



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

DANIEL SILAS VERAS

**Preditores espaciais e ambientais da diversidade de Odonata (Insecta) em riachos em mosaicos de usos do solo no Cerrado: padrões de distribuição da abundância, ocupação regional e de diversidade beta**

Belém  
2025

DANIEL SILAS VERAS

**Preditores espaciais e ambientais da diversidade de Odonata (Insecta) em riachos em mosaicos de usos do solo no Cerrado: padrões de distribuição da abundância, ocupação regional e de diversidade beta**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia

Linha de pesquisa: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas

**Orientador: Leandro Juen**

Belém  
2025

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

---

V473p Veras, Daniel Silas.  
Preditores espaciais e ambientais da diversidade de Odonata  
(Insecta) em riachos em mosaicos de usos do solo no Cerrado :  
padrões de distribuição da abundância, ocupação regional e de  
diversidade beta / Daniel Silas Veras. — 2025.  
90 f. : il. color.

Orientador(a): Prof. Dr. Leandro Juen  
Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Pará, Instituto de  
Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia,  
Belém, 2025.

1. Anisoptera. 2. Insetos Aquáticos. 3. Usos do Solo. 4.  
Metacomunidades. 5. Zygoptera. I. Título.

CDD 016.5745


---


DANIEL SILAS VERAS

**Preditores espaciais e ambientais da diversidade de Odonata (Insecta) em riachos em mosaicos de usos do solo no Cerrado: padrões de distribuição da abundância, ocupação regional e de diversidade beta**

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 Doutor em Ecologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA


Documento assinado digitalmente  
 **JEAN CARLOS SANTOS**  
Data: 13/05/2025 09:07:41-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Documento assinado digitalmente  
 **LENIZE BATISTA CALVAO SANTOS**  
Data: 05/05/2025 15:30:57-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Prof. Dr. Jean Carlos Santos  
Universidade Federal do Sergipe


Documento assinado digitalmente

 **JOSE MAX BARBOSA DE OLIVEIRA JUNIOR**  
Data: 13/05/2025 08:57:47-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Prof<sup>ª</sup>. Dra. Lenize Bastista Calvão  
Universidade Federal do Pará

Documento assinado digitalmente

 **MARCIEL ELIO RODRIGUES**  
Data: 13/05/2025 11:22:38-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>


---

Prof. Dr. José Max de Oliveira Júnior  
Universidade Federal do Pará

---

Prof. Dr. Marciel Elio Rodrigues  
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia


Documento assinado digitalmente

 **RAPHAEL LIGEIRO BARROSO SANTOS**  
Data: 14/05/2025 11:21:28-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Prof<sup>ª</sup>. Dra. Karina Dias da Silva  
Universidade Federal do Pará

Documento assinado digitalmente

 **LEANDRO SCHLEMMER BRASIL**  
Data: 29/04/2025 10:48:34-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Prof. Dr. Raphael Ligeiro  
Universidade Federal do Pará

---

Prof. Dr. Leandro Schlemmer Brasil  
Universidade Federal do Mato Grosso

Dedico este trabalho a minha família e aos professores que fizeram parte dessa longa caminhada educacional.

## AGRADECIMENTO

A construção de uma tese sem dúvidas representa bem a fala ”*Se pude enxergar mais longe, foi porque me apoiei em ombros de gigantes*”, dita por Sir Isaac Newton no século XVII, pois indubitavelmente esse produto é um feito coletivo, por essa razão, sempre há muitos a quem agradecer.

Primeiramente, agradeço a meu Orientador e amigo Prof. Dr. Leandro Juen, por toda orientação, incentivo, disposição e ensinamentos, não apenas agora, mas desde o mestrado como meu co-orientador, pois me proporcionou conhecimento sobre métodos estatísticos. Sem dúvidas sem essas contribuições seria impossível chegar a este momento.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade do Pará pela oportunidade do doutoramento e aos professores vinculados que compartilharam seus conhecimentos. Ao Instituto Federal do Maranhão e aos professores que apoiaram a liberação das minhas atividades docentes. A Fundação de Amparo à Pesquisa e ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico do Maranhão–FAPEMA pela bolsa de apoio ao doutorado, essencial para cobrir vários custos para realização da pesquisa.

Aos componentes da banca de qualificação Prof. Dr. Jean Carlo Ortega, Profa. Dra. Karina Dias Silva e Prof. Dr. Marciel Elio Rodrigues, pelas considerações e valiosas contribuições para a melhoria da tese. E aos coautores envolvidos na elaboração dos capítulos da tese Guilherme Lustosa, Jean Ortega e Ana Paula Faria.

Agradeço imensamente aos avaliadores: Prof<sup>a</sup> Dra. Karina Dias, Prof<sup>a</sup> Dra. Lenize, Prof. Dr. Jean Carlos, Prof. Dr. José Max, Prof. Dr. Leandro Brasil, Prof. Dr. Marciel Elio, Prof. Dr. rapharl Ligeiro, pelo aceite, avaliação e pelas valorosas contribuições para a tese.

Sem dúvidas sem todo o apoio de meu parceiro de Laboratório de Ecologia de Comunidades–LaECO IFMA Caxias, Prof. Guilherme Lustosa, muito dos produtos acadêmicos produzidos ao longo dos anos seria impossível. Então, meus sinceros agradecimentos, pois sem dúvidas esses produtos são essenciais para meu crescimento profissional. E aos meus orientados que foram importantes para meu crescimento no ensino, na pesquisa e na extensão: Maria Fernanda, Lucas, Lorena, Laura, Carolina, Ingrid, Mônica, Agnaíldo, Açucena, Ana Vitória, etc.

A Edna Veras, Elias Oliveira, Isaias Oliveira, Cleia Oliveira, Evaldo Saraiva, Maria Fernanda, Amanda Albuquerque, Aciel Tavares pela contribuição na difícil tarefa de coletas de campo que são extremamente desgastantes, portanto, sem a contribuição de tantos colaboradores a construção de um banco de dados dessa dimensão seria impossível. Também agradecemos imensamente ao Dr. Diogo Vilela pela confirmação das espécies coletadas.

Aos colegas de LABECO, Joás Brito, Rafael Bastos, Francisco Maciel que sempre propiciam uma boa conversa sobre pesquisa e nossas nobres Odonata. E a todos os discentes do PPGECO que compartilharam os diversos momentos nas aulas on-line, deveras cansativas, em razão de um momento crítico da humanidade que foi a sidemia de COVID 19.

Sem dúvidas depois de todo caminho acadêmico percorrido, não poderia esquecer dos diversos professores que contribuíram para minha formação, então, agradeço aos professores do ensino básico no nome da professora Mirian que me alfabetizou, na graduação a professora Emilia e na pós-graduação aos professores Flor de Maria (*in memoriam*), Carlos Augusto e Leandro Juen.

E todo esse percurso foi menos árduo em razão da minha família, então, aqui fica minha eterna gratidão a minha amada esposa Edna Veras, por todo amor, companheirismo e compreensão, e aos meus filhos Samia Daniele e Aquiles Lohan que sem dúvida são meu maior feito para esse mundo. Aos meus pais Raimundo Rogério e Lucia Veras, por me propiciarem a maior herança que poderiam me deixar, a educação. Sem dúvida, isso foi fundamental para eu chegar a esse momento de minha vida acadêmica. E a meus irmãos Ben-Hur, Caio e Sarah por compartilhar dessa existência e contribuir por parte do que sou.

*Per aspera ad astra.*  
Sêneca

# **Preditores espaciais e ambientais da diversidade de Odonata (Insecta) em riachos em mosaicos de usos do solo no Cerrado: padrões de distribuição da abundância, ocupação regional, diversidade $\beta$**

## **RESUMO**

1 O avanço nas mudanças climáticas e no uso e ocupação do solo tem sido motivo de preocupação de  
2 ecologistas e conservacionistas, pois esses processos têm sido apontados como importantes preditores  
3 na mudança do gradiente ambiental. E essas mudanças tem promovido impactos sobre a biodiversidade.  
4 No Cerrado que é considerado um hotspot de biodiversidade esses processos tem se ampliado  
5 recentemente com o avanço da denominada última fronteira agrícola que tem se concentrado na região  
6 denominada MATOPIBA. Nessa região a substituição da cobertura nativa por monocultura aumentou  
7 drasticamente nos estados do Maranhão e Piauí, impactando a segurança hídrica e a biodiversidade  
8 associada aos riachos de pequena ordem, principalmente com a maior probabilidade de vários desses  
9 riachos passarem a ser intermitentes. Nesse sentido, o objetivo geral da tese foi avaliar o papel relativo  
10 do espaço e do ambiente sobre os componentes da diversidade de Odonata adultos em riachos alta-  
11 mente dinâmicos inseridos em mosaicos de usos no Cerrado brasileiro. Para isso a tese foi dividida  
12 em três seções. Na primeira sessão avaliamos a existência de padrão multimodal na distribuição de  
13 abundância de espécies – DAE de Odonata e qual modelo de distribuição melhor a descreve. Nossos  
14 resultados indicam que a distribuição de abundância de espécies de Odonata em riachos intermitentes,  
15 perenes e perenes padronizados apresentam multimodalidade e os SADs em riachos intermitentes,  
16 perenes e perenes padronizados indicam a predominância de espécies raras em detrimento das comuns.  
17 Isso sugere que a estruturação da metacomunidade é determinada principalmente por processos de  
18 dispersão, e soma zero de nascimentos e mortes com a abundância das espécies limitada a um número  
19 total. Com a diferença na abundância local estando relacionada com diferenças nos gradientes ambi-  
20 entais e recursos disponíveis dentro do habitat. Na segunda sessão buscamos responder as seguintes  
21 questões: i) Quais variáveis ambientais, de intermitência e espaciais e métricas comunitárias (riqueza  
22 e abundância das espécies), influenciam a contribuição dos locais para diversidade  $\beta$  – LCBD? ii)  
23 Como a maior posição e amplitude do nicho influenciam a ocupação regional e a contribuição das  
24 espécies para diversidade  $\beta$  – SCBD? Onde testamos as hipóteses de que: i) locais mais impactados  
25 ambientalmente, intermitentes e com amplas escalas espaciais apresentarão maiores valores de LCBD;  
26 ii) locais com menor riqueza e com espécies presentes muito abundantes apresentarão maiores valores  
27 de LCBD; iii) Nichos não marginais e maior tolerância ambiental apresentarão maior efeito positivo  
28 sobre ocupação regional; iv) Nichos não marginais e com baixa tolerância apresentarão maior SCBD.  
29 Nossos resultados indicam que dois riachos com maiores valores de LCBD são perenes, sendo a  
30 variação na singularidade dos sítios são preditas ambientalmente pelos gradientes de pH, o PCA 2  
31 (proxy de intermitência) e as escalas espaciais amplas. Quanto a métrica comunitária apenas a riqueza  
32 de espécies contribuiu negativamente para explicar nossos valores de LCBD. Enquanto, a relação entre  
33 abundância e ocupação foi explicada pela posição de nicho, especificamente as espécies com nicho  
34 não marginais. Não observamos relação ente o SCBD e os atributos de posição ou amplitude de nicho.  
35 Na terceira sessão avaliamos os efeitos ambientais, da intermitência e espaciais sobre a diversidade  
36  $\beta$  e de seus componentes de substituição de espécies e diferença em riqueza para a estruturação das  
37 assembleias de Odonata e suas subordens nessa região. Nossos resultados indicam que as assem-  
38 bleias apresentam alta dissimilaridade, sendo o componente de substituição de espécies o principal  
39 modelo para a estruturação da ordem Odonata, da subordem Zygoptera e da subordem Anisoptera, cuja  
40 contribuição da substituição de espécies é menos destacada em relação a diferença de riqueza. Esse  
41 padrão de resposta em Odonata e Zygoptera é influenciado sobretudo pelas variáveis ambientais locais,  
42 uma vez que para Anisoptera as variáveis espaciais amplas são os principais preditores. A diferença



43 de riqueza de Odonata e de Anisoptera tem como principais preditores as variáveis espaciais amplas,  
44 para Zygoptera nenhuma das variáveis puras foi explicativa. Também ressaltamos que a estruturação  
45 espacial do ambiente e da intermitência tem destaque na estruturação das comunidades de Odonata e de  
46 suas subordens. Concluímos que a diversidade de Odonata tem como preditores processos estocásticos  
47 como nascimentos e mortes e a limitação na dispersão, pois fatores como escalas espaciais amplas  
48 se mostraram preditores consistentes na estruturação do táxon. Quanto aos processos determinísticos  
49 como a filtragem ambiental indicam que a intermitência dos riachos são importantes na estruturação  
50 da comunidade, principalmente ao selecionar espécies da subordem Zygoptera fato que pode levar a  
51 uma maior variação composicional. Portanto, mudanças no habitat em decorrência de mudanças nos  
52 usos e ocupação do solo e das mudanças climáticas podem impactar as comunidades aquáticas.

53 **Palavras-chave:** Anisoptera; Dispersão; Heterogeneidade biológica; Insetos aquáticos; MATOPIBA;  
54 Metacomunidades; Mudanças climáticas; Nicho; Usos do solo; Zygoptera.

# **Spatial and environmental drivers of Odonata (Insecta) diversity in streams with a mosaic of land uses in the Cerrado: abundance distribution patterns, regional occupancy and $\beta$ diversity**

## **ABSTRACT**

55 Advances in climate change and land use and occupation have been a cause for concern among  
56 ecologists and conservationists, as these processes have been identified as important drivers of changes  
57 in environmental gradients. And these changes have had an impact on biodiversity. In the Cerrado,  
58 which is considered a biodiversity hotspot, these processes have recently increased with the advance of  
59 the so-called last agricultural frontier, which has been concentrated in the region known as MATOPIBA.  
60 In this region, the replacement of native cover with monoculture has increased dramatically in the  
61 states of Maranhão and Piauí, impacting on water security and the biodiversity associated with small  
62 streams, especially with the increased likelihood of several of these streams becoming intermittent. The  
63 general aim of this thesis was to evaluate the relative role of space and environment on the components  
64 of adult Odonata diversity in highly dynamic streams in a mosaic of uses in the Brazilian Cerrado.  
65 Thus, the thesis was divided into three sections. In the first session we evaluated the existence of a  
66 multimodal pattern in the distribution of species abundance – SAD of Odonata, trying to describe which  
67 distribution model best fits the abundance data. Our results indicate that the abundance distribution of  
68 Odonata species in intermittent, perennial and standardized perennial streams is multimodal and the  
69 SADs in all scenarios indicate a predominance of rare species over common ones. However, unlike  
70 what we expected, this characteristic is more pronounced in perennial streams. This suggests that  
71 metacommunity structuring is mainly determined by dispersal processes, and zero-sum births and  
72 deaths with species abundance limited to a total number, with the difference in local abundance being  
73 related to the environmental gradients and resources available within the habitat. In the second session  
74 we sought to answer: i) Which environmental, intermittency and spatial variables and community  
75 metrics (species richness and abundance) influence LCBD? ii) How does the greater niche position  
76 and amplitude influence regional occupation and SCBD? We tested the following hypotheses: i)  
77 sites that are more environmentally impacted, intermittent and with large spatial scales will have  
78 higher LCBD values; ii) sites with lower richness and with very abundant species present will have  
79 higher LCBD values; iii) non-marginal niches and greater environmental tolerance will have a greater  
80 positive effect on regional occupation; iv) non-marginal niches with low tolerance will have higher  
81 SCBD. In our study, the two streams with the highest LCBD values are perennial, and variation in the  
82 uniqueness of sites is environmentally predicted by pH gradients, PCA 2 (proxy for intermittency)  
83 and broad spatial scales. As for community metrics, only species richness was explanatory of our  
84 LCBD values. Meanwhile, the relationship between abundance and occupancy was explained by  
85 niche position, specifically species with non-marginal niches. We observed no relationship between  
86 SCBD and the attributes of niche position or breadth. And in the third session we sought to determine  
87 the environmental, intermittence and spatial effects on  $\beta$  diversity and its components of species  
88 substitution and difference in richness for the structuring of Odonata assemblages and their suborders  
89 in this region. In our study, assemblages show high dissimilarity, with species substitution being the  
90 main model for structuring the order Odonata, the suborder Zygoptera and the suborder Anisoptera,  
91 where the contribution of species substitution is less prominent in relation to the difference in richness.  
92 This response pattern in Odonata and Zygoptera is mainly influenced by local environmental variables,  
93 while for Anisoptera the broad spatial variables are the main predictors. The difference between  
94 richness Odonata and Anisoptera has the broad spatial variables as the main predictors, while for  
95 Zygoptera none of the pure variables were explanatory. We also emphasize that spatial structuring of  
96 the environment and intermittence play an important role in the assembly of Odonata communities

97 and their suborders. We conclude that the diversity of Odonata is predicted by stochastic processes  
98 such as births and deaths and dispersal limitation, since factors such as large spatial scales have been  
99 shown to be consistent predictors in structuring the taxon. As for deterministic processes such as  
100 environmental filtering, they indicate that the intermittency of streams is important in structuring the  
101 community, especially when selecting species from the suborder Zygoptera, which can lead to greater  
102 compositional variation. Therefore, changes in habitat due to changes in land use and occupation and  
103 climate change can have an impact on aquatic communities.

104 **Keywords:** Anisoptera; Aquatic insects; Biological heterogeneity; Climate change; Dispersal; Land  
105 uses; MATOPIBA; Metacommunities; Niche; Zygoptera.

## Lista de Figuras

1	Mapa distribuição unidades amostrais . . . . .	23
2	PCA e Curva de Rarefação . . . . .	26
3	Gráficos modelos GAMBIN . . . . .	27
4	Gráficos modelos DAE . . . . .	28
5	Mapa distribuição unidades amostrais . . . . .	45
6	Fluxograma das análises . . . . .	49
7	Mapa de Riqueza e LCBD . . . . .	50
8	Contribuições SCBD . . . . .	51
9	Mapa das unidades amostrais . . . . .	75
10	Mapas de ordenação . . . . .	79
11	Boxplot contribuições diversidade $\beta$ . . . . .	79
12	Diagrama de Venn da partição da variância da diversidade $\beta$ . . . . .	80
13	Esquema do desenho amostral . . . . .	95
14	Pressupostos da GLM . . . . .	99
15	Mapas de dbMEM e curvas sinodais . . . . .	101

## Lista de Tabelas

1	Tabela de cargas da PCA . . . . .	26
2	Tabela valores GAMBIN e AICc . . . . .	27
3	Tabela valores modelos DAE e AICc . . . . .	28
4	Tabela da regressão beta sobre LCBD . . . . .	50
5	Tabela da regressão beta sobre SCBD . . . . .	51
6	Tabela termos do teste de permutação da dbRDA parcial . . . . .	81
8	Tabela abundância Odonata: Anisoptera . . . . .	96
7	Tabela descritiva das varáveis . . . . .	97
9	Tabela abundância Odonata: Zygoptera . . . . .	98
10	Tabela descritiva da PCA . . . . .	99
11	Tabela GLM . . . . .	99
12	dbMEMs e Coordenadas geográficas . . . . .	100
13	Tabela abundância Odonata: Anisoptera . . . . .	102
14	Tabela abundância Odonata: Zygoptera . . . . .	103
15	Compleitude da amostragem, LCBD, riqueza e abundância de espécies . . . . .	104
16	Tabela ocupação regional, posição de nicho, amplitude de nicho e SCBD . . . . .	105
17	Tabela correlação PCA . . . . .	106
18	Tabela dbRDA Odonata . . . . .	107
19	Tabela dbRDA Anisoptera . . . . .	108
20	Tabela dbRDA Zygoptera . . . . .	109

# Sumário

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b>	<b>14</b>
<b>2</b>	<b>SESSÃO I</b>	<b>19</b>
2.1	Resumo . . . . .	20
2.2	Introdução . . . . .	20
2.3	Material e métodos . . . . .	22
2.3.1	Área de estudo . . . . .	22
2.3.2	Caracterização ambiental . . . . .	23
2.3.3	Amostragem biológica . . . . .	24
2.3.4	Análise estatística . . . . .	24
2.4	Resultados . . . . .	25
2.5	Discussão . . . . .	28
2.6	Agradecimentos . . . . .	30
	<b>Referências</b>	<b>30</b>
<b>3</b>	<b>SESSÃO II</b>	<b>41</b>
3.1	Resumo . . . . .	42
3.2	Introdução . . . . .	42
3.3	Material e métodos . . . . .	44
3.3.1	Área de estudo . . . . .	44
3.3.2	Caracterização do uso e cobertura do solo e variáveis ambientais . . . . .	45
3.3.3	Amostragem biológica . . . . .	46
3.3.4	Variáveis <i>proxies</i> para intermitência . . . . .	46
3.3.5	Variáveis explicativas espaciais . . . . .	47
3.3.6	Variáveis explicativas de métricas de espécie e características biológicas . . . . .	47
3.3.7	Cálculo das variáveis respostas RO, LCBD e SCBD . . . . .	48
3.3.8	Análises de dados . . . . .	48
3.4	Resultados . . . . .	49
3.5	Discussão . . . . .	51
3.6	Agradecimentos . . . . .	53
	<b>Referências</b>	<b>53</b>
<b>4</b>	<b>SESSÃO III</b>	<b>72</b>
4.1	Resumo . . . . .	73
4.2	Introdução . . . . .	73
4.3	Material e métodos . . . . .	74
4.3.1	Área de estudo . . . . .	74
4.3.2	Caracterização das variáveis ambientais locais e dos usos e cobertura do solo . . . . .	75
4.3.3	Amostragem Biológica . . . . .	76
4.3.4	Variáveis explicativas proxy para intermitência . . . . .	76
4.3.5	Variáveis explicativas espaciais . . . . .	77
4.3.6	Análises estatísticas . . . . .	77
4.4	Resultados . . . . .	78
4.5	Discussão . . . . .	82
4.6	Agradecimentos . . . . .	84
	<b>Referências</b>	<b>84</b>

<b>5 CONCLUSÃO GERAL</b>	<b>90</b>
<b>Referências</b>	<b>91</b>
<b>6 ARTIGOS E CAPÍTULOS DE LIVROS PUBLICADOS DURANTE O DOUTORADO</b>	<b>94</b>
<b>7 APÊNDICE</b>	<b>95</b>

# 1 INTRODUÇÃO GERAL

106 Nos estudos ecológicos, entender os processos que determinam a abundância, ocorrência e  
107 distribuição das espécies, ou seja, como se estabelecem os padrões de biodiversidade e a estruturação  
108 das comunidades biológicas, é essencial. Atualmente, sabemos que os processos que determinam os  
109 padrões de diversidade variam conforme a escala espacial, incluindo como preditores em diferentes  
110 escalas interagem (Brejão et al., 2021). Portanto, além da filtragem pelos gradientes ambientais, a  
111 competição por recursos limitados, processos multiplicativos de traços evolutivos, a dispersão das  
112 espécies é fundamental para compreender a contribuição relativa dos processos determinísticos e  
113 estocásticos para a biodiversidade e estruturação das comunidades.

114 Esse aumento de complexidade nas interações dos preditores, nas diferentes escalas espaciais,  
115 levou ao surgimento do estudo das metacomunidades. Esse campo de pesquisa ganhou destaque  
116 após a publicação de Leibold et al. (2004), embora o termo tenha sido introduzido uma década antes  
117 (Hanski & Gilpin, 1991; Leibold et al., 2004). Em seu trabalho, Leibold define metacomunidade como  
118 um conjunto de comunidades locais interligadas pela dispersão de várias espécies potencialmente  
119 interativas (Leibold et al., 2004).

