



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ

MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

MESTRADO EM ZOOLOGIA – BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

SIMILARIDADE MORFOLÓGICA E SEUS EFEITOS NA DISTRIBUIÇÃO DA ASSEMBLEIAS DE PERCEVEJOS SEMIAQUÁTICOS (GERROMORPHA: HETEROPTERA) EM IGARAPÉS DA AMAZÔNIA ORIENTAL

ALANA PATRICIA MEGUY GUTERRES
Plano de Aula de Qualificação apresentado ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, área Ecologia e Conservação, do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito parcial para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientador: Dr. Rogério Rosa
Coorientador: Dr. Leandro Juen

Área de concentração: Biodiversidade e conservação

Linha de pesquisa: Ecologia animal

Belém, 07 Fevereiro de 2017

ALANA PATRICIA MEGUY GUTERRES

SIMILARIDADE MORFOLÓGICA E SEUS EFEITOS NA DISTRIBUIÇÃO DA ASSEMBLEIAS DE HETEROPTEROS SEMI-AQUÁTICOS (HEMIPTERA: GERROMORPHA) EM RIACHOS DA AMAZÔNIA ORIENTAL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Área Ecologia e Conservação, do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito parcial para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientador: Dr. Rogério Rosa
Coorientador: Dr. Leandro Juen

Área de concentração: Biodiversidade e conservação

Linha de pesquisa: Ecologia animal

Belém, 07 Fevereiro de 2017

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

GUTERRES, ALANA PATRICIA MEGUY

Similaridade morfológica e seus efeitos na distribuição das assembleias de percevejos semiaquáticos (Gerromorpha: Heteroptera) em igarapés da Amazônia Oriental / ALANA PATRICIA MEGUY
GUTERRES. - 2017.

43 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-graduação em Zoologia (PPGZOO), Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém, 2017.

Orientação: Prof. Dr. Rogério Rosa

Coorientação: Prof. Dr. Leandro Juen.

1. Insetos aquáticos. 2. Nicho. 3. Limite de Similaridade. 4. Coexistência. 5. Competição. I. Rosa, Rogério. *orient.* II. Título

CDD 577.609811

ALANA PATRICIA MEGUY GUTERRES

SIMILARIDADE MORFOLÓGICA E SEUS EFEITOS NA DISTRIBUIÇÃO DA
ASSEMBLEIAS DE PERCEVEJOS SEMIAQUÁTICOS (GERROMORPHA:
HETEROPTERA) EM IGARAPÉS DA AMAZÔNIA ORIENTAL

Plano de Aula de Qualificação apresentado ao Programa de Pós-graduação em Zoologia
MPEG/UFPA, Área de Biodiversidade e Conservação, como requisito parcial para
obtenção do grau de mestre em Zoologia, avaliada pela Comissão composta pelos
professores:

Dr. Rogério Rosa
Museu Paraense Emílio Goeldi
(Orientador)

Dr. Leandro Juen
Universidade Federal do Pará, Belém
(Coorientador)

Dr. Raphael Ligeiro Barroso
Universidade Federal do Pará, Belém
(Membro)

Dr. Felipe Ferraz Figueiredo Moreira
Universidade Federal do Rio de Janeiro
(Membro)

Dr. José Max Barbosa de Oliveira Junior
Universidade Federal do Oeste do Pará
(Membro)

Dra. Karina Dias Silva
Universidade Federal do Pará, Altamira
(Membro)

Dra. Maria Cristina Esposito
Universidade Federal do Pará, Belém
(Membro)

Belém, 07 Fevereiro de 2017

"Porque assim como são céus são mais altos do que a terra, assim são meus caminhos mais altos que os vossos caminhos, e meus pensamentos, mais altos que os vossos pensamentos." Isaías 55:9.

Agradecimentos:

Agradeço primeiramente a Deus que colocou pessoas maravilhosas e competentes no meu caminho. Senhor toda honra e toda glória seja dada a Ti.

Ao CNPq pela concessão de bolsa de mestrado.

Ao Programa de pós-graduação em Zoologia, à Universidade Federal do Pará e ao Museu Paraense Emílio Goeldi.

Aos meus orientadores Dr. Rogério Rosa e Dr. Leandro Juen pelos ensinamentos e dedicação na formação desse trabalho.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia e Conservação, que me deram suporte em horas difíceis: Diego Pereira, Isana Carla Amorim, Gilberto Nicácio e, em especial, Erlane Cunha e Fernando Carvalho, que me apoiaram diretamente no andamento dessa dissertação.

As colegas e amigas da turma de mestrado Larissa Cardoso Silva e Yasmin Reis, pela amizade, ajuda nas disciplinas e por compartilhar toda a luta nesses dois anos de mestrado.

Aos colegas de trabalho e coordenação do Laboratório de Ecologia e Conservação (Labeco/UFPA).

Ao Dr. José Antônio pelo gentil empréstimo da lente micrométrica.

Aos meus pais José Ribamar Ribeiro Guterres e Ivone Meguy Miranda Guterres, pelo suporte emocional, pela dedicação, paciência, amor e carinho. Sem vocês nada seria possível. As palavras não são suficientes para expressar o tamanho da minha gratidão e amor!

À minha irmã Louenne Victória Meguy Guterres, pela disponibilidade em ajudar e apoio em tudo que eu precisei. Muito obrigada!

À minha irmã Marcia Priscila Meguy Guterres (*em memória*) por ser meu referencial de força e coragem.

As minhas amigas e primos que tiveram muita paciência em me escutar sempre que eu estava triste: Marília Marques Vieira, Suany Macedo Gomes, Taniara Coelho, Eldson Carvalho e Elaine Cristina.

Aos meus amigos e familiares que torceram por mim.

SUMÁRIO

Resumo.....	08
Abstract.....	09
1. INTRODUÇÃO.....	10
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	13
Área de Estudo.....	13
Delineamento amostral e amostragem Biológica.....	14
Caracterização físico-química da água e da estrutura física do hábitat.....	15
Seleção das variáveis ambientais	16
Medidas morfológicas.....	19
3. ANÁLISE DE DADOS.....	19
Padrões de coocorrência de espécies.....	20
Relação entre a coocorrência de espécies e ambiente.....	20
Sobreposição de tamanho.....	20
4.RESULTADOS	21
Descrição da comunidade de heterópteros	21
Padrões de Coocorrência de espécies.....	22
Relação entre coocorrência de espécies e ambiente.....	22
Sobreposição de tamanho.....	23
5. DISCUSSÃO.....	29
6. CONCLUSÃO.....	33
7. AGRADECIMENTOS.....	34
8. REFERÊNCIAS.....	35

Resumo:

Estudos sobre padrões de distribuição e coexistência das espécies em comunidades naturais estão ganhando destaque na área de ecologia de comunidades, pois servem como base para outros estudos, como os de conservação, de ecologia teórica e outros. Neste estudo, utilizamos os insetos aquáticos da Subordem Heteroptera (Infraordem Gerromorpha), para avaliar a relação entre similaridade morfológica e padrões de coexistência de Gerromorpha. Duas hipóteses foram testadas: (i) a existência de divergência morfológica entre as espécies coexistentes; (ii) o ambiente exerce baixa influência sobre o padrão de coocorrência das espécies. O estudo foi realizado em 32 riachos (igarapés) dentro e no entorno de uma unidade de conservação na Amazônia Oriental. A hipótese sobre divergência morfológica entre as espécies de insetos semiaquáticos e de ausência de um efeito ambiental nas assembleias foram corroboradas. As espécies da comunidade de Gerromorpha apresentaram um padrão de coocorrência não aleatório. A divergência morfológica entre espécies pode ser o resultado de intensa competição interespecífica. Nas assembleias de Gerromorpha estudadas, as relações de competição foram mais importantes que o ambiente, resultando no deslocamento de caracteres morfológicos, com espécies coexistentes mais distantes entre si morfológicamente do que o esperado para os modelos avaliados.

Palavras chave: Nicho, Limite de similaridade, coexistência, competição, filtros ambientais.

Abstract:

Studies on patterns of distribution and coexistence of species in natural communities are gaining prominence in the area of community ecology, as they serve as a basis for other studies, such as conservation studies, theoretical ecology and others. In this study, we used the aquatic insects of the Heteroptera Suborder (Infraorder Gerromorpha) to evaluate the relationship between morphological similarity and Gerromorpha coexistence patterns. Two hypotheses were tested: (i) the existence of morphological divergence between coexisting species; (ii) the environment has a low influence on the co-occurrence pattern of the species. The study was done in 32 creeks (streams) in and around a conservation unit in the Eastern Amazon. The hypothesis about morphological divergence between semiaquatic insect species and absence of an environmental effect in the assemblies was corroborated. Species of the Gerromorpha community presented a pattern of non-random co-occurrence. The morphological divergence between species may be the result of intense interspecific competition. In the Gerromorpha assemblages studied, the competition relations were more important than the environment, resulting in the displacement of morphological characters, with coexistent species more distant morphologically than expected for the evaluated models.

Key words: Niche, Limiting similarity, coexistence, competition, environmental filters.

Similaridade morfológica e seus efeitos na distribuição de assembleias de heterópteros semi-aquáticos (Hemiptera: Gerromorpha) em riachos da Amazônia Oriental

Introdução:

O estudo dos padrões de distribuição de espécies é um dos principais temas abordados em ecologia de comunidades (Downes & Reich 2008), fornecendo informações sobre como as espécies estão dispostas no ambiente, servindo como base para vários outros estudos (Araújo & Williams 2000). Interações biológicas (por exemplo, competição), fatores ambientais e espaciais variam em escalas locais, regionais e biogeográficas, sendo os principais determinantes da distribuição de espécies (Casemiro & Padial 2008; Vellend 2010).

De acordo com a teoria de nicho (Hutchinson 1959), cada espécie possui um conjunto de requerimentos específicos para permanecer num determinado ambiente. Nesse caso dois processos tem recebido maior atenção: Filtros ambientais e interações competitivas entre espécies, que são processos com efeitos opostos, porém não excludentes, ou seja, podem ocorrer simultaneamente (Sobral & Cianciaruso 2012), onde a estrutura da comunidade será determinada pela força que cada processo atua (Lambers et al. 2012). O processo de filtros ambientais seleciona espécies com características semelhantes, permitindo-as sobreviver e reproduzir num determinado ambiente (Chesson 2000; Kluge & Kessler 2011; Sobral & Cianciaruso 2012; Herben et al. 2014). Assim, as espécies apresentam caracteres que lhes dão capacidade para se manter sob condições impostas por um determinado meio. Nessa perspectiva, as adaptações às características do meio devem levar a uma convergência de determinados atributos das espécies dentro da comunidade (Webb et al. 2002; Cianciaruso et al. 2009; Sobral & Cianciaruso 2012).

