



Embrapa
Amazônia Oriental



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ – UFPA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

RAFAEL COSTA BASTOS

Respostas ecológicas de espécies de Odonata (Insecta) a um gradiente de múltiplos usos do solo na Amazônia Oriental

Belém
2020

RAFAEL COSTA BASTOS

Respostas ecológicas de espécies de Odonata (Insecta) a um gradiente de múltiplos usos do solo 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 parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia. Área de concentração: Ecologia. Linha de Pesquisa: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas.

Orientador: Dr. José Max Barbosa de Oliveira Junior
Coorientador: Dr. Leandro Schlemmer Brasil

Belém
2020

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)

B327r Bastos, Rafael Costa
Respostas ecológicas de espécies de Odonata (Insecta) a um
gradiente de múltiplos usos do solo na Amazônia Oriental / Rafael
Costa Bastos. — 2020.
43 f. : il. color.

Orientador(a): Prof. Dr. José Max Barbosa de Oliveira Junior
Coorientador(a): Prof. Dr. Leandro Schlemmer Brasil
Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em
Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do
Pará, Belém, 2020.

1. Libelulas. 2. classes latentes. 3. história evolutiva. 4.
padrão de resposta. 5. similaridade morfológica. I. Título.

CDD 577

RAFAEL COSTA BASTOS

Respostas ecológicas de espécies de Odonata (Insecta) a um gradiente de múltiplos usos do solo 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 parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia pela Comissão de Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA:

Prof. Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos (Membro interno e participou da qualificação)
Universidade Federal do Pará

Prof. Dra. Lenize Batista Calvão (Participou da qualificação)
Universidade Federal do Pará

Prof. Dra. Marina Schmidt Dalzochio
Universidade do Vale do Taquari

Prof. Dr. Ricardo Koroiva
Universidade Federal da Paraíba

Prof. Dr. Fabio de Oliveira Roque
Universidade Federal do Mato Grosso do Sul

Aprovada em: 04 de março de 2020

Local da apresentação pública: SAT 01 – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém.

Dedico esse trabalho a minha família, meus amigos e demais pessoas que contribuíram, direta e/ou indiretamente, para o meu crescimento pessoal e profissional até aqui.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, por sempre me dar o sustento espiritual e emocional, necessários, para superar todas as intempéries da vida ao longo de minha caminhada acadêmica.

A minha família por todo o suporte, apoio e paciência durante o tempo que estive longe de casa. Especialmente à Rozana Bastos, pela parceria, cumplicidade e por sonhar comigo os meus sonhos.

À Universidade Federal do Pará (UFPA) e à Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), pela oportunidade de aperfeiçoamento profissional.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia (PPGECO) e professores deste, que me proporcionaram tanto conhecimento. Cada ensinamento e vivência foram fundamentais para o meu crescimento profissional.

À empresa Hydro Alunorte, parceira da UFPA, pela bolsa de estudos durante a primeira metade do mestrado. À Coordenação de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos, durante a segunda metade do mestrado. Isso foi, sem dúvida, uma *conditio sine qua non* para que eu pudesse iniciar e concluir o mestrado.

Aos professores e amigos Leandro Juen e Leandro Brasil, pela parceria, paciência, confiança e por sempre acreditarem em meu potencial. O suporte de vocês foi fundamental para o meu crescimento profissional e pessoal.

Ao meu orientador José Max e coorientadores Leandro Brasil e Leandro Juen, pelos ensinamentos e pela paciência, ao longo do desenvolvimento de minha dissertação.

Aos integrantes do projeto Rede Amazônia Sustentável (RAS) que trabalharam (coordenação, campo e laboratório) na construção do banco de dados usado neste estudo.

Aos nossos colaboradores Jos Barlow e Gareth Lenox, da Universidade de Lancaster, Reino Unido, pelo valioso auxílio na análise de dados. Aos taxonomistas que auxiliaram na confirmação da identificação das espécies.

Aos professores Fabrício Teresa, Roger Mormul, Fabiana Schneck e Natália Mundin pelas valiosas contribuições que deram a minha dissertação durante o Seminário do PPGECO.

A minha turma de mestrado: Lídia Brasil, Daniele Ramos, Carolina Espinosa, Amauri Junglos, Hailin Calderon e Alexandre Siqueira. Aprendi muito com vocês sobre ecologia e sobre a vida.

A todos os meus amigos do Laboratório de Ecologia e Conservação (LABECO) da UFPA, em especial ao Fernando Carvalho e Erlane Cunha, pela amizade e pelos conselhos, no âmbito profissional e pessoal.

Aos meus amigos Calebe Maia, Raimundo Luiz, Mylena Lima, Fernando Carvalho, Erlane Cunha, Jorge Luiz, Joás Brito, Gabriel Cruz, Alana Guterres, Nayara Torres, Nayara Louback, Viviane Caetano, Flavia Nonato, Erival Prata, Giovane Palheta, Cristian Mendoza, Ana Faries e Maria José (Shakira), pela parceria, vivências cotidianas e pela troca de conhecimentos. Vocês tornaram a caminhada muito mais fácil, realmente.

A minha amiga Lenize Calvão, que além de me ensinar muito sobre taxonomia e ecologia de Odonata, me emprestou seu computador por quase um ano, quando estive sem.

Ao meu amigo Rafael Lima, pela parceria e amizade ao longo desses dois anos que estive morando em Belém. Aos meus amigos José Orlando e Eduardo Oliveira, pelos conselhos e oportunidades proporcionadas ao longo do mestrado. Eduardo, seu incentivo e auxílio foram fundamentais para meu ingresso no mestrado.

Aos demais não citados aqui, mas que contribuíram de alguma forma para que tudo isso se tornasse possível, o meu muito obrigado.

*A ciência se compõe de erros que, por
sua vez, são os passos até a verdade.*

Júlio Verne

Respostas ecológicas de espécies de Odonata (Insecta) a um gradiente de múltiplos usos do solo na Amazônia Oriental

RESUMO

Vários fatores podem influenciar, juntos ou separadamente, na estruturação das comunidades ao longo do espaço e do tempo, tais como nicho, limite de dispersão e história evolutiva das espécies. Por isso, os fatores ambientais, morfológicos e filogenéticos são enfoques constantes em estudos que abordam ecologia de comunidades. Nesse sentido, o objetivo deste trabalho é avaliar o padrão de resposta de espécies de adultos de Odonata a um gradiente de alteração ambiental na Amazônia, buscando identificar subgrupos de espécies que respondem ao filtro ambiental de forma semelhante. A hipótese do estudo é que os subgrupos de espécies com respostas similares ao gradiente ambiental serão estruturados filogeneticamente e ~~serão~~ morfológicamente mais semelhantes entre si do que com as demais espécies. Foram amostrados Odonata adultos em 98 igarapés distribuídos ao longo da Amazônia, sendo 48 na região de Santarém e Belterra e 50 no município de Paragominas, ambos no estado do Pará, Brasil. Foram utilizados métodos de modelagem de distribuição juntamente com métodos estatísticos para a identificar os subgrupos de espécies com respostas similares, ou seja, as classes latentes. Posteriormente foi analisada a relação entre os padrões de estruturação dessas classes latentes com os fatores morfológicos e filogenéticos das comunidades. Foram amostrados 3.588 indivíduos adultos de Odonata, representando 131 espécies e 49 gêneros. Das espécies amostradas, 34 geraram bons modelos e formaram quatro classes latentes, para cada uma das regiões. Os resultados encontrados demonstram que os fatores filogenéticos e morfológicos podem influenciar na estruturação das classes latentes de espécies de Odonata. Contudo, os padrões não foram os mesmos para todas as classes e regiões. Portanto, é provável que a estruturação dessas classes esteja relacionada a processos mais complexos e/ou dinâmicos, não abordados neste estudo, tais como relações intra e/ou interespecífica, adaptação ou até mesmo diferenças no histórico de uso da terra entre as regiões estudadas. Desse modo, estes resultados evidenciam a importância de estudos, mais detalhados, na Amazônia com essa abordagem. Isso pode ajudar na compreensão dos padrões de distribuição/resposta das espécies de Odonata frente às mudanças ambientais ao longo das paisagens em um cenário de múltiplos usos da terra.

Palavras-chave: Anisoptera, classes latentes, história evolutiva, padrão de resposta, similaridade morfológica, Zygoptera.

Ecological responses of Odonata species (Insecta) to multiples land uses gradient in the Oriental Amazon

ABSTRACT

Several factors can influence, jointly or separately, the communities structuration through space and time, such as niche, dispersal ability and evolutionary history of species. For this reason, environmental, morphological and phylogenetic factors are constantly focused in studies about community ecology. In this sense, the goal of this study is to evaluate the response pattern of Odonata adult species to an environmental change gradient in the Amazon, to identify species subgroups that respond to the environmental filter in a similar way. The study hypothesis is that the species subgroups would have similar responses to the environmental gradient will be structured phylogenetically and They will be morphologically similar among themselves than to the other species. The adult Odonata were collected in 98 amazon streams, where 48 streams in the Santarém and Belterra region and 50 in the Paragominas municipality, both in the state of Pará, Brazil. It was used distribution modeling methods jointly with statistical methods to identify the species subgroups that have similar responses, in other words it is the latent classes. Subsequently, it was analyzed the relationship between the structuring patterns of these latent classes and the communities' morphological and phylogenetic factors. Overall 3,588 adult Odonata individuals were sampled, representing 131 species distributed in 49 genera. Of the species sampled, 34 were classified as well-modeled and formed four latent classes, for each of the regions. The findings show that phylogenetic and morphological factors may influence the latent classes structuring of Odonata species. However, the patterns were not the same for all classes and regions. Furthermore, it is likely that the classes structuring may be related to more complex and/or dynamic processes, not considered in this study, such as intra and/or interspecific relationships, adaptation ability or even differences in the land use historic between the regions studied. Therefore, these results show the importance of more detailed studies in the Amazon using that approach. Thus, it can help to understand better the distribution/response patterns of Odonata species in the face of environmental changes across landscapes in a scenario of multiple land uses.

Keywords: Anisoptera, latent classes, evolutionary history, response pattern, morphological similarity, Zygoptera.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1.** Hidrografia da área de estudo e localização espacial dos pontos amostrados nas regiões de (A) Belterra e Santarém e (B) Paragominas, Pará, Brasil. (Fonte: mapa elaborado no software QGIS 2.14.0). 5
- Figura 2.** Ilustração gráfica do transecto com as subdivisões transversais e ilustração do método de coleta ativa. Fonte: Laboratório de Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Pará. 6
- Figura 3.** Ilustração de um representante de Odonata (subordem Anisoptera) e identificação dos atributos morfológicos mensurados nas espécies amostradas. (A) asa anterior; (B) asa posterior; (C) corpo, vista lateral; (D) tórax, vista dorsal (Fonte: adaptado de IronChris). 9
- Figura 4.** Esquema simplificado do processo de análise de dados. Os retângulos destacados em cinza indicam os métodos e análises utilizados nas respectivas etapas e os retângulos destacados em azul indicam o tipo de dado utilizado nas respectivas análises, bem como, informações adicionais sobre as análises. As setas tracejadas indicam a entrada de informações, enquanto que setas contínuas indicam a saída de informações. 12
- Figura 5.** Classificação das variáveis de acordo com sua importância individual. As letras compartilhadas entre as variáveis indicam que não houve diferença significativa, dos valores de importância, entre estas. O nome de cada variável pode ser consultado no Apêndice 1. 14
- Figura 6.** Classes latentes de resposta, onde as cores representam as diferentes classes formadas e a espessura da linha, o tamanho relativo das classes. 14
- Figura 7.** Esquema resumido dos resultados das comparações par-a-par entre as classes latentes. 16
- Figura 8.** Ordenação das espécies de Odonata, de acordo com a proximidade filogenética destas, para as duas regiões: (A) Santarém/Belterra; e (B) Paragominas. As cores indicam as classes latentes ilustradas no subtópico 3.3. 17
- Figura 9.** Ordenação das espécies de Odonata, de acordo com as medidas morfológicas destas, para as duas regiões: (A) Santarém/Belterra; e (B) Paragominas. As cores indicam as classes latentes ilustradas no subtópico 3.3. 18
- Figura 10.** Ilustração das relações filogenéticas entre as espécies, consideradas bem modeladas, destacando suas respectivas classes latentes. (A) Filogenia das espécies modeladas com o conjunto de dados da região de Santarém/Belterra; (B) Filogenia das espécies modeladas com o conjunto de dados da região de Paragominas. 19

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. MATERIAL E MÉTODOS	4
2.1. <i>Área de estudo</i>	4
2.2. <i>Coleta de dados bióticos</i>	5
2.3. <i>Variáveis ambientais locais</i>	7
2.4. <i>Variáveis ambientais regionais/paisagem</i>	7
2.5. <i>Dados filogenéticos das espécies amostradas</i>	8
2.6. <i>Dados morfológicos dos indivíduos amostrados</i>	8
2.7. <i>Análise de dados</i>	9
3. RESULTADOS	12
3.1. <i>Caracterização das comunidades</i>	12
3.2. <i>Caracterização abiótica dos igarapés e variáveis ambientais selecionadas no estudo</i> ..	13
3.3. <i>Padrão de resposta de Odonata ao gradiente ambiental</i>	13
4. DISCUSSÃO	20
5. CONCLUSÃO	22
6. REFERÊNCIAS	23
7. MATERIAL SUPLEMENTAR	30

1. INTRODUÇÃO

Identificar e compreender os mecanismos que estruturam as comunidades ao longo do espaço e do tempo têm sido uma discussão constante entre ecólogos por todo o globo (Gardner et al. 2013). Dentre as teorias mais aceitas para explicar a estrutura das comunidades, a teoria do nicho, assume que um conjunto “ n ” dimensional de variáveis bióticas e abióticas condiciona a ocorrência das espécies ao longo da paisagem (Hutchinson & MacArthur 1959). As variáveis ambientais podem ser mensuradas em escalas regionais como clima e bioma, ou em escala local, como os parâmetros físico-químicos do ambiente (Lammert & Allan 1999). Por isso, até mesmo mudanças naturais (e.g. como o aparecimento de clareiras causadas pela queda de árvores nas florestas) podem afetar a composição das comunidades (Southwood 1977). Além das variáveis ambientais, os fatores bióticos também podem atuar na estruturação das comunidades, como por exemplo, através da competição intra e/ou interespecífica (Ricklefs 2008; Guterres et al. 2019).

