazônia Oriental, Pará, Brasil: IIH (Índice de Integridade de Habitat); pH; TEM (Temperatura); OD (Oxigênio dissolvido mg/l); COND (Condutividade μ S); DC (Dossel no Canal %); MCD (Média de Cobertura de Dossel %); MDAG (Média de Dossel de Árvores Grandes %); MSE (Média de Solo Exposto %); CONS (Construção); EST (Estrada); ENT (Entulho); IT (Impacto Total %); VAZ (Vazão m³/s); PRO (Profundidade cm) e MOT (Matéria Orgânica Total %).

Igarapés	Variáveis ambientais												
	IIH	COND	DC	MCD	MDAG	MSE	CONS	EST	ENT	IT	VAZ	PRO	MOT
	o a z	o z	a	o a	o z	a	o a z	a	a	o a	o a	o z	z
IG1	0,68	13,00	97,06	71,93	3,86	4,32	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	10,40	0,66
IG2	0,49	16,00	96,79	87,05	9,09	4,77	0,00	0,00	0,00	0,74	0,06	7,80	0,09
IG3	0,57	14,60	92,78	45,80	4,09	0,00	0,00	0,17	0,41	0,71	0,36	32,55	0,89
IG4	0,29	11,00	20,05	4,09	0,00	13,07	0,00	0,15	0,13	0,85	0,48	43,22	0,36
IG5	0,96	27,00	98,40	76,25	2,50	3,64	0,24	0,00	0,00	1,05	0,01	7,65	0,16
IG6	0,94	19,00	98,13	71,02	1,36	0,23	0,06	0,06	0,00	0,42	0,29	31,36	0,47
IG7	0,81	22,00	94,39	86,93	13,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,04	15,64	0,71
IG8	0,90	23,00	98,53	79,32	6,82	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,30	24,40	0,40
IG9	0,89	20,00	96,12	78,75	10,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,24	32,78	0,55
IG10	0,29	14,00	93,85	91,25	24,20	67,95	0,00	0,00	0,10	0,77	0,25	48,89	0,71
IG11	0,81	13,60	99,06	46,59	10,11	0,68	0,00	0,05	0,00	0,05	0,60	50,02	0,51
IG12	0,81	15,20	98,53	24,55	1,82	0,00	0,00	0,00	0,20	0,20	0,23	35,15	0,89
IG13	0,85	21,00	92,38	84,09	2,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	14,09	0,65
IG14	0,29	7,00	41,98	21,59	0,00	6,25	0,00	0,09	0,00	0,30	0,08	12,75	0,00
IG15	0,87	20,60	95,86	76,02	3,18	0,00	0,00	0,00	0,14	0,23	0,10	13,84	0,62
IG16	0,54	20,00	99,33	78,52	17,61	2,27	0,36	0,41	0,00	2,36	0,15	27,16	0,73
IG17	0,81	10,00	96,39	75,23	5,45	3,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	18,27	0,29
IG18	0,89	12,00	95,59	79,89	4,43	0,91	0,00	0,00	0,00	0,00	0,24	15,39	0,65
IG19	0,92	15,16	95,05	73,30	9,32	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,97	86,89	0,53
IG20	0,97	16,40	98,80	40,80	4,32	0,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	13,89	0,39
IG21	0,59	15,00	89,57	85,11	17,39	87,50	0,00	0,00	0,09	0,15	0,21	20,91	0,64
IG22	0,75	18,00	97,99	85,45	4,77	4,32	0,00	0,00	0,00	0,06	0,02	10,75	0,20
IG23	0,15	17,00	14,57	1,82	0,00	5,34	0,00	0,70	0,00	2,21	0,02	5,76	0,25
IG24	0,71	14,00	71,93	15,91	0,00	2,05	0,00	0,12	0,12	0,39	0,45	30,09	0,25
IG25	0,89	15,00	91,44	92,05	8,75	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	16,05	0,87
IG26	0,89	14,63	97,99	49,66	4,09	0,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,46	35,42	0,15
IG27	0,52	16,00	95,99	57,50	2,05	0,68	0,06	0,06	0,00	0,26	0,29	37,96	0,47
IG28	0,44	13,00	92,25	57,16	10,34	14,20	0,00	0,00	0,00	0,30	0,90	40,29	0,38
IG29	0,55	13,38	97,46	59,66	0,23	10,11	0,03	0,30	0,30	1,86	0,12	25,69	0,27
IG30	0,22	17,00	10,96	13,75	0,45	0,23	0,00	0,06	0,00	0,12	0,02	9,87	0,02
IG31	0,59	17,00	93,45	54,09	3,18	0,00	0,06	0,12	0,07	0,25	0,72	81,55	0,76

Continua...