As interações competitivas, por outro lado, resultam em espécies co-ocorrentes com traços dissimilares, e isso pode ser interpretado como evidência para limite de similaridade (diferenciação de nicho entre espécies) (Weiher et al. 1998; Webb et al. 2002). De acordo com MacArthur & Levins (1967) coexistência seria possível caso houvesse determinada diferenciação ou especialização de nicho entre as espécies ou uma

grande oferta de recursos no local (Kneitel & Chase 2004; Bode et al. 2011). Nessas condições, não haveria sobreposição de nicho (Chesson 2000) e, portanto, a competição seria minimizada, evitando a exclusão local da espécie com menor potencial competitivo (MacArthur & Levins 1967; Giacomini 2007; Funk et al. 2008; Abrams 2009). Assim o limite de similaridade gera um padrão de dispersão morfológica resultando numa comunidade com espécies menos semelhantes (Cianciaruso et al. 2009).

Como tentativa de quantificar a sobreposição de nicho entre espécies, medidas morfológicas, como o tamanho do corpo, são muito utilizadas, pois refletem o uso de recurso no ambiente, sendo bons *proxys* para nicho exercido pelas espécies (Hutchinson 1959; MacArthur & Levins 1967; Schoener 1974). Como exemplo disso, Schoener (1974) demonstrou que indivíduos pertencentes a espécies diferentes e com requerimentos similares, quando coexistem, tendem a diferir consideravelmente no tamanho. Dessa maneira, a divergência no tamanho das espécies provavelmente indicaria o uso de recursos diferentes, e por isso, menor intensidade de competição do que o esperado. Portanto, a morfologia estaria diretamente relacionada à ecologia das espécies, com a forma com que estes exploram os recursos do meio e com as relações interespecíficas, e assim, determinando o padrão de distribuição das espécies (MacArthur & Levins 1967).

Em seu trabalho seminal, Hutchinson (1959) avaliou o efeito do tamanho corporal das espécies influenciando na diferenciação de nichos entre hemípteros aquáticos. A partir de seus resultados, foi demonstrado que a diferença de tamanho proporcionava a coexistência de duas espécies, permitindo a exploração de recursos distintos; além disso, pontuou a importância de outros fatores para a coexistência de espécies, que atuam junto com o deslocamento de caracteres, como por exemplo, diferenças no ciclo reprodutivo e preferências por habitats. As espécies, assim, tendem a apresentar um limite de similaridade morfológica ou comportamental para diminuir a competição interespecífica, como proposto pela Teoria do Limite à Similaridade (Hutchinson 1959; MacArthur & Levins 1967). Nesse tipo de interação, as espécies competidoras são afetadas negativamente, uma vez que a competição limita o crescimento, sobrevivência e a reprodução das espécies (Tansley 1917; Patterson 1980; Patterson 1981).

Diversos estudos em ambientes aquáticos têm utilizado macroinvertebrados para avaliar respostas das espécies a variação ambiental (Oliver & Beattie 1996; Callisto et al. 2002;

Lewinsohn 2005; Oliveira-Junior et al. 2015; Monteiro et al. 2015; Valente et al. 2015; Nicácio & Juen 2015; Cunha et al. 2015), uma vez que estes são considerados bons indicadores ambientais, já que estão intimamente relacionados as condições abióticas dos igarapés (Resh 2008; Merrit & Cummins 1984). Ainda assim, há uma escassez muito grande de estudos que analisam a influência das relações entre espécies, do ambiente das características morfológicas e evolutivas na estrutura dessas comunidades aquáticas. Esses estudos são importantes, pois demonstram como essas interações afetam a distribuição, coocorrência e abundância das espécies (Connell 1983; Schoener 1983). Além disso, macroinvertebrados aquáticos podem ser utilizados como organismos modelos para outros tipos de estudos, como por exemplo, estudos de conservação e preservação de espécies (Araujo & Williams 2000), ecologia teórica, seleção de áreas de conservação (Nóbrega & De Marco Jr 2011), conscientização ambiental e popularização da ciência.

Os heterópteros semi-aquáticos pertencem a ordem Hemiptera (infraordem Gerromorpha) e consistem em um grupo de insetos bem adaptados à vida sobre a superfície da água (Andersen 1982; Nieser & Mello 1997). Estes organismos possuem alta capacidade de dispersão, principalmente seguindo o fluxo da água (Andersen, 1982); são encontrados em diversos tipos de habitats em ambientes lóticos e lênticos (Neri et al. 2005) apresentando forte ligação com as características físicas e químicas do ambiente aquático (Dias Silva et al. 2010; Cunha et al. 2015). Os heterópteros semi-aquáticos são predadores ativos, perseguindo suas presas deslizando sobre a superfície da água ou oportunisticamente, alimentando-se de larvas de mosquitos e insetos aquáticos tenerais (Andersen & Weir 2004). Possuem distribuição geralmente agregada (Dias et al. 2013), porém a competição também é um fator estruturador importante na comunidade (Hutchinson 1959; Andersen 1982), uma vez que, estando no mesmo habitat e por serem insetos predadores, os indivíduos podem competir entre si, por recursos disponíveis.

Sabendo da importância das interações competitivas, dos caracteres morfológicos e do ambiente para o padrão de coexistência de espécies, este estudo tem como objetivo avaliar quais fatores determinam os padrões de distribuição e coexistência das espécies de heterópteros semi-aquáticos. Tendo em vista que estes insetos são predadores que competem por recursos no ecossistema, onde o ambiente que estes estão inseridos possui baixa variabilidade ambiental no qual os recursos mais específicos podem ser limitantes; a nossa hipótese é que a assembleia de Gerromorpha deve ser estruturada por competição

e, conseqüentemente, o padrão de coexistência será não aleatório. Dessa forma esperamos que:

- (i) Existe divergência de caracteres morfológicos entre espécies coexistentes (limite de similaridade);
- (ii) a coocorrência das espécies então será predita principalmente por competição, assim a ação do ambiente será pouco perceptível sobre a coocorrência das espécies.

Materiais e métodos:

Área de estudo:

O estudo foi realizado em riachos da bacia hidrográfica do Rio Anapu, na Floresta Nacional de Caxiuanã (Flona de Caxiuanã) e entorno, municípios de Portel e Melgaço, Pará, Brasil. A Flona de Caxiuanã é uma Área de Proteção Federal, possuindo uma área total de 3.330,000 hectares contemplando extensas áreas preservadas, sendo 85% destas, coberta por Floresta Ombrófila densa de Terra Firme (Almeida et al. 1993). Possui clima tropical úmido “Am” de acordo com a classificação de Koopen (Peel et al. 2007), com precipitação pluviométrica sazonal com estação chuvosa entre janeiro a junho e um período de estiagem de julho a dezembro, com precipitação média anual de 534 mm. A temperatura média anual é de 25,9 ° C e a umidade relativa média anual em torno de 82% (Montag et al. 2008).

O sistema hídrico de Caxiuanã apresenta características únicas em virtude de uma mistura de condições de ambientes lênticos e lóticos, chamado na Amazônia de “lago de ria”. Esse fenômeno foi gerado pelo ‘afogamento’ dos vales do Rio Anapú no período do Holoceno (Behling & Costa 2000; Montag et al. 2008). A partir disso, o rio perdeu suas planícies marginais inundáveis e apresenta pouca variação no nível da água durante os períodos de estação chuvosa e estiagem. Essas alterações também causam represamento nos tributários, como os rios Caxiuanã, Pracupi e Cariatuba, que perderam a sua condição lótica, resultando em uma maior deposição de sedimentos, criando uma barragem natural, gerando ambientes quase lacustres (Costa et al. 2002). Em virtude desses processos os riachos de Caxiuanã apresentam baixa profundidade (~30 cm), e grandes larguras (~10 m de largura) (Monteiro Júnior et al. 2016) e águas bastante ácidas (pH 5,5). O leito dos

riachos é formado por grande quantidade de matéria orgânica, abundantemente recoberto por folhiço e troncos caídos. Possui um canal principal associado a uma extensa planície de inundação, que pode atingir até dez metros de largura (Montag et al. 2008).

Os riachos pertencentes à área da Flona de Caxiuanã apresentam maior integridade nos habitats devido a maior preservação da floresta e mata ripária, enquanto os riachos do entorno recebem influência de práticas de agricultura familiar, das populações que residem às margens dos rios (Faria et al. no prelo; Monteiro et al. 2016), levando a modificação no leito para a passagem de canoas e a modificações na mata ciliar para o plantio de mandiocas e outras cultivares de subsistência.

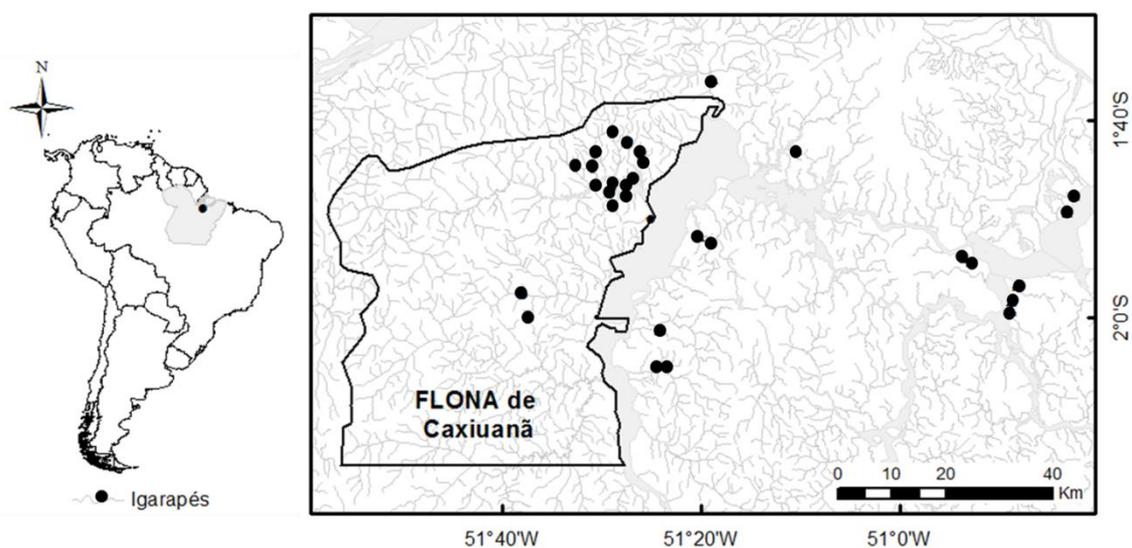


Figura 1: Localização dos 32 riachos amostrados no período de estiagem nos anos de 2012 e 2013 dentro da Flona de Caxiuanã e entorno.