120 Nas metacomunidades, os processos baseados no nicho consideram que as condições ambien-  
121 tais e interações biológicas atuam como filtros seletivos, permitindo a dispersão de espécies capazes  
122 de encontrar habitats adequados (Brasil et al., 2017; Heino, Melo, & Bini, 2015; Heino, Nokela, et  
123 al., 2015; Heino, Melo, Siqueira, et al., 2015; Leibold et al., 2004). Já os processos neutros partem  
124 do princípio de que as espécies são biologicamente equivalentes, com os principais impulsionadores  
125 da comunidade sendo especiação, extinção e imigração aleatórias (Brasil et al., 2017; Heino, Melo,  
126 Siqueira, et al., 2015; Siewierski & McPeck, 2013; Leibold et al., 2004).

127 A composição de espécies pode levar a diferentes padrões de distribuição de abundância das  
128 espécies (DAE), um conceito importante na macroecologia, que descreve a distribuição de todas as  
129 espécies em uma amostra ou comunidade ecológica (Matthews & Whittaker, 2014). Recentemente,  
130 o modelo DAE multimodal tem ganhado destaque, revelando picos de distribuição relacionados a  
131 agrupamentos de diferentes tipos de espécies (Matthews & Whittaker, 2014; Antão et al., 2017).  
132 A distribuição das espécies é influenciada pela interação entre dispersão, preferências de habitat e  
133 interações intra e interespecíficas, processos específicos de cada espécie (Alonso et al., 2008).

134 A modelagem da DAE pode ser realizada por um modelo flexível que combina a distribuição  
135 gama com a amostragem binomial (Matthews et al., 2019). Este modelo usa o parâmetro  $\alpha$ , que  
136 descreve a forma da curva de abundância, com valores baixos associados a distribuições logseries  
137 (predomínio de espécies raras) e valores altos a distribuições lognormais (predomínio de espécies  
138 dominantes) (Matthews et al., 2019). Outros modelos DAE incluem o lognormal e o logséries, cada  
139 um com características distintas de abundância e distribuição (Sugihara, 1980; Engen & Lande, 1996;  
140 McGill et al., 2007; Matthews & Whittaker, 2014). O lognormal é aplicado em comunidades com  
141 poucas espécies muito abundantes ou raras, enquanto o logséries descreve comunidades com poucas  
142 espécies abundantes e muitas raras (Magurran & Henderson, 2003).

143 Além disso, a Teoria Neutra da Biodiversidade (TNB) prevê a forma das DAE em diferentes  
144 escalas, com uma metacomunidade limitada pela dispersão e distribuição logséries, enquanto a  
145 comunidade local segue a distribuição multinomial de soma zero (MSZm) (Hubbell, 2001; Antão et  
146 al., 2021). Esse modelo MSZm, ao contrário do logséries, apresenta menos espécies raras e pode ser  
147 descrito por uma distribuição lognormal assimétrica à esquerda (Antão et al., 2021; Tsafack et al.,  
148 2021).

149 Outro padrão ecológico comum é a relação positiva entre abundância e ocupação das espécies,  
150 conhecida como relação abundância-ocupação (RAO) (Gaston et al., 2000; Caten et al., 2022). Espécies  
151 mais abundantes localmente tendem a ser mais amplamente distribuídas. A abundância local e a  
152 ocupação regional dependem de variáveis ambientais e características de dispersão (Díaz et al., 2020;  
153 Caten et al., 2022; Suárez et al., 2023).



154 Além disso, a variação nas características das espécies, como abundância e ocupação, contribui  
155 para a diversidade beta (Heino & Grönroos, 2017), que pode ser medida por índices como o SCBD  
156 (contribuições de espécies para a diversidade beta) e LCBD (contribuições locais para a diversidade  
157 beta) (Legendre & Cáceres, 2013). Esses índices refletem a contribuição relativa das espécies para a  
158 diversidade entre locais, influenciada pela variação ambiental, recursos disponíveis e limitações de  
159 dispersão (Legendre & Cáceres, 2013; Vilmi et al., 2017).

160 Em um cenário de mudanças no uso do solo e no ambiente, a expansão agropecuária e a  
161 urbanização têm alterado a biodiversidade local e regional, com impactos significativos na integridade  
162 dos ecossistemas aquáticos, como os riachos (Edwards et al., 2021; Veras et al., 2019, 2022). Essas  
163 transformações, associadas a atividades antropogênicas e mudanças climáticas, afetam diretamente a  
164 biodiversidade do Cerrado e seus riachos, especialmente em regiões como o MATOPIBA, que abrange  
165 os estados do Maranhão, Tocantins, Piauí e Bahia, onde o avanço da agricultura é mais intenso (de  
166 Araújo et al., 2019; MapBiomas, 2024).

167 A ordem Odonata é adequada para estudar a estruturação de metacomunidades em insetos  
168 aquáticos devido à sua alta diversidade, especificidade na dispersão e comportamento de oviposição  
169 (Rocha-Ortega et al., 2019). A termorregulação e a oviposição de Odonata variam conforme o tipo  
170 de riacho e a integridade ambiental (Corbet & May, 2008; Rodrigues et al., 2019). Com a perda de  
171 integridade dos riachos, as espécies heliotérmicas e exofíticas podem substituir as conformadoras  
172 térmicas e epifíticas (De Marco Júnior et al., 2015; Rodrigues et al., 2019).

173 O objetivo geral desta tese foi avaliar o papel relativo do espaço e do ambiente na diversidade  
174 de Odonata em riachos dinâmicos do Cerrado brasileiro. A tese está dividida em três sessões.

## 175 **1ª Sessão**

176 Nessa sessão, tivemos como objetivo avaliar a existência de padrão multimodal na distribuição  
177 de abundância de espécies – DAE de Odonata e que modelo de distribuição melhor a descreve. Então,  
178 testamos as seguintes hipóteses: i) A distribuição de abundância de espécies – DAE de Odonata  
179 tem padrão multimodal. Esperamos observar padrões multimodais para Odonata, pois esse táxon  
180 é constituído por espécies cujas subordens têm exigências ecofisiológicas e de dispersão dispare  
181 com a subordem Anisoptera no geral sendo heliotérmicas e possuindo maior capacidade de dispersão.  
182 Enquanto, a subordem Zygoptera apresentam espécies conformadoras termais e com menor capacidade  
183 de dispersão. ii) O DAE de Odonata em riachos intermitentes apresentam distribuição logarítmica,  
184 enquanto, em riachos perenes a DAE deve ser a distribuição log-normal de Poisson. Esperamos que  
185 um modelo de distribuição logarítmica descreva um DAE em riachos intermitentes, pois esses riachos  
186 são altamente dinâmicos em seu fluxo e condições ambientais fato que incrementa a competição e a  
187 dispersão aleatória das espécies. Já nos riachos perenes, esperamos o modelo lognormal de Poisson  
188 pois nesses ambientes devem ser mais estáveis e proporcionar um maior volume de nicho que pode ser  
189 particionado aleatoriamente cada vez que entra uma nova espécie na comunidade.

## 190 **2ª Sessão**

191 Nessa sessão, buscamos responder as seguintes questões: i) Quais variáveis ambientais, de  
192 intermitência e espaciais e métricas comunitárias (riqueza e abundância das espécies), influenciam  
193 a LCBD? ii) Como a posição de nicho e amplitude do nicho influenciam a ocupação regional e a  
194 SCBD? Assim, testamos as hipóteses de que: i) locais mais impactados ambientalmente, intermitentes  
195 e as amplas escalas espaciais apresentarão maiores valores de LCBD; ii) locais com menor riqueza e  
196 com espécies muito abundantes apresentarão maiores valores de LCBD; iii) Espécies com nichos não  
197 marginais e maior tolerância ambiental apresentarão maior ocupação regional; iv) Espécies com nichos  
198 marginais e com baixa tolerância apresentarão maiores valores de SCBD. Esperamos que locais com  
199 menor heterogeneidade ambiental e intermitentes apresentem menor riqueza e abundância de espécies  
200 de forma que apresentarão maiores valores de LCBD. Locais com maiores distâncias geográficas entre

201 si apresentarão maiores diferenças em suas composições (Nekola & White, 1999) contribuindo para  
202 maiores valores de LCBD. Esperamos que espécies não marginais, que possuem menor especificidade  
203 de habitat e especialistas contribuam mais para abundância local, ocupação regional e maiores valores  
204 de SCBD.

### 205 3ª Sessão

206 Nessa sessão, avaliamos os efeitos ambientais, da intermitência e espaciais sobre a diversidade  
207  $\beta$  e de seus componentes de substituição de espécies e diferença em riqueza para a estruturação das  
208 assembleias de Odonata e suas subordens nessa região. Testamos as hipóteses de que (i) a substituição  
209 de espécies é o principal componente responsável pela estruturação das assembleias de Odonata  
210 e de suas subordens devido à ação da limitação à dispersão ao gradiente ambiental da região. (ii)  
211 As variáveis espaciais e ambientais afetam mais os componentes da beta diversidade da subordem  
212 Zygoptera do que da subordem Anisoptera por uma maior limitação à dispersão da subordem Zygoptera.  
213 Assim, em escala regional, provavelmente a substituição de espécies seja o principal componente da  
214 variação na composição de espécies dos táxons, seja na fase larval ou adulta em riachos ou lagoas  
215 (Kietzka et al., 2018; Mendes et al., 2019, 2021; L. F. Silva et al., 2024). Dessa forma esperamos  
216 uma maior substituição de espécies em razão da grande extensão espacial existente em nosso estudo,  
217 propiciando dificuldades ou limitação da dispersão ao mesmo tempo que possibilidade uma variação  
218 das condições ambientais e conseqüentemente, do aumento da heterogeneidade nas fitofisionomias e  
219 dos tipos de usos e ocupação do solo. Assim, as variáveis de ampla escala espacial e as físico-químicas  
220 influenciarão mais a estrutura da subordem Zygoptera do que da subordem Anisoptera.

## 2 SESSÃO I

### **Espécies raras de Odonata predominam em riachos altamente dinâmicos do Cerrado**

A primeira sessão desta tese foi elaborada conforme as normas da publicação científica *Ecohydrology & Hydrobiology*. Disponível em : <https://encurtador.com.br/Jn75W>.

# 221 **Espécies raras de Odonata predominam em riachos altamente dinâmicos do** 222 **Cerrado**

## 223 **2.1 Resumo**

224 A distribuição de abundância de espécies nos ecossistemas tem sido uma preocupação central  
225 nos estudos ecológicos, pois entender como se estabelece a relação entre espécies comuns e raras  
226 pode fornecer importantes insights sobre os processos de estruturação das comunidades biológicas.  
227 Determinar esses padrões é fundamental, especialmente em um contexto de mudanças climáticas e de  
228 alterações no uso e ocupação do solo, que tendem a aumentar a ocorrência de riachos intermitentes,  
229 podendo modificar a contribuição relativa de processos baseados no nicho e neutros na estruturação  
230 das metacomunidades. Neste estudo, buscamos avaliar a existência de um padrão multimodal na  
231 distribuição de abundância de espécies (DAE) e identificar qual modelo de distribuição melhor descreve  
232 esse padrão. Entre abril de 2021 e dezembro de 2021, além de maio a junho de 2022, coletamos  
233 espécimes adultos de Odonata em 47 riachos, intermitentes (n=27) e perenes (n=25), situados em  
234 áreas de mosaicos de uso do solo no Cerrado. Observamos que tanto em riachos intermitentes  
235 quanto perenes, a DAE ajustada pelo modelo Gambin apresentou um padrão multimodal, reforçando a  
236 idiosincrasia dos requisitos ecofisiológicos da ordem Odonata. Além disso, o melhor ajuste em todas  
237 as situações foi ao modelo de distribuição multinomial de soma zero de metacomunidade (mZSM),  
238 estreitamente relacionado ao modelo log-série de Fisher (LS). Verificamos que os modelos Gambin,  
239 mZSM e LS apresentam bom ajuste para a DAE de nossa metacomunidade. Concluímos que, em  
240 nossa metacomunidade, predomina um maior número de espécies raras em relação às espécies comuns,  
241 e que os processos de dispersão e de soma zero de nascimentos e mortes limitam a abundância das  
242 espécies, sendo a diferença na abundância local associada a variações nos gradientes ambientais e  
243 recursos disponíveis dentro do habitat.

244 **Palavras-chave:** Anisoptera, modelos de distribuição de abundância, modelo gambin, usos do solo,  
245 Zygoptera.

## 246 **2.2 Introdução**

247 Uma das observações mais antigas na ecologia é a constatação de que algumas espécies são  
248 raras enquanto outras são comuns (McGill et al., 2007; Callaghan et al., 2023). Por essa razão, a  
249 distribuição de abundância de espécies (DAE) tem sido um tema central nos estudos ecológicos (Ulrich  
250 et al., 2016; Tsafack et al., 2021). De modo geral, as DAE podem ser agrupadas em duas classes:  
251 distribuições de séries logarítmicas (Fisher et al., 1943), que indicam uma diminuição monotônica  
252 no número de espécies à medida que aumenta a abundância das espécies, e distribuições log-normais  
253 (Preston, 1948), que apresentam uma distribuição unimodal do número de espécies ao longo do eixo  
254 de abundância em escala logarítmica (Ulrich et al., 2016; Tsafack et al., 2021; Callaghan et al., 2023).  
255 Mecanismos ecológicos (e. g. competição por recursos limitados) e evolutivos (e. g. traços evolutivos  
256 multiplicativos como tamanho ou força corporal) podem levar tanto à distribuição logarítmica quanto  
257 log-normal. Em um contexto de avanços no uso e ocupação do solo e de mudanças climáticas, que  
258 podem resultar na perda da quantidade e qualidade do habitat, além de aumentar a frequência de  
259 riachos intermitentes, essas alterações podem modificar a relação entre as espécies comuns e raras  
260 (Tsafack et al., 2021; Valente-Neto et al., 2018; Callaghan et al., 2023).

261 Além de riachos naturalmente intermitentes, as mudanças climáticas e no padrão dos usos e  
262 ocupação do solo pode levar riachos perenes a ter fluxos intermitentes, que leva a redução do fluxo de  
263 corredeiras para períodos de fluxo lêntico ou terrestre e por dinâmicas altamente variáveis (Datry et al.,  
264 2014, 2016b), pode alterar o padrão de distribuição da abundância. Esse novo cenário exige adaptações  
265 específicas, que são selecionadas por processos distintos daqueles que atuam em riachos perenes

266 (Costigan et al., 2016; Datry et al., 2016a). Nesse contexto severo, as espécies precisam apresentar  
267 características como alta capacidade de dispersão, desenvolvimento rápido, estágios dormentes e  
268 tolerância a baixos níveis de oxigênio (Costigan et al., 2016; Datry et al., 2016b). A contribuição  
269 relativa dos processos de filtragem ambiental versus dispersão pode modificar o padrão de estruturação  
270 da comunidade a partir da distribuição da abundância das espécies (Costigan et al., 2016; Datry et al.,  
271 2016).

272 A amostragem biológica corresponde a uma amostragem estatística de um SAD (distribution  
273 abundance structure) subjacente a uma comunidade totalmente quantificada e pode unificar três  
274 distribuições estatísticas (Callaghan et al., 2023). A distribuição binomial negativa, por exemplo,  
275 resulta de uma amostragem de Poisson de uma distribuição gama, enquanto, a série logarítmica é um  
276 caso particular da distribuição gama subjacente, e a distribuição log-normal resulta de amostragem de  
277 uma distribuição log-normal subjacente (Bulmer, 1974; ter Steege et al., 2020; Callaghan et al., 2023).  
278 A distribuição gama é flexível e abrange desde distribuições unimodais com assimetria variável até  
279 distribuições monotonicamente decrescentes (Tsafack et al., 2021; Callaghan et al., 2023). Quanto  
280 à SAD multimodal, o modelo Gambin pode estar relacionado à estrutura da comunidade, em que  
281 diferentes tipos de distribuição são associados a espécies mais similares dentro dos grupos do que entre  
282 os grupos (Matthews & Whittaker, 2014). Esse modelo é considerado parcimonioso, pois possui um  
283 parâmetro  $\alpha$  que descreve a curva de abundância das espécies, podendo apresentar múltiplos valores de  
284  $\alpha$ , o que indica modelos Gambin multimodais (Matthews et al., 2019). Devido à sua flexibilidade, esse  
285 modelo se ajusta bem a muitos conjuntos de dados empíricos, com valores baixos de  $\alpha$  relacionados  
286 à distribuição log-série e valores altos de  $\alpha$  relacionados à distribuição log-normal (Matthews &  
287 Whittaker, 2014; Matthews et al., 2019).

288 Além do modelo Gambin, existem outros modelos de SAD (McGill et al., 2007), como o  
289 modelo log-normal, que é classificado como puramente estatístico e derivado do teorema do limite  
290 central. A principal limitação desse modelo é que ele descreve distribuições contínuas, permitindo  
291 abundâncias fracionárias e não possui uma teoria de amostragem associada (McGill et al., 2007;  
292 Tsafack et al., 2021). Por isso, surgiu a proposta de usar uma amostragem de Poisson para descrever a  
293 abundância de espécies de uma distribuição log-normal padrão subjacente (Matthews & Whittaker,  
294 2014). Esses padrões de distribuições devem ocorrer em comunidades estáveis e fechadas, estruturadas  
295 por múltiplos processos estocásticos independentes, como diferenciação de nicho, uso de recursos ou  
296 capacidade competitiva, ou ainda em comunidades neutras locais limitadas pela dispersão (Ulrich et  
297 al., 2016).

298 Outro modelo comum é o log-série de Fisher, que também é puramente estatístico. Ele usa  
299 uma distribuição gama para descrever a abundância subjacente, baseada em uma amostragem de  
300 Poisson que descreve amostras discretas (Fisher et al., 1943; McGill et al., 2007). A distribuição  
301 log-série ocorre em comunidades dominadas por dispersão e dinâmica de montagem neutra, com  
302 condições instáveis e recursos escassos, levando a um alto grau de rotatividade de espécies locais  
303 (Ulrich et al., 2016). O modelo de distribuição multinomial de soma zero de metacomunidade (mZSM)  
304 é outro que, como mecanismo de estruturação, baseia-se em uma amostra de metacomunidade neutra  
305 sob deriva ecológica aleatória (Alonso & McKane, 2004; Tsafack et al., 2021). A distribuição mZSM  
306 é um caso particular do log-série de Fisher, em que o aumento na amostragem de indivíduos faz com  
307 que o parâmetro  $\theta$  de mZSM tenda ao  $\alpha$  de Fisher (Prado et al., 2018). Esse modelo tem uma melhor  
308 capacidade de descrever a distribuição de abundância em comunidades com poucas espécies, sendo  
309 adequado para ecossistemas com baixa diversidade (Alonso & McKane, 2004). Assim, processos  
310 estocásticos de soma zero de nascimento, morte e imigração determinam que os recursos no ambiente  
311 limitem a abundância individual das espécies, mantendo o número total de indivíduos constante  
312 (Tsafack et al., 2021).

313 A ordem Odonata é amplamente distribuída mundialmente, com suas fases larval e adulta  
314 associadas a ambientes ribeirinhos. Na fase adulta, os espécimes de Odonata são alados e atuam  
315 como dispersores ativos, o que permite a seleção de habitats mais adequados (Corbet, 1999; French

316 & McCauley, 2019; Bried et al., 2023). Além disso, essa ordem é subdividida em duas subordens,  
317 com exigências ecofisiológicas e capacidades de dispersão distintas. A subordem Anisoptera apresenta  
318 um corpo robusto, com termorregulação heliotérmica e maior capacidade de dispersão, enquanto  
319 a subordem Zygoptera é composta por espécies mais delgadas, que são conformadoras termais e  
320 têm menor capacidade de dispersão (Corbet, 1999; De Marco Júnior et al., 2015). Por essas razões,  
321 esses táxons são amplamente utilizados em estudos metacomunitários, com o objetivo de entender  
322 os processos responsáveis pela montagem de suas assembleias em relação à escala espacial e aos  
323 gradientes ambientais naturais e antropizados (Bried et al., 2023).

324 Neste estudo, nosso objetivo foi avaliar se os gradientes ambientais levam a existência de  
325 um padrão multimodal na distribuição de abundância de espécies – DAE de odonata e identificar  
326 o modelo de distribuição de abundância que melhor descreve esse padrão. Para isso, testamos as  
327 seguintes hipóteses: i) A distribuição de abundância de Odonata apresenta um padrão multimodal, pois  
328 as subordens Anisoptera e Zygoptera possuem exigências ecofisiológicas e de dispersão distintas, com  
329 a Anisoptera sendo heliotérmica e possuindo maior capacidade de dispersão, enquanto a Zygoptera é  
330 mais conformadora térmica e tem menor capacidade de dispersão. ii) A DAE de Odonata em riachos  
331 intermitentes segue uma distribuição logarítmica, enquanto nos riachos perenes a DAE segue uma  
332 distribuição log-normal de Poisson. Esperamos que nos riachos intermitentes, devido à alta dinâmica  
333 de fluxo e condições ambientais severas, o modelo logarítmico seja o mais adequado, refletindo a  
334 competição intensa e a dispersão aleatória. Já nos riachos perenes, esperamos que o modelo log-normal  
335 de Poisson seja mais apropriado, devido à maior estabilidade ambiental e ao maior volume de nicho  
336 disponível, o que facilita o particionamento aleatório das espécies.

## 337 **2.3 Material e métodos**

### 338 **2.3.1 Área de estudo**

339 Nosso estudo considerou 47 riachos (Fig.1 A) de 1<sup>a</sup> a 3<sup>a</sup> ordens (Strahler, 1957), sendo 25  
340 intermitentes e 22 perenes, no leste do Maranhão e Parnaíba no oeste no Piauí, Brasil( Fig.1 B) nas  
341 bacias do Itapecuru e do Parnaíba (ecorregiões; Fig.1 C) . As coletas ocorreram de abril de 2021 a  
342 dezembro de 2021 e de maio de 2022 a junho de 2022, a área de estudo tem uma extensão longitudinal  
343 de cerca de 170 Km e latitudinal de 160 Km. O clima nessa área varia entre o subúmido e semiárido,  
344 com pluviosidade anual variando 1200-1300 mm, com temperatura mínima de 21 °C e máxima de 38  
345 °C. Há duas climáticas estações bem definidas um verão chuvoso de dezembro a maio e um inverno  
346 seco de junho a novembro (Barreto et al., 2019; Correia-Filho et al., 2011).

347 Essa área está inserida no bioma Cerrado em paisagens formadas por fitofisionomias de  
348 floresta semidecíduas, cerrado típico, mata de galerias, veredas e florestas secundárias (Barreto et al.,  
349 2019; Lima et al., 2016). Essas paisagens têm sido fragmentadas em mosaicos de uso e ocupação  
350 como cultura de ciclo curto (milho, feijão, mandioca, cana-de-açúcar) (de Araújo et al., 2019; Lima et  
351 al., 2016). Além disso, há a presença de currais, pocilgas, tanques de criação de peixes, balneários  
352 recreativos e as áreas urbanas.

