

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

FERNANDO GERALDO DE CARVALHO

**Métodos comparativos filogenéticos para avaliar a  
distribuição de Odonata (Insecta) na Amazônia brasileira**

Belém  
2019

FERNANDO GERALDO DE CARVALHO

**Métodos comparativos filogenéticos para avaliar a distribuição de  
Odonata (Insecta) na Amazônia brasileira**

Tese 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 Doutor em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia.

**Orientador: Dr. Leandro Juen**

**Coorientador: Dr. Leandro da Silva Duarte**

Belém

2019

Fernando Geraldo de Carvalho

**Métodos comparativos filogenéticos para avaliar a distribuição de  
Odonata (Insecta) na Amazônia brasileira**

Tese 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 ou Doutor em Ecologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Leandro Juen  
Universidade Federal do Pará (Presidente)

Dra. Thaísa Sala Michelan  
Universidade Federal do Pará (Participou da banca de qualificação)

Dr. José Alexandre Felizola Diniz Filho  
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Dr. Crisóforo Fabricio Villalobos Camacho  
Membro do Sistema Nacional de Investigadores (SNI) Nível II, México.

Dr. Marcos Bergmann Carlucci  
Universidade Federal do Paraná (UFPR)

Dra. Marina Schmidt Dalzochio  
Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD)

Dr. Marcos Pérsio Dantas Santos  
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Dr. Javier Muzón  
Universidad Nacional de Avellaneda (Argentina)

Dedico essa tese aos meus pais, *Geraldo de Carvalho* e *Matildes de Carvalho* e aos meus irmãos, *Núbia Carvalho*, *Fernanda Carvalho* e *Valdinilson Carvalho*. Amo vocês!

## AGRADECIMENTOS

Não basta sonhar, tem que lutar! ... sem sombra de dúvidas essa frase resume esse momento que estou vivendo. Essa tese foi um sonho, um sonho em querer ser o primeiro doutor da minha família, um sonho por querer dar início aos estudos de diversidade filogenética de Odonata na Amazônia brasileira para estudos ecológicos. Um sonho por querer contribuir com a pesquisa do meu país, mesmo que diante do desmonte que estamos vivendo nesse momento tão trágico com a nossa ciência. Quero aqui expressar de coração meus agradecimentos às seguintes pessoas e instituições:

Em nome da Coordenadora, **Dra. Thaísa Michelan**, quero agradecer o **PPGECO/UFGA**, por ter apoiado o meu projeto e ter dado subsídios ao longo desses quatro anos para que eu pudesse realizar essa pesquisa. Meu muito obrigado de coração!

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (**CAPES**) pela concessão da bolsa de estudo ao longo desses quatro anos do curso de doutorado.

À **UFRGS** e **UFG**, nas pessoas de **Dr. Leandro Duarte**, **Dr. Guilherme Seger**, **Ms. Gabriel Nakamura** e **Dr. Lucas Jardim**, pela importantíssima contribuição nessa pesquisa ao longo desses quatro anos. Além de parceiros na pesquisa, ganhei grandes amigos para vida. Meu muito obrigado! Vocês são os caras!

À **Conservação Internacional (CI)**, na pessoa do **Luis Barbosa**, pela contribuição na elaboração dos dados de paisagem. Meu muito obrigado, de coração!

À empresa **AGROPALMA**, pelo financiamento e apoio em parte das coletas de dados. Obrigado!

À **FADESP**, pelo apoio financeiro e logístico nessa pesquisa. Vocês foram muito importantes para realização desse estudo. Obrigado!

Ao professor, orientador e amigo **Dr. Leandro Juen**, não tenho palavras para descrever o quanto você é importante para minha vida acadêmica. Eu tenho muito orgulho em dizer que tenho o privilégio de ser orientado por uma pessoa tão generosa, solícita, dedicada e inteligente. Sem você dificilmente esse projeto teria existido. Meu muito obrigado! Obrigado mesmo de coração! Gratidão é o sentimento que tenho por você!

Ao professor e Coorientador **Dr. Leandro Duarte**, pela a inestimável ajuda, pois no momento em que eu mais precisei para o desenvolvimento desse projeto, você abriu as portas do seu laboratório e me deu todos os subsídios que eu precisava. Me sinto

honrado por isso, pois sempre fui fã do seu trabalho. Meu muito obrigado de coração!  
Grato!

Em especial, aos amigos de Belém (LABECO) que levarei para vida, **Erlane Cunha, Maria Pinheiro, Priscila Gozzi, Ana Luiz Andrade, Flavia Silva, Alana Guterres, Híngara Leão, Driane Pereira, Rodrigo Lisboa, Viviane Costa, Rafael Basto, Leandro Brasil, Lenize Calvão, Ana Paula Justino, Carina Kaory, Jorge Nascimento, Joás Silva, Erival Gonçalves, Sara Miranda, Thiago Begot, Thiago Barbosa.** Com vocês tudo ficou mais leve. Amo muito, muito vocês!

Os meus amigos **Gabriel Nakamura** e a **Iara**, por me hospedarem em sua casa para que eu pudesse desenvolver a minha pesquisa na UFRGS. Pelos conselhos e os momentos incríveis de descontração. A vocês meu muito obrigado! Toda minha gratidão e carinho!

Ao meu amigo **Arthur Rodrigues**, por me hospedar em sua casa e pelos os papos cabeça. Obrigado de coração!

Os meus amigos do coração do “Ap. Sem Moral”, **Thiely Garcias** e **Giovanni Palheta**. Vocês me proporcionaram momentos inesquecíveis que levarei para vida. Vocês são muito especiais para mim. Obrigado de coração!

Aos amigos, **Lucas Portos, Aline Richter, Alina van Dijk, Jac Lima, Dirleane Ottonelli, Thiago Oliveira** que o LEFF/UFRGS me presenteou. Muito, muito obrigado de coração! Vocês são especiais!

Quero agradecer especialmente a minha amiga e irmã, **Yulie Shimano**, que mesmo distante sempre foi presente. Obrigado por tudo! Gratidão por poder contar com você sempre!

E ao meu mais recente amigo que já tenho uma grande admiração, **Gilderlanio Araújo**. Obrigado por tudo de coração!

Por último e não menos importante, quero agradecer de coração aos meus velhos **Pais**. Mesmo com todos os percalços e enormes desafios que a vida lhes proporcionaram, nunca pensaram em abrir mão de tentar um futuro melhor para seus filhos. Quando criança, meus pais me diziam uma frase que me marcou muito. “Filho, em escolher te dar roupas boas, calçados bons ou estudo, eu prefiro te dar estudo, porque o conhecimento é a única herança que deixarei para você com a certeza que ninguém vai te roubar um dia.” Obrigado! Não satisfeitos me deram de presente três irmãos incríveis, no qual, sou muito

grato por fazer parte dessa família tão especial. Foi com vocês que eu aprendi a ser humilde, esforçado e responsável. Obrigado Pai, Mãe e irmãos, amo muito vocês!!!

*Não são as espécies mais fortes que sobrevivem, nem as mais inteligentes, mas as que melhores se adaptam às mudanças.*

Charles Darwin

## **Métodos comparativos filogenéticos para avaliar a distribuição de Odonata (Insecta) na Amazônia brasileira**

### **Resumo**

Em virtude das alterações da paisagem causadas para fins antrópicos, é crescente as perdas da biodiversidade e dos serviços ecossistêmicos na Amazônia brasileira, tornando-se indispensável para os ecólogos compreender os fatores que afetam a distribuição das espécies. Pois os processos ecológicos e evolutivos moldam a dinâmica de especiação e extinção das espécies, e assim, determinam a sua distribuição. O objetivo principal foi avaliar a influência dos processos evolutivos sobre a distribuição dos odonatos amazônicos. Para isso, foram compiladas as relações evolutivas já disponíveis na literatura sobre Zygoptera e Anisoptera, complementando e criando uma supertree com as espécies amazônicas. Testamos a hipótese que a modificação do habitat pode levar à perda de espécies especialistas florestais e favorecer espécies especialistas de áreas abertas e ou generalistas de habitats. No qual, esperamos que nas áreas desflorestadas a comunidade de Odonata seja mais empobrecida taxonomicamente e filogeneticamente do que em áreas florestais. Testamos também se o habitat ancestral dos odonatos amazônicos eram estritamente florestais. Se a transição de habitats abertos para florestais necessitava passar por um estado que ocupe os dois habitats. Testamos também se a evolução do tamanho corporal está correlacionado ao habitat ocupado das espécies. As estimativas apontam que 18% dos gêneros das libélulas amazônicas não estavam nas filogenias fontes. Estima-se também que existam 400 espécies de Odonata amazônicas, porém apenas 1/5 estão disponíveis nas filogenias fontes. A conversão da floresta nativa para uso antrópico afeta a diversidade filogenética de Odonata, pois detectamos um aumento na diversidade filogenética ao longo da transformação ambiental. Porém, a riqueza e abundância taxonômica das espécies não foram afetadas. O ancestral comum dos odonatos amazônicos não seriam de habitat florestal, possivelmente por ter surgido bem antes da floresta amazônica ter essa estrutura que se encontra hoje. Além disso, o grupo precisaria se tornar generalista de habitats antes de se especializar em algum tipo específico de ambiente, ou então os indivíduos seriam extintos ao longo das histórias evolutivas. Quando testamos se o tamanho corporal das espécies tinha relação com o

habitat ocupado não foi corroborado. Então, sugerimos que os trabalhos futuros incluam informações detalhadas sobre comportamento reprodutivo, temperatura corporal das espécies e temperatura do ar, a fim de elucidar melhor a história evolutiva dos odonatos amazônicos.

**Palavras-chave:** Odonatos amazônicos; riachos amazônicos; bioma amazônico; libélula.

# **Comparative phylogenetic methods to evaluate the distribution of Odonata (Insecta) in the Brazilian Amazon**

## **Abstract**

Because of the landscape changes caused by human activities, there is an increasing loss of biodiversity and ecosystem services in the Brazilian Amazon, making it essential for ecologists to understand the factors that affect the distribution of species, for the ecological and evolutionary processes shape the dynamics of speciation and extinction of the species and thus determine their distribution. In this thesis project, the main objective was to evaluate the influence of evolutionary processes on the distribution of Amazonian odonates. For this, we compiled the evolutionary relationships already available in the literature on Zygoptera and Anisoptera, complementing and creating a supertree with the Amazonian species. We hypothesize that habitat modification may lead to the loss of forest species and favor specialists species of open and habitat generalists areas. In which we expect in the areas deforested the Odonata community is impoverished taxonomically and phylogenetically than in forest areas. We also tested whether the ancestral habitat of Amazonian odonates were strictly forested and if the transition from open habitats to forest needs to pass through a state that occupies the two habitats. We also tested whether body size evolution correlates with the species' occupied habitat. Estimates indicate that 18% of the genera of the Amazonian dragonflies were not in the source phylogenies. It is also estimated that there are 400 species of Amazonian Odonata, but only 1/5 are available in the source phylogenies. The conversion of the native forest to anthropic use affects the phylogenetic diversity of Odonata, we detected an increase in the phylogenetic diversity during the environmental transformation. But the taxonomic richness and abundance of species were not affected. The common ancestor of Amazonian odonates would not be exclusive to forest habitat, possibly because it arose long before the Amazon forest had this structure found today. In addition, the group needed to become habitat generalists before specializing in some specific type of environment, or else they would be extinct through evolutionary history. The hypothesis that the body size of the species was related to the occupied habitat was not corroborated. We suggest that future works include detailed information on reproductive behavior, body temperature of the species and air temperature in order to elucidate the evolutionary history of the Amazonian odonates.

**Keywords:** Amazonian odonates; Amazonian streams; Amazonian biome; dragonfly.

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL .....	14
2. Sessão I.....	16
2. ABSTRACT .....	19
2.1 INTRODUCTION .....	20
2.3 METHODS .....	22
2.4 RESULTS AND DISCUSSION .....	23
2.5 ACKNOWLEDGEMENTS .....	28
2.6 REFERENCES.....	29
3. Sessão II .....	34
3.1 RESUMO .....	36
3.2 INTRODUÇÃO.....	37
3.3 MATERIAL E MÉTODOS .....	39
3.3.1 Área de estudo.....	39
3.3.2 Amostragem biológica .....	40
3.3.3 Variáveis ambientais e caracterização do habitat .....	40
3.3.4 Métricas de paisagem .....	40
3.3.5 Árvore filogenética.....	41
3.3.6 Análises estatísticas.....	42
3.4 RESULTADOS .....	44
3.5 DISCUSSÃO.....	47
3.6 AGRADECIMENTOS .....	51
3.7 REFERÊNCIAS .....	52
4. Sessão III .....	60
4.1 RESUMO .....	62
4.2 INTRODUÇÃO.....	63

4.3 MATERIAL E MÉTODOS .....	65
4.3.1 Reconstrução da árvore filogenética .....	65
4.3.2 Amostragem biológica .....	66
4.3.3 Medidas morfométricas das espécies de Odonata.....	66
4.3.4 Classificação do hábitat das espécies de Odonata .....	67
4.3.5 Mensuração da cobertura vegetal primária das microbacias .....	67
4.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS .....	68
4.4.1 Reconstrução dos estados ancestrais do habitat.....	68
4.4.2 Correlação dos atributos e a filogenia .....	69
4.5 RESULTADOS .....	69
4.6 DISCUSSÃO.....	74
4.7 AGRADECIMENTOS .....	77
4.8 REFERÊNCIAS .....	78
5.0 CONCLUSÃO GERAL .....	84
6.0 REFERÊNCIAS.....	86
7. ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O PERÍODO DO DOUTORADO: .....	88
8. ANEXOS.....	89

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

Ultimamente, a ordem Odonata vem sendo usada com maior frequência para estudos biogeográficos (Juen & De Marco 2011, 2012; Brasil et al. 2019), bem como ferramenta de controle ou detecção dos impactos antropogênicos na Amazônia brasileira (Monteiro-Junior et al. 2013; Juen et al. 2014; Monteiro-Junior et al. 2014; Monteiro-Junior et al. 2015; Calvão et al. 2016; Oliveira-Junior et al. 2017; Miguel et al. 2017; Carvalho et al. 2018; Oliveira-Junior & Juen 2019; Pereira et al. 2019). Entretanto, a busca por entender como as espécies estão distribuídas, e quais variáveis ambientais afetam esses padrões, têm sido um dos principais desafios desses estudos ao longo desses anos. Principalmente, em virtude das crescentes alterações ambientais na Amazônia brasileira, que resultam em perdas de biodiversidade e em resposta, perdas dos serviços ecossistêmicos (INPE, 2019).

Apesar de alguns mecanismos já serem razoavelmente explorados nesses estudos, principalmente ligados ao comportamento das espécies, distribuição e bioindicadores de habitats, o poder de explicação desses padrões muitas das vezes permanecem com baixos valores, e que conseqüentemente, apresentam uma grande quantidade de resíduos. Uma possibilidade que explicaria isso, são possíveis fatores evolutivos inseridos ou intrínsecos nos modelos e que não estariam sendo medidos (Webb et al. 2002; Gerhold et al. 2015).

Historicamente, estudos que contemplam abordagem filogenética de Odonata ainda são escassos ou inexistentes na Amazônia, devido a três principais motivos. Primeiro, a existência de uma lacuna de conhecimento das relações filogenéticas de Odonata no neotropico, principalmente na Amazônia, por ser detentora da maior diversidade do planeta. Segundo, existe uma lacuna de distribuição biogeográfica na região, uma vez que a Amazônia é uma área remota de difícil acesso para coleta dos dados bióticos e abióticos. Terceiro, por dificuldades em mensurar as relações filogenética das espécies, por falta de estrutura adequada para isso.

No entanto, os estudos citados logo acima, conseguiram reduzir parte de algumas lacunas do conhecimento, principalmente no que se refere ao déficit de distribuição biogeográfico das espécies. Por outro lado, houve também recentemente a elaboração de duas importantes filogenias que contém todas as famílias da Ordem Odonata existentes no planeta (Dijkstra et al. 2014; Waller & Svensson 2017). Diante desses avanços, aqui foi possível elaborar os primeiros objetivos e hipóteses filogenéticas para estudos evolutivos com os odonatos amazônicos.

Assim, no primeiro capítulo, procuramos identificar as lacunas de conhecimento sobre Odonata Amazônica em dois aspectos principais: (i) compilação de relações evolutivas já disponíveis na literatura sobre Zygoptera e Anisoptera, complementando e criando uma superestrutura com espécies amazônicas; (ii) a detecção de lacunas filogenéticas e biogeográficas em relação às espécies amazônicas, que ainda podem existir e precisam ser resolvidas para permitir avanços futuros em estudos sobre padrões e processos ecológicos em Odonata, bem como a conservação desses táxons.

No segundo capítulo, testamos a hipótese que a modificação do habitat pode levar à perda de espécies especialistas florestais, e favorecer espécies especialistas de áreas abertas e ou generalistas de habitats (De Marco et al. 2005; Carvalho et al. 2018). No qual, esperamos que nas áreas desflorestadas a comunidade de Odonata seja mais empobrecida taxonomicamente e filogeneticamente do que em áreas florestais.

Já no terceiro capítulo, testamos as hipóteses de que: (i) habitat estritamente florestal é o habitat ancestral dos odonatos amazônicos, (ii) a transição de habitats abertos para florestais necessitam passar por um estado que ocupe os dois habitats, (iii) há conservação do habitat florestal ao longo da evolução e (iv) a evolução do tamanho corporal está correlacionado ao habitat ocupado.

## 2. Sessão I

### **Detecting Darwinian shorfalls in the Amazonian Odonata**

O artigo se encontra na segunda fase de revisão no periódico "*Scientific Reports*".

## Detecting Darwinian shorfalls in the Amazonian Odonata

<sup>1,2,3</sup>Fernando Geraldo de Carvalho, <sup>3</sup>Guilherme Dubal dos Santos Seger, <sup>3</sup>Leandro da Silva Duarte, <sup>4</sup>Rhainer Guillermo-Ferreira, <sup>5</sup>Adolfo Cordero-Rivera, <sup>1,2</sup>Leandro Juen

Corresponding authors: *F.G. Carvalho* ([fernandogeraldocarvalho@gmail.com](mailto:fernandogeraldocarvalho@gmail.com))

<sup>1</sup>Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade Federal do Pará - UFPA. Rua Augusto Correia, N° 1 Bairro Guamá, Cep: 66.075-110, Belém, Pará, Brazil. (<http://ppgeco.propesp.ufpa.br/index.php/br/>)

<sup>2</sup>Laboratório de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará - UFPA. Rua Augusto Correia, N° 1 Bairro Guamá, Cep: 66.075-110, Belém, Pará, Brazil. (<https://comunicalabeco.wixsite.com/labecoufpa>)

<sup>3</sup>Laboratório de Ecologia Filogenética e Funcional, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, RS 91501-970, Brasil. ([www.ufrgs.br/leff](http://www.ufrgs.br/leff))

<sup>4</sup>Laboratório de Estudos Ecológicos em Etologia e Evolução (LESTES), Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos – UFSCar, Rod. Washington Luis Km 235, São Carlos, SP 13565-905, Brazil.

<sup>5</sup>ECOEVOL Lab, E.E. Forestal, Universidade de Vigo, Campus Universitario 36005 Pontevedra, Spain.

## Detecting Darwinian shorfalls in the Amazonian Odonata

<sup>1,2,3</sup>Fernando Geraldo de Carvalho, <sup>3</sup>Guilherme Dubal dos Santos Seger, <sup>3</sup>Leandro da Silva Duarte, <sup>4</sup>Rhainer Guillermo-Ferreira, <sup>5</sup>Adolfo Cordero-Rivera, <sup>1,2</sup>Leandro Juen

Corresponding authors: *F.G. Carvalho* ([fernandogeraldocarvalho@gmail.com](mailto:fernandogeraldocarvalho@gmail.com))

<sup>1</sup>Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade Federal do Pará - UFPA. Rua Augusto Correia, N° 1 Bairro Guamá, Cep: 66.075-110, Belém, Pará, Brazil. (<http://ppgeco.propesp.ufpa.br/index.php/br/>)

<sup>2</sup>Laboratório de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará - UFPA. Rua Augusto Correia, N° 1 Bairro Guamá, Cep: 66.075-110, Belém, Pará, Brazil. (<https://comunicalabeco.wixsite.com/labecoufpa>)

<sup>3</sup>Laboratório de Ecologia Filogenética e Funcional, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, RS 91501-970, Brasil. ([www.ufrgs.br/leff](http://www.ufrgs.br/leff))

<sup>4</sup>Laboratório de Estudos Ecológicos em Etologia e Evolução (LESTES), Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos – UFSCar, Rod. Washington Luis Km 235, São Carlos, SP 13565-905, Brazil.

<sup>5</sup>ECOEVOL Lab, E.E. Forestal, Universidade de Vigo, Campus Universitario 36005 Pontevedra, Spain.