Delineamento amostral e amostragem biológica:

As coletas foram realizadas em 32 riachos nos períodos de outubro e novembro de 2012 e outubro de 2013. Em cada igarapé as coletas foram realizadas em um trecho fixo de 150 metros, dividido em 10 seções de 15 metros cada, onde cada transecção será demarcada e nomeada das letras “A” (sempre a jusante) a “K” (sempre a montante) compondo ao todo 11 transecções e 10 seções longitudinais de 15 metros (A-B, B-C, C-D, ..., J-K) (Figura 2, 1) (adaptado de Kaufmann et al. 1999). Para a amostragem biológica, as seções

longitudinais foram divididas em três subseções de cinco metros cada, dos quais foram sorteados 20 para coleta dos heterópteros semi-aquáticos (Figura 2, 2).

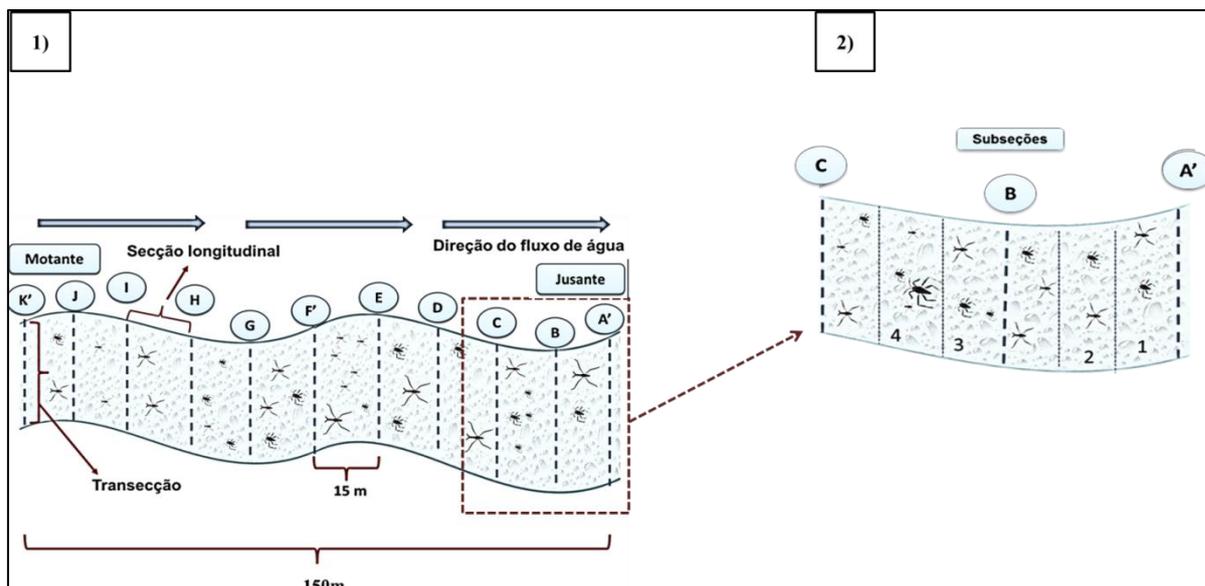


Figura 2: 1) Esquema do trecho amostral para caracterização física do hábitat e coleta de organismos aquáticos nas seções do riacho / igarapé (modificado de Peck et al. 2006). As letras marcadas com (K', F', A') indicam as seções nas quais houveram as medições das variáveis físico-químicas. 2) Esquema do trecho amostral, destacando a divisão das subseções.

Em cada subseção foi realizada uma coleta ativa na superfície da água utilizando um coador de 18 centímetros de diâmetro e malha de 1 mm (metodologias adaptadas de Cabette et al. (2010) e de Cunha et al. (2015)). Para fim de comparação em nossas análises de dados, o que foi usado como amostra no estudo foi cada riacho, composta por todas as subamostras (subseções) feitas no igarapé. Assim a abundância das espécies por subseção, foi somada e no final cada igarapé representa apenas uma linha em nosso conjunto de dados. Os heterópteros coletados foram triados em campo e identificados em laboratório por meio de chaves dicotômicas até nível de espécie ou morfoespécie (Nieser & Melo 1997; Moreira et al. 2011; Moreira & Barbosa 2014). O material testemunho foi tombado e depositado na coleção Científica do Museu de Zoologia da Universidade Federal do Pará.

Caracterização físico-química da água e da estrutura física do hábitat:

Foram mensurados cinco descritores físico-químicos da água em cada riacho: oxigênio dissolvido, condutividade, pH, turbidez, temperatura. A caracterização do habitat físico seguiu o protocolo de avaliação de riachos (ver Peck et al. 2006 para maiores detalhes), onde foram mensurados em cada riachos variáveis relacionadas a estrutura física do riacho: comprimento do transecto (largura do canal); medidas de profundidade em vários pontos; velocidade da corrente no meio da coluna d'água (medida com um pote vazio, verificando em quanto tempo ele percorria um metro), declividade das margens, estrutura da vegetação ciliar e grau de ocupação das margens por atividades humanas serão quantificadas. A distância entre as secções transversais foi de 1/10 da extensão total do trecho. Foi construído um perfil longitudinal de cada trecho, registrando-se a natureza do substrato em cem pontos equidistantes, os principais habitats físicos ao longo do trecho serão caracterizados. Todo material vegetal (troncos e galhos) de diâmetro mínimo de 10 cm e comprimento superior a 150 cm também foram mapeados. O cálculos dessas métricas são descritos em Kaufmann et al. (1999).

Seleção das variáveis ambientais:

Compilamos um total de 230 variáveis ambientais, para reduzir o número de variáveis, primeiro excluimos aquelas que possuíam variância igual a zero. Em seguida, selecionamos as variáveis de acordo com as variáveis apontadas por Cunha et al. (2015) e Juen et al. (2016) com importantes para o grupo. As 30 variáveis selecionada foram analisadas quanto a correlação usando Pearson, usando essa análise foram excluídas as variáveis que apresentavam mais de 0,8 de correlação. Restando ao final 14 variáveis ambientais que foram usadas nas análises estatísticas (Tabela 1).

Tabela 1: Variáveis ambientais utilizadas registradas nos 32 pontos de amostragem na Flona de Caxiuanã, Pará, Brasil.

Localidades	Profundidade média do Talvegue (cm)	Média largura molhada (m)	Média do ângulo das margens (graus)	Quantida de de substrato (%)	Fluxo rápido (velocida de da água) (%)	FA+CA+RA +RI (% de movimento rápido na água) ²	Todos os tipos de piscina (água parada ao longo do canal) (%)	Cobertura média total de dossel	Desvio padrão cobertura de vegetação total	Madeira no leito, (classe de tamanho 5) ¹	Proporção de impacto humano não agrícola por trecho	T	pH	Média cobertura de vegetação total sobre o canal
CD01	54.00	13.00	18.36	00.00	0.00	0.00	0.00	209.77	65.61	0.00	27.73	26.6	5.27	209.77
CD02	31.79	4.17	17.05	6.21	0.00	0.00	0.00	220.91	34.00	0.00	6.82	24.4	7.77	220.90
CD03	61.32	2.34	21.14	10.31	0.00	0.00	0.00	197.73	20.28	0.67	21.14	24.3	6.62	197.73
CD04	57.40	12.09	21.23	0.00	0.00	0.00	0.00	206.02	27.42	0.67	57.27	27.3	5.10	206.02
CD05	39.06	4.609	28.41	0.00	0.00	0.00	0.00	184.66	58.43	0.00	65.68	27.0	5.09	184.66
CD06	32.59	6.36	19.45	0.00	0.00	0.00	1.33	201.70	31.82	0.00	3.18	25.5	5.13	201.70
CD07	60.35	3.37	17.50	0.00	0.00	0.00	0.00	210.57	33.64	0.00	60.00	26.2	5.19	210.57
CD08	57.63	3.55	26.59	9.32	0.00	0.00	0.00	214.20	31.94	0.00	87.50	25.7	6.60	214.20
CD09	35.31	4.48	20.32	1.86	0.00	0.00	0.00	262.84	68.57	2.00	73.41	25.6	7.57	262.84
CD10	41.51	2.54	23.64	5.34	0.00	4.00	0.00	241.02	39.68	2.00	35.91	25.0	5.85	241.02
CD11	51.61	3.22	18.18	4.22	0.00	0.00	0.00	195.68	31.94	0.00	36.82	25.0	4.78	195.68
CD12	62.00	4.82	23.86	0.00	0.00	0.00	0.00	219.32	36.32	0.00	49.55	25.8	5.50	219.31
CD13	74.45	4.75	27.91	0.00	0.00	0.00	0.00	305.57	37.69	0.00	62.73	25.9	5.66	305.57
CD14	81.16	3.26	24.09	0.99	0.00	0.00	0.67	277.05	20.55	0.00	55.91	25.6	7.53	277.04
CD15	57.75	2.95	34.32	0.00	0.00	71.33	1.33	297.73	30.22	0.00	48.86	25.2	6.57	297.73
CD16	62.03	7.41	21.41	0.00	0.00	0.00	1.33	252.95	50.92	0.00	87.50	25.6	7.02	252.95
CD17	43.37	6.23	24.14	0.12	0.00	0.00	0.67	257.50	50.31	0.00	79.09	25.6	6.92	257.50
CF01	64.32	4.62	34.09	0.25	0.00	0.00	0.00	215.34	39.46	0.00	32.05	24.4	5.64	215.34
CF02	57.03	4.21	33.23	0.00	0.00	0.00	0.00	299.89	65.80	0.00	57.05	24.8	6.25	299.89
CF03	25.63	5.50	36.32	0.00	0.00	0.00	0.00	333.41	32.52	0.00	48.41	25.3	5.90	333.41
CF04	48.85	3.89	26.41	0.00	0.00	0.00	0.00	245.00	39.35	0.00	35.00	25.8	5.74	245.00
CF05	24.83	9.78	29.90	0.00	0.00	0.00	0.00	245.91	30.11	0.00	39.77	26.1	6.03	245.91