Continuação Apêndice 2

Igarapés	Variáveis ambientais												
	IIH	COND	DC	MCD	MDAG	MSE	CONS	EST	ENT	IT	VAZ	PRO	MOT
	o a z	o z	a	o a	o z	a	o a z	a	a	o a	o a	o z	z
IG32	0,54	22,00	35,83	10,11	3,75	8,18	0,06	0,12	0,00	1,68	0,04	11,49	0,45
IG33	0,76	23,00	51,34	21,59	0,23	31,36	0,52	0,24	0,00	1,33	1,40	58,38	0,75
IG34	0,28	21,00	94,52	61,70	1,59	3,75	0,09	0,24	0,27	0,95	0,17	31,93	0,87
IG35	0,99	16,00	97,46	58,86	0,45	1,59	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	15,00	0,96
IG36	0,60	15,00	97,99	62,39	4,77	0,00	0,00	0,00	0,07	0,74	0,31	39,22	0,45
IG37	0,68	23,00	95,86	51,70	0,23	0,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	11,56	0,93
IG38	0,40	19,00	61,76	60,11	0,00	0,23	0,00	0,33	0,00	1,00	0,04	22,87	0,31
IG39	0,35	22,00	99,06	68,41	0,23	1,14	0,00	0,00	0,55	1,09	0,11	21,05	0,67
IG40	0,69	21,00	49,33	12,63	0,00	4,25	0,21	0,00	1,43	2,73	0,06	20,71	0,33
IG41	0,81	18,00	99,33	83,18	5,23	4,32	0,30	0,27	0,00	1,00	0,21	43,29	0,51
IG42	0,56	15,00	94,65	65,34	1,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,77	41,16	0,82
IG43	0,57	15,08	72,46	11,93	1,14	11,14	0,63	0,58	0,00	1,20	0,73	64,16	0,78
IG44	0,62	15,50	58,56	20,80	0,23	16,59	0,00	0,18	0,00	0,85	0,56	21,67	0,18
IG45	0,88	17,00	91,84	54,43	0,68	0,00	0,00	0,00	0,00	0,36	0,03	12,15	0,71
IG46	0,62	14,51	64,04	22,73	0,00	0,23	0,03	0,03	0,00	0,09	0,25	31,47	0,80
IG47	0,46	17,00	96,66	83,30	14,55	0,00	0,00	0,00	0,00	0,66	0,42	45,42	0,62
IG48	0,94	21,00	95,59	74,20	18,07	0,00	0,06	0,03	0,14	0,45	0,32	33,95	0,38
IG49	0,51	18,40	87,43	23,86	5,34	43,18	0,00	0,33	0,91	0,00	0,23	49,02	56,19
IG50	0,73	24,00	81,68	14,09	2,27	2,73	0,00	0,32	0,23	0,09	0,09	40,22	54,29
IG51	0,55	22,40	79,55	25,11	3,86	0,00	0,00	0,00	0,09	0,00	0,43	52,51	63,00
IG52	0,53	27,00	68,05	12,39	3,98	1,14	0,00	0,00	0,05	0,09	0,12	45,44	75,24
IG53	0,47	26,00	40,11	9,20	0,23	12,39	0,00	0,00	0,09	0,27	0,08	21,27	44,76
IG54	0,59	19,70	88,64	22,27	7,39	32,39	0,00	0,00	0,50	0,00	0,06	25,76	58,10
IG55	0,71	39,10	93,72	8,18	1,59	11,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23	55,82	36,19
IG56	0,64	37,74	88,50	26,02	12,39	59,32	0,00	0,33	0,00	0,00	0,62	59,85	39,05
IG57	0,76	34,30	95,45	81,48	30,68	18,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	35,51	35,24
IG58	0,64	44,60	89,97	10,23	1,82	7,73	0,00	0,00	0,18	0,00	0,16	29,76	49,52
IG59	0,52	37,70	36,90	32,27	6,70	15,11	0,00	0,00	0,64	0,00	0,24	48,36	42,86
IG60	0,34	29,40	38,64	3,41	1,14	24,09	0,00	0,21	0,23	0,50	0,62	41,08	52,38
IG61	0,49	35,50	41,18	17,61	0,00	5,68	0,00	0,14	0,36	0,41	0,17	34,53	37,14
IG62	0,70	46,90	75,94	10,00	0,00	1,14	0,00	0,00	0,09	0,00	0,06	41,60	49,52
IG63	0,65	53,80	88,37	12,84	0,68	3,41	0,00	0,00	0,14	0,18	0,11	18,64	56,19
IG64	0,47	26,60	44,12	5,45	1,14	8,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,87	75,42	90,48
IG65	0,62	28,10	70,72	97,39	40,11	1,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	37,75	71,43
IG66	0,96	19,01	92,05	84,55	23,07	5,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	22,98	82,86
IG67	0,88	19,50	99,47	2,05	0,00	2,73	0,00	0,00	0,09	0,09	0,05	18,76	38,10
IG68	0,47	36,30	43,05	53,64	10,34	0,23	0,00	0,00	0,09	0,00	0,03	30,33	49,52

Continua...