## 2. ABSTRACT

Odonates are among the oldest winged insects and are considered monophyletic. The order Odonata has become an important model system for ecological studies since they have highly diverse reproductive behaviours and are top predators and bioindicators. However, knowledge of evolutionary relationships within the order is still scarce when compared to other taxa. Therefore, this study aimed to evaluate the gaps in knowledge on the evolutionary relationships in the suborders Zygoptera and Anisoptera to detect possible biogeographic biases in the evolutionary evidence on the group. Herein, we suggest some odonate taxa for future evolutionary investigations, which would allow advances in the study on the ecology of this important group of insects. We built a supertree from a compilation of currently available phylogenetic information on Odonata. The results show that there is no genetic information for 85% (n: 400) of the Amazonian species, and that family level relationships are unknown for 17 genera. By compiling the data, we observed that clades belonging to Neotropical lineages are the most poorly resolved, with large polytomies. However, this problem was identified only in the most recent clades, for example, in the genera *Acanthagrion*, *Epipleoneura*, *Neoneura*, *Telebasis* and *Erythrodiplax*, among others. As expected, there are important gaps in the existing Odonata phylogenies, especially in the clades that include the Amazonian organisms, which have limited advances in their ecological knowledge, as well as their conservation, and require special attention in evolutionary studies.

**Keywords:** supertree; polytomies; dragonflies; damselflies; Neotropical.

## 2.1 INTRODUCTION

The Odonata is an insect order composed of approximately 6,000 species<sup>1</sup> distributed in 30 families and 652 genera, of which 2,941 belong to the suborder Zygoptera (22 families and 308 genera), 3,011 to Anisoptera (11 families, 344 genera) and two species of one genus to Anisozygoptera. Although they exhibit a medium diversity for an insect order, estimations suggest that between 1,000 and 1,500 are yet to be described<sup>1-2</sup>. Odonata is a monophyletic group that is among the first winged insects, arisen during the Permian around 270 million years ago<sup>3,4</sup>. These are hemimetabolous insects, with an aquatic larval stage and terrestrial-aerial adults. Larvae can be found in lotic and lentic aquatic environments, and some in phytotelmata (e.g. water accumulated in bromeliads and tree holes). Adults are typically diurnal, with a few crepuscular species, and most are active fliers that exhibit complex territorial and sexual behaviors<sup>5</sup>.

Dragonflies and damselflies have become important bioindicators of water quality and ecological integrity, turning them into useful tools for assessing land use impacts<sup>6-10</sup> and climatic changes<sup>11</sup> on biodiversity. One limitation of the studies conducted to this point is the extreme focus on measures of taxonomic composition, diversity and distinction. The use of such metrics may be partly explained by the faster sampling effort and the lower costs involved when compared to research focused on other dimensions of biodiversity. For instance, phylogenetic diversity involves the construction of phylogenetic trees based on molecular or morphological data<sup>10</sup>, which require certain lab infrastructure, specialized human resources and large budgets. Although these difficulties remain, it is widely known that the structure of ecological communities is greatly determined by evolutionary and historical processes that should not be ignored<sup>12-14</sup>.

Hence, to defy the Darwinian shortfalls embracing four components: “(1) the lack of fully resolved phylogenies for most groups of organisms; (2) the limited knowledge of

branch lengths and difficulties in absolute time calibrations; (3) unknown evolutionary models linking those phylogenies to ecological traits and the life-history variation; (4) requires a profound intellectual change by scientists and conservation professionals that are used to think of species as independent unities<sup>15</sup>. In this case, some approaches based on Evolution unravel that species incorporate different amounts of unique/shared evolutionary information, what carries important insights to better understand biodiversity and to develop strategies to conserve it. Nevertheless, using metrics based on number of species may not be sensitive enough to address the diversity of the majority of organisms, precisely because of the Darwinian shortfalls. In this scenario, for many years, the only way to obtain the evolutionary relationships for ecological purposes was by acquiring data from systematics studies to reconstruct specific community phylogenies. However, with increasing availability of phylogenetic information, the possibility to use and assemble different studies gave rise to an approach called “supertree” that enables a general view of the taxonomic group of interest<sup>16</sup>. With the advancement of molecular techniques and the availability of genetic sequences in public databases<sup>17</sup>, new approaches have emerged enabling large taxonomic scale phylogeny reconstruction e.g.<sup>18</sup>.

Here, herein we sought to identify knowledge gaps on Amazonian Odonata regarding two main aspects: (i) the compilation of evolutionary relationships already available in the literature on Zygoptera and Anisoptera, complementing and creating a supertree with Amazonian species, (ii) the detection of phylogenetic and biogeographic gaps regarding Amazonian species, which may still exist and need to be resolved to enable future advance in studies on ecological patterns and processes in Odonata, as well as the conservation of these taxa.

## 2.3 METHODS

The initial idea was to create a phylogenetic tree containing all the Amazonian species known to date. Thus, all the species already registered and deposited in the collection of the Museum of Zoology of the *Universidade Federal do Pará* were added. That totals 132 species, distributed in 34 genera representing 11 families (Appendix 01). In addition, we also searched the *Web of science* and *Scielo* platforms for additional information, in which the search terms phylog\*, taxonom\*, systematic\*, clad\* and Amazon\* were used together with all scientific names and common Odonata species from order to species. After the initial research, all articles that potentially possessed phylogenetic trees were examined and the references cited in the studies found were used to find additional publications. In the grand total, 26 scientific studies were used to extract information from relatives of the species.

To reconstruct the odonate phylogeny with Amazonian species (collection and scientific articles), we use as basis the phylogenetic hypothesis proposed by Waller and Svensson<sup>19</sup> (<http://www.odonatephenotypicdatabase.org/shiny/shinyTree/>), built by using 13 genetic markers and dated by using fossil records with Bayesian inference. This hypothesis has all odonate families and around 21% of all described species, hence, the most complete phylogeny so far. The species that occur in both oriental and occidental Amazon that were not included by Waller and Svensson<sup>19</sup> in their phylogeny are now manually included as polytomies at the base of their respective families and/or genera. In some cases, genera not analysed in previous studies were now included and positioned taking into account their relationship with other taxa in other published studies<sup>1,20-22</sup>. The results are shown as two phylogenies: (1) one with all Amazonian species; (2) another with only one species for each Amazonian genus not sampled by Waller and Svensson<sup>19</sup> (Appendix, 1). In both analyses, the nodes of each Family were named following the

classification proposed in the World Odonata List (<https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/>; consulted in 23/07/2018).

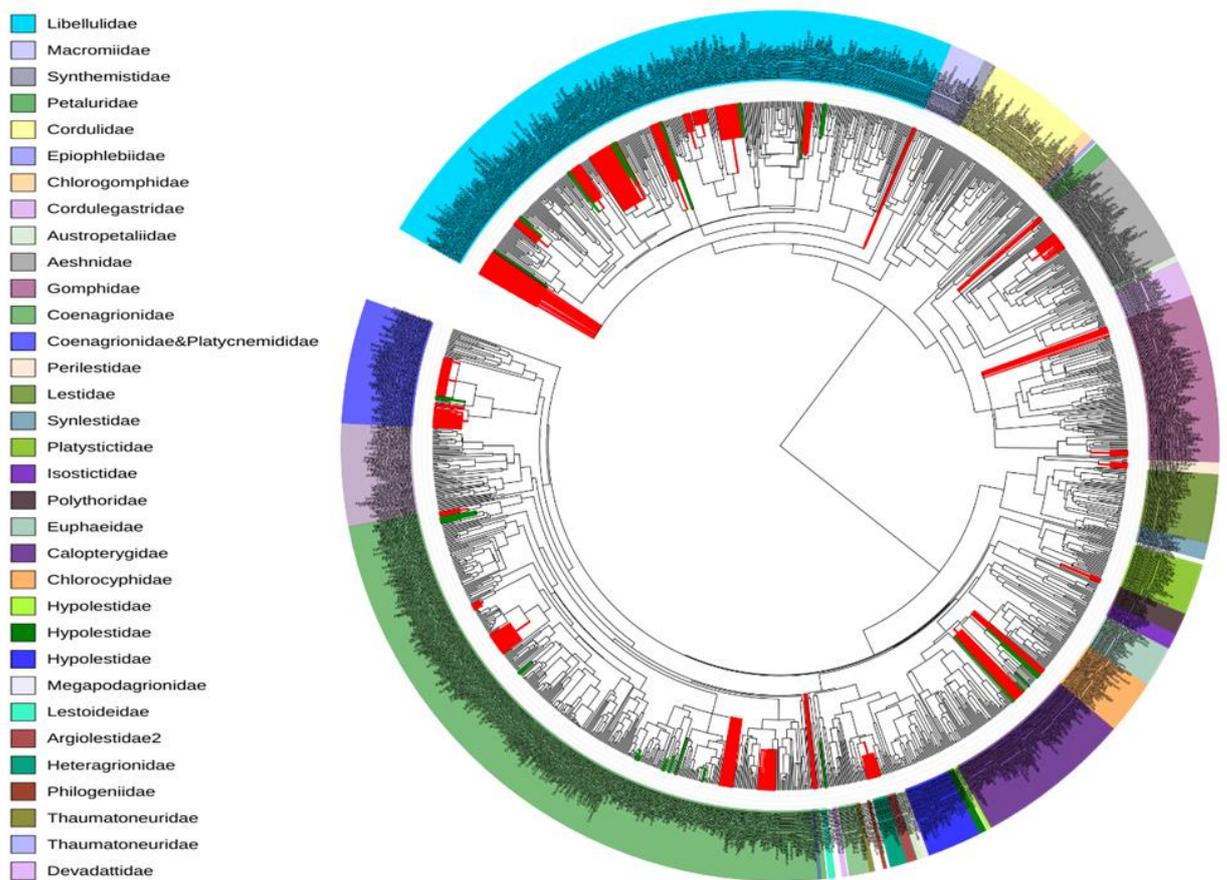
## 2.4 RESULTS AND DISCUSSION

The supertree gathered information for 1,533 species, distributed in 36 families and 381 genera, with all the families reported for the Amazonian biome. For Anisoptera: Libellulidae<sup>23</sup>, Gomphidae<sup>23</sup>, Aeshnidae<sup>23</sup>, Corduliidae<sup>23</sup>, Macromiidae<sup>24</sup>. For Zygoptera: Coenagrionidae<sup>25</sup>, Calopterygidae<sup>26</sup>, Lestidae<sup>27</sup>, Dicteriidae<sup>26</sup>, Heteragrionidae<sup>27</sup>, Perilestidae<sup>28</sup>, Megapodagrionidae<sup>29</sup> and Polythoridae<sup>26</sup>. However, it was possible to identify several problems on the evolutionary relationships of amazonian taxa at Family level. For instance, Libellulidae had eight absent genera: *Dysthemis*<sup>30</sup>, *Elasmothemis*<sup>31</sup>, *Macrothemis*<sup>32</sup>, *Nephepeltia*<sup>33</sup>, *Anatya*<sup>33</sup>, *Idiataphe*<sup>34</sup>, *Libellula*<sup>35</sup>, *Planiplax*<sup>36</sup> and *Tauriphila*<sup>33</sup>, while Gomphidae six absent genera: *Cacoides*<sup>34</sup>, *Phyllocycla*<sup>37</sup>, *Zonophora*<sup>38</sup>, *Aphylla*<sup>38</sup>, *Diaphlebia*<sup>39</sup> and *Epigomphus*<sup>38</sup>. In Zygoptera, Coenagrionidae had most gaps, with three lacking the genera *Tigriagrion*<sup>40</sup>, *Acanthallagma*<sup>41</sup> and *Homeoura*<sup>28</sup>. Unfortunately, it is not possible to know for sure how many genera occur in the Amazon, however, estimations point out to a number higher than 80 genera<sup>42</sup>, of which 18% were not included in the phylogeny presented in Waller and Svensson<sup>19</sup> and in other studies. Furthermore, a great deal of these genera shows a high species richness for odonate communities in the Amazon. For example, *Macrothemis* with eight species and *Zonophora* with five Amazonian species<sup>43</sup> (Fig. 1).

An estimated number of more than 400 species may occur in the Amazon, starting from the perspective that the Neotropical Region has a high diversity. For instance, this number of species can be found in our odonate collection at *Universidade Federal do Pará*. In the phylogenies available in the literature, only 50 Amazonian species have been

sampled, what corresponds to 1/5 of the possible evolutionary relationships between Amazonian taxa. The clades with less representability were exactly the most diverse genera in the Amazon: *Epipleoneura*<sup>44</sup>, lacking 24 species, *Acanthagrion*<sup>35</sup>, lacking 15 species, *Micrathyria*<sup>33</sup> 15 species, *Erythrodiplax*<sup>45</sup>, 14 species, *Neoneura*<sup>46</sup> 11 species, *Telebasis*<sup>29</sup>, nine species, *Mnesarete*<sup>34</sup>, eight species and *Hetaerina*<sup>34</sup> with seven species. All these genera are important bioindicators for community conservation studies<sup>47,48</sup>.

For example, in studies evaluating the effects of monocultures (eg. palm oil palm), agriculture (eg. soybean plantation) and agropecuria (eg. pasture) and urban impacts, species of the genus *Epipleoneura*, *Acanthagrion*, *Mnesarete* and *Hetaerina* presented a strong positive relation with the primary vegetation cover of the streams, as well as the presence of wood inside and outside the canal. On the other hand, species of the genus *Erythrodiplax*, *Micrathyria* and *Neoneura* had a strong relation with the environments of low vegetation cover, high air temperature and low humidity<sup>9,8,7</sup>. The absence of these species in phylogenetic analysis makes future conservation studies in the Amazon difficult



**Fig. 1.** Phylogenetic tree of the Odonata (modified from Waller and Svensson<sup>19</sup>). The branches indicate the evolutionary relationships between taxa worldwide, while green branches are Amazonian taxa and red branches are Amazonian species inserted at root of their respective genera (which were never included before). The legend shows families according to their color in the phylogenetic tree.

The knowledge gaps on the evolutionary relationships of the Amazonian species evidenced here may be even larger if we consider that collection methods in most studies developed in the Amazon are limited. Most of these studies have a larger sampling effort on the stream channel, what may increase the probability of not collecting taxa with higher flight abilities, such as gomphids and aeshnids<sup>50-51</sup>. These animals spend most of their time flying near the canopy, what limits its collection. Moreover, some species do not forage at

the stream margins but far from the water, only coming to the water to mate and oviposit<sup>49</sup>. All these factors contribute to increase the Darwinian shortfalls for Amazonian odonates<sup>15</sup>.

Assessing the information in Waller and Svensson<sup>19</sup>, the Anisoptera is a better resolved clade when compared to Zygoptera, suggesting that dragonflies are a monophyletic group and corroborating previous studies<sup>20,21,52</sup>. However, any generalization for zygopterans would be difficult, as several clades still need taxonomical work based on current phylogenetic analyses<sup>1,19</sup>. The most consistent study in recent years, authored by Waller and Svensson<sup>19</sup>, assessed the relationships between 759 Zygoptera species, increasing the sampling made by Dijkstra et al.<sup>1</sup> that had 322 Zygoptera species. Although these studies had differences in sample size, both phylogenetic hypotheses are quite similar, including 59% of the 310 currently known genera and all existent families, except for the monotypic Hemiphlebiidae. Even with recent advances, the relationships in some clades are yet to be unraveled. For example, Dijkstra et al.<sup>1</sup> suggested that Coenagrionidae would be monophyletic if Protoneuridae<sup>54</sup> and Pseudostigmatidae<sup>54</sup> formed subfamilies inside Coenagrionidae<sup>55-56</sup>. However, although Waller and Svensson<sup>19</sup> made other analyses with larger sample size, the paraphyletic state of coenagrionids remain, since it was not possible to separate Coenagrionidae from Platycnemididae. On the other hand, using the taxonomic approach of several independent lines of evidence (the taxonomic circle), members of the Pseudostigmatidae form a clear distinct group, with biology, behaviour, ecology and morphology certainly different from the other 'Coenagrionidae' sensu lato, and therefore might be proposed as a good family. Certainly, some families are paraphyletic due to the fact that these are extremely diverse, and its relationships are seldomly explored. Here, most polytomies occurred in these families considered paraphyletic by some. This issue is larger in predominantly Amazonian clades.

These results corroborate current discussion on the lack of information for Neotropical species<sup>1-54</sup>.

In this study, we show a general view of the phylogenetic structure of Amazonian odonate species. We evidenced problems that might be studied and solved furtherly. Although the supertree was built based on preexisting datasets, we believe it is an heuristic and useful tool for these reasons: 1) it shows the darwinian shortfalls and suggests to scientists where future studies on the evolutionary relationships in Odonata should be focused, mainly on Neotropical taxa that are underrepresented; 2) it provides important information for comparative research, such as macro evolutionary, conservation and ecological studies; 3) it widens the possibilities for the development of studies on phylogenetic community ecology in tropical regions, mainly in the Amazon because it provides the first compilation of species that include, at least to our knowledge, all currently known Amazonian taxa.

## 2.5 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for a PhD grant to FGC (process: 303252/2013-8), for a post-doc grant to GDSS and to Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico for the productivity grants to LD (process: 307886/2015-8) and LJ (process: 307597/2016-4). We thank Dr. Lenize Batista Calvão, MSc. Alejandro Del Palacio and Frederico A. A. Lencioni for assisting with odonate identification. LJ and LDS research have been developed in the context of National Institutes for Science and Technology (INCT) in Ecology, Evolution and Biodiversity Conservation, supported by MCTIC/CNPq (proc. 465610/2014-5) and FAPEG. RGF thanks FAPESP (process 13/00406-7). ACR was supported by grants from the Spanish Ministry with competences in Science, including FEDER funds (grants: CGL2011-22629 and CGL2014-53140-P).

## 2.6 REFERENCES

1. Dijkstra, K. D. B., Kalkman, V. J., Dow, R. a., Stokvis, F. R. & Van Tol, J. Redefining the damselfly families: A comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Syst. Entomol.* **39**, 68–96 (2014).
2. Kalkman, V. J. Taxonomy, behaviour, and habitat of Mesopodagrion and Sinocnemis. Notes on Old World Megapodagrionidae 3. *Int. J. Odonatol.* **11**, 185-193 (2008).
3. David Grimaldi, M. S. E. *Evolution of the Insects.* (2005).
4. Misof, B. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science.* **80**, 763–767 (2014).
5. Onofre, L., Souza, I. De & Costa, J. M. Ordem Odonata Fabricius, 1793 (Arthropoda: Insecta). Guia on-line identificação larvas Insetos Aquáticos do Estado São Paulo Odonata Ordem 1793, (2007).
6. Carvalho, F.G., Pinto, N. S., Oliveira-Junior, J. M. B., Juen, L. Effects of marginal vegetation removal on Odonata communities Efeitos da retirada da vegetação marginal sobre a comunidade de Odonata. *Acta Limnol. Bras.* **25**, 10–18 (2013).
7. Oliveira-Junior, J. M. B. et al. Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Austral Ecol.* **40**, 733–744 (2015).
8. Monteiro-Júnior, C. S., Juen, L. & Hamada, N. Effects of urbanization on stream habitats and associated adult dragonfly and damselfly communities in central Brazilian Amazonia. *Landsc. Urban Plan.* **127**, 28–40 (2014).
9. Calvão, L. B., Nogueira, D. S., de Assis Montag, L. F., Lopes, M. A. & Juen, L. Are Odonata communities impacted by conventional or reduced impact logging? *For. Ecol. Manage.* **382**, 143–150 (2016).

10. Miguel, T. B., Oliveira-junior, J. M. B., Ligeiro, R. & Juen, L. Odonata (Insecta) as a tool for the biomonitoring of environmental quality. *Ecol. Indic.* **81**, 555–566 (2017).
11. Harvey, et al. Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. *Glob. Chang. Biol.* **13**, 933–941 (2007).
12. Webb, C. O., Ackerly, D. D., Mcpeck, M. A. & Donoghue, M. J. Phylogenies and Community Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **33**, 475–505 (2002).
13. Gerhold, P., Cahill, J. F., Winter, M., Bartish, I. V. & Prinzing, A. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Funct. Ecol.* **29**, 600–614 (2015).
14. Brum, F. T., Debastiani, V. J., Loyola, R. & Duarte, L. D. S. Natureza & Conservação Clade-specific impacts of human land use on primates. *Nat. Conserv.* **12**, 144–149 (2014).
15. Diniz-filho, A. F., Loyola, R. D., Raia, P., Mooers, A. O. & Bini, L. M. Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Tree* **28**, 1–7 (2013).
16. Bininda-emonds, O. R. P. The evolution of supertrees. *Trends Ecol. Evol.* **19**, (2004).
17. Benson, D. A. et al. GenBank. *Nucleic Acids. Res.* **41**, 36–42 (2013).
18. Smith, S. A. & Brown, J. W. Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *Botany* **105**, 302–314 (2018).
19. Waller, J. T. & Svensson, E. I. Body size evolution in an old insect order: No evidence for Cope’s Rule in spite of fitness benefits of large size. *Evolution (N.Y.)* **71**, 2178–2193 (2017).
20. Carle, F. L., Kjer, K. M. & May, M. L. A molecular phylogeny and classification of Anisoptera (Odonata). *Arthropod Syst. Phylogeny* **73**, 281–301 (2015).
21. Harald Lestsch, B. G. and J. L. W. Not going with the flow: a comprehensive time-calibrated phylogeny of dragonflies (Anisoptera: Odonata: Insecta) provides evidence for the role of lentic habitats on diversification. *Mol. Ecol.* **25**, 1340–1353 (2016).

