



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

JOÁS DA SILVA BRITO

**Papel da complexidade de habitat de macrófitas sobre larvas e adultos de
Odonata (Insecta) na Amazônia Oriental**

Belém/PA

2019

JOÁS DA SILVA BRITO

**Papel da complexidade de habitat de macrófitas sobre larvas e adultos de
Odonata (Insecta) na Amazônia Oriental**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do convênio Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia.

Linha de Pesquisa: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas.

**Orientadora: Dr^a. Thaisa Sala Michelin
Coorientador: Dr. Leandro Juen**

Belém/PA

2019

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

D111p da Silva Brito, Joás
Papel da complexidade de habitat de macrófitas sobre larvas e
adultos de Odonata (Insecta) na Amazônia Oriental / Joás da Silva
Brito. — 2019.
31 f. : il.

Orientador(a): Prof^a. Dra. Thaisa Sala Michelan
Coorientador(a): Prof. Dr. Leandro Juen
Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em
Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do
Pará, Belém, 2019.

1. Filtros ambientais. 2. Anisoptera. 3. Forward selection. 4.
plantas aquáticas. I. Título.

CDD 574.524

JOÁS DA SILVA BRITO

**Papel da complexidade de habitat de macrófitas sobre larvas e adultos de
Odonata (Insecta) na Amazônia Oriental**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia, avaliado pela comissão julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Dr^a. Thaísa Sala Michelan
(UFPa/ ICB) – Membro interno (Presidente)

Dr. José Max Barbosa Oliveira-Júnior
(UFOPA/ PA) - Membro interno

Dr^a. Yulie Shimano Feitosa
(INPP/MT) - Membro interno

Dr. Leandro Schlemmer Brasil
(UFPa) - Membro externo

Dr. Roger Paulo Mormul
(UEM/ PR) - Membro externo

Dr. Mateus Marques Pires
(UNISINOS/ RS) - Membro externo

Aprovado no dia 28 de fevereiro de 2019 por parecer à distância. Apresentação pública em: 24 de abril de 2019.

Local de apresentação: SAT 6, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos que de alguma forma me apoiaram e ajudaram a desenvolver minha pesquisa de dissertação, seja de maneira direta ou indireta.

À minha família que esteve sempre ao meu lado, me apoiando e me incentivando a alcançar meus objetivos. Meus pais José e Cirene, e minha irmã Joene tiveram e tem um papel fundamental na minha vida acadêmica.

Aos meus colegas e amigos do Laboratório de Ecologia e Conservação (LABECO), pelas trocas de conhecimento e conversas durante todo esse tempo. Tenham certeza de que foram muito úteis, seja para minha vida pessoal ou profissional.

Aos membros de minhas bancas de qualificação e de defesa, pelas sugestões e ajuda no sentido de melhorar a pesquisa.

Aos meus orientadores, Thaisa Michelan e Leandro Juen pela paciência, companheirismo e auxílios, sempre presente a me apoiar e sanar todas as dúvidas, no sentido de desenvolver da melhor maneira a pesquisa. São exemplos de profissionais e seres humanos. Também agradeço ao Professor Raphael Ligeiro, cujo projeto via Fapesp, possibilitou a viagem de campo.

À Capes pela concessão da bolsa, e por possibilitar a realização do projeto de pesquisa. A Fapesp pelo fomento de pesquisa que possibilitou a viagem de campo. À Universidade Federal do Pará por sua estrutura e pelos servidores.

A todos os professores, que mesmo não sabendo, me auxiliaram muito a me tornar mais e mais apaixonado pela ciência. Tem meu muito obrigado!

E finalmente, sempre que olho para a área de pesquisa e pelo fascínio que a ciência me desperta a cada dia, me lembro das pessoas que nunca conheci, e que pessoalmente posso jamais conhecer. Aos autores cientistas, filósofos, e demais profissionais do saber e do conhecimento, que através de seus livros, artigos, palestras e vídeos de Youtube, séries de televisão, me mostraram o amor por esse mundo maravilhoso da ciência. Carl Sagan, Richard Dawkins, Bertrand Russell, Pirula, David Attenborough, Charles Darwin, dentre muitos outros. Aqui fica meu mais sincero agradecimento!

Papel da complexidade de habitat de macrófitas sobre larvas e adultos de Odonata (Insecta) na Amazônia Oriental

RESUMO

O objetivo do estudo foi avaliar o papel da complexidade de habitat de macrófitas sobre a diversidade de larvas e adultos da ordem Odonata. A hipótese é que a complexidade de habitat terá ação diferente sobre as fases de vida dos odonatos, partindo da premissa que a parte emersa terá maior influência sobre os adultos e a submersa sobre as larvas. Foram coletadas 13 espécies de adultos, 19 gêneros de larvas e 11 espécies de macrófitas. A seleção de modelos *forward selection* indicou que as larvas foram afetadas significativamente pela complexidade média horizontal emersa (**CMVE**) ($R^2=0.11$; $p=0.01$) e pela complexidade submersa (**DFB**) ($R^2=0.14$; $p<0.01$); já os adultos foram afetados pela diversidade de espécies de macrófitas (**DEM**) ($R^2=0.09$; $p=0.02$). A hipótese foi parcialmente corroborada, uma vez que a complexidade de habitat submerso foi um importante preditor para as larvas, mas também foi significativo **CMVE**, o que foi contrário do que se esperava para os adultos. Estruturas abaixo da superfície da água, como raízes, são importantes para a fase larval porque fornecem proteção contra predação, e são fontes de alimento, importantes fatores para sobrevivência e desenvolvimento dessa fase. Uma das possíveis explicações de porquê **CMVE** foi importante para as larvas pode ser o comportamento realizado pelos adultos, como oviposição, forrageamento e territorialismo, que podem afetar o *fitness* o primeiro. As fêmeas selecionam os locais mais adequados onde os ovos possam eclodir, a fase larval se estabelecer, sobreviver e crescer até a fase adulta. Não era esperado que **CMVE** fosse retido no modelo para as larvas porque estaria mais relacionada aos adultos. Essa variável pode estar relacionada com **DEM**, a única variável importante para os adultos no estudo, principalmente porque um maior número de espécies de macrófitas fornece maior disponibilidade de arquiteturas, que por sua vez melhoraria a disponibilidade de **CMVE** para os adultos. As macrófitas foram importantes para ambas as fases de Odonata, e futuros estudos abordando um maior número de espécies de macrófitas pode trazer resultados mais robustos e mais discernimento sobre essa relação ecológica.

Palavras-chave: Filtros ambientais, Anisoptera, *Forward selection*, Plantas aquáticas

The role of habitat complexity from macrophytes on larvae and adults of Odonata (Insecta) at the western Amazon

ABSTRACT

The goal of the study was to evaluate the role played by habitat complexity from aquatic macrophytes on diversity of larvae and adults of Odonata. The hypothesis was that habitat complexity will have different effects on both stages, follow the assumption that the submerged structures will be more important for larvae, and on the other hand emerged structures will affect the adults. It was collected 13 adults' species, 10 larvae genus and 11 macrophytes' species. The forward selection did indicate that the larvae were affected by vertical average emerged complexity (VAEC) ($R^2=0.11$; $p=0.01$), and by submerged complexity (FDB) ($R^2=0.14$; $p<0.001$); and, the adults were influenced by macrophytes' species diversity (MSD) ($R^2=0.09$; $p=0.02$). The hypothesis was partially corroborated, once that for larvae the submerged complexity was important, but VAEC was important too, which was the contrary what was expected for adults. Structures below the water, like roots, are important for larvae because might provide shelter against predation, and food source, important to survive and growth of this stage. One of the possible explanations for why VAEC was important for larvae is the behavior performed by adults, like oviposition, foraging and territorialism, can influence the larvae fitness. The females select the more suitable sites where the larvae can survive, establish and develop until the adult stage. It was not expected that VAEC was important for larvae, because is a variable more associated with adult stage. This variable can be related with MSD, the variable that was important for adults, mainly because more macrophytes' species diversity provide larger number of available architectures, which for their turn might enhance the availability of VAEC for adults. The macrophytes were important for both Odonata's stages, and future studies approaching more macrophytes' species can bring more robust results and new insights about this relation.