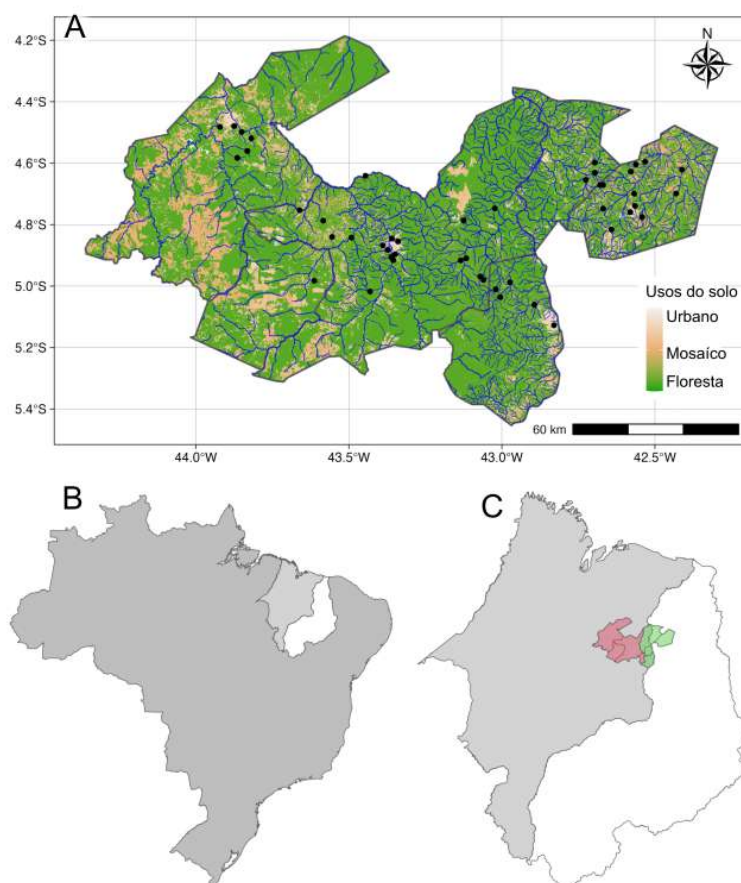


Figura 1: Distribuição espacial dos 47 riachos amostrados em áreas com diferentes usos do solo no Cerrado nos estados do Maranhão e Piauí, Brasil. A) Rede hidrográfica e gradiente de usos e ocupação do solo, em destaque pontos indicando as unidades amostrais do estudo. Pontos pretos indicam unidades amostrais; B) Mapa do Brasil com destaque para o estado do Maranhão (cinza claro) e Piauí (branco); C) Estado do Maranhão e Piauí com destaque para bacia hidrográfica do Itapecuru (róseo) e Parnaíba (verde).

### 353 2.3.2 Caracterização ambiental

354 A caracterização ambiental (Tabela S7) foi realizada um transecto linear de 100 m (Fig.  
 355 S.13), tomando as medidas a cada 10 metros do transecto das variáveis oxigênio dissolvido (mg/L),  
 356 condutividade ( $\text{s.m}^{-1}$ ), pH e temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), obtidos com sonda multiparâmetro. As variáveis  
 357 estruturais, como largura, profundidade e cobertura do dossel, foram medidas nas margens esquerda  
 358 e direita e no centro do riacho. A cobertura de dossel foi mensurada pela análise de fotografias no  
 359 aplicativo para celular Canopeo (Shepherd et al., 2018), a análise é baseada na seleção de pixels  
 360 R/G/B que gera uma imagem binária cujos pixels brancos indicam o dossel verde e os pixels pretos  
 361 ausência de dossel. Nesse sentido, a cobertura pode variar de 0 (sem cobertura de dossel) a 1 (100 % de  
 362 cobertura de dossel). Também analisamos a integridade do habitat físico com o índice de integridade de  
 363 habitat (Nessimian et al., 2008), essa ferramenta leva em consideração a avaliação visual de métricas  
 364 relacionadas a zona ribeirinha, leito, morfologia do canal e usos e conservação da mata ciliar. O valor  
 365 do índice varia de 0 (baixa integridade do habitat) a 1 (alta integridade do habitat). O índice de distúrbio  
 366 da bacia de drenagem – CDI foi obtido pela soma dos produtos dos usos do solo ponderado pelo grau  
 367 de perturbação antrópica ( $\text{CDI} = 4x \% \text{ urbano} + 2x \% \text{ mosaicos de usos}$ ) (Ligeiro et al., 2013; Paiva et al.,  
 368 2021). Para obtenção da porcentagem dos usos do solo a partir do ponto de coleta se estabeleceu limites  
 369 de cada área de drenagem a montante e foi extraída a proporção de uso e ocupação do solo a partir do

370 raster matricial (pixel de 30x30m) de uso e cobertura do solo da coleção 7 do MapBiomias (MapBiomias,  
371 2022). Utilizando o modelo de elevação digital (Shuttle Radar Topograph Mission – SRTM) de 30 m  
372 de resolução (USGS, 2023) no algoritmo watershed do GRASS no programa Qgis (Q. D. Team, 2018).  
373 Ao final a categoria denominada formação florestal incluiu mata de galeria e ciliar, cerradão e mata  
374 de cocais. Na categoria mosaicos de uso foram inclusas lavouras temporárias, soja, cana de açúcar e  
375 pastagem. Enquanto, nas áreas urbanizadas constam as cidades e suas infraestruturas. A declividade da  
376 unidade amostral foi obtida de uma camada GeoTiff com resolução de 1 Km disponível na plataforma  
377 EarthEnv (Amatulli et al., 2018) e as variáveis bioclimáticas usadas foram a temperatura média do  
378 trimestre mais seco - Bio9, a temperatura média do trimestre mais quente - Bio10, a precipitação  
379 anual - Bio12, a sazonalidade da precipitação - Bio15, a precipitação do trimestre mais quente - Bio18  
380 e a precipitação do trimestre mais frio - Bio19 com os dados disponíveis em camada GeoTiff com  
381 resolução de 30 segundos na plataforma WorldClim (Fick & Hijmans, 2017). Os valores das variáveis  
382 para cada unidade amostral foram extraídos com a função ‘extract’ do pacote ‘terra’ (Hijmans et al.,  
383 2022). Para categorização dos riachos em perenes e intermitentes levou em consideração a observação  
384 in situ e informações sobre a interrupção do fluxo do riacho durante o período de estiagem segundo  
385 moradores da área adjacente aos riachos.

### 386 2.3.3 Amostragem biológica

387 As campanhas de coleta ocorreram das 9h às 14 h em dias ensolarados entre os meses de abril  
388 a dezembro de 2021 e maio a junho de 2022 no período com menor pluviosidade na região e em dias  
389 ensolarados. Os espécimes adultos foram coletados ao longo de uma transecto de 100 m (Fig. S. 13)  
390 por um coletor com uma rede entomológica com esforço de 90 minutos (Juen & Marco, 2011). Em  
391 campo os espécimes foram depositados em envelope de seda e no laboratório foram acondicionados  
392 em acetona P.A., por um período de 24 horas para espécies de Zygoptera e 48 horas para espécies de  
393 Anisoptera. Findado esse tempo os espécimes forem secos por evaporação e armazenados em sacos de  
394 polipropileno sobre papel cartão com as informações geográficas e localidade. A identificação das  
395 espécies foi feita por meio da observação em estereomicroscópio e chaves taxonômicas especializadas  
396 (Garrison et al., 2006, 2010; Heckman, 2006; Lencioni, 2005, 2006). A confirmação da identificação  
397 foi feita pelo Dr. Diogo Vilela, o material foi depositado no acervo do Laboratório de Ecologia de  
398 Comunidades – LaECO no Instituto Federal do Maranhão Campus Caxias.

### 399 2.3.4 Análise estatística

400 Para caracterização do gradiente ambiental entre os riachos intermitentes e perenes utilizamos  
401 uma análise de componentes principais - PCA feita usando a função ‘PCA’ do pacote ‘FactoMineR’  
402 (Lê et al., 2008), as variáveis foram padronizadas. Seleccionamos os dois primeiros eixos da PCA  
403 considerando o critério de Kaiser-Guttman (Kaiser, 1960) e interpretamos as variáveis com loadings  
404 maiores que  $|0,60|$ .

405 Verificamos a dissimilaridade do gradiente ambiental entre riachos intermitentes e perenes  
406 com uma análise de variância multivariada permutacional - PERMANOVA com a função ‘adonis2’  
407 do pacote ‘vegan’ (Oksanen et al., 2022) com 9.999 permutações, também verificamos a heterogenei-  
408 dade ambiental através de uma análise de homogeneidade multivariada de dispersão – PERMDISP  
409 com a função ‘betadisper’ do pacote ‘vegan’ (Oksanen et al., 2022) com 9.999 permutações. Para  
410 essas análises em razão de diferenças em sua dimensionalidade utilizamos as variáveis ambientais  
411 padronizadas e foi construído uma matriz de distância euclidiana.

412 Avaliamos a completude da amostragem de Odonata para cada riacho e para o conjunto de  
413 riachos intermitentes e perenes por meio do método de rarefação por interpolação e extrapolação com  
414 números de Hill com medida  $q=0$  usando a função ‘iNEXT’ do pacote ‘iNEXT’ (Chao & Jost, 2012;  
415 Hsieh et al., 2016).



416 Para as análises das DAE usamos os dados completos de abundância dos intermitentes e  
417 riachos perenes e uma subamostra (perene padronizado) com 725 espécimes obtida por rarefação  
418 (número de espécimes de riachos intermitentes). Decidimos por esse procedimento, pois o poder de  
419 discriminação dos parâmetros das DAE é sensível ao tamanho da amostra (Callaghan et al., 2023), mas  
420 a rarefação pode transformar artificialmente um DAE original, característico de uma comunidade rica  
421 em espécies, em um DAE espúrio, característico de comunidades pobres em espécies (Tsafack et al.,  
422 2021).

423 Para ajustar os modelos GAMBIN utilizamos a função ‘fit\_abundances’ e para identificar a  
424 localização das oitavas modais utilizamos a função ‘deconstruct\_modes’, ambas do pacote ‘gambin’  
425 (Matthews & Whittaker, 2014). Para o ajuste dos modelos lognormal – LN, Poisson-lognormal –  
426 PLN; versão truncada a zero, Fisher log-series – LS e multinomial de soma zero de metacomunidade  
427 – mZSM utilizamos a função ‘fitsad’ do pacote ‘sads’ (Prado et al., 2018). O modelo DAE com  
428 menor critério de informação de Akaike corrigido para o tamanho pequeno da amostra – AICc foi  
429 selecionado, também consideramos os modelos com valores de AICc  $\leq 2$  (Anderson & Burnham,  
430 2002). Realizamos as análises estatísticas na versão 4.3.1 do software R (R. C. Team, 2024).

## 431 2.4 Resultados

432 A análise de componentes principais explicou em seus dois primeiros eixos 38,8% da variação  
433 do gradiente ambiental (Fig.2 A, Tabela 1). A cobertura de dossel e a precipitação do trimestre mais  
434 quente (bio18) contribuíram positivamente com o primeiro eixo da PCA, o CDI, pH, temperatura da  
435 água e a sazonalidade da precipitação (bio15) contribuíram negativamente para o segundo eixo do  
436 PCA (42,8%). Enquanto isso, o CDI e a precipitação do trimestre mais quente (bio18) contribuíram  
437 positivamente com o segundo eixo da PCA e a cobertura de dossel, pH e sazonalidade da precipitação  
438 (bio15) contribuíram negativamente com o segundo eixo da PCA (14%).

439 O gradiente ambiental difere entre riachos perenes e intermitentes (PERMANOVA:  $R^2=$   
440 0,048; pseudo-F= 2,303;  $p= 0,014$ ), a variância entre gradiente dos riachos perenes e intermitentes é  
441 similar (PERMDISP:  $F= 0,035$ ;  $p= 0,862$ ).

Tabela 1: Variáveis ambientais, estruturais e climáticas dos riachos amostrados nas bacias dos rios Itapecuru, Maranhão e Parnaíba, Maranhão e Piauí, Brasil, e suas respectivas correlações com os eixos 1 a 5 da PCA.

Variáveis	Cargas				
	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5
pH	<b>-0,609</b>	-0,276	-0,328	0,421	-0,067
OD	0,211	-0,433	-0,121	<b>0,606</b>	-0,414
Temperatura	<b>-0,688</b>	0,016	0,178	-0,160	-0,011
Condutividade	-0,589	0,402	-0,228	0,205	0,350
Dossel	<b>0,695</b>	-0,090	-0,166	-0,179	0,272
Profundidade	0,303	-0,044	0,306	-0,062	-0,529
Largura	-0,438	0,373	0,078	-0,309	0,038
IIH	0,550	-0,161	0,271	-0,312	0,205
CDI	-0,437	<b>0,668</b>	-0,182	0,376	0,045
Declividade	0,502	0,439	-0,048	0,082	0,308
Média temperatura trimestre mais seco	0,028	-0,452	0,505	0,384	0,490
Média temperatura trimestre mais quente	0,281	0,378	0,469	0,515	-0,033
Precipitação anual	0,275	-0,500	-0,502	0,239	0,348
Sazonalidade da precipitação	<b>-0,788</b>	-0,336	0,256	-0,153	0,006
Precipitação trimestre mais quente	<b>0,623</b>	0,441	-0,510	0,043	-0,191
Precipitação trimestre mais frio	0,250	0,300	<b>0,710</b>	0,285	0,035
<b>Autovalores</b>	3,974	2,233	1,997	1,566	1,193
<b>Variação explicada (%)</b>	48,37	13,96	12,48	9,79	7,46

442 Nossa assembleia foi composta por 1.507 espécimes distribuídos em 67 espécies (Tabela S8,  
 443 Tabela S9), sendo 41 de Anisoptera (n= 595) e 26 de Zygoptera (n= 912). A completude amostral  
 444 do levantamento por unidades amostrais variou de 72,07% a 100%, enquanto que, por categoria do  
 445 fluxo, a completude foi de 98,62% para riachos intermitentes (45 espécies e 725 espécimes), 98,60%  
 446 para riachos perenes (57 espécies e 782 espécimes) e 98,35% para riachos perenes padronizado (56  
 447 espécies e 725 espécimes) (Fig.2 B).

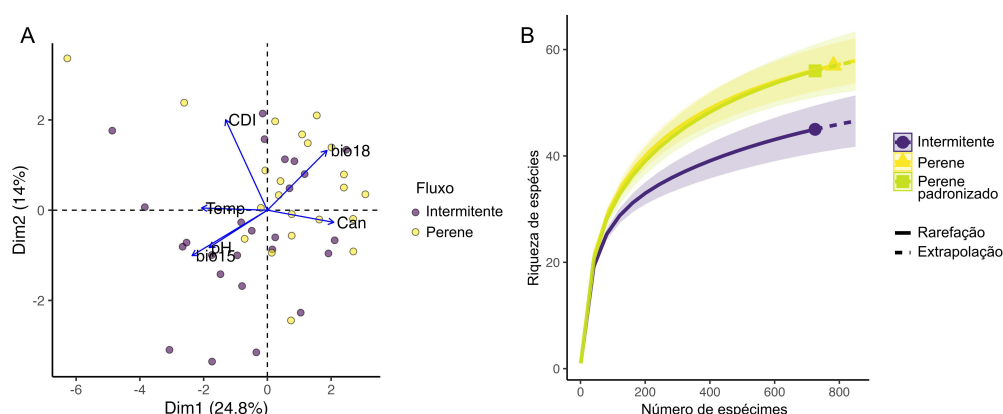


Figura 2: A) Análise de componentes principais apresentando o gradiente de acordo com variáveis ambientais locais e climatológicas entre riachos perenes e intermitentes amostrados nas bacias dos rios Itapecuru, MA e Parnaíba, MA e PI, Brasil. B) Curvas de rarefação para o levantamento de riachos intermitentes, perenes e perenes padronizado nas bacias dos rios Itapecuru, MA e Parnaíba, MA e PI, Brasil.

448 O modelo gambin trimodal obteve o melhor ajuste tanto para os riachos intermitentes quanto  
 449 para riachos perenes em relação aos valores de AICc (Fi.3; Tabela 2). O aumento nos valores  $\alpha$  de  
 450 riachos perenes para intermitentes foi consistente entre os modelos trimodal e unimodal, enquanto,  
 451 para o modelo bimodal, houve um decréscimo nesses valores. A seleção do modelo trimodal indica a  
 452 idiosincrasia quanto as exigencias ecofisiológicas existentes entre as subordens de Odonata.

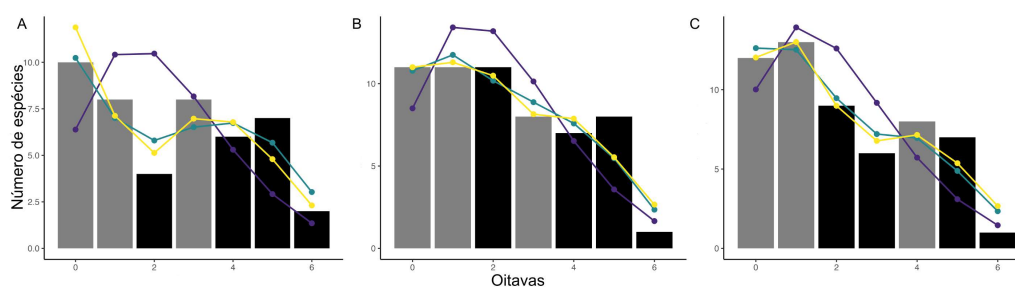


Figura 3: Distribuições de abundância de espécies – DAE de Odonata entre riachos amostrados nas bacias dos rios Itapecuru, MA e Parnaíba, MA e PI, Brasil ajustada com modelos de gambin unimodal, bimodal e trimodal. A) Riachos intermitentes; B) Riachos perenes e C) Riachos perenes padronizado. As cores nas linhas representam distribuição gambin unimodal (roxo), bimodal (verde) e trimodal (amarelo). Barras cinzas indicam as oitavas modais.

Tabela 2: Valores de gambin  $\alpha$  e Critério de Informação de Akaike corrigido pelo modelo (AICc) para as distribuições de abundância de espécies de Odonata entre riachos perenes e intermitentes amostrados nas bacias dos rios Itapecuru, MA e Parnaíba, MA e PI, Brasil. \* Indicam modelos selecionados.

	$\alpha 1$	$\alpha 2$	$\alpha 3$	AICc
<b>Intermitente</b>				
Unimodal	3,339			186,443
Bimodal	1,299	21,812		239,244
Trimodal	1,914	5,861	12,632	113,256*
<b>Perene</b>				
Unimodal	3,193			222,243
Bimodal	2,004	22,579		281,127
Trimodal	1,288	5,546	12,393	155,325*
<b>Perene padronizado</b>				
Unimodal	2,694			217,348
Bimodal	2,888	12,339		275,179
Trimodal	2,881	6,558	15,446	148,963*

453 A comparação entre os modelos SADs entre riachos intermitentes e perenes indicou o modelo  
 454 multinomial de soma zero de metacomunidades – mZSM como o mais parcimonioso para ambas as  
 455 categorias, como modelo alternativo para ambas as categorias foi selecionada a distribuição logserie de  
 456 Fisher (Fig.4; Tabela 3). Portanto, essa comunidade tem um número de indivíduos limitado a um total,  
 457 cuja variação entre os locais vaia por processos de dispersão, soma zero de nascimentos e mortes e  
 458 diferenças nos gradientes ambientais.

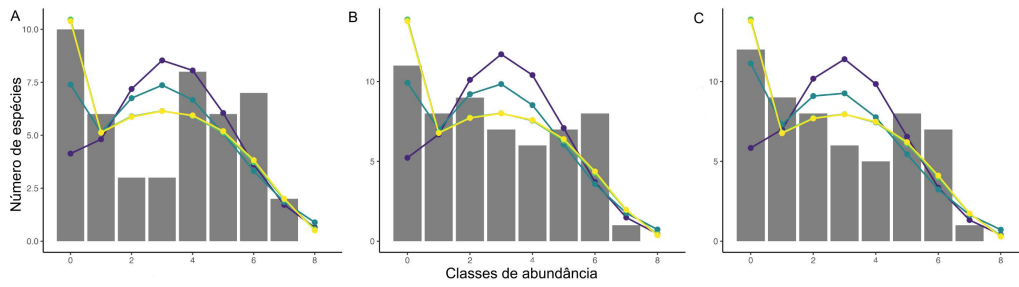


Figura 4: Distribuições de abundância de espécies – DAE de Odonata entre riachos amostrados nas bacias dos rios Itapecuru, MA e Parnaíba, MA e PI, Brasil ajustada com modelos de distribuições lognormal (LN), Poisson-lognormal (PLN; versão truncada a zero), Fisher log-series (LS) e metacomunidade Zero-Sum Multinomial (mZSM). A) Riachos intermitentes; B) Riachos perenes sem rarefação e C) Riachos perenes com rarefação. As cores nas linhas representam distribuição LN (roxo), PLN (verde escuro), LS (verde claro) e mZSM (amarelo).

Tabela 3: Resultados da seleção do modelo para as distribuições de abundância e Critério de Informação de Akaike corrigido pelo modelo (AICc) para as distribuições de abundância de espécies de Odonata entre riachos perenes e intermitentes amostrados nas bacias dos rios Itapecuru, MA e Parnaíba, MA e PI, Brasil.\* Indicam modelos com  $p < 0,05$ .

Parâmetro	Estimate	AICc
<b>Intermitente</b>		
LN (meanlog)	1,906*	11,7
PLN ( $\mu$ )	1,317*	7,5
LS (Fisher's $\alpha$ )	10,617*	0,4
mZSM ( $\theta$ )	10,634*	0
<b>Perene</b>		
LN (meanlog)	1,771*	9,8
PLN ( $\mu$ )	1,225*	4,7
LS (Fisher's $\alpha$ )	14,141*	0,2
mZSM ( $\theta$ )	13,993*	0
<b>Perene padronizado</b>		
LN (meanlog)	1,688*	12,2
PLN ( $\mu$ )	0,964*	5,8
LS (Fisher's $\alpha$ )	14,158*	0,2
mZSM ( $\theta$ )	13,974*	0

## 459 2.5 Discussão

460 Nossos resultados indicam que a distribuição de abundância de espécies de Odonata em  
 461 riachos intermitentes, perenes e perenes padronizados apresentam multimodalidade e as DAE em  
 462 riachos intermitentes e perenes e perenes padronizados indicam a predominância de espécies raras em  
 463 relação às comuns. Isso sugere que a estruturação da metacomunidade é determinada principalmente  
 464 por processos estocásticos como de dispersão e de soma zero de nascimentos e mortes com a abundância  
 465 das espécies limitada a um número total. Com a diferença na abundância local estando relacionada com

466 diferenças nos gradientes ambientais e recursos disponíveis dentro do habitat. Portanto, corroboramos  
467 nossa primeira hipótese, e parcialmente nossa segunda hipótese, pois o modelo selecionado é um caso  
468 particular de distribuição logsérie.

469 O modelo gambin indicou padrão multimodal na distribuição de abundância de nossas co-  
470 munitades, a prevalência da multimodalidade parece estar ligada a estudos em escala espacial mais  
471 ampla, maior amplitude taxonômica, isso sugere que esse padrão aumenta com a heterogeneidade  
472 ecológica (Antão et al., 2017). Nosso estudo, ocorreu em escala espacial ampla e em duas ecorregiões,  
473 além disso, muitos dos riachos possuem em suas bacias de drenagem um mosaico de usos do solo, o  
474 que pode garantir maior heterogeneidade as condições ambientais. Esse padrão pode surgir também  
475 devido a diferenças ecológicas entre as espécies (Alonso et al., 2008), que, no táxon Odonata, já é am-  
476 plamente conhecida sua disparidade quanto a aspectos ecofisiológicos na termorregulação, oviposição  
477 e capacidade de dispersão entre a subordem Anisoptera e Zygoptera (De Marco Júnior et al., 2015;  
478 Rodrigues et al., 2019; Bried et al., 2023).

479 Em todas nossas comunidades a distribuição de abundância das espécies obteve como melhor  
480 ajuste o modelo mZSM. Esses resultados indicam que há uma coexistência neutra entre nossas espécies  
481 que dependem da equivalência ecológica, que surge por força da coevolução tornar a aptidão das  
482 espécies similares no ambiente pelo surgimento de compensações bem equilibradas (Hubbell, 2001;  
483 Alonso et al., 2008). Nas nossas comunidades a montagem depende principalmente de processos  
484 relacionados a dispersão, que são importantes para recolonização de pontos vazios nas quais as espécies  
485 foram extintas localmente (Sales et al., 2021). Cabe ressaltar que a teoria neutra prevê a distribuição  
486 de abundância para toda a comunidade, portanto, a distribuição da abundância local ainda depende de  
487 processos relacionados ao nicho (Gravel et al., 2006; Sales et al., 2021).