22. Torres-pachón, M., Novelo-gutiérrez, R. & Los, A. E. De. Phylogenetic analysis of the genus *Argia* Rambur, 1842 (Odonata: Coenagrionidae), based on morphological characters of larvae and mitochondrial DNA sequences. *Org. Divers. Evol.* **1842**, 409–420 (2017).
23. Rambur P. Histoire Naturelle des Insectes: Neuropteres. iLbraire Encycl. *Roret, Paris.* **xvii**, 534 pp (1842).
24. Needhan, J. G. New dragonfly nymphs in the United States National Museum. *Proc. United States Natl. Museum* **27**, 685–720 (1904).
25. Kirby, W. F. A synonymic catalogue of Neuroptera Odonta, or dragonflies, with an appendix of fossil species. *Gurney, and Jackson, London.* **ix**, 202 pp (1890).
26. Selys Longchamps, E. Synopsis des Caloptérygies. *Bull. Acad. r. Belg.* **20**, 73 pp (1853).
27. Calvert, P. P. Odonata "Biologia Centrali Americana, Neuroptera. *Goodman & Salvin* 17–420 (1901).
28. Kennedy, C. H. Forty-two hitherto unrecognized genera and subgenera of Zygoptera. *Ohio J. Sci.* **21**, 83–88 (1920).
29. Calvert, P. P. The fossil Odonate Phenacolestes, with discussion of the venation of the legion Podagrion Selys. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.* **65**, 225–272 (1913).
30. Westfall, M.J., Jr. *Elasmothemis* gen. nov. a new genuss related to *Dythemis* (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* **17**, 419–428 (1988).
31. Hagen, H. A. Odonaten Cubas (Fortsetzung). *Stettiner Entomol. Zeitung.* **29**, 274–287 (1868).
32. Kirby, W. F. A revision of the subfamily Libellulinae, with descriptions of new genera and species. *Trans. Zool. Soc. London.* **12**, 249–348 (1889).
33. Hagen, H. A. Odonaten Cubas (Fortsetzung). *Stettiner Entomol. Zeitung.* **29**, 274–287 (1868).
34. Cowley, J. The types of some genera of Gomphidae (Odonata). *Entomologist* **67**, 273–276 (1934).

35. Selys Longchamps, E. Environmental integrity and damselfly species composition in Amazonian streams at the “ arc of deforestation ” region, Mato Grosso, Brasil. *Des Lettres des B.-art. Belgique* **2**, 5–44 (1862).
36. Muttkowski, R. A. Catalogue of the Odonata of North America. *Bull. Public Museum.* **1**, 1–207 (1910).
37. Belle, J. 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). *Tijdschr. voor Entomol.* **131**, 73–102 (1988).
38. Selys Longchamps, E. Synopsis des Gomphines. *Bull. l' Académie R. Belgique.* **21**, 23–112 (1854).
39. Selys Longchamps, E. Monographie de Gomphines. *Mémoires la Société R. Belgique* **11**, 257–720 (1858).
40. Calvert, P. P. Contributions to a knowledge of the odonata of the neotropical region, exclusive of Mexico and Central America. *Ann. Carneg. Mus.* **6**, 73–264 (1909).
41. Williamson, E.B. and Williamson, J. H. A remarkable new genus of Coenagrionidae from Brazil, with descriptions of there new species (Odonata). *Occ. Pap. Mus. Zool.* 1541–25, (1924).
42. Hamada, N.; Nessimian, J. L. & Querino, R. B. Insetos aquáticos naAmazônia Brasileira: taxonomia, biologia e ecologia. (2014).
43. Heckman, C. W. Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata-Anisoptera: Illustrated Keys to Known Families, Genera, and Species in South America. *Springer Netherlands.* (2006).
44. Williamson, E. B. Some species of Leptagrion with descriptions of a new genus and a new species. *Ent. News* **27**, 241–254 (1917).
45. Brauer, F. Verzeichniss der bis jetzt bekannten Neuropterem im Sinne Linne's. *Verhandlungen der Zool. Gesellschaft Wien* **18**, 359–416 (1868).
46. Selys Longchamps, E. Biology of Odonata. *Des Lettres des B.-art. Belgique* **2**, 5–44 (1862).

47. Max, J. et al. Limnological Effects of human disturbance and riparian conditions on Odonata (Insecta) assemblages in eastern Amazon basin streams. *Limnologia* **66**, 31–39 (2017).
48. Juen, L., Oliveira-junior, J. M. B. De & Shimano, Y. Composição e riqueza de Odonata (Insecta) em riachos com diferentes níveis de conservação em um ecótono Cerrado-Floresta Amazônica. *Acta Amaz.* **44**, 175–184 (2014).
49. Carvalho, F. G. et al. Oil palm plantation is not a suitable environment for most forest specialist species of Odonata in Amazonia. *Anim. Conserv.* **21**, 526–533 (2018).
50. Assis, J. C. F. De, Carvalho, A. L. & Nessimian, J. L. Composição e preferência por micro hábitat de imaturos de Odonata (Insecta) em um trecho de baixada do Rio Ubatiba, Maricá-RJ, Brasil. *Rev. Bras. Entomol.* **48**, 273–282 (2004).
51. May, M. L. Thermoregulation and Adaptation to Temperature in Dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecol. Monogr.* **46**, 1–32 (1976).
52. Ware, J., May, M. & Kjer, K. Phylogeny of the higher Libelluloidea (Anisoptera: Odonata): an exploration of the most speciose superfamily of dragonflies. *Mol. Phylogenet. Evol.* **45**, 289–310 (2007).
53. Dijkstra, Klaas-douwe B, Vicent j. Kalkman, Rory A. Dow, F. R. S. and J. V. T. Redefining the damselfly families: a comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Syst. Entomol.* **39**, 68–96 (2014).
54. Tillyard, K. J. The Biology of Dragonflies (Odonata or Paraneuroptera). *Press. Cambridge Zool. Ser. London* 396 (1917).
55. Saux, C., Simon, C. & Spicer, G. S. Phylogeny of the Dragonfly and Damselfly Order Odonata as Inferred by Mitochondrial 12S Ribosomal RNA Sequences. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **96**, 693–699 (2003).
56. Bybee, S. M., Ogden, T. H., Branham, M. A. & Whiting, M. F. Cladistics Molecules morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. *Cladistics* **24**, 477–514 (2008).

# 3. Sessão II

## **Perda da diversidade filogenética e taxonômica de Odonata (Insecta) em resposta ao uso da terra na Amazônia Brasileira**

Artigo formatado segundo as normas do periódico "*Biological Conservation*." Porém, em Língua Portuguesa e com texto justificado em ambas as margens.

**Perda da diversidade filogenética e taxonômica de Odonata (Insecta) em resposta ao uso da terra na Amazônia Brasileira**

<sup>1,2,3</sup>Fernando Geraldo de Carvalho, <sup>3</sup>Gabriel Nakamura de Souza, <sup>3</sup>Leandro da Silva Duarte, <sup>1,2</sup>Leandro Juen

F.G. Carvalho ([fernandogeraldocarvalho@gmail.com](mailto:fernandogeraldocarvalho@gmail.com))

<sup>1</sup>Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade Federal do Pará - UFPA. Rua Augusto Correia, Nº 1 Bairro Guamá, Cep: 66.075-110, Belém, Pará, Brasil. (<http://ppgeco.propesp.ufpa.br/index.php/br/>)

<sup>2</sup>Laboratório de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará - UFPA. Rua Augusto Correia, Nº 1 Bairro Guamá, Cep: 66.075-110, Belém, Pará, Brasil. (<https://comunicabeco.wixsite.com/labecoufpa>)

<sup>3</sup>Laboratório de Ecologia Filogenética e Funcional, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, RS 91501-970, Brasil. ([www.ufrgs.br/leff](http://www.ufrgs.br/leff))

### 3.1 RESUMO

As mudanças nos habitats naturais para fins antrópicos podem favorecer as espécies mais tolerantes a variação ambiental. Espécies estas que são pertencentes aos clados menos conservados, que possibilitam que as espécies colonizem áreas com diferentes condições ambientais. Entretanto, abordagens contemplando essas discussões ainda são incipientes para os odonatos amazônicos. Diante disso, esse estudo tem como o objetivo avaliar os efeitos dos usos da terra ao longo de um gradiente ambiental sobre a diversidade filogenética de Odonata na floresta Amazônica brasileira. Para isso testamos a hipótese de que a modificação do habitat pode causar a perda de espécies especialistas florestais e favorecer espécies especialistas de áreas abertas ou generalistas de habitats. No qual, esperamos que nas áreas desflorestadas a comunidade de Odonata seja mais empobrecida taxonomicamente e filogeneticamente do que nas áreas florestais. As coletas ocorreram em 195 riachos, contemplando áreas de pastejo de gado, exploração madeireira, monocultura de palma de dendê e em áreas florestais. No geral, encontramos evidências consideráveis que os impactos antrópicos afetam a diversidade filogenética dos odonatos, uma vez que com o aumento dos pequenos arbustos houve um aumento na diversidade filogenética do grupo. Em resposta a saída das espécies especialistas florestais e o favorecimento das espécies especialistas aos ambientes perturbados, que na sua maioria são espécies especialistas de áreas abertas e ou generalistas de habitat. Uma vez que arbusto seria um indicativo de áreas perturbadas, pois a presença de arbustos é um indicativo de vegetação secundária e ausência da cobertura de árvores nativas. Por outro lado, a riqueza e abundância não foram afetadas pelos efeitos das ações antrópicas. Aqui sugerimos que para reduzir o impacto encontrado na diversidade filogenética é preciso criar medidas de proteção da vegetação ripária no entorno dos riachos, para proteger as linhagens que são compostas por espécies especialistas de ambientes florestais.

**Palavras-chave:** Riachos; agrupamento filogenético; dispersão filogenética; MNTD.

### 3.2 INTRODUÇÃO

A busca por entender como as espécies estão distribuídas e quais os processos que afetam esses padrões, sempre foi um dos principais desafios aos cientistas que trabalham com ecologia de comunidade (Hawkins et al., 2015), principalmente hoje, em virtude das crescentes alterações ambientais que em geral resultam em perdas da biodiversidade e dos serviços ecossistêmicos (Pennington et al., 2015; Shimano and Juen, 2016; Walpole et al., 2015). Nesse contexto, os odonatos são modelos inestimáveis para estudos em ecologia, comportamento, biologia evolutiva e biogeografia (Sánchez-Herrera and Ware, 2012). Biogeografia, já que são taxonomicamente diversos, bem distribuídos geograficamente e sensíveis a alterações do meio.

Entretanto, devido às dificuldades em mensurar as relações filogenéticas das espécies, medidas evolutivas são pouco usadas nos estudos ecológicos (Gerhold et al., 2015; Cavender-Bares et al., 2009; Webb et al., 2002). Assim, os pesquisadores tratavam as espécies com importância e função equivalente no ambiente. No entanto, quanto mais aparentadas são as espécies filogeneticamente, maior é a probabilidade de elas responderem de maneira similar ao ambiente, tanto em serviços ecossistêmicos, bem como, às condições ambientais (Cavender-Bares et al., 2004; Webb et al., 2002; Gerhold et al., 2015).

Nessa perspectiva, as mudanças dos habitats naturais para fins antrópicos podem favorecer as espécies de Odonata mais tolerantes a variação ambiental. Espécies essas pertencentes à alguns clados menos conservados, em resposta a história evolutiva do tamanho corporal e da habilidade de termorregulação dos organismos (May, 1976, De Marco & Resende, 2002). Pois algumas espécies de Odonata são restritas aos riachos com maior cobertura vegetal, que são organismos de menor tamanho corporal, e passam boa parte do tempo pousados e são consideradas espécies especialistas florestais (De Marco & Resende, 2002). Por outro lado, tem as espécies que possuem uma relação positiva com áreas abertas, que na maioria são organismos de maior tamanho corporal, que permanecem boa parte do tempo voando e são considerados especialistas de áreas abertas (ver De Marco et al., 2015).

Teoricamente esses padrões são resultados do processo de ganho e perda de calor das espécies. No qual, as espécies de menor tamanho corporal apresentam uma elevada razão superfície/volume e, conseqüentemente, termorregulam por convecção, ganhando ou perdendo temperatura de acordo com a variação da temperatura ambiental (May, 1976).

Por outro lado, espécies maiores nas quais a razão superfície/volume é menor, diminui o efeito da convecção sobre a temperatura corporal (De Marco & Resende, 2002). Assim, os organismos passam a ser mais tolerantes a troca de calor com o ambiente através da irradiação solar (May, 1976). Em virtude das especificidades de termorregulação das espécies, a transformação da paisagem para fins antrópicos causam substituição das espécies especialistas florestais por espécies de áreas abertas e ou generalistas de habitats (Calvão et al., 2016; Carvalho et al., 2018).

No entanto, é sabido que o bioma Amazônico possui a maior biodiversidade do planeta, e mesmo assim continua sendo desflorestado, resultando em fragmentação e redução de habitats naturais das espécies (Barlow et al., 2016). Especialmente em regiões com maior facilidade de acesso e com grande potencial de uso da terra para agricultura ou pecuária. Como por exemplo, o centro de endemismo Belém que se destaca frequentemente por apresentar os maiores índices de desmatamento no Brasil. Os efeitos dessas alterações são ainda mais prejudiciais quando se trata de ecossistemas mais sensíveis como os aquáticos (como por exemplo, pequenos riachos), que apresentam uma forte relação com a vegetação nativa, e assim, qualquer alteração na vegetação afetaria a biodiversidade no âmbito local e/ou regional (Casatti, 2010; Miguel et al., 2017).

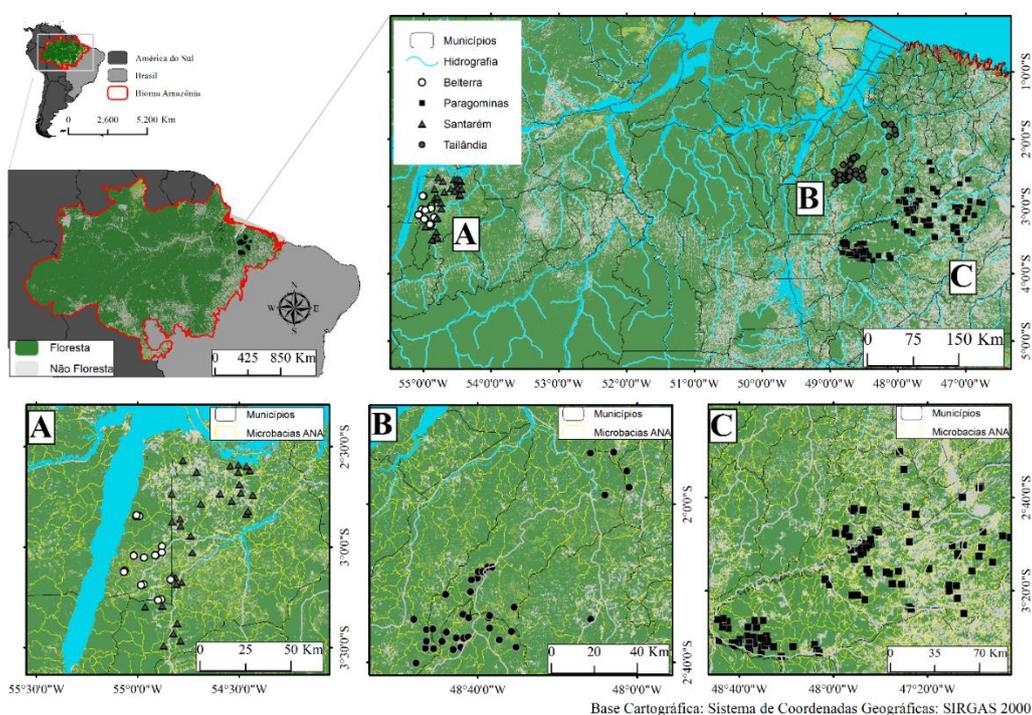
No âmbito local, essa transformação se inicia na perda da vegetação ripária, resultando na homogeneização dos substratos, lixiviação de contaminantes para os corpos d'água, aumentando significativamente a erosão das margens, na temperatura do ar e da água (Assis et al., 2004; Meleason and Quinn, 2004). Já no âmbito regional, essa perda de vegetação primária afetaria a cobertura vegetal nas bacias de drenagem, levando ao aumento da área impermeável, compactação do solo, redução das áreas de armazenamento, concentração do escoamento superficial, retificação e canalização dos cursos d'água, bem como ao isolamento entre os remanescentes florestais e que podem afetar as taxas de trocas gênicas entre as áreas (Lorion and Kennedy, 2009).

Sendo assim, o objetivo desse estudo é avaliar os efeitos dos usos da terra ao longo de um gradiente ambiental sobre a diversidade filogenética e taxonômica de Odonata na floresta Amazônica brasileira. Para isso testaremos a hipótese que a modificação do habitat pode levar à perda de espécies especialistas florestais e favorecer espécies especialistas de áreas abertas e/ou generalistas de habitats (De Marco et al., 2015). No qual, esperamos que nas áreas desflorestadas a comunidade de Odonata seja mais empobrecida taxonomicamente e filogeneticamente do que em áreas florestais.

### 3.3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.3.1 Área de estudo

Foram coletados em 195 unidades amostrais (riachos) na Amazônia Oriental e Ocidental. As coletas ocorreram em um gradiente de uso de solo, buscando contemplar as práticas que mais contribuem para o desflorestamento na Amazônia. Foram realizadas amostragem em áreas de pastejo de gado (Oliveira-Junior et al., 2015), exploração madeireira (Calvão et al., 2016), monocultura de palma de dendê (Carvalho et al. 2018) e em áreas florestais (Calvão et al., 2016; Carvalho et al., 2018). Todas as coletas ocorreram no período de estiagem, entre julho e dezembro dos anos de 2010 à 2017. Na Amazônia Oriental, as coletas ocorreram na área do Centro de endemismo Belém, distribuídas nos municípios Acará, Tomé-Açu, Moju, Tailândia, Paragominas e Ipixuna do Pará, e na Amazônia Ocidental as coletas ocorreram no município de Santarém e Belterra (Figura, 01). O clima das duas regiões são classificados como floresta tropical AF (com precipitação ocorrendo em quase todos os meses de o ano) sob o sistema Köppen (Peel et al., 2007), com uma temperatura média anual de 26 ° C e precipitação anual de até 2500 mm (INMT).



**Figura 1:** Área de estudo (Igarapés). Exploração madeireira e múltiplos usos (Paragominas, Ipixuna do Pará e Aurora do Pará), palma (Talândia, Moju, Acará, Tomé Açu e Bujaru), Centro de Endemismo Belém, na Amazônia Oriental, Brasil.

### **3.3.2 Amostragem biológica**

A coleta das comunidades de Odonata baseou-se em um método de amostragem de varredura em áreas fixas, que já foi utilizado em outros estudos desse grupo (Monteiro-Junior et al., 2015). A amostragem consistiu na coleta de indivíduos adultos de cada espécie de Odonata ao longo de um comprimento de 150 metros de cada fluxo; Cada seção de 15 metros foi dividida em três segmentos, com a amostragem realizada apenas nos dois primeiros segmentos (para mais detalhes, ver Juen et al., 2016).

O tempo médio de permanência em cada ponto de amostragem era de uma hora. As coletas foram realizadas entre as 10 as 14:00 horas, correspondendo ao período do dia em que os raios do sol atingem o leito do rio. Essas foram as condições mínimas necessárias para garantir que todos os grupos de Odonata (conformes térmicos, heliotérmicos e endotérmicos) estavam ativos no momento da coleta (Corbet and May, 2008; May, 1976). O armazenamento e a conservação dos odonatos coletados seguiram o protocolo descrito por Lencioni (2006).

### **3.3.3 Variáveis ambientais e caracterização do habitat**

O habitat foi caracterizado ao longo de cada transecto de acordo com a metodologia de avaliação de correntes de Peck et al., (2006). Um total de 30 variáveis de habitat foram medidas em cada riacho, com base em Kaufmann et al., (1999). Mais detalhes e descrições do método podem ser obtidos em Juen et al. (2016). Medimos também as seguintes variáveis físico-químicas: oxigênio dissolvido (mg/L), condutividade (IS/m), potencial de hidrogênio (pH), turbidez (mg / L), temperatura (° C) e total de sólidos dissolvidos (TDS), que foram obtidos com Horiba (equipamento eletrônicos).