Continuação Apêndice 2

Igarapés	Variáveis ambientais												
	IIH	COND	DC	MCD	MDAG	MSE	CONS	EST	ENT	IT	VAZ	PRO	MOT
	o a z	o z	a	o a	o z	a	o a z	a	a	o a	o a	o z	z
IG69	0,60	36,70	21,39	7,05	1,59	3,86	0,00	0,14	1,00	0,05	0,15	19,78	80,95
IG70	0,72	33,10	4,14	40,57	7,27	10,23	0,00	0,00	0,32	0,00	0,14	22,51	44,00
IG71	0,63	35,10	18,18	54,09	9,77	46,82	0,00	0,00	0,09	0,00	0,34	24,93	39,05
IG72	0,55	39,10	86,76	73,75	26,48	0,68	0,00	0,00	0,00	0,14	0,13	20,42	73,33
IG73	0,53	40,20	90,51	4,09	0,23	11,93	0,09	0,06	0,18	0,09	1,45	35,75	66,67
IG74	0,70	37,00	35,29	25,80	8,98	48,41	0,00	0,00	0,09	0,00	0,20	54,16	44,76
IG75	0,39	19,70	90,78	9,77	0,68	1,59	0,00	0,23	0,36	0,00	0,11	27,04	23,81
IG76	0,70	19,00	84,18	93,52	28,18	5,23	0,00	0,00	0,09	0,00	0,17	16,20	32,00
IG77	0,57	19,80	94,39	100,00	24,09	11,36	0,00	0,06	0,09	0,05	0,12	39,13	61,90
IG78	0,71	19,01	88,24	100,00	36,70	6,14	0,00	0,00	0,05	0,00	0,14	22,22	55,24
IG79	0,52	17,50	96,93	58,18	13,41	6,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	31,56	28,57
IG80	0,77	19,00	86,82	0,45	0,00	2,61	0,00	0,00	0,09	0,00	0,03	12,98	77,14
IG81	0,75	19,42	96,66	42,16	12,50	0,68	0,00	0,00	0,09	0,00	0,13	34,06	67,62
IG82	0,47	20,80	94,65	0,00	0,00	3,41	0,00	0,03	0,23	0,14	0,17	21,65	54,29
IG83	0,47	22,40	76,87	1,14	0,45	8,86	0,00	0,20	0,14	0,41	0,32	26,67	38,10
IG84	0,39	21,40	29,95	0,45	0,23	23,64	0,00	0,09	0,45	0,14	0,75	15,16	20,00
IG85	0,46	47,30	95,05	0,00	0,00	2,27	0,00	0,00	1,00	0,00	0,39	44,27	48,57
IG86	0,96	76,20	98,13	22,50	3,64	8,41	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	31,42	21,90
IG87	0,87	55,40	2,67	5,91	0,91	33,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,63	43,00	28,57
IG88	0,62	41,56	86,50	2,95	0,23	31,70	0,00	0,00	0,41	0,09	0,24	39,04	20,95
IG89	0,46	28,30	40,24	26,25	5,91	0,68	0,00	0,00	0,27	0,00	0,30	49,91	50,48
IG90	0,38	33,00	97,19	32,39	7,73	1,82	0,00	0,00	0,09	0,00	0,24	36,37	45,71
IG91	0,76	21,10	58,29	0,00	0,00	12,27	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	46,78	44,76
IG92	0,47	20,90	96,93	1,59	1,14	4,09	0,00	0,00	0,18	0,05	0,09	33,44	22,86
IG93	0,85	33,30	88,10	0,00	0,00	0,45	0,00	0,33	0,50	0,00	0,07	16,75	54,29
IG94	0,78	24,00	47,46	33,07	4,55	9,32	0,36	0,33	0,36	0,00	0,05	30,85	48,57
IG95	0,86	21,85	81,28	17,95	3,41	9,55	0,09	0,62	0,82	0,14	0,01	42,28	22,86
IG96	0,28	51,00	5,88	41,36	7,84	7,50	0,18	0,00	0,59	0,09	0,06	37,91	36,19
IG97	0,85	35,40	94,39	30,11	5,23	2,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,73	15,38	26,00
IG98	0,88	65,00	94,52	5,34	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,09	0,06	24,31	45,26