488 Outro modelo com bom suporte no ajuste da distribuição de abundância foi o LS, esse é  
489 um padrão esperado, pois a distribuição mZSM é estritamente relacionada a LS (Prado et al., 2018;  
490 Tsafack et al., 2021). À medida que aumenta o número de espécies na amostra, o parâmetro  $\theta$  do  
491 mZSM se aproxima de  $\alpha$  da LS, em todos nossos cenários esses valores foram extremamente próximos,  
492 esse padrão também foi observado em um estudo com caracídeos (Tsafack et al., 2021). Como nossos  
493 riachos apresentam um gradiente de intermitência, pode haver uma maior dinâmica de dispersão entre  
494 as comunidades locais que promovam maior rotatividade das espécies de forma a contribuir para o  
495 ajuste logsérie (Ulrich et al., 2016). Portanto, em ambientes perturbados que fomentem a ocorrência de  
496 espécies centrais, mais persistentes e abundantes e espécies ocasionais, menos persistentes e abundantes  
497 serão mais bem modeladas pela logsérie (Magurran & Henderson, 2003; Ulrich & Ollik, 2004).

498 Os valores dos parâmetros  $\alpha$  dos modelos gambin apresentaram baixa discrepância entre  
499 os parâmetros  $\alpha$  de Fisher e  $\theta$  de mZSM das nossas comunidades, isso reforça que esse modelo é  
500 flexível e tem uma boa capacidade de ajustar diversos tipos de distribuição (Matthews & Whittaker,  
501 2014; Matthews et al., 2019). Quanto a diferenças nos valores  $\alpha$  dos modelos gambin em riachos  
502 perenes e perenes padronizados observamos o aumento no valor do parâmetro, o parâmetro  $\alpha$  de Fisher  
503 também apresentou esse comportamento, no entanto, para o  $\theta$  de mZSM houve uma redução em seu  
504 valor. Portanto, apenas o  $\theta$  de mZSM captou a redução na biodiversidade entre os dados completos  
505 e rarefeitos, resposta divergente observada em um estudo com carabídeos, mas corroboram com a  
506 manutenção do padrão do DAE e mudanças nos valores dos parâmetros (Tsafack et al., 2021).

507 Nossos achados têm importantes implicações para conservação da biodiversidade do Cerrado  
508 que tipicamente apresentam um gradiente de intermitência no fluxo dos riachos em razão da forte  
509 sazonalidade nesse bioma, além desse bioma ser considerado uma das últimas fronteiras agrícolas  
510 brasileiras (de Araújo et al., 2019; Salmona et al., 2023). Nesse sentido, é que tem se observado um  
511 grande aumento na degradação do habitat ligado principalmente a perda de cobertura florestal que  
512 implica em impactos na manutenção dos riachos perenes (de Araújo et al., 2019; Salmona et al., 2023).  
513 Assim, mudanças no padrão do DAE seja na parte relacionada a espécies comuns ou raras podem  
514 propiciar avaliações rápidas e prescrição de estratégias de conservação que mitiguem os efeitos da  
515 perturbação ou identifiquem hotspots de biodiversidade que devem se tornar unidades de conservação

516 ((Matthews & Whittaker, 2014; Matthews et al., 2019).

517 Concluimos que, em nossa metacomunidade, há um padrão multimodal de DAE. Esse padrão  
 518 deve estar relacionado a exigências ecofisiológicas dispareas como estratégias de aquecimento da he-  
 519 molinfa (heliotermica, conformadora termal, o endotérmica), ou de oviposição (exofítica, epifítica ou  
 520 endofítica) entre as subordens de Odonata e a heterogeneidade ambiental entre os riachos. Observamos  
 521 uma predominância de espécies raras em detrimento de espécies comuns corroborando com uma DAE  
 522 ajustada ao modelo de distribuição multinomial de soma zero de metacomunidade que é estreitamente  
 523 relacionado ao modelo log-série de Fisher. Dessa forma processos de soma zero, dispersão e disponi-  
 524 bilidade de recursos devem ser os processos responsáveis pela estruturação da metacomunidade de  
 525 Odonata em riachos altamente dinâmicos inseridos em mosaicos de usos no Cerrado.

## 526 2.6 Agradecimentos

527 Agradecemos a Fundação de Amparo à Pesquisa e ao Desenvolvimento Tecnológico do  
 528 Maranhão - FAPEMA pela concessão de bolsa de doutorado da DSV (Processo BD-02551/23). LJ  
 529 (304710/2019–9) e bolsa de produtividade do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e  
 530 Tecnológico (CNPq). E ao professor Dr. Diogo Vilela pela confirmação das espécies de nosso estudo.

## 531 Referências

- 532 Alonso, D., & McKane, A. J. (2004). Sampling hubbell's neutral theory of biodiversity. *Ecology*  
 533 *letters*, 7(10), 901–910.
- 534 Alonso, D., Ostling, A., & Etienne, R. S. (2008, 2). The implicit assumption of symmetry and the  
 535 species abundance distribution. *Ecology Letters*, 11, 93–105. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007  
 536 .01127.x
- 537 Amatulli, G., Domisch, S., Tuanmu, M.-N., Parmentier, B., Ranipeta, A., Malczyk, J., & Jetz, W.  
 538 (2018). A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity  
 539 modeling. *Scientific Data*, 5, 180040. doi: 10.1038/sdata.2018.40
- 540 Anderson, D. R., & Burnham, K. P. (2002). Avoiding pitfalls when using information-theoretic  
 541 methods. *The Journal of wildlife management*, 912–918.
- 542 Antão, L. H., Connolly, S. R., Magurran, A. E., Soares, A., & Dornelas, M. (2017, 2). Prevalence of  
 543 multimodal species abundance distributions is linked to spatial and taxonomic breadth. *Global*  
 544 *Ecology and Biogeography*, 26, 203–215. doi: 10.1111/geb.12532
- 545 Barreto, H. N., Parise, C. K., & de Almeida, E. B. (2019). The cocais forest landscape. In A. A. R. Sal-  
 546 gado, L. J. C. Santos, & J. C. Paisani (Eds.), (p. 151–167). Springer International Publishing.  
 547 doi: 10.1007/978-3-030-04333-9\_8
- 548 Bried, J. T., Alves-Martins, F., Brasil, L. S., & McCauley, S. J. (2023). Metacommunity concepts,  
 549 approaches, and directions with odonata. In (p. 233–246). Oxford University Press.
- 550 Bulmer, M. G. (1974). On fitting the poisson lognormal distribution to species-abundance data.  
 551 *Biometrics*, 30, 101–110. doi: 10.2307/2529621
- 552 Callaghan, C. T., de Água, L. B., van Klink, R., Rozzi, R., & Pereira, H. M. (2023). Unveiling  
 553 global species abundance distributions. *Nature Ecology & Evolution*, 7, 1600–1609. doi:  
 554 10.1038/s41559-023-02173-y
- 555 Chao, A., & Jost, L. (2012, 12). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples  
 556 by completeness rather than size. *Ecology*, 93, 2533–2547. doi: 10.1890/11-1952.1
- 557 Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies: Behavior and ecology of odonata. colchester: Harley books. 829 p.*  
 558 Colchester: Harley Books. 829 p.
- 559 Correia-Filho, F. L., Érico Rodrigues Gomes, Nunes, O. O., & Lopes-Filho, J. B. (2011). *Projeto*  
 560 *cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea: estado do maranhão: relatório*  
 561 *diagnóstico do município de açailândia. CPRM.*

- 562 Costigan, K. H., Jaeger, K. L., Goss, C. W., Fritz, K. M., & Goebel, P. C. (2016, 10). Understan-  
 563 ding controls on flow permanence in intermittent rivers to aid ecological research: integrating  
 564 meteorology, geology and land cover. *Ecohydrology*, *9*, 1141-1153. doi: 10.1002/eco.1712
- 565 Datry, T., Bonada, N., & Heino, J. (2016a). Towards understanding the organisation of metacommuni-  
 566 ties in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, *125*, 149-159.
- 567 Datry, T., Bonada, N., & Heino, J. (2016b, 2). Towards understanding the organisation of metacommuni-  
 568 ties in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, *125*, 149-159. doi: 10.1111/oik.02922
- 569 Datry, T., Larned, S. T., Fritz, K. M., Bogan, M. T., Wood, P. J., Meyer, E. I., & Santos, A. N. (2014,  
 570 1). Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers:  
 571 effects of flow intermittence. *Ecography*, *37*, 94-104. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00287.x
- 572 Datry, T., Melo, A. S., Moya, N., Zubieta, J., la Barra, E. D., & Oberdorff, T. (2016, 3). Metacommunity  
 573 patterns across three neotropical catchments with varying environmental harshness. *Freshwater*  
 574 *Biology*, *61*, 277-292. doi: doi.org/10.1111/fwb.12702
- 575 de Araújo, M. L. S., Sano, E. E., Édson Luis Bolfe, Santos, J. R. N., dos Santos, J. S., & Silva, F. B.  
 576 (2019). Spatiotemporal dynamics of soybean crop in the matopiba region, brazil (1990–2015).  
 577 *Land Use Policy*, *80*, 57-67. doi: 10.1016/j.landusepol.2018.09.040
- 578 De Marco Júnior, P., Batista, J. D., & Cabette, H. S. R. (2015). Community assembly of adult  
 579 odonates in tropical streams: An ecophysiological hypothesis. *PLoS ONE*, *10*, e0123023. doi:  
 580 10.1371/journal.pone.0123023
- 581 Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017, 10). Worldclim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for  
 582 global land areas. *International Journal of Climatology*, *37*, 4302-4315. doi: 10.1002/joc.5086
- 583 Fisher, R. A., Corbet, A. S., & Williams, C. B. (1943). The relation between the number of species  
 584 and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal*  
 585 *Ecology*, *12*, 42-58. doi: 10.2307/1411
- 586 French, S. K., & McCauley, S. J. (2019, 9). The movement responses of three libellulid dragonfly  
 587 species to open and closed landscape cover. *Insect Conservation and Diversity*, *12*, 437-447.  
 588 doi: 10.1111/icad.12355
- 589 Garrison, R. W., von Ellenrieder, N., & Louton, J. A. (2006). *Dragonfly genera of the new world: an*  
 590 *illustrated and annotated key to the anisoptera*. JHU Press.
- 591 Garrison, R. W., von Ellenrieder, N., & Louton, J. A. (2010). *Damselfly genera of the new world*.  
 592 Johns Hopkins University Press.
- 593 Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M., & Messier, C. (2006, 4). Reconciling niche and neutrality: the  
 594 continuum hypothesis. *Ecology Letters*, *9*, 399-409. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00884.x
- 595 Heckman, C. W. (2006). *Encyclopedia of south american aquatic insects: Odonata - anisoptera:*  
 596 *Illustrated keys to known families, genera, and species in south america* (C. W. Heckman, Ed.).  
 597 Springer Netherlands. doi: 10.1007/978-1-4020-4802-5\_3
- 598 Hijmans, R. J., Bivand, R., Forner, K., Ooms, J., Pebesma, E., & Sumner, M. D. (2022). Package  
 599 ‘terra’. *Maintainer: Vienna, Austria*.
- 600 Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016, 12). inext: an r package for rarefaction and extrapolation  
 601 of species diversity (hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, *7*, 1451-1456. doi:  
 602 10.1111/2041-210X.12613
- 603 Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton  
 604 University Press.
- 605 Juen, L., & Marco, P. D. (2011, 11). Odonate biodiversity in terra-firme forest streamlets in central  
 606 amazonia: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents.  
 607 *Insect Conservation and Diversity*, *4*, 265-274. doi: 10.1111/j.1752-4598.2010.00130.x
- 608 Kaiser, H. F. (1960). The application of electronic computers to factor analysis. *Educational and*  
 609 *psychological measurement*, *20*, 141-151.
- 610 Lencioni, F. A. A. (2005). *The damselflies of brazil: an illustrated guide—the non coenagrionidae*  
 611 *families*. São Paulo, All Print Editora.

- 612 Lencioni, F. A. A. (2006). *Damselflies of brazil: An illustrated guide. ii-coenagrionidae families*. São  
 613 Paulo: All Print Editora.
- 614 Ligeiro, R., Hughes, R. M., Kaufmann, P. R., Macedo, D. R., Firmiano, K. R., Ferreira, W. R., ...  
 615 Callisto, M. (2013). Defining quantitative stream disturbance gradients and the additive role of  
 616 habitat variation to explain macroinvertebrate taxa richness. *Ecological Indicators*, 25, 45-57.  
 617 doi: 10.1016/j.ecolind.2012.09.004
- 618 Lima, G. P., Peixoto Neto, C. A. A., Amaral, Y. T., & Siqueira, G. M. (2016). Biogeographical  
 619 characterization of the maranhense eastern mesoregion (brazil). *J. Geospatial Model*, 1, 1–12.
- 620 Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). Factominer: an r package for multivariate analysis. *Journal of*  
 621 *statistical software*, 25, 1-18.
- 622 MapBiomias, P. (2022). *Coleção 7 da série anual de mapas de cobertura e uso da terra do brasil*.
- 623 Matthews, T. J., Borregaard, M. K., Gillespie, C. S., Rigal, F., Ugland, K. I., Krüger, R. F., ... Whittaker,  
 624 R. J. (2019). Extension of the gambin model to multimodal species abundance distributions.  
 625 *Methods in Ecology and Evolution*, 10(3), 432-437. doi: 10.1111/2041-210X.13122
- 626 Matthews, T. J., & Whittaker, R. J. (2014). Fitting and comparing competing models of the species  
 627 abundance distribution: assessment and prospect. *Frontiers of Biogeography*, 6.
- 628 McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., ... White,  
 629 E. P. (2007, 10). Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories  
 630 to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10, 995-1015. doi: 10.1111/  
 631 j.1461-0248.2007.01094.x
- 632 Nessimian, J. L., Venticinque, E. M., Zuanon, J., Marco, P. D., Gordo, M., Fidelis, L., ... Juen, L.  
 633 (2008). Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in central amazonian streams.  
 634 *Hydrobiologia*, 614, 117-131. doi: 10.1007/s10750-008-9441-x
- 635 Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., ... Szoecs,  
 636 E. (2022). Vegan: community ecology package, 2.6-2. *Vienna (Austria): R Foundation for*  
 637 *Statistical Computing*.
- 638 Oliveira, R. R., Medeiros, D. L., Oliveira, H. C., & Conceição, G. M. (2018, 10). Briófitas de área sob  
 639 o domínio fitogeográfico do cerrado e novas ocorrências para o maranhão e região nordeste do  
 640 brasil. *Iheringia, Série Botânica.*, 73, 191-195. doi: 10.21826/2446-8231201873211
- 641 Paiva, C. K. S., Faria, A. P. J., Calvão, L. B., & Juen, L. (2021). The anthropic gradient determines the  
 642 taxonomic diversity of aquatic insects in amazonian streams. *Hydrobiologia*, 848, 1073-1085.  
 643 doi: 10.1007/s10750-021-04515-y
- 644 Prado, P. I., Miranda, M. D., Chalom, A., Prado, M. P. I., & Imports, M. (2018). *Package ‘sads’*.  
 645 MASS.
- 646 Preston, F. W. (1948, 7). The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29, 254-283. doi:  
 647 10.2307/1930989
- 648 Rodrigues, M. E., Roque, F. D. O., Guillermo-Ferreira, R., Saito, V. S., & Samways, M. J. (2019,  
 649 5). Egg-laying traits reflect shifts in dragonfly assemblages in response to different amount of  
 650 tropical forest cover. *Insect Conservation and Diversity*, 12, 231-240. doi: 10.1111/icad.12319
- 651 Sales, L. P., Hayward, M. W., & Loyola, R. (2021). What do you mean by “niche”? modern ecological  
 652 theories are not coherent on rhetoric about the niche concept. *Acta Oecologica*, 110, 103701.  
 653 doi: 10.1016/j.actao.2020.103701
- 654 Salmona, Y. B., Matricardi, E. A. T., Skole, D. L., Silva, J. F. A., de Araújo Coelho Filho, O.,  
 655 Pedlowski, M. A., ... da Silva, A. L. (2023). A worrying future for river flows in the brazilian  
 656 cerrado provoked by land use and climate changes. *Sustainability*, 15, 4251.
- 657 Shepherd, M. J., Lindsey, L. E., & Lindsey, A. J. (2018, 1). Soybean canopy cover measured with  
 658 canopeo compared with light interception. *Agricultural & Environmental Letters*, 3, 180031.  
 659 doi: 10.2134/aerl2018.06.0031
- 660 Strahler, A. N. (1957, 12). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Eos, Transactions*  
 661 *American Geophysical Union*, 38, 913-920. doi: 10.1029/TR038i006p00913



- 662 Team, Q. D. (2018). *Geographic information system open source geospatial foundation project*.  
663 Retrieved from <http://qgis.osgeo.org>
- 664 Team, R. C. (2024). R: A language and environment for statistical computing; r core team: Vienna,  
665 austria, 2022. Available online: [www.r-project.org](http://www.r-project.org) (accessed on 17 February 2024).
- 666 ter Steege, H., Prado, P. I., de Lima, R. A. F., Pos, E., de Souza Coelho, L., de Andrade Lima Filho,  
667 D., ... Pickavance, G. (2020). Biased-corrected richness estimates for the amazonian tree flora.  
668 *Scientific Reports*, 10, 10130. doi: 10.1038/s41598-020-66686-3
- 669 Tsafack, N., Borges, P. A. V., Xie, Y., Wang, X., & Fattorini, S. (2021). Emergent rarity properties  
670 in carabid communities from chinese steppes with different climatic conditions. *Frontiers in*  
671 *Ecology and Evolution*, 9.
- 672 Ulrich, W., Kusumoto, B., Shiono, T., & Kubota, Y. (2016, 3). Climatic and geographic correlates  
673 of global forest tree species–abundance distributions and community evenness. *Journal of*  
674 *Vegetation Science*, 27, 295-305. doi: 10.1111/jvs.12346
- 675 Ulrich, W., & Ollik, M. (2004, 7). Frequent and occasional species and the shape of relative-abundance  
676 distributions. *Diversity and Distributions*, 10, 263-269. doi: 10.1111/j.1366-9516.2004.00082.x
- 677 USGS. (2023). *National water information system data available on the world wide web*. Retrieved  
678 from <https://waterdata.usgs.gov/nwis/>
- 679 Valente-Neto, F., Durães, L., Siqueira, T., & Roque, F. O. (2018, 1). Metacommunity detectives:  
680 Confronting models based on niche and stochastic assembly scenarios with empirical data from  
681 a tropical stream network. *Freshwater Biology*, 63, 86-99. doi: 10.1111/fwb.13050

### **3 SESSÃO II**

## **Contribuições de sítios e espécies para singularidade da assembléia de Odonata adultos em riachos altamente dinâmicos do Cerrado**

A segunda sessão desta tese foi submetida e elaborada conforme as normas da publicação científica *Environmental Monitoring and Assessment*. Disponível em: <https://encurtador.com.br/ZWwLE>.

## 682 **Contribuições de sítios e espécies para singularidade da assembléia de Odonata** 683 **adultos em riachos altamente dinâmicos do Cerrado**

### 684 **3.1 Resumo**

685 A compreensão das contribuições relativas do espaço e do ambiente para estruturação das  
686 metacomunidades são essenciais em um contexto de mudanças climáticas e de substituição da cobertura  
687 vegetal por monocultura. Inclusive em biomas com duas estações bem definidas, como é o caso  
688 do Cerrado, em que o período de estiagem tem se prolongado, principalmente, na denominada  
689 última fronteira agrícola do Brasil, o MATOPIBA. Essa mudança pode ampliar o número de riachos  
690 intermitentes, que são altamente dinâmicos em suas condições ambientais, modificando assim a  
691 contribuição relativa dos processos estocásticos e determinísticos na estruturação da metacomunidade.  
692 Portanto, é importante identificar os preditores na variação da composição das espécies, sejam eles  
693 indicadores da singularidade ambiental ou a contribuição diferencial das espécies para a diversidade da  
694 região. Assim, índices como o de contribuição local para beta diversidade – LCBD e o de contribuição  
695 de espécies para a beta diversidade podem contribuir bastante para avaliarmos e monitorarmos os  
696 padrões da metacomunidade entender os processos subjacentes a esses padrões. Nesse estudo buscamos  
697 responder: i) Quais variáveis ambientais, de intermitência e espaciais e métricas comunitárias (riqueza  
698 e abundância das espécies), influenciam a LCBD; ii) Como a posição e amplitude do nicho influenciam  
699 a ocupação regional das espécies e a SCBD? Coletamos Odonata adultos em 47 riachos nos períodos de  
700 abril de 2021 a junho de 2022. Nossos resultados indicaram que a LCBD é influenciada pelo gradiente  
701 ambiental, a intermitência e variáveis espaciais de ampla escala. Além disso, a riqueza de espécies  
702 apresenta um alto poder de explicação para a LCBD. Não observamos efeitos das características do  
703 nicho na SCBD, mas a posição de nicho prediz a ocupação regional das espécies. Sítios mesmo  
704 com baixa diversidade ou considerados pobres em espécies, podem ter grande contribuição para a  
705 manutenção regional da diversidade, portanto, devem ser considerados na formulação de políticas de  
706 conservação, podendo contribuir substancialmente para a singularidade na composição específica.

707 **Palavras-chave:** Anisoptera, Metacomunidades, Riachos intermitentes, Riachos neotropicais, Zygop-  
708 tera.

### 709 **3.2 Introdução**

710 A variação na composição das espécies ao longo de um gradiente espacial pode ser modulada  
711 por diferentes processos, pois à medida que saímos de uma escala local para uma escala regional,  
712 há uma mudança na contribuição relativa de processos de estruturação das comunidades, geralmente  
713 passando de processos de seleção de espécies, para os de limitação da dispersão (Cottenie, 2005;  
714 Heino, 2011; Rocha et al., 2018) . Em escala local, considerando o modelo baseado em nicho (Brown,  
715 1984), a maior abundância de determinadas espécies deve ocorrer em razão dos gradientes ambientais  
716 que atendem aos requisitos do nicho das espécies e isso possibilita a maior distribuição dessas espécies.  
717 Por sua vez, o modelo baseado em nicho, pode estar relacionado a hipótese da amplitude do nicho  
718 (Brown, 1984) que propõem que as espécies generalistas têm maior abundância e distribuição (Brown,  
719 1984; Heino, 2005). Outra hipótese é a de disponibilidade de habitat (posição de nicho) que indica  
720 que espécies com nichos não marginais (alta disponibilidade de habitat) possuem maior abundância e  
721 distribuição (Hanski & Gilpin, 1991; Heino, 2005). Já em escala regional, modelos de metapopulação  
722 (Hanski & Gilpin, 1991) indicam que processos estocásticos que promovem maior abundância local  
723 levam a uma menor probabilidade de extinção e elevam a probabilidade de colonização de habitats  
724 vazios(Heino, 2005).