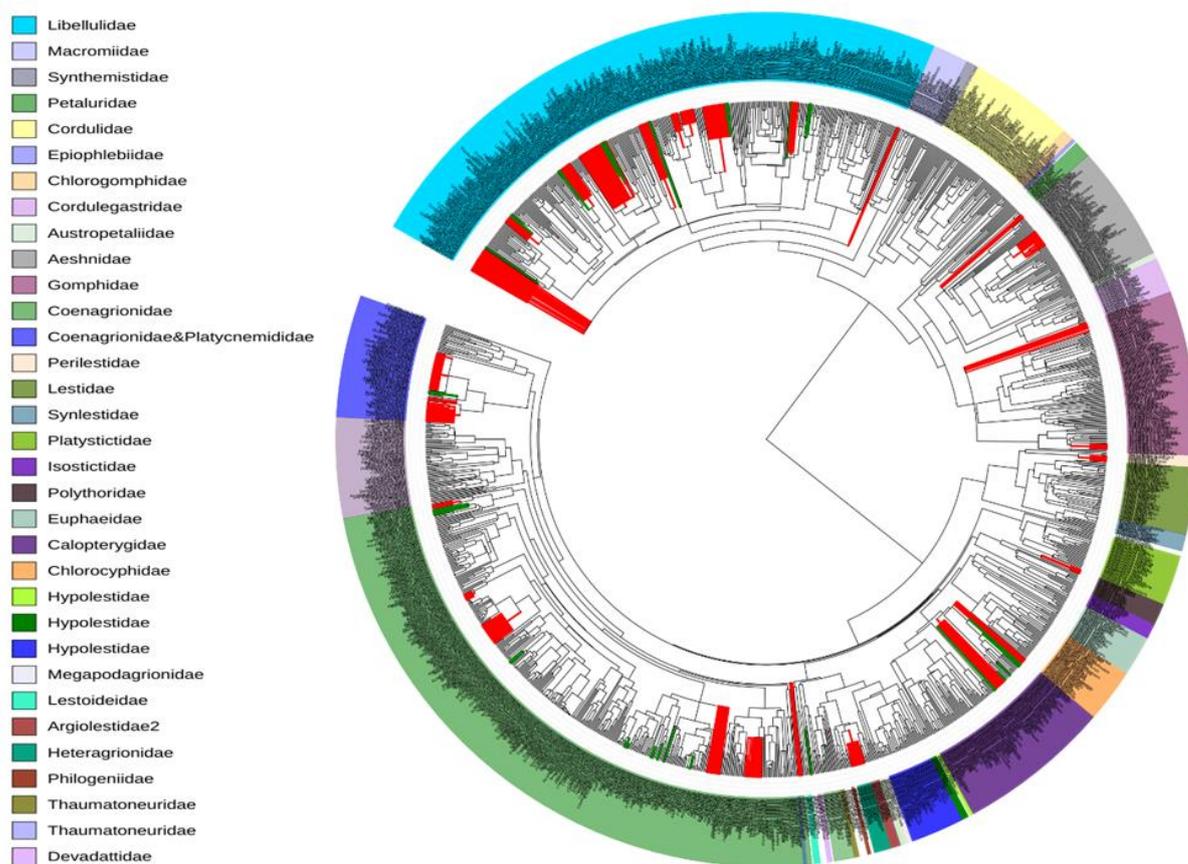
### **3.3.4 Métricas de paisagem**

Para obter a porcentagem de cobertura vegetal primária, nós primeiro mesuramos o tamanho das micro-bacias e para isso, usamos imagens baixadas e processadas da Agência Nacional da Água (ANA). As microbacias foram extraídas seguindo os métodos de “Codificação de bacias hidrográficas pelo método de Otto Pfafstetter aplicação na ANA”. Depois das imagens interpretadas foram convertidos em shapefiles do TerraClass, no qual, foi utilizado Terra Class TC\_PA\_2014\_227/62 – Santarém, TC\_PA\_2014\_222/62, 223/61, 22362, 223/63, 22/462 – Paragominas e Agropalma. A porcentagem de vegetação primária foi mensurada dentro de cada micro bacias. Com imagens baixadas do satélite Sentinel-2a em 2 de novembro de 2016 (escala 1/25000 com resolução de 30 m) para validação da reclassificação do TerraClass. A quantidade de cobertura vegetal para

cada buffer foi gerada em metros quadrados. TerraClass é um projeto do governo brasileiro com o objetivo de produzir mapas sistêmicos mostrando o uso e cobertura de áreas desmatadas na Amazônia Legal Brasileira.

### **3.3.5 Árvore filogenética**

Usamos uma árvore filogenética sugerida por Waller and Svensson, (2017); disponível em <http://www.odonatephenotypicdatabase.org/shiny/shinyTree/>), que foi reconstruída através de 13 marcadores genéticos e datada através de registro fóssil utilizando inferência Bayesiana. Essa hipótese filogenética contém todas as famílias de Odonata e abrange cerca de 21% de todas as espécies existentes, sendo então a filogenia mais completa atualmente. Porém a maioria das espécies que ocorrem na Amazônia brasileira não estão contempladas na filogenia de Waller and Svensson, (2017) e nem em outras filogenias menores disponíveis. Portanto, aqui elas foram incluídas como politomias na base de suas respectivas famílias ou dos seus gêneros, se estes já estavam presentes na filogenia. Em alguns casos, gêneros que não estavam presentes na filogenia foram incluídos e posicionados na base da família, levando-se em consideração sua relação de parentesco de acordo com estudos já publicados (Carle et al., 2015; Dijkstra et al., 2014; Lestsch et al., 2016; Torres-pachón et al., 2017). Foi gerado uma filogenia contendo todas as espécies amazônicas incluídas, seguindo o procedimento descrito acima, visando sua utilização para geração de filogenias alternativas utilizando o software SUNPLIN (Martins et al., 2015) (Apêndice, 1). Em ambas as filogenias construídas, os nós referentes a cada família foram nomeados seguindo a classificação proposta pelo World Odonata List ([https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slate\\_museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/](https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slate_museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/); consultado em 23/07/2018).



**Figura 2.** Árvore filogenética de Odonata (modificada de Waller e Svensson 2017). Os ramos indicam as relações evolutivas entre os táxons em todo o mundo, enquanto os ramos verdes são os táxons da Amazônia que já existiam na filogenia de origem, e os ramos vermelhos são espécies da Amazônia inseridas na raiz de suas respectivas famílias ou gêneros (que nunca foram incluídos antes). A legenda mostra as famílias de acordo com sua cor na árvore filogenética

### 3.3.6 Análises estatísticas

Para obter os dados de diversidade filogenética das 1.000 filogenias, utilizamos o índice sesMNTD (Tamanho do efeito padronizado das distâncias médias entre o táxon mais próximo), essa medida captura informação filogenética representada pela história evolutiva dos nós mais recentes do grupo (Faith, 1992; Webb, 2000). No qual, valores positivos de sesMNTD indicam aumento na diversidade filogenética, enquanto valores negativos indicam perda de diversidade filogenética (Pavoine and Bonsall, 2011; Webb et al., 2002).

Para reduzir a dimensionalidade das variáveis de estrutura física do habitat e físico-químicas da água, nós realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) (Legendre & Legendre, 1998). No qual, as variáveis selecionadas para as análises foram

aquelas que apresentaram uma correlação acima de 0.6 nos dois primeiros eixos. Para testar os efeitos do uso da terra sobre a diversidade filogenética da comunidade de Odonata, utilizamos modelos mistos lineares generalizados (GLMMs) (McCullagh e Nelder 1989). No qual, utilizamos o índice sesMNTD como variável resposta, como preditoras as variáveis que descrevem os ambientes estudados (as variáveis que estão correlacionadas com os eixos) e os diferentes tipos de uso como efeito aleatório. Ressaltamos aqui os motivos pelos quais levaram a selecionar os efeitos fixos e aleatórios. Para os efeitos fixos nós selecionamos as variáveis ambientais, pois elas descrevem detalhadamente as variabilidades dos ambientes estudados e assim permitindo testar as mudanças do uso da terra ao longo de um gradiente ambiental. Por outro lado, para os efeitos aleatórios nós selecionamos os diferentes tipos de usos (por exemplo, pastejo de gado, exploração madeireira, monocultura de palma de dendê e áreas florestais), uma vez que não estamos interessados em usar dados categóricos e nem testar diferença entre os usos.

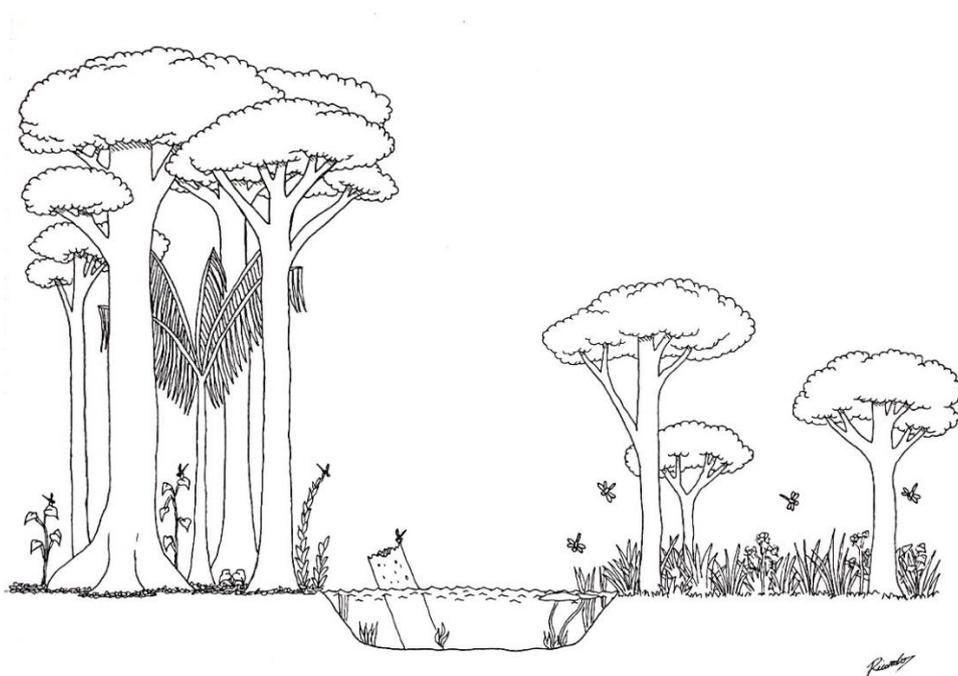
Para cada modelo foi gerado um Coeficiente de Variação (VC) e um Desvio Padrão, dos efeitos das variáveis fixas sobre a diversidade filogenética da comunidade (sesMNTD). Logo em seguida, foi calculada uma média final dos 1.000 coeficientes de variação e desvio padrão que foram gerados nos modelos por variável fixa. Posteriormente, geramos um valor de p-significancia ( $p > 0,05$ ), para cada média final dos coeficientes de variação e desvio padrão das variáveis fixas. Seguindo a mesma lógica foi gerado um  $R^2$  para cada modelo e no final calculamos uma média dos  $R^2$  para o coeficiente de variação da porção fixa, dos desvio padrão da porção fixa e da porção aleatória dos modelos. Para verificar se as métricas tradicionais, como por exemplo, riqueza e abundância de espécies seguem os mesmos padrões encontrados com a métrica de diversidade filogenética, fizemos um modelo de regressão múltipla, no qual, as variáveis preditoras foram as métricas que apresentaram a maior relação com os dois primeiros eixos da PCA e variáveis respostas foram riqueza e abundância das espécies.

Para testar o efeito da autocorrelação espacial no conjunto de dados, os valores do índice global de Moran (I) foram testados nos resíduos dos modelos (Diniz-Filho et al., 2003). Todas as análises foram calculadas usando o software R (R Development Core Team 2018), para o sesMNTD usamos o pacote *picante* (Kembel et al., 2010). Para calcular a PCA usamos o pacote *vegan* 1.6-10 (Oksanen et al., 2013). Para analisar os modelos mistos lineares generalizados (GLMMs) usamos os pacotes *vegan* (Oksanen et

al., 2013), *ape* (Paradis, 2012), *ade4* (Dray & Dufour, 2007), *picante* (Kembel, 2010), *lme4* (Davison and Hinkley, 1997) e *MuMIn* (Burnham & Anderson, 2002).

### 3.4 RESULTADOS

Os dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais explicaram 36% da variação dos dados ambientais. As variáveis Quantidade de madeira dentro e fora do canal ( $r=0.611$ ), Média dossel árvores pequenas ( $r=0.902$ ), Média subbosque lenhoso ( $r=0.831$ ), Média cobertura total de dossel entorno dos riachos ( $r=0.833$ ) e cobertura total de vegetação primária por microbacias ( $r=0.609$ ) foram as que apresentaram uma relação acima de 60% com os os dois primeiros eixos, e foram selecionadas para os modelos a posteriori (figura 01).



**Figura 3:** Resumo hipotético que descreve a estrutura física dos riachos amostrados no estudo, de acordo com variáveis selecionadas pelos eixos da PCA. A margem esquerda do riacho representa um ambiente florestal estruturado, com presença de um dossel fechado formado pelas copas das árvores grandes, sendo uma fonte permanente de madeira (poleiro ou ponto de oviposição) dentro e fora do canal. Já o lado direito do riacho representa um ambiente alterado pelo uso da terra para fins antrópicos, com poucas e esparsas árvores grandes ocorrendo o predomínio de arbustos e graminhas, permitindo maior entrada de luz e calor.

Foram coletados 126 espécies e 5.378 indivíduos pertencentes a ordem Odonata. As famílias que apresentaram maior riqueza de espécies foram, Libellulidae (n= 51 sp), Coenagrionidae (n= 46 sp), Calopterygidae (n=11 sp) e Gomphidae (n= 5 sp). As espécies mais abundantes foram, *Mnesarete aenea* Selys, 1853 (n=589), *Erythrodiplax basalis* (Kirby, 1890) (n=424), *Chalcopteryx rutilans* (Rambur, 1842) (n=369), *Argia infumata* Selys 1862 (n=335) e *Heteragrion silvarum* Sjöstedt, 1918 (n=323) (Anexo, 1; Apêndice 1).

Quando avaliamos os efeitos das variáveis física do hábitat sobre a diversidade filogenética da comunidade de Odonata, os resultados dos Coeficientes de variação, mostraram que as métricas Quantidade de Madeira dentro e fora de canal (CV= 0.049) e Média de Dossel Árvores Pequenas (CV=0.540) tiveram uma relação positiva com a diversidade filogenética de Odonata. Portanto, apenas Média de Dossel Árvores Pequenas foi significativa (CV= 0.540; dp= 0.078; p=0.023), sugerindo que o aumento das árvores de pequeno porte nas margens dos riachos afetam a diversidade filogenética de Odonata. Por outro lado, as variáveis Média do subbosque lenhoso (CV= -0.185), Média de cobertura total (CV=-0.082) e Vegetação primária das microbacias (CV= -0.046) tiveram uma relação negativa com a diversidade filogenética de Odonata, porém, nenhuma dessas variáveis foram significativas no modelo (tabela, 1). Entretanto, a média final dos R<sup>2</sup> dos Coeficiente de variação da porção fixa do modelo explicou 66% da variação dos dados esperados, já o desvio padrão da porção fixa do modelo explicou 17% e a média final do R<sup>2</sup> da porção aleatória do modelo explicou 54% (Tabela, 1).

**Tabela 1:** Médias finais dos Modelos lineares mistos generalizados (GLMMs), descrevendo os efeitos das variáveis físicas estruturais dos riachos sobre a diversidade filogenética da comunidade de Odonata (sesMNTD) na Amazônia brasileira.

Variáveis	Coefficiente de variação dos modelos	Desvio padrão	Valor de p
Intercept	-182	0.117	0.467
Resíduo de madeira	0.049	0.052	0.532
<b>Média de Dossel Árvores Pequenas</b>	<b>0.540</b>	<b>0.078</b>	<b>0.033</b>
Média Sub-bosque lenhoso	-0.185	0.037	0.218
Média de Cobertura total	-0.082	0.057	0.243
Vegetação primária (Microbacias)	-0.046	0.030	0.112

Quando avaliamos os efeitos das variáveis físicas estruturais dos riachos sobre a abundância das espécies, as variáveis Quantidade de madeira dentro e fora do canal ( $\beta = -0.084$ ), Média de Dossel das Árvores Pequenas ( $\beta = -0.228$ ), Média do Subbosque lenhoso ( $\beta = -0.094$ ) e vegetação primária das microbacias ( $\beta = -0.061$ ) afetaram negativamente a abundância das espécies de Odonata. Porém, apenas a variável Média de dossel árvores pequenas que afetaram significativamente a abundância das espécies ( $\beta = -0.228$ ;  $t_{(189)} = -2.300$ ;  $p = 0.022$ ). Por outro lado, a variável Média de cobertura total teve uma relação positiva sobre a abundância das espécies mas não foi significativa ( $\beta = 0.062$ ;  $t_{(189)} = 0.48$ ;  $p = 0.630$ ). Portanto, mesmo que o resultado encontrado sugere que o aumento da quantidade Média de dossel de árvore pequena reduz a abundância das espécies, foi muito pouco sustentado, pois a variação dos dados encontrada no modelo de regressão foi de apenas 8% ( $R^2 = 0.079$ ;  $F(5,189) = 3.2543$   $p < 0,007$ ) (tabela, 3).

Quando avaliamos os efeitos das variáveis físicas estruturais dos riachos sobre a riqueza de espécies de Odonata, as variáveis Quantidade de madeira dentro e fora do canal ( $\beta = -0.121$ ), Média de dossel árvores pequenas ( $\beta = -0.400$ ), Média de cobertura total ( $\beta = -0.046$ ), apresentaram um efeito negativo sobre a riqueza de espécies de Odonata. Porém, apenas a variável Média de dossel das árvores pequenas foi significativa no modelo ( $\beta = -0.121$ ;  $t_{(189)} = -4.154$ ;  $p = 0.010$ ). Por outro lado, Média do subosque lenhoso (0.182) e da vegetação primária por microbacias (0.007), tiveram uma relação positivas com a riqueza de espécies, mas nenhuma das variáveis foram significativas. Entretanto, mesmo o resultado sugerindo que com o aumento na vegetação de árvores pequenas tem um aumento na riqueza de espécies, foi pouco sustentado, pois o modelo explicou uma parcela de apenas 12% da variação dos dados ( $R^2 = 0,127$ ;  $F_{(5,189)} = 5.506$ ;  $p = 0.000$ ) (tabela, 3).

**Tabela 3:** Resumo do modelo de regressão múltipla, descrevendo os efeitos das variáveis ambientais sobre a abundância e riqueza taxonômica de Odonata na Amazônia brasileira.

<b>Abundância taxonômica</b>						
Variáveis	Beta	Std.Err. of Beta	B	Std.Err. of B	t(189)	p-level
Intercept			34.758	3.913	8.882	0
Resíduo de madeira	-0.084	0.076	-0.063	0.057	-1.106	0.269
<b>Média de Dossel Árvores Pequenas</b>	<b>-0.228</b>	<b>0.099</b>	<b>-0.157</b>	<b>0.068</b>	<b>-2.3</b>	<b>0.022</b>
Média sub-bosque lenhoso	-0.094	0.12	-0.076	0.097	-0.784	0.433
Média de Cobertura total	0.062	0.13	0.02	0.043	0.481	0.63
Vegetação primária (Microbacias)	-0.061	0.075	0	0	-0.81	0.418

<b>Riqueza taxonômica</b>						
Intercept			8.926	0.732	12.193	0
Resíduo de madeira	-0.121	0.074	-0.017	0.01	-1.635	0.103
<b>Média de Dossel Árvores Pequenas</b>	<b>-0.4</b>	<b>0.096</b>	<b>-0.053</b>	<b>0.012</b>	<b>-4.154</b>	<b>0.010</b>
Média Sub-bosque lenhoso	0.182	0.117	0.028	0.018	1.559	0.12
Média de Cobertura total	-0.046	0.127	-0.002	0.008	-0.369	0.712
Vegetação primária (Microbacias)	0.007	0.073	0	0	0.102	0.918

### 3.5 DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram que, a expansão do uso da terra para fins antrópicos sobre a paisagem natural da Amazônia brasileira afeta a diversidade filogenética dos odonatos amazônicos. Métricas que teoricamente são mais frequentes em áreas modificadas pelas atividades antrópicas (arbustos no entorno dos riachos) tiveram uma relação positiva com a diversidade filogenética de Odonata (Cavender-Bares et al., 2009; Kraft et al., 2007; Webb et al., 2002). Nesse contexto, percebemos que métricas locais no entorno dos riachos têm efeito direto com a diversidade filogenética das comunidades. Já métricas regionais, como a cobertura da vegetação primária das microbacias não apresentaram influência na diversidade filogenética. Já a expansão do uso da terra para fins antrópicos não afetou a diversidade taxonômica das espécies de Odonata (riqueza e abundância), pois os modelos explicaram pouco a variação dos dados biológicos.

Vale ressaltar que pequenos arbustos é uma métrica que responde por áreas mais abertas, pois a predominância da vegetação arbustivas sugere ausência de dossel fechado pelas copas das árvores grandes (Chokkalingam and Jong, 2001; Guimarães et al., 2016). Em alguns casos pode ser um resultado direto dos efeitos das ações antrópicas, pois a predominância de vegetação arbustiva pode ser vista nas margens dos riachos que drenam em áreas de pastagens, monocultura de dendê e outros usos antrópicos (Carvalho et al., 2018; Oliveira-Junior et al., 2017). Certamente a relação positiva da cobertura de dossel de árvores pequenas com a diversidade filogenética pode ser em resposta a forte invasão de espécies adaptadas aos ambientes perturbados (Ricklefs, 1987)(Cavender-Bares et al., 2009). Sendo um resultado contrário da hipótese que propusemos nesse estudo, pois esperávamos que áreas de usos antrópicos teriam baixa diversidade filogenética, em resposta a um subconjunto de espécie que seria favorecido pelas condições ambientais criadas nos ambientes perturbados (Pavoine and Bonsall, 2011).

Teoricamente as áreas de usos antrópicos está perdendo espécies especialistas florestais, que na maioria das vezes são da subordem Zygoptera, e favorecendo a entrada de organismos da subordem Anisoptera, que boa parte são considerados espécies especialistas de áreas abertas e ou generalistas de habitats. Tudo isso em resposta ao comportamento ecofisiológico das duas subordens (Carvalho et al., 2013; De Marco et al., 2015; Oliveira-Junior et al., 2015).