CF06	36.12	2.68	17.27	0.00	0.00	0.00	0.00	246.48	29.94	0.00	33.86	24.9	246.48
CF07	48.71	3.83	27.59	0.00	0.00	0.00	0.00	208.41	29.76	0.00	30.23	24.9	208.41
CF08	29.08	6.95	24.32	0.99	0.00	0.00	0.00	219.77	43.92	0.00	33.86	25.2	219.77
CF09	51.37	2.78	27.18	4.47	0.00	0.00	0.00	177.73	67.43	0.00	39.77	25.6	177.73
CF10	30.47	4.24	24.95	2.12	0.00	0.00	0.00	211.82	46.97	0.67	18.86	26.3	211.82
CF11	52.11	3.19	23.27	3.73	0.00	0.00	0.00	230.45	45.15	0.00	9.55	25.5	230.45
CF13	63.95	6.75	26.14	0.62	0.00	22.67	0.00	152.50	40.99	0.00	79.32	28.5	152.50
CF15	26.09	1.87	21.36	3.11	0.00	20.00	0.00	159.20	39.70	0.00	87.50	26.7	159.20
CF16	36.11	3.52	17.27	1.49	0.67	3.33	6.00	160.11	35.39	0.00	79.32	11.7	160.11
CF17	0.00	2.98	23.86	3.77	7.33	23.33	0.00	145.34	13.82	0.00	12.50	12.6	145.34

¹ Pedacos de madeira grande =>15m comprimento e 0.8m de diâmetro. ² Velocidade da água (Falls + Cascades + Rapids + Riffles → Quedas + Cascatas + Corredeira fluxo rápido + Correnteza fluxo suave-% do comprimento do canal)

Medidas morfológicas:

Foram mensuradas seis medidas morfológicas (tabela 2) para todas as espécies de heterópteros coletados. Visando uma padronização e para evitar diferenças associadas com dimorfismo sexual, foram medidos apenas machos. Os caracteres morfológicos medidos foram selecionados com base em suas diferentes funções na interação do organismo com o ambiente (tabela 2).

Tabela 2: Caracteres morfológicos, abreviações e suas respectivas funções no ambiente de indivíduos das espécies de heterópteros semi-aquáticos amostrados na Flona de Caxiuanã e entorno, Pará, Brasil.

Medidas morfológicas	Funções	Referência
Tamanho do corpo (da cabeça ao final do abdome)	Dimorfismo sexual e relação entre competidor dominante e inferior.	Preziosi & Fairbairn 1996; Khila 2014; Ditrich 2016
Tamanho das pernas anteriores (desde o trocanter até o fim do tarso)	Apoio do corpo, auxilia na alimentação, preferência por presas, predação e cópula.	Andersen 1982; Andersen, 1995; Andersen & Cheng 2004;
Tamanho das pernas medianas (desde o trocanter até o fim do tarso)	Equilíbrio do corpo, importantes para a flutuação do corpo sob a água.	Andersen 1976; Andersen 1982; Andersen 1995
Tamanho do Rostro (da base até a terminação do rostro)	Alimentação, relação direta com a competição por recurso alimentar.	Andersen 1982

Análise dos Dados:

Padrões de coocorrência de espécies

Para verificar se há padrão de coexistência das espécies na comunidade de heterópteros semi-aquáticos, utilizamos o índice *C-score* (Stone & Roberts 1990) e *Checkerboard* (Diamond 1975). O *C-score* consiste na média de todos os pares do tabuleiro de xadrez possíveis, calculados para as espécies que ocorrem pelo menos uma vez na matriz. Em uma comunidade estruturada de forma competitiva, o *C-score* deve ser significativamente maior do que o esperado por acaso, ou seja, o índice observado tem que ser significativamente maior que a média do índice simulado. Para o índice *Checkerboard*, uma comunidade estruturada por competição, o número de checkerboard pares de espécies deve ser significativamente maior do que o esperado pelo acaso. Esse índice é considerado mais sensível que o *C-score*, pois requer um “tabuleiro de xadrez” perfeito, onde a espécie *a* nunca coocorre com a espécie competidora *b*. Contudo, este é também mais propenso a erros do tipo I e II, do que o *C-score* (Gotelli 2000). Além disso, mudanças nas matrizes, como retirada e adição de espécies ou pontos de amostragem, podem não formar um tabuleiro perfeito (Gotelli 2000).

Para os dois índices, usamos o modo de colunas fixas e linhas fixas (*fixed – fixed*), onde as frequências de ocorrências (colunas) e a frequências de ocorrências das espécies (linhas) são mantidas. Dessa forma as diferenças entre os locais são mantidas, mas as ocorrências das espécies são randômicas, isso faz com que esse modelo seja mais adequado para detectar padrões de interações interespecíficas (Gotelli 2000).

Relação entre a coocorrência de espécies e ambiente:

Com o objetivo de determinar se as variáveis ambientais têm efeito sobre o padrão de coocorrência da comunidade de heterópteros utilizamos o teste de Mantel (Mantel, 1967) para testar a correlação entre a matriz gerada pelo índice de coexistência e a matriz padronizada de variáveis ambientais (função *decostand*, método de padronização *standadize*) (Oksanen 1983; Legendre & Legendre 2012). Utilizamos o índice de jaccard para construir a matriz de coocorrência e a distância euclidiana das variáveis ambientais padronizadas para gerar a matriz de dados ambientais. O teste resulta num valor de *r* que indica a correlação de Pearson entre as matrizes.

Sobreposição de tamanho:

Para testar a hipótese da estruturação da comunidade por similaridade limitante utilizamos o módulo de “sobreposição de tamanho” do EcoSim (Gotelli & Entsminger 2001) para verificar se a sobreposição morfológica é menor do que o que seria esperado em comunidades com essas variáveis distribuídas ao acaso. O módulo de sobreposição de tamanho permite testar padrões incomuns nos tamanhos corporais de espécies coexistentes e comparar esses padrões com o que seria esperado em uma assembleia, que não foi estruturada por competição.

Dessa forma, foi elaborada uma matriz da média das medidas morfológicas de espécie, onde utilizamos o modelo *default* do programa, de ‘variância no comprimento do segmento’ e o parâmetro de distribuição uniforme. A métrica da variância do comprimento do segmento é a mais adequada para análises em comunidades animais (Gotelli & Entsminger 2001). O segmento representa a diferença de tamanho entre duas espécies coexistentes, o que permite avaliar diferenças de tamanho das espécies nas assembleias. A transformação *default* dos dados é ‘none’, onde essa opção indica que o modelo nulo vai testar os valores absolutos das medidas e não as proporções. Dessa forma os dados serão tratados como contínuos, o que é apropriado para medidas de tamanho corporal. Nesse caso não há arredondamento dos dados. Assim, em uma comunidade estruturada por competição, a variância deve ser significativamente menor do que o índice observado, indicando espaçamento regular na distribuição de tamanho de corpo.

Para visualizar a ordenação das espécies no espaço morfológico, as medidas de caracteres morfológicos foram log-transformadas e sumarizados através da Análise de Componentes Principais (PCA), utilizando o método de retenção de eixos de *Broken Stick* (Jackson 1993; Peres-Neto et al. 2003). Os dados foram log transformados e utilizamos a covariância, pois os dados possuem a mesma medida.

O cálculo dos índices de coocorrência e as análises de sobreposição de tamanho foram realizadas no software ECOSIM profissional (version 7.0) (Gotelli & Entsminger 2001) e as demais análises foram realizadas no programa R (R Development Core Team 2011) utilizando o pacote *vegan* (Oksanen et al. 2013).

Resultados:

Descrição da comunidade de heterópteros:

Foram coletados 937 indivíduos adultos, distribuídos em 25 espécies/morfoespécies, sendo 13 pertencentes à família Gerridae e 10 à família Veliidae (tabela 5). A espécie

mais abundante foi *Telmatometra retusa* Kenaga, 1941 (Gerridae), com 254 indivíduos. Para a família Veliidae a espécie mais abundante foi *Euvelia discala* J. Polhemus & D. Polhemus, 1984 com 141 indivíduos. As espécies menos abundantes da família Gerridae foram *Limnogonus aduncus* Drake & Harris 1982, com apenas um indivíduo e para Veliidae foi *Rhagovelia Humboldti* e *Microvelia sp.*, também com um indivíduo. Encontramos dois novos registros para o Brasil (*Telmatometra retusa* e *Rhagovelia humbolditi*) e dois registros novos para o Estado do Pará (*Rheumatobates spinosus* e *Ovatametra fusca*).

Padrões de coocorrência de espécies:

Encontramos um padrão não aleatório de coocorrência das espécies de heterópteros utilizando o índice de coocorrência *C-score* ($C= 14,775$; $p<0,001$) (tabela 3). Esse resultado sugere que a comunidade de Gerromorpha possui um padrão de coexistência de divergência ecológica, provavelmente estruturada pela competição interespecífica, onde espécies muito similares não conseguem coocorrer. O índice de *Checkerboard* não foi significativo indicando que, apesar de haver forte competição entre as espécies, não encontramos um tabuleiro de xadrez perfeito, com espécies competidoras coocorrendo em alguns pontos (tabela 3).

Tabela 3: Valores gerados pelos índices de coocorrência *C-score* e *Checkerboard*. Valores em negrito são significativamente maiores que o esperado ao acaso.

Índice	Observado	Média do índice simulado	Variância do índice simulado	p observado \geq esperado	p observado \leq esperado
<i>C-score</i>	8,129	6,9152	0,020496	$p < 0,001$	0,999
<i>Checkerboard</i>	95	52,327	84,493	0,999	$p < 0,001$

Relação entre coocorrência de espécies e ambiente:

O teste de mantel mostrou não haver efeito do ambiente no padrão de coocorrência das espécies na comunidade de heterópteros ($r= 0,190$; $p=0,082$). Dessa maneira, não encontramos evidências que fatores ambientais agem como filtros para a estruturação do padrão de co-ocorrência das comunidades.