725 As diferenças entre a abundância local e a distribuição das espécies são importantes para  
726 variação na composição das espécies, ou seja, diversidade  $\beta$  (Heino & Grönroos, 2017), uma das

727 abordagens mais recentes na partição da diversidade  $\beta$  é a que leva em consideração a contribuição dos  
728 locais para diversidade  $\beta$  – local contributions to  $\beta$  diversity – LCBD e contribuição das espécies para  
729 diversidade  $\beta$  – species contributions to  $\beta$  diversity – SCBD (Legendre & Cáceres, 2013). A LCBD  
730 consiste na contribuição de cada local para a variância total de uma matriz de composição de espécies,  
731 essa matriz também pode ser decomposta em valores de contribuição das espécies para a diversidade  $\beta$   
732 – SCBD (Legendre & Cáceres, 2013). Altos valores de LCBD indicam que o local pode conter uma  
733 composição de espécies singulares em comparação a outros locais (Legendre & Cáceres, 2013; Xia et  
734 al., 2022). Essa singularidade pode estar relacionada a habitats com condições ambientais favoráveis  
735 menos comuns, em razão de degradação ou efeito de espécies invasoras (Legendre & Cáceres, 2013).  
736 Portanto, os padrões de LCBD podem estar correlacionados aos gradientes ambientais que geralmente  
737 são estruturados espacialmente (Silva et al., 2018), assim, tanto o processo de seleção de espécies  
738 ou a limitação da dispersão poderão ser responsáveis pelos padrões observados (Ceron et al., 2020;  
739 Milligan & Sutton, 2020). Outros preditores para os valores de LCBD pode ser a riqueza de espécies  
740 e a abundância das comunidades; geralmente, a riqueza se correlaciona negativamente, enquanto, já  
741 espécies com maior abundância e ocupação intermediária possuem correlação positiva (Tonkin et al.,  
742 2016; Heino & Grönroos, 2017; Silva et al., 2018).

743 Os valores de SCBD representam a contribuição das espécies para a diversidade  $\beta$  (Legendre  
744 & Cáceres, 2013), então, características espécie-específicas como posição de nicho, largura do nicho,  
745 características biológicas, abundância local e ocupação regional das espécies se relacionam a SCBD  
746 (Heino & Grönroos, 2017; Silva et al., 2018). Pois espécies com posição de nicho marginais (conjunto  
747 de características ambientais pouco frequentes na região) ou com baixa tolerância ambiental (especi-  
748 alistas) possuem distribuição mais restritas e são menos abundantes localmente, enquanto, espécies  
749 com nicho não marginais (conjunto de características ambientais frequentes na região) e alta tolerância  
750 ambiental (generalistas) podem ocorrer em ambientes típicos ocupando maior quantidade de sítios  
751 e sendo mais abundantes (Heino & Peckarsky, 2014; Heino & Grönroos, 2014; Tonkin et al., 2016;  
752 Rocha et al., 2018). Então, essas diferenças nas características das espécies pode ser preditoras da  
753 SCBD, uma vez que aquelas que limitam a distribuição das espécies e que determinam uma abundância  
754 altamente variável entre os locais promoverão maior contribuição para diversidade beta (Heino &  
755 Grönroos, 2017; Tonkin et al., 2016; Rocha et al., 2018). Enquanto, que em uma abordagem de  
756 metapopulações principalmente a limitação na dispersão gera o gradiente de distribuição espacial das  
757 espécies seria o preditor para a diversidade  $\beta$  (Heino, 2005; Heino & Grönroos, 2017).

758 Mudanças no uso e ocupação do solo e climáticas mudam componentes hidrológicos, além  
759 de reduzir os níveis de água subterrânea isso amplia a ocorrência de riachos altamente dinâmicos,  
760 fluxos intermitentes, nos ambientes tropicais (Kayitesi et al., 2022; Marengo et al., 2022). Essas  
761 mudanças na dinâmica do fluxo dos riachos alteram a contribuição relativa dos processos locais e  
762 regionais que moldam a estrutura das comunidades aquáticas (Datry et al., 2016b; Viza et al., 2024).  
763 Por exemplo, a transição entre o ciclo de estiagem e de cheia impacta a beta diversidade, pois está  
764 relacionada ao incremento nas taxas de dispersão ou de filtragem de táxons sensíveis ou tolerantes que  
765 dependendo da fase do ciclo promovem o aumento ou redução da beta diversidade (Datry et al., 2014;  
766 Valente-Neto et al., 2020; Viza et al., 2024). Portanto, a variação na composição em sistemas altamente  
767 dinâmicos, estão relacionadas a características como a resistência, entendida como a persistência  
768 da comunidade nos eventos de distúrbio, ou pela resiliência que é a capacidade da comunidade a  
769 retornar a suas condições pré-secagem (Datry et al., 2014). Portanto, a diversidade beta depende da  
770 resposta à secagem por parte dos táxons, em decorrência da variação das características de resistência  
771 e resiliência, além disso, o grau de resposta de alguns táxons a outros componentes de variação além  
772 da secagem resultam em diferentes respostas da comunidade dentro e entre regiões (Datry et al., 2016;  
773 Leigh & Datry, 2017).

774 A ordem Odonata é um excelente modelo para compreender a relação entre os diferentes  
775 processos de estruturação das comunidades, pois esse táxon apresenta duas subordens cujas espécies  
776 possuem exigências ecofisiológicas e capacidades de dispersão diferentes (De Marco Júnior et al.,

777 2015; Dolný et al., 2014). As espécies da subordem Anisoptera por possuir corpos maiores que  
778 possibilita uma termorregulação heliotérmica, geralmente apresentam uma capacidade de dispersão  
779 mais ampla quando comparada com as espécies de Zygoptera (Corbet, 1999; De Marco Júnior et  
780 al., 2015; Bried et al., 2023). Já os representantes da subordem Zygoptera apresentam corpos mais  
781 delgados com grande parte sendo conformadores térmicos e com capacidade de dispersão reduzida,  
782 assim, espera-se que dependam mais do seu habitat devido a limitação em sua capacidade de dispersão  
783 (Corbet, 1999; Mendes et al., 2015).

784 Nesse estudo buscamos responder as seguintes questões: i) Quais variáveis ambientais, de  
785 intermitência e espaciais e métricas comunitárias (riqueza e abundância das espécies), influenciam  
786 a LCBD? ii) Como a posição de nicho e amplitude do nicho influenciam a ocupação regional e a  
787 SCBD? Assim, testamos as hipóteses de que: i) locais mais impactados ambientalmente, intermitentes  
788 e as amplas escalas espaciais apresentarão maiores valores de LCBD; ii) locais com menor riqueza e  
789 com espécies muito abundantes apresentarão maiores valores de LCBD; iii) Espécies com nichos não  
790 marginais e maior tolerância ambiental apresentarão maior ocupação regional; iv) Espécies com nichos  
791 marginais e com baixa tolerância apresentarão maiores valores de SCBD. Esperamos que locais com  
792 menor heterogeneidade ambiental e intermitentes apresentem menor riqueza e abundância de espécies  
793 de forma que apresentarão maiores valores de LCBD. Locais com maiores distâncias geográficas entre  
794 si apresentarão maiores diferenças em suas composições (Nekola & White, 1999) contribuindo para  
795 maiores valores de LCBD. Esperamos que espécies não marginais, que possuem menor especificidade  
796 de habitat e especialistas contribuam mais para abundância local, ocupação regional e maiores valores  
797 de SCBD.

### 798 **3.3 Material e métodos**

#### 799 **3.3.1 Área de estudo**

800 Nossas coletas ocorreram em uma extensão longitudinal de aproximadamente 170 km e  
801 latitudinal de 160 km no leste do Maranhão e oeste do Piauí (Figura 5 A) (ecorregiões; Figura 5B) nas  
802 bacias (ecorregiões, Figura 5 B) do rio Itapecuru na porção leste do Maranhão e a do rio Parnaíba na  
803 porção oeste do Piauí e uma parte do leste do Maranhão (5 A). As coletas ocorreram de abril de 2021  
804 a dezembro de 2021 e de maio de 2022 a junho de 2022, em 47 riachos (Figura 5 C) de primeira a  
805 terceira ordens (Strahler, 1957), sendo 25 riachos intermitentes e 22 perenes. O clima da região varia  
806 entre o subúmido e semiárido com duas estações bem definidas, um verão chuvoso (dezembro-maio)  
807 e um inverno seco (junho a novembro) (Barreto et al., 2019; Correia-Filho et al., 2011) . As áreas  
808 ocorrem em fragmentos e mosaico de paisagem de florestas semidecíduas, Cerrado stricto sensu, mata  
809 de galerias, veredas e florestas secundárias (capoeira e babaçuais) (Barreto et al., 2019; Lima et al.,  
810 2016; Oliveira et al., 2018). Também há um gradiente de usos do solo que contemplar desde áreas  
811 urbanizadas, a presença de currais, pocilgas, tanques de criação de peixes e balneários recreativos.  
812 Além de culturas de ciclo curto (milho, feijão, mandioca, cana de açúcar etc.) ou ciclo longo (manga,  
813 caju etc.), pastagem e mais recentemente a expansão da monocultura de soja (de Araújo et al., 2019;  
814 Lima et al., 2016).

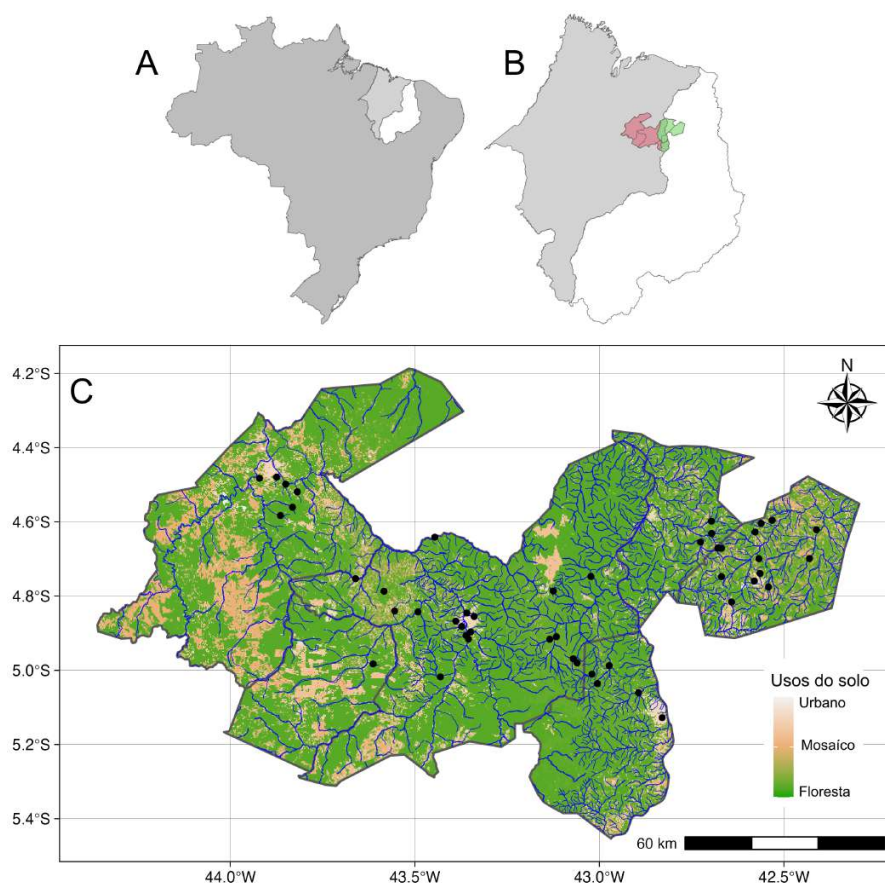


Figura 5: Distribuição espacial dos 47 riachos amostrados em áreas com diferentes usos do solo no Cerrado nos estados do Maranhão e Piauí, Brasil. A) Mapa do Brasil com destaque para o estado do Maranhão (cinza claro) e Piauí (branco); B) Estado do Maranhão e Piauí com destaque para bacia hidrográfica do Itapecuru (róseo) e Parnaíba (verde); C) Rede hidrográfica e gradiente de usos e ocupação do solo, em destaque pontos indicando as unidades amostrais do estudo. Pontos pretos indicam unidades amostrais.

### 815 3.3.2 Caracterização do uso e cobertura do solo e variáveis ambientais

816 Para determinar a porcentagem da cobertura antrópica (áreas de pastagem, monocultura,  
 817 lavouras temporárias, cidades e infraestrutura) das paisagens utilizamos como buffer a área de drenagem  
 818 à montante do ponto de geolocalização do trecho de coleta, a partir do modelo de elevação digital  
 819 (Shuttle Radar Topograph Mission - SRTM) de 30m de resolução (USGS, 2023) no algoritmo watershed  
 820 do GRASS no programa QGis (Q. D. Team, 2018). A partir de um raster matricial (pixel de 30x30m)  
 821 de uso e cobertura do solo da coleção 7 do MapBiomas (MapBiomas, 2022), delimitamos cada área  
 822 de drenagem e extraímos a proporção de uso e ocupação do solo. Aqui ressaltamos que nas áreas de  
 823 drenagem foram identificados mosaicos de fitofisionomias e usos do solo, pois o que foi classificado  
 824 como formação florestal inclui mata de galerias, mata ciliar, Cerradão, mata de cocais. Já o mosaico de  
 825 usos considera a presença de pastagem, cana de açúcar, soja, lavouras temporárias, e áreas urbanizadas  
 826 que inclui as cidades e suas infraestruturas.

827 Como proxy para a integridade de habitat utilizamos o índice de integridade de habitat –  
 828 IIIH (Nessimian et al., 2008), esse índice atribui valores a métricas de usos da terra, zona ribeirinha,  
 829 características do leito e morfologia do canal de fluxo dos riachos. Essas métricas estão distribuídas  
 830 em 12 itens que apresentam de quatro a seis descritores associados com escores que ao final geram um  
 831 índice que varia de 0-indica condições de habitat mais alteradas a 1-indica condições de habitat mais

832 conservadas).

833 As variáveis físico-químicas da água oxigênio dissolvido (mg/L), a condutividade (°C), pH e  
 834 temperatura (°C) e de estrutura largura (cm), profundidade (cm), cobertura de dossel e IHH (Tabela  
 835 S7) foram tomadas ao longo de um transecto de 100 metros, com pseudoreplicações a cada 10 metros  
 836 (Figura S. 13), portanto, os valores finais das variáveis são as médias dessas 10 medidas. Para a  
 837 profundidade e cobertura de dossel as medias foram realizadas na margem esquerda, ao centro e a  
 838 margem direita do riacho. A cobertura de dossel foi mensurada a partir de fotografias capturadas pelo  
 839 aplicativo Canopeo (Shepherd et al., 2018) a uma distância de um metro do solo. Esse aplicativo  
 840 considera uma seleção de pixels nas proporções de bandas RGB e índice de excesso de verde, criando  
 841 uma imagem binária em pixels brancos indicando dossel verde e pixels pretos indicando dossel não  
 842 verde, a variação vai de 0 (sem cobertura de dossel) e 1 (100% de cobertura verde) (Patrignani &  
 843 Ochsner, 2015).

### 844 3.3.3 Amostragem biológica

845 Em cada riacho as coletas de Odonata adultos foram realizadas entre 9:00 e 14:00 h em dias  
 846 ensolarados, em razão das exigências ecofisiológicas do táxon, dentro de um trecho fixo de 100 m (Juen  
 847 & Marco, 2011). Para a coleta dos espécimes foi utilizada uma rede puçá entomológica com esforço  
 848 de tempo médio de 90 minutos. Os espécimes coletados foram acondicionados em envelopes de seda  
 849 dentro de recipientes com acetona P.A.; os Anisoptera permaneceram no recipiente por 48 horas e os  
 850 Zygoptera por 24 horas. Após esse tempo os espécimes foram secos por evaporação e posteriormente  
 851 armazenados em saco de polipropileno sobre papel cartão com as informações geográficas e localidade.

852 Os espécimes foram identificados com auxílio de chaves taxonômicas especializadas (Garrison  
 853 et al., 2006, 2010; Heckman, 2006; Lencioni, 2005, 2006) e posteriormente enviados para o Dr. Diogo  
 854 Vilela para confirmação das espécies. O material está depositado no acervo do Laboratório de Ecologia  
 855 de Comunidades no Instituto Federal do Maranhão Campus Caxias, Maranhão.

### 856 3.3.4 Variáveis *proxies* para intermitência

857 Os riachos foram classificados em perenes e intermitentes, considerando informações e  
 858 observações de moradores da região do riacho e observação *in situ* sobre a interrupção do fluxo  
 859 do riacho durante o período de estiagem. Com essas informações realizamos uma adaptação das  
 860 abordagens de Reynolds, Shafroth & Poff (2015) e Kelly & Bruckerhoff (2024) para criar *proxies* que  
 861 reflitam um gradiente de intermitência.

862 Utilizamos dados bioclimáticos, estruturais e de usos e ocupação do solo da bacia de drenagem  
 863 dos riachos das variáveis bioclimáticas disponíveis no WorldClim 2.1 (Fick & Hijmans, 2017), e  
 864 utilizamos a função ‘extract’ do pacote ‘terra’ (Hijmans et al., 2022) para selecionar os valores  
 865 referentes aos nossos pontos amostrais. Das 19 variáveis selecionamos seis: temperatura média do  
 866 trimestre mais seco - Bio9, a temperatura média do trimestre mais quente - Bio10, a precipitação anual  
 867 - Bio12, a sazonalidade da precipitação - Bio15, a precipitação do trimestre mais quente - Bio18 e a  
 868 precipitação do trimestre mais frio - Bio19 (Reynolds et al., 2015; Kelly & Bruckerhoff, 2024).

869 Como variável estrutural do riacho utilizamos a declividade do riacho, obtivemos esses dados  
 870 provenientes de uma camada GeoTiff com resolução de 1 Km disponível na plataforma EarthEnv  
 871 (Amatulli et al., 2018). Para os valores da declividade para cada riacho seguimos os mesmos procedi-  
 872 mentos descritos para as variáveis bioclimáticas.

873 Os dados sobre uso e ocupação do solo utilizados foram a proporção da cobertura vegetal  
 874 na bacia de drenagem obtida a partir dos procedimentos descritos na seção anterior. Além disso, os  
 875 dados de proporção de usos do solo foram usados para calcular o índice de distúrbio na drenagem –  
 876 Catchment Disturbance Index – CDI (Ligeiro et al., 2013), para expressar o grau de perturbação do  
 877 riacho a partir das proporções de uso do solo identificadas em seu entorno. Para obtenção do índice, o

878 uso do solo é ponderado (pesos por uso) de acordo com o grau de perturbação antrópica, em nosso  
879 estudo mosaicos de usos (2x) e área urbanizada (4x) (Ligeiro et al., 2013; Paiva et al., 2021).

880 Com esses dados padronizados utilizamos a função ‘PCA’ do pacote ‘FactoMiner’ (Lê et  
881 al., 2008), para fazer uma análise de componentes principais e para retenção dos eixos da PCA  
882 consideramos o critério de Kaiser-Guttman (Kaiser, 1960), no qual foram selecionados os quatro  
883 primeiros eixos da análise (Tabela S10). Para verificar se os eixos da PCA poderiam ser *proxies*  
884 para intermitência construímos modelos lineares generalizados com os eixos da PCA como variável  
885 explicativa e com variável dummy de intermitência (intermittente-0; perene-1) como resposta. Os  
886 modelos foram construídos com a função ‘glm’ com a família de distribuição binomial e função de  
887 ligação ‘logit’, o modelo final (Tabela S11) foi selecionado pelo método ‘backward’ pela função ‘step’,  
888 ambas as funções disponíveis no pacote ‘stats’ (R. C. Team, 2024). Os resíduos do modelo (Figura S.  
889 14) foram diagnosticados com a função ‘simulateResiduals’ do pacote ‘DHARMA’ (Hartig & Hartig,  
890 2022). Procedimentos realizados na versão 4.3.1 do software R (R. C. Team, 2024).

### 891 3.3.5 Variáveis explicativas espaciais

892 As variáveis espaciais, autovetores de Moran baseados em distância – distance-based Moran’s  
893 eigenvectors maps – dbMEM (Dray et al., 2006) foram obtidos com os valores das coordenadas  
894 geográficas das unidades amostrais. Os mapas foram calculados com uma matriz de distância euclidiana  
895 truncada, utilizamos o comprimento da aresta mais longa da árvore de extensão mínima como limiar,  
896 uma vez que nosso desenho de amostragem é irregular, com a aplicação de uma análise de coordenadas  
897 principais para extrair apenas os autovetores associados a autovalores positivos (Dray et al., 2006). O  
898 procedimento foi realizado com a função ‘dbmem’ do pacote ‘adespatial’ (Dray et al., 2018), assim  
899 foram geradas nove variáveis espaciais, o número de autovalores positivos e negativo é afetado pela  
900 amostragem irregular (Brind’Amour et al., 2018), e em cada teste os autovetores foram selecionados  
901 através de uma forward selection com critérios de duas paradas (Blanchet et al., 2008). A classificação  
902 dos dbMEMs (Tabela S12) em variáveis de escala ampla e média foi realizada arbitrariamente pelos  
903 padrões observados nos mapas de dbMEMs significativos e gráficos de curvas sinodais (Figura S.15),  
904 destacamos que valores altos de truncagem levam a perda das estruturas espaciais mais finas (Borcard  
905 et al., 2018; Dray et al., 2012). Procedimentos realizados na versão 4.3.1 do software R (R. C. Team,  
906 2024).

### 907 3.3.6 Variáveis explicativas de métricas de espécie e características biológicas

908 A abundância total foi calculada através da soma da quantidade de espécimes de todas as  
909 espécies em cada um dos sítios, já a riqueza de espécies foi a soma das ocorrências das espécies em  
910 cada um dos sítios.

911 A posição de nicho – PN e a amplitude de nicho – AN de Odonata foram obtidas através da  
912 análise do índice médio periférico – Outlying Mean Indexes – OMI (Dolédec et al., 2000) que leva  
913 em conta as relações de abundância de espécies e as variáveis ambientais. Essa análise produz três  
914 métricas, a OMI, representa a PN, mede a distância de cada espécie as condições ambientais médias  
915 nos sítios amostrados, a Tol, representa a AN, que mede a amplitude nas distribuições das espécies  
916 através dos gradientes, e a Rtol, representa a tolerância residual, que mede a adequação da resposta da  
917 distribuição das espécies as variáveis ambientais (Dolédec et al., 2000; Heino & Grönroos, 2017).

918 Em nossa análise OMI, retiramos as espécies raras, pois as que ocorreram em apenas um  
919 local recebem valor zero de AN, no entanto, esse valor não é realista, pois nenhuma espécie apresenta  
920 amplitude de nicho nula (Dolédec et al., 2000; Silva et al., 2018). Para análise OMI primeiro é efetuado  
921 uma PCA em uma matriz ambiental padronizada com a função ‘dudi.pca’ do pacote ‘ade4’ (Dray et  
922 al., 2018), em seguida com os dados da tabela ambiental padronizada da PCA combinada a uma matriz  
923 de abundância transformada por Hellinger a análise OMI é efetuada com a função ‘niche’ do pacote



924 ‘ade4’ (Dray et al., 2018). A significância da marginalidade – PN das espécies foi obtida com 1.000  
925 permutações efetuadas com a função ‘rtest’ do pacote ‘ade4’ (Dray et al., 2018).

926 Testamos o sinal filogenético dos atributos de nossas espécies, uma vez que os padrões de  
927 abundância e ocupação podem ser influenciados pela ancestralidade (Ge et al., 2021). Utilizamos o  
928  $\lambda$  de Pagel (Pagel, 1999), que considera que  $\lambda$  próximo de zero indica ausência ou baixa estrutura  
929 filogenética, enquanto, valores de 1 indicam uma estrutura filogenética com base em um modelo de  
930 evolução de movimento browniano. Para isso, construímos uma árvore filogenética cujas relações  
931 foram baseadas em ranks taxonômicos determinados a partir da literatura sobre a sistemática do grupo  
932 (Resende, 2005; Ellenrieder, 2002; Pessacq, 2005; Carle et al., 2008; Rebolledo, 2009; Lozano, 2011;  
933 Dijkstra & Kalkman, 2012; Torres-Pachón et al., 2017; de Carvalho et al., 2021; Pinto, 2024). Em  
934 seguida construímos modelos lineares com os dados dos atributos das espécies, selecionamos os  
935 resíduos do modelo e com a função ‘phylosig’ do pacote ‘phytools’ (Revell & Revell, 2014) aplicamos  
936 o teste  $\lambda$  de Pagel. Procedimentos realizados na versão 4.3.1 do software R (R. C. Team, 2024).