Nos ambientes com maior cobertura de vegetação primária tem ocorrido a predominância de algumas espécies dos gêneros *Acanthagrion*, *Acanthallagma*, *Mnesarete*, *Aeolagrion*, *Microstigma* e *Mecistogaster* (Calvão et al., 2016; Carvalho et al., 2018; Oliveira-Junior et al., 2017; Oliveira-Junior and Juen, 2019). Todos esses gêneros contém a maioria das espécies especialistas florestais, e pertencem a subordem Zygoptera. Entretanto, quando observamos na filogenia esses grupos são bastante aparentados, pois pertencem praticamente ao clado da família Coenagrionidae. Por outro lado, nos ambientes mais desflorestados tem ocorrido a predominância das espécies dos gêneros *Erythrodiplax*, *Orthemis*, *Dysthemis*, *Ischnura* e a maiorias das espécies do gênero *Argia* que são consideradas generalistas de habitat (De Marco et al., 2005). Nesse cenário temos gêneros das duas subordens (Anisoptera e Zygoptera) e das duas famílias mais diversas da filogenia para Amazônia (Coenagrionidae e Libellulidae), no qual, apresentam comportamentos reprodutivo e ecofisiológico completamente antagonicos (De Marco et al., 2015). Matos et al., (2016), encontrou um resultado similar ao nosso usando plantas, onde os fragmentos menores foram filogeneticamente superdisperso, enquanto fragmento maiores foram filogeneticamente mais agrupados, que pode ter sido em resposta, a invasão de espécies de habitat de borda ou de matriz em pequenos fragmentos internos.

Certamente as linhagens que toleram as alterações ambientais são dos nós mais terminais da filogenia, como gêneros e espécies. Assim, dentro de uma mesma família poderiam ter linhagens com capacidade adaptativa aos ambientes perturbados e outras não (Arroyo-Rodríguez et al., 2012; Matos et al., 2016). Aqui, como as áreas de estudo foram exploradas recentemente (>150 anos) nós mais basais (família) não seriam adequados para inferir diversidade filogenética, nesse caso é necessário pensar sempre em métricas filogenéticas que abrangem os nós mais derivados de uma filogenia (Kusuma et al., 2018).

As respostas encontradas nesse estudo podem ser também reflexo da distribuição dos imaturos, visto que diversos estudos apontam uma forte congruência entre larva e adultos de Odonata (Brito et al., 2018; Mendes et al., 2017; Valente-Neto et al., 2016). No

qual, as variáveis ambientais que afetaram a estruturação da comunidade dos adultos, foram as mesmas que afetaram os imaturos (Brito et al., 2018; Valente-Neto et al., 2016). Mas claro, para esse estudo precisamos ter cautela ao sugerir isso, uma vez que não testamos a relação larvas e adultos. Mas partindo da lógica que arbusto é um indicativo de áreas abertas, possivelmente nesses ambientes possa existir uma menor estabilidade no canal dos riachos e uma maior entrada de luz, em resposta a tudo isso, pode haver ambientes de remanso, devido a presença da margem escavada, bem como uma menor estabilidade da temperatura da d'água (Mendes et al., 2017).

Para alguns gêneros, a temperatura d'água é um fator importante na estruturação da comunidade, em resposta aos mecanismos ecofisiológicos das espécies (Fulan et al., 2011). Por exemplo, os gêneros *Cyanallagma* e *Erythrodiplax* mostraram ser bastante tolerantes a variação da temperatura d'água. Já os gêneros *Telebasis* e *Erythemis* tiveram efeito positivo com a temperatura, e *Acanthagrion* e *Tauriphila* efeitos negativos, nesse contexto, podemos afirmar que ambas as ordens (Anisoptera e Zygoptera) são sensitivos a variação da temperatura d'água (Corbet and May, 2008; Fulan et al., 2011; Fulan and Henry, 2007). O oxigênio também é um importante preditor na estruturação da comunidade de alguns gêneros, apresentando uma forte influência nos mecanismos de reprodução das espécies (Assis et al., 2004). Que pode estar relacionada ao comportamento da oviposição, pois as fêmeas adultas podem selecionar os habitats mais apropriados para a postura, como em águas mais oxigenadas (Assis et al., 2004; Fulan et al., 2011; De Marco et al., 2005).

Em conclusão, a conversão da floresta nativa em uso da terra para fins antrópicos afeta a diversidade filogenética de Odonata, porém, não detectamos efeitos na diversidade taxonômica (riqueza e abundância). Mas esse aumento na diversidade filogenética tem que ser interpretada com muita cautela, pois é um resultado pouco otimista, uma vez que está refletindo a entrada de espécies especialistas de áreas abertas e ou generalistas de hábitat e uma saída das espécies especialistas florestais, que são restritas a uma determinada condição ambiental. É importante ressaltar aqui também que estamos tratando de um efeito muito pontual do uso da terra na Amazônia (pouco mais 100 anos) sobre a filogenia de Odonata. Seguindo esse raciocínio é fácil compreender que os efeitos encontrados não estão relacionados a história evolutiva dos odonatos, e sim às perdas de linhagens mais conservadas e invasão de espécies adaptadas aos ambientes perturbados dos clados mais derivados da filogenia (gêneros e espécies). Mas existe um fator agravante por trás desse resultado, pois percebe-se que estamos perdendo espécies bastante aparentas, e que

provavelmente desempenham funções muito similares nos ecossistemas estudados e, em um colapso ambiental pode ser perder praticamente 100% de algum serviço ecossistêmicos (Duarte, 2011).

Um fato bastante curioso nos nossos resultados é que a força do modelo filogenético foi bem maior do que dos modelos taxonômicos, sugerido que métricas de diversidade filogenética de Odonata podem explicar melhor os efeitos do uso da terra do que métricas de diversidade taxonômicas. Mas é importante que trabalhos futuros criem hipóteses para comparar esses efeitos. Entretanto, nossos resultados apontam que para preservar os clados mais conservados, aqueles que estão presentes a maioria das espécies especialistas florestais, é necessário aumentar a zona de tampão nas margens dos riachos para amortecer os efeitos das matrizes circundantes. Além disso, precisamos ter cuidado ao interpretar dados de diversidade filogenética, pois altos valores de diversidade nem sempre estão ligados à alta integridade dos ambiental (Matos et al., 2016; Gerhold et al., 2015).

### 3.6 AGRADECIMENTOS

Gostaríamos de agradecer à Conservação Internacional (CI), Grupo Agropalma, 33 Forest, Fundação para o Estado para Pesquisa Amazônica (FAPESPA), Instituto de Floresta Tropical (IFT) e CIKEL Ltd, pelo apoio financeiro e logística. Também agradecemos ao Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela concessão da bolsa de Doutorado a FGC (processo: 303252/2013-8) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológicos pelas bolsas de produtividade em pesquisa para LD (processo: 307886/2015-8) e LJ (processo: 307597/2016-4). Agradecemos aos especialistas Dr. Rahinaer Ferreira e Dr. Adolfo Cordero sugestões nas versões desse manuscrito. Agradecemos a Dra. Lenize Batista Galvão, Msc. Alejandro Del Palacio e o Especialista Frederico A. A. Lencioni pela a assistência nas identificações do material coletado. Agrademos também o Dr. Guilherme Seger e o Dr. Seth Bybee pela a assistência na elaboração da Supertree.

### 3.7 REFERÊNCIAS

- Arroyo-Rodríguez, V., Cavender-Bares, J., Escobar, F., Melo, F.P.L., Tabarelli, M., Bráulio, S.A., 2012. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology* 100, 702-711. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01952.x>
- Assis, J.C.F., Carvalho, A.L., Nessimian, J.L., 2004. Composição e preferência por microhabitat de imaturos de Odonata (Insecta) em um trecho de baixada do Rio Ubatiba, Maricá-RJ, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 48, 273-282. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1590/S0085-56262004000200017>
- Barlow, J., Lennox, G.D., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A.C., Nally, R. Mac, Thomson, J.R., Frosini, S., Ferraz, D.B., Louzada, J., Hugo, V., Oliveira, F., Parry, L., Ribeiro, R., Solar, D.C., Vieira, I.C.G., Aragão, L.E.O.C., Begotti, R.A., Braga, R.F., 2016. Double biodiversity loss from deforestation. *Nature* 535, 144-147. <https://doi.org/10.1038/nature18326>
- Brito, J.G., Martins, R.T., Oliveira, V.C., Hamada, N., Nessimian, J.L., Hughes, R.M., Ferraz, S.F.B., de Paula, F.R., 2018. Biological indicators of diversity in tropical streams: Congruence in the similarity of invertebrate assemblages. *Ecological Indicators* 85, 85-92. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.09.001>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd Ed. New York, Springer-Verlag.
- Calvão, L.B., Nogueira, D.S., Montag, L.F.A., Lopes, M.A., Juen, L., 2016. Are Odonata communities impacted by conventional or reduced impact logging? *Forest Ecology and Management* 382, 143-150. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.013>
- Carle, F.L., Kjer, K.M., May, M.L., 2015. A molecular phylogeny and classification of Anisoptera (Odonata). *Arthropod Systematics & Phylogeny* 73, 281-301.
- Carvalho, F.G., Pinto, N.S., Oliveira-Junior, J.M.B., Juen, L., 2013. Effects of marginal vegetation removal on Odonata communities Efeitos da retirada da vegetação marginal sobre a comunidade de Odonata. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25, 10-18. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1590/S2179-975X2013005000013>

- Carvalho, F.G., Roque, O.F., Barbosa, L., Montag, L.F.A., Juen, L., 2018. Oil palm plantation is not a suitable environment for most forest specialist species of Odonata in Amazonia. *Animal Conservation* 21: 526-533. <https://doi.org/10.1111/acv.12427>
- Casatti, L., 2010. Changes in the Brazilian Forest Code: potential impacts on the ichthyofauna. *Biota Neotropica* 10, 31-34. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1590/S0103-40142015000200010>
- Cavender-Bares, J., Kenneth, H.K., Fine, P.V.A., Kembel, S.W., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12, 693-715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- Chokkalingam, U., Jong, W., 2001. Secondary forest: a working definition and typology. *International Forestry Review* 3, 19-26.
- Cianciaruso, M.V., 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades Introdução Medidas Tradicionais de Diversidade. *Biota Neotropica* 9, 1-10.
- Corbet, P.S., May, M.L., 2008. Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal the flier/ percher template. *International Journal of Odonatology* 11, 155-171. <https://doi.org/10.1080/13887890.2008.9748320>
- Dray, S., Dufour, A., 2007. "The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists." *Journal of Statistical Software* 22, 1-20. <https://doi:10.18637/jss.v022.i04>
- De Marco P.J., Latini, A.O., Resende, D.C., 2005. Thermoregulatory Constraints on Behaviour: Patterns in a Neotropical Dragonfly Assemblage. *Neotropical Entomology* 34, 155-162. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2005000200002>
- De Marco, P., Batista, J.D., Cabette, H.S.R., 2015. Community assembly of adult odonates in tropical streams: An ecophysiological hypothesis. *PLoS ONE* 10, 1-10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123023>
- Davison, A.C., Hinkley, D.V., 1997. *Bootstrap Methods and Their Application*. Cambridge University Press.

- Dijkstra, K.D.B., Kalkman, V.J., Dow, R. a., Stokvis, F.R., Van Tol, J., 2014. Redefining the damselfly families: A comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Systematic Entomology* 39, 68-96. <https://doi.org/10.1111/syen.12035>
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Hawkins, B.A., 2003. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 12, 53-64. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00322.x>
- Duarte, S., 2011. Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. *Oikos* 120, 208-215. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18898.x>
- Faith, D.P., 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61, 1-10.
- Ferreira-Peruquetti, P.S., De Marco P.J., 2002. Efeito da alteração ambiental sobre comunidades de Odonata em riachos de Mata Atlântica de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19, 317–327. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752003000200008>
- Fulan, J.A., Henry, R., Davanso, R.C.S., 2011. Effects of daily changes in environmental factors on the abundance and richness of Odonata. *Acta Limnologica Brasiliensia* 23, 23-29.
- Fulan, J.A., Henry, R., 2007. Distribuição temporal de imaturos de Odonata (Insecta) associados *Eichhornia azurea* (Kunth) na Lagoa do Camargo, Rio Paranapanema, São Paulo. *Revista Brasileira de Entomologia* 51, 224–227. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262007000200013>
- Gavish, Y., Giladi, I., Ziv, Y., 2019. Partitioning species and environmental diversity in fragmented landscape: do the alpha, beta and gamma components match? *Biodiversity and Conservation*, 1-10. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-01691-7>
- Gerhold, P., Cahill, J.F., Winter, M., Bartish, I.V., Prinzing, A., 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology* 29, 600-614. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12425>
- Guimarães, J.R.S., Carim, M.J.V., Costa-Neto, S.V., Tostes, L.C.L., 2016. Floristic Diversity of Secondary Forest in the Eastern Amazon, State of Amapá. *Floresta* 46, 343-351. <https://doi.org/10.5380/rf.v46i3>.

- Hawkins, C.P., Mykrä, H., Oksanen, J., Vander Laan, J.J., 2015. Environmental disturbance can increase beta diversity of stream macroinvertebrate assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 24, 483-494. <https://doi.org/10.1111/geb.12254>
- Hector, A., Hautier, Y., Saner, P., Wacker, L., Bagchi, R., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Spehn, E.M., Bazeley-White, E., Weilenmann, M., Caldeira, M.C., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Mulder, C.P.H., Palmborg, C., Pereira, J.S., Siamantziouras, A.S.D., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Schmid, B., Loreau, M., 2010. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology* 91, 2213-2220. <https://doi.org/10.1890/09-1162.1>
- Juen, L., Cunha, E.J.C., Carvalho, F.G., Fereirra, M.C., Begot, T.O., Andrade, A.L., Shimano, Y.F., Leão, H., Pompeu, P., Montag, L.F.A., 2016. Effects of oil palm plantations on the habitat structure and biota of streams in eastern amazon. *River research and applications* 22, 1085-1095. <https://doi.org/10.1002/rra>
- Kaufmann, P.R., Levine, P., Robison, E.G., Seeliger, C., Peck, D.V., 1999. Quantifying Physical habitat in Wadeable streams. Environmental Effects Research Laboratory.
- Kembell, S.W., Cowan, P.D., Matthew R. Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., Webb, C.O., 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26, 1463-1464. <https://doi:10.1093/bioinformatics/btq166>
- Kirby, W.F., 1890. A synonymic catalogue of Neuroptera Odonta, or dragonflies, with an appendix of fossil species. Gurney, and Jackson, London. ix, 202 pp.
- Kraft, N.J.B., Cornwell, W.K., Webb, C.O., David, D., Ackerly, D.D., 2007. Trait Evolution, Community Assembly, and the Phylogenetic. *The American Naturalist* 170, 271-283.
- Kusuma, Y.W.C., Rembold, K., Tjitrosoedirdjo, S.S., Kreft, H., 2018. Tropical rainforest conversion and land use intensification reduce understory plant phylogenetic diversity. *Journal of Applied Ecology* 55, 2216-2226. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13201>
- Lencioni, F.A.A., 2006b. Damselflies of Brazil, an illustrated identification guide: II-Coenagrionidae families. São Paulo.

- Letsch, H., Gottsberger, B., Ware, J.L., 2016. Not going with the flow: a comprehensive time-calibrated phylogeny of dragonflies (Anisoptera: Odonata: Insecta) provides evidence for the role of lentic habitats on diversification. *Molecular Ecology* 25, 1340-1353. <https://doi.org/10.1111/mec.13562>
- Lorion, C.M., Kennedy, B.P., 2009. Riparian forest buffers mitigate the effects of deforestation on fish assemblages in tropical headwater streams. *Ecological Applications* 19, 468–479. <https://doi.org/10.1890/08-0050.1>
- Martins, C.D.A., Roque, F.D.O., Santos, B.A., 2015. What Shapes the Phylogenetic Structure of Anuran Communities in a Seasonal Environment? The Influence of Determinism at Regional Scale to Stochasticity or Antagonistic Forces at Local Scale. *PLoS ONE* 10, 1-14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130075>
- Matos, F.A.R., Magnago, L.F., Gastauer, M., Carreiras, J.M.B., Simonelli, M., Meira-Neto, J.A.A., Edwards, D.P., 2016. Effects of landscape configuration and composition on phylogenetic diversity of trees in a highly fragmented tropical forest. *Journal of Ecology* 105, 265-276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12661>
- May, M.L., 1976. Thermoregulation and Adaptation to Temperature in Dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs* 46, 1-32.
- McCullagh, Peter., Nelde, John.A., 1989. “Generalized linear models (Monographs on statistics and applied probability 37. Chapman Hall, London.
- Meleason, M.A., Quinn, J.M., 2004. Influence of riparian buffer width on air temperature at Whangapoua Forest, Coromandel Peninsula, New Zealand. *Forest Ecology and Management* 191, 365-371. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.016>
- Mendes, T.P., Oliveira-Junior, J.M.B., Cabette, H.S.R., Batista, J.D., Juen, L., 2017. Congruence and the Biomonitoring of Aquatic Ecosystems: Are Odonate Larvae or Adults the Most Effective for the Evaluation of Impacts. *Neotropical Entomology* 46, 631-641. <https://doi.org/10.1007/s13744-017-0503-5>
- Miguel, T.B., Oliveira-Junior, J.M.B., Ligeiro, R., Juen, L., 2017. Odonata (Insecta) as a tool for the biomonitoring of environmental quality. *Ecological Indicators* 81, 555–566. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.06.010>

- Monteiro-Junior, C.S., Juen, L., Hamada, N., 2015. Analysis of urban impacts on aquatic habitats in the central Amazon basin: Adult odonates as bioindicators of environmental quality. *Ecological Indicators* 48, 303–311.
- Nessimian, J.L., Venticinque, E.M., Zuanon, J., De Marco, P., Gordo, M., Fidelis, L., Batista, J.D., Juen, L., 2008. Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia* 614, 117-131. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9441-x>
- Oksanen, J., Blanchett, F.G., Kindt R., Legendre, P., Minchin, P.R, O'Hara R.B., Simpson, G.L., Solymos P., 2013. *Vegan: community Ecology Package*. R Package 2.0.3. Available from <http://CRAN.R-project.org/package=vega>
- Oliveira-Junior, J.M.B., Shimano, Y., Gardner, T.A., Hughes, R.M., De Marco P.J., Juen, L., 2015. Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Austral Ecology* 40, 733-744. <https://doi.org/10.1111/aec.12242>
- Oliveira-Junior, J.M.B., De Marco, P.J., Dias-Silva, K., Pereira, R., Gontijo, C., Santos, P., Allan, T., Hughes, R.M., Juen, L., 2017. Limnological effects of human disturbance and riparian conditions on Odonata (Insecta) assemblages in eastern Amazon basin streams. *Limnologia* 66, 31-39. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.04.007>
- Oliveira-Junior, J.M.B., Juen, L., 2019. The Zygoptera / Anisoptera Ratio (Insecta: Odonata): a New Tool for Habitat Alterations Assessment in Amazonian Streams. *Neotropical Entomology* 0, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00672-x>
- Paradis, E., 2012. *Analysis of Phylogenetics and Evolution with R (Second Edition)*. New York: Springer.
- Pavoine, S., Bonsall, M.B., 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews* 86, 792-812. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x>
- Peck, D.V., Herlihy, B.H., Hill, R.M., Hugles, P.R., Kaufmann, D.J., Klemm, J.M., Lazoechak, F.H., McCormick, S.A., Peterson, P.L., Ringold, T., Magee, C.M., 2006. *Environmental Monitoring and Assessment Program-Surface Waters Western Pilot Study: Field Operations Manual for Wadeable Streams*.

- Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Meteorologische Zeitschrift* 11, 1633-1644. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Pennington, R.T., Hughes, M., Moonlight, P.W., 2015. The Origins of Tropical Rainforest Hyperdiversity. *Trends in Plant Science* 5-7. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.10.005>
- R Core Team 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rambur P., 1842. *Histoire Naturelle des Insectes: Neuropteres*. Librar Encyclopedique de Roret, Paris. xvii, 534 pp.
- Resende, D.C., 2010. Residence advantage in heterospecific territorial disputes of *Erythrodiplax Brauer* species (Odonata, Libellulidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 54, 110-114. <https://doi.org/10.1590/s0085-56262010000100014>
- Ricklefs, R.E., 1987. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Articles* 235, 167-171.
- Selys L.E., 1862. *Biology of Odonata*. *Des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique* 2, 5-44.
- Selys L.E., 1853. *Synopsis des Caloptérygies*. *Bull. Acad. r. Belg.* 20, 73 pp.
- Sjostedt, Y., 1918. *Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen entomologischen Reisen des Herrn Dr. A. Roman in Amazonas 1914-1915*. *Arch Zoologi* 11, 1-54.
- Shimano, Y., Juen, L., 2016. How oil palm cultivation is affecting mayfly assemblages in Amazon streams how oil palm cultivation is affecting mayfly assemblages in Amazon streams. *Ann. Limnol.* 52, 35-45. <https://doi.org/10.1051/limn/2016004>
- Simaika, J.P., Samways, M.J., 2010. Biophilia as a universal ethic for conserving biodiversity. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology* 24, 903-6. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01485.x>
- Sobral, F.L., Cianciaruso, M.V., 2012. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (Re) montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal* 28, 617–631. <https://doi.org/10.3828/tpr.2012.6>

- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J.M.H., 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441, 629-632. <https://doi.org/10.1038/nature04742>
- Torres-Pachón, M., Novelo-Gutiérrez, R., Los, A.E., 2017. Phylogenetic analysis of the genus *Argia* Rambur, 1842 (Odonata: Coenagrionidae), based on morphological characters of larvae and mitochondrial DNA sequences. *Organisms Diversity & Evolution* 18(4), 409-420. <https://doi.org/10.1007/s13127-017-0325-7>
- Valente-Neto, F., Roque F.O., Rodrigues, M.E., Juen, L., Swan, C.M., 2016. Toward a practical use of Neotropical odonates as bioindicators: Testing congruence across taxonomic resolution and life stages. *Ecological Indicators* 61, 952-959. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.10.052>
- Waller, J.T., Svensson, E.I., 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, 2178-2193. <https://doi.org/10.1111/evo.13302>
- Walpole, M., Almond, R.E.A., Besançon, C., Butchart, S.H.M., Carr, G.M., Collen, B., Collette, L., Davidson, N.C., Fazel, A.M., Galloway, J.N., Gill, M., Govers, T., Hockings, M., 2015. Tracking Progress Toward the 2010 Biodiversity Target and Beyond. *Ecology* 325, 1503-1504. <https://doi.org/10.1126/science.1175035>
- Webb, C.O., 2000. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *The American Naturalist* smaller 156, 145-155.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J., 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 475-505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>

# 4. Sessão III

## **Padrões e processos de evolução no tamanho corporal de Odonata (Insecta) na Amazônia Brasileira**

O Artigo está formatado segundo as normas do periódico “*Conservation Biology*”. Porém, em Língua Portuguesa e com texto justificado em ambas as margens.