^o Seleccionada para Odonata

^a Seleccionada para Anisoptera

^z Seleccionada para Zygoptera

APÊNDICE 3- Valores obtidos das métricas ambientais locais e regionais selecionadas para o Capítulo 2, por Igarapé (IG) amostrado em duas regiões da Amazônia Oriental, Pará, Brasil: ALT (Altitude m); BIO1 (Annual Mean Temperature); BIO7 (Temperature Annual Range); BIO9 (Mean Temperature of Driest Quarter); BIO12 (Annual Precipitation); BIO14 (Precipitation of Driest Month); BIO16 (Precipitation of Wettest Quarter); FORE (% Primary Forest at Local 100m buffer scale); IIH (Índice de Integridade de Habitat); COND (Condutividade μS); DC (Dossel no Canal %); MDC (Média de Dossel no Canal %); MDAG (Média de Dossel de Árvores Grandes %); MSE (Média de Solo Exposto %); CONS (Construção); EST (Estrada); ENT (Entulho); IT (Impacto Total %); VAZ (Vazão m³/s); PRO (Profundidade cm); MOT (Matéria Orgânica Total %).

Variáveis ambientais																						
Regionais									Locais													
Igarapés	ALT	BIO1	BIO7	BIO9	BIO12	BIO14	BIO16	FORE	IIH	COND	DC	MDC	MDAG	MSE	CONS	EST	ENT	IT	VAZ	PRO	MOT	
	o z	o z	z	a	o z	o a	o a z	o a z	o a z	o z	a	o z	o z	a	o a z	a	a	o a	o a	o z	z	
IG1	137	25,30	11,60	25,90	2055	44	1009	0,00	0,68	13,00	97,06	71,93	3,86	4,32	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	10,40	0,66	
IG2	135	25,30	11,60	25,90	2041	44	1000	28,57	0,49	16,00	96,79	87,05	9,09	4,77	0,00	0,00	0,00	0,74	0,06	7,80	0,09	
IG3	94	25,40	11,80	26,00	2127	45	1053	65,96	0,57	14,60	92,78	45,80	4,09	0,00	0,00	0,17	0,41	0,71	0,36	32,55	0,89	
IG4	92	25,40	12,10	26,30	2184	39	1077	11,76	0,29	11,00	20,05	4,09	0,00	13,07	0,00	0,15	0,13	0,85	0,48	43,22	0,36	
IG5	135	25,30	11,70	25,80	1977	43	953	59,62	0,96	27,00	98,40	76,25	2,50	3,64	0,24	0,00	0,00	1,05	0,01	7,65	0,16	
IG6	116	25,40	11,70	25,90	1973	43	951	82,69	0,94	19,00	98,13	71,02	1,36	0,23	0,06	0,06	0,00	0,42	0,29	31,36	0,47	
IG7	59	25,70	12,20	26,30	2010	44	935	100,00	0,81	22,00	94,39	86,93	13,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,04	15,64	0,71	
IG8	68	25,60	12,10	26,30	2003	44	930	100,00	0,90	23,00	98,53	79,32	6,82	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,30	24,40	0,40	
IG9	52	25,80	12,30	26,40	2007	44	932	100,00	0,89	20,00	96,12	78,75	10,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,24	32,78	0,55	
IG10	58	25,60	12,20	26,20	2104	42	1015	29,17	0,29	14,00	93,85	91,25	24,20	67,95	0,00	0,00	0,10	0,77	0,25	48,89	0,71	
IG11	59	25,60	12,10	26,20	2102	42	1015	0,00	0,81	13,60	99,06	46,59	10,11	0,68	0,00	0,05	0,00	0,05	0,60	50,02	0,51	
IG12	63	25,60	12,20	26,40	2129	40	1036	40,00	0,81	15,20	98,53	24,55	1,82	0,00	0,00	0,00	0,20	0,20	0,23	35,15	0,89	
IG13	78	25,60	12,10	26,20	2065	43	991	80,00	0,85	21,00	92,38	84,09	2,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	14,09	0,65	
IG14	75	25,60	12,20	26,20	2012	43	940	0,00	0,29	7,00	41,98	21,59	0,00	6,25	0,00	0,09	0,00	0,30	0,08	12,75	0,00	
IG15	102	25,60	12,10	26,20	1983	44	914	100,00	0,87	20,60	95,86	76,02	3,18	0,00	0,00	0,00	0,14	0,23	0,10	13,84	0,62	

Continua...