Sobreposição de tamanho:

Medimos um total de 386 indivíduos pertencentes a 20 espécies (tabela 6). Apenas as espécies *Limonogonus aduncus*, *Euvelia advena*, *Rhagovelia evidis*, *Trepobates sp.*, *Neogerris sp.* não foram medidas porque somente fêmeas foram capturadas. O teste de sobreposição foi feito com todas as medidas morfológicas, uma vez que cada uma delas representa uma relação diferente do indivíduo com o ambiente e com os outros indivíduos. Verificamos que não há sobreposição de tamanho entre as espécies da comunidade de heterópteros semi-aquáticos, para todas as medidas morfométricas, com exceção do tamanho do rostro e perna anterior esquerda (tabela 4). Nossos resultados sugerem que competição é um processo importante nas comunidades (tabela 2).

Tabela 4: Valores da análise de sobreposição de tamanho da Comunidade de Heteroptera. Valores em negrito indicam que a variação é maior do que o esperado ao acaso.

Valores do teste de sobreposição de tamanho	Medidas morfológicas					
	Comprimento do corpo	Perna anterior esquerda	Perna anterior direita	Perna média esquerda	Perna média direita	Rostro
Índice observado	352,337	23,652	23,083	220,666	306,250	0,650
Média do índice simulado	59,730	15,039	13,553	109,558	106,445	1,025
Variância do índice simulado	566,021	37,818	28,277	1833,285	1723,937	0,175
p observado \geq esperado	0,000	0,088	0,054	0,020	0,003	0,154
p observado \leq esperado	1,000	0,912	0,946	0,995	0,997	0,846

Tabela 5: Média e desvio padrão das medidas morfométricas das espécies da assembleia de Gerromorpha e suas respectivas abundâncias, amostradas na Flona de Caxiuanã, Pará, Brasil.

	Corpo		Perna anterior direita		Perna anterior esquerda		Perna média direita		Perna média esquerda		Rostro		Abundância
	Média	Desvio	Média	Desvio	Média	Desvio	Média	Desvio	Média	Desvio	Média	Desvio	
1- <i>Brachymetra lata</i> Shaw, 1929	65,65	2,65	52,82	1,07	52	1,15	129,92	14,46	130,32	13,89	14,92	1,62	29
2- <i>Cylindrostethus palmaris</i> Drake & Harris, 1934	173,03	7,20	81,01	3,64	81,31	3,62	220,60	17,92	225,23	14,25	14	1,05	98
3- <i>Hebrus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
4- <i>Euvelia advena</i> Drake, 1957	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
5- <i>Euvelia discala</i> J. Polhemus & D. Polhemus, 1984	16,79	1,56	11,28	1,61	10,84	1,15	20,43	4,65	18,83	5,82	5,76	0,82	141
6- <i>Limnogonus aduncus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
7- <i>Microvelia sp</i>	15	0	0	0	9	0	11	0	11	0	4	0	1
8- <i>Microvelia venustatis</i> Drake & Harris, 1933	13	0,33	7	0	7	0	8,8	0,64	8,33	0,44	4,33	0,44	10
9- <i>Neogerris lotus</i> White, 1879	60,93	2,18	39,36	2,32	40,63	0,87	100,97	8,90	98,83	11,94	17,46	1,33	91
10- <i>Neogerris magnus</i> White, 1879	85,11	1,67	61,37	1,52	61,5	1,37	159,43	7,50	162,37	5,02	21,87	0,47	20
11- <i>Neogerris sp</i>	60,5	0,5	39,5	0,5	39	0	98	3	102	0	17,5	2,5	2
12- <i>Neogerris visendus</i> Drake & Harris, 1934	51	0	33	0	33	1	93	1	93	1	12	0	2
13- <i>Ovatametra fusca</i> Kenaga, 1942	24,92	3,05	15,65	2,04	15,30	2,01	40,46	5,75	40,22	5,67	7,80	1,28	113

	Corpo	Perna anterior direita		Perna anterior esquerda		Perna média direita		Perna média esquerda		Rostro		Abundância	
		Média	Desvio	Média	Desvio	Média	Desvio	Média	Desvio	Média	Desvio		
14- <i>Rhagovelia brunae</i> Magalhães & Moreira, 2016	41	0	20	0	20	0	16	0	28	0	10	0	6
15- <i>Rhagovelia evidis</i> Bacon, 1948	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
16- <i>Rhagovelia humboldti</i> Polhemus, 1997	37	0	20	0	21	0	41	0	41	0	8	0	1
17- <i>Rhagovelia jubata</i> Bacon, 1948	35	0	21	0	20	0	43	0	42	0	7	0	4
18- <i>Rheumatobates minutus</i> <i>flavidus</i> Drake & Harris, 1942	21,88	1,51	12,66	2,73	12,63	1,38	25,92	8	28,95	5,97	6,36	2,02	83
19- <i>Rheumatobates spinosus</i>	22,5	0	6,5	0	13	0	25	0	28	0	7,5	0	7
20- <i>Stridulivelia alia</i> Drake, 1957	42,67	3,77	23,17	2,44	24	2,33	42,5	7,83	46,17	4,44	10,83	0,88	7
21- <i>Stridulivelia strigosa</i> Hungerford, 1929													18
22- <i>Stridulivelia tersa</i> Hungerford, 1929	42,73	1,23	26,54	1,45	27,23	1,46	47,82	4,30	49,54	1,49	10,44	1,03	37
23- <i>Tachygerris adamsoni</i>	48	0	32	0	33	0	86	0	87	0	20	0	3
24- <i>Telmatometra retusa</i> Kenaga 1941	32,34	2,2	22,58	0,6	22,47	0,6	63,13	1,8	62,03	1,52	10,23	1,78	254
25- <i>Trepobates sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3

A ordenação das espécies no espaço morfológico gerada pela análise de componentes principais em seu primeiro eixo explicou 48,28% da variação observada (tabela 6, figura 3). As medidas de comprimento do corpo, perna média direita e esquerda foram as medidas mais representativas para a variação morfológica das espécies (tabela 6). Não houve sobreposição entre as espécies, entretanto espécies co-genéricas tenderam a ficar mais próximas entre si. Além disso, algumas espécies de Gerridae foram muito semelhantes morfológicamente às de Veliidae (figura 3).

Tabela 6 . Valores dos *loadings* da Análise de componentes Principais das variáveis morfológicas medidas para as espécies de heterópteros semi-aquáticos. Os valores negrito mostram as características morfológicas que mais contribuíram para formação dos eixos (corte $\geq 0,8$).

Varáveis morfológicas	Eixo I	Eixo II
Comprimento do Corpo	-0,749	0,561
Perna anterior direita	0,523	0,274
Perna anterior esquerda	-0,377	0,142
Perna média direita	-0,913	0,833
Perna média esquerda	-0,925	0,856
Rostro	-0,480	0,231
Explicação	48,28	22,96
Autovalor	2,90	1,38
<i>Broken-Stick</i>	2,45	1,45

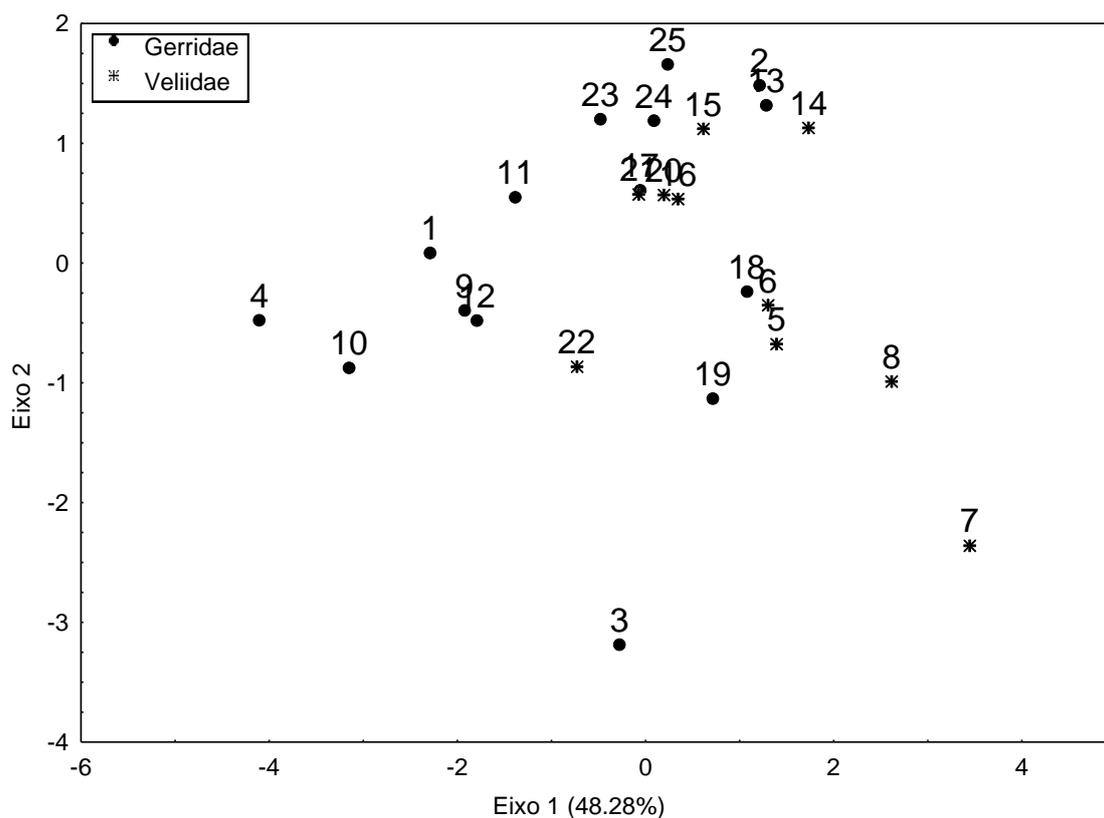


Figura 3: Análise de Componentes principais (PCA) das variáveis morfológicas das espécies de heterópteros semi-aquáticos coletados na Flona de Caxiuanã, Pará, Brasil. A espécie correspondente ao número está indicada na tabela 5.