Keywords: environmental filters, Anisoptera, forward selection, aquatic plants

LISTA DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 01. Localização dos pontos amostrais em bancos de macrófitas na baía dos Botos, no Rio Anapu, Amazônia Oriental..... | 12 |
| Figura 02. Esquema das medidas de complexidade média vertical emersa das macrófitas na baía dos Botos, no rio Anapu, Amazônia Oriental..... | 13 |
| Figura 03. Esquema das medidas de complexidade média horizontal emersa das macrófitas na baía dos Botos, no rio Anapu, Amazônia Oriental..... | 13 |
| Figura 04. Esquema de realização do cálculo de complexidade submersa de macrófitas, relacionando dimensão fractal e biomassa seca das raízes..... | 15 |
| Figura 05. Esquema da armadilha utilizada para coleta das macrófitas e das larvas de Odonata nos bancos de macrófitas na baía dos Botos, no rio Anapu, Amazônia Oriental..... | 16 |
| Figura 06. Análise de Componentes Principais (PCA)..... | 19 |
| Figura 08. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) aplicada aos adultos de Odonata | 22 |
| Figura 07. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) aplicada às larvas de Odonata | 22 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|---|-----------|
| Tabela 01. Resultados da Análise de Componentes Principais (PCA) sumarizados | 19 |
| Tabela 02. Espécies de adultos e larvas de Odonata identificados nos 48 pontos amostrais na baía dos Botos, Rio Anapu, Amazônia Oriental..... | 20 |
| <i>Tabela 03. Espécies de macrófitas aquáticas identificadas nos 51 bancos de macrófitas da Baía dos Botos, Rio Anapu, Amazônia Oriental.....</i> | <i>21</i> |

SUMÁRIO

| | |
|---|----|
| 1 INTRODUÇÃO | 11 |
| 2 MATERIAL E MÉTODOS | 12 |
| 2.1 Descrição da área | 12 |
| 2.2 Amostragem | 13 |
| 2.2.1 <i>Medidas de complexidade de macrófitas</i> | 13 |
| 2.2.2 <i>Coleta de larvas e adultos de Odonata</i> | 15 |
| 2.2.3 <i>Variáveis ambientais</i> | 16 |
| 2.3 Análise de dados | 17 |
| 2.3.1 <i>Variáveis ambientais</i> | 17 |
| 2.3.2 <i>Variáveis espaciais</i> | 17 |
| 2.3.3 <i>Composição das assembleias de larvas e adultos</i> | 17 |
| 2.3.4 <i>Complexidade de habitat emerso e submerso</i> | 18 |
| 3 RESULTADOS | 18 |
| 3.1 Ordenações das variáveis abióticas | 18 |
| 3.2 Partição de variância para espaço, ambiente e complexidade de habitat | 20 |
| 3.3 Descrição biológica | 20 |
| 3.4 Seleção de modelos forward selection para testar hipótese | 23 |
| 4 DISCUSSÃO | 23 |
| 5 REFERÊNCIAS | 25 |

1 INTRODUÇÃO

A complexidade de habitat é a variação de arranjo dos elementos físicos estruturantes que, de algum modo, fornecem suporte aos organismos que vivem em um dado ambiente, sendo considerada como um dos mais importantes preditores da distribuição das espécies (Taniguchi et al., 2003; Thomaz et al., 2008; Cunha et al., 2012). A primeira abordagem sistematizada sobre complexidade de habitat foi realizada por MacArthur & MacArthur (1961), onde observaram que a estruturação física do ambiente fornecida pela disposição de galhos, ramos e folhas em florestas temperadas tinham mais influência significativa sobre as comunidades de aves que, por exemplo, a diversidade de espécies de árvores. Vários estudos posteriores foram realizados, geralmente encontrando o mesmo padrão, locais com maior complexidade de habitat tinham maiores métricas de diversidade de espécies (Tews et al., 2004; Thomaz et al., 2008; Pierre & Kovalenko 2014; Galhardo et al., 2017).

Em sistemas aquáticos de água doce as macrófitas aquáticas oferecem uma ampla variedade de habitats que podem ser colonizados por peixes e invertebrados (bentônicos ou terrestres). Um padrão recorrente encontrado nesses estudos é a maior abundância de indivíduos e riqueza de espécies em locais de maior complexidade estruturante fornecida por essas plantas (Taniguchi et al., 2003; Pelicice et al., 2008; Mormul et al., 2011; Tokeshi & Arakaki 2012; Gallardo et al., 2017). Essas relações poderiam ser explicadas porque as macrófitas fornecem proteção contra a ação de predadores, servindo como fonte de alimentação e sítios de reprodução (Thomaz & Cunha 2010). As macrófitas possuem uma ampla faixa de tipos morfológicos, desde espécies enraizadas ao substrato até aquelas livre-flutuantes (Warfe & Barnuta 2006; Kovalenko et al., 2012), o que fornece maior disponibilidade de habitats que podem ser colonizados pelos organismos associados a essas plantas.

A ordem Odonata possui duas fases distintas, a larval e a adulta, que possuem diferentes requerimentos ecofisiológicos (Corbet 1999), podendo ser influenciadas por fatores estritamente aquáticos ou associados às adjacências desses ambientes. Na interface de ambientes terrestre/aquático as macrófitas são importantes agentes estruturadores para ambas as fases (Iwai et al., 2017). As larvas de Odonata são estritamente aquáticas, geralmente associadas aos componentes abaixo da superfície da água, e um desses componentes são as raízes das macrófitas, que podem ser utilizadas como refúgio contra a predação, bem como fonte de alimentos, uma vez que presas desses organismos também utilizam plantas aquáticas para proteção (McAbendroth et al., 2005; Remsburg & Turner 2009; Iwai et al., 2017). Para os adultos da ordem os componentes das macrófitas acima da superfície da água são os mais importantes (Rensburg & Turner 2009; Iwai et al., 2017), principalmente na realização de atividades envolvendo forrageamento e reprodução. A seleção de habitat realizada pelas fêmeas da ordem, para oviposição por exemplo, pode ser

influenciada pela disposição e tipo de folhas ou caules das macrófitas, do mesmo modo, o comportamento territorialista dos machos na seleção de sítios de forrageamento e acesso às fêmeas também pode ser afetado por esses componentes físicos fornecidos pelas macrófitas (Thomaz & Cunha 2010; Iwai et al., 2017).

A presença de macrófitas aquáticas pode influenciar o estabelecimento e sobrevivência de larvas e adultos de Odonata, agindo como um filtro ambiental, que nesse caso seria um fator físico estrutural que limitaria ou favoreceria a permanência desses organismos nesses sistemas aquáticos. As larvas estariam associadas mais estritamente à estruturação submersa proporcionada pelas macrófitas, proveniente das raízes por exemplo; já os adultos teriam maior associação com os elementos estruturantes das macrófitas acima da superfície da água, como folhas e ramos, importantes como poleiros e sítios de reprodução. Entretanto, ainda é controverso afirmar qual seria o principal filtro agindo sobre ambas as ordens, principalmente porquê existe congruência entre elas, onde os efeitos sofridos por uma acaba por ser levado até a outra.

Considerando isso o objetivo é avaliar o papel da complexidade de habitat proporcionada pelas macrófitas sobre larvas e adultos de Odonata. A hipótese a ser testada é a de que as larvas estarão mais relacionadas aos componentes submersos provenientes das macrófitas (e.g. raízes), e que os adultos terão maior associação com os elementos emersos (e.g. folhas, caules e estolões), partindo dos pressupostos acima citados.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Descrição da área

O estudo foi realizado na Flona de Caxiuanã, no rio Anapu que forma a baía dos Botos (Pará, Brasil) e nos rios Cariatuba e Pracupi, que estão localizados entre os municípios de Portel e Melgaço, nos meses de setembro e outubro de 2017, onde foram amostrados 48 pontos (Figura 01). A baía dos Botos e de Caxiuanã, possuem extensas dimensões, com aproximadamente oito km de largura e 40 km de extensão, a profundidade variando de cinco a 20 metros, com um trecho mais profundo no canal principal (Montag et al., 2013). Segundo a classificação Köppen, a Flona de Caxiuanã tem clima tropical quente e úmido e subtipo climático “Am”. A temperatura varia em torno de 26,7°, com as mínimas próximas a 22° e as máximas próximas a 32°. As temperaturas médias mais baixas e umidade alta ocorrem nos meses de janeiro a março, as mais quentes e menos úmidas ocorrem entre os meses de outubro, novembro e dezembro (Costa et al., 2004). Como a área de estudo se localiza na planície de terras baixas amazônicas, formada pelo represamento dos rios provocado por atividades geológicas provenientes do Holoceno, se caracteriza por ambientes

lacustres conhecidos como “lagos de ria”, com estreito relacionamento entre a vegetação ripária e os sistemas aquáticos (Hida et al., 1999; Behling & Costa 2000; Prudente et al., 2016)