Considerando a relação da distribuição das espécies com as condições ambientais (Hutchinson & MacArthur 1959), um fator importante na estruturação das comunidades é a heterogeneidade ambiental (Stark et al. 2017). De acordo com a hipótese da heterogeneidade de habitat, ambientes estruturalmente mais heterogêneos tendem a abrigar um maior número de espécies do que ambientes mais homogêneos (Ricklefs 1977). Isso porque em habitats heterogêneos há uma maior quantidade e variedade de microclimas, microhabitats e recursos alimentares (Ferber et al. 2014), o que possibilitaria abrigar maior riqueza de espécies com requerimentos ecológicos distintos e/ou específicos (Dias-Silva et al. 2010).

Em ecossistemas aquáticos como rios e igarapés, a heterogeneidade da vegetação ripária é extremamente importante afetando e/ou estruturando a composição das comunidades (Luiza-Andrade et al. 2017). Isso porque a vegetação ripária influencia, direta e indiretamente, em vários processos físicos e bioquímicos do ambiente. Como por exemplo, na retenção de sedimentos e ciclagem de nutrientes, disponibilizando ainda, recursos como abrigo e alimento para as espécies (Tabacchi et al. 1998, Schade et al. 2002, Orlinskiy et al. 2015). De acordo com a Teoria do Rio Contínuo, a composição de espécies pode mudar ao longo de um rio, em resposta a um contínuo de modificações na vegetação ripária que refletem as mudanças na entrada de matéria alóctone e autóctone dentro do canal (Vannote et al. 1980).

As mudanças no uso da terra como a transformação de florestas nativas em campos agrícolas e/ou pastagem afetam a heterogeneidade ambiental dos sistemas aquáticos, por exemplo através da diminuição da presença de vegetação ripária (Manuschevich & Beier 2016). As mudanças na estrutura da vegetação ripária podem alterar as comunidades locais (Fierro et al. 2017), como por exemplo, a composição de organismos aquáticos (Alahuhta et al. 2017, Luiza-Andrade et al. 2017).

Especificamente para a Amazônia brasileira, atividades como a extração madeireira, cultivo de grãos, criação de áreas para pastagem e monocultura, tem provocado a perda de cobertura florestal e a homogeneização dos habitats (Gardner et al. 2013, Piketty et al. 2015, Juen et al. 2018).

Portanto, compreender os padrões de distribuição das espécies pode possibilitar inferências a respeito de seu tipo de resposta frente às mudanças no ambiente (McGeoch 1998). Algumas espécies podem responder de forma semelhante às mudanças no ambiente, formando subgrupos de espécies dentro de uma comunidade local (Barlow et al. 2016, Leal et al. 2018). Principalmente atualmente com as diversas atividades antrópicas modificando os sistemas naturais é necessário como as espécies respondem a essas mudanças. No entanto, os mecanismos que explicam esses padrões de similaridades na resposta das espécies não parecem tão claros (Estavillo et al. 2013, Rodrigues et al. 2016).

A princípio, a coexistência de duas ou mais espécies em um mesmo local pode estar relacionada a fatores abióticos e bióticos, tais como os filtros ambientais (Webb et al. 2002, Cornwell et al. 2006) e/ou competição (MacArthur & Levins 1967), respectivamente. A relação de ambos os fatores abióticos e bióticos, podem ser reflexos de agrupamentos filogenéticos e/ou de semelhanças de atributos morfológicos, entre essas espécies (HilleRisLambers et al. 2012). Isso dependendo da efetividade dos mecanismos estabilizadores e equalizadores que atuam nas taxas de diferenciação de nicho e habilidade de competição, dentro das comunidades (Chesson 2000).

Dentre os macroinvertebrados aquáticos, a ordem Odonata apresenta estreita relação com a estrutura da vegetação ripária, compreendendo espécies comuns de áreas com vegetação ripária densa, mas também espécies comuns de áreas abertas (Monteiro-Júnior et al. 2015, Oliveira-Junior et al. 2017, Rodrigues et al. 2016, Carvalho et al. 2018, Oliveira-Junior & Juen 2019). Estudos realizados na Amazônia brasileira mostram que igarapés preservados abrigam mais espécies da subordem Zygoptera, enquanto que igarapés degradados abrigam mais espécies da subordem Anisoptera (Monteiro-Júnior et al. 2014, 2015, Oliveira-Junior et al. 2017, Pereira et al. 2019, Oliveira-Junior & Juen 2019).

Esse padrão de distribuição das subordens de Odonata pode ter relação com os diferentes tipos de termoregulação do grupo (De Marco et al. 2015). A ordem Odonata apresenta três grupos distintos de acordo com a termoregulação: conformadores termais, heliotérmicos e os reguladores endotérmicos durante o voo. A formação dos grupos supracitados está relacionada, principalmente, com o tamanho corporal das espécies (Corbet 1999). No caso dos conformadores termais, as espécies geralmente apresentam menor tamanho corporal e conseqüentemente maior conductância. Isso faz com que a temperatura corporal dessas espécies varie de acordo com a temperatura ambiente (May 1976). Esse grupo é composto principalmente por espécies da subordem Zygoptera, por isso são mais comumente encontrados em áreas onde a vegetação ripária é mais densa, e conseqüentemente mais

sombreadas (McKay & Herman 2008, Oliveira-Junior & Juen 2019). Por outro lado, os heliotérmicos geralmente apresentam maior tamanho corporal, e conseqüentemente menor conductância, sendo a temperatura corporal regulada principalmente pela irradiação solar (Heinrich & Casey 1978). No caso dos endotérmicos, o controle da temperatura é realizado pela circulação da hemolinfa (May 1976). Esses dois últimos grupos são compostos principalmente por espécies da subordem Anisoptera, os quais são comumente encontrados em áreas com vegetação ripária menos densa, onde há maior entrada de luz e conseqüentemente maior temperatura (Corbet & May 2008, Oliveira-Junior & Juen 2019).

Apesar da existência dos três grupos de termorregulação para Odonata os mecanismos que estruturam esse padrão de similaridade na resposta das espécies frente às mudanças ambientais nem sempre são tão claros. É possível que ao invés de categorias possa haver um contínuo ou gradiente e que as espécies estariam ordenadas dentro desse gradiente. Além disso, estudos anteriores mostram relação de mudanças ambientais com a estrutura filogenética (Damm et al. 2010, Miguel et al. 2017) e morfológica de Odonata (Dolný et al. 2012, Pereira et al. 2019). Portanto, os mecanismos que podem explicar esses padrões similares de resposta das espécies de Odonata podem estar relacionados a outros fatores, como por exemplo, ao tamanho corporal (Stephens & Krebs, 1986) e/ou proximidades filogenéticas na ordem (Webb et al. 2002).

De forma geral sabe-se que os elementos ambientais, morfológicos e filogenéticos são importantes na estruturação das comunidades (Damm et al. 2010, Pillar et al. 2010, Magallon et al. 2015), e apesar de serem comumente objetivos de estudos de comunidade, dificilmente são analisados conjuntamente. Contudo, considerando as constantes mudanças no uso do solo que ameaçam a biodiversidade, estudos com essas abordagens, utilizadas conjuntamente, podem contribuir significativamente para a elaboração de novas estratégias de conservação das espécies (Cardini & O'Higgins 2004, HilleRisLambers et al. 2012). Portanto, o objetivo principal deste estudo é avaliar o padrão de resposta das espécies de Odonata a um gradiente de alteração ambiental na Amazônia, buscando identificar subgrupos de espécies que respondem ao filtro ambiental de forma semelhante. Nossa hipótese é que os subgrupos de espécies com respostas similares ao gradiente ambiental serão estruturados filogeneticamente e serão morfológicamente mais semelhantes entre si do que com as demais espécies.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi desenvolvido em duas regiões pertencentes à Amazônia brasileira no estado do Pará, sendo uma localizada no município de Paragominas, no nordeste do estado, e a outra, nos municípios de Santarém e Belterra, no oeste do estado (Figura 1). Ambas as regiões são cobertas por Floresta amazônica, e o relevo é diversificado, variando de aplainado a ondulado (Watrin & Rocha 1992, Paradela et al. 2003). A região de Paragominas apresenta vegetação do tipo Floresta Ombrófila Densa, com pluviosidade média anual de 1.766 mm, e umidade relativa de 81% (Watrin & Rocha 1992). Os municípios de Santarém e Belterra apresentam vegetação do tipo Floresta Tropical, predominantemente (Feitosa et al. 2012), com pluviosidade média anual de 1.920 mm, e umidade relativa de 86% (Nepstad et al. 2002). Segundo a classificação de Köppen, o clima de Paragominas é do tipo “*Af*” e da região de Santarém e Belterra, “*Am e Amw*”, respectivamente.

As duas regiões apresentam históricos de ocupação distintos, sendo a região de Santarém e Belterra mais antiga, com registro de ocupação desde meados do século XVII, enquanto que na região de Paragominas os registros datam de meados do século XX. Apesar disso, no início do século XXI a agricultura mecanizada em larga escala foi estabelecida em ambas as regiões (Gardner et al. 2013). Além disso, as duas regiões apresentam um rápido crescimento nas taxas de uso do solo nos últimos anos, com atividades como extração madeireira, cultivo de grãos e pecuária (Gardner et al. 2013, Piketty et al. 2015, Oliveira-Junior et al. 2015).

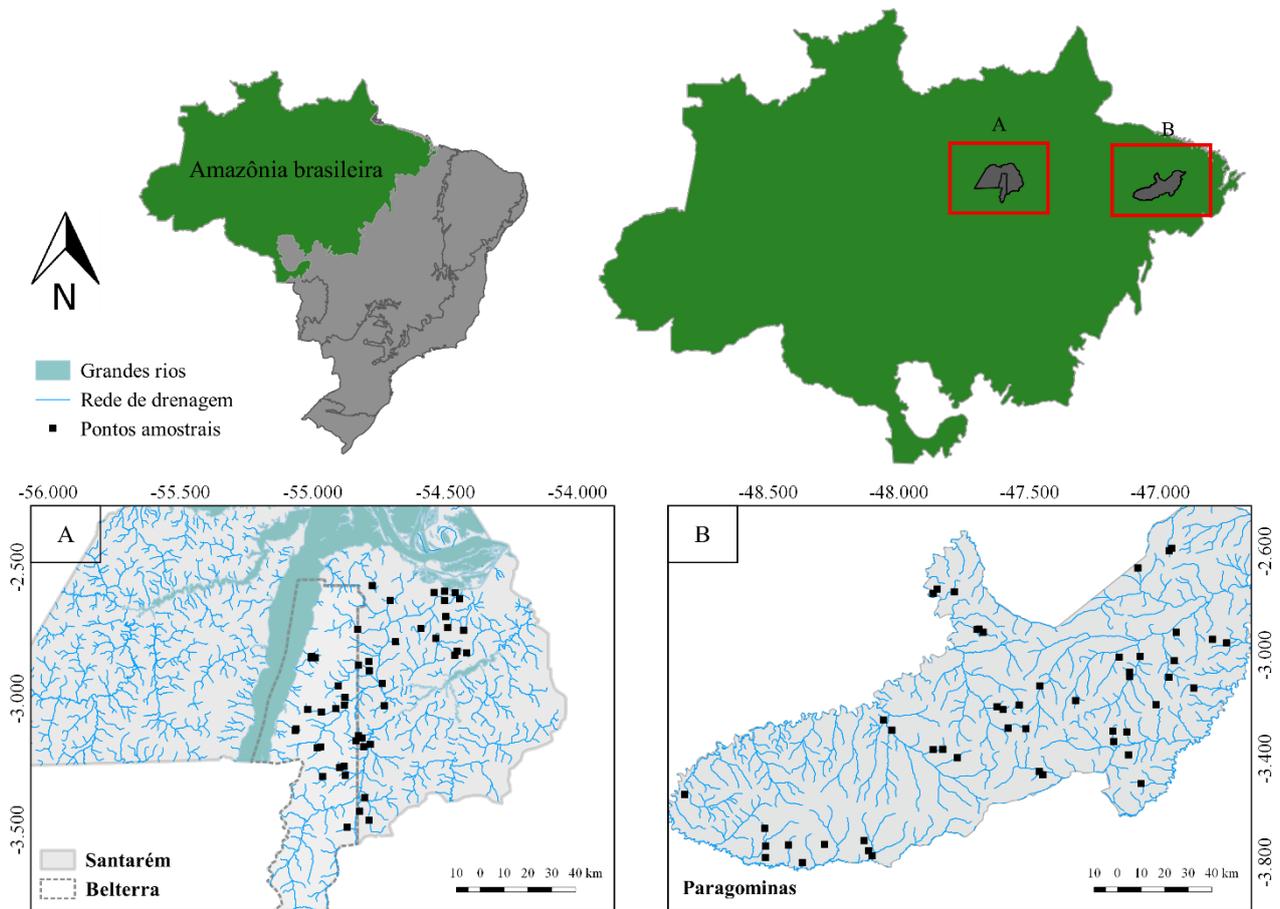


Figura 1. Hidrografia da área de estudo e localização espacial dos pontos amostrados nas regiões de (A) Belterra e Santarém e (B) Paragominas, Pará, Brasil. (Fonte: mapa elaborado no software QGIS 2.14.0).