**Padrões e processos de evolução no tamanho corporal de Odonata  
(Insecta) na Amazônia Brasileira**

<sup>1,2,4</sup>Fernando Geraldo Carvalho, <sup>3</sup>Lucas Jardim, <sup>4</sup>Leandro da Silva Duarte e <sup>1,2</sup>Leandro Juen

*F.G. Carvalho* ([fernandogeraldocarvalho@gmail.com](mailto:fernandogeraldocarvalho@gmail.com))

<sup>1</sup>Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade Federal do Pará - UFPA. Rua Augusto Correia, N° 1 Bairro Guamá, Cep: 66.075-110, Belém, Pará, Brazil. (<http://ppgeco.propesp.ufpa.br/index.php/br/>)

<sup>2</sup>Laboratório de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará - UFPA. Rua Augusto Correia, N° 1 Bairro Guamá, Cep: 66.075-110, Belém, Pará, Brazil. (<https://comunicalabeco.wixsite.com/labecoufpa>)

<sup>3</sup>Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás (UFG), CEP 74690-900, Goiânia, GO, Brazil. E-mail: [lucas.ljardim9@gmail.com](mailto:lucas.ljardim9@gmail.com)

<sup>4</sup>Laboratório de Ecologia Filogenética e Funcional, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, RS 91501-970, Brasil. ([www.ufrgs.br/leff](http://www.ufrgs.br/leff))

#### 4.1 RESUMO

O tamanho corporal das espécies de Odonata tem sido considerado um importante preditor para entender os padrões de distribuição das espécies, em função das suas possíveis relações com as condições ambientais que definem o tipo de ambiente que elas vivem, bem como, na sua capacidade de dispersão. Porém, ainda não se sabe ao certo se o tamanho corporal do grupo é de fato é um fator evolutivo que definiu a distribuição atual dos odonatos amazônicos. Diante disso, investigamos as seguintes hipóteses. i) o habitat estritamente florestal é o habitat ancestral dos odonatos amazônicos, ii) a transição de habitats abertos para florestais necessariamente envolve a passagem por um espaço de transição entre dois habitats, (iii) há conservação do habitat florestal ao longo da evolução e (iv) a evolução do tamanho corporal está correlacionado ao tipo de habitat ocupado. Usamos uma supertree a partir de uma compilação de informações filogenéticas atualmente disponíveis de Odonata na literatura. Para os dados biológicos nós usamos informações de distribuição das espécies de Odonata na Amazônia brasileira. Nossos resultados mostraram que o ancestral comum dos odonatos amazônicos não seriam de habitat florestal, por ter surgido bem antes da estrutura atual de floresta da amazônica que conhecemos hoje. Assim, o grupo anteriormente foi generalistas de habitats antes de se especializarem em algum tipo específico de ambiente. Certamente foi uma estratégia de sobrevivência ao longa da história evolutiva, para evitar possíveis extinções. Por outro lado, quando testamos se o tamanho corporal das espécies tinha relação com o habitat ocupado não houve efeito significativo, pois provavelmente o tamanho corporal dos odonatos amazônicos evoluíram em resposta a diferentes pressões, e que não foi elucidado nesse estudo. Em futuros estudos, empíricos e teóricos, é importante incorporar mais informações detalhadas sobre comportamento reprodutivo (ex. oviposição), temperatura corporal e temperatura do ar (termorregulação), para elucidar melhor os modelos evolutivos dos Odonatos amazônicos.

**Palavras-chave:** Odonatos amazônicos, termorregulação, supertree, modelos evolutivos.

## 4.2 INTRODUÇÃO

Odonata são insetos hemimetábolos com adultos terrestre-aéreos e larvas aquáticas (Corbet 1999). Suas larvas são encontradas em ambientes aquáticos lóticos e lênticos, e algumas espécies depositam seus ovos em fitotelmas, como água acumulada nas bainhas das folhas de bromélias e nos ocos de árvores (Toussaint et al. 2019). A grande maioria dos adultos são diurnos e são voadores ativos que apresentam comportamentos territoriais (Corbet 1999). A princípio, Odonata é um grupo monofilético que está entre os primeiros insetos alados, cujo surgimento pode ter ocorrido durante o Permiano há cerca de 270 milhões de anos (Grimaldi 2005; Misof et al. 2014).

Em todo mundo há aproximadamente 6.000 espécies, distribuídas em 30 famílias e 652 gêneros, dos quais 2.941 pertencem à subordem Zygoptera (22 famílias e 308 gêneros), 3.011 a Anisoptera (11 famílias, 344 gêneros) e duas espécies de um gênero para Anisozygoptera (Dijkstra et al. 2014). Para a região Neotropical apresenta uma alta diversidade de libélulas, estima-se aproximadamente 1.765 espécies, distribuídas em 211 gêneros e 20 famílias (Garrison 2010). No Brasil, há o registro de aproximadamente 750 espécies, distribuídas em 15 famílias e 137 gêneros (Lencioni 2006; Kalkman et al. 2008). Apesar dessa alta diversidade, ainda existe uma grande lacuna sobre o conhecimento da diversidade do grupo em muitos biomas brasileiros, principalmente na Amazônia (Hamada et al. 2016).

A ordem chama atenção por sua diversidade de cores, formas, tamanho e de comportamento, atualmente tem se destacado como uma importante ferramenta para avaliar ou monitorar impactos antropogênicos (Juen et al. 2014; Miguel et al. 2017; Oliveira-Junior & Juen 2019). Principalmente porque a conversão de florestas em áreas para usos antrópicos resulta em ambientes muito mais homogêneos (ex. retirada da vegetação ripária, aumento da lixiviação de sedimentos, simplificação de habitat, fragmentação e redução remanescentes florestais, etc.) e recursos alimentares mais limitados quando comparado com a floresta (Sundell-Turner & Rodewald 2008; Turner et al. 2011). Nesse contexto de modificação, o grupo tem apresentando boas respostas para avaliar o impacto dos diferentes usos da terra na Amazônia brasileira, mostrando ser altamente sensíveis a essas às mudanças, tanto quanto na composição das espécies (Calvão et al. 2016; Carvalho et al. 2018), riqueza taxonômica (Carvalho et al. 2013; Oliveira-Junior et al. 2017) e na abundância (Juen et al. 2014; Oliveira-junior & Juen 2019; Pereira et al. 2019).

Algumas espécies de libélulas tropicais podem responder positivamente à transformação do uso da terra, e não é raro os casos que elas aumentam sua abundância, boa parte do grupo é afetado negativamente, devido às restrições ecofisiológica das espécies (May 1976). No qual, a ordem se divide em dois grupos antagônicos, que são os pousadores (*perchers*) e voadores (*fliers*), ambos apresentam comportamento evolutivo diferenciado. Os pousadores são geralmente ectotérmicos, usando direta ou indiretamente a luz solar como a principal fonte de calor. Eles podem ser conformadores térmicos ou heliotérmicos. Os conformadores térmicos apresentam menor tamanho corporal e apresentam maior condutância (alta troca de calor corporal com a temperatura ambiente) e a temperatura corporal varia com o ambiente, principalmente devido à troca de calor (De Marco et al. 2004). Vivem próximo a lâmina d'água e apresentam uma relação positiva com a vegetação ripária, características essas que tornam as espécies desse grupo especialista de habitat estruturados (Carvalho et al. 2018; Oliveira-Junior & Juen 2019). Além disso, por serem organismos menores tendem a apresentar uma alta sensibilidade e baixa mobilidade, que é um padrão bastante singular das espécies pertencentes a subordem Zygoptera (Leonard et al. 2000).

Os heliotérmicos possuem maior tamanho corporal e, conseqüentemente, menor condutância, portanto, além de altas temperaturas precisam da incidência direta da irradiação solar sobre seus corpos. Nesse contexto, podem se adaptar aos ambientes mais alterados e serem considerados especialistas de áreas abertas e ou generalistas de habitat, que é um comportamento bastante singular das espécies da subordem Anisoptera (Calvão et al. 2016; Oliveira-Junior & Juen 2019) Já os voadores são considerados endotérmicos, pois são capazes de produzir calor controlando o movimento da hemolinfa, voo e zumbido (Corbet & May 2008). Esse grupo é representado pelos maiores organismos da subordem Anisoptera (por exemplo, *Aeshnidae*).

As estratégias termorreguladoras e os padrões ecofisiológico de Odonata podem estar associados ao tamanho corporal (Corbet 1999; Corbet & May 2008). Essas estratégias devem ter um papel importante na capacidade de dispersão, determinando o gasto de energia e a capacidade de fuga das espécies (Corbet & May 2008). No entanto, o tamanho corporal tem sido considerado um importante preditor para estudo de macroecologia, em função das suas possíveis relações com as variáveis ambientais, bem como, a história evolutiva das espécies (Waller & Svensson 2017). No entanto, ainda existem muito questionamentos e lacunas sobre esse padrão, pois ainda não se sabe ao certo se o tamanho

corporal é de fato um fator evolutivo que definiu a distribuição atual das espécies (De Marco et al. 2015).

Diante disso, neste estudo testamos as seguintes hipóteses: i) o habitat estritamente florestal é o habitat ancestral dos odonatos amazônicos, ii) a transição de habitats abertos para florestais necessariamente envolve a passagem por uma transição entre dois habitats, (iii) há conservação do habitat florestal ao longo da evolução e (iv) a evolução do tamanho corporal está correlacionado ao tipo de habitat ocupado.

### 4.3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 4.3.1 Reconstrução da árvore filogenética

Usamos uma árvore de consenso da hipótese filogenética reconstruída por Waller & Svensson (2017; disponível em <http://www.odonatephenotypicdatabase.org/shiny/shinyTree/>) usando 13 marcadores genéticos e datada através de registro fóssil utilizando-se inferência Bayesiana. Essa hipótese contém todas as famílias de Odonata e abrange cerca de 21% de todas as espécies existentes, sendo então a filogenia mais completa atualmente. Porém a maioria das espécies que ocorrem na Amazônia brasileira não estavam incluídas na filogenia de Waller & Svensson (2017) e nem em outras filogenias menores disponíveis (Dijkstra et al. 2014; Carle et al. 2015). Portanto, imputamos as espécies faltantes por um processo estocástico, usando o software SUNPLIN (Martins et al. 2013, <http://wsmartins.net/sunplin/>) e assim geramos uma distribuição de 1000 hipóteses filogenéticas representando a nossa incerteza em relação às relações de parentesco das espécies faltantes. Na imputação, restringimos as alocações das espécies faltantes aos seus nós ancestrais em comum mais recentes (MRCA), em relação àquelas espécies presentes na filogenia base. Os MRCA foram definidos pelos gêneros representados na filogenia. Quando o gênero estava ausente, atribuímos como MRCA os nós das famílias de acordo com a literatura (Saux et al. 2003; Ware et al. 2007; Dumont et al. 2010; Dijkstra et al. 2014; Carle et al. 2015; Lestsch et al. 2016; Koroiva et al. 2017; Torres-pachón et al. 2017) (Apêndice, 1). Usamos como referência taxonômica a World Odonata List <https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slate-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/>; consultado em 23/07/2018).

### **4.3.2 Amostragem biológica**

Para esse estudo foram usadas 103 espécies de Odonata, coletadas em 195 riachos. As coletas ocorreram no período de 2010 a 2017, na Amazônia brasileira (Juen & De Marco 2011; Calvão et al. 2016; Carvalho et al. 2018; Oliveira et al. 2017; Oliveira-junior & Juen 2019; Pereira et al. 2019). O método de coleta utilizado baseou-se em um protocolo de varredura com áreas fixas, que já foi utilizado em outros estudos desse grupo (Nessimian et al. 2008; Simaika & Samways 2010; Monteiro-Junior et al. 2015). A amostragem consistiu na coleta de indivíduos adultos ao longo de 150 metros de cada riacho; cada seção de 15 metros foi dividida em três segmentos, com a amostragem realizada apenas nos dois primeiros segmentos (para mais detalhes, ver Juen et al. 2016).

O tempo médio de permanência em cada ponto de amostragem era de uma hora. As coletas foram realizadas entre as 10 da manhã e as duas da tarde, correspondendo ao período do dia em que os raios do sol atingem o rio. Essas foram as condições mínimas necessárias para garantir que todos os grupos de Odonata (conformes térmicos, heliotérmicos e endotérmicos) estavam ativos no momento da coleta (Corbet & May 2008). O armazenamento e a conservação dos espécimes seguiram o protocolo descrito por Lencioni (Lencioni 2006).

### **4.3.3 Medidas morfométricas das espécies de Odonata**

O tamanho corporal dos odonatos amazônicos foi mensurado em pelo menos cinco indivíduos de cada espécie (os espécimes foram medidos por uma única pessoa com intuito de padronizar e diminuir as probabilidades de erro), depois de mensurados, foi calculada uma média final do tamanho corporal de cada espécie. Todas as espécies catalogadas estavam depositadas no Museu de Zoologia da Universidade Federal do Pará. Medimos apenas os machos para evitar possíveis problemas de dimorfismo sexual, bem como, pela baixa abundância das fêmeas e ausências de chave taxonômicas para a identificação. Os indivíduos foram mensurados por um paquímetro digital (Paquímetro digital capacidade 150 mm leitura de 0,01 mm-502.150BL).

#### **4.3.4 Classificação do hábitat das espécies de Odonata**

Classificamos as espécies em três categorias quanto ao uso de habitat: especialistas de áreas abertas, especialistas florestais e generalistas de habitat. Essa classificação foi baseada nos dados de ocorrência das espécies catalogadas no Museu de Zoologia da Universidade Federal do Pará. As espécies que tiveram ocorrência exclusiva em ambientes com pouca vegetação remanescente, como os encontrados em paisagens de uso antrópico, (como por exemplo, monoculturas, pastagem de gado, exploração madeireira convencional e outros), foram consideradas “especialistas de áreas abertas”. Já as espécies consideradas “especialistas de hábitat florestais” foram aquelas que tiveram registros apenas em áreas de florestas. Por outro lado, as espécies que tiveram ocorrência em todos os ambientes, como uso da terra (ex. Pastejo de gado, monoculturas, exploração de madeira) e áreas florestais, foram consideradas “generalistas de habitats”. Além disso, realizamos uma revisão de literatura dos artigos já publicados para a região Amazônica e especialistas de Odonata, para uma melhor confiabilidade nas classificações dos habitats (Juen & De Marco 2011; Monteiro-Junior et al. 2013; Juen et al. 2014; Monteiro-Junior et al. 2014; Oliveira-Junior et al. 2015; Monteiro-Junior et al. 2015; Calvão et al. 2016; Miguel et al. 2017; Carvalho et al. 2018; Pereira et al. 2019; Oliveira-Junior & Juen 2019) Dessa forma, das 103 espécies, 54 foram consideradas especialistas de áreas abertas, 10 especialistas de áreas florestais e 62 espécies foram generalistas de habitats (Apêndice, 2).

#### **4.3.5 Mensuração da cobertura vegetal primária das microbacias**

Para testar a hipótese de especificidade de habitats dos odonatos amazônicos, nós mensuramos a cobertura vegetal primária média das microbacias onde realizamos as coletas. As microbacias foram delimitadas de acordo com a Agência Nacional da Água (ANA). A classificação foi feita primeiramente por 10 regiões hidrográficas, as regiões seguem números pares e as regiões entre as bacias ímpares, cada uma dessas regiões é subdividida por números pares, segundo a ordem crescente a partir da jusante. No final sobraram as interbacias que são números ímpares (para maiores detalhes ver “Codificação de bacias hidrográficas pelo método de Otto Pfafstetter aplicação na ANA”). A porcentagem de vegetação foi mensurada dentro de cada microbacias por imagens de satélite classificadas no projeto TerraClass do Instituto de Pesquisas Espaciais (INPE, 2019) que tem o objetivo de produzir mapas sistêmicos mostrando o uso e cobertura de áreas desmatadas na Amazônia Legal Brasileira (Almeida et al. 2016). As imagens foram classificadas do LANDSAT 8 (Sensor OLI) de 30m de resolução (TC\_PA\_2014\_227/62 –

Santarém, TC\_PA\_2014\_222/ 62, 223/ 61, 22362, 223/ 63, 22/ 462 – Paragominas e Agropalma), as codificações “números” servem para representar os trechos de drenagem, com isso podemos trabalhar em diferentes escalas de análises. Depois da classificação feita, foi validada com imagens do satélite Sentinel-2a do Programa GMES (Global Monitoring for Environment and Security) em 2 de novembro de 2016 (escala 1/25000 com resolução de 30 m). A porcentagem de cobertura vegetal para cada buffer foi gerada em metros quadrados.

#### **4.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS**

##### **4.4.1 Reconstrução dos estados ancestrais do habitat**

Nós reconstruímos os habitats ancestrais (especialista florestais, especialistas de áreas abertas e generalistas de habitat) usando modelos Mk (Lewis 2001; Pagel et al. 2004). Nos modelos Mk os atributos discretos (habitats) evoluem sobre uma filogenia através de uma matriz de taxa de transição (Q), que estabelece como os atributos podem evoluir. Foram propostos seis modelos evolutivos, o 1) primeiro modelo (A\_SYM) assume que as taxas de transição entre os habitats são diferentes e simétricas, o 2) modelo (B\_ARD) assume que as transições são diferentes e assimétricas, o 3) (C\_ER) assume que todas as taxas de transição são iguais. Além disso, modelamos a hipótese da transição entre especialistas de habitats (florestais ou abertos) obrigatoriamente evoluírem para estados generalistas antes de especializarem novamente. Os modelos 4) (AA\_SYM), 5) (BB\_ARD) e 6) (CC\_ER) são versões dos primeiros, mas eles impedem a evolução direta de habitats de floresta e áreas abertas entre si, sendo obrigatória a evolução para generalistas de habitats antes, no qual as espécies ocupam tanto habitat florestais quanto abertos. Nós ajustamos os seis modelos para cada uma das 1000 filogenias, mas a combinação entre modelos e algumas topologias geraram estimativas não-confiáveis, as quais enviesavam as estimativas médias dos parâmetros dos modelos Mk.

Desta forma, optamos por selecionar o melhor modelo por Critério de Informação de Akaike, usando a árvore de máxima credibilidade (MCC) da nossa distribuição de árvore (Akaike 1974). Para calcular os modelos nós usando o pacote “ape” (Paradis & Schliep, 2018) em R, versão 3.5.2 (R Development Core Team 2018).

#### 4.4.2 Correlação dos atributos e a filogenia

Para testarmos as correlações entre tamanho do corporal e habitat das espécies de Odonata, fizemos uma regressão linear filogenética (Phylogenetic Generalized Linear Squares) (Grafen 1989; Martins & Hansen 1997). Essa análise foi analisada em 1.000 filogenias e consideramos a incerteza filogenética pelo método proposto por Nakagawa & De Villemereuil (2018). Além disso, também realizamos uma regressão filogenética entre tamanho do corpo e a cobertura vegetal, seguindo a mesma metodologia descrita para a regressão acima. Para testarmos se haveria mais de um valor ótimo médio na paisagem adaptativa de tamanho de corpo aplicamos o método de lasso (l1ou) (Khabbazian et al. 2016), implementado no pacote no software R (Ingram & Mahler, 2013; Uyeda & Harmon, 2014). Para essa análise usamos a MCC como hipótese filogenética. Para calcular os modelos usamos os pacotes “ape” (Paradis 2012), “geiger” (Raftery et al. 2007), ‘nlme” (Box, et al. 1994) e “phytools” (Revell, et al. 2012) em R, versão 3.5.2 (R Development Core Team 2018).