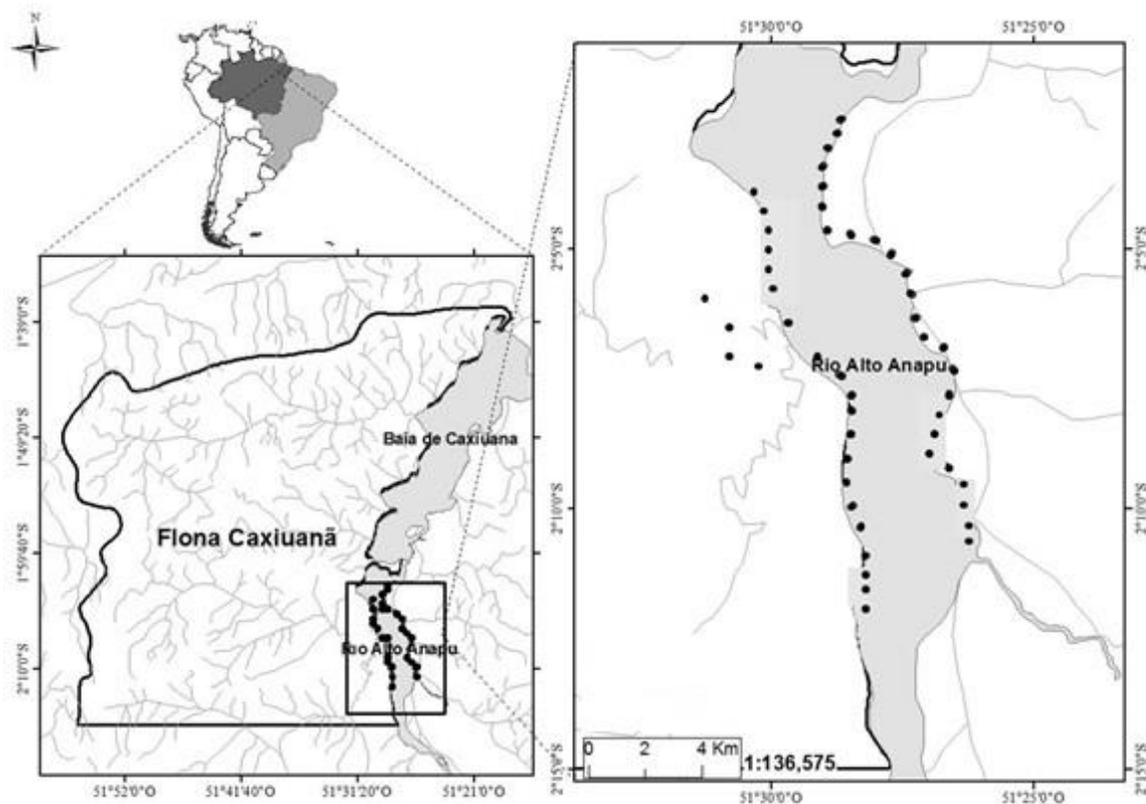


Figura 01. Localização das 48 unidades amostrais de macrófitas aquáticas, localizadas na Flona de Caxiuanã, baía dos Botos (Rio Anapu), Melgaço, Pará, Brasil.

2.2 Amostragem

2.2.1 Medidas de complexidade de macrófitas

Foram selecionados 48 bancos de macrófitas a uma distância mínima de 1000m entre si, buscando garantir a independência entre as amostras. Além disso, essa distância mínima já foi usada em outros estudos para acessar bancos independentes. O acesso a cada banco de macrófitas foi realizado com uma embarcação do tipo “voadeira”, e em cada local foi selecionada uma amostra (Dibble et al., 2009). Foi aplicado o método de medida de complexidade de habitat aéreo proposto por Raizer et al (2001) e Cunha et al (2012), onde um retângulo de 120 x 80cm de tubo PVC foi jogado aleatoriamente no banco, sendo cada retângulo considerado como uma unidade amostral. Em cada amostra de banco de macrófitas foram identificadas as espécies e suas respectivas abundâncias (por porcentagem de cobertura) de macrófitas. Quando a identificação *in loco* não foi possível, uma parte da planta foi retirada para confeccionar uma exsicata da espécie para posterior identificação em laboratório.

A complexidade média vertical emersa (CMVE) foi mensurada pela média do número de vezes que as folhas (pecíolo ou lâmina) tocavam um bastão de PVC de 1m x 1m inserido, por cinco vezes de forma randômica, verticalmente no retângulo na amostra (Figura 02). A complexidade média horizontal emersa (CMHE) também foi mensurada, dada pela média do número de folhas que tocavam o bastão, que nesse caso foi inserido horizontalmente e adjacente à superfície de água no centro do retângulo por duas vezes (Figura 03).



Figura 02. Esquema da mensuração da complexidade média vertical emersa (CMVE) das macrófitas: Um bastão de tubo PVC foi colocado na posição vertical em cinco pontos aleatórios da subamostra, e o número de folhas ou pecíolos que tocaram foi contado.



Figura 03. Esquema de mensuração da complexidade média horizontal emersa (CMHE) das macrófitas. Um bastão de tubo PVC de 1m foi colocado duas vezes em diagonal na subamostra, em forma de X, e o número de folhas ou pecíolos que tocaram foi contado.

Após a realização das medidas de complexidade emersa das macrófitas, foi realizada a coleta com o auxílio de uma armadilha, composta de um retângulo de tubo PVC, de 120cm de largura por 80cm de profundidade, e uma rede de um tecido de algodão e malha de poliéster, com malha de 1mm e altura de 150cm (Figura 04). As raízes foram lavadas e então fotografadas em

contraste com um fundo branco. Apenas as espécies mais abundantes no encontradas na área do estudo, no caso pertencentes ao gênero *Eichhornia* sp., foram analisadas. O procedimento foi necessário para cálculo de complexidade de habitat submerso, proporcionado pelas raízes: as fotos foram processadas no *software ImageJ*, aplicando o método de contagem de pixels, também conhecido como cálculo de dimensão fractal proposto por Sugihara & May (1990). Este método já foi testado e usado em vários trabalhos que abordaram a relação dos invertebrados com as macrófitas (Taniguchi & Tokeshi 2003; McAbendroth et al., 2005; Gallardo et al., 2017). As raízes então foram acondicionadas em sacos plástico, posteriormente em laboratório, foram colocadas em sacos de papel, alocadas em uma estufa de secagem onde, à uma temperatura de 60° C, foram desidratadas. Posteriormente foram pesadas em balança de precisão para obtenção do peso seco, para as análises de biomassa (Pelicice et al., 2008). De acordo com Pelicice et al (2008) a biomassa pode ser usada como preditor de complexidade de habitat, onde macrófitas que fornecem maior quantidade de espaço que pode ser usado por peixes e invertebrados aquáticos, seriam mais complexas, em pequenas escalas. No presente estudo utilizaremos uma regra de três, relacionando a dimensão fractal e biomassa seca obtidas:

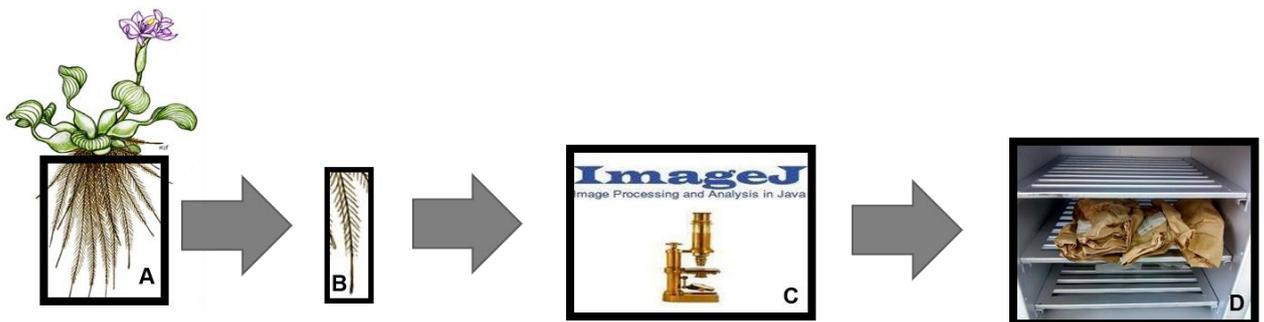


Figura 04. Esquema de realização do cálculo de complexidade submersa de macrófitas, relacionando dimensão fractal e biomassa seca das raízes: a) foi coletada uma amostra maior da raiz da macrófita; b) também foi coletada uma amostra menor da raiz; c) que foi fotografada, em contraste branco/preto para se obter uma foto em formato *tiff*, que posteriormente foi analisada no *software ImageJ*; d) após esse processo, ambas, as amostras maiores e menores, foram desidratadas em uma estufa a uma temperatura de 60°C, por cerca de 36 horas.

2.2.2 Coleta de larvas e adultos de Odonata

Para a coleta das larvas de Odonata nos bancos de macrófitas utilizamos a mesma rede utilizada na coleta de macrófitas. As raízes foram lavadas cuidadosamente para a remoção das larvas, com auxílio de uma peneira de mão, de 18cm de diâmetro e malha de 250 µm, e uma pinça metálica. Posteriormente as larvas foram colocadas em tubos do tipo *falcon*, em álcool a 70% de concentração.

A coleta dos indivíduos adultos foi realizada durante todo o período de permanência em cada banco de macrófitas, compreendendo um esforço médio de aproximadamente 50 minutos. O procedimento foi realizado com puças entomológicas, de 40cm de diâmetro, 65cm de profundidade e cabo de alumínio de 90cm. Os espécimes coletados foram acondicionados em envelopes de papel, e guardados em acetona P.A. (puro para análise). A identificação das larvas foi feita até nível de gênero (Heckman 2008), e a identificação dos adultos até nível de espécie quando possível, utilizando chaves específicas (Garrison et al., 2006; Heckman 2008) e comparação com a coleção de referência do Laboratório de Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Pará. Quando necessário as dúvidas de identificações foram sanadas consultando especialistas.