2.2. Coleta de dados bióticos

Foram amostrados Odonata adultos em 98 igarapés (Apêndice 3) distribuídos ao longo das duas regiões, sendo 48 na região de Santarém e Belterra entre julho e agosto de 2010, e 50 no município de Paragominas entre junho e agosto de 2011. Para obter maior eficiência na amostragem dos odonatos, todas as coletas foram realizadas no período de estiagem e sempre em dias ensolarados. Essas são condições ideais para a captura dos indivíduos, devido os requerimentos ecofisiológicos da ordem (ver May 1976, De Marco & Resende 2002). Além disso, nesse período o baixo nível relativo da água resulta na maior concentração de indivíduos em áreas menores, o que facilita a captura destes (Oliveira-Junior & Juen 2019). Para a captura dos indivíduos, inicialmente foram demarcados trechos de 150 m em cada igarapé, subdivididos em 10 seções longitudinais de 15 m cada. As seções foram separadas por transecções transversais ao curso do igarapé, as quais foram identificadas por diferentes letras de “A” à “K”, e em ordem, sendo a transecção “A” no extremo à jusante e “K” no extremo à montante (Kaufmann et al. 1999, Peck et al. 2006, Juen et al. 2016). Em seguida, as seções longitudinais de 15 m foram subdivididas em três segmentos de cinco metros cada (Figura 2).

Os odonatos foram amostrados apenas nos dois primeiros segmentos de cada seção, totalizando 20 segmentos de 5 m para cada igarapé. A coleta foi ativa, utilizando uma rede entomológica (diâmetro: 40 cm, profundidade: 65 cm) acoplada a um cabo de alumínio de 90 cm de comprimento (Figura 2), durante uma hora de caminhada ao longo do trecho em cada igarapé. O tempo médio de permanência em cada seguimento foi de três minutos. As coletas foram todas realizadas sempre entre as 10 e 14 h, que é o período de atividade comum de todos os grupos de Odonata (conformadores termais, heliotérmicos e endotérmicos).

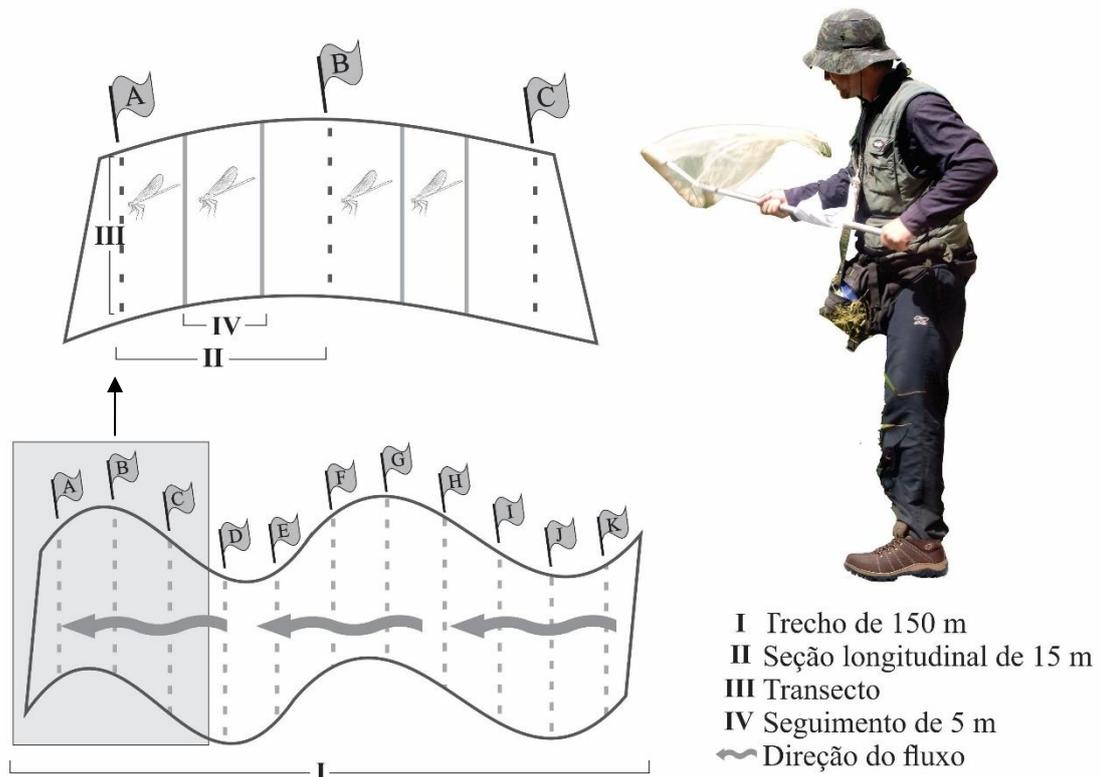


Figura 2. Ilustração gráfica do transecto com as subdivisões transversais e ilustração do método de coleta ativa. Fonte: Laboratório de Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Pará.

Posteriormente os indivíduos foram acondicionados de acordo com o protocolo de Lencioni (2006). Para a identificação taxonômica dos indivíduos coletados foram utilizadas chaves taxonômicas e guias ilustrados (Borror 1945, Belle 1988, Garrison 1990, Belle 1996, Lencioni 2005, 2006, Garrison et al. 2006, Garrison et al. 2010). Além disso, os exemplares foram, quando necessário, comparados com material testemunho da coleção do Museu de Zoologia da Universidade Federal do Pará, Brasil. Após a identificação, todos os exemplares foram inseridos como material testemunho na mesma coleção e as dúvidas taxonômicas enviadas para os especialistas em taxonomia da ordem.

2.3. Variáveis ambientais locais

Foram mensuradas 161 variáveis ambientais locais, sendo: quatro variáveis físico-químicas da água, o Índice de Integridade do Habitat – IIH (Nessimian et al. 2008), e 156 variáveis do protocolo de avaliação ambiental de Peck et al. (2006).

As variáveis físico-químicas oxigênio dissolvido (mg/L), temperatura (°C), condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$) e pH foram mensuradas com o uso de um Medidor Multiparâmetros de Qualidade de Água - Horiba. O IIH, que mensura a integridade ambiental de igarapés, contém 12 itens (ver Nessimian et al. 2008) os quais são avaliados visualmente. Esses itens consideram características do igarapé como estado de conservação da mata ciliar, estrutura da margem e cobertura de dossel. O IIH varia de 0 a 1, sendo que quanto mais próximo de 1 maior é a integridade ambiental do igarapé. O IIH tem se mostrado uma métrica importante no estudo das comunidades de Odonata na Amazônia e Cerrado (Carvalho et al. 2013, Brasil et al. 2014, Monteiro-Júnior et al. 2014, Oliveira Junior et al. 2019).

Além disso, foi aplicado o protocolo de avaliação ambiental de Peck et al. (2006) que considera características como largura e profundidade do canal, vazão, tipo de substrato e ângulo das margens. Em detalhe, das 156 variáveis algumas são medidas visualmente como tipo de substrato, estrutura do sub-bosque e porcentagem de abrigo no canal. Essas métricas têm se mostrado componentes importantes na estruturação das comunidades de macroinvertebrados aquáticos (Juen et al. 2016, Luiza-Andrade et al. 2017, Oliveira-Junior et al. 2017, Montag et al. 2019a).

2.4. Variáveis ambientais regionais/paisagem

Foram mensuradas 47 variáveis ambientais em nível de paisagem, as quais são consideradas como dados de cobertura da terra. Essas variáveis foram obtidas pela interpretação de imagens LandSat, com resolução de 30 m (Gardner et al. 2013). As imagens utilizadas foram cedidas pela organização ambiental Instituto do Homem e Meio Ambiente da Amazônia (IMAZON), no ano de 2010. As métricas supracitadas foram utilizadas por serem apontadas, pela literatura, como métricas importantes a serem consideradas em estudos de comunidades aquáticas continentais (Couceiro et al. 2006, Peck et al. 2006, Nessimian et al. 2008, Carvalho et al. 2013, Monteiro-Júnior et al. 2015, Valente-Neto et al. 2016, Juen et al. 2016, Carvalho et al. 2018).

Todas as variáveis, locais e regionais aferidas neste estudo, foram mensuradas em cada igarapé durante as coletas, e juntas somaram 208 variáveis. As variáveis foram classificadas em 13 categorias/blocos: IIH, físico-químicas, abrigo, cobertura de dossel, cobertura de dossel visual, morfologia do canal, declividade, hidráulica do canal, impacto humano, detritos de madeira, substrato, unidade do canal e paisagem. As variáveis do bloco cobertura de dossel visual foram

todas aferidas apenas por meio de estimativa visual das características ambientais. Mais detalhes sobre a categorização supracitada podem ser consultados nos trabalhos de Juen et al. 2016, Montag et al. (2019b).

2.5. *Dados filogenéticos das espécies amostradas*

Os dados filogenéticos da ordem, utilizados neste estudo, foram extraídos da árvore filogenética, que foi reconstruída tendo como base a árvore proposta por Waller and Svensson (2017). Nessa reconstrução foram incluídas as espécies da Amazônia. A referida árvore filogenética foi previamente utilizada no estudo de Miguel et al. (2017).

2.6. *Dados morfológicos dos indivíduos amostrados*

O procedimento de mensuração das medidas morfológicas foi realizado de acordo com os parâmetros estabelecidos por Palmer e Strobeck (2003). Inicialmente foram selecionados 10 indivíduos machos de cada espécie, para a obtenção das medidas morfológicas dos caracteres analisados. Para as espécies que tiveram apenas 10 indivíduos ou menos, todos os indivíduos coletados foram mensurados. Os caracteres morfológicos medidos foram: Comprimento total (CT); Comprimento do abdômen (CA); Comprimento do tórax (CTO); Maior largura do tórax (LT); Comprimento das asas anterior (CAA) e posterior (CAP); Largura das asas anterior (LAA) e posterior (LAP); Largura da asa posterior na altura da base (LAPB) (Figura 3). As métricas supracitadas estão diretamente relacionadas à atributos ecológicos das espécies, tais como capacidade de voo, aquisição de alimento e até termoregulação (Chai & Srygley 1990, McCauley 2012, De Marco et al. 2015).

Todas as medidas foram mensuradas apenas no lado direito dos indivíduos, para evitar problemas de interpretação dos resultados, devido à variação resultante da assimetria flutuante das populações. Além disso, foram mensurados apenas os indivíduos machos, devido à falta de chaves e/ou guias taxonômicas para a identificação específica de fêmeas, bem como, possíveis efeitos de dimorfismo sexual. Todos os caracteres foram aferidos utilizando um paquímetro digital de 150 mm. Para diminuir os erros de mensuração, cada medida foi aferida três vezes, considerando como valor final a média das três medições.

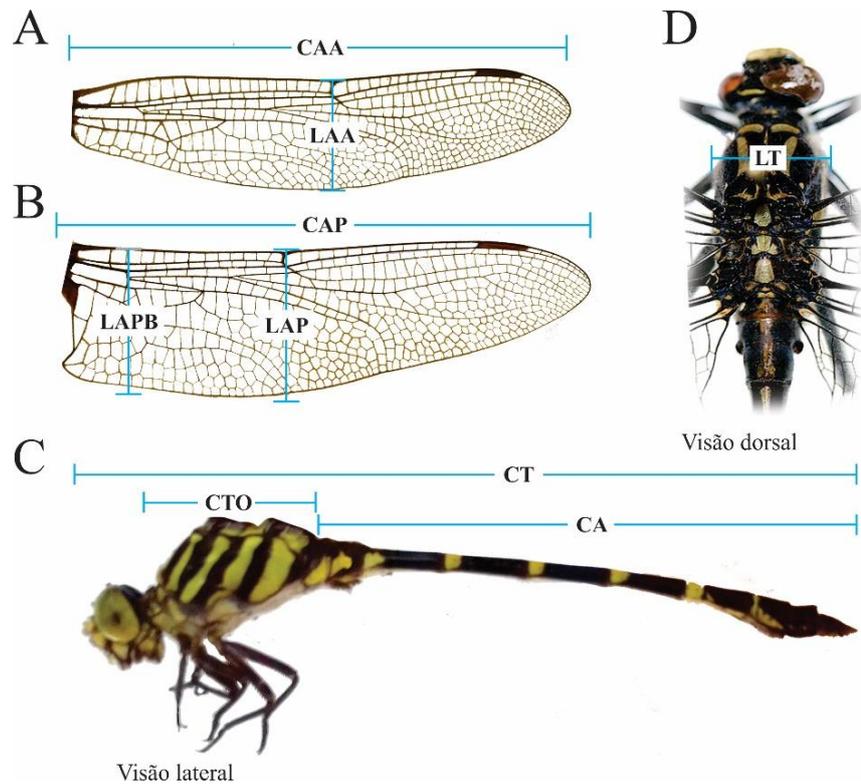


Figura 3. Ilustração de um representante de Odonata (subordem Anisoptera) e identificação dos atributos morfológicos mensurados nas espécies amostradas. (A) asa anterior; (B) asa posterior; (C) corpo, vista lateral; (D) tórax, vista dorsal (Fonte: adaptado de IronChris).

2.7. Análise de dados

Para reduzir o número de métricas ambientais do estudo e eliminar as variáveis com pouca contribuição na estruturação da comunidade de Odonata, foram excluídas, inicialmente, as variáveis cujo valor foi zero em pelo menos 80% ou mais das amostras. Posteriormente foi utilizado o método de seleção de variáveis *Forward selection*, que leva em consideração a correlação entre as matrizes ambiental e de espécies (Legendre & Legendre 2012). Para essa etapa das análises, as variáveis foram avaliadas por categorias, separadamente, pois os processos podem atuar de formas distintas na comunidade (Juen et al. 2016). Além disso, essa etapa também foi realizada para as subordens separadamente (Zygoptera e Anisoptera), haja visto que estas apresentam requerimentos ecofisiológicos distintos (De Marco et al. 2015, Oliveira-Junior & Juen 2019). Apenas as variáveis selecionadas nessa etapa foram utilizadas nas análises seguintes.