### 937 3.3.7 Cálculo das variáveis respostas RO, LCBD e SCBD

938 A ocupação regional – OR foi calculada considerando o total de locais ocupados pelas espécies  
939 dividido pelo número total de locais amostrados.

940 Para obter os valores de LCBD e SCBD utilizamos a função ‘beta.div’ do pacote ‘adespa-  
941 tial’ (Dray et al., 2018) com uma matriz de abundância transformada por Hellinger, que calcula a  
942 diversidade beta total baseada na variância total da matriz de comunidade. Posteriormente esse valor  
943 foi particionado em contribuições locais a partir da soma dos quadrados correspondentes a i-ésima  
944 unidade amostral dividida pela soma dos quadrados da matriz de comunidade. E a contribuição das  
945 espécies foi obtida a partir dos valores das somas dos quadrados da j-ésima espécie dividida pela soma  
946 total dos quadrados da matriz da comunidade (Legendre & Cáceres, 2013). A significância dos valores  
947 de LCBD foram obtidas a partir de 9.999 permutações. Procedimentos realizados na versão 4.3.1 do  
948 software R (R. C. Team, 2024).

### 949 3.3.8 Análises de dados

950 Em nosso estudo tivemos 47 unidades amostrais, ou seja, cada um dos riachos coletados, para  
951 avaliar a completude da amostragem utilizamos o método de interpolação e extrapolação por números  
952 de Hills com a medida  $q=0$  da função ‘iNEXT’ do pacote ‘iNEXT’ (Hsieh et al., 2016).

953 Considerando que nossas variáveis respostas (RO, LCBD e SCBD) variam entre 0 e 1  
954 aplicamos uma regressão beta com ligação logit para nossa modelagem. Essa abordagem considera  
955 que o modelo incorpora características como heterocedasticidade ou assimetrias que são geralmente  
956 observadas em dados de resposta assumindo valores de 0 a 1 (Cribari-Neto & Zeileis, 2010; Silva et al.,  
957 2018). Para testar nossas hipóteses na construção de nossos modelos avaliamos a multicolinearidade  
958 das nossas variáveis explicativas através do fator de inflação da variância - variance inflation factor  
959 – VIF com a função ‘vif’ do pacote ‘faraway’ (Faraway, 2022), retemos variáveis com vif menor 3.  
960 Com as variáveis retidas foram construídos os modelos com a função ‘betareg’ do pacote ‘betareg’  
961 (Zeileis et al., 2016). Em seguida realizamos a seleção dos modelos pela função ‘StepBeta’ do pacote  
962 ‘StepBeta’ (Garofalo & Garofalo, 2022). Avaliamos a qualidade do ajuste do modelo baseados os  
963 gráficos de resíduos de Pearson e de deviance (Cribari-Neto & Zeileis, 2010; Silva et al., 2018). E  
964 para obter os efeitos marginais utilizamos a função ‘betamfx’ do pacote ‘mfx’ (Fernihough et al.,  
965 2019). Realizamos todas as análises estatísticas na versão 4.3.1 do software R (R. C. Team, 2024).  
966 Sumarizamos os principais procedimentos analíticos no fluxograma (Figura 6).

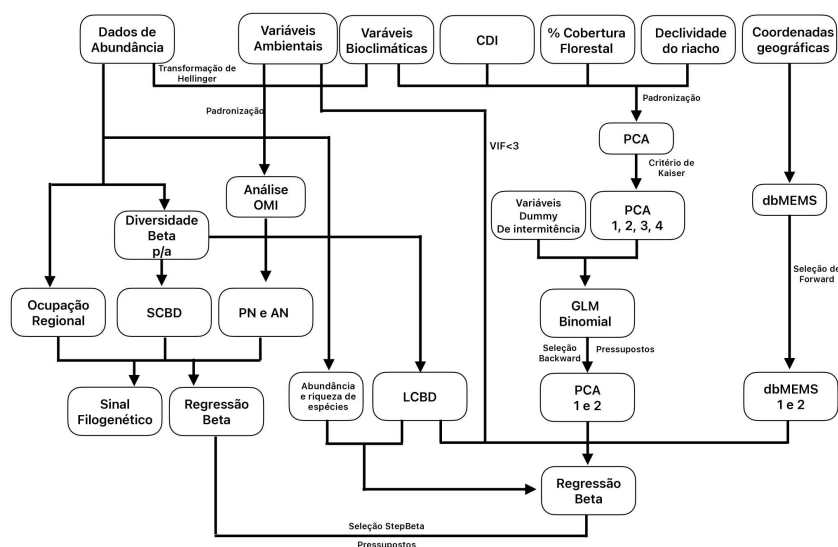


Figura 6: Fluxograma esquemático apresentando os principais procedimentos analíticos utilizados neste estudo. CDI = índice de distúrbio da bacia; dbMEMS = autovetores de Moran; GLM = modelo linear generalizado; AN = amplitude de nicho; PN = posição de nicho; LCBD = contribuição local para diversidade  $\beta$ ; OMI = índice médio periférico; p/a = presença-ausência; PCA = análise de componentes principais; SCBD = contribuição de espécies para diversidade  $\beta$ ; VIF = fator de inflação da variância.

### 967 3.4 Resultados

968 Nossa comunidade de Odonata apresentou 67 espécies (n=1.507 espécimes), após retirar  
 969 as espécies raras (n=21), foi composta de 1.474 espécimes distribuídos em 46 espécies (Tabela S13,  
 970 Tabela S14), a subordem Anisoptera apresentou 24 espécies (n= 568), e a subordem Zygoptera com 22  
 971 espécies (n= 906). A riqueza taxonômica dos sítios variou de 2 a 14 espécies (Figura 7, Tabela S15), a  
 972 diversidade  $\beta$  total foi de 0,777. E a completude da amostragem variou entre 70,33% e 100% (Tabela  
 973 S15).

974 Os valores de LCBD dos riachos variaram de 0,0145 a 0,0282 (Tabela S15), dos 47 riachos  
 975 um total de 25 riachos contribuíram acima da média (0,0127), sendo que dois apresentaram LCBD  
 976 significativos (0,0271;  $p < 0,035$  e 0,0282;  $p < 0,018$ ). As variáveis ambientais, o proxy intermitência e  
 977 variáveis espaciais explicaram 29,50% da variação da LCBD, a variação positiva de 1% nos gradientes  
 978 de pH, na PCA 2 e no dbMEM1 reduz em média 0,0009, 0,002 e 0,001, respectivamente, no valor da  
 979 LCBD (Tabela 4). Enquanto, nosso modelo de métricas comunitárias explicou 14,20% da variação do  
 980 LCBD, com o aumento de 1% da riqueza taxonômica reduz em média 0,0004 no valor da singularidade  
 981 ecológica (Tabela 4).

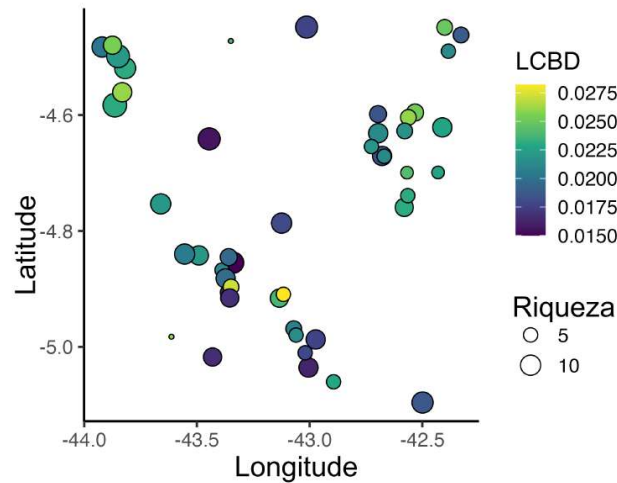


Figura 7: Posição geográfica de 47 locais de amostragem (representados pelos círculos) nas bacias do Itapecuru, Maranhão, Brasil e Parnaíba, Maranhão e Piauí, Brasil. Os tamanhos dos círculos são proporcionais à riqueza de espécies e as tonalidades são proporcionais à contribuição local para a diversidade  $\beta$  – LCBD.

Tabela 4: Resultados das análises de regressão beta quando a variável resposta, “contribuições locais para a diversidade  $\beta$ ” (LCBD), foi explicada por A) variáveis ambientais locais e espaciais e B) Métricas comunitárias.

**A) Espaciais e ambientais locais**

	Estimado	IC	z	p	Pseudo-R <sup>2</sup>
Intercepto	-3,83	-3,87 – -3,79	-199,771	<0,001*	
dbMEM1	-0,05	-0,10 – -0,01	-1,961	<0,050*	
pH	-0,07	-0,07 – -0,03	-3,357	<0,001*	
PCA2	-0,04	-0,10 – 0,01	-2,339	0,019*	0,295

**B) Métrica comunitária**

Intercepto	-3,66	-3,78 – -3,54	-59,871	<0,001*	
Riqueza	-0,02	-0,04 – -0,01	-2,87	0,004*	0,142

982 Com relação aos sinais filogenéticos da ocupação regional e de SCBD, os valores de  $\lambda$  de  
 983 Pagel para OR ( $\lambda=0,00007$ ;  $p=1$ ) e de SCBD ( $\lambda= 0,058$ ;  $p= 0,592$ ), indicaram ausência ou baixa  
 984 estrutura filogenética. Os valores de SCBD variaram de 0,002 a 0,087 com 17 espécies contribuindo  
 985 acima da média (0,0217; Figura 8). Essas espécies apresentaram uma variação em sua abundância  
 986 de 17 a 134 espécimes e sua ocupação variou de 14,89% a 46,80% dos sítios, uma exceção foi *Argia*  
 987 *lilacina* que ocupou apenas 4,25% dos sítios.

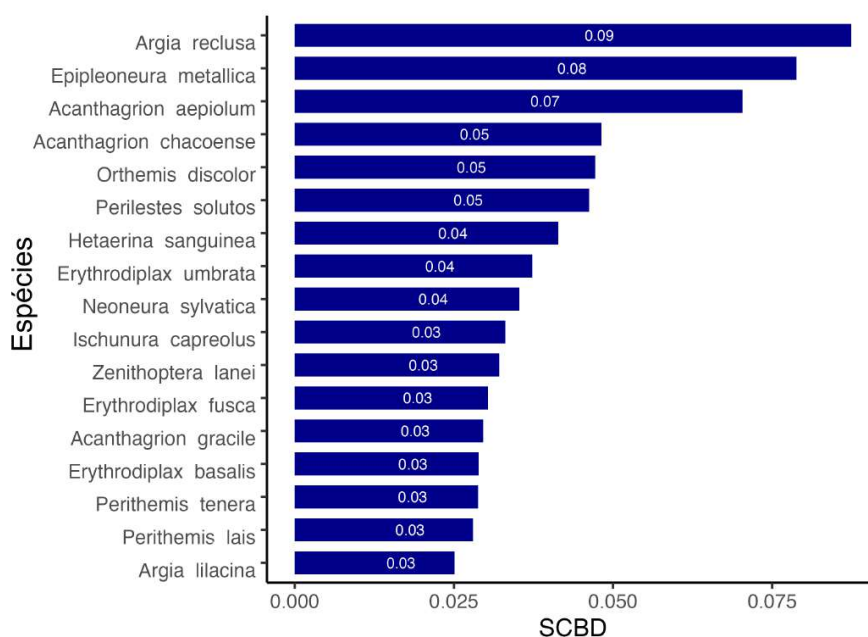


Figura 8: Espécies que contribuíram acima da média para valores de contribuições de espécies para diversidade  $\beta$  – SCBD amostrados em 47 riachos nas bacias do Itapecuru, Maranhão e do Parnaíba, Maranhão e Piauí.

988 O modelo de atributos de nicho explicou 5,9% da variação da SCBD, no entanto, a amplitude  
 989 de nicho não foi um preditor significativo para variação da contribuição das espécies (Tabela 5, Tabela  
 990 S16). Enquanto, o modelo de posição de nicho das espécies explicou 39,90% da variação da ocupação  
 991 regional, a variação positiva de 1% na posição de nicho reduz em média 0,008 no valor de OR (Tabela  
 992 5, Tabela S16).

Tabela 5: Resultados das análises de regressão beta quando a variável resposta A) “contribuições das espécies para a diversidade  $\beta$ ” (SCBD) foi explicada pelos atributos das espécies; B) Ocupação regional explicada pelos atributos das espécies.

A) SCBD						
	Estimado	CI	z	p	Pseudo-R <sup>2</sup>	
Intercepto	-3.58	-3.94 – -3.22	-19.580	<0.001*		
AN	-0.07	-0.16 – 0.01	-1.637	0.102	0.059	
B) OR						
Intercepto	-1.01	-1.28 – -0.74	-7.376	<0.001*		
PN	-0.07	-0.09 – -0.04	-5.378	<0.001*	0.399	

### 993 3.5 Discussão

994 Em nosso estudo, os dois riachos com maiores valores de LCBD são perenes, sendo a variação  
 995 na singularidade dos sítios relacionadas aos gradientes de pH, o PCA 2 (*proxy* de intermitência) e as  
 996 escalas espaciais amplas corroborando nossa primeira hipótese. Quanto a métrica comunitária apenas  
 997 à riqueza de espécies foi explicativa de nossos valores de LCBD contribuindo parcialmente com nossa  
 998 segunda hipótese. Enquanto isso, a relação entre abundância e ocupação foi explicada pela posição  
 999 de nicho, especificamente para espécies com nicho não marginal. Assim, nossa terceira hipótese

1000 foi corroborada parcialmente. Não observamos relação entre o SCBD e os atributos de posição ou  
1001 amplitude de nicho de forma que nossa quarta hipótese não foi corroborada. Portanto, nossos resultados  
1002 indicam que o aumento nos valores de pH e a redução na intermitência diminuem a singularidade  
1003 ecológica dos sítios. Além disso, variáveis em ampla escala sugerem que a singularidade é estruturada  
1004 espacialmente, sendo menor em sítios positivamente relacionados. Além disso, observamos a relação  
1005 negativa da posição de nicho com a ocupação regional das espécies, com espécies com nichos não  
1006 marginais sendo capazes de ocupar uma maior quantidade de sítios com condições típicas. No entanto,  
1007 diferente do esperado nenhuma das características do nicho foi relacionada a SCBD das espécies.

1008 A singularidade ecológica foi associada a amplas escalas espaciais, isso pode ser um indicativo  
1009 de processo de filtragem ambiental em decorrência de uma expansão na variação de recursos, que leva  
1010 a uma limitação na distribuição das espécies, em nosso estudo *Argia lilacina* e *Epipleoneura westfalli*  
1011 que tem uma alta variação em suas abundância entre os locais (Geheber & Geheber, 2016; Heino &  
1012 Grönroos, 2017). Mas não se descarta a limitação da dispersão como um dos processos responsáveis  
1013 pelo padrão observado, pois os gêneros de *Argia* e *Epipleoneura* possuem corpos delgados e baixa  
1014 quantidade de músculos de voo que limitam sua capacidade de dispersão (Brito et al., 2024). Em  
1015 estudos em escala regional é comum o efeito do grau da conectividade sobre a LCBD (Silva et al.,  
1016 2018; Schneck et al., 2022; Xia et al., 2022), por exemplo em nosso estudo os sítios que apresentaram  
1017 as maiores singularidades pertencem a bacias diferentes e são distantes entre si. Além disso, a falta de  
1018 conexão hidrológica comum em regiões com riachos intermitentes pode contribuir para o aumento  
1019 da singularidade ecológica (Vilmi et al., 2017; Xia et al., 2022), principalmente quando há paisagens  
1020 fragmentadas em sua bacia de drenagem que impactam dispersores fracos como Zygoptera (Curry &  
1021 Baird, 2015; Brasil et al., 2017; Li et al., 2020).

1022 A estruturação espacial observada também pode estar relacionada a processos bióticos ou  
1023 estocásticos independentes do controle ambiental (Legendre & Legendre, 2012). No aspecto biótico as  
1024 interações interespecíficas que podem ocorrer em razão da competição por recursos, seja por alimento  
1025 ou poleiros para acasalamento também determinam a distribuição das espécies (Sancha et al., 2014;  
1026 Oliveira-Junior et al., 2021; Novella-Fernandez et al., 2024). Quando consideramos os processos  
1027 estocásticos, eles podem ser incrementados pelos episódios de intermitência do fluxo dos riachos que  
1028 promovem distúrbios no habitat e aumentam os episódios de dispersão ou as taxas de morte que criam  
1029 fortes padrões espaciais em LCBD (Valente-Neto et al., 2018; Sarremejane et al., 2021).

1030 Quando consideramos o gradiente ambiental, o LCBD respondeu negativamente ao aumento  
1031 nos valores de pH, com os sítios mais singulares ecologicamente apresentando valores intermediários  
1032 de pH. No geral, a abundância e a riqueza de espécies das assembleias de Odonata são responsivas ao  
1033 gradiente de pH, pois em sua fase larval há gêneros bem tolerantes a variação do pH (Fulan et al., 2011;  
1034 Jooste et al., 2020). Portanto, com capacidade de regular sua respiração e osmorregulação na variação  
1035 de acidez da água, o que pode incrementar a diferença de composição de espécies (Matthews, 2017).  
1036 A variação no pH está relacionada na mudança de uso e ocupação do solo, geralmente essa flutuação é  
1037 mais associada ao uso para agricultura, que é um tipo de uso que tem se ampliado no MATOPIBA que  
1038 tem ampliado as áreas de monocultura, principalmente de soja (Weigel et al., 2023; de Araújo et al.,  
1039 2024).

1040 A singularidade ecológica respondeu positivamente ao gradiente de intermitência, assim  
1041 riachos intermitentes tendem a ser mais singulares ecologicamente, em metacomunidades aquáticas a  
1042 ocorrência de riachos perenes, intermitentes ou efêmeros geram uma forte variabilidade ambiental,  
1043 e geralmente incrementam a diversidade beta total (Valente-Neto et al., 2020). Esses riachos têm  
1044 uma grande contribuição para o conjunto regional de espécies em relação a riqueza local, tornando-os  
1045 fortes candidatos a comunidades-chave (Valente-Neto et al., 2020). Em nosso estudo, a variabilidade  
1046 ambiental ocorre principalmente em aspectos climáticos e de uso e ocupação do solo que estão  
1047 relacionados ao gradiente de intermitência dos riachos. Observamos que riachos localizados em áreas  
1048 com menor precipitação anual, maior sazonalidade da precipitação e maior distúrbios antropogênicos  
1049 na bacia de drenagem tem maior probabilidade de apresentar intermitência em seu fluxo, a sinergia

1050 entre esses processos tende a mudar o fluxo dos riachos de perene para temporários (Steward et al.,  
1051 2012).

1052 A riqueza de espécies esteve negativamente relacionada com o LCBD, corroborando com  
1053 outros estudos que indicam que esse padrão altamente previsível nas comunidades biológicas (Valente-  
1054 Neto et al., 2018; Schneck et al., 2022; Xia et al., 2022). Essa relação parece ocorrer devido à proporção  
1055 da abundância entre espécies raras e comuns, sendo que a maior presença de espécies comuns está  
1056 associada a uma menor singularidade ecológica (Qiao et al., 2015; Silva et al., 2018), além disso, nos  
1057 riachos com menor números de espécies observamos determinadas espécies tem grande abundância  
1058 quando comparado a outros locais com maior riqueza. No geral riachos com menor riqueza de espécies  
1059 apresentam em suas bacias de drenagem maiores porcentagem de mosaicos de usos e ocupação do solo,  
1060 monocultura de soja, lavouras temporárias, pastagem e urbanização, mas localmente tem uma cobertura  
1061 de dossel considerável. O desmatamento e a intensificação do uso e ocupação do solo na bacia de  
1062 drenagem e as características físicas únicas dos riachos selecionam uma composição taxonômica mais  
1063 singular (Schneck et al., 2022). Nesses riachos ocorreram principalmente espécies de Zygoptera que  
1064 no geral são conformadores termais, e são selecionados por ambientes com maior cobertura de dossel  
1065 (De Marco Júnior et al., 2015).

1066 Em nosso estudo, os valores de SCBD mais altos estiveram associados a espécies com maiores  
1067 abundâncias locais ocupação moderada, a exceção foi da espécie *Argia lilacina* que ocorreu em apenas  
1068 dois sítios, mas está entre as espécies com maior abundância. Não encontramos associação da SCBD  
1069 com nenhuma das características do nicho, o que diferente de estudos com peixes e besouros associados  
1070 com a posição de nicho, já macroinvertebrados associados com a posição de nicho e amplitude de nicho  
1071 (Heino & Grönroos, 2017; Silva et al., 2018; Xia et al., 2022). Por outro lado, a ocupação regional foi  
1072 associada a posição de nicho, de forma que espécies com nicho não marginais contribuem mais para  
1073 diversidade  $\beta$  na metacomunidade. Esse é outro padrão amplamente previsível observado em vários  
1074 outros estudos (Heino & Grönroos, 2017; Vilmi et al., 2017; Silva et al., 2018; Rodríguez-Lozano et  
1075 al., 2023), e corrobora que a ampla ocorrência associada a espécies com grandes abundâncias totais,  
1076 apresentam altas contribuições para a diversidade  $\beta$  (Legendre & Cáceres, 2013; Heino & Grönroos,  
1077 2017). Então, apesar de não termos observado de forma direta o efeito das características do nicho  
1078 sobre a SCBD, pode haver algum grau de relação entre essas variáveis, uma vez que a SCBD indica os  
1079 táxons que mais variam entre os locais (Legendre & Cáceres, 2013; Heino & Grönroos, 2017).

1080 Nossos resultados reforçam a existência de padrões previsíveis para diversidade  $\beta$  de metaco-  
1081 munidades de Odonata. Pois observamos que gradientes ambientais locais, gradientes de intermitência,  
1082 e gradiente espaciais em escala regional e gradiente de riqueza taxonômica são importantes predi-  
1083 tores para variação da contribuição de locais para diversidade  $\beta$ . Diferente de outros estudos, não  
1084 observamos a posição e a amplitude do nicho como preditores da contribuição das espécies para a  
1085 diversidade beta. Apesar disso, corroboramos que táxons mais abundantes, com ocupação regional  
1086 moderada de sítios são importantes para diversidade  $\beta$  em riachos com gradiente de intermitência, que  
1087 estão associados a áreas com maior intervenção antrópica na bacia de drenagem e menor riqueza de  
1088 espécies.

### 1089 3.6 Agradecimentos

1090 Agradecemos a Fundação de Amparo à Pesquisa e ao Desenvolvimento Tecnológico do  
1091 Maranhão - FAPEMA pela concessão de bolsa de doutorado da DSV (Processo BD-02551/23). LJ  
1092 (304710/2019–9) e bolsa de produtividade do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e  
1093 Tecnológico (CNPq). E ao professor Dr. Diogo Vilela pela confirmação das espécies de nosso estudo.