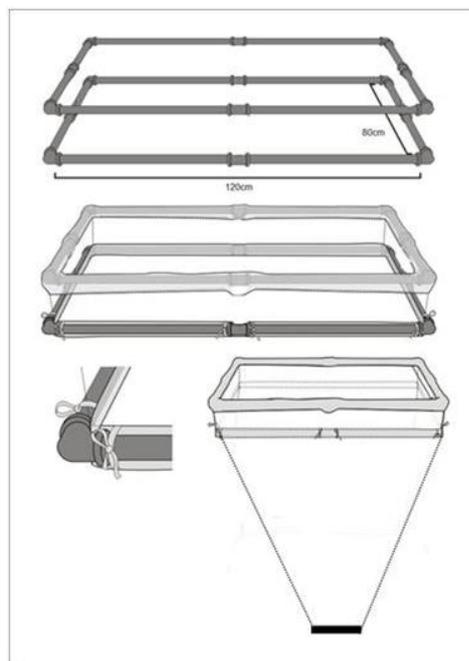


Figura 05. Rede de coleta de amostras de macrófitas e larvas de libélulas em cada unidade amostral (Adaptado de Cunha et al., 2012).

2.2.3 Variáveis ambientais

Nos locais de coleta foram mensuradas nove variáveis físicas e químicas da água, temperatura (°C), pH, condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$), potencial de oxirredução (ORP/mV), oxigênio dissolvido (OD), oxigênio total (%), sólidos totais dissolvidos (TDS), profundidade (cm) e turbidez. Vários trabalhos com Odonata têm verificado que essas variáveis abióticas afetam as assembleias, seja de um ou dos dois estágios de desenvolvimento (larvas ou adultos) (Carvalho & Nessimian 1998; Oliveira Jr. et al., 2015; Monteiro-Júnior et al., 2015; Mendes et al., 2017). A temperatura e turbidez são importantes preditores de diversidade de adultos, uma vez que podem afetar a seleção de locais de oviposição e forrageio (Assis et al., 2004), enquanto para as larvas a turbidez pode afetar a coloração dorsal ou ventral (Carvalho & Nessimian 1998). Todas as variáveis ambientais foram obtidas através de uma sonda multiparâmetro © HORIBA.

2.3 Análise de dados

2.3.1 Variáveis ambientais

Realizamos uma matriz de correlação com os dados ambientais, para tentar diminuir o problema da multicolinearidade entre elas, sendo estabelecido um valor de corte para variáveis com valor ≥ 0.6 quando essa ocorria, sempre sendo selecionada a variável de maior importância para Odonata, baseado em informações de literatura. Posteriormente realizamos uma seleção de modelos por meio do método *forward selection* para verificar qual variável seria retida, com o maior poder de explicação para ambas as fases. Posteriormente realizamos uma análise de componentes principais (PCA) para reduzir a dimensão dos dados ambientais. As variáveis ambientais, que não estavam na mesma escala de medida, foram padronizadas. O critério de seleção do número de eixos utilizado foi o de *Broken-Stick*, onde serão selecionados os eixos cujos autovalores tenham valores superiores aos preditos pelo *Broken-Stick*, onde foi utilizada matriz de correlação (Jackson 1993; Legendre & Legendre 2012). Foram retidos os *loadings* cujas contribuição para formação dos eixos fossem iguais ou maiores do que 85%, assim os eixos selecionados foram utilizados como preditores de variáveis ambientais (proxy), que posteriormente foram utilizados na análise de redundância parcial (pRDA) (Dray et al., 2006).

2.3.2 Variáveis espaciais

Foi realizada uma análise de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM) para representar as relações espaciais entre as unidades amostrais, buscando verificar a existência de autocorrelação espacial (Borcard & Legendre 2002). A análise usa como entrada as coordenadas geográficas resultando em vários eixos ortogonais que podem ser integrados diretamente em modelos de regressão, para avaliar a contribuição dos efeitos do espaço (Paknia & Pfeiffer 2012). As análises de PCNM foram realizadas sobre uma matriz de composição de espécies padronizada. Após a obtenção dos filtros do PCNM foi realizada uma seleção dos melhores eixos através do *forward selection* com um nível de significância $\alpha=0.05$, com 999 randomizações (Paknia & Pfeiffer 2012). Posteriormente, os eixos retidos pelo modelo foram utilizados como preditores espaciais na análise de redundância (pRDA), uma vez que o espaço pode ter importante influência sobre as assembleias de Odonata, mediando sua distribuição (Dray et al., 2006; Brasil et al., 2018).

2.3.3 Composição das assembleias de larvas e adultos

A variação na composição de espécies de larvas e adultos foi avaliada através de uma análise de coordenadas principais (PCoA). Anteriormente a abundância de cada espécie foi transformada ($\text{Log}_{(x+1)}$), para diminuir os problemas causados pelos efeitos dos outliers, e como

matriz de similaridade foi utilizando a distância de *Bray-Curtis*. Como ocorreram larvas em 38 unidades amostrais, e adultos em 37, o número de pontos nos gráficos da PCoA não são iguais. Posteriormente, os eixos com maior proporção de explicação foram retidos como proxy de diversidade (para larvas e adultos de Odonata, e as macrófitas), para serem utilizados na pRDA.

2.3.4 Complexidade de habitat emerso e submerso

Os preditores de complexidade de habitat utilizados foram dimensão fractal associada à biomassa (**DFB**), diversidade de espécies de macrófitas (**DEM**) como preditor foi selecionado o primeiro da PCoA feita para composição de espécies de macrófitas, como proxy de diversidade de espécies; complexidade média vertical emersa (**CMVE**) e complexidade média horizontal submersa (**CMHE**). Para testar as hipóteses sobre os efeitos da complexidade de habitat sobre larvas e adultos foram realizadas regressões múltiplas utilizando a seleção de modelos *forward selection*, onde foram retidos os preditores mais importantes para ambas as fases de vida ($p \leq 0.05$) (Blanchet et al., 2008). Conforme feito para o ambiente e espaço, os preditores de complexidade de habitat foram submetidos à pRDA, para verificar a partição de variância explicada por essa variável.

Todas as análises foram realizadas no ambiente computacional R (Versão 3.4.1) (R Core Team 2017), sendo *vegan* o principal pacote utilizado, juntamente com *permute*, *lattice* e *MASS* (Venables & Ripley 2002; Sarkar 2008; Simpson 2016). Os filtros espaciais obtidos através do pacote PCNM (Legendre et al., 2013), e a seleção dos filtros por meio do pacote *packfor* (Dray & Dufour 2007). Para realizar a pRDA foram utilizados os pacotes *ade4*, *stats* e *packfor* (Bougéard & Dray 2018). O *forward selection* foi realizado também através do pacote *packfor*. As análises estatísticas estão sumarizadas no diagrama da figura 05.

3 RESULTADOS

3.1 Ordenações das variáveis abióticas

A PCA em seus dois primeiros eixos explicou 54.43% da variação encontrada, sendo 32.06% no primeiro eixo e 22.37% no segundo (Gráfico 01 e Tabela 01). As variáveis que mais contribuíram para a formação do primeiro eixo de forma negativa foram condutividade elétrica, temperatura da água e TDS. Para o segundo eixo contribuiu de forma negativa o ORP.

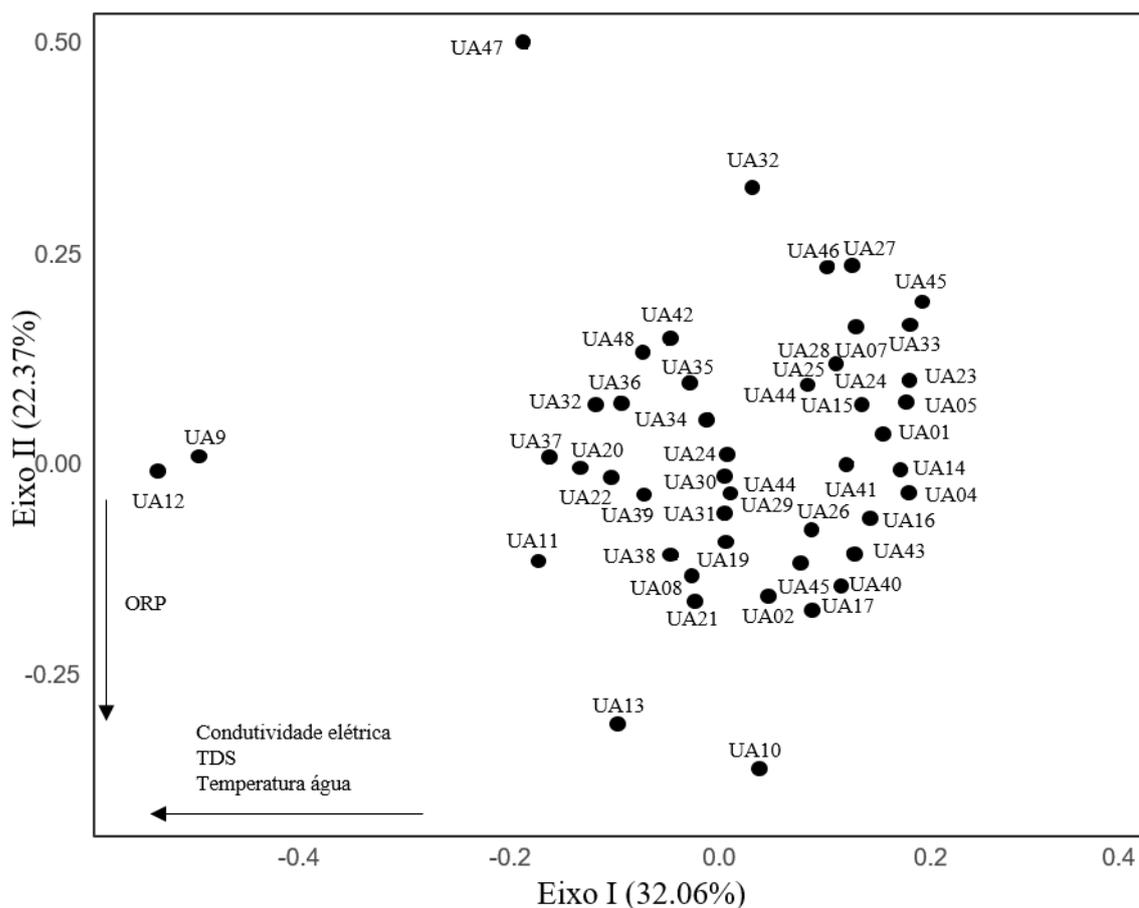


Figura 06. Análise de Componentes Principais (PCA) usando os dois primeiros eixos de explicação retidos pelo critério de *Broken-Stick*, com as variáveis que mais contribuíram para cada um.