#### 4.5 RESULTADOS

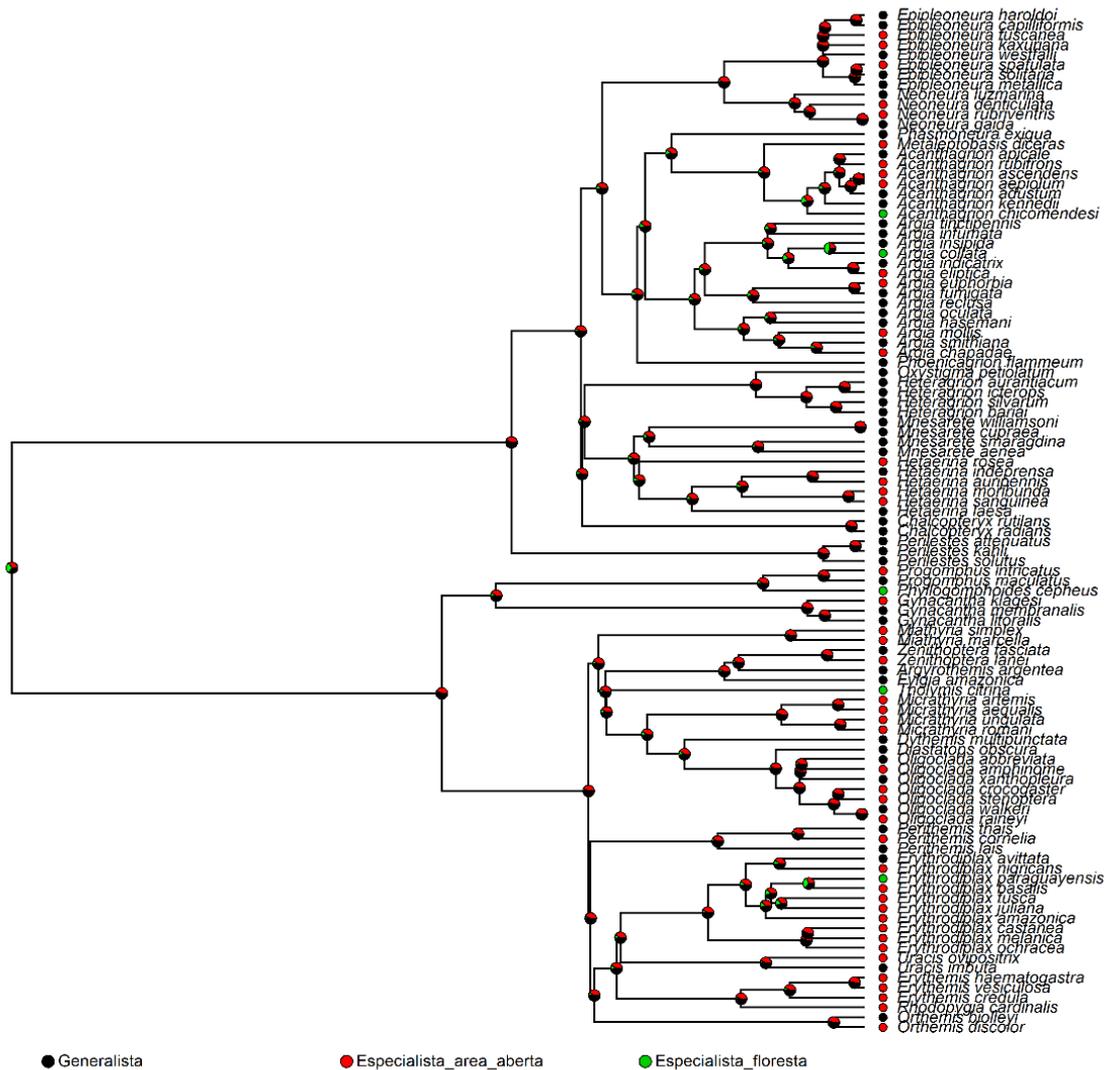
Um total de 103 espécies foram usadas para esse estudo. A família mais diversa foi Libellulidae, com 14 gêneros, seguida da família Coenagrionidae com 10 gêneros. Os gêneros mais diversos em espécies foram *Argia* (n=14 spp.), *Erythrodiplax* (n=10 spp.), *Epipleoneura* (n= 08 spp.) e *Oliglocada* (n= 07 spp.) (Anexo, 2; Apêndice, 1). Na reconstrução de habitats ancestrais o melhor modelo foi aquele que permitia todas as taxas de transição serem diferentes e restringia a evolução por generalista de habitat (BB\_ARD) (Tabela 1, figura 1). No entanto, o modelo com restrição de transições para generalista com taxas de transição simétricas não apresentou valor de suporte muito menor que o melhor modelo (2.83 de razão de pesos). Ou seja, as espécies tornaram-se generalistas antes de especializarem num tipo de habitat.

Ao avaliarmos as taxas de transição do melhor modelo de evolução de habitat foi observado que as taxas de transição entre habitat aberto e generalista são muito altas, aproximadamente 49 trocas por milhão de anos entre habitat generalista para aberto e 58 trocas por milhão de anos entre aberto e generalista. As mudanças entre habitat florestal e generalista foram eventos mais raros, generalistas mudaram para habitat florestal 0.01 vezes por milhão de anos e o inverso ocorre 0.11 vezes por milhão de anos. Portanto, as espécies trocam frequentemente entre habitats abertos e generalistas, mas raramente tornam-se florestais ou deixam de ser florestais. Devido à alta taxa de transição entre habitat

aberto e generalista as reconstruções de estados ancestrais foram incertas entre esses dois estados e não foi possível definir o habitat ancestral dos odonatos amazônicos.

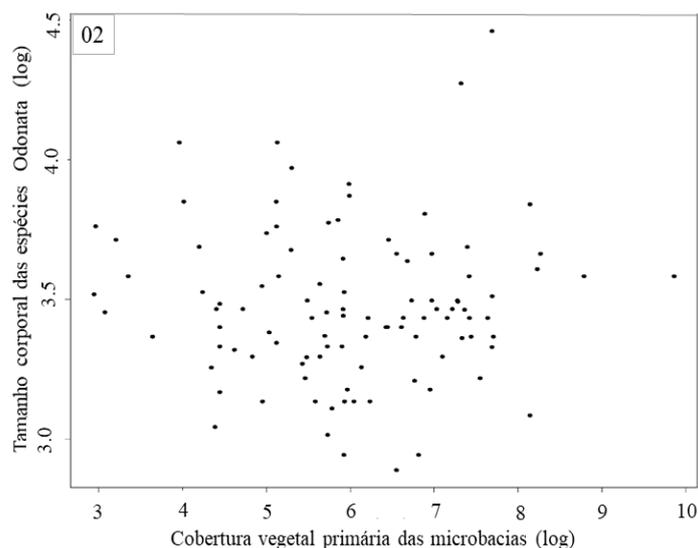
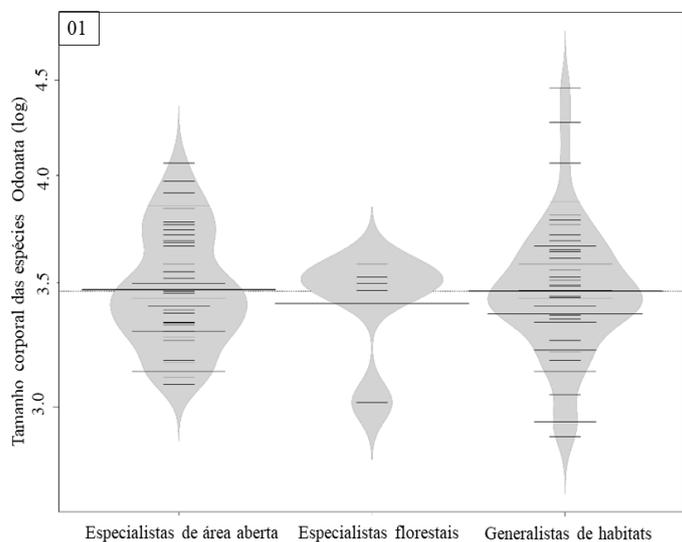
**Tabela 1.** Resumo dos melhores modelos selecionados pelo o Critério de Informação de Akaike usando a árvore de máxima credibilidade (MCC).

Modelos	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
<b>BB_ARD</b>	<b>4</b>	<b>180,50</b>	<b>0,00</b>	<b>0,63</b>	<b>0,63</b>	<b>-86.05</b>
AA_SYM	2	182,57	2,07	0,22	0,85	-89.23
A_SYM	3	184,69	4,19	0,08	0,93	-89.23
B_ARD	6	184,97	4.47	0.07	1,00	-86.05
CC_ER	1	217.13	36.63	0,00	1,00	-107.55
C_ER	1	227.74	47.24	0,00	1,00	-112.85



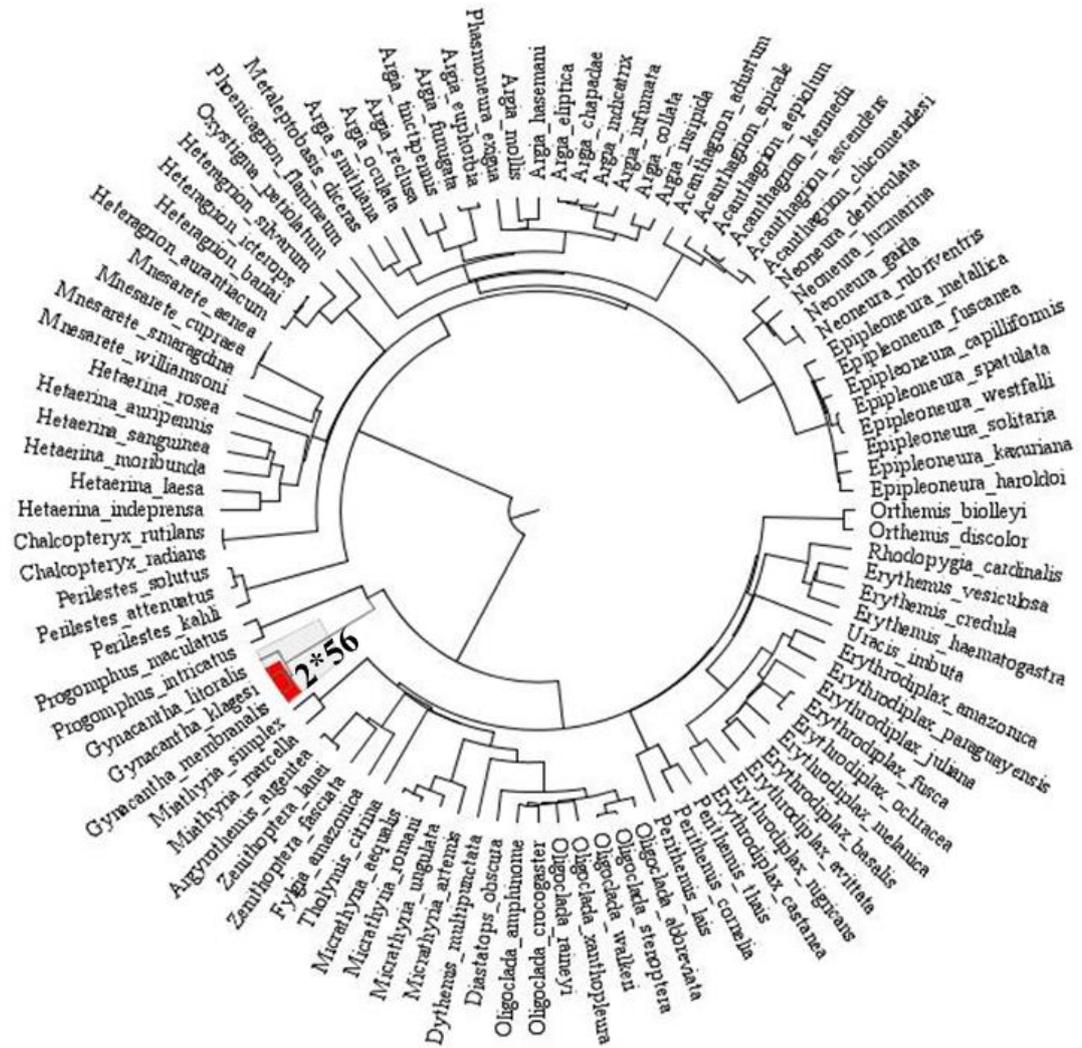
**Figura 1:** Evolução dos caracteres (generalistas de habitats, especialistas de área aberta e especialistas) ao longo da filogenia de Odonata proposta por Waller et al. 2017, sob um modelo Mk, usando a árvore de máxima credibilidade (MCC).

As regressões filogenéticas (PGLS) mostraram que nem o tipo de habitat nem cobertura florestal estão correlacionados evolutivamente com o tamanho do corpo (figura 2, 3 e 4). No entanto, encontramos uma mudança na paisagem adaptativa do tamanho corpóreo no clado composto pelas espécies *Gynacantha membranalis* e *Gynacantha klagesi* (Figura 05), indicando que alguma variável não considerada nesse estudo pode ter influenciado diferencialmente a evolução do tamanho corpóreo nesse clado em relação ao restante do grupo.



**Figura 2:** 1- Correlação filogenética (PGLS) do atributo evolutivo tamanho corporal dos odonatos amazônicos e a especificidade de habitat (especialistas de áreas abertas, especialistas florestais e generalistas de habitats). 2- Correlação filogenética (PGLS) do atributo evolutivo tamanho corporal dos odonatos amazônicos (log) e cobertura vegetal primária das microbacias (log).





**Figura 5:** Mudança na paisagem adaptativa do tamanho corpóreo do clado composto pelas espécies *Gynacantha membranalis* e *Gynacantha klagesi* de acordo com o método proposto por Khabbazian et al. (2016).

## 4.6 DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram que o ancestral comum dos odonatos amazônicos não era de habitat florestal, devido à alta taxa de transição entre especialistas de áreas abertas e generalista de habitats. Entretanto, a estrutura da floresta Amazônica similar à que conhecemos hoje, surgiu apenas há 6 milhões de anos, antes desse período a Amazônia possuía um clima árido (INPE,2019). Já os odonatos surgiram durante o Permiano há cerca de 270 milhões de anos, bem antes da floresta amazônica ter essa estrutura atual. Assim, bem provavelmente que o ancestral comum dos odonatos amazônicos deveria ser de ambiente mais aberto e não florestal, corroborando com o resultado encontrado (Grimaldi 2005; Misof 2006).

Quando investigamos se a transição de habitats abertos para florestais passava por um estado intermediário que representaria os dois habitats, foi significativo. Pois os modelos mostraram que as espécies precisam ter um comportamento generalista de habitats, para depois se tornar especialistas de um determinado ambiente. Além disso, os modelos que permitiam a transição direta entre áreas florestais e áreas abertas e ou áreas abertas e florestas, não foram significativos. Certamente a explicação lógica seria que no cenário de alteração ambiental, é mais provável que linhagens com requisitos amplos de habitat tenham maior probabilidade de persistirem do que aquelas com requisitos de habitat estreitos (Purvis et al. 2000). Uma linhagem que consegue persistir em diferentes ambientes, como áreas abertas e florestais, para depois se tornar especialista de algum tipo de habitat, possui maiores chances de persistir do que aquelas que fazem transição ininterruptamente, sem ter um comportamento intermediário antes, para sustentar um maior número de espécies possíveis dentre os ambientes.

Boa parte dos odonatos amazônicos tem um alcance geográfico restritos, por apresentar fidelidade a um determinado ambiente (Juen & De Marco 2011). Comportamento visto nas linhagens que são restritas aos ambientes mais estruturados. Como por exemplo, o comportamento reprodutivo de algumas espécies, que apresentam uma relação direta com a diversidade de poleiros para copula (madeira dentro e fora do canal) e locais específicos para oviposição (Resende 2010).

Por outro lado, a falta de correlação dos atributos estudados (tamanho corporal e vegetação primária), sugere que o tamanho corporal dos odonatos amazônicos evoluiu em resposta a diferentes pressões de seleções, que não necessariamente seja cobertura vegetal primária, e que provável seja uma outra métrica que não foi mensurada nesse estudo. Como

a temperatura corporal por exemplo, que já é apontada como filtro para distribuição das espécies em certos ambientes (May 1991; Corbet 1999; Corbet & May 2008). Pois foi com base na temperatura que alguns pesquisadores classificaram as espécies em dois grupos antagônicos: heliotérmicos e conformadores, seguindo de acordo com a capacidade de termorregulação das espécies (May 1991; De Marco et al. 2015).

A termorregulação seria afetada pelo tamanho corporal das espécies, no qual, os indivíduos de pequeno tamanho corporal (que possuem uma alta relação superfície-volume) devem ser extremamente dependentes da temperatura do ar, devido a troca de calor com o ambiente e por isso são classificados como Conformadores termais (May 1991). Já os indivíduos de tamanho corporal maiores não devem trocar calor tão intensamente com o ambiente, e seriam dependentes da irradiação solar para o aquecimento, dessa forma, são considerados heliotérmicos (De Marco & Resende 2002). Em virtude da ausência de dados mais refinados, sugerimos que os trabalhos futuros com métodos comparativos de Odonata insiram o atributo temperatura corporal das espécies e a temperatura do ar, para ver ao certo se o tamanho corporal seja de fato um atributo evolutivo dos odonatos amazônicos.

Ao aplicar os modelos de regressões filogenéticos, para testar se tinha uma relação filogenética com o habitat ocupado, nos deparamos com duas espécies bastante discrepantes do que esperado por um “*movimento browniano*” em evolução dos atributos ao longo da filogenia (Diniz-Filho & Vieira 2008). No entanto, ao aplicar o método proposto por Khabbazian et al. (2016), foi detectado que essas duas espécies pertencem ao gênero *Gynacantha* e apresentam uma paisagem adaptativa diferente do restante do clado estudado. Por algum motivo essas espécies cresceram mais do que esperado pela filogenia, em resposta a algum fator que não foi medido nesse estudo. O gênero *Gynacantha* pertence à família Aeshnidae, e é um grupo que apresenta comportamento bastante singular e pouco explorado pela a literatura (Carvalho & Ferreira 1989).

Atualmente, o que sabemos do grupo, é que ele tem uma preferência de habitat bastante diferente da maioria do clado amazônico, pois indicam preferências por pequenos pântanos e lagoas ombrófilas temporárias, ou locais abertos próximos a cobertura florestal ripária (Bedê et al. 2000). Já as larvas desse grupo foram encontradas em buracos de árvores no Panamá, juntamente com as de Pseudostigmatidae (Fincke 1984). Portanto, diante desses resultados, é complicado saber se o comportamento ovipositor do grupo é ‘exofítico’, ‘endofítico’ e ou ‘fitotelmatas’. Assim acreditamos que o comportamento

ovipositor de *Gynacantha* seja um dos principais caminhos para elucidar o motivo pelo qual essa linhagem apresenta um tamanho corporal maior do que os demais odonatos amazônicos.

Através dos nossos resultados, concluímos que o ancestral comum dos odonatos amazônicos não seriam de habitat florestal, possivelmente por ter surgido bem antes da floresta amazônica ter essa estrutura que encontramos hoje. Além disso, o grupo precisou se tornar generalista de habitats antes de especializar em algum tipo de ambiente, talvez seja uma estratégia para evitar extinções ao longa da história evolutiva. Por outro lado, quando testamos se o tamanho corporal das espécies tinha relação com o habitat ocupado, não foi corroborado, pois provavelmente o tamanho corporal dos odonatos amazônicos evoluiu em resposta a diferentes pressões que não foram elucidadas nesse estudo. Porém, nos futuros estudos empírico e teóricos, seria importante incorporar mais informações detalhadas sobre o comportamento reprodutivo (ex. oviposição), temperatura corporal e temperatura do ar (termorregulação), a fim de elucidar melhor os modelos evolutivos dos odonatos amazônicos.

#### **4.7 AGRADECIMENTOS**

Gostaríamos de agradecer a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela concessão da bolsa de Doutorado a FGC (processo: 303252/2013-8) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológicos pelas bolsas de produtividade em pesquisa para LD (processo: 307886/2015-8) e LJ (processo: 307597/2016-4). L.J recebe bolsa da FAPEG (proc. 201810267000023). O presente estudo foi beneficiado com recursos dos Institutos Nacionais de Ciência e Tecnologia (INCT) em Ecologia, Evolução e Conservação da Biodiversidade MCTIC/CNPq (proc. 465610/2014-5). Agradecemos o Dr. Guilherme Seger, Dr. Javier Muzon e o Dr. Seth Bybee pela assistência na elaboração da Supertree.

#### 4.8 REFERÊNCIAS

- Akaike H. 1974. A New Look at the Statistical Model Identification. *IEICE Transactions on Fundamentals of Electronics, Communications and Computer Sciences* **90**:2762-2769.
- Bedê LC, Piper W, Peters G, Machado ABM. 2000. Phenology and Oviposition Behaviour of *Gynacantha Bifida* Rambur in Brazil (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* **29**:317-324.
- Box GEP, Jenkins GM, Reinsel GC. 1994. "Time Series Analysis: Forecasting and Control", 3rd Edition, Holden-Day.
- Calvão LB, Nogueira DS, Montag LFA, Lopes MA, Juen L. 2016. Are Odonata communities impacted by conventional or reduced impact logging? *Forest Ecology and Management* **382**:143-150.
- Carle FL, Kjer KM, May ML. 2015. A molecular phylogeny and classification of Anisoptera (Odonata). *Arthropod Systematics & Phylogeny* **73**:281-301.
- Carvalho AL, Ferreira N. 1989. Descrição da larva de *Gynacantha mexicana* Selys, 1869, e notas sobre sua biologia (Odonata, Aeshnidae). *Revta bras. Ent.* **33**:413-419.
- Carvalho FG, Pinto NS, Oliveira-Junior JMB, Juen L. 2013. Effects of marginal vegetation removal on Odonata communities Efeitos da retirada da vegetação marginal sobre a comunidade de Odonata. *Acta Limnologica Brasiliensia* **25**:10-18.
- Carvalho FG, Roque OF, Barbosa L, Montag LFA, Juen L, 2018. Oil palm plantation is not a suitable environment for most forest specialist species of Odonata in Amazonia. *Animal Conservation* **21**: 526-533. <https://doi.org/10.1111/acv.12427>
- Corbet PS. 1999. *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Page (Books H, editor). Colchester.
- Corbet PS, May ML. 2008. Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal the flier / percher template. *International Journal of Odonatology* **11**:155-171.
- David GMSE. 2005. *Evolution of the Insects*.