Foram utilizados modelos *Random Forest* (Breiman 2001) para calcular a importância relativa das variáveis ambientais para a composição de espécies. Os valores de importância das variáveis foram comparados par a par entre as variáveis mantidas no estudo. As comparações foram feitas usando o teste de Tukey's post-hoc (Abdi & Williams 2010) com correção de Bonferroni. O *Random Forest* foi utilizado, também, para calcular a resposta parcial das espécies às variáveis

ambientais. Para essa etapa foram criados modelos para cada espécie separadamente, usando seus respectivos dados de abundância. A resposta parcial representa a probabilidade relativa de cada espécie ocorrer no gradiente de variação de cada variável ambiental separadamente (Barlow et al. 2016). A acurácia dos modelos foi testada usando o método *Cross-validated Area Under the Curve* (AUC). Por fim, foram mantidas no modelo apenas as variáveis que tiveram diferença significativa nos valores de importância ou que apresentaram maiores valores de AUC. Além disso, foram mantidas apenas as espécies consideradas bem modeladas, ou seja, as espécies que ocorreram em pelo menos três pontos e que apresentaram valor de $AUC \geq 0,6$. Também foram excluídas das análises as morfo-espécies, visto que a identidade das espécies é fundamental para a construção da matriz filogenética destas. Outrossim, foram excluídas as espécies que não têm informação filogenética disponibilizada, até o presente momento. Tendo em vista a distância espacial entre as duas regiões é relativamente grande e que isso pode enviesar a interpretação dos dados (Hubbell 2001), essa etapa foi realizada separadamente para as duas regiões.

Foi utilizada a Análise de Trajetória Latente (LTA) (ver Barlow et al. 2016) para identificar os subgrupos de espécies com respostas similares, com base em suas respostas parciais. Neste estudo, esses subgrupos são chamados de classes latentes de Odonata. A forma latente de resposta seria uma condição não evidente, mas intrínseca as espécies que influencia, por meio do nicho, o tipo de resposta das espécies ao gradiente ambiental. Portanto, essa metodologia permite identificar subgrupos de espécies que respondem de forma similar ao gradiente ambiental. De todos os modelos construídos com a LTA, foi selecionado aquele com o menor valor de *Bayesian Information Criterion* (BIC) (ver Barlow et al. 2016). Essa abordagem já foi utilizada em estudos anteriores envolvendo outros organismos (Barlow et al. 2016, Leal et al. 2018).

Para verificar a existência de sinal filogenético entre morfologia e filogenia, nas comunidades amostradas no estudo, foi utilizado o teste Mantel, adaptado de Debastiani & Duarte (2016). Essa adaptação inclui um modelo evolutivo Browniano, que leva em consideração o surgimento de mudanças fenotípicas em função do tempo, aumentando assim o poder preditivo do teste. Para essa etapa foi utilizada a matriz cofenética, calculada a partir da árvore filogenética do grupo, juntamente com a matriz de distância euclidiana calculada a partir das medidas morfológicas mantidas para as análises. Essa etapa foi realizada apenas com as espécies bem modeladas ($AUC \geq 0,6$) e com informação filogenética disponível.

Para testar a hipótese de que as classes latentes são estruturadas filogeneticamente e que as espécies têm tamanho corporal mais semelhante entre si do que com as demais espécies, foi utilizada a Análise de Variância Permutacional - PERMANOVA (Anderson & Walsh 2013), sendo o valor de significância calculado por meio do teste de Monte Carlo com 999 permutações. Primeiramente, para testar o efeito da filogenia foi utilizada uma matriz cofenética, calculada a partir

da árvore filogenética de Odonata. Para testar o efeito da morfologia, inicialmente foi testada a multicolinearidade entre as métricas morfológicas. Para isso foi calculado o coeficiente de correlação de Pearson (Legendre & Legendre 2012), sendo retiradas das análises as métricas altamente correlacionadas ($r \geq 0.7$). Para a PERMANOVA, inicialmente os dados morfológicos foram logaritimizados com a função $\log_{10}(x+1)$, e posteriormente foi calculada uma matriz de distância euclidiana (Figura 4).

Para visualizar a distribuição das espécies no espaço multidimensional, foram utilizadas as ordenações da Análise de Coordenadas Principais - PCoA (Legendre & Legendre 2012), para os dados morfológicos, e Análise de Principais Coordenadas de Estrutura Filogenética – PCPS (Duarte 2011), para os dados filogenéticos. Para evitar problemas na interpretação dos resultados obtidos, foi comparada a composição de espécies bem modeladas entre as duas regiões. Para essa etapa das análises foi utilizada a PERMANOVA, sendo o valor de significância calculado conforme supracitado.

Todas as análises foram realizadas no programa R (R Core Team 2017). Para a seleção das métricas foram usados os pacotes “packfor” (Dray et al. 2016) e “vegan” (Oksanen et al. 2013). Sendo este último utilizado também para o teste de hipótese. Para a criação dos modelos *Random Forest* foi utilizado o pacote “extendedForest” (Smith et al. 2011). Para a estruturação das classes latentes foi utilizado o pacote “lcm” (Proust-Lima et al. 2016). Para as ordenações foram utilizados os pacotes “stats” (R Core Team 2017) e “PCPS” (Debastiani 2018).

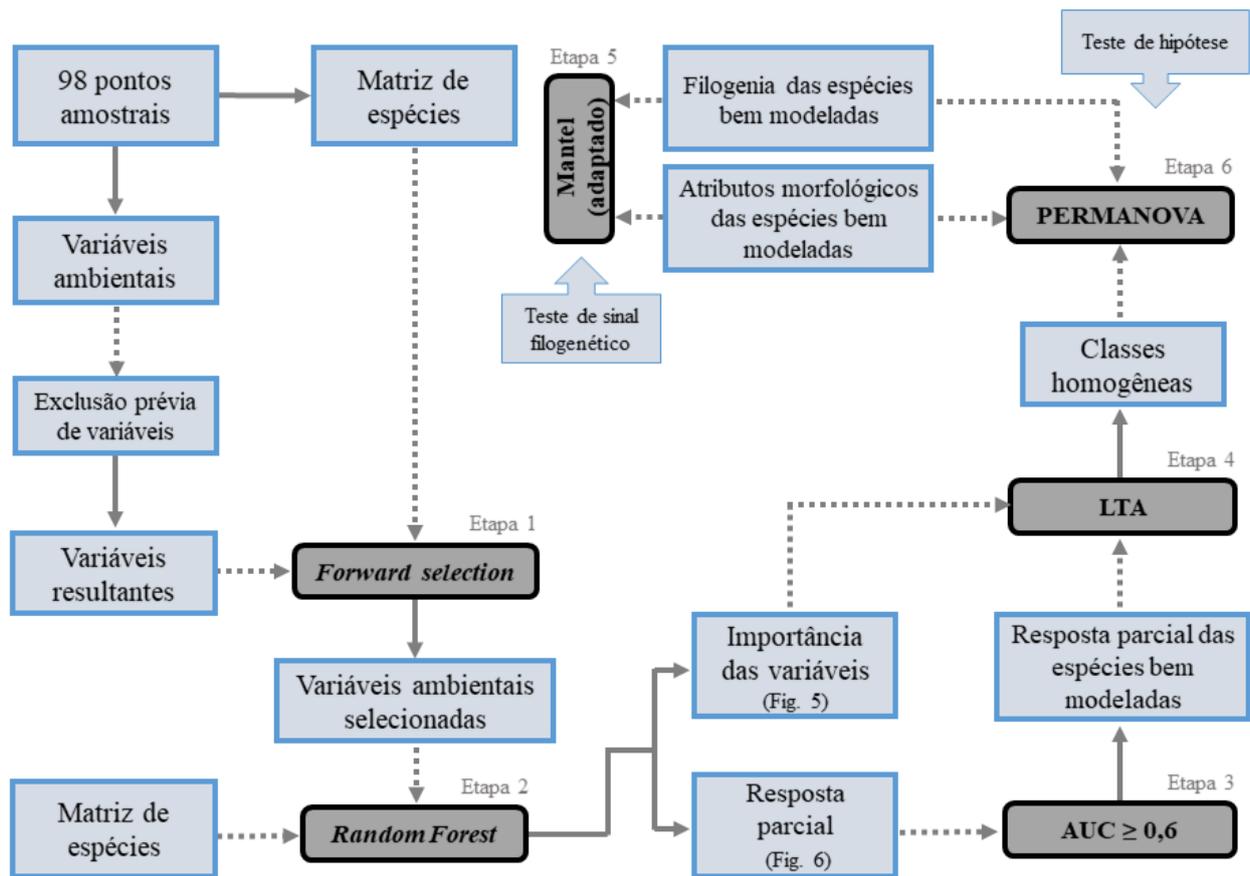


Figura 4. Esquema simplificado do processo de análise de dados. Os retângulos destacados em cinza indicam os métodos e análises utilizados nas respectivas etapas e os retângulos destacados em azul indicam o tipo de dado utilizado nas respectivas análises, bem como, informações adicionais sobre as análises. As setas tracejadas indicam a entrada de informações, enquanto que setas contínuas indicam a saída de informações.

3. RESULTADOS

3.1. Caracterização das comunidades

Foram amostrados 3.588 indivíduos adultos de Odonata, representando 131 espécies, 49 gêneros e nove famílias. Contudo, destas, 19 são morfo-espécies e, portanto, apenas 112 espécies foram analisadas neste estudo. A riqueza de espécie foi similar entre as ordens, sendo Zygoptera com 69 espécies ou 52,67% do total, e Anisoptera com 62 espécies ou 47,32% do total. Zygoptera foi a subordem mais abundante, com 2.415 indivíduos, enquanto Anisoptera, 1.173 indivíduos. As espécies mais abundantes foram *Erythrodiplax basalis* Kirby, 1897 com 308 indivíduos (8,58% do total); *Mnesarete aenea* Selys, 1853 com 290 (8,08%); *Erythrodiplax fusca* Rambur, 1842 com 207 (5,76%); *Epipleoneura metallica* Rácenis, 1955 com 158, (4,40%); e *Heteragrion* sp. nov. com 152, (4,23%). Todas as outras espécies tiveram abundância inferior a 150 indivíduos, sendo que 65 espécies apresentaram no máximo dois indivíduos. Além disso, as espécies *E. basalis* e *M. aenea* foram também as espécies mais frequentes no estudo, ambas ocorrendo em pelo menos 40 igarapés,

ou 40,81% do total, seguidas das espécies *Argia tinctipennis* Selys, 1865 em 37 (37,75%); *E. fusca*, em 33, (33,67%); e *Chalcopteryx rutilans* Rambur, 1842 em 30, (30,61%).

3.2. Caracterização abiótica dos igarapés e variáveis ambientais selecionadas no estudo

Os valores do IIIH variaram de 0,15 a 0,99, indicando que os igarapés amostrados apresentam um gradiente ambiental que varia desde áreas degradadas até áreas preservadas. Além disso, quando comparadas as duas áreas, os valores de IIIH foram semelhantes, sendo a região de Santarém e Belterra com integridade média de $0.61 \pm 0,27$ e Paragominas com $0,61 \pm 0,16$ (média \pm desvio padrão). Após a exclusão das variáveis com muitos zeros e aplicação do método *Forward selection*, o número de variáveis ambientais foi reduzido para 29 métricas (Apêndice 1).

3.3. Padrão de resposta de Odonata ao gradiente ambiental

De acordo com os modelos *Random Forest*, para a região de Paragominas, o IIIH foi a métrica mais importante para a distribuição de espécies de Odonata. Por outro lado, para a região de Santarém/Belterra não houve diferença significativa entre o valor de importância das demais variáveis, e, portanto, foi selecionada a variável média de dossel (V9), que apresentou maior valor de AUC_{cv} para a referida região (Figura 5). Do total de espécies incluídas na análise, apenas 34 foram consideradas bem modeladas, ocorrendo em pelo menos três pontos amostrais e com valores de AUC $\geq 0,6$. De acordo com a LTA, essas espécies foram agrupadas em quatro classes homogêneas de resposta ao gradiente ambiental, para cada região. As classes formadas a partir dos dados da região de Santarém/Belterra foram chamadas de “SB1”, “SB2”, “SB3”, “SB4”, já as classes formadas a partir dos dados de Paragominas foram denominadas por “P1”, “P2”, “P3” e “P4” (Figura 6) (Tabela 1). Após analisar a alta correlação das métricas morfológicas, foram mantidas apenas as medidas Comprimento total e Comprimento do abdome.

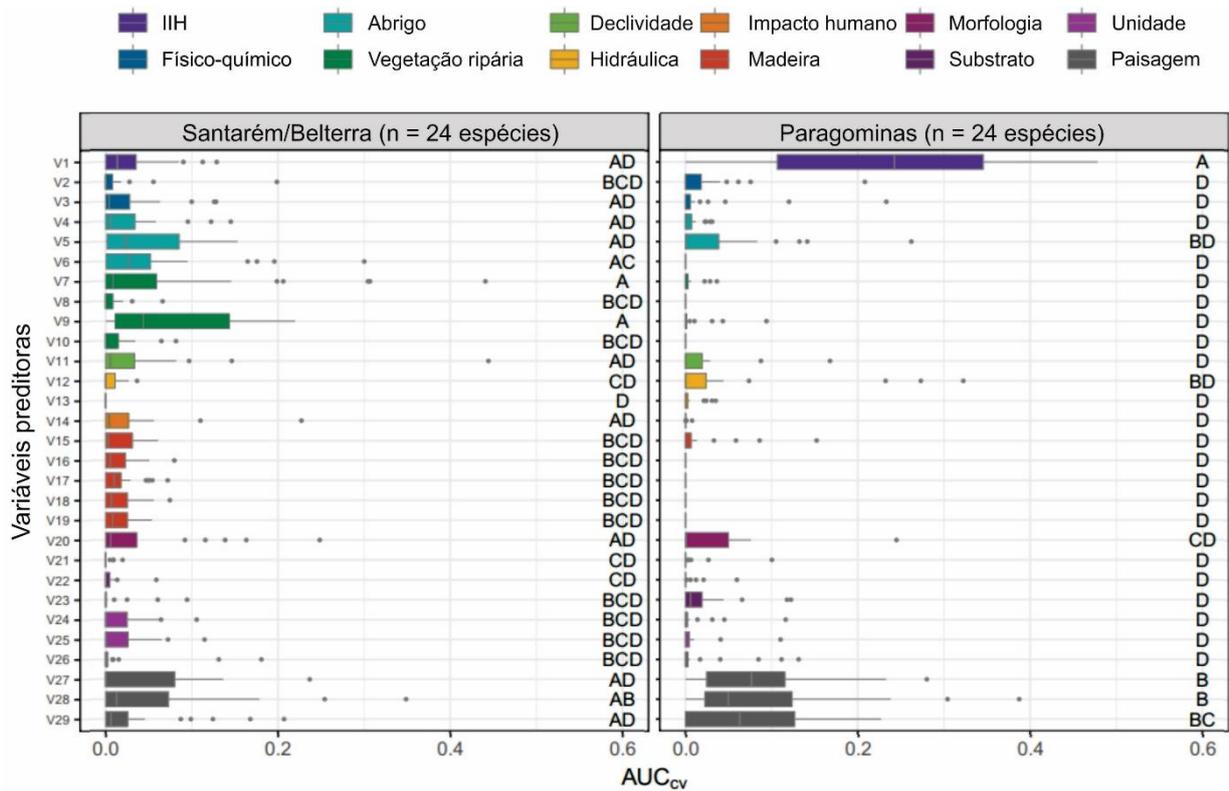


Figura 5. Classificação das variáveis de acordo com sua importância individual. As letras compartilhadas entre as variáveis indicam que não houve diferença significativa, dos valores de importância, entre estas. O nome de cada variável pode ser consultado no Apêndice 1.