Continuação Apêndice 3

Igarapés	Variáveis ambientais																					
	Regionais								Locais													
	ALT	BIO1	BIO7	BIO9	BIO12	BIO14	BIO16	FORE	IIIH	COND	DC	MDC	MDAG	MSE	CONS	EST	ENT	IT	VAZ	PRO	MOT	
o z	o z	z	a	o z	o a	o a z	o a z	o a z	o z	a	o z	o z	o z	a	o a z	a	a	o a	o a	o z	z	
IG16	66	25,70	12,10	26,30	1993	44	925	0,00	0,54	20,00	99,33	78,52	17,61	2,27	0,36	0,41	0,00	2,36	0,15	27,16	0,73	
IG17	139	25,50	12,10	26,10	1951	45	882	100,00	0,81	10,00	96,39	75,23	5,45	3,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	18,27	0,29	
IG18	126	25,50	12,30	26,10	1961	45	892	94,12	0,89	12,00	95,59	79,89	4,43	0,91	0,00	0,00	0,00	0,00	0,24	15,39	0,65	
IG19	97	25,60	12,10	26,20	1943	44	891	56,41	0,92	15,16	95,05	73,30	9,32	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,97	86,89	0,53	
IG20	100	25,60	12,10	26,20	1946	44	892	100,00	0,97	16,40	98,80	40,80	4,32	0,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	13,89	0,39	
IG21	104	25,60	12,10	26,20	1937	45	886	100,00	0,59	15,00	89,57	85,11	17,39	87,50	0,00	0,00	0,09	0,15	0,21	20,91	0,64	
IG22	127	25,60	12,20	26,20	1885	46	855	55,77	0,75	18,00	97,99	85,45	4,77	4,32	0,00	0,00	0,00	0,06	0,02	10,75	0,20	
IG23	96	25,70	12,00	26,30	1893	45	858	5,88	0,15	17,00	14,57	1,82	0,00	5,34	0,00	0,70	0,00	2,21	0,02	5,76	0,25	
IG24	100	25,70	12,00	26,30	1893	45	858	0,00	0,71	14,00	71,93	15,91	0,00	2,05	0,00	0,12	0,12	0,39	0,45	30,09	0,25	
IG25	146	25,50	12,20	26,20	1880	46	845	100,00	0,89	15,00	91,44	92,05	8,75	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	16,05	0,87	
IG26	117	25,80	12,20	26,40	1837	47	828	8,00	0,89	14,63	97,99	49,66	4,09	0,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,46	35,42	0,15	
IG27	96	25,90	12,10	26,50	1852	46	841	22,92	0,52	16,00	95,99	57,50	2,05	0,68	0,06	0,06	0,00	0,26	0,29	37,96	0,47	
IG28	131	25,70	12,10	26,20	1851	47	842	53,85	0,44	13,00	92,25	57,16	10,34	14,20	0,00	0,00	0,00	0,30	0,90	40,29	0,38	
IG29	95	25,50	11,50	26,10	2076	43	1024	1,96	0,55	13,38	97,46	59,66	0,23	10,11	0,03	0,30	0,30	1,86	0,12	25,69	0,27	
IG30	101	25,70	12,10	26,30	1866	46	850	32,65	0,22	17,00	10,96	13,75	0,45	0,23	0,00	0,06	0,00	0,12	0,02	9,87	0,02	
IG31	75	25,50	11,90	26,30	2182	38	1082	7,84	0,59	17,00	93,45	54,09	3,18	0,00	0,06	0,12	0,07	0,25	0,72	81,55	0,76	
IG32	81	25,60	11,90	26,10	2141	40	1057	0,00	0,54	22,00	35,83	10,11	3,75	8,18	0,06	0,12	0,00	1,68	0,04	11,49	0,45	
IG33	81	25,50	11,80	261,00	2196	44	1098	22,22	0,76	23,00	51,34	21,59	0,23	31,36	0,52	0,24	0,00	1,33	3,40	58,38	0,75	
IG34	31	25,80	11,40	26,40	2037	41	994	37,21	0,28	21,00	94,52	61,70	1,59	3,75	0,09	0,24	0,27	0,95	0,17	31,93	0,87	
IG35	115	25,40	11,60	26,00	1982	42	961	12,96	0,99	16,00	97,46	58,86	0,45	1,59	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	15,00	0,96	
IG36	98	25,40	11,80	26,00	2063	45	1011	32,56	0,60	15,00	97,99	62,39	4,77	0,00	0,00	0,00	0,07	0,74	0,31	39,22	0,45	
IG37	89	25,60	11,60	26,20	2108	42	1046	0,00	0,68	23,00	95,86	51,70	0,23	0,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	11,56	0,93	
IG38	121	25,60	12,10	26,20	1909	45	862	47,62	0,40	19,00	61,76	60,11	0,00	0,23	0,00	0,33	0,00	1,00	0,04	22,87	0,31	
IG39	153	25,30	11,60	25,80	1950	42	937	95,65	0,35	22,00	99,06	68,41	0,23	1,14	0,00	0,00	0,55	1,09	0,11	21,05	0,67	

Continua...