### 1094 Referências

1095 Amatulli, G., Domisch, S., Tuanmu, M.-N., Parmentier, B., Ranipeta, A., Malczyk, J., & Jetz, W.

- 1096 (2018). A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity  
1097 modeling. *Scientific Data*, 5, 180040. doi: 10.1038/sdata.2018.40
- 1098 Barreto, H. N., Parise, C. K., & de Almeida, E. B. (2019). The cocais forest landscape. In A. A. R. Sal-  
1099 gado, L. J. C. Santos, & J. C. Paisani (Eds.), (p. 151-167). Springer International Publishing.  
1100 doi: 10.1007/978-3-030-04333-9\_8
- 1101 Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008, 9). Forward selection of explanatory variables.  
1102 *Ecology*, 89, 2623-2632. doi: 10.1890/07-0986.1
- 1103 Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). Spatial analysis of ecological data. In D. Borcard,  
1104 F. Gillet, & P. Legendre (Eds.), (p. 299-367). Springer International Publishing. doi: 10.1007/  
1105 978-3-319-71404-2\_7
- 1106 Brasil, L. S., Vieira, T. B., de Oliveira-Junior, J. M. B., Dias-Silva, K., & Juen, L. (2017, 5). Elements  
1107 of metacommunity structure in amazonian zygoptera among streams under different spatial scales  
1108 and environmental conditions. *Ecology and Evolution*, 7, 3190-3200. doi: 10.1002/ece3.2849
- 1109 Bried, J. T., Alves-Martins, F., Brasil, L. S., & McCauley, S. J. (2023). Metacommunity concepts,  
1110 approaches, and directions with odonata. In (p. 233-246). Oxford University Press.
- 1111 Brind'Amour, A., Mahévas, S., Legendre, P., & Bellanger, L. (2018). Application of moran eigenvector  
1112 maps (mem) to irregular sampling designs. *Spatial Statistics*, 26, 56–68.
- 1113 Brito, J. S., Cottenie, K., Cruz, G. M., Calvão, L. B., Oliveira-Junior, J. M. B., Carvalho, F. G., ...  
1114 others (2024). Odonata responses to dispersal and niche processes differ across amazonian  
1115 endemism regions. *Insect Conservation and Diversity*, 17(6), 988–1000.
- 1116 Brown, J. H. (1984, 8). On the relationship between abundance and distribution of species. *The*  
1117 *American Naturalist*, 124, 255-279. (doi: 10.1086/284267) doi: 10.1086/284267
- 1118 Carle, F. L., Kjer, K. M., & May, M. L. (2008, 6). Evolution of odonata, with special reference to  
1119 coenagrionoidea (zygoptera). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 66, 37-44.
- 1120 Ceron, K., Santana, D. J., & Valente-Neto, F. (2020, 9). Seasonal patterns of ecological uniqueness  
1121 of anuran metacommunities along different ecoregions in western brazil. *PLOS ONE*, 15,  
1122 e0239874-.
- 1123 Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies: Behavior and ecology of odonata. colchester: Harley books. 829 p.*  
1124 Colchester: Harley Books. 829 p.
- 1125 Correia-Filho, F. L., Érico Rodrigues Gomes, Nunes, O. O., & Lopes-Filho, J. B. (2011). *Projeto*  
1126 *cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea: estado do maranhão: relatório*  
1127 *diagnóstico do município de açailândia.* CPRM.
- 1128 Cottenie, K. (2005, 11). Integrating environmental and spatial processes in ecological community  
1129 dynamics. *Ecology Letters*, 8, 1175-1182. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x
- 1130 Cribari-Neto, F., & Zeileis, A. (2010, 4). Beta regression in r. *Journal of Statistical Software*, 34, 1 -  
1131 24. doi: 10.18637/jss.v034.i02
- 1132 Curry, C. J., & Baird, D. J. (2015, 10). Habitat type and dispersal ability influence spatial structuring  
1133 of larval odonata and trichoptera assemblages. *Freshwater Biology*, 60, 2142-2155. doi:  
1134 10.1111/fwb.12640
- 1135 Datry, T., Larned, S. T., Fritz, K. M., Bogan, M. T., Wood, P. J., Meyer, E. I., & Santos, A. N. (2014,  
1136 1). Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers:  
1137 effects of flow intermittence. *Ecography*, 37, 94-104. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00287.x
- 1138 Datry, T., Melo, A. S., Moya, N., Zubietta, J., la Barra, E. D., & Oberdorff, T. (2016, 3). Metacommunity  
1139 patterns across three neotropical catchments with varying environmental harshness. *Freshwater*  
1140 *Biology*, 61, 277-292. doi: doi.org/10.1111/fwb.12702
- 1141 de Araújo, M. L. S., Rufino, I. A. A., Silva, F. B., de Brito, H. C., & Santos, J. R. N. (2024).  
1142 The relationship between climate, agriculture and land cover in matopiba, brazil (1985–2020).  
1143 *Sustainability*, 16, 2670.
- 1144 de Araújo, M. L. S., Sano, E. E., Édson Luis Bolfe, Santos, J. R. N., dos Santos, J. S., & Silva, F. B.  
1145 (2019). Spatiotemporal dynamics of soybean crop in the matopiba region, brazil (1990–2015).

- 1146 *Land Use Policy*, 80, 57-67. doi: 10.1016/j.landusepol.2018.09.040
- 1147 de Carvalho, F. G., Duarte, L., Nakamura, G., dos Santos Seger, G. D., & Juen, L. (2021). Changes of  
1148 phylogenetic and taxonomic diversity of odonata (insecta) in response to land use in amazonia.  
1149 *Forests*, 12, 1061.
- 1150 De Marco Júnior, P., Batista, J. D., & Cabette, H. S. R. (2015). Community assembly of adult  
1151 odonates in tropical streams: An ecophysiological hypothesis. *PLoS ONE*, 10, e0123023. doi:  
1152 10.1371/journal.pone.0123023
- 1153 Dijkstra, K.-D. B., & Kalkman, V. J. (2012). Phylogeny, classification and taxonomy of european  
1154 dragonflies and damselflies (odonata): a review. *Organisms Diversity & Evolution*, 12, 209-227.  
1155 doi: 10.1007/s13127-012-0080-8
- 1156 Dolný, A., Harabiš, F., & Mižičová, H. (2014, 7). Home range, movement, and distribution patterns of  
1157 the threatened dragonfly *sympetrum depressiusculum* (odonata: Libellulidae): A thousand times  
1158 greater territory to protect? *PLOS ONE*, 9, e100408-.
- 1159 Dolédec, S., Chessel, D., & Gimaret-Carpentier, C. (2000, 10). Niche separation in community  
1160 analysis: a new method. *Ecology*, 81, 2914-2927. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[2914:  
1161 NSICAA]2.0.CO;2
- 1162 Dray, S., Blanchet, G., Borcard, D., Guenard, G., Jombart, T., Larocque, G., ... Dray, M. S. (2018).  
1163 Package 'adespatial'. *R package*, 2018, 3-8.
- 1164 Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P. R. (2006). Spatial modelling: a comprehensive framework  
1165 for principal coordinate analysis of neighbour matrices (pcnm). *Ecological Modelling*, 196,  
1166 483-493. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015
- 1167 Dray, S., Péliissier, R., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P. R., ... Wagner, H. H.  
1168 (2012, 8). Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological*  
1169 *Monographs*, 82, 257-275. doi: 10.1890/11-1183.1
- 1170 Ellenrieder, N. V. (2002, 10). A phylogenetic analysis of the extant aeshnidae (odonata: Anisoptera).  
1171 *Systematic Entomology*, 27, 437-467. doi: 10.1046/j.1365-3113.2002.00190.x
- 1172 Faraway, J. (2022). Package 'faraway'.
- 1173 Fernihough, A., Henningsen, A., & Fernihough, M. A. (2019). Package 'mfx'.
- 1174 Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017, 10). Worldclim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for  
1175 global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302-4315. doi: 10.1002/joc.5086
- 1176 Fulan, J. A., Henry, R., & Davanso, R. C. S. (2011). Effects of daily changes in environmental factors  
1177 on the abundance and richness of odonata. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 23.
- 1178 Garofalo, S., & Garofalo, M. S. (2022). Package 'stepbeta'.
- 1179 Garrison, R. W., von Ellenrieder, N., & Louton, J. A. (2006). *Dragonfly genera of the new world: an*  
1180 *illustrated and annotated key to the anisoptera*. JHU Press.
- 1181 Garrison, R. W., von Ellenrieder, N., & Louton, J. A. (2010). *Damselfly genera of the new world*.  
1182 Johns Hopkins University Press.
- 1183 Ge, Y., Meng, X., Heino, J., García-Girón, J., Liu, Y., Li, Z., & Xie, Z. (2021, 7). Stochasticity  
1184 overrides deterministic processes in structuring macroinvertebrate communities in a plateau  
1185 aquatic system. *Ecosphere*, 12, e03675. doi: 10.1002/ecs2.3675
- 1186 Geheber, A. D., & Geheber, P. K. (2016). The effect of spatial scale on relative influences of assembly  
1187 processes in temperate stream fish assemblages. *Ecology*, 97(10), 2691-2704.
- 1188 Hanski, I., & Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain.  
1189 *Biological journal of the Linnean Society*, 42(1-2), 3-16.
- 1190 Hartig, F., & Hartig, M. F. (n.d.). Package 'dharma'. Retrieved from [https://CRAN.R-project](https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA)  
1191 [.org/package=DHARMA](https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA)
- 1192 Heckman, C. W. (2006). *Encyclopedia of south american aquatic insects: Odonata - anisoptera:*  
1193 *Illustrated keys to known families, genera, and species in south america* (C. W. Heckman, Ed.).  
1194 Springer Netherlands. doi: 10.1007/978-1-4020-4802-5\_3
- 1195 Heino, J. (2005, 6). Positive relationship between regional distribution and local abundance in stream



- 1196 insects: a consequence of niche breadth or niche position? *Ecography*, 28, 345-354. doi:  
 1197 10.1111/j.0906-7590.2005.04151.x
- 1198 Heino, J. (2011). A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm.  
 1199 *Freshwater Biology*, 56(9), 1703–1722.
- 1200 Heino, J., & Grönroos, M. (2014, 5). Untangling the relationships among regional occupancy, species  
 1201 traits, and niche characteristics in stream invertebrates. *Ecology and Evolution*, 4, 1931-1942.  
 1202 doi: 10.1002/ece3.1076
- 1203 Heino, J., & Grönroos, M. (2017). Exploring species and site contributions to beta diversity in stream  
 1204 insect assemblages. *Oecologia*, 183, 151-160. doi: 10.1007/s00442-016-3754-7
- 1205 Heino, J., & Peckarsky, B. L. (2014). Integrating behavioral, population and large-scale approaches  
 1206 for understanding stream insect communities. *Current Opinion in Insect Science*, 2, 7-13. doi:  
 1207 10.1016/j.cois.2014.06.002
- 1208 Hijmans, R. J., Bivand, R., Forner, K., Ooms, J., Pebesma, E., & Sumner, M. D. (2022). Package  
 1209 ‘terra’. *Maintainer: Vienna, Austria*.
- 1210 Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016, 12). inext: an r package for rarefaction and extrapolation  
 1211 of species diversity (hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1451-1456. doi:  
 1212 10.1111/2041-210X.12613
- 1213 Jooste, M. L., Samways, M. J., & Deacon, C. (2020). Fluctuating pond water levels and aquatic insect  
 1214 persistence in a drought-prone mediterranean-type climate. *Hydrobiologia*, 847, 1315-1326. doi:  
 1215 10.1007/s10750-020-04186-1
- 1216 Juen, L., & Marco, P. D. (2011, 11). Odonate biodiversity in terra-firme forest streamlets in central  
 1217 amazonia: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents.  
 1218 *Insect Conservation and Diversity*, 4, 265-274. doi: 10.1111/j.1752-4598.2010.00130.x
- 1219 Kaiser, H. F. (1960). The application of electronic computers to factor analysis. *Educational and  
 1220 psychological measurement*, 20, 141-151.
- 1221 Kayitesi, N. M., Guzha, A. C., & Mariethoz, G. (2022). Impacts of land use land cover change and  
 1222 climate change on river hydro-morphology- a review of research studies in tropical regions.  
 1223 *Journal of Hydrology*, 615, 128702. doi: 10.1016/j.jhydrol.2022.128702
- 1224 Kelly, B. T., & Bruckerhoff, L. A. (2024, 4). Dry, drier, driest: Differentiating flow patterns across a  
 1225 gradient of intermittency. *River Research and Applications*, n/a. doi: 10.1002/rra.4289
- 1226 Legendre, P., & Cáceres, M. D. (2013, 8). Beta diversity as the variance of community data:  
 1227 dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16, 951-963. doi: 10.1111/ele.12141
- 1228 Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.
- 1229 Leigh, C., & Datry, T. (2017, 4). Drying as a primary hydrological determinant of biodiversity in river  
 1230 systems: a broad-scale analysis. *Ecography*, 40, 487-499. doi: 10.1111/ecog.02230
- 1231 Lencioni, F. A. A. (2005). *The damselflies of brazil: an illustrated guide—the non coenagrionidae  
 1232 families*. São Paulo, All Print Editora, 324p.
- 1233 Lencioni, F. A. A. (2006). *Damselflies of brazil: An illustrated guide. ii—coenagrionidae families*. São  
 1234 Paulo: All Print Editora.
- 1235 Li, F., Tonkin, J. D., & Haase, P. (2020). Local contribution to beta diversity is negatively linked with  
 1236 community-wide dispersal capacity in stream invertebrate communities. *Ecological Indicators*,  
 1237 108, 105715. doi: 10.1016/j.ecolind.2019.105715
- 1238 Ligeiro, R., Hughes, R. M., Kaufmann, P. R., Macedo, D. R., Firmiano, K. R., Ferreira, W. R., ...  
 1239 Callisto, M. (2013). Defining quantitative stream disturbance gradients and the additive role of  
 1240 habitat variation to explain macroinvertebrate taxa richness. *Ecological Indicators*, 25, 45-57.  
 1241 doi: 10.1016/j.ecolind.2012.09.004
- 1242 Lima, G. P., Peixoto Neto, C. A. A., Amaral, Y. T., & Siqueira, G. M. (2016). Biogeographical  
 1243 characterization of the maranhense eastern mesoregion (brazil). *J. Geospatial Model*, 1, 1–12.
- 1244 Lozano, F. (2011). *Filogenia del género acanthagrion selys (odonata, coenagrionidae) y revisión  
 1245 sistemática del grupo viridescens* (Unpublished doctoral dissertation). Universidad Nacional de

- 1246 La Plata.
- 1247 Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). Factominer: an r package for multivariate analysis. *Journal of*  
 1248 *statistical software*, 25, 1-18.
- 1249 MapBiomas, P. (2022). *Coleção 7 da série anual de mapas de cobertura e uso da terra do brasil*.
- 1250 Marengo, J. A., Jimenez, J. C., Espinoza, J.-C., Cunha, A. P., & Aragão, L. E. (2022). Increased  
 1251 climate pressure on the agricultural frontier in the eastern amazonia–cerrado transition zone.  
 1252 *Scientific reports*, 12(1), 457.
- 1253 Matthews, P. G. D. (2017). Acid–base regulation in insect haemolymph. *Acid-Base Balance and*  
 1254 *Nitrogen Excretion in Invertebrates: Mechanisms and Strategies in Various Invertebrate Groups*  
 1255 *with Considerations of Challenges Caused by Ocean Acidification*, 219-238.
- 1256 Mendes, T. P., Cabette, H. S. R., & Juen, L. (2015). Setting boundaries: Environmental and spatial  
 1257 effects on odonata larvae distribution (insecta). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87.
- 1258 Milligan, R. J., & Sutton, T. T. (2020). Dispersion overrides environmental variability as a primary  
 1259 driver of the horizontal assemblage structure of the mesopelagic fish family myctophidae in the  
 1260 northern gulf of mexico. *Frontiers in Marine Science*, 7.
- 1261 Nekola, J. C., & White, P. S. (1999, 7). The distance decay of similarity in biogeography and ecology.  
 1262 *Journal of Biogeography*, 26, 867-878. doi: 10.1046/j.1365-2699.1999.00305.x
- 1263 Nessimian, J. L., Venticinque, E. M., Zuanon, J., Marco, P. D., Gordo, M., Fidelis, L., ... Juen, L.  
 1264 (2008). Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in central amazonian streams.  
 1265 *Hydrobiologia*, 614, 117-131. doi: 10.1007/s10750-008-9441-x
- 1266 Novella-Fernandez, R., Chalmandrier, L., Brandl, R., Pinkert, S., Zeuss, D., & Hof, C. (2024, 4). Trait  
 1267 overdispersion in dragonflies reveals the role and drivers of competition in community assembly  
 1268 across space and season. *Ecography*, 2024, e06918. doi: 10.1111/ecog.06918
- 1269 Oliveira, R. R., Medeiros, D. L., Oliveira, H. C., & Conceição, G. M. (2018, 10). Briófitas de área sob  
 1270 o domínio fitogeográfico do cerrado e novas ocorrências para o maranhão e região nordeste do  
 1271 brasil. *Iheringia, Série Botânica.*, 73, 191-195. doi: 10.21826/2446-8231201873211
- 1272 Oliveira-Junior, J. M. B., Teodósio, M. A., & Juen, L. (2021, 5). Patterns of co-occurrence and  
 1273 body size in dragonflies and damselflies (insecta: Odonata) in preserved and altered amazonian  
 1274 streams. *Austral Entomology*, 60, 436-450. doi: 10.1111/aen.12535
- 1275 Pagel, M. (1999, 7). The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character  
 1276 states of discrete characters on phylogenies. *Systematic Biology*, 48, 612-622. doi: 10.1080/  
 1277 106351599260184
- 1278 Paiva, C. K. S., Faria, A. P. J., Calvão, L. B., & Juen, L. (2021). The anthropic gradient determines the  
 1279 taxonomic diversity of aquatic insects in amazonian streams. *Hydrobiologia*, 848, 1073-1085.  
 1280 doi: 10.1007/s10750-021-04515-y
- 1281 Patrignani, A., & Ochsner, T. E. (2015, 11). Canopeo: A powerful new tool for measuring fractional  
 1282 green canopy cover. *Agronomy Journal*, 107, 2312-2320. doi: 10.2134/agronj15.0150
- 1283 Pessacq, P. (2005). *Sistemática filogenética y biogeografía de los representantes neotropicales de la*  
 1284 *familia protoneuridae [odonata: Zygoptera]* (Unpublished doctoral dissertation). Universidad  
 1285 Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo.
- 1286 Pinto, A. P. (2024). Capítulo 15: Odonata fabricius, 1793. *Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia*.  
 1287 2ª ed..
- 1288 Qiao, X., Li, Q., Jiang, Q., Lu, J., Franklin, S., Tang, Z., ... Jiang, M. (2015). Beta diversity  
 1289 determinants in badagongshan, a subtropical forest in central china. *Scientific Reports*, 5, 17043.  
 1290 doi: 10.1038/srep17043
- 1291 Rebolledo, E. A. R. (2009). *Diversidad del género ischnura (odonata: Coenagrionidae) y su relación*  
 1292 *con la altitud y orogenia de la cordillera oriental-andes colombianos* (Unpublished doctoral  
 1293 dissertation). Uniandes.
- 1294 Resende, D. C. (2005). *Filogenia de libellulidae (anisoptera: Odonata) e efeitos do tamanho corporal*  
 1295 *e da termorregulação sobre a evolução do comportamento* (Unpublished doctoral dissertation).

Universidade Federal de Viçosa.

- 1296  
1297 Revell, L. J., & Revell, M. L. J. (2014). Package ‘phytools’. Website: [https://cran.r-project.](https://cran.r-project.org/web/packages/phytools)  
1298 [org/web/packages/phytools](https://cran.r-project.org/web/packages/phytools).
- 1299 Reynolds, L. V., Shafroth, P. B., & Poff, N. L. (2015). Modeled intermittency risk for small streams in  
1300 the upper colorado river basin under climate change. *Journal of Hydrology*, *523*, 768-780. doi:  
1301 10.1016/j.jhydrol.2015.02.025
- 1302 Rocha, M. P., Bini, L. M., Domisch, S., Tolonen, K. T., Jyrkänkallio-Mikkola, J., Soininen, J., . . . Heino,  
1303 J. (2018, 12). Local environment and space drive multiple facets of stream macroinvertebrate  
1304 beta diversity. *Journal of Biogeography*, *45*, 2744-2754. doi: 10.1111/jbi.13457
- 1305 Rodríguez-Lozano, P., Lobera, G., Pardo, I., García, L., & Garcia, C. (2023, 10). Conservation  
1306 of temporary streams: The relevance of spatiotemporal variation in beta diversity. *Aquatic*  
1307 *Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *33*, 1014-1027. doi: 10.1002/aqc.4005
- 1308 Sancha, N. U., Higgins, C. L., Presley, S. J., & Strauss, R. E. (2014, 9). Metacommunity structure in a  
1309 highly fragmented forest: has deforestation in the atlantic forest altered historic biogeographic  
1310 patterns? *Diversity and Distributions*, *20*, 1058-1070. doi: 10.1111/ddi.12210
- 1311 Sarremejane, R., Truchy, A., McKie, B. G., Mykrä, H., Johnson, R. K., Huusko, A., . . . Muotka, T.  
1312 (2021, 4). Stochastic processes and ecological connectivity drive stream invertebrate community  
1313 responses to short-term drought. *Journal of Animal Ecology*, *90*, 886-898. doi: 10.1111/  
1314 1365-2656.13417
- 1315 Schneck, F., Bini, L. M., Melo, A. S., Petsch, D. K., Saito, V. S., Wengrat, S., & Siqueira, T. (2022).  
1316 Catchment scale deforestation increases the uniqueness of subtropical stream communities.  
1317 *Oecologia*, *199*, 671-683. doi: 10.1007/s00442-022-05215-7
- 1318 Shepherd, M. J., Lindsey, L. E., & Lindsey, A. J. (2018, 1). Soybean canopy cover measured with  
1319 canopeo compared with light interception. *Agricultural & Environmental Letters*, *3*, 180031.  
1320 doi: 10.2134/ael2018.06.0031
- 1321 Silva, P. G., Hernández, M. I. M., & Heino, J. (2018, 11). Disentangling the correlates of species and  
1322 site contributions to beta diversity in dung beetle assemblages. *Diversity and Distributions*, *24*,  
1323 1674-1686. doi: 10.1111/ddi.12785
- 1324 Steward, A. L., von Schiller, D., Tockner, K., Marshall, J. C., & Bunn, S. E. (2012, 5). When the  
1325 river runs dry: human and ecological values of dry riverbeds. *Frontiers in Ecology and the*  
1326 *Environment*, *10*, 202-209. doi: 10.1890/110136
- 1327 Strahler, A. N. (1957, 12). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Eos, Transactions*  
1328 *American Geophysical Union*, *38*, 913-920. doi: 10.1029/TR038i006p00913
- 1329 Team, Q. D. (2018). *Geographic information system open source geospatial foundation project*.  
1330 Retrieved from <http://qgis.osgeo.org>
- 1331 Team, R. C. (2024). R: A language and environment for statistical computing; r core team: Vienna,  
1332 austria, 2022. Available online: [www.r-project.org](http://www.r-project.org) (accessed on 17 February 2024).
- 1333 Tonkin, J. D., Arimoro, F. O., & Haase, P. (2016). Exploring stream communities in a tropical  
1334 biodiversity hotspot: biodiversity, regional occupancy, niche characteristics and environmental  
1335 correlates. *Biodiversity and Conservation*, *25*, 975-993. doi: 10.1007/s10531-016-1101-2
- 1336 Torres-Pachón, M., Novelo-Gutiérrez, R., & de los Monteros, A. E. (2017). Phylogenetic analysis of  
1337 the genus *argia* rambur, 1842 (odonata: Coenagrionidae), based on morphological characters of  
1338 larvae and mitochondrial dna sequences. *Organisms Diversity & Evolution*, *17*, 409-420. doi:  
1339 10.1007/s13127-017-0325-7
- 1340 USGS. (2023). *National water information system data available on the world wide web*. Retrieved  
1341 from <https://waterdata.usgs.gov/nwis/>
- 1342 Valente-Neto, F., da Silva, F. H., Covich, A. P., & de Oliveira Roque, F. (2020). Streams dry and  
1343 ecological uniqueness rise: environmental selection drives aquatic insect patterns in a stream  
1344 network prone to intermittence. *Hydrobiologia*, *847*, 617-628. doi: 10.1007/s10750-019-04125

- 1346 Valente-Neto, F., Durães, L., Siqueira, T., & Roque, F. O. (2018, 1). Metacommunity detectives:  
1347 Confronting models based on niche and stochastic assembly scenarios with empirical data from  
1348 a tropical stream network. *Freshwater Biology*, *63*, 86-99. doi: 10.1111/fwb.13050
- 1349 Vilmi, A., Karjalainen, S. M., & Heino, J. (2017, 9). Ecological uniqueness of stream and lake  
1350 diatom communities shows different macroecological patterns. *Diversity and Distributions*, *23*,  
1351 1042-1053. doi: 10.1111/ddi.12594
- 1352 Viza, A., Burgazzi, G., Menéndez, M., Schäfer, R. B., & Muñoz, I. (2024). A comprehensive spatial  
1353 analysis of invertebrate diversity within intermittent stream networks: Responses to drying and  
1354 land use. *Science of The Total Environment*, *935*, 173434. doi: 10.1016/j.scitotenv.2024.173434
- 1355 Weigel, B., Graco-Roza, C., Hultman, J., Pajunen, V., Teittinen, A., Kuzmina, M., ... Ovaskainen, O.  
1356 (2023, 12). Local eukaryotic and bacterial stream community assembly is shaped by regional  
1357 land use effects. *ISME Communications*, *3*, 65. doi: 10.1038/s43705-023-00272-2
- 1358 Xia, Z., Heino, J., Yu, F., He, Y., Liu, F., & Wang, J. (2022). Spatial patterns of site and species  
1359 contributions to beta diversity in riverine fish assemblages. *Ecological Indicators*, *145*, 109728.  
1360 doi: 10.1016/j.ecolind.2022.109728
- 1361 Zeileis, A., Cribari-Neto, F., Gruen, B., Kosmidis, I., Simas, A. B., Rocha, A. V., & Zeileis, M. A.  
1362 (2016). Package ‘betareg’. *R package*, *3*.