Tabela 01. Resultados sumarizados da PCA, com autovalores, porcentagem de explicação e valores do *Broken-Stick*.

| Variáveis | Eixo I | Eixo II |
|----------------------------------|--------|---------|
| Temperatura da água (°C) | -0.729 | -0.52 |
| pH | -0.244 | -0.420 |
| ORP (Potencial de Oxirredução) | -0.111 | -0.811 |
| Conduktividade elétrica (µS/cm) | -0.900 | 0.345 |
| Turbidez (NTU) | -0.351 | -0.624 |
| Oxigênio dissolvido (mg/L) | -0.610 | 0.332 |
| TDS (Sólidos Totais Dissolvidos) | -0.902 | 0.324 |
| Profundidade (cm) | 0.378 | 0.03 |
| Explicação | 35.75% | 22.89% |
| Autovalores | 2.86 | 1.83 |
| Broken-Stick | 2.71 | 1.71 |

3.2 Partição de variância para espaço, ambiente e complexidade de habitat

A partição de variância feita para os preditores espaciais e ambientais não indicou efeitos significativos, sobre ambas as assembleias. A complexidade de habitat teve, para as duas fases de vida, maior poder preditivo, mas com valores de p superiores ao mínimo de significância (0.05). Ao analisar a interação desses preditores afetando Odonata, também não foi verificada influência significativa (valores de p superiores a 0.05).

3.3 Descrição biológica

Foram coletados 98 indivíduos adultos de Odonata, divididos em 13 espécies e três morfótipos. A maioria pertence à subordem Anisoptera, sendo predominante a família Libellulidae. Desses indivíduos 18 fêmeas foram identificadas até o nível de gênero (totalizando sete), e um indivíduo da família Gomphidae e outro do gênero *Argia* (Coenagrionidae; Zygoptera) foram somente morfotipados (Tabela II). Em relação às larvas foram coletados 250 indivíduos, sendo a família Libellulidae e o gênero *Miathyria* os mais predominantes (Tabela II). Onze espécies de macrófitas foram identificadas, juntamente com seis morfótipos, divididos em 12 famílias (Tabela III).

Tabela 02. Abundância total de adultos e larvas de Odonata nos pontos coletados na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará.

| FAMÍLIAS/ESPÉCIES | ABUNDÂNCIA POR FASE DE VIDA | |
|---|-----------------------------|--------|
| | Larva | Adulto |
| LIBELLULIDAE | - | 4 |
| <i>Erythemis peruviana</i> (Rambur, 1842) | | 4 |
| <i>Erythemis haematogastra</i> (Burmeister, 1839) | | 1 |
| <i>Erythemis</i> spp. | 21 | - |
| <i>Miathyria marcella</i> (Selys in Sagra, 1857) | | 19 |
| <i>Miathyria</i> spp. | 172 | 3 |
| <i>Brachymesia herbida</i> (Gundlach, 1889) | | 24 |
| <i>Brachymesia</i> spp. | | 3 |
| <i>Diastatops obscura</i> (Fabricius, 1775) | | 14 |
| <i>Diastatops</i> spp. | 9 | 2 |
| <i>Planiplax Arachne</i> (Ris, 1912) | | 7 |
| <i>Planiplax machadoi</i> Santos, 1949 | | 1 |
| <i>Planiplax</i> spp. | 2 | |
| <i>Tauriphila argo</i> (Hagen, 1896) | | 3 |
| <i>Tauriphila risi</i> (Martin, 1896) | | 5 |

| | | |
|---|----|---|
| <i>Tauriphila</i> spp. | 14 | 1 |
| <i>Nephepeltia flavifrons</i> (Kasch, 1889) | | 1 |
| <i>Nephepeltia</i> spp. | 2 | |
| <i>Micrathyria</i> spp. | 8 | 3 |
| <i>Argyrothemis</i> spp. | | 1 |
| GOMPHIDAE | | |
| <i>Gomphidae</i> sp1 | | 1 |
| COENAGRIONIDAE | | |
| <i>Argia</i> sp.1 | | 1 |

Tabela 03. Lista das espécies de macrófitas coletadas na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará.

| FAMÍLIA | GÊNERO | ESPÉCIE |
|-------------------------|-----------------------|--|
| Poaceae | <i>Panicum</i> (L.) | <i>Panicum</i> spp. |
| | <i>Paspalum</i> (L.) | <i>Paspalum</i> spp. |
| Cyperaceae | <i>Oxycarium</i> | <i>Oxycarium cubense</i> (Poepp. & Kunth) |
| Araceae | <i>Pistia</i> | <i>Pistia stratiotes</i> (L.) |
| Salviniaceae | <i>Salvinia</i> | <i>Salvinia auriculata</i> (Aubl) |
| | | <i>Salvinia biloba</i> (Raddi) |
| | | <i>Salvinia mínima</i> (Baker) |
| Ponteridaceae | <i>Eichhornia</i> | <i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) |
| | | <i>Eichhornia azurea</i> (Sw.) Kunth |
| Hydrocharitaceae | <i>Limnobium</i> | <i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl.) |
| Azollaceae | <i>Azolla</i> | <i>Azolla</i> spp. |
| Fabaceae | <i>Vigna</i> | <i>Vigna</i> spp. |
| Ceratophyllaceae | <i>Cerathophyllum</i> | <i>Cerathophyllum</i> spp. |
| Nymphaeaceae | <i>Nymphaea</i> | <i>Nymphaea amazonum</i> (Mart. & Zucc.) |
| Cabombaceae | <i>Cambomba</i> | <i>Cabomba furcata</i> (Shult. & Shult. F.) |
| Onagraceae | <i>Ludwigia</i> | <i>Ludwigia helminthoriza</i> (Mart.) |
| | | <i>Ludwigia</i> sp.1 |
| | | <i>Ludwigia</i> sp. 2 |

Ao avaliar a variação da composição de espécies entre as amostras, a PCoA aplicada à composição de espécies dos adultos explicou 51.08% da variação encontrada, sendo que o primeiro eixo explicou 28.97% e o segundo 22.11%. Não ocorreu a formação de grupos na distribuição das espécies de adultos de Odonatas entre as unidades amostrais (Figura 07). A PCoA aplicada às larvas explicou 48.33% da variação encontrada, onde 29.79% foi explicada pelo primeiro eixo e 18.54% pelo segundo. Similarmente aos adultos, não houve formação de agrupamento das unidades amostrais (Figura 08).

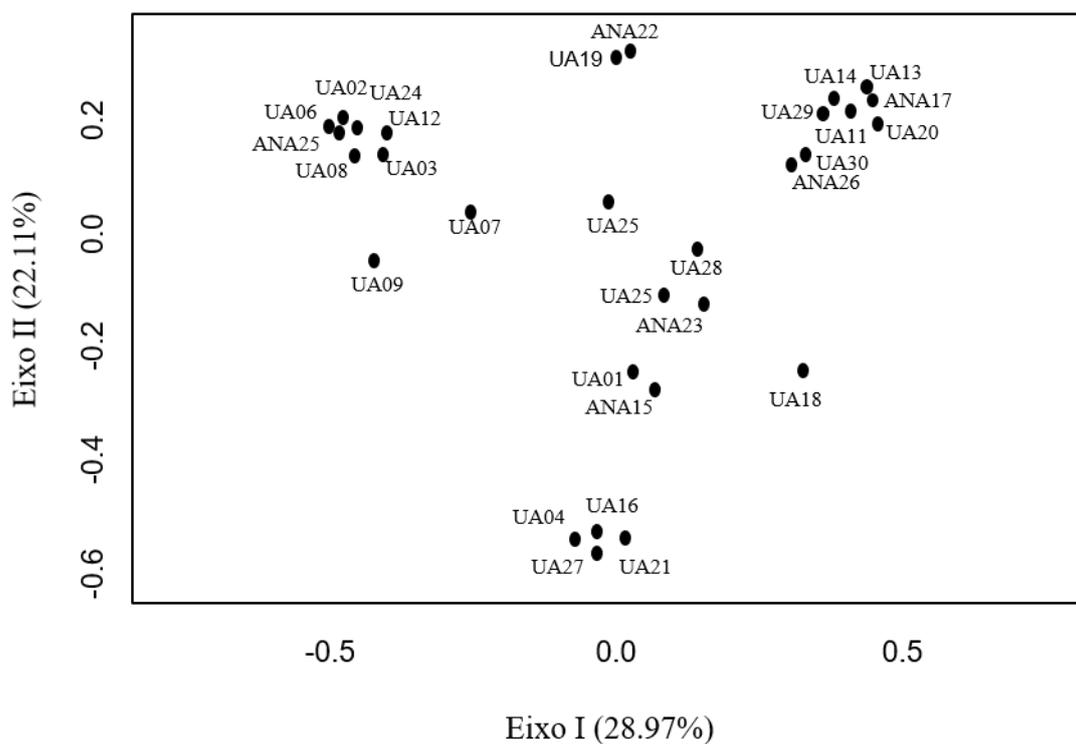


Figura 07. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) com a composição de adultos de Odonata nas unidades amostrais.