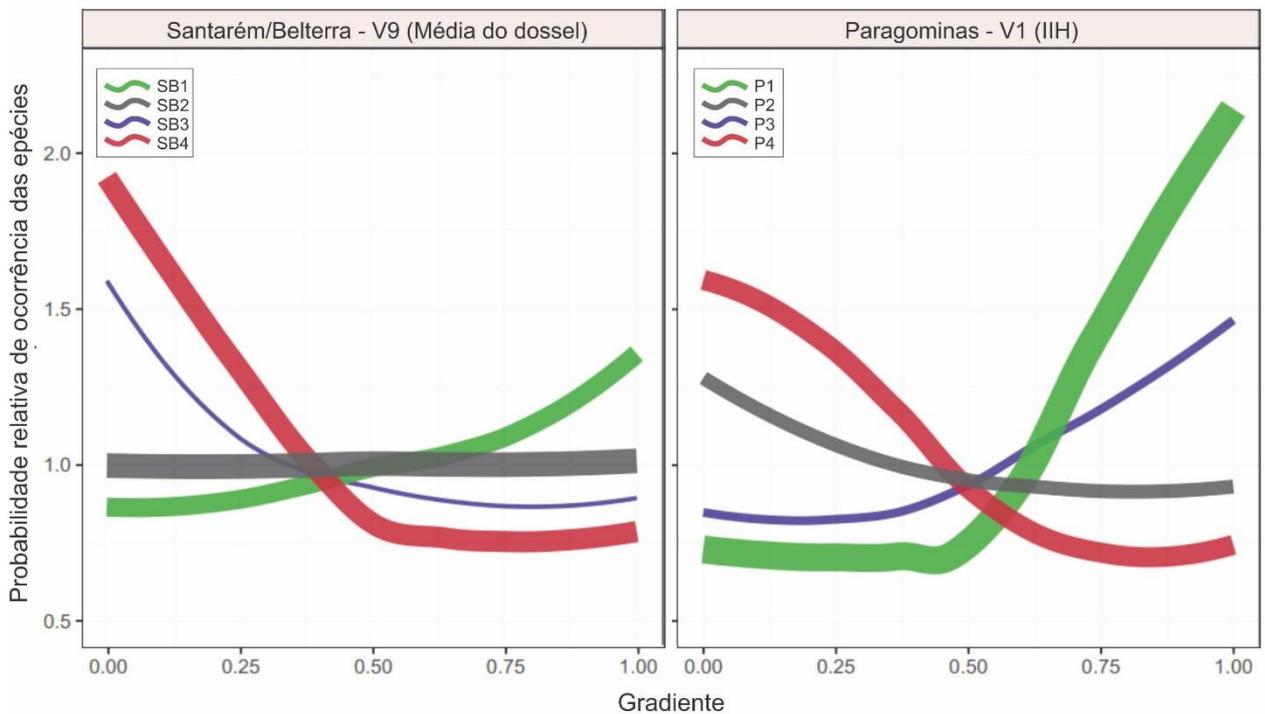


Figura 6. Classes latentes de resposta, em que as cores representam as diferentes classes formadas e a espessura da linha, o tamanho relativo das classes.

Tabela 1. Lista de espécies de Odonata consideradas bem modeladas e suas respectivas classes latentes.

Espécies/autor	Subordem	Classes por região	
		Santarém /Belterra	Paragominas
<i>Argia tinctipennis</i>	Zygoptera	SB1	P1
<i>Argyrothemis argentea</i> Ris, 1909	Anisoptera	SB1	P1
<i>Mnesarete aenea</i>	Zygoptera	SB1	P1
<i>Psaironeura tenuissima</i> Selys, 1886	Zygoptera	SB1	P1
<i>Argia infumata</i> Selys, 1865	Zygoptera	SB2	P1
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	Zygoptera	SB2	P2
<i>Epipleoneura capilliformis</i> Selys, 1886	Zygoptera	SB2	P2
<i>Perithemis lais</i> Perty, 1833	Anisoptera	SB3	P3
<i>Diastatops obscura</i> Fabricius, 1775	Anisoptera	SB4	P4
<i>Erythrodiplax basalis</i>	Anisoptera	SB4	P4
<i>Erythrodiplax fusca</i>	Anisoptera	SB4	P4
<i>Orthemis discolor</i> Burmeister, 1839	Anisoptera	SB4	P4
<i>Chalcopteryx radians</i> Ris, 1914 *	Zygoptera	SB1	-
<i>Epipleoneura haroldoi</i> Santos, 1964	Zygoptera	SB2	-
<i>Erythemis vesiculosa</i> Fabricius, 1775	Anisoptera	SB2	-
<i>Hetaerina indeprensa</i> Garrison, 1990	Zygoptera	SB2	-
<i>Micrathyria romani</i> Sjöstedt, 1918	Anisoptera	SB2	-
<i>Mnesarete smaragdina</i> Selys, 1869	Zygoptera	SB2	-
<i>Phasmoneura exigua</i> Selys, 1886	Zygoptera	SB2	-
<i>Dasythemis esmeralda</i> Ris, 1910	Anisoptera	SB3	-
<i>Neoneura luzmarina</i> De Marmels, 1989	Zygoptera	SB3	-
<i>Epipleoneura spatulata</i> Rácenis, 1960	Zygoptera	SB4	-
<i>Erythrodiplax nigricans</i> Rambur, 1842	Anisoptera	SB4	-
<i>Micrathyria artemis</i> Ris, 1911	Anisoptera	SB4	-
<i>Gynacantha membranalis</i> Karsch, 1891	Anisoptera	-	P1
<i>Heteragrion aurantiacum</i> Selys, 1862	Zygoptera	-	P1
<i>Perilestes kahli</i> Williamson & Williamson, 1924	Zygoptera	-	P1
<i>Protoneura tenuis</i> Selys, 1860	Zygoptera	-	P1
<i>Epipleoneura westfalli</i> Machado, 1986	Zygoptera	-	P2
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i> Calvert, 1909 *	Zygoptera	-	P2
<i>Argia smithiana</i> Calvert, 1909	Zygoptera	-	P3
<i>Heliocharis amazona</i> Selys, 1853	Zygoptera	-	P3
<i>Acanthagrion adustum</i> Williamson, 1916	Zygoptera	-	P4
<i>Rhodopygia cardinalis</i> (Erichson in Schomburgk, 1848)	Anisoptera	-	P4

* Espécies sem informação filogenética no momento da realização deste estudo.

Quando analisado a existência de sinal filogenético, entre a filogenia e a morfologia do grupo, não houve efeito para ambas as regiões, Santarém/Belterra ($r = 0,466$; $p = 0,531$), e Paragominas ($r = 0,496$; $p = 0,437$). A hipótese de que as classes latentes seriam estruturadas filogenética e morfologicamente foi parcialmente corroborada. Em detalhe, a filogenia apresentou diferenças significativas entre as classes em ambas as regiões, Santarém/Belterra (Pseudo-F = 2,694; $p = 0,047$), e Paragominas (Pseudo-F = 4,715; $p = 0,005$). Quando comparadas par-a-par, houve diferença significativa apenas entre as classes SB1xSB4 e SB2xSB4, para a região de Santarém/Belterra, e entre as classes P1xP2, P1xP4 e P3xP4, para a região de Paragominas (Figura 7). Porém, quanto à semelhança morfológica, foi observada diferença significativa entre classes apenas para a região de Paragominas (Pseudo-F = 2,599; $p = 0,031$). Nas comparações par-a-par, foram observadas diferenças significativas apenas entre as classes P1xP2 e P1xP4 (Figura 7). Além disso, quando analisada a composição de espécies das duas regiões foi observada diferença significativa entre estas (Pseudo-F = 9,231; $p = 0,001$).

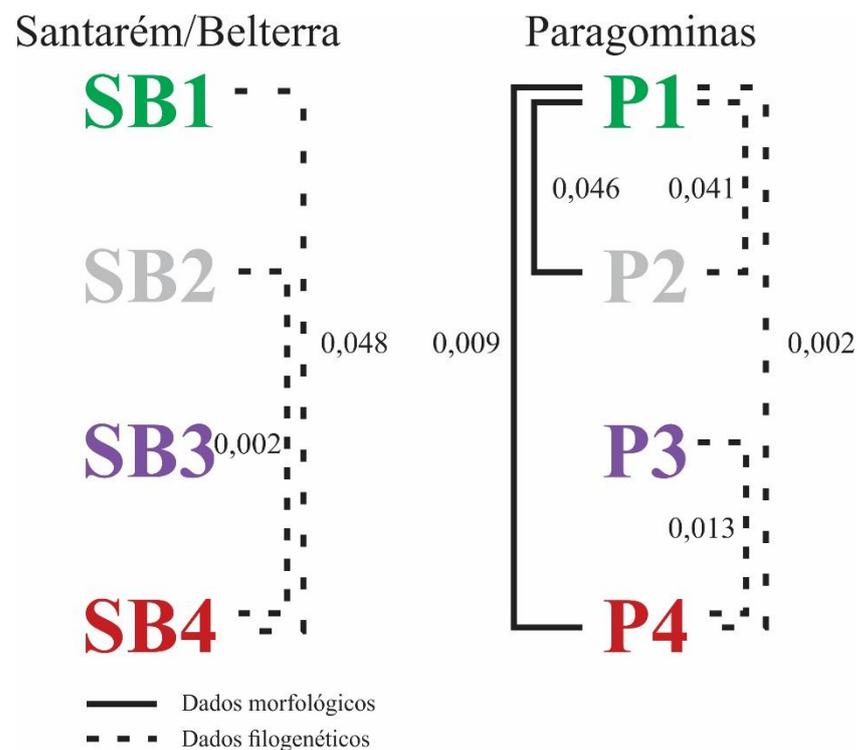


Figura 7. Esquema resumido dos resultados das comparações par-a-par entre as classes latentes.

Em detalhe, as relações supracitadas podem ser observadas/analizadas no espaço multidimensional nas ordenações PCPS e PCoA (Figuras 8 e 9, respectivamente). Ou ainda, a estruturação das classes latentes pode ser analisada a partir das árvores filogenéticas (Figura 10). O resultado detalhado do teste de hipótese pode ser consultado no Apêndice 2.

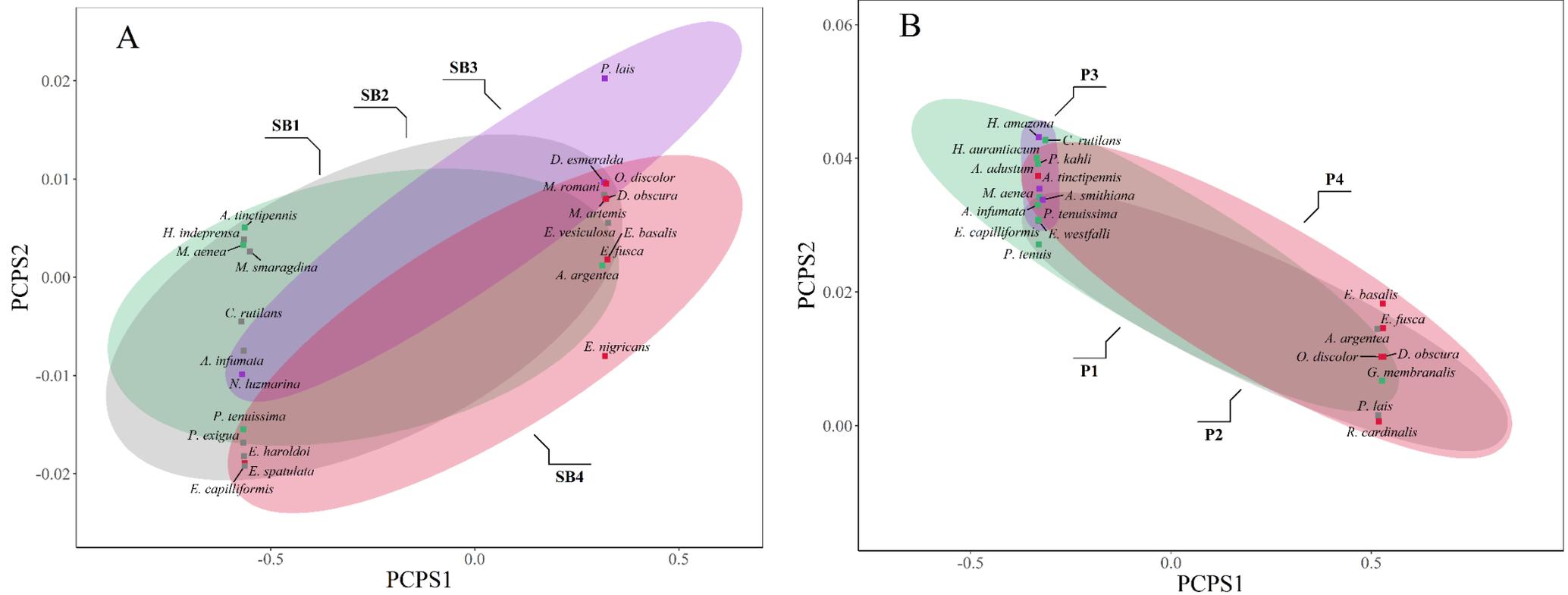


Figura 8. Ordenação das espécies de Odonata, de acordo com a proximidade filogenética destas, para as duas regiões: (A) Santarém/Belterra; e (B) Paragominas. As cores indicam as classes latentes ilustradas no subtópico 3.3.