Continuação Apêndice 3

Igarapés	Variáveis ambientais																				
	Regionais								Locais												
	ALT	BIO1	BIO7	BIO9	BIO12	BIO14	BIO16	FORE	IIIH	COND	DC	MDC	MDAG	MSE	CONS	EST	ENT	IT	VAZ	PRO	MOT
o z	o z	z	a	o z	o a	o a z	o a z	o a z	o z	a	o z	o z	o z	a	o a z	a	a	o a	o a	o z	z
IG40	49	25,80	11,50	26,30	2083	41	1026	4,17	0,69	21,00	49,33	12,63	0,00	4,25	0,21	0,00	1,43	2,73	0,06	20,71	0,33
IG41	40	26,00	11,50	26,60	2053	41	1003	60,00	0,81	18,00	99,33	83,18	5,23	4,32	0,30	0,27	0,00	1,00	0,21	43,29	0,51
IG42	78	25,60	12,10	26,20	2024	43	948	0,00	0,56	15,00	94,65	65,34	1,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,77	41,16	0,82	
IG43	62	25,70	12,20	26,30	2008	43	948	0,00	0,57	15,08	72,46	11,93	1,14	11,14	0,63	0,58	0,00	1,20	0,73	64,16	0,78
IG44	51	25,90	12,10	26,40	1934	44	889	16,33	0,62	15,50	58,56	20,80	0,23	16,59	0,00	0,18	0,00	0,85	0,56	21,67	0,18
IG45	120	25,50	12,10	26,10	1930	45	883	100,00	0,88	17,00	91,84	54,43	0,68	0,00	0,00	0,00	0,00	0,36	0,03	12,15	0,71
IG46	102	25,70	12,10	26,30	1907	45	860	72,00	0,62	14,51	64,04	22,73	0,00	0,23	0,03	0,03	0,00	0,09	0,25	31,47	0,80
IG47	57	26,00	12,20	26,60	1916	45	863	40,00	0,46	17,00	96,66	83,30	14,55	0,00	0,00	0,00	0,00	0,66	0,42	45,42	0,62
IG48	57	26,00	12,20	26,60	1915	45	862	47,92	0,94	21,00	95,59	74,20	18,07	0,00	0,06	0,03	0,14	0,45	0,32	33,95	0,38
IG49	41	26,80	11,60	26,90	2182	46	1146	100,00	0,51	18,40	87,43	23,86	5,34	43,18	0,00	0,33	0,91	0,00	0,23	49,02	56,19
IG50	55	26,80	11,60	26,80	2182	47	1143	41,18	0,73	24,00	81,68	14,09	2,27	2,73	0,00	0,32	0,23	0,09	0,09	40,22	54,29
IG51	46	26,80	11,70	26,90	1996	35	1091	0,00	0,55	22,40	79,55	25,11	3,86	0,00	0,00	0,00	0,09	0,00	0,43	52,51	63,00
IG52	52	26,80	11,60	26,90	1991	35	1089	2,78	0,53	27,00	68,05	12,39	3,98	1,14	0,00	0,00	0,05	0,09	0,12	45,44	75,24
IG53	53	26,80	11,60	26,90	1977	34	1085	5,88	0,47	26,00	40,11	9,20	0,23	12,39	0,00	0,00	0,09	0,27	0,08	21,27	44,76
IG54	75	26,70	11,60	27,20	1868	47	961	0,00	0,59	19,70	88,64	22,27	7,39	32,39	0,00	0,00	0,50	0,00	0,06	25,76	58,10
IG55	84	26,70	11,70	26,80	1774	41	945	0,00	0,71	39,10	93,72	8,18	1,59	11,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23	55,82	36,19
IG56	73	26,80	11,90	26,80	1803	23	1028	0,00	0,64	37,74	88,50	26,02	12,39	59,32	0,00	0,33	0,00	0,00	0,62	59,85	39,05
IG57	95	26,60	11,90	26,70	1781	22	1018	0,00	0,76	34,30	95,45	81,48	30,68	18,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	35,51	35,24
IG58	110	26,60	11,90	26,60	1661	25	934	0,00	0,64	44,60	89,97	10,23	1,82	7,73	0,00	0,00	0,18	0,00	0,16	29,76	49,52
IG59	83	26,70	12,00	26,80	1642	24	927	0,00	0,52	37,70	36,90	32,27	6,70	15,11	0,00	0,00	0,64	0,00	0,24	48,36	42,86
IG60	91	26,70	12,00	26,80	1837	22	1046	0,00	0,34	29,40	38,64	3,41	1,14	24,09	0,00	0,21	0,23	0,50	0,62	41,08	52,38
IG61	104	26,60	12,10	26,70	1613	18	932	0,00	0,49	35,50	41,18	17,61	0,00	5,68	0,00	0,14	0,36	0,41	0,17	34,53	37,14
IG62	104	26,60	12,10	26,70	1604	18	926	0,00	0,70	46,90	75,94	10,00	0,00	1,14	0,00	0,00	0,09	0,00	0,06	41,60	49,52
IG63	104	26,60	12,10	26,70	1604	18	926	0,00	0,65	53,80	88,37	12,84	0,68	3,41	0,00	0,00	0,14	0,18	0,11	18,64	56,19