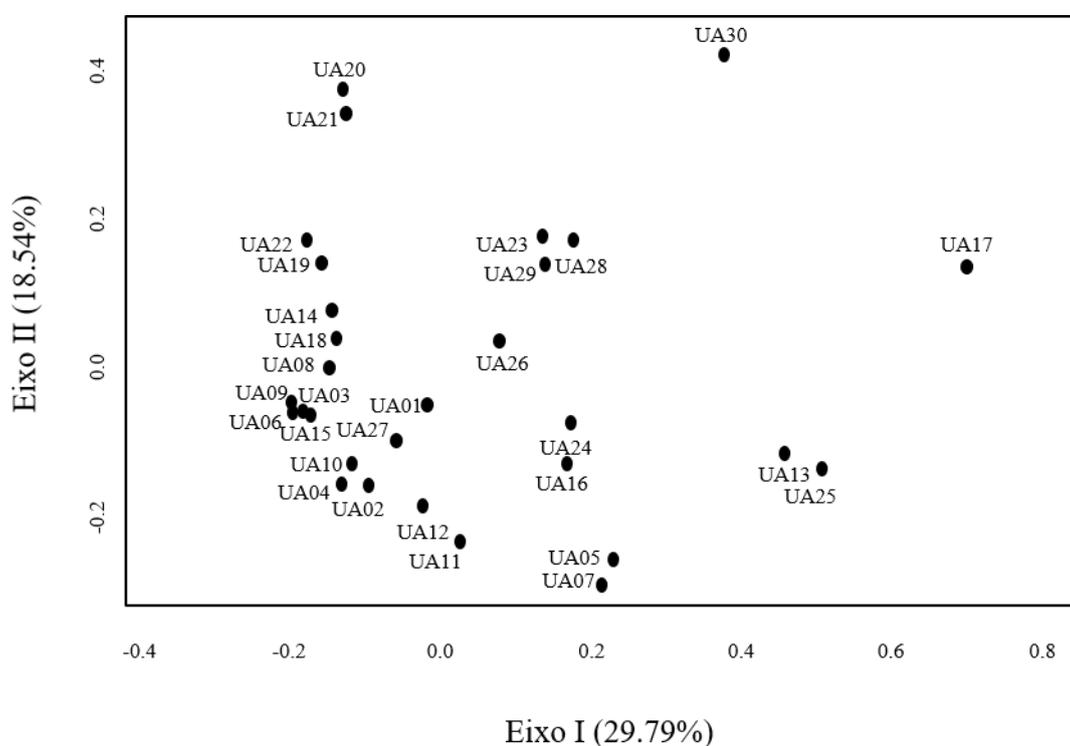


Figura 08. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) com a composição de larvas de Odonata entre as unidades amostrais.

3.4 Seleção de modelos forward selection para testar hipótese

As análises de regressão linear indicaram que o preditor de complexidade emersa **CMVE** e o preditor de complexidade submersa **DFB** foram os principais fatores influenciando as larvas de Odonata ($R^2=0.11$; $p=0.01$, e $R^2=0.14$; $p<0.01$, respectivamente). Por outro lado, a análise indicou que a diversidade de espécies de macrófitas **DEM** foi o principal preditor de complexidade de habitat a influenciar a assembleia dos adultos de Odonata ($R^2=0.09$; $p=0.02$).

4 DISCUSSÃO

A hipótese de que a complexidade de habitat agiria de maneiras distintas sobre duas fases foi parcialmente corroborada, uma vez que o preditor de complexidade submersa **DFB** foi importante para as larvas, juntamente com a complexidade de habitat emerso **CMVE**. Por outro lado, a complexidade emersa não foi importante para os adultos, não corroborando parte da hipótese. Somente a diversidade de espécies de macrófitas **DEM** foi importante para essa fase.

A variação nas arquiteturas das raízes, bem como os espaços disponíveis para a colonização, são algumas das variáveis que podem influenciar no modo como as larvas de Odonata farão uso desses recursos (Dibble et al., 2009). Estudos prévios já verificaram que gêneros de larvas de Odonata, encontrados no presente estudo, como *Miathyria* spp., possuem forte associação com macrófitas dos gêneros *Eichhornia* spp., que teve a maior abundância entre as unidades amostrais (Dunkle 2000). As raízes das macrófitas podem prover para as larvas de Odonata refúgio contra predação, favorecendo suas chances de se estabelecer e sobreviver no ambiente até alcançar a fase adulta (Lombardo 1997; Remsburg & Turner 2009). Outro efeito que esses elementos estruturantes podem exercer está relacionado à disponibilidade de recursos alimentares (McAbendroth et al., 2005; Pelicice et al., 2008), como as larvas de Odonata podem preda outros invertebrados e até algumas espécies de peixes, que também utilizam as macrófitas como refúgio, ambientes complexos tenderiam a prover mais itens alimentares (Warfe & Barmuta 2004; Walker et al., 2013). O resultado encontrado no presente estudo relacionando a complexidade emersa à maior diversidade de larvas de Odonata corrobora estudos prévios, que indicaram alta relação entre ambientes mais complexos a maior diversidade de invertebrados e de outros organismos aquáticos como peixes (McAbendroth et al., 2005; Thomaz et al., 2008; Galhardo et al., 2017; Dias et al., 2017).

Comportamentos realizados pelos adultos de Odonata, como os relacionados à reprodução, forrageamento e defesa de território podem afetar a sobrevivência e estabelecimento das larvas (Corbet et al., 1999; Valente-Neto et al., 2015), tendo em vista a congruência que existe entre ambas as fases (Iwai et al., 2017; Mendes et al., 2017). O preditor de complexidade emersa **CMVE** foi retido no modelo de regressão linear como importante para a fase larval, contrariando a hipótese

que predizia o contrário. Uma das explicações seria o comportamento de oviposição das fêmeas, onde elas selecionam os locais mais adequados para que a prole se desenvolva e alcance a fase adulta (Lombardo 1997; Remsburg & Turner 2009). Como os locais mais complexos tendem a possuir uma ampla faixa de condições físicas que podem favorecer o estabelecimento de mais espécies de Odonata, esses ambientes seriam os mais selecionados. Outro comportamento realizado pelos adultos e que pode influenciar a fase larval é o territorialista (Valente-Neto et al., 2015), nesse caso feito pelos machos, visando principalmente encontrar e defender locais que facilitem seu acesso às fêmeas.

A presença de diferentes tipos de arquiteturas provenientes das macrófitas, o que inclui seus diferentes tipos morfológicos, é muito importante para os adultos de Odonata, porque amplia a disponibilidade de locais para colonização (Rensburg & Turner 2009; Iwai et al., 2017). As folhas de *Eichhornia* spp. são obovadas e mais curtas, provendo um tipo específico de arquitetura, diferente de *Oxycarium* spp. que possui folhas mais longas, e tais características podem influenciar a seleção de sítios de reprodução por parte dos adultos (Corbet 1999; Iwai et al., 2017). É importante acrescentar que a variável de complexidade **DEM** (diversidade de espécies de macrófitas) pode ter relação com a variável **CMVE**, retida para as larvas, uma vez que ambientes com mais diversidade de espécies de macrófitas tendem a fornecer maior número de locais a serem utilizados como poleiros e sítios de reprodução e oviposição pelos adultos. Desse modo, a congruência existente entre as fases de vida de Odonata pode ser uma explicação plausível para o cenário encontrado, onde preditores similares (**DEM** e **CMVE**) poderiam afetar adultos e larvas.

Nossos resultados diferiram em parte do trabalho seminal feito por MacArthur & MacArthur (1961), uma vez que o estudo desses autores encontrou somente a estruturação física da floresta temperada influenciando significativamente a assembleia de aves, sem efeitos significativos da diversidade de espécies de plantas. Já no presente estudo, além da influência significativa do arranjo físico do ambiente, também foi verificado o efeito da diversidade de espécies de macrófitas, indicando que para o organismo modelo, no caso ambas as fases de Odonata, esses dois preditores desempenham um importante papel na sua distribuição e estabelecimento em sistemas aquáticos.