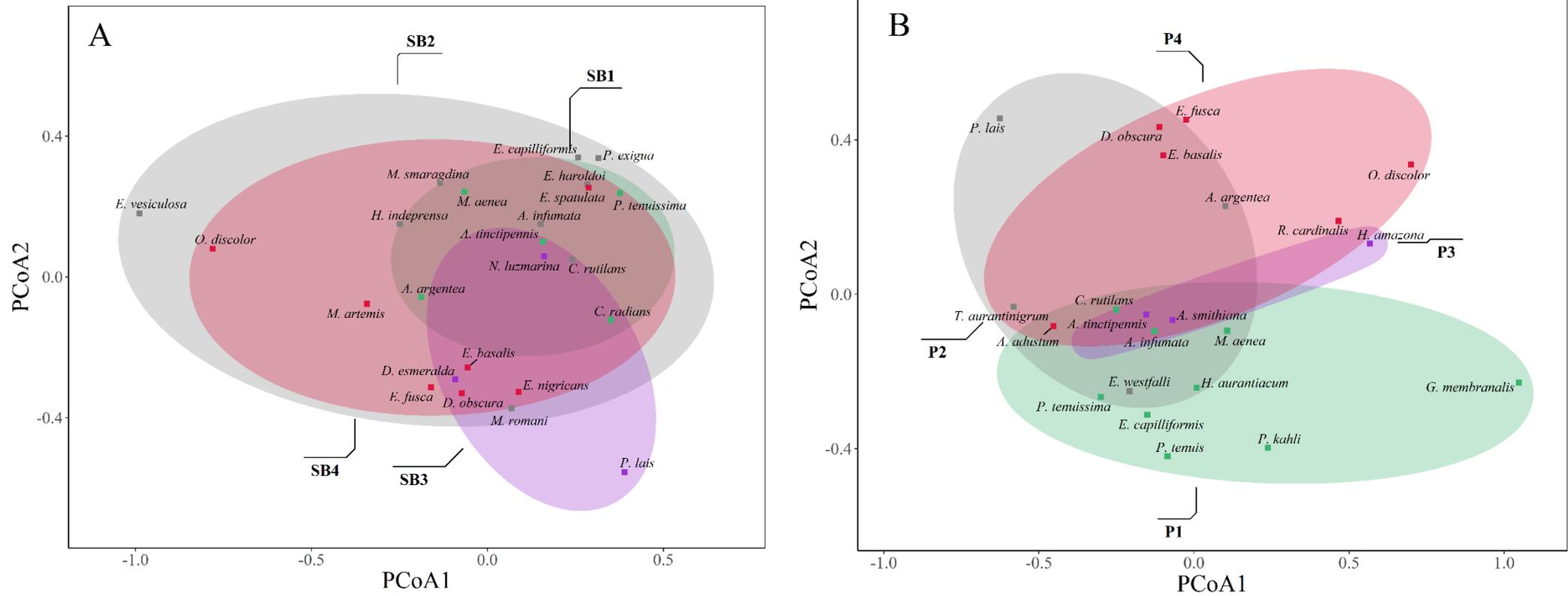


Figura 9. Ordenação das espécies de Odonata, de acordo com as medidas morfológicas destas, para as duas regiões: (A) Santarém/Belterra; e (B) Paragominas. As cores indicam as classes latentes ilustradas no subtópico 3.3.

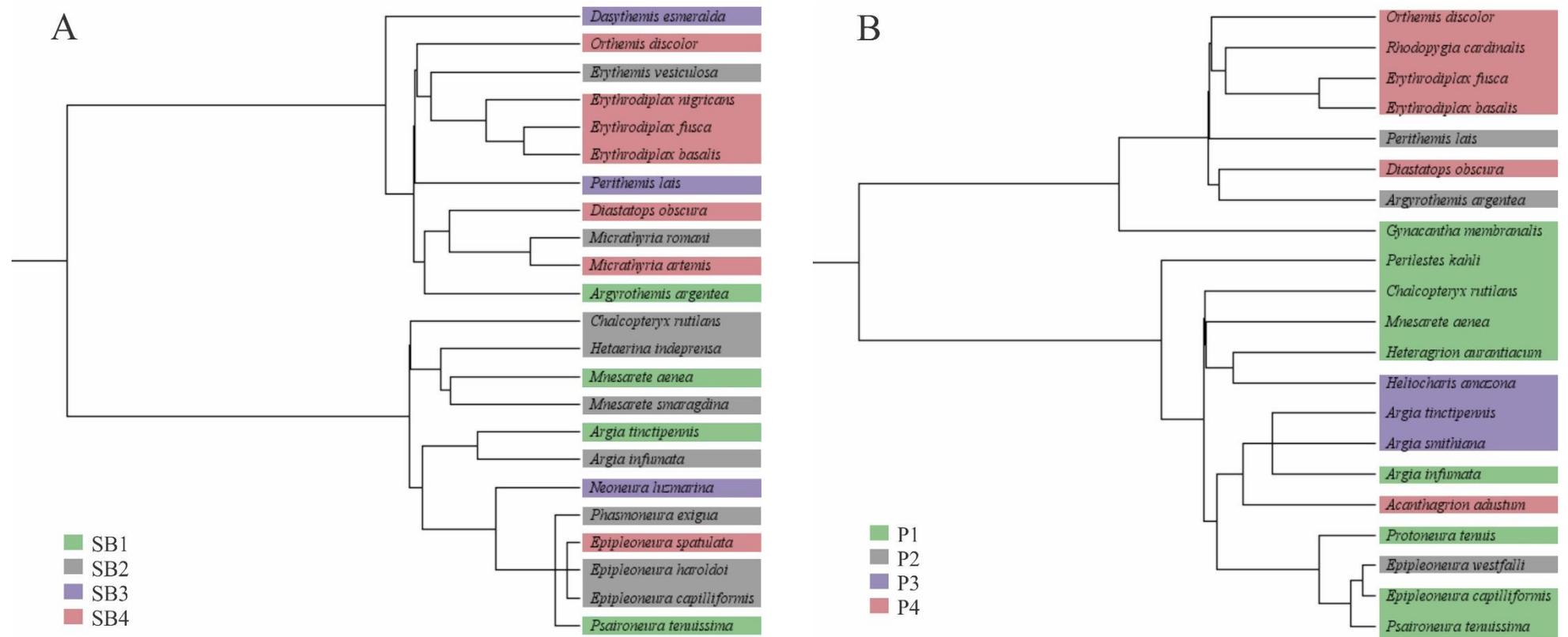


Figura 10. Ilustração das relações filogenéticas entre as espécies, consideradas bem modeladas, destacando suas respectivas classes latentes. (A) Filogenia das espécies modeladas com o conjunto de dados da região de Santarém/Belterra; (B) Filogenia das espécies modeladas com o conjunto de dados da região de Paragominas.

4. DISCUSSÃO

A hipótese de que as classes latentes seriam estruturadas filogenética e morfológicamente foi parcialmente corroborada e isso pode estar relacionado a diversos fatores, tais como, diferenças ambientais entre as áreas estudadas, e/ou a diferença na composição de espécies entre as duas regiões.

As variáveis mais importantes na construção dos modelos foram diferentes para cada região, provavelmente pelo fato da composição de espécies ser diferente entre as duas regiões. Contudo, as duas variáveis em questão são correlacionadas (ver Nessimian et al. 2008). Na Amazônia, áreas mais preservadas tendem a apresentar maiores médias de dossel quando comparadas com áreas mais alteradas (Monteiro-Júnior et al. 2015, Calvão et al. 2016). Mudanças no uso da terra e a urbanização, que avançam sobre as paisagens naturais, podem causar diversas alterações no ambiente, como a redução da cobertura florestal (Lambin et al. 2001, McKinney 2006). Em ambientes aquáticos, as alterações na estruturação da mata ciliar podem causar mudanças nos parâmetros físico-químicos da água, tais como, disponibilidade de oxigênio e pH (Couceiro et al. 2007). Além disso, mudanças na estruturação da vegetação ripária podem causar a homogeneização dos habitats e conseqüentemente afetar a disponibilidade de abrigo e de sítios de reprodução para as comunidades de macroinvertebrados aquáticos (Couceiro et al. 2007, Nielsen et al. 2011, Dolný et al. 2012; Carvalho et al. 2013, Luiza-Andrade et al. 2017).

Ao analisar o padrão de resposta das classes latentes às variáveis ambientais foi detectada uma similaridade entre algumas destas. Na região de Paragominas, as classes P1 e P3 apresentaram um padrão semelhante, onde ambas mantiveram sua probabilidade de ocorrer no ambiente de forma constante até uma faixa intermediária de integridade. A partir de 0,5 de integridade ambiental, as probabilidades de ocorrência das espécies aumentam para as duas classes, sendo a classe P1 de forma exponencial. Por outro lado, quando comparadas as classes P1 e P4, os padrões de resposta são praticamente antagônicos, com a classe P4 declinando consideravelmente ao longo de quase todo o gradiente de integridade. Esse padrão antagônico entre as duas últimas classes supracitadas torna-se mais evidente quando analisadas suas respectivas composições de espécies. Por exemplo, as espécies *E. basalis*, *E. fusca*, *D. obscura* e *A. adustum*, que compõem a classe P4 podem ser espécies relacionadas ou indicadoras de ambientes alterados (Da Silva et al. 2013, Monteiro-Júnior et al. 2014, Dutra & De Marco 2015, Oliveira-Junior et al. 2015), por outro lado, as espécies *H. aurantiacum*, *P. tenuis*, *M. aenea* e *A. infumata*, que fazem parte da classe P1, são consideradas espécies indicadoras de ambientes íntegros (Oliveira-Junior et al. 2015, Rodrigues et al. 2016).

Considerando que as variáveis ambientais são correlacionadas, os padrões de respostas das espécies compartilhadas entre as regiões poderiam ser semelhantes. No entanto, algumas espécies, como *A. tinctipennis*, *A. argentea*, *M. aenea* e *P. tenuissima*, pertencem às classes SB1 e P1, as quais apresentaram padrões de respostas distintos entre as regiões. Em especial, a espécie *A.*

infumata, que pertence às classes P1 e SB2, sendo que esta última apresenta uma probabilidade baixa e constante ao longo de todo o gradiente. O fato dessas espécies apresentarem diferentes padrões de respostas, entre as regiões estudadas, pode estar relacionado à diferença no período de radiação das espécies nessas regiões (Webb et al. 2002, McPeck & Brown 2000). Em detalhe, o município de Paragominas está localizado na região de endemismo de Belém (delimitada pelos rios Xingu e Tocantins), enquanto Santarém e Belterra, estão localizados na região endêmica de Tapajós (entre rios Xingu e Tapajós) (Da Silva et al. 2005). Além disso, é possível que as próprias interações interespecíficas que ocorrem nas comunidades estejam influenciando os padrões de respostas das espécies (Ricklefs 2008, Guterres et al. 2019).

Estes resultados demonstram que a ordem Odonata pode apresentar subgrupos de espécies que respondem de forma semelhante às variações ambientais e que, alguns desses subgrupos podem ser estruturados filogeneticamente e morfológicamente. Além disso, os resultados deste estudo mostram que ambos os fatores, filogenéticos e morfológicos, atuam de forma separada na estruturação dessas classes latentes. Ou seja, os padrões filogenéticos podem ser explicados pelo fato de que as espécies mais aparentadas entre si possam ter passado pelos mesmos eventos históricos, portanto, devem apresentar respostas adaptativas similares (Kellermann et al. 2012). Outro recente estudo, realizado na Amazônia, mostra o efeito de mudanças na estruturação da vegetação sobre a diversidade filogenética de Odonata (Carvalho 2019). Considerando que os traços morfológicos, selecionados neste estudo, possam ser medidas de tamanho corporal, a semelhança morfológica dentro das classes pode refletir a demanda energética no forrageio (Stephens & Krebs 1986). Isso porque espera-se que espécies com o tamanho corporal similar tenham uma demanda energética semelhante (Heath et al. 1971, Heinrich 1974). Contudo, diferente da filogenia, a morfologia foi importante para estruturar as classes latentes apenas na região de Paragominas. Uma possível explicação para esse padrão é a própria diferença na composição de espécies existente entre as duas regiões. Outro fator que pode explicar essa divergência nos padrões de estruturação das classes, dentro e entre cada áreas estudadas, é a diferença no histórico de uso da terra destas áreas (Lawes et al. 2005). Isso porque as constantes mudanças no uso da terra podem causar o isolamento de remanescentes florestais, e conseqüentemente, afetar as taxas de trocas gênicas das espécies entre essas áreas (Lorion & Kennedy 2009). A região de Santarém/Belterra apresenta um histórico de uso da terra mais longo, datando aproximadamente um século. Por outro lado, o histórico de uso da terra na região de Paragominas é mais recente, tendo surgido no início do século XXI (Gardner et al. 2013). Nesse sentido, não pode ser descartada a possibilidade de que para a região de Santarém/Belterra os padrões sejam apenas filogenéticos pelo fato de que as mudanças na estrutura filogenética das comunidades, frente a mudanças ambientais, ocorram em escalas temporais mais longas quando comparadas com mudanças na morfologia (Purschke et al. 2013).