Continua...

Continuação Apêndice 3

Variáveis Ambientais																					
Igarapés	Regionais								Locais												
	ALT	BIO1	BIO7	BIO9	BIO12	BIO14	BIO16	FORE	IIIH	COND	DC	MDC	MDAG	MSE	CONS	EST	ENT	IT	VAZ	PRO	MOT
	o z	o z	z	a	o z	o a	o a z	o a z	o a z	o z	a	o z	o z	a	o a z	a	a	o a	o a	o z	z
IG64	114	26,30	11,50	26,80	2011	48	995	67,86	0,47	26,60	44,12	5,45	1,14	8,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,87	75,42	90,48
IG65	103	26,40	11,50	26,90	2006	48	995	67,65	0,62	28,10	70,72	97,39	40,11	1,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	37,75	71,43
IG66	99	26,90	12,10	27,10	2109	24	1180	100,00	0,96	19,01	92,05	84,55	23,07	5,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	22,98	82,86
IG67	109	26,80	12,10	27,00	2103	23	1177	100,00	0,88	19,50	99,47	2,05	0,00	2,73	0,00	0,00	0,09	0,09	0,05	18,76	38,10
IG68	92	26,60	11,80	26,70	1769	24	1009	0,00	0,47	36,30	43,05	53,64	10,34	0,23	0,00	0,00	0,09	0,00	0,03	30,33	49,52
IG69	136	26,40	11,90	26,50	1718	25	974	9,09	0,60	36,70	21,39	7,05	1,59	3,86	0,00	0,14	1,00	0,05	0,15	19,78	80,95
IG70	126	26,70	12,20	26,90	1908	19	1086	25,00	0,72	33,10	4,14	40,57	7,27	10,23	0,00	0,00	0,32	0,00	0,14	22,51	44,00
IG71	113	26,70	12,30	26,90	1884	19	1075	0,00	0,63	35,10	18,18	54,09	9,77	46,82	0,00	0,00	0,09	0,00	0,34	24,93	39,05
IG72	108	26,80	12,10	26,90	1873	18	1071	0,00	0,55	39,10	86,76	73,75	26,48	0,68	0,00	0,00	0,00	0,14	0,13	20,42	73,33
IG73	89	26,70	11,90	26,70	1664	27	931	0,00	0,53	40,20	90,51	4,09	0,23	11,93	0,09	0,06	0,18	0,09	1,45	35,75	66,67
IG74	83	26,70	12,00	26,80	1626	25	915	76,32	0,70	37,00	35,29	25,80	8,98	48,41	0,00	0,00	0,09	0,00	0,20	54,16	44,76
IG75	89	26,70	12,10	26,70	1586	23	894	0,00	0,39	19,70	90,78	9,77	0,68	1,59	0,00	0,23	0,36	0,00	0,11	27,04	23,81
IG76	116	26,60	12,00	26,70	1791	20	1025	56,25	0,70	19,00	84,18	93,52	28,18	5,23	0,00	0,00	0,09	0,00	0,17	16,20	32,00
IG77	77	26,80	12,00	26,90	1860	22	1058	0,00	0,57	19,80	94,39	103,30	24,09	11,36	0,00	0,06	0,09	0,05	0,12	39,13	61,90
IG78	95	26,40	11,60	26,90	1973	52	1003	97,14	0,71	19,01	88,24	110,34	36,70	6,14	0,00	0,00	0,05	0,00	0,14	22,22	55,24
IG79	85	26,70	12,00	26,80	1760	22	1007	0,00	0,52	17,50	96,93	58,18	13,41	6,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	31,56	28,57
IG80	71	26,90	11,90	27,00	2024	28	1130	64,86	0,77	19,00	86,82	0,45	0,00	2,61	0,00	0,00	0,09	0,00	0,03	12,98	77,14
IG81	76	26,80	12,00	26,90	1988	27	1115	80,56	0,75	19,42	96,66	42,16	12,50	0,68	0,00	0,00	0,09	0,00	0,13	34,06	67,62
IG82	69	26,70	11,70	26,80	1802	39	971	15,38	0,47	20,80	94,65	0,00	0,00	3,41	0,00	0,03	0,23	0,14	0,17	21,65	54,29
IG83	67	26,70	11,60	27,10	1871	46	958	0,00	0,47	22,40	76,87	1,14	0,45	8,86	0,00	0,20	0,14	0,41	0,32	26,67	38,10
IG84	86	26,60	11,70	26,60	1862	47	971	0,00	0,39	21,40	29,95	0,45	0,23	23,64	0,00	0,09	0,45	0,14	0,75	15,16	20,00
IG85	120	26,40	11,70	26,50	1810	43	960	21,05	0,46	47,30	95,05	0,00	0,00	2,27	0,00	0,00	1,00	0,00	0,39	44,27	48,57
IG86	163	26,20	11,90	26,30	1780	40	955	88,57	0,96	76,20	98,13	22,50	3,64	8,41	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	31,42	21,90
IG87	148	26,40	11,90	26,40	1721	33	941	100,00	0,87	55,40	2,67	5,91	0,91	33,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,63	43,00	28,57