Uma das abordagens futuras que poderiam refinar nossos resultados estão as medidas de **DFB**, **CMVE** e **CMVE** utilizando todas as espécies encontradas na amostra, o que aumentaria o poder de explicação da complexidade de habitat submerso das macrófitas, e já existem estudos prévios que avaliaram a biomassa e a dimensão fractal das raízes separadamente (Pellicice et al., 2008; Dibble et al., 2009; Mormul et al., 2011; St. Pierre & Kovalenko 2014), mas nunca em conjunto como uma única variável preditora. Outro ponto, que merece ser inserido em estudos futuros é avaliar se existe algum padrão de ocorrência específico entre espécies de Odonata com espécies de Macrófita, uma vez que algumas espécies utilizam o interior das folhas ou caules da

macrófita para inserirem seus ovos. Assim, nosso estudo fornece uma abordagem holística de como as macrófitas podem influenciar as assembleias de adultos e larvas de Odonata, com a complexidade de habitat de suas partes emersas e submersas, e como elas podem funcionar como filtros ambientais influenciando a distribuição desses organismos.

AGRADECIMENTOS

Somos gratos à ajuda logística e financeira do Conselho Nacional de Desenvolvimento da Pesquisa (CNPq) via edital universal 461032/2014-7, à Fundação Amazônia Paraense de Amparo a Estudos e Pesquisas (FAPESPA) via edital de apoio a doutores recém-contratados (FAPESPA/ICAAF) 10/2016. Também somos gratos à equipe presente na Estação Científica Ferreira Penna (ECFPn), na floresta nacional de Caxiuanã, ao auxiliar nas atividades de campo Seu Mó pela inestimável ajuda prestada ao desenvolvimento do estudo. À equipe do Laboratório de Ecologia e Conservação (LABECO) por todo o apoio antes, durante e após as atividades de campo. Agradecimentos também ao MSc. Fernando Geraldo Carvalho pelo auxílio na identificação dos adultos de Odonata, à Rute Souza pela identificação das larvas, e à MSc. Nayara Louback Franco e Ana Luíza Fares pela identificação em campo e no laboratório das espécies de macrófitas.

5 REFERÊNCIAS

ASSIS, J.C.F.; CARVALHO, A.L.; NESSIMIAN, J.G. Composição e preferência por microhabitats de larvas de Odonata (Insecta) em um trecho de baixada do Rio Ubatiba, Maricá-RJ, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 48(2): 273-282. 2004.

BEHLING, H.; COSTA, M. L. Holocene Environmental Changes from the Rio Curua ´ Record in the Caxiuanã ~ Region , Eastern Amazon Basin. *Quaternary Research* 377: 369-377. Doi: 10.1006/qres.1999.2117. 2000.

BRASIL, L.S.; VIEIRA, T. B.; OLIVEIRA-JUNIOR, J. M. B.; DIAS-SILVA, K.; JUEN, L. Elements of metacommunity structure in Amazonian Zygoptera among streams under different spatial scales and environmental condition. *Ecology and Evolution* 7 (9): 3190-3200. Doi: 10.1002/ece3.2849. 2017.

BRASIL, L.S.; CALVÃO, L.B.; CARVALHO, F.G.; MONTEIRO-JÚNIOR, C.S.; DIAS-SILVA, K.; JUEN, L. Spatial, biogeographic and environmental predictors of diversity in Amazonian Zygoptera. *Insect Conservation and Diversity* 11: 174-184. Doi: 10.1111/icad.12262. 2018.

BLANCHET, G.; LEGENDRE, P.; BORCARD, D. Forward selection of spatial explanatory variables. *Ecology* 89 (9): 2623–2632. Doi: 10.1890/07-0986.1. 2008.

BORCARD, D.; LEGENDRE, P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 51-68. 2002.

BOUGEARD, S; DRAY, S. “Supervised Multiblock Analysis in R with the ade4 Package.” *Journal of Statistical Software*, *86*(1), pp. 1-17. doi: 10.18637/jss.v086.i01 (URL: <http://doi.org/10.18637/jss.v086.i01>). 2018.

BURNHAM, K.P.; ANDERSON, D.R. Model selection and multimodel inference: a practical information –theoretic approach. Springer, New York. 2002.

CALVÃO, L. B.; NOGUEIRA, D.S.; MONTAG, L.F.A.; LOPES, M. A.; JUEN, L. Are Odonata communities impacted by conventional or reduced impact logging? *Forest Ecology and Management* 382: 143-150. Doi: 10.1016/j.foreco.2016.10.013. 2016.

CARVALHO, A.L.; NESSIMIAN, J.L. Odonata do Estado do Rio de Janeiro, Brasil: Hábitats e hábitos das larvas, p. 3-28. In: Nessimian, J.L.; Carvalho, A.L. (Eds.). *Ecologia de Insetos Aquáticos*. Rio de Janeiro. Séries Oecologia Brasiliensis PPGEUFRJ, 309p. 1998.

COSTA, R.F. et al. Projeto LBA/ Esecafloor em Caxiuanã: características, atividades e resultados. Disponível em: http://www.museu-goeldi.br/semicax/CCTE_005.pdf. Acesso

CORBET, P.S. *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*. Ithaca: Comstock Publ. Assoc., 829 p. 1999.

CORBET, P.S.; MAY, M.L. International Journal of Odonatology Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology* 11 (2): 37-41. Doi: 10.1080/13887890.2008.9748320. 2008.

CUNHA, E.R.; THOMAZ, S.M.; MORMUL, R.P.; CAFOFO, E.G.; BONALDO, A.B. Macrophyte structural complexity influences spider assemblage attributes in wetlands. *Wetlands* 32:369–377. Doi: 10.1007/s13157-012-0272-1. 2012.

DIAS, R.M.; SILVA, J.C.B.; GOMES, L.C.; AGOSTINHO, A.A. Effects of macrophyte complexity and hydrometric level on fish assemblages in a Neotropical floodplain. *Environmental Biology of Fishes* DOI 10.1007/s10641-017-0597-y. 2017.

DIBBLE, E.D.; THOMAZ, S.M. Use of fractal dimension to assess habitat complexity and its influence on dominant invertebrates inhabiting tropical and temperate macrophytes. *Journal of Freshwater Ecology* 24: 93-102. Doi: 10.1080/02705060.2009.9664269. 2009.

DRAY, S.; LEGENDRE, P.; PERES-NETO, P.R. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 6: 483-493. Doi: 10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015. 2006.

DRAY, S.; DUFOUR, A. "The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists." *Journal of Statistical Software*, *22*(4), pp. 1-20. doi: 10.18637/jss.v022.i04 (URL: <http://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>). 2007.

DIBBLE, E.D.; THOMAZ, S.M.; PADIAL, A.A. Spatial Complexity Measured at a multi scale in Three Aquatic Plant Species. *Journal of Freshwater Ecology*, Volume 21, Number 2. Doi: 10.1590/S1516-89132006000400010. 2006.

DUNKLE, S.W. *Dragonflies through binoculars: A field guide to dragonflies of North America*. Oxford University Press, New York, 266 pp. 2000.

GALLARDO, L.I.; ROMINA, P.C.; PORCEL, E.A.; POI, A.S.G. Does the effect of aquatic plant types on invertebrate assemblages change across seasons in a subtropical wetland? *Limnetica*, 36 (1): 87-98. Doi: 10.23818/limn.36.07. 2017.

GARRISON, R.W.; VON ELLENRIEDER, N.; LOULTON, J.A. *Dragonfly genera of the new world: an illustrated and annotated key to the Anisoptera*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, 368p.2006.

HECKMAN, C. *Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata – Zygoptera*. Springer Science, Olympia, WA, 692p. 2008.

HUTCHINSON, G.E.; MACARTHUR, R.H. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *Amer. Nat.* 93: 117-125. 1959.

HEINO, J. Concordance of species richness patterns among multiple freshwater taxa: A regional perspective. *Biodiversity and Conservation* 11: 137-147. Doi: 10.1023/A. 2002.

HIDA, N.; MAIA, J.G.; HIRAOKA, M.; SHIMM, O.; NOBUAKI, M. River water level changes of the Amazon Estuary: at Breves, Caxiuanã and Abaetetuba. *Manaus'99 - Hydrological and geochemical processes in large scale river basins*, 1-9. 1999

IWAI, N.; AKASAKA, M.; KADOYA, T.; ISHIDA, S.; AOKI, T.; HIGUCHI, S.; TAKAMURA, N. Examination of the link between life stages uncovered the mechanisms by which habitat characteristics affect odonates. *Ecosphere* 8(9):e01930. 10.1002/ecs2.1930. 2017.

JACKSON, D. Stopping Rules in Principal Components Analysis: A Comparison of Heuristical and Statistical Approaches. *Ecology* 74 (8): 2204-2214. 1993.

JUEN, L.; DE MARCO, P.J. Odonate Assemblage Structure in Relation to Basin and Aquatic Habitat Structure in Pantanal Wetlands. *Hydrobiologia* (The Hague. Print) 579: 125-134, Doi: 10.1007/s10750-006-0395-6. 2007.

JUEN, L.; DE MARCO-JÚNIOR, P. 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 Diversity*. 4, 265–74. Doi: 10.1111/j.1752-4598.2010.00130.x. 2011.