- De Marco PJ, Resende DC. 2002. Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica* **31**:129-138.
- De Marco P, Batista JD, Cabette HSR. 2015. Community assembly of adult odonates in tropical streams: An ecophysiological hypothesis. *PLoS ONE* **10**: 1-10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123023>
- De Marco P, Latini AO, Resende DC. 2004. Thermoregulatory Constraints on Behaviour: Patterns in a Neotropical Dragonfly Assemblage. *Neotropical Entomology* **34**:155-162.
- Dijkstra KB, Vicent j, Kalkman RA, Dow FRS, Stokvis JT. 2014. Redefining the damselfly families: a comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Systematic Entomology* **39**:68-96.
- Diniz-Filho, JAF, Vieira CM. 2008. Padrões e processos na evolução do tamanho do corpo em carnívoros (Mammalia) da América do Sul. *Revista Brasileira de Biologia* **58**:649-657.
- Dumont HJ, Vierstraete A, Vanfleteren JR. 2010. A molecular phylogeny of the Odonata (Insecta). *Systematic Entomology* **35**:6-18.
- Fincke OM. 1984. Giant damselflies in a tropical forest; reproductive biology of *Megaloprepus coerulatus* with notes on *Mecistogaster* (Zygoptera: Pseudostigmatidae). *Advances in Odonatology* **2**:13-28.
- Garrison RW. 2010. A synonymic list of the new world Odonata. 1-38.
- Grafen A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **326**:119-157.
- Hamada N, Nessimian JL, Querino RB. 2016. Insetos Aquáticos na Amazônia brasileira: Taxonomia, biologia e ecologia.
- Ingram T, Mahler DL. (2013) SURFACE: detecting convergent evolution from Comparative data by fitting Ornstein-Uhlenbeck models with stepwise AIC. *Methods in Ecology and Evolution* **4**: 416-425
- Juen L, De Marco P. 2011. Odonate biodiversity in terra-firme forest streamlets in Central Amazonia: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical

extents. *Insect Conservation and Diversity* **4**:265-274. Available from <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1752-4598.2010.00130.x>

Juen L, Oliveira-Junior JMB, Shimano Y. 2014. Composição e riqueza de Odonata (Insecta) em riachos com diferentes níveis de conservação em um ecótono Cerrado-Floresta Amazônica. *Acta Amazonica* **44**:175-184.

Juen J, Cunha EJ, Carvalho FG, Fereirra MC, Begot TO, Andrade AL, Shimano YF, Leão H, Pompeu P, Montag LFA. 2016. Effects of oil palm plantations on the habitat structure and biota of streams in eastern amazon. *River research and applications* **22**:1085-1095.

Kalkman VJ, Clausnitzer V, Dijkstra KB, Orr AG, Paulson DR, Tol Jv. 2008. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia* **595**:351-352.

Khabbazian M, Kriebel R, Rohe K, Ané C. 2016. Fast and accurate detection of evolutionary shifts in Ornstein–Uhlenbeck models. *Methods in Ecology and Evolution* **7**:811-824.

Koroiva R, Pepinelli M, Rodrigues ME, Roque FO, Lorenz-Lemke AP, Kvist S. 2017. DNA barcoding of odonates from the Upper Plata basin: Database creation and genetic diversity estimation. *PLoS One* **12**:1-14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182283>

Lencioni FAA 2006b. Damselflies of Brazil, an illustrated identification guide: II-Coenagrionidae families. São Paulo.

Leonard AW, Hyne RV, Lim RP, Pablo F, Van den Brink PJ. 2000. Riverine endosulfan concentrations in the namoi river, Australia: link to cotton field runoff and macroinvertebrate population densities. *Environmental Toxicology and Chemistry* **19**:1540-1551.

Lestsch H, Gottsberger B, Ware JL. 2016. Not going with the flow: a comprehensive time-calibrated phylogeny of dragonflies (Anisoptera: Odonata: Insecta) provides evidence for the role of lentic habitats on diversification. *Molecular Ecology* **25**:1340-1353.

Lewis PO. 2001. A Likelihood Approach to Estimating Phylogeny from Discrete. *Systematic biology* **50**:913-925.

- Martins EP, Hansen TF. 1997. Phylogenies and the Comparative Method: A General Approach to Incorporating Phylogenetic Information into the Analysis of Interspecific Data. *The American Naturalist* **149**:646-667.
- May ML. 1976. Thermoregulation and Adaptation to Temperature in Dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs* **46**:1-32.
- May ML. 1991. Thermal adaptations of dragonflies, revisited. *Advances in Odonatology* **5**:71-88.
- 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.
- Misof B. 2006. Diversity of Anisoptera (Odonata): Inferring speciation processes from patterns of morphological diversity. *Zoology* **105**:355-365.
- Misof B. 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science* **763**:763-767.
- Monteiro Júnior CS, 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**:135-144.
- Monteiro-Junior 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.
- Monteiro-Junior CS, 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.
- Nessimian JL, Venticinque EM, Zuanon J, De Marco PJ, Gordo M, Fidelis L, D'arc Batista J, Juen L. 2008. Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia* **614**:117-131.  
<http://link.springer.com/10.1007/s10750-008-9441-x>
- Oliveira-Junior JMB, Shimano Y, Gardner TA, Hughes RM, de Marco PJ, Juen L. 2015. Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Austral Ecology* **40**:733-744.

- Oliveira-Junior JMB, Marco PJ, Dias-silva K, Pereira R, Gontijo C, Santos P, Allan T, Hughes RM, Juen L. 2017. Limnological Effects of human disturbance and riparian conditions on Odonata (Insecta) assemblages in eastern Amazon basin streams. *Limnologia* **66**:31-39.
- Oliveira-Junior JMB, Juen L. 2019. The Zygoptera / Anisoptera Ratio (Insecta: Odonata): a New Tool for Habitat Alterations Assessment in Amazonian Streams. *Neotropical Entomology* **0**:1-10. *Neotropical Entomology*.
- Pagel M, Meade A, Barker D. 2004. Bayesian Estimation of Ancestral Character States on Phylogenies. *Systematic Biology* **53**:673-684.
- Paradis E. 2012. *Analysis of Phylogenetics and Evolution with R (Second Edition)*. New York: Springer.
- Pereira DFG, Oliveira-Junior JMB, Juen L. 2019. Environmental changes promote larger species of Odonata (Insecta) in Amazonian streams. *Ecological Indicators* **98**:179-192.
- Purvis A, Gittleman JL, Cowlishaw G, Mace GM. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences* **267**:1947-1952.
- R Core Team 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raftery EA, Newton MA, Satagopan JM, Krivitsky PN. 2007. Estimating the integrated likelihood via posterior simulation using the harmonic mean identity. In: Bernardo et al. (Eds) *Bayesian Statistics*.
- Resende DC. 2010. Residence advantage in heterospecific territorial disputes of *Erythrodiplax* Brauer species (Odonata, Libellulidae). *Revista Brasileira de Entomologia* **54**:110-114.
- Revell LJ. 2012. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.* **3**: 217-223.

- Saux C, Simon C, Spicer GS. 2003. Phylogeny of the Dragonfly and Damselfly Order Odonata as Inferred by Mitochondrial 12S Ribosomal RNA Sequences. *Annals of the Entomological Society of America* **96**:693-699.
- Simaika JP, Samways MJ. 2010. Biophilia as a universal ethic for conserving biodiversity. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology* **24**:3-6.
- Suhonen J, Korkeamäki E, Salmela J, Kuitunen M. 2014. Risk of local extinction of Odonata freshwater habitat generalists and specialists. *Conservation biology* **28**:783-9.
- Sundell-Turner NM, Rodewald AD. 2008. A comparison of landscape metrics for conservation planning. *Landscape and Urban Planning* **86**:219-225.
- Torres-Pachón M, Novelo-Gutiérrez R, Los AE. 2017. Phylogenetic analysis of the genus *Argia* Rambur, 1842 (Odonata: Coenagrionidae), based on morphological characters of larvae and mitochondrial DNA sequences. *Organisms Diversity & Evolution* **18**:409-420. *Organisms Diversity & Evolution*.
- Toussaint EFA, Bybee SM, Erickson R, Condamine FL. 2019. Forest Giants on Different Evolutionary Branches: Ecomorphological Convergence in Helicopter Damselflies. *Evolution*: 1-10.
- Turner EC, Snaddon JL, Ewers RM, Fayle TM, Foster WA. 2011. The Impact of Oil Palm Expansion on Environmental Change: Putting Conservation Research in Context. *Environmental Impact of Biofuels*.
- Uyeda JC, Harmon, LJ. 2014. A Novel Bayesian Method for Inferring and Interpreting the Dynamics of Adaptive Landscapes from Phylogenetic Comparative Data. *Syst. Biol.* **6**: 902-918.
- 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**:2178-2193.
- Ware J, May M, Kjer K. 2007. Phylogeny of the higher Libelluloidea (Anisoptera: Odonata): an exploration of the most speciose superfamily of dragonflies. *Molecular phylogenetics and evolution* **45**:289-310.

## 5.0 CONCLUSÃO GERAL

Os resultados encontrados nessa pesquisa apresentam avanços para questões que vinham sendo discutidas na comunidade científica em relação a diversidade filogenética de Odonata. Aqui, foi possível comprovar que dos 80 gêneros estimados para Amazônia brasileira, apenas 18% estão presentes nas filogenias existentes atualmente. Os clados com menor representatividade foram exatamente os gêneros mais diversos da Amazônia: *Epipleoneura*, *Acanthagrion*, *Micrathyria*, *Erythrodiplax*, *Neoneura*, *Telebasis*, *Mnesarete* e *Hetaerina*. Todos esses gêneros são importantes bioindicadores para estudos de conservação da comunidade. Das 400 espécies estimadas para Amazônia brasileira, apenas 1/5 possui suas sequências genômicas públicas, isto é, 50 espécies das filogenias disponíveis.

Ainda neste estudo, encontramos evidências consideráveis que a expansão do uso da terra para fins antrópicos afeta a diversidade filogenética de Odonata. Pois a métrica média de dossel Árvores pequenas afetou positivamente a diversidade dos Odonatos amazônicos. Entretanto, o aumento de arbusto em um determinado ambiente seria em resposta a ausência de cobertura vegetal de árvores. Nesse cenário, houve uma saída das espécies especialistas florestais, que são restritas aos ambientes estruturados e uma entrada de espécies especialistas de áreas abertas ou generalistas de habitats, que toleram ambientes perturbados.

As análises filogenéticas mostraram que o ancestral comum dos odonatos amazônicos não era de habitats florestais, pois há uma taxa alta de transição entre especialistas de áreas abertas e generalistas de habitats. Esse fenômeno originou-se bem antes da floresta amazônica alcançar a estrutura atual, dado que a floresta amazônica originou-se há 6 milhões de anos e Odonata há 270 milhões de anos. Quando investigamos se a transição de habitats abertos para florestais passava por um estado intermediário que representaria os dois habitats, foi significativo. Pois as espécies precisavam ter um comportamento generalista de habitats, para depois se tornar especialistas de um determinado ambiente. Quando testamos se o tamanho corporal das espécies tinha relação com o habitat ocupado não foi corroborado, pois provavelmente o tamanho corporal dos odonatos amazônicos evoluiu em resposta a diferentes pressões e que não foi elucidado nesse estudo.

Além disso, nesse estudo, foi possível identificar algumas limitações evolutivas da ordem para um possível avanço nas pesquisas comportamentais, ecológicas e

biogeográficas da Amazônia. No qual sugerimos que estudos futuros incorporem informações detalhadas sobre comportamento reprodutivo (ex. oviposição), temperatura corporal e temperatura do ar (termorregulação), a fim de elucidar melhor os modelos evolutivos dos odonatos amazônicos.

## 6.0 REFERÊNCIAS

- Brasil LS et al. 2019. Net primary productivity and seasonality of temperature and precipitation are predictors of the species richness of the Damselflies in the Amazon. *Basic and Applied Ecology* 35:45-53.
- Calvão LB, Nogueira DS, de Assis Montag LF, Lopes MA, Juen L. 2016. Are Odonata communities impacted by conventional or reduced impact logging? *Forest Ecology and Management* 382:143-150.
- Carvalho, F.G., Roque, O.F., Barbosa, L., Montag, L.F.A., Juen, L., 2018. Oil palm plantation is not a suitable environment for most forest specialist species of Odonata in Amazonia. *Animal Conservation* 21: 526-533. <https://doi.org/10.1111/acv.12427>
- Silva Monteiro Júnior C, 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* 16:135-144.
- Dijkstra KDB, Kalkman VJ, Dow R a., Stokvis FR, Van Tol J. 2014. Redefining the damselfly families: A comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Systematic Entomology* 39:68-96.
- Gerhold P, Cahill JF, Winter M, Bartish I V., Prinzing A. 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology* 29:600-614.
- Juen L, De Marco P. 2011. Odonate biodiversity in terra-firme forest streamlets in Central Amazonia: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity* 4:265-274.
- Juen L, De Marco P. 2012. Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses for biogeographical patterns. *Biodiversity and Conservation* 21:3507-3521.
- Juen L, Oliveira-Junior JMB, Shimano Y. 2014. Composição e riqueza de Odonata (Insecta) em riachos com diferentes níveis de conservação em um ecótono Cerrado-Floresta Amazônica. *Acta Amazonica* 44:175-184.
- Oliveira-Junior JMB, Marco P De, Dias-silva K, Pereira R, Gontijo C, Santos P, Allan T, Hughes RM, Juen L. 2017. *Limnologica* Effects of human disturbance and riparian

conditions on Odonata (Insecta) assemblages in eastern Amazon basin streams. *Limnologia* 66:31-39.

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.

Monteiro-Junior 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.

Monteiro-Junior CS, 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.

Oliveira-junior JMB, Juen L. 2019. The Zygoptera / Anisoptera Ratio (Insecta: Odonata): a New Tool for Habitat Alterations Assessment in Amazonian Streams. *Neotropical Entomology* 0:1–10. *Neotropical Entomology*.

De Marco PJr, Latini AO, Resende DC. 2005. Thermoregulatory Constraints on Behaviour: Patterns in a Neotropical Dragonfly Assemblage. *Neotropical Entomology* 34:155-162.

Pereira DFG, de Oliveira Junior JMB, Juen L. 2019. Environmental changes promote larger species of Odonata (Insecta) in Amazonian streams. *Ecological Indicators* 98:179-192.

Sobral FL, Cianciaruso MV. 2012. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (Re) montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal* 28:617-631.

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* 71:2178-2193.

Webb CO, Ackerly DD, Mcpeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2002. 33:475-505.

## 7. ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O PERÍODO DO DOUTORADO:

1. Brasil, Leandro Schlemmer; Silveiro, divino Vicente; Cabette, Helena Soares ramos; Batista, Joana Darc; Vieira, Thiago Bernardi; Dias-Silva, Karina; Oliveira-Junior, José Max Barbosa; **Carvalho, Fernando Geraldo**; Calvão, Lenize Batista; Macedo, Marcia Nunes; Juen, Leandro (2019). Net primary productivity and seasonality of temperature and precipitation are predictors of the species richness of the Damselflies in the Amazon. *Basic and Applied Ecology* 35. 45-53.

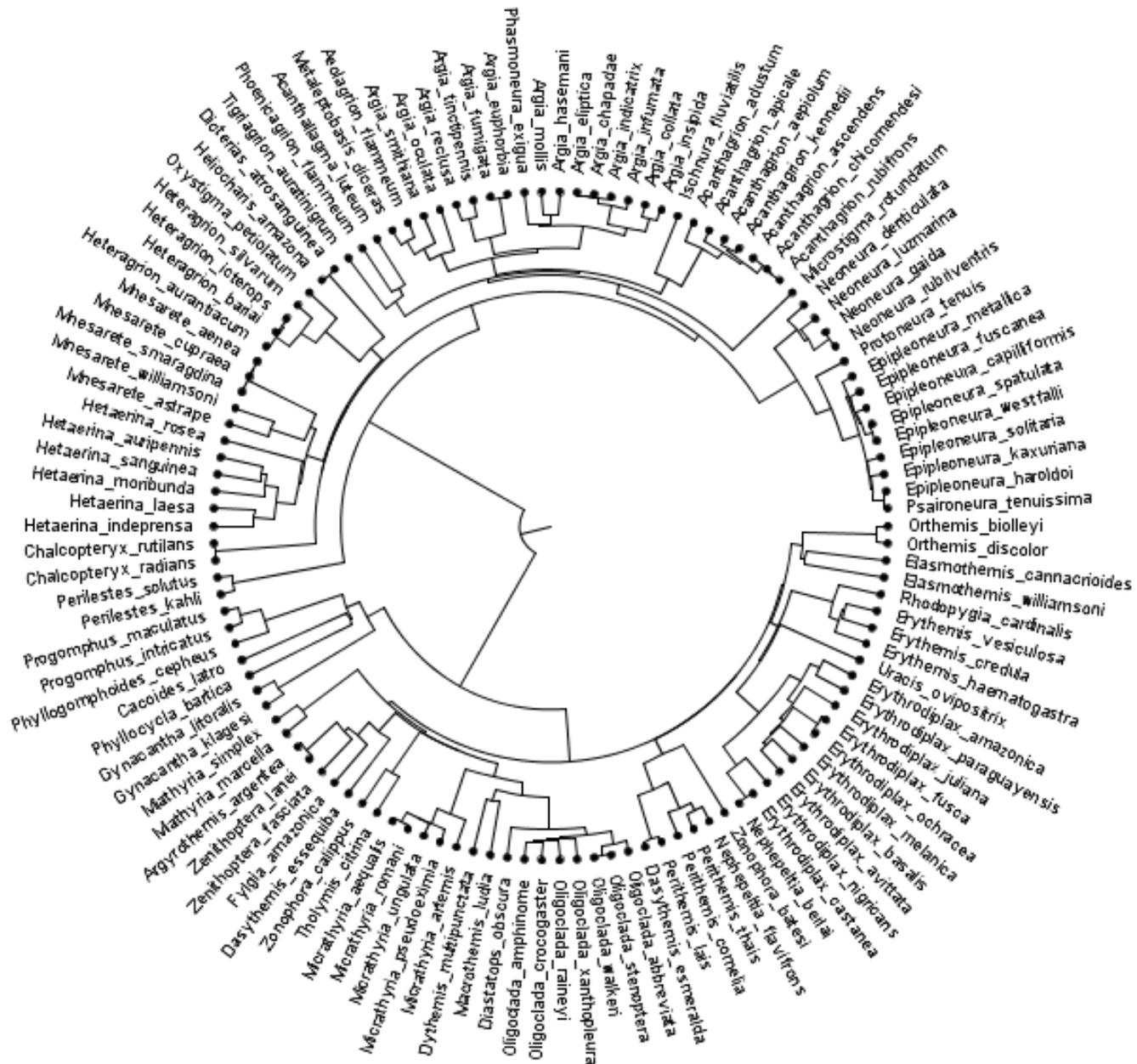
2. **Carvalho, Fernando Geraldo**; Roque, Fábio de Oliveira; Barbosa, Luis; Montag, Luciano, Fogaça de Assis; Juen, L (2018). Oil palm plantation is not a suitable environment for most forest specialist species of Odonata in Amazonia. *Animal Conservation* 21. 526-533.

3. Brasil, Leandro Schlemmer; Oliveira-Junior, José Max Barbosa; Calvão, Lenize Batista; **Carvalho, Fernando Geraldo**; Monteiro-Junior, Claudio Silva; Dias-Silva, Karina; Juen, Leandro (2018). Spatial, biogeographic and environmental predictors of diversity in Amazonian Zygoptera. *Insect Conservation and Diversity* 11.174-184.

4. Juen, L; Cunha, Erlane José; **Carvalho, Fernando Geraldo**; Ruffeil, Tiago Otavio Begot; Ferreira, Márcio; Andrade, Ana Luiza; Shimano, Yulie Feitosa; Leão, Híngara; Pompeu, Paulo; Montag, Luciano Fogaça Assis (2016). Effects of Oil Palm Plantations on the Habitat Structure and Biota of Streams in Eastern Amazon. *Rivers Research and Applications* (Print) 32. 1996-2012.

## 8. ANEXOS

**ANEXO 1:** Espécies dos odonatos amazônicos usadas no índice de diversidade sesMNTD para medir os efeitos do uso da terra para fins antrópicos na Amazônia brasileira.



**ANEXO 2:** Espécies dos odonatos amazônicos usadas nos modelos evolutivos para avaliar as especificidades de habitats.