Discussão:

As espécies de heterópteros semi-aquáticos apresentaram um padrão de coocorrência não aleatório indicando uma intensa competição interespecífica. A segregação morfológica entre as espécies e a ausência de relação do ambiente sobre a coocorrência das mesmas, sustentam nossa hipótese de que a comunidade de heterópteros semiaquáticos é estruturada por Limite de Similaridade. O padrão de segregação consistente representa uma comunidade competitivamente estruturada, como resultado de processos determinísticos que, nesse caso, acreditamos que seja competição a interespecífica (Gotelli & Graves 1996; Sanders et al. 2003). Não encontramos um modelo de “tabuleiro de xadrez” (índice de *Checkerboard* tabela 4), entretanto acreditamos que isso ocorra devido ao modo de vida em aglomerado das espécies de Gerromorpha. As espécies de insetos semi-aquáticos vivem em vários grupos pequenos (Crumière et al. 2016; Ditrich

& Papáček 2016), o que não impede que espécies competidoras coexistam no mesmo local (riacho). No entanto, acreditamos que as espécies não podem coexistir no mesmo habitat / microhabitat. O índice *Checkerboard* (Diamond 1975) muitas vezes tende ao erro do Tipo II, onde aceitamos a hipótese nula como verdadeira e por essa razão *Checkerboard* pode não ter sido significativo no nosso trabalho.

Considerando a competição interespecífica como força estruturadora da comunidade, o esperado é que as espécies mais similares devem coocorrer menos do que esperado ao acaso (MacArthur & Levins 1967), uma vez que a competição é um dos principais mecanismos que determinam os limites e padrões de organização da comunidade (Diamond 1975; Sanders et al. 2003). Atualmente, sabemos que nem todas as comunidades seguem as premissas de Diamond (1975) e MacArthur & Levins (1967) (Kaltsas et al. 2012), entretanto, aqui detectamos a existência de deslocamento de caracteres entre as espécies que coocorrem. O deslocamento de caracteres nos táxons de heterópteros semi-aquáticos, é frequentemente dado como evidência indireta de exclusão competitiva (Andersen 1982). Encontramos deslocamento de caracteres entre as espécies, nas medidas que estão relacionadas à competição por habitat (comprimento do corpo, pernas anteriores e pernas médias), indicando que a competição por esse recurso pode ser determinante na estrutura da comunidade.

Espécies congêneras, quando encontradas no mesmo riacho, tendem a ocupar habitat diferentes (Crumière et al. 2016), porém quando encontradas em um mesmo habitat, possuem um tamanho diferenciado. Essas observações foram feitas por Andersen (1982, pg 277 observações pessoais) que utilizou cinco famílias diferentes de heterópteros semi-aquáticos selecionando apenas as espécies que possuíam requerimentos funcionais similares e pertencentes ao mesmo gênero ou gêneros relacionados. Essas divergências morfológicas entre as espécies refletem, em parte, diferenças no uso de recursos (Hutchinson 1959; Pianka 2000). A partilha de recursos também é um elemento importante para promover a coexistência estável das espécies (Cardoso et al. 1989; Amarasekare 2009). A utilização de recursos limitantes, como por exemplo, a disponibilidade de substrato adequado para ovoposição e desenvolvimento dos ovos e ninfas (Andersen 1982), colaboram para o padrão de divergência morfológica nas espécies da comunidade.

Em uma análise evolutiva dos táxons de heterópteros semi-aquáticos, Andersen (1982) comparou as principais características do possível ancestral dos heterópteros semi-aquáticos com os táxons encontrados hoje. O ancestral possuía menor tamanho corporal comparado aos táxons mais recentes (Andersen 1982). Esse aumento no tamanho geral do corpo dos insetos semiaquáticos, ao longo da evolução, trouxe algumas vantagens adaptativas, pois espécies maiores podem consumir presas de diversos tamanhos, desde bem pequenas até as maiores, por isso indivíduos maiores tendem a ser competidores superiores (Ditrich & Papácek 2016). Por outro lado, isso também permite que as espécies menores se diversifiquem, pois estas podem explorar melhor os microhabitats (Andersen 1982). O tamanho corporal afeta a história de vida, o comportamento e a interação do indivíduo com o meio e com os outros organismos (Gabaldón et al. 2013), além de influenciar na suscetibilidade à predação e na habilidade em competir, principalmente em ecossistemas aquáticos (Gabaldón et al. 2013; Dritich & Papacek 2013; Ditrich & Papácek 2016).

O tamanho corporal também está associado as táticas de reprodução e seleção sexual. Machos da espécie *Gerris gracilicornis* produzem oscilações na água antes e durante o acasalamento (Han & Janblonski 2009). Machos maiores têm mais chances de conseguir acasalar com as fêmeas, pois produzem maior ondulação na superfície da água, no ato da corte. Esses estímulos tornam as fêmeas mais suscetíveis ao acasalamento. Machos pequenos produzem menos ondulações na água e só conseguem estimular as fêmeas estimulando a genitália externa (Fairbairn et al. 2003; Han & Janblonski 2016) ou através de sinais químicos (Andersen 1982). A intensidade das ondulações também tem relação com o tamanho das pernas médias. Os machos menores produzem menos oscilações na água, pois possuem pernas médias menores e por isso tem menor sucesso na corte. A percepção das oscilações da água, pelas fêmeas também depende do tamanho e dos receptores de vibração do tarso das mesmas (Goodwyn et al. 2009). Os heterópteros semi-aquáticos apresentam grande diversidade no comprimento e tipos de pernas (Khila 2014) que, além de influenciar na seleção sexual, influenciam na velocidade e no tipo de locomoção (Crumière et al. 2016), refletindo também adaptações ao habitat, microhabitat e eficiência no forrageio em áreas abertas (Crumière et al. 2016). Esses caracteres são responsáveis pela força de propulsão desses organismos, que estão associados ao tamanho das pernas em relação ao tamanho total do corpo (Andersen 1982; Crumière et al. 2016). Outras modificações adaptativas, como o número de divisões dos tarsos das pernas,

densidade e quantidade dos pelos hidrófobos também podem interferir nas interações do indivíduo com o meio abiótico (Vepsalainen & Jarvinen 1974).

Outros fatores podem atuar junto com o deslocamento de caracteres para gerar o padrão de coocorrência. Vepsalainen & Jarvinen (1974) observaram que os indivíduos de *Gerris argentatus* conseguiam coexistir no mesmo substrato quando estavam em estágios de vida diferente. Instars mais jovens (indivíduos menores) coexistindo com instars mais tardios (indivíduos maiores), aumentando a eficiência no uso do ambiente e dos recursos disponíveis. O substrato disponível na comunidade deve ser limitante, fazendo com que os indivíduos de uma mesma espécie coexistam em períodos de vida diferente. Vepsalainen & Jarvinen (1974) também observaram que instars jovens podem selecionar habitats mais a margem do riacho, para se proteger dos distúrbios da água, uma vez que estes ainda não possuem todas as camadas de pelos hidrófobos completamente desenvolvidos como nos adultos (Andersen 1976), então estes são mais propensos a se afogar ou se encharcar, quando a água é agitada.

Diferenças comportamentais como as diferenças de captura das presas, também podem influenciar no padrão de coocorrência. Ditrich e Papàcek (2016) observaram que podem ser encontrados aglomerados de espécies das famílias de Gerridae e Veliidae (Ditrich et al. 2008; Jeziorski et al. 2012; Soldán et al. 2012) e perceberam que, diferenças na captura das presas entre *Gerris* e *Velia* podem explicar a coexistência dessas espécies. Os Gerrídeos capturam suas presas de forma mais lenta e com maior precisão, já os velídeos conseguem capturar as presas mais rapidamente, mostrando que apesar de haver competição pelas mesmas presas (Ditrich & Papàcek 2016) as diferenças na estratégia de captura das mesmas parecem permitir a coexistência dessas duas espécies.

De um modo geral, o ambiente também exerce influência nas características estruturais, comportamentais (Andersen 1982; Skern et al. 2010) e na coocorrência e distribuição das espécies (Karaouzas & Gritzalis 2006) dos insetos semiaquáticos. O ambiente pode selecionar espécies de acordo com as preferências por habitat e/ ou forçando as espécies a terem características morfológicas adaptadas ao meio (Bakonyi et al. 2016). Alguns estudos avaliaram a distribuição de heterópteros aquáticos em relação as variáveis ambientais, em grandes áreas (Petr 2000; Bíró 2003; Karaouzas & Gritzalis 2006; Taylor & Mcpherson 2006). Taylor & Mcpherson (2006) verificaram que apesar de conseguir associar algumas espécies a um tipo de habitat, não encontraram uma relação forte entre

a distribuição das espécies e as variáveis ambientais. Nosso estudo não detectou a presença de filtros ambientais determinando o padrão de coocorrência das espécies, possivelmente, porque os filtros ambientais não são preponderantes na escala local analisada (Cavender-Bares et al. 2006; Ackerly & Cornwel 2007; Willis & Whittaker 2002; Cavender-Bares et al. 2009). Além disso, a nossa área de estudo é um local preservado, onde a variação ambiental não é tão alta, onde os recursos mais específicos podem ser limitantes. Isso pode camuflar o efeito dos filtros ambientais.

Apesar de estudos mostrarem que o ambiente exerce influência na distribuição de táxons de Gerromorpha (Dias et al. 2010; Cunha et al. 2015; Juen et al. 2016) muitos deles não analisam o padrão de coocorrência das espécies em si e não consideram a ação de interações interespecíficas, como a competição. Visto que outros trabalhos já verificaram a importância da competição interespecífica na estrutura de comunidades aquáticas (Hutchinson 1959), sugerimos que essa seja a principal força estruturadora da comunidade de heterópteros semiaquáticos e que competição por recursos limitantes pode originar deslocamento de caracteres. A competição por disponibilidade de habitat, para deposição de ovos, desenvolvimento, reprodução e cópula, deve ser o principal recurso limitante na comunidade de insetos semiaquáticos (Spence et al. 1980; Spence 1981).

Nosso trabalho teve um enfoque em características morfológicas e funcionais das espécies, porém outros mecanismos como diferenças no tempo de vida (Vepsalainen & Jarvinen 1974), diferenças de comportamento, ecologia das espécies, variação morfológica e competição intraespecífica, também são características importantes, que podem ser levadas em consideração e em estudos futuros, em conjunto com as análises aqui apresentadas.