JUEN, L.; DE MARCO-JÚNIOR, P. Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses for biogeographical patterns. *Biodiversity Conservation* 21, 3507–21. 2012.

JUEN, L.; OLIVEIRA-JÚNIOR, J.M.B.; SHIMANO, Y.; MENDES, T.P.; CABETTE, H.S.R. Composição e riqueza de Odonata (Insecta) em riachos com diferentes níveis de conservação em um ecótono Cerrado-Floresta Amazônica. *Acta Amazonica* 44(2): 223 – 234. 2014.

KOVALENKO, K.E.; THOMAZ, S.M.; WARFE, D.M. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685:1–17. Doi: 10.1007/s10750-011-0832-z. 2012.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. F. Numerical Ecology, 24. P. Legendre, kidlington, UK. 2012.

Legendre, P.; Borcard, D.; Blanchet, F.G.; Dray, S. PCNM: MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses. R package version 2.1-2/r109. <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>. 2013.

LISBOA, P.L.B.; SILVA, A.S.L.; ALMEIDA, S.S. Florística e estrutura dos ambientes. In: LISBOA, P.L.B. (Org.) *Caxiuanã*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 446 p. 1997.

LISBOA, R.C.L.; NAZARÉ, J.M.M. Sematophyllaceae (Bryophyta) – Novas edições. In: LISBOA, P.L.B. (ORG.). *Caxiuanã: populações, meio físico e diversidade biológica*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, p. 389-397. 2002.

LOMBARDO, P. Predation by Enallagma nymphs (Odonata , Zygoptera) under different conditions of spatial heterogeneity. *Hydrobiologia* 356: 1-9. 1997.

MACARTHUR , R.H; MACARTHUR, J.W. On bird species diversity. *Ecology* 42:594–598. 1961.

MAY, M.L. Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs* 46: 1-32. 1976

MCABENDROTH, L.; RAMSAY, P.M.; FOGGO, A.; RUNDLE, S.D.; BILTON, D.T. Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos*, 111: 279–290. Doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13804.x. 2005.

MENDES, T.P.; CABETTE, H.S.R.; JUEN, L. Setting boundaries: Environmental and spatial effects on Odonata larvae distribution (Insecta). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* (2015) 87(1):239-248. Doi: 10.1590/0001-3765201520130477. 2015.

MENDES, T. P.; OLIVEIRA-JUNIOR, J. M.B.; CABETTE, H. S.R.; BATISTA, J. D.; JUEN, L. Congruence and the Biomonitoring of Aquatic Ecosystems: Are Odonate Larvae or Adults the Most Effective for the Evaluation of Impacts. *Neotropical Entomology* 46 (6): 631-641. Doi: 10.1007/s13744-017-0503-5. 2017.

MENDES, T. P.; ANDRADE, A.L.; CABETTE, H. S.R.; JUEN, L. How Does Environmental Variation Affect the Distribution of Dragonfly Larvae (Odonata) in the Amazon-Cerrado Transition Zone in Central Brazil? *Neotropical Entomology* 47 (1): 37-45. Doi: 10.1007/s13744-017-0506-2. 2018.

MONTAG, L. F. A.; FREITAS, T. M. S.; BENONE, N. L.; FERREIRA, C. P.; WOSIACKI, W. B.; BARTHEM, R. B. Ecologia de peixes em um “quase-lago” da Amazônia Oriental. In: Pedro Luís Braga Lisboa (org.). *Caxiuanã: Paraíso ainda preservado*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi. 656p. ISBN: 978-85-61377-69-4. 2013.

MONTEIRO-JÚNIOR, C.S.; JUEN, L.; HAMADA, N. Analysis of urban impacts on aquatic habitats in the central Amazon: adult odonates as bioindicators of environmental quality. *Ecol Ind* 48:303–311. Doi: 10.1016/j.ecolind.2014.08.021. 2015.

MORMUL, R.P.; THOMAZ, S.M.; TAKEDA, A.M.; BEHREND, R.D. Structural Complexity and Distance from Source Habitat Determine Invertebrate Abundance and Diversity. *Biotropica* 43 (6): 738-745. Doi: 10.1111/j.1744-7429.2011.00762.x. 2011.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F.G.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; O'HARA, R.B.; SIMPSON, G.L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M.H.H.; WAGNER, H. R package version 1.17-6. 2011.

OLIVEIRA-JÚNIOR, J.M.B.; SHIMANO, Y.; GARDNER, T.A.; HUGHES, R.M.; DE MARCO-JÚNIOR, P.; JUEN, L. Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Austral Ecology* doi:10.1111/aec.12242. 2015.

PAKNIA, O.; PFEIFFER, M. Productivity alone does not explain species richness of ants - An example from Central Persian deserts. *Journal of Arid Environments* 85: 86-92. Doi: 10.1016/j.jaridenv.2012.06.008. 2012.

PELICICE, F.M.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A. Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. *Neotropical Ichthyology*, 6(4):543-550. Doi: 10.1590/S1679-62252008000400001. 2008.

PERES-NETO, P. R.; LEGENDRE, P.; DRAY, S.; BORCARD, D. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87 (10): 2614-2625. Doi: 10.2307/20069271. 2006.

PETTIT, N.E.; WARD, D.P.; ADAME, M.F.; VALDEZ, D.; BUNN, S.E. Influence of aquatic plant architecture on epiphyte biomass on a tropical river floodplain. *Aquatic Botany* 129: 35-43. Doi: 10.1016/j.aquabot.2015.12.001. 2016.

PRUDENTE, B. S.; CARNEIRO-MARINHO, P.; VALENTE, R. M.; MONTAG, L. F. A. Feeding ecology of *Serrasalmus gouldingi* (Characiformes : Serrasalminae) in the lower Anapu River region, Eastern Amazon, Brazil. *Acta Amazonica* 46 (3): 259-270. Doi: /10.1590/1809-4392201600123 Feeding. 2016.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>. 2017.

RAIZER, J.; AMARAL, M.E.C. Does the structural complexity of aquatic macrophytes explain the diversity of associated spider assemblages? *J Arachnol.* 29:227–237. Doi: 10.1636/0161-8202(2001)029[0227:DTSCOA]2.0.CO;2. 2001.

REMSBURG, A.J.; TURNER, M.G. Aquatic and terrestrial drivers of dragonfly (Odonata) assemblages within and among north-temperate lakes. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 28(1):44–56. 2009. Doi: 10.1899/08-004.1. 2009.

Sarkar, D. *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. Springer, New York. ISBN 978-0-387-75968-5. 2008.

SIMPSON, G. L. *permut*: Functions for Generating Restricted Permutations of Data. R package version 0.9-4. <https://CRAN.R-project.org/package=permut>. 2016.

ST. PIERRE, J.I.; KOVALENKO, K.E. Effect of habitat complexity attributes on species richness. *Ecosphere* 5 (2): 22. Doi: 10.1890/ES13-00323.1. 2014.

STOKS, R.; CÓRDOBA-AGUILLAR, A. Evolutionary Ecology of Odonata: A Complex Life Cycle Perspective. *Annual Reviews Entomology* 57: 249-267. Doi: 10.1146/annurev-ento-120710-100557. 2012.

SUGIHARA, G.; MAY, R.M. Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 5, 79–86. 1990.

TANIGUCHI, H.; NAKANO, S.; TOKESHI, M. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48, 718–728. Doi: 10.1046/j.1365-2427.2003.01047.x. 2003.

TANIGUCHI, H.; TOKESHI, M. Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshwater Biology* 49: 1164–1178. Doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01257.x. 2004.

TEWS, J.; BROSE, U.; GRIMM, V.; TIELBÖRGER, K.; WICHMANN, M.C.; SCHWAGER, M.; JELTSCH, F. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31, 79–92. Doi: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x. 2004.

TOKESHI, M.; ARAKAKI, S. Habitat complexity in aquatic systems: Fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685 (1): 27-47. Doi: 10.1007/s10750-011-0832-z. Doi: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x. 2012.

THOMAZ, S.M.; DIBBLE, E.D.; EVANGELISTA, L.R.; HIGUTI, J.; BINI, L.M. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53: 358–367. Doi: 10.1111/j.1365-2427.2007.01898.x. 2008.

THOMAZ, S.M.; CUNHA, E.R. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22 (2): 218-236. Doi: 10.4322/actalb.02202011. 2010.

VALENTE-NETO, F.; ROQUE, F. O.; RODRIGUES, M.E.; JUEN, L.; SWAN, C.M. Toward a practical use of Neotropical odonates as bioindicators: Testing congruence across taxonomic resolution and life stages. *Ecological Indicators* 61: 952-959. Doi: 10.1016/j.ecolind.2015.10.052. 2015.

VENABLES, W. N.; RIPLEY, B. D. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0. 2002.

WALKER, P. D.; WIJNHOFEN, S.; VAN DER VELDE, G. Macrophyte presence and growth form influence macroinvertebrate community structure. *Aquatic Botany* 104: 80-87. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.09.003>. 2013.

WARFE, D. M.; BARMUTA, L. A. Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte Community. *Oecologia* 150: 141-154. Doi: 10.1007/s00442-006-0505-1. 2006.