Continua...

Continuação Apêndice 3

Variáveis ambientais																						
Igarapés	Regionais								Locais													
	ALT	BIO1	BIO7	BIO9	BIO12	BIO14	BIO16	FORE	IIIH	COND	DC	MDC	MDAG	MSE	CONS	EST	ENT	IT	VAZ	PRO	MOT	
	o z	o z	z	a	o z	o a	o a z	o a z	o a z	o z	a	o z	o z	o z	a	o a z	a	a	o a	o a	o z	z
IG88	65	26,80	11,90	26,90	1746	21	1000	0,00	0,62	41,56	86,50	2,95	0,23	31,70	0,00	0,00	0,41	0,09	0,24	39,04	20,95	
IG89	66	26,70	11,70	26,70	2139	47	1125	0,00	0,46	28,30	40,24	26,25	5,91	0,68	0,00	0,00	0,27	0,00	0,30	49,91	50,48	
IG90	88	26,70	12,00	26,80	1710	21	982	0,00	0,38	33,00	97,19	32,39	7,73	1,82	0,00	0,00	0,09	0,00	0,24	36,37	45,71	
IG91	89	26,90	12,10	27,10	2025	21	1141	100,00	0,76	21,10	58,29	0,00	0,00	12,27	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	46,78	44,76	
IG92	107	26,50	11,70	26,60	1798	36	980	5,56	0,47	20,90	96,93	1,59	1,14	4,09	0,00	0,00	0,18	0,05	0,09	33,44	22,86	
IG93	113	26,80	12,00	27,00	2122	25	1185	100,00	0,85	33,30	88,10	0,00	0,00	0,45	0,00	0,33	0,50	0,00	0,07	16,75	54,29	
IG94	112	26,80	12,20	27,00	2065	23	1159	100,00	0,78	24,00	47,46	33,07	4,55	9,32	0,36	0,33	0,36	0,00	0,05	30,85	48,57	
IG95	126	26,70	12,20	26,90	1994	21	1126	100,00	0,86	21,85	81,28	17,95	3,41	9,55	0,09	0,62	0,82	0,14	0,01	42,28	22,86	
IG96	73	26,70	11,80	26,80	1760	34	965	0,00	0,28	51,00	5,88	41,36	7,84	7,50	0,18	0,00	0,59	0,09	0,06	37,91	36,19	
IG97	87	27,00	11,80	27,20	2269	28	1248	94,12	0,85	35,40	94,39	30,11	5,23	2,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,73	15,38	26,00	
IG98	111	26,50	11,70	26,60	1768	34	968	100,00	0,88	65,00	94,52	5,34	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,09	0,06	24,31	45,26	

^o Seleccionada para Odonata

^a Seleccionada para Anisoptera

^z Seleccionada para Zygoptera