Conclusão:

Espécies de heterópteros semiaquáticos possuem um padrão de coocorrência não aleatório, existindo uma intensa competição interespecífica expressa em padrões na morfologia (forte segregação ecológica). Não encontramos relação entre coocorrência e variáveis ambientais. Sugerimos que as espécies competem principalmente por recursos de disponibilidade de habitat, para reprodução e desenvolvimento de ovos e ninfas. Portanto, nossos resultados sugerem que para a assembleia de Gerromorpha, competição é mais importante que o ambiente, resultando em divergência no tamanho de caracteres

morfológicos. Ao longo do tempo, a comunidade têm espécies coocorrentes menos similares entre si, do que o esperado para comunidades simuladas.

Agradecimentos:

Agradecemos ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade da Amazônia Oriental (PPBIO) e a Fundação Paraense de Amparo a pesquisa (Fundação de Pesquisa do estado do Pará FAPESPA) por meio do projeto FAPESPA: ICAAF 03/2011, para apoio. Também somos gratos aos administradores, funcionários da Estação Científica Ferreira Penna (Estação de Pesquisa Ferreira Penna) e a equipe que participou da coleta dos dados em campo: Ana Paula J. de Faria, Cláudio Monteiro, Híngara Leão e Diogo Garcia. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (Conselho Nacional de Pesquisa -CNPq) por conceder uma bolsa de mestrado a APMG (Processo nº 131284/2015-0) e bolsa de produtividade a LJ (Processo 303252/2013-8).

Referências:

- Abrams, P. & Rueffler, C. (2009). Coexistence and limiting similar it of consumer species competing for a linear array of resources. *Ecology*, **90**,812-822.
- Ackerly, D.D. & Cornwell, W.K. (2007) A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology. Letters*, **10**,135-45.
- Almeida, S.S., Lisboa, P.L.B. & Silva, A.S.L. (1993) Diversidade florística de uma comunidade arbórea na Estação Científica Ferreira Penna, em Caxiuanã (Pará). *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi*, **9**, 93-128.
- Amarasekare, P. (2009) *Competition and coexistence in animal communities*, pp. 196-201. Em: *The Princeton guide to ecology*. S.A. Levin. Princeton University, Princeton.
- Andersen, N.M. (1976) A comparative study of locomotion on the water surface in semiaquatic bugs (Insecta, Hemiptera, Gerromorpha). *Videnskabelige Meddelelser fra dansk Naturhistoriske Forening* **139**: 337-396.
- Andersen, N.M. & Weir, T.A. (2004) *Australian water bugs: their biology and identification (Hemiptera-Heteroptera Gerromorpha & Nepomorpha)*. Apollo Books. Australia.
- Andersen, N.M. (1982) The semiaquatic bugs (Hemiptera: Gerromorpha). Phylogeny, adaptations, biogeography and classification. *Entomonograph*, **3**, 1-4.
- Andersen, N.M. (1995) Cladistic inference and evolutionary scenarios: locomotory structure, function, and performance in water striders. *Cladistics*, **11**: 279–295.
- Andersen, N.M. & Cheng. (2004) Thee marine insect Halobates (Heteroptera: Gerridae). *Oceanography and marine biology*, **42**,119-180.
- Araújo, M.B. & Williams, P. (2000) Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation*, **96**, 331-345.
- Bakonyi, G., Peták, E., ErŐs, T., & Sály, P. (2016) Some morphological characteristics of the water scorpion nepa cinerea (Heteroptera: Nepomorpha) are associated with habitat type. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **62**, 369-385.

- Behling, H. & Costa, L.D. (2000) Holocene environmental changes from the Rio Curuá record in the Caxiuana region, Eastern Amazon Basin. *Quaternary Research*, **53**, 369-377.
- Bíró, J. (2003) Temporal-spatial pattern of true bug assemblies (Heteroptera: Gerromorpha, Nepomorpha) in Lake Balaton. *Applied Ecology and Environmental Research*, **1**, 173–181.
- Bode, M., Bode, L. & Armsworth, P.R. (2011) Different dispersal abilities allow reef fish to coexist. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **27**, 16317–16321.
- Bruzgul, J.E. & Hadly, A. (2007) Non-random patterns in the Yellowstone ecosystem: inferences from mammalian body size, order and biogeographical affinity. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 139–148.
- Cabette, H.S.R., Giehl, N.F.S., Dias, K.S., Juen, L. & Batista, J.D. (2010) Distribuição de Nepomorpha e Gerromorpha (Insecta Heteroptera) da Bacia Hidrográfica do Rio Suiá-Miçú, MT: Riqueza relacionada à qualidade da água e do Hábitat. *Gestão e Educação ambiental – Água, biodiversidade e cultura*, **2**, 113-137.
- Callisto, M., Moretti, M. & Goulart, M. (2001) Macroinvertebrados bentônicos como ferramenta para avaliar a saúde de riachos. *Revista Brasileira de Recursos Hídricos*, **6**, 71-82.
- Cardoso, A.J., Andrade, G.V. & Haddad, C.F.B. (1989) Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, **49**, 241-249.
- 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.
- Carvalho, F.G., Pinto, N.S., Oliverira-júnior, J.M.N. & Juen, L. (2013) Effects of marginal vegetation removal on Odonata communities. *Acta Limnologia Brasiliensis*, **25**, 10-18.

- Cavender, J., Jeannine, B., Cavender-bares., Keen, A. & Miles, B. (2006) Phylogenetic structure of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, **87**, 109-122.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Paul, Fine, P.V.A., & Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*, **12**, 693-715.
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review Ecology Systematics*, **31**, 343-366.
- Cianciaruso, M.V., Silva, I.A. & Batalha, M.A. (2009) Diversidade filogenética e funcional: novas abordagens para Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, **9**, 93-103.
- Connell, J.H. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, **122**, 661-696.
- Cornwell, W.K., Schwillk, D.W. & Ackerly, D.D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull . *Ecology*, **87**, 1465–1471.
- Costa, M.L., Kern, D.C., Behling, H. & Borge, S.M.S. (2002) *Caxiuanã: Populações Tradicionais, Meio Físico e Diversidade Biológica*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Pará.
- Crumière, A.J.J., Santos, M.E., Sémon, M., Armisen, D., Moreira, F,F,F., & Khila, A. (2016) Diversity in Morphology and Locomotory Behavior Is Associated with Niche Expansion in the Semiaquatic Bugs. *Current Biology*, **26**, 1-7.
- Cunha, E.J., Montag, L.F.A., & Juen, L. (2015) Oil palm crops effects on environmental integrity of Amazonian streams and Heteropteran (Hemiptera) species diversity. *Ecological Indicators*, **52**, 422–429.
- De Bello, F., Thuiller, W., Leps, J., Choler, P., Clément, J.C., Macek, P., Sebastià, M.T. & Lavorel, S. (2009) Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 475–486.
- De Marco, P. & de Siqueira, M.F. (2009) Como determinar a distribuição potencial de espécies sob uma abordagem conservacionista?. *Megadiversidade*, **5**, 65-76.

- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (ed. by M. L. Cody and J. M. Diamond). Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Dias, K.D., Cabette, H.S.R., Juen, L. & de Marco, P. (2010) The influence of habitat integrity and physical–chemical water variables on the structure of aquatic and semi-aquatic. Heteroptera. *Zoologia*, **27**, 918–930.
- Dias, K.D., Soares, H.S.R.C., Giehl, N.F.S. & Juen, L. (2013) Distribuição de Heteroptera Aquáticos (Insecta) em Diferentes Tipos de Substratos de Córregos do Cerrado Matogrossense. *EntomoBrasilis*, **6**, 132-140.
- Dritich, T., Papáček, M. & Broum, T. (2008) Spatial distribution of semiaquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha) and their wing morphs in a small scale of the Pohorský Potok stream spring area (Novohradské Hory Mts). *Silva Gabreta*, **14**, 173-178.
- Ditrich, T. & Papáček, M. (2010) Sexual size dimorphism and selection in the wild in the water strider *Aquarius remigis*. Body size, components of body size and male mating success. *J. Evolution and Biodiversity*, **9**, 317 -336.
- Ditrich., T. & Papacek, M. (2016) Differences in prey capture in semiaquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha). *Entomological Science*, **19**, 34–41.
- Downes, B.J. & Reich, P. (2008) *What is the spatial structure of stream insect populations? Dispersal behaviour at different life-history stages*. In: Lancaster, R. A. B, ed. *Aquatic insects: challenges to populations*. Proceedings of the Royal, Entomological Society of London, Londres, 184-203.
- Fairbairn, D.J., Vermette, R., Kapoor N.N., Zahiri, N. (2003) Functional morphology of sexually selected genitalia in the water strider *Aquarius remigis*. *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 400-413.
- Faria, A.P.J., Juen, L. & R, Ligeiro. (2015) Alteração ambiental em igarapés afogados da Amazônia Oriental sobre a assembleia de insetos aquáticos. Dados internacionais de Catalogação–não publicado (CIP, Sistema de Bibliotecas da UFPA).
- Funk, J.L., Cleland, E.E., Suding, K.N. & Zavalet, E.S. (2008) Restoration through reassembly Plant traits and invasion resistance. *Ecology and Evolution*, **23**, 12: 695-703.
- Gabaldón, C., Montero, P.J., Serra, M., Carmona, M.J. (2013) Morphological Similarity and Ecological Overlap in two rotifer species. *Plos one*, **8**, pe.57087.

- Giacomini, H.C. (2007) Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia Brasiliensis*, **11**, 521-543.
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996) *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, District of Columbia.
- 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. & McCabe. (2002) Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, **83**, 2091-2096.
- Han, S.C., Jablonski., P.G. (2016) Predators induce conditions for size-dependent alternative reproductive tactics in a water strider male. *Animal Behaviour*, **111**, 271-279.
- Herben, T. & Goldberg, D. (2014) Community assembly by limiting similarity vs. competitive hierarchies: testing the consequences of dispersion on individual traits. *Journal of Ecology*, **102**, 156-166.
- Hutchinson, G.E. (1959) Why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, **93**, 145-159.
- Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- 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 heuristic and statistical approaches. *Ecology*, **74**, 2204-2214.
- Jeziorski, P., Kment, P., Ditrich, T., Straka, M., Sychra, J., Dvorčák, L. (2012) Distribution of *Gerris asper* and *G. lateralis* (Hemiptera: Heteroptera: Gerridae) in the Czech Republic. *Klapalekiana*, **48**, 191-202
- Juen, L., Cunha, E.J., Carvalho, F.G., Ferreira, M.C., Begot, T.O., Andrade, A.L., Shimano, Y., Leão, H., Pompeu, P.S. & Montag, L.F.A. (2016) Effects of Oil Palm

plantations on the habitat structure and biota of streams in Eastern Amazon. *River research and applications*, **32**, 2081-2094.