Essa abordagem pode ser aplicada incluindo outros fatores/processos que podem atuar na estruturação das comunidades de Odonata, tais como, comportamento reprodutivo, termorregulação, partilha de nicho, limite de dispersão e/ou história evolutiva das espécies (Hubbell 2001, Pereira et al. 2017, Pereira et al. 2019). Portanto, a aplicação de novos estudos com essa abordagem na Amazônia possibilitaria um melhor conhecimento dos padrões de distribuição/resposta das espécies de Odonata frente às mudanças no ambiente.

5. CONCLUSÃO

Este estudo pode fornecer subsídios para novos estudos sobre Odonata, que abordem estrutura filogenética e morfológica das comunidades. Algumas espécies podem responder de forma semelhante às mudanças no ambiente, formando classes latentes. A estruturação dessas classes pode estar relacionada a fatores intrínsecos compartilhados entre as espécies, tais como semelhanças morfológicas e filogenia. No entanto, a explicação para a estruturação dessas classes não é tão clara/simple. Portanto, é importante a aplicação de estudos mais detalhados com essa abordagem, que levem em consideração outros fatores, tais como tipo de oviposição e termorregulação. Além disso, utilizar subgrupos de espécies talvez possa ser uma forma eficiente de avaliar o impacto ambiental causado pelas mudanças no uso da terra. Isso pode esclarecer melhor os como e o quanto os efeitos dessas mudanças afetam as comunidades de Odonata.

6. REFERÊNCIAS

- Abdi H, Williams LJ (2010). Tukey's honestly significant difference (HSD) test. *Encyclopedia of Research Design*. Thousand Oaks, CA 1-5.
- Alahuhta J, Kosten S, Akasaka M, Auderset D, Azzella MM, Bolpagni R, ... & De Winton M (2017). Global variation in the beta diversity of lake macrophytes is driven by environmental heterogeneity rather than latitude. *Journal of Biogeography* 44(8): 1758-1769.
- Anderson MJ, Walsh DC (2013). PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing?. *Ecological monographs* 83(4): 557-574.
- Barlow J, Lennox GD, Ferreira J, Berenguer E, Lees AC, Mac Nally R, Thomson JR, Ferraz SFDB, Louzada J, Oliveira VHF, Parry, L, Solar RRDC, Vieira ICG, Aragão LEOC, Begotti RA, Braga RF, Cardoso TM, Oliveira-Jr RCD, Souza-Jr CM, Moura NG, Nunes SS, Siqueira JV, Pardini R, Silveira JM, Vaz-de-Mello FZ, Veiga RCS, Venturieri A, Gardner TA (2016). Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* 535(7610): 144-147.
- Belle J (1988). A synopsis of the species of Phyllocycla Calvert, with descriptions of four new taxa and a key to the genera of Neotropical Gomphidae (Odonata, Gomphidae). *Tijdschrift voor entomologie* (131): 73-102.
- Belle J (1996). Higher classification of the South-American Gomphidae (Odonata). *Zoologische Mededeelingen* 70: 297-324.
- Borror DJ (1945). A key to the New World genera of Libellulidae (Odonata). *Annals of the Entomological Society of America* 38(2): 168-194.
- Brasil LS, Batista JD, Giehl NFDS, Valadão MBX, Santos JOD, Dias-Silva K (2014). Environmental integrity and damselfly species composition in Amazonian streams at the "arc of deforestation" region, Mato Grosso, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 26(3): 278-287.
- Brasil LS, Vieira TB, Oliveira-Junior JMB, Dias-Silva K, Juen L (2017). Elements of metacommunity structure in Amazonian Zygoptera among streams under different spatial scales and environmental conditions. *Ecol Vol* 7: 3190-3200.
- Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine learning* 45(1): 5-32.
- Cardini A, O'Higgins PAUL (2004). Patterns of morphological evolution in Marmota (Rodentia, Sciuridae): geometric morphometrics of the cranium in the context of marmot phylogeny, ecology and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 82(3): 385-407.
- Carvalho FG (2019). *Métodos comparativos filogenéticos para avaliar a distribuição de Odonata (Insecta) na Amazônia brasileira*. 90 f. Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Pará, Belém, PA.
- Carvalho FG, Oliveira Roque F, Barbosa L, Montag LF, Juen L (2018). Oil palm plantation is not a suitable environment for most forest specialist species of Odonata in Amazonia. *Animal Conservation* 21(6), 526-533.

- Carvalho FGD, Pinto NS, Oliveira-Junior JM, Juen L (2013). Effects of marginal vegetation removal on Odonata communities. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25(1): 10-18.
- Chai P, Srygley RB (1990). Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain-forest butterflies. *The American Naturalist* 135(6): 748-765.
- Chesson P (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics* 31(1): 343-366.
- Corbet PS (1999). *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley books.
- Corbet PS, May ML (2008). Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology* 11(2): 155-171.
- Cornwell WK, Schwilk DW, Ackerly DD (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87(6): 1465-1471.
- Couceiro SR, Hamada N, Luz SL, Forsberg BR, Pimentel TP (2007). Deforestation and sewage effects on aquatic macroinvertebrates in urban streams in Manaus, Amazonas, Brazil. *Hydrobiologia* 575(1): 271-284.
- Damm S, Dijkstra KDB, Hadrys H (2010). Red drifters and dark residents: the phylogeny and ecology of a Plio-Pleistocene dragonfly radiation reflects Africa's changing environment (Odonata, Libellulidae, Trithemis). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54(3): 870-882.
- Da Silva JMC, Rylands AB, Da Fonseca GA (2005). The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology* 19(3): 689-694.
- Da Silva JMC, Couceiro SRM, Hamada N, Juen L (2013). Effect of vegetation removal for road building on richness and composition of Odonata communities in Amazonia, Brazil. *International Journal of Odonatology* 16(2): 135-144.
- Debastiani VJ, Da Silva Duarte L (2016). Evolutionary models and phylogenetic signal assessment via Mantel test. *Evolutionary Biology* 44(1): 135-143.
- Debastiani VJ, Debastiani MVJ, SYNCOSA D (2018). Package 'PCPS'.
- Dias-Silva K, Cabette HS, Juen L, De Marco Jr P (2010). The influence of habitat integrity and physical-chemical water variables on the structure of aquatic and semi-aquatic Heteroptera. *Zoologia*, 27(6).
- De Marco P, Batista JD, Cabette HSR (2015). Community assembly of adult odonates in tropical streams: an ecophysiological hypothesis. *PloS one*, 10(4): 1-17.
- De Marco P, Resende DC (2002). Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica* 31(2): 129-138.
- Dolný A, Harabiš F, Bárta D, Lhota S, Drozd P (2012). Aquatic insects indicate terrestrial habitat degradation: changes in taxonomical structure and functional diversity of dragonflies in tropical rainforest of East Kalimantan. *Tropical Zoology* 25(3): 141-157.

- Dray S, Legendre P, Blanchet G (2016). packfor: Forward selection with permutation (Canoco p. 46). R-Forge, The R project for statistical computing.
- Dutra S, De Marco P (2015). Bionomic differences in odonates and their influence on the efficiency of indicator species of environmental quality. *Ecological Indicators* 49: 132-142.
- Ellenrieder GSV, N., Hauser M, Pham T (2015). First records of *Macromia katae* (Macromiidae) and *Indothemis carnatica* (Libellulidae) from Vietnam (Insecta: Odonata). *Check List* 11(1): 1-13.
- Estavillo C, Pardini R, da Rocha PLB (2013). Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PloS one* 8(12): 1-10.
- Ferger SW, Schleuning M, Hemp A, Howell KM, Böhning-Gaese K (2014). Food resources and vegetation structure mediate climatic effects on species richness of birds. *Global Ecology and Biogeography* 23(5): 541-549.
- Fierro P, Bertrán C, Tapia J, Hauenstein E, Peña-Cortés F, Vergara C, Cerna C, Vargas-Chacoff L (2017). Effects of local land-use on riparian vegetation, water quality, and the functional organization of macroinvertebrate assemblages. *Science of the Total Environment* 609: 724-734.
- Gardner TA, Ferreira J, Barlow J, Lees AC, Parry L, Vieira ICG, ... e Aragão LE (2013). A social and ecological assessment of tropical land uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 368(1619): 20120166.
- Garrison RW (1990). A synopsis of the genus *Hetaerina* with descriptions of four new species (Odonata: Calopterygidae). *Transactions of the American Entomological Society* 175-259.
- Garrison RW, Von Ellenrieder N, Louton JA (2006). *Dragonfly genera of the New World: an illustrated and annotated key to the Anisoptera*. JHU Press.
- Garrison RW (2010). *Damselfly genera of the new world an illustrated and annotated key to the zygoptera* (No. 595.733097 G3).
- Guterres AP, Cunha EJ, Godoy BS, Silva RR, Juen L (2019). Co-occurrence patterns and morphological similarity of semiaquatic insects (Hemiptera: Gerromorpha) in streams of Eastern Amazonia. *Ecological Entomology* 1-12.
- Heath JE, Hanegan JL, Wilkin PJ, Heath MS (1971). Adaptation of the thermal responses of insects. *American Zoologist* 11(1): 147-158.
- Heinrich B (1974). Thermoregulation in endothermic insects. *Science* 185(4153): 747-756.
- Heinrich B, Casey TM (1978). Heat transfer in dragonflies: 'fliers' and 'perchers'. *Journal of Experimental Biology* 74(1): 17-36.
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012). Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 43: 227-248.
- Hubbell SP (2001). *The unified neutral theory of species abundance and diversity*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

- Hutchinson GE, MacArthur RH (1959). A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *The American Naturalist* 93(869): 117-125.
- Juen L, Cunha EJ, Carvalho FG, Ferreira MC, Begot TO, Andrade AL, Shimano Y, Leão H, Pompeu PS, Montag LFA (2016). Effects of oil palm plantations on the habitat structure and biota of streams in Eastern Amazon. *River Research and Applications* 32(10): 2081-2094.
- Kaufmann PR, Levine P, Robison EG, Seeliger C, Peck DV (1999). *Quantifying physical habitat in wadeable streams*. EPA/620/R-99/003. U.S. Environmental Protection Agency, Washington, D.C.
- Kellermann V, Loeschcke V, Hoffmann AA, Kristensen TN, Fløjgaard C, David JR, Svenning JC, Overgaard, J. (2012). Phylogenetic constraints in key functional traits behind species' climate niches: Patterns of desiccation and cold resistance across 95 drosophila species. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 66(11): 3377-3389.
- Lambin EF, Turner BL, Geist HJ, Agbola SB, Angelsen A, Bruce JW, Coomes OT, Dirzo R, Fischer G, Folke C, George PS, Homewood K, Imbernon J, Leemans R, Li X, Moran EF, Mortimore M, Ramakrishnan PS, Richards JF, Skånes H, Steffe W, Stone GD, Svedin U, Veldkamp TA, Vogel C, Xu J (2001). The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global environmental change* 11(4): 261-269.
- Lammert M, Allan, JD (1999). Assessing biotic integrity of streams: effects of scale in measuring the influence of land use/cover and habitat structure on fish and macroinvertebrates. *Environmental management* 23(2): 257-270.
- Lawes MJ, Lamb BC, Boudreau S (2005). Area-but no edge-effect on woody seedling abundance and species richness in old Afromontane forest fragments. *Journal of Vegetation Science* 16(4): 363-373.
- Leal CG, Barlow J, Gardner TA, Hughes RM, Leitão RP, Mac Nally R, Kaufmann PR, Ferraz SFB, Zuanon J, Paula FRD, Ferreira J, Thomson JR, Lennox GD, Dary EP, Röpke CP, Pompeu PS (2018). Is environmental legislation conserving tropical stream faunas? A large-scale assessment of local, riparian and catchment-scale influences on Amazonian fish. *Journal of Applied Ecology* 55(3): 1312-1326.
- Legendre P, Legendre LF. (2012). *Numerical ecology*. v. 24. Elsevier.
- Lencioni FA (2005). *Damselflies of Brazil: an illustrated identification guide*. All Print Editora.
- Lencioni FA (2006). *Damselflies of Brazil: an illustrated identification guide*. All Print Editora.
- Lorion CM, Kennedy BP (2009). Riparian forest buffers mitigate the effects of deforestation on fish assemblages in tropical headwater streams. *Ecological Applications* 19(2): 468-479.
- Luiza-Andrade A, Brasil LS, Benone NL, Shimano Y, Farias APJ, Montag LF, Dolédec S, Juen L (2017). Influence of oil palm monoculture on the taxonomic and functional composition of aquatic insect communities in eastern Brazilian Amazonia. *Ecological Indicators* 82: 478-483.
- MacArthur R, Levins R (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The american naturalist* 101(921): 377-385.