## 4 SESSÃO III

### **A estrutura da assembleia de subordens de Odonata (Insecta) é predita por diferentes fatores ecológicos em riachos de uma savana tropical**

A terceira sessão desta tese foi submetida e elaborada conforme as normas da publicação científica *Freshwater biology*. Disponível em: <https://encurtador.com.br/BNF79>.

# A estrutura da assembleia de subordens de Odonata (Insecta) é predita por diferentes fatores ecológicos em riachos de uma savana tropical

## 4.1 Resumo

As escalas espaciais possuem importante influência na montagem das comunidades em razão da contribuição relativa nos processos relacionados a filtragem ambiental e a limitação da dispersão. Essas contribuições podem ser intensificadas ou modificadas quando as áreas naturais são modificadas para fins antrópicos ou quando a região possui condições ambientais mais extremas como por exemplo pela duração dos hidroperíodos em biomas sazonais que tornam os riachos ambientes altamente dinâmicos. Em virtude desse cenário nosso objetivo foi avaliar os efeitos ambientais, da intermitência e dos processos espaciais sobre a diversidade  $\beta$  e de seus componentes de substituição de espécies e de diferença em riqueza sobre a estruturação das assembleias de Odonata. Para o desenvolvimento do estudo coletamos Odonata adultos em 47 riachos nos períodos de abril de 2021 a junho de 2022, compreendendo o período de menor precipitação no Cerrado. A substituição de espécies é o componente que mais contribuiu para a estruturação da metacomunidade, principalmente para a ordem Odonata e a subordem Zygoptera, pois a diferença de riqueza apresentou uma contribuição considerável para Anisoptera. A diversidade beta teve como principal preditor escalas espaciais amplas para Anisoptera, e variáveis ambientais in-stream para Zygoptera, mas os efeitos estruturados entre as variáveis ambientais, a intermitência e as escalas espaciais têm uma importante contribuição a diversidade beta e seus componentes, principalmente sobre a diferença de riqueza de Zygoptera que é estruturada por processos estocásticos. Concluímos que em um contexto de mudanças nos usos e ocupação do solo as estratégias de conservação devem focar nas respostas de espécies de Zygoptera em riachos perenes do bioma Cerrado.

**Palavras-chave:** Anisoptera, Metacomunidades, Riachos intermitentes, Riachos neotropicais, Zygoptera.

## 4.2 Introdução

A distribuição das espécies ou montagem das comunidades em escala regional é influenciada pelos filtros ambientais e pelos fatores ligados à limitação de dispersão, portanto, compreender as contribuições relativas de cada um desses mecanismos é essencial, principalmente pensando na promoção da conservação da biodiversidade (Heino, Melo, Bini, Altermatt, et al., 2015; Socolar et al., 2016). Além disso, a estruturação das comunidades em riachos com hidroperíodos acentuados ou mais curtos pode ser afetada, principalmente, se forem considerados, nesses efeitos, os processos de intensificação das alterações ambientais (Datry et al., 2018; Valente-Neto et al., 2020). A expansão das mudanças no uso do solo com finalidade antrópica resulta na perda e fragmentação de habitats, modificando as condições ambientais (Jackson & Fahrig, 2013). Isso tende a incrementar a diferença composicional entre as comunidades, pois processos que atuam em diferentes escalas como a filtragem ambiental ou limitação de dispersão nesses ambientes (Castro et al., 2020) tentem a serem mais importantes. Já que pode haver favorecimento de espécies generalistas em detrimento de espécies raras e especialistas, que tendem a ser filtradas pelas condições ambientais mais extremas (Chase et al., 2020).

Os ecossistemas lóticos são caracterizados por sua alta heterogeneidade geomorfológica, pela estruturação em redes dendríticas e pelos elevados níveis de biodiversidade (Heino, Melo, & Bini, 2015), essas características os tornam excelentes modelos de estudo para a avaliação das contribuições relativas dos mecanismos que influenciam os padrões metacomunitários (Heino, Nokela, et al., 2015). Em biomas de climas sazonais, a alternância entre regimes de precipitação intensifica a variabilidade ambiental experienciada pelas comunidades. Por exemplo, no Cerrado (bioma do tipo savana na

1408 América do Sul) há duas estações climáticas bem definidas, com um prolongado período de forte  
1409 estiagem durante o ano (Hofmann et al., 2021). Essa escassez de chuva propicia que riachos na região  
1410 sejam perenes ou intermitentes tornando esses ecossistemas altamente dinâmicos (Datry et al., 2016b)  
1411 e com as comunidades adaptadas as essas condições ao longo do tempo evolutivo. Além disso, a  
1412 retirada ou diminuição da cobertura vegetal pode atuar em sinergiza com essa característica dinâmica  
1413 ao diminuir a disponibilidade hídrica, fazendo com que riachos perenes tornem-se riachos intermitentes,  
1414 aumentando a força de filtragem ambiental das espécies (Datry et al., 2016b; Pires et al., 2019), mas  
1415 com efeitos muito danosos, uma vez que essas comunidades não estão adaptadas a essas condições.

1416 A ordem Odonata pode ser um bom modelo para estudos que avaliam as alterações do  
1417 habitat ribeirinhos, pois são dispersores ativos movendo-se na paisagem para a seleção de habitat  
1418 mais adequados (French & McCauley, 2019; Bried et al., 2023). Ou seja, a estruturação de suas  
1419 assembleias depende tanto da escala espacial quanto da heterogeneidade do habitat (Johansson et al.,  
1420 2019; L. F. R. Silva et al., 2021). Pois há diferenças nas capacidades de dispersão e nas exigências  
1421 ecofisiológicas, como por exemplo como observado entre as subordens Anisoptera e Zygoptera (Dolný  
1422 et al., 2014; De Marco Júnior et al., 2015; Bried et al., 2023). Dessa forma é importante compreender  
1423 como todos esses fatores (ecofisiologia, limitação de dispersão, filtros ambientais, hidro períodos  
1424 e alterações do uso do solo) interagem para determinar a diversidade beta, ou seja, a variação da  
1425 composição das espécies entre locais (Legendre et al., 2005; Anderson et al., 2011), principalmente  
1426 em relação a contribuição relativa de seus componentes de substituição de espécies e da diferença de  
1427 riqueza (Podani & Schmera, 2011).

1428 Neste estudo, buscamos determinar os efeitos ambientais, da intermitência e espaciais sobre  
1429 a diversidade  $\beta$  e de seus componentes de substituição de espécies e diferença em riqueza para a  
1430 estruturação das assembleias de Odonata e suas subordens nessa região. Testamos as hipóteses de que  
1431 (i) a substituição de espécies é o principal componente responsável pela estruturação das assembleias  
1432 de Odonata e de suas subordens devido à ação da limitação à dispersão ao gradiente ambiental da região.  
1433 (ii) As variáveis espaciais e ambientais afetam mais os componentes da beta diversidade da subordem  
1434 Zygoptera do que da subordem Anisoptera por uma maior limitação à dispersão da subordem Zygoptera.  
1435 Assim, em escala regional, provavelmente a substituição de espécies seja o principal componente da  
1436 variação na composição de espécies dos táxons, seja na fase larval ou adulta em riachos ou lagoas  
1437 (Kietzka et al., 2018; Mendes et al., 2019, 2021; L. F. Silva et al., 2024). Dessa forma esperamos  
1438 uma maior substituição de espécies em razão da grande extensão espacial existente em nosso estudo,  
1439 propiciando dificuldades ou limitação da dispersão ao mesmo tempo que possibilidade uma variação  
1440 das condições ambientais e conseqüentemente, do aumento da heterogeneidade nas fitofisionomias e  
1441 dos tipos de usos e ocupação do solo. Assim, as variáveis de ampla escala espacial e as físico-químicas  
1442 influenciarão mais a estrutura da subordem Zygoptera do que da subordem Anisoptera.

## 1443 4.3 Material e métodos

### 1444 4.3.1 Área de estudo

1445 Nossas coletas foram realizadas no leste do Maranhão e oeste do Piauí em uma região de  
1446 Cerrado, ambiente savanico no Brasil (Figura 9 A), nas bacias do rio Itapecuru e do rio Parnaíba  
1447 (ecorregiões, Figura 9 B) a área de estudo tem uma extensão longitudinal de cerca de 170 Km e  
1448 latitudinal de 160 Km em 47 riachos (Figura 9 C), sendo 22 riachos perenes e 25 riachos intermitentes  
1449 de primeira a terceira ordem (Strahler, 1957). O clima da região é classificado entre sub-úmido e  
1450 semiárido, com temperatura variando entre 21°C e 38°C, pluviosidade anual entre 1200-1300mm  
1451 com duas estações bem definidas, um verão chuvoso (dezembro-maio) e um inverno seco (junho a  
1452 novembro) (Barreto et al., 2019; Correia-Filho et al., 2011). As áreas estão inseridas em um mosaico  
1453 de paisagem formada por fitofisionomias de Cerrado como florestas semidecíduas, cerrado típico, mata  
1454 de galerias, veredas e florestas secundárias (capoeira e babaçuais) (Barreto et al., 2019; Lima et al.,  
1455 2016).

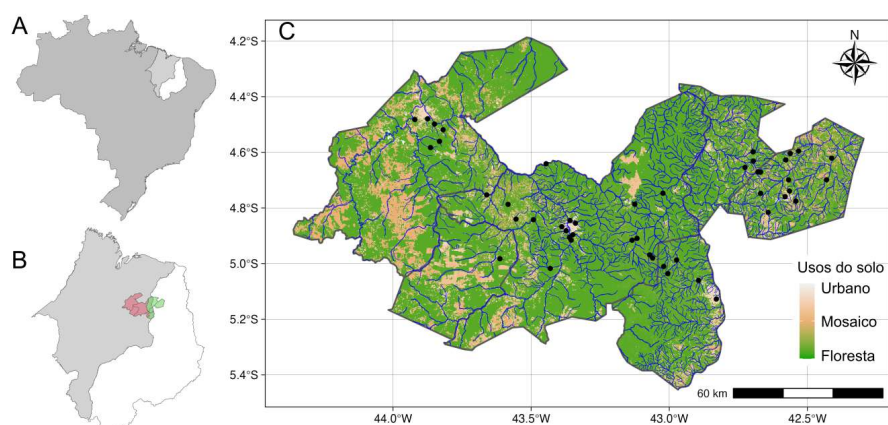


Figura 9: Distribuição espacial dos 47 riachos amostrados em áreas com diferentes usos do solo no Cerrado nos estados do Maranhão e Piauí, Brasil. A) Mapa do Brasil com destaque para o estado do Maranhão (cinza claro) e Piauí (branco); B) Estado do Maranhão e Piauí com destaque para bacia hidrográfica do Itapecuru (róseo) e Parnaíba (verde); C) Rede hidrográfica e gradiente de usos e ocupação do solo, em destaque pontos indicando as unidades amostrais do estudo. Pontos pretos indicam unidades amostrais.

1456 As mudanças na paisagem na área estudada ocorrem desde o início do século XVIII, período  
 1457 dedicado ao plantio de algodão no Maranhão e ao cultivo de cana de açúcar no Piauí (Alves, 2003;  
 1458 Oliveira et al., 2020). Atualmente os diferentes usos do solo são constituídos de culturas de ciclo  
 1459 curto (milho, feijão, mandioca, cana-de-açúcar etc.) ou de longo (manga, caju, etc.), pastagem e mais  
 1460 recentemente a expansão da monocultura de soja (de Araújo et al., 2019; Lima et al., 2016). Além  
 1461 disso, a presença de currais, pocilgas, tanques de criação de peixes, balneários recreativos e áreas  
 1462 urbanas são frequentes na região.

#### 1463 4.3.2 Caracterização das variáveis ambientais locais e dos usos e cobertura do solo

1464 A seleção das métricas ambientais utilizadas para representar as condições ambientais foi  
 1465 baseada em literatura, sempre optando por aquelas apontadas como preponderante para a comunidade  
 1466 avaliada (Brasil, Vieira, et al., 2020). A caracterização ambiental dos riachos foi realizada ao longo  
 1467 de um transecto linear de 100m na margem de cada riacho, no qual foi tomada a geolocalização com  
 1468 um GPS eTrex30, e mensurados os descritores físico-químicos da água: oxigênio dissolvido (mg/L),  
 1469 condutividade (s.m-1), pH e temperatura (°C), obtidos com sonda multiparâmetro. Para caracterizar  
 1470 a estrutura física dentro do riacho foram utilizadas as variáveis estruturais largura, profundidade e  
 1471 cobertura de dossel, essas medidas foram realizadas a cada 10m perfazendo 10 pontos ao longo do  
 1472 transecto (Figura S13), para compor o valor de cada variável foi realizada a média dos valores dos 10  
 1473 pontos. A profundidade e a cobertura de dossel média foi medida na margem esquerda, centro e direita  
 1474 do riacho, enquanto, a cobertura de dossel foi mensurada através de fotografias retiradas a um metro  
 1475 do solo com o aplicativo de celular Canopeo (Shepherd et al., 2018) . essa ferramenta faz as análises  
 1476 baseadas na seleção de pixels nas proporções de R/G, B/G e índice de excesso de verde, o resultado  
 1477 obtido é uma imagem binária no qual pixels brancos referentes ao dossel verde e os pixels pretos dossel  
 1478 não verde, a cobertura de dossel verde varia de 0 (sem cobertura verde) a 1 (100% de cobertura verde)  
 1479 (Patrignani & Ochsner, 2015). O habitat físico foi caracterizado ainda ao longo do transecto seguindo  
 1480 um protocolo de avaliação visual de riachos nos quais foram mensuradas as métricas como uso da  
 1481 terra, zona ribeirinha, características do leito e morfologia do canal de fluxo. Esse protocolo possui  
 1482 12 itens que, ao serem combinados, geram um índice de integridade do habitat (IIH), que varia de 0  
 1483 (indicando condições de habitat mais alteradas) a 1 (indicando condições de habitat mais conservadas)  
 1484 (Nessimian et al., 2008).



1485 A área de drenagem à montante do ponto de coleta foi utilizada para mensurar a porcentagem  
 1486 da cobertura antrópica das paisagens, foi utilizado o modelo de elevação digital (Shuttle Radar  
 1487 Topograph Mission – SRTM) de 30m de resolução (USGS, 2023) no algoritmo watershed do GRASS  
 1488 no programa Qgis (Q. D. Team, 2018). Então, nos limites de cada área de drenagem foi extraída a  
 1489 proporção de uso e ocupação do solo a partir do raster matricial (pixel de 30x30m) de uso e cobertura  
 1490 do solo da coleção 7 do MapBiomias (MapBiomias, 2022). Destacamos que nossa categoria denominada  
 1491 formação florestal incluiu mata de galeria e ciliar, cerradão e mata de cocais. Na categoria mosaicos  
 1492 de uso foram inclusas lavouras temporárias, soja, cana de açúcar e pastagem. Enquanto, nas áreas  
 1493 urbanizadas constam as cidades e suas infraestruturas (Tabela S13).

### 1494 **4.3.3 Amostragem Biológica**

1495 As coletas foram realizadas de abril a dezembro de 2021 e de maio a junho de 2022 em  
 1496 período de menor precipitação na região e em dias ensolarados, buscando diminuir os efeitos que as  
 1497 condições climáticas podem ter sobre a atividade e distribuição das espécies, tentando garantir que  
 1498 todos os grupos estivessem ativos no momento da coleta (Oliveira-Junior & Juen, 2019). Em cada  
 1499 riacho, as coletas foram realizadas entre 9:00 e 14:00 h em dias ensolarados em razão das exigências  
 1500 ecofisiológicas do táxon, dentro de um trecho fixo de 100 m (Figura S13), no qual ocorreu a coleta dos  
 1501 espécimes com um puçá entomológico com esforço de coleta de 90 minutos (Juen & Marco, 2011). Os  
 1502 espécimes coletados foram depositados em um envelope de seda, posteriormente foram acondicionados  
 1503 em recipiente com acetona P.A., sendo que Anisoptera ficaram durante 48 horas e os Zygoptera por 24  
 1504 horas. Após esse tempo os espécimes foram secos por evaporação e posteriormente armazenados em  
 1505 saco de polipropileno sobre papel cartão com as informações geográficas e localidade.

1506 Para a identificação dos espécimes foram utilizadas estereomicroscópio e chaves taxonômicas  
 1507 especializadas (Garrison et al., 2006, 2010; Heckman, 2006; Lencioni, 2005, 2006). Após a  
 1508 identificação preliminar os espécimes foram enviados ao especialista Dr. Diogo Vilela para confirmação  
 1509 das identificações. Posteriormente, o material foi depositado no acervo do laboratório de ecologia de  
 1510 comunidades no Instituto Federal do Maranhão Campus Caxias.

### 1511 **4.3.4 Variáveis explicativas proxy para intermitência**

1512 Como proxies do gradiente de intermitência dos riachos utilizamos os dois primeiros eixos  
 1513 de uma análise de componentes principais - PCA, adaptamos as abordagens de Reynolds, Shafroth  
 1514 & Poff, 2015 e Kelly & Bruckerhoff, 2024 para conceber esses proxies. Para PCA utilizamos as  
 1515 variáveis bioclimáticas, a declividade da unidade amostral, a porcentagem de cobertura vegetal na  
 1516 área de drenagem e com o índice de distúrbio na drenagem – Catchment Disturbance Index – CDI  
 1517 (Ligeiro et al., 2013). Usamos a função ‘PCA’ do pacote ‘FactoMineR’ (Lê et al., 2008), para isso,  
 1518 padronizamos as variáveis e retivemos os quatro primeiros eixos da PCA considerando o critério de  
 1519 Kaiser-Guttman (Kaiser, 1960).

1520 A variáveis bioclimáticas usadas foram a temperatura média do trimestre mais seco - Bio9,  
 1521 a temperatura média do trimestre mais quente - Bio10, a precipitação anual - Bio12, a sazonalidade  
 1522 da precipitação - Bio15, a precipitação do trimestre mais quente - Bio18 e a precipitação do trimestre  
 1523 mais frio - Bio19 (Reynolds et al., 2015; Kelly & Bruckerhoff, 2024), com os dados disponíveis em  
 1524 camada GeoTiff com resolução de 30 segundos na plataforma WorldClim (Fick & Hijmans, 2017).

1525 A declividade da unidade amostral foi obtida de uma camada GeoTiff com resolução de 1  
 1526 Km disponível na plataforma EarthEnv (Amatulli et al., 2018). Para extração do valor da variável  
 1527 para cada unidade amostral utilizamos a função ‘extract’ do pacote ‘terra’ (Hijmans et al., 2022). A  
 1528 porcentagem de cobertura vegetal na área de drenagem dos riachos foi obtida com os procedimentos  
 1529 descritos no item Caracterização das variáveis ambientais locais e dos usos e cobertura do solo. Para  
 1530 obtenção do índice de distúrbio na drenagem, o uso do solo é ponderado de acordo com o grau de  
 1531 perturbação antrópica (CDI= 4x % urbano, 2x % mosaico de usos). O CDI (Tabela S7) expressa o grau

1532 de perturbação no riacho a partir das proporções de uso do solo identificadas em seu entorno (Ligeiro  
1533 et al., 2013; Paiva et al., 2021).

1534 Para avaliar se os eixos da PCA poderiam ser utilizados como proxies para intermitência,  
1535 construímos um modelo linear generalizado para verificar se esses eixos exerciam efeito sobre uma  
1536 variável dummy de resposta (intermittente-0; perene-1). Na construção do modelo usamos a função  
1537 ‘glm’ do pacote ‘stats’ (R. C. Team, 2024) com a família ‘binomial’ função de ligação ‘logit’. A seleção  
1538 de modelo (Tabela S11 foi realizada com o método ‘backward’ através da função ‘step’ do pacote ‘stats’  
1539 (R. C. Team, 2024). A análise dos resíduos (Figura S14) foi feita pela função ‘simulateResiduals’ do  
1540 pacote ‘DHARMA’ (Hartig & Hartig, 2022) . A categorização dos riachos em perenes e intermitentes  
1541 levou em consideração observação in loco e informações sobre a interrupção do fluxo do riacho durante  
1542 o período de estiagem por moradores da área adjacente aos riachos.

#### 1543 **4.3.5 Variáveis explicativas espaciais**

1544 Como as variáveis espaciais utilizamos os mapas de autovetores de Moran baseados em  
1545 distância-dbMEM, esse método calcula uma matriz de distância euclidiana truncada a partir das  
1546 coordenadas dos locais de amostragem e aplicamos uma análise de Coordenadas Principais –PCoA  
1547 para extrair autovetores associados a autovalores positivos (Dray et al., 2006). Essa abordagem  
1548 permite explorar diferentes estruturas espaciais em diferentes escalas abrangidas pela área geográfica  
1549 da amostragem, pois os dbMEMs representam desde as escalas espaciais mais amplas até as mais  
1550 refinadas (Borcard & Legendre, 2002). Utilizamos a maior distância em uma árvore abrangente  
1551 mínima ligando todos os locais para truncar a matriz de distância (Dray et al., 2006). Foram geradas  
1552 nove variáveis espaciais –dbMEM com a função ‘dbmem’ do pacote ‘adespatial’ (Dray et al., 2018),  
1553 selecionamos os autovetores espaciais através de uma forward selection com o critério de duas paradas  
1554 (Blanchet et al., 2008). Os dbMEMs foram classificados arbitrariamente como variáveis de ampla  
1555 escala (Figura S14 , Tabela S12)de acordo com seus padrões nos mapas de dbMEMs e gráficos de  
1556 curvas sigmoidais (Dray et al., 2012; Borcard et al., 2018).

#### 1557 **4.3.6 Análises estatísticas**

1558 Em nosso estudo cada riacho representa uma unidade amostral (n= 47), para caracterizar os  
1559 gradientes ambientais utilizamos uma PCA usando a função ‘PCA’ do pacote ‘FactoMineR’ (Lê et  
1560 al., 2008). Para isso, padronizamos as variáveis ambientais locais e retivemos para interpretação os  
1561 dois primeiros eixos da PCA considerando o critério de Kaiser-Guttman (Kaiser, 1960). Interpretamos  
1562 variáveis ambientais com loadings maiores que  $|0,60|$ .

1563 Avaliamos