Kaltsas, D., Panayiotou, E., Trichas, A., Chatzaki, M., Mylonas, M. (2012) Co-occurrence patterns and shaping processes of assembly in beetle and spider communities in eastern Mediterranean maquis formations. *Journal of Biological Research-Thessaloniki*, **18**, 187–197.

Karaouzas I. & Gritzalis k. (2006) Local and regional factors determining aquatic and semi-aquatic bug (Heteroptera) assemblages in rivers and streams of Greece. *Hydrobiologia*, **573**: 199–212.

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*, Whashington.

Khila, A. (2014). Comparative functional analyses of ultrabithorax reveal multiple steps and paths to diversification of legs in the adaptive radiation of semi-aquatic insects. *Evolution*, **68**: 2159–2170.

Kluge J, & Kessler, M. (2011) Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography*, **38**, 394–405.

Kneitel, J.M., & Chase, J.M. (2004) Disturbance, predator and resource interactions alter container community composition. *Ecology*, **85**, 2088-2093.

Lambers, J.H.R., Aldler, P.B., Harpole, W.S., Levine, L.M., & Mayfield, M.M. (2012) Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **43**, 110411-160411.

Legendre, P. & Legendre, L. (2012) *Ecologia numérica*. Elsevier, New York, New York.

Leimar, O., Sasaki, A., Doebeli, M. & Dieckman, U. (2013) Limiting similarity, species packing, and the shape of competition kernels. *Journal of Theoretical Biology*, **339**, 3–13.

Losos, J.B. (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, **11**, 995-1007.

- Lewinsohn, T.M., Freitas, A.V.L., & Prado, P.I. (2005) Conservação de Invertebrados terrestres e seus habitats no Brasil. *Biologia de Conservação*, **1**, 62-69.
- MacArthur. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, **101**, 377-385.
- MacArthur. (1970) Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoret Population Biology*, **1**, 1-11.
- Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Ressearch*, **27**, 209-220.
- Merrit, R, W & Cummins, K.W. (1984) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall Hunt Publishing Company, Dubuque.
- Montag, L.F.A., Freitas, T.M.S., Wosiacki, W.B. & Barthem, R.B. (2008) Os peixes da Floresta Nacional de Caxiuanã (municípios de Melgaço e Portel, Pará - Brasil). *Museu Paraense Emílio Goeldi*, **3**, 11-34.
- Monteiro, 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**, 303-311.
- Monteiro, C.S., Esposito, M.C., Juen, L. (2016) Are the adult odonate species found in a protected area different from those present in the surrounding zone? A case study from eastern Amazonia. *Journal of insect conservation*, **20**, 643-652.
- Moreira, F.F.F., Alecrim, V.P., Ribeiro, J.R.I. & Nessimian, J.L. (2011) Identification key to the Gerridae (Insecta: Heteroptera: Gerromorpha) from the Amazon River floodplain, Brazil, with new records for the Brazilian Amazon. *Zoologia*. **28**, 269–279.
- Moreira, F.F.F. & Barbosa, J.F. (2014) A new Rhagovelia (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from the Brazilian Amazon, with a key to species of the robusta group known from the country. *Zootaxa*, **3790**, 595–600.
- Myers, A.A. & P.S, Giller. (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, 15-21.

- Neri, D.B. Kotzian, C.B. & Siegloch, A.E. (2005) Composição de Heteroptera aquáticos e semi-aquáticos na área de abrangência da U.H.E Dona Francisca, RS, Brasil: fase de pré-enchimento. *Iheringia, Série Zoológica*, **95**, 421-429
- Nicácio, G. & Juen, L. (2015) Chironomids as indicators in freshwater ecosystems: an assessment of the literature. *Insect Conservation and Diversity*, **8**, 393–403.
- Nieser, N. & Melo, A.L. (1997) *Os heterópteros aquáticos de Minas Gerais: guia introdutório com chave de identificação para as espécies de Nepomorpha e Gerromorpha*. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Nóbrega, C.C. & De Marco, P. (2011) Unprotecting the rare species: a niche-based gap analysis for odonates in a core Cerrado area. *Diversity and Distributions*, **17**, 491-505.
- Oksanen, J. (1983) Ordination of boreal heath-like vegetation with principal component analysis, correspondence analysis and multidimensional scaling. *Vegetatio* **52**, 181-189.
- Oksanen J., Blanchett F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R, O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., S.M.H.M. & W.H. (2013) *Vegan: community Ecology Package*. R Package 2.0.3. Available from <http://CRAN.R-project.org/package=vega>.
- Oliver, I. & Beattie, A.J. (1996) Invertebrate Morphospecies as Surrogates for Species: A Case Study. *Conservation Biology*, **10**, 99-109.
- 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**, 733-744.
- Patterson, B.D. (1980) Montane mammalian biogeography in New Mexico. *Southwestern Naturalist*, **25**, 33-40.
- Patterson, B.D. (1981) Morphological shifts of some isolated populations of *Eutamias* (Rodentia: Sciuridae) indifferent congeneric assemblages. *Evolution*, **35**, 53-66.
- Pausas, J.G. & Verdú, M. (2010) The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, **60**, 614-625.
- Peck, D.V., Herlihy, A.T., Hill, B.H., Hughes, R.M., Kaufmann, P.R., Klemm, D.J., Lazorchak, J.M., McCormick, F.H., Peterson, S.A., Ringold, P.L., Magee, T., & Cappaert, M.R. (2006) *Environmental Monitoring and Assessment Program-Surface*

Waters: Western Pilot Study Field Operations Manual for Wadeable Streams. Environmental Protection Agency, Washington, DC.

Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen–Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, **11**, 1633–1644.

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. (2004) Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*, **140**, 352–360.

Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S. & Gaston. (2007) Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 977–985.

Pianka, E.R. (2000) *Evolutionary Ecology*. University of Texas, Austin.

Preziosi, R.F. & Fairbairn, D.J. (1996) Sexual size dimorphism and selection in the wild in the waterstrider *Aquarius remigis*: Body size, components of body size and male mating success. *Journal of Evolutionary Biology*, **9**, 317–336.

Ribeiro, J.R.I., Moreira Barbosa, J.F., Alecrim, V.P., Rodrigues, H.D.D. (2014) *Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia*. In: Ordem Hemiptera (hemi=metade; pteron= asa). Subordem Heteroptera. INPA, Manaus.

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: 12 de Janeiro de 2016.

Resh, V.H. (2008) Which group is best? Attributes of different biological assemblages used in freshwater biomonitoring programs. *Environmental Monitoring and Assessment*, **138**, 131–138.

Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago, Chicago.

Rohlf, F.J. & Sokal, R.R.N. (1981) Comparing numerical taxonomic studies. *Systematic Zoology*, **30**, 459–499.

- Sanders N.J., Gotelli, N.J., Heller N.E. & Gordon D.M. (2003) Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **100**, 2474-2477.
- Soldán, T., Bojková, J., Vrba, J., Bitušík, P., Chvojka, P., Papáček, M., Peltanová, J., Sychra, J. & Tátosová, J. (2012) Aquatic insects of the Bohemian Forest glacial lakes: diversity, long-term changes, and influence of acidification. *Silva Gabreta*, **18**, 123–283
- Spence, J.R., Spence, D.H., Scudder, G.G.E. (1980) Submergence Behavior in Gerris: Underwater Basking. *American Midland Naturalist*, **103**, 385-391.
- Spence, J.R. (1981) Experimental Analysis of Microhabitat Selection in Water-Striders (Heteroptera: Gerridae). *Ecology*, **62**, 1505-1514.
- Spence, J.R. & Andersen, N. M. (1994) Biology of water striders: Interactions Between Systematics and Ecology. *Annual Review Entomology*, **39**, 101-28.
- Schluter, D.T.D., Price. & Grant, P.R. (1985) Ecological character displacement in Darwin's finches. *Science*, **227**, 1056-1059.
- Schluter, D. (1994) Experimental evidence that competition promotes divergence in adaptative radiation. *Science*, **266**, 798-801.
- Schoener, T.W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**, 27-39.
- Shimano, Y., Cabette, H.S.R., Salles, F.F. & Juen, L. (2010) Composição e distribuição da fauna de Ephemeroptera (Insecta) em área de transição Cerrado-Amazônia, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, **100**, 301-308.
- Skern, M., Zweimüller, I., Schiemer, F. (2010) Aquatic Heteroptera as indicators for terrestrialisation of floodplain habitats. **40**, 241-250.
- Sobral, F.L., Cianciaruso, M.V. 2012. Estrutura Filogenética e Funcional de Assembléias: (re)montando a Ecologia de Comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal*, **28**, 617-631.

- Stone, L., & Roberts, A. (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, **85**, 74-79.
- Tansley, A.G. (1917) On competition between *Galium saxatile* L. (*G. hercynicum* Weig.), and *Galium sylvestre* Poll. (*G. asperum* Schreb) on different types of soil. *Journal of Ecology*, **5**, 173-179.
- Taylor S.J., & McPherson J.E. (2006) Gerromorpha (Hemiptera: Heteroptera) in Southern Illinois: Species assemblages and habitats. *The Great Lakes Entomologist*, **39**: 1–26.
- Ulrich, W. (2004) Species co-occurrences and neutral models: reassessing J. M. Diamond's assembly rules. *Oikos*, **107**, 603–609.
- Valente Neto, F., Roque, F.O., Rodrigues, M.L., Juen, L. & C.W, Swan. (2015) Toward a practical use of Neotropical odonates as bioindicators: Testing congruence across taxonomic resolution and life stages. *Ecological indicators*, **2**, 952-959.
- Vellend, M. (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, **85**, 183-206.
- Vepsalainen, K., Jarvinen, O. (1974) Habitat utilization of *Gerris argentatus* (Het. Gerridae). *Scandinavian Entomology*. **5**, 3-4.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Weiher, E., Keddy, A.P. (1995). Assembly rules, Null Models, and trait dispersion: New question from old patterns. *Oikos*, **74**, 159-164.
- Willis, K.J., Whittaker, R.J. (2002) Ecology Species diversity-scale matters. *Science*, **295**, 1245-1248.