- Manuschevich D, Beier CM (2016). Simulating land use changes under alternative policy scenarios for conservation of native forests in south-central Chile. *Land Use Policy* 51: 350-362.
- May ML (1976) Thermoregulation in adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs* 46: 1-32
- McCauley SJ (2012). Relationship between morphology, dispersal and habitat distribution in three species of *Libellula* (Odonata: Anisoptera). *Aquatic insects* 34(3-4): 195-204.
- McGeoch MA (1998). The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological reviews* 73(2): 181-201.
- McKay T, Herman T (2008). Thermoregulation in three species of damselflies, with notes on temporal distribution and microhabitat use (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica* 37(1): 29-39.
- McKinney ML (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological conservation* 127(3): 247-260.
- McPeck MA, Brown JM (2000). Building a regional species pool: diversification of the *Enallagma* damselflies in eastern North America. *Ecology* 81(4): 904-920.
- Miguel TB, Oliveira-Junior JMB, Ligeiro R, Juen L (2017). Odonata (Insecta) as a tool for the biomonitoring of environmental quality. *Ecological Indicators* 81: 555-566.
- Montag LF, Leão H, Benone NL, Monteiro-Júnior CS, Faria APJ, Nicacio G, Ferreira CP, Garcia DHA, Santos CRM, Pompeu PS, Winemiller KO, Juen L (2019). Contrasting associations between habitat conditions and stream aquatic biodiversity in a forest reserve and its surrounding area in the Eastern Amazon. *Hydrobiologia*, 826(1): 263-277.
- Montag LF, Winemiller KO, Keppeler FW, Leão H, Benone NL, Torres NR, Prudente BS, Begot TO, Bower LM, Lopez-Delgado EO, Quintana Y, Hoeninghaus DJ, Juen L (2019). Land cover, riparian zones and instream habitat influence stream fish assemblages in the eastern Amazon. *Ecology of Freshwater Fish*, 28(2): 317-329.
- Monteiro-Júnior CDS, 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-Júnior CS, Juen L, Hamada N (2014). Effects of urbanization on stream habitats and associated adult dragonfly and damselfly communities in central Brazilian Amazonia. *Landscape and Urban Planning* 127: 28-40.
- Nepstad DC, Moutinho P, Dias-Filho MB, Davidson E, Cardinot G, Markewitz D, Figueiredo R, Viana N, Chambers J, Ray D, Guerreiros JB, Lefebvre P, Sternberg L, Moreira M, Barros L, Ishida FY, Tohlver I, Belk E, Kalif K, Schwalbe K (2002). The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 107(D20): LBA-53.
- Nessimian JL, Venticinque EM, Zuanon J, De Marco P, Gordo M, Fidelis L, Batista JD, Juen, L (2008). Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia* 614(1): 117.

- Nielsen KE, Degn HJ, Damgaard C, Bruus M, Nygaard B (2011). A native species with invasive behaviour in coastal dunes: evidence for progressing decay and homogenization of habitat types. *Ambio* 40(7): 819-823.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2013). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2-0.
- Oliveira-Junior JMB, Juen L (2019). The Zygoptera/Anisoptera Ratio (Insecta: Odonata): a New Tool for Habitat Alterations Assessment in Amazonian Streams. *Neotropical entomology*, 1(9).
- Oliveira-Junior JMB, Junior PDM, Dias-Silva K, Leitão RP, Leal CG, Pompeu PS, Gardner TA, Hughes RM, Juen, L. (2017). Effects of human disturbance and riparian conditions on Odonata (Insecta) assemblages in eastern Amazon basin streams. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters* 66: 31-39.
- Oliveira-Junior JMB, Shimano Y, Gardner TA, Hughes RM, De Marco Júnior P, Juen L (2015). Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Austral Ecology* 40(6): 733-744.
- Orlinskiy P, Münze R, Beketov M, Gunold R, Paschke A, Knillmann S, Liess M (2015). Forested headwaters mitigate pesticide effects on macroinvertebrate communities in streams: mechanisms and quantification. *Science of the Total Environment* 524: 115-123.
- Palmer AR, Strobeck C (2003). CH 17. Fluctuating asymmetry analyses revisited. *Developmental Instability: Causes and Consequences*, Oxford University Press, Oxford, 279-319.
- Peck DV, Lazorchak JM, Klemm DJ (2002). *Environmental monitoring and assessment program--surface waters: western pilot study field operations manual for wadeable streams*. Environmental Protection Agency, Washington, DC.
- Pereira DFG, Oliveira-Junior JMB, Juen L (2019). Environmental changes promote larger species of Odonata (Insecta) in Amazonian streams. *Ecological Indicators* 98: 179-192.
- Pereira LS, Mise FT, Tencatt LF, Baumgartner MT, Agostinho, AA (2017) Is coexistence between non-native and native Erythrinidae species mediated by niche differentiation or environmental filtering? A case study in the upper Paraná River floodplain. *Neotropical Ichthyology* 15(2): 1-11.
- Pillar VD, Duarte LDS (2010). A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology letters* 13(5): 587-596.
- Piketty MG, Drigo I, Sablayrolles P, De Aquino E, Pena D, Sist P (2015). Annual cash income from community forest management in the Brazilian Amazon: Challenges for the future. *Forests* 6(11): 4228-4244.
- Proust-Lima C, Philipps V, Amadou D, Lique B (2016). Package 'lcmm', <https://cran.r-project.org/web/packages/lcmm/lcmm.pdf>
- Purschke O, Schmid BC, Sykes MT, Poschod P, Michalski SG, Durka W, Kühn I, Winter M, Prentice HC (2013). Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology* 101(4): 857-866.

- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ricklefs RE (1977). Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist* 111(978): 376-381.
- Ricklefs RE (2008). Disintegration of the ecological community: American Society of Naturalists Sewall Wright award winner address. *The American Naturalist* 172(6): 741-750.
- Rodrigues ME, De Oliveira Roque F, Quintero JMO, De Castro Pena JC, De Sousa, D. C, Junior PDM (2016). Nonlinear responses in damselfly community along a gradient of habitat loss in a savanna landscape. *Biological Conservation* 194: 113-120.
- Schade JD, Marti E, Welter JR, Fisher SG, Grimm NB (2002). Sources of nitrogen to the riparian zone of a desert stream: implications for riparian vegetation and nitrogen retention. *Ecosystems* 5(1): 68-79.
- Smith SJ, Ellis N, Pitcher CR (2011). Conditional variable importance in R package extendedForest,
- Southwood TR (1977). Habitat, the templet for ecological strategies?. *Journal of animal ecology* 46(2): 337-365.
- Stark J, Lehman R, Crawford L, Enquist BJ, Blonder B (2017). Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? A test in montane and alpine meadows. *Oikos* 126(11): 1650-1659.
- Stephens DW, Krebs JR (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Tabacchi E, Correll DL, Hauer R, Pinay G, Planty-Tabacchi AM, Wissmar RC (1998). Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater biology* 40(3): 497-516.
- Valente-Neto F, De Oliveira Roque F, Rodrigues ME, Juen L, Swan CM (2016). Toward a practical use of Neotropical odonates as bioindicators: Testing congruence across taxonomic resolution and life stages. *Ecological indicators* 61: 952-959.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980). The river continuum concept. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 37(1): 130-137.
- Waller JT, Svensson EI (2017). Body size evolution in an old insect order: No evidence for Cope's Rule in spite of fitness benefits of large size. *Evolution* 71(9): 2178-2193.
- Watrín ODS, Da ROCHA AMA (1992). Levantamento da vegetação natural e do uso da terra no município de Paragominas (PA) utilizando imagens TM/LANDSAT. Embrapa Amazônia Oriental-Séries anteriores (INFOTECA-E).
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics* 33(1): 475-505.

7. MATERIAL SUPLEMENTAR

Apêndice 1 - Lista detalhada de variáveis ambientais selecionadas usando o método *Forward selection*.

Blocos	Variáveis	Descrição das variáveis	Código
IIH	IIH	Índice de Integridade do Habitat	V1
Físico-química	Condutividade	Média de condutividade do canal	V2
	Oxigênio dissolvido	Média de oxigênio dissolvido do canal	V3
Abrigo	XFC_NAT	Média de abrigo natural	V4
	XFC_BRS	Média de abrigo com madeira pequena	V5
	Litter X (NEW)	Média de folha	V6
Cobertura	VCDENMID	Desvio padrão da cobertura média de dossel	V7
Cobertura_visual	XPCAN	Presença de dossel por transecto	V8
	XCS	Média de dossel de árvores pequenas	V9
	XPCM	Presença de dossel e sub-bosque por transecto	V10
Declividade	XSLOPE	Média de elevação do trecho	V11
Hidráulica	LSUB_DMM	Log10 do substrato D50	V12
Impacto	W1H_PIPE	Índice de proximidade de canos	V13
	W1_HNOAG	Índice de proximidade de impacto não agrícola	V14
Madeira	V1W	Volume madeira no Leito / 150m - Classe de Tamanho 1	V15
	CTOTT	Número de madeira no leito + superior	V16
	CTOTTM100	Número de madeira no leito/100 m + superior	V17
	VTOTW	Volume de madeira no leito	V18
	VTOTWM100	Volume no leito / 100 m	V19
Morfologia	SDDEPTH	Desvio Padrão da profundidade da seção (cm)	V20
	VEMBED	Desvio Padrão da imersão (Canal + Margens)	V21
Substrato	PCT_BIGR	Porcentagem de substrato > 16mm de diâmetro	V22
	NEW	Porcentagem de folha fina	V23
Unidade	PCT_SLOW	Porcentagem de todos os tipos de Glide + piscinas	V24
	PCT_FAST	Porcentagem de quedas de água + Cascatas + Rápidas + Riffles	V25

Landscape

CAT_XSLO	Porcentagem de inclinação média da bacia hidrográfica	V26
CAT_ALL_SFO	Porcentagem de floresta secundária sobre a rede de drenagem na escala de bacia hidrográfica	V27
RIP_ALL_SFO	Porcentagem de floresta secundária sobre a rede de drenagem - buffer de 100 m	V28
LOC_NON_FOR_LUI	Intensidade de uso da terra (Sem floresta) em escala local - buffer de 100 m	V29

Apêndice 2. Tabela detalhada dos resultados das análises do teste de hipótese.

PERMANOVA (Pseudo-F + <i>p</i> -Value)							
	Global	Comparações par-a-par					
Santarém/Belterra		SB1xSB2	SB1xSB3	SB1xSB4	SB2xSB3	SB2xSB4	SB3xSB4
Morfologia	1,703; 0,133	0,409; 0,674	1,994; 0,200	2,600; 0,117	2,129; 0,143	2,058; 0,165	1,345; 0,380
Filogenia	4,715; 0,005	0,357; 0,944	0,994; 0,408	2,077; 0,048	1,322; 0,206	2,711; 0,007	0,795; 0,499
Paragominas		P1xP2	P1xP3	P1xP4	P2xP3	P2xP4	P3xP4
Morfologia	2,599; 0,031	3,698; 0,046	0,742; 0,502	4,811; 0,009	1,814; 0,288	2,203; 0,143	0,7632; 0,494
Filogenia	2,694; 0,047	1,861; 0,041	0,8137; 0,544	3,233; 0,002	1,824; 0,085	0,666; 0,651	2,926; 0,013

Apêndice 3. Identificação e localização geográfica dos locais amostrados no estudo.

Paragominas			Santarém/Belterra		
Longitude	Latitude	Código	Longitude	Latitude	Código
-47.87004	-2.76248	100-1	54.49897222	2.688750	112-1
-47.85433	-2.74600	100-2	54.4922500	2.730250	112-2
-47.70178	-2.90227	142-1	54.59369444	2.733833	125-1
-47.69481	-2.90051	142-2	54.83205556	2.737111	129-1X
-47.67863	-2.91300	142-3	54.46547222	2.835917	157-2
-46.80122	-2.93997	152-1	54.45636111	2.820806	157-3
-46.87227	-3.12815	245-1	54.99297222	2.845167	165-1
-47.62538	-3.19966	269-1	55.00708333	2.845444	165-2
-47.60230	-3.21045	269-3	55.00616667	2.840917	165-3
-47.18254	-3.29418	358-1	54.82961111	2.873917	199-1X
-47.17968	-3.33401	358-2	54.78797222	2.894750	199-2
-47.83314	-3.36440	369-1	54.79047222	2.859083	199-3
-47.46377	-3.45058	423-1	54.73869444	2.943750	236-2
-47.44999	-3.46296	423-3	54.88016667	2.996333	260-2
-47.44999	-3.46296	423-4	54.91430556	3.039389	260-3X
-46.95701	-2.58826	44-1	54.88172222	3.025194	260-4
-46.96759	-2.59771	44-4	55.02041667	3.042083	261-1
-48.51072	-3.73744	549-2	54.96983333	3.051389	261-2X
-48.51189	-3.78182	549-3	54.81477778	3.150861	307-2
-47.46237	-3.11975	X-1	54.82977778	3.142556	307-3
-47.51559	-3.28563	X-4	54.83833333	3.161389	307-4
-47.15771	-3.00826	X-5	54.87919444	3.292972	357-2
-47.11830	-3.08414	X-6	54.88361111	3.259361	357-5
-47.11889	-3.06791	X-7	54.90016667	3.263417	357-6
-47.32485	-3.17617	X-10	54.96402778	3.297417	363-3
-47.54044	-3.19326	X-15	54.87116667	3.491472	399-1
-47.58373	-3.28301	X-22	54.82483333	3.429528	399-3
-47.78931	-2.75639	X-29	54.79011111	3.464944	399-4X
-48.37034	-3.80123	X-42	54.50441667	2.627194	81-2
-48.51449	-3.66980	X-53	54.80558333	3.379139	E1
-48.42421	-3.73365	X-56	54.68938889	2.784167	E12
-48.28512	-3.73107	X-59	54.77744444	2.569778	E15
-48.82081	-3.53871	X-67	54.71008333	2.626639	E17
-48.13450	-3.71667	X-108	54.44736111	2.620306	E19
-48.11616	-3.75656	X-109	54.43225000	2.741361	E20
-48.10286	-3.77539	X-121	54.53744444	2.771417	E21
-47.12941	-3.29705	X-122	54.54391667	2.596528	E26
-47.12314	-3.38679	X-123	54.97122222	3.185222	E30
-47.07504	-3.49601	X-125	54.42152778	2.827111	E31
-47.77710	-3.39734	X-129	54.50436111	2.592222	E32
-47.87006	-3.36587	X-131	54.46425000	2.597111	E33
-47.08674	-2.66457	X-132	54.90600000	2.952167	E35

-48.05974	-3.25209	X-171	54.73116667	3.027639	E37
-48.02799	-3.29054	X-172	54.78444444	3.174806	E38
-47.07836	-3.00641	X-180	-54.81033333	3.183833	E4
-46.74707	-2.95383	X-181	54.98397222	3.187611	E6
-46.93989	-2.91335	X-183	55.06511111	3.116750	E7
-46.94843	-3.02202	X-191	55.06805556	3.123194	E8
-46.96843	-3.08680	X-194			
-47.01699	-3.19225	X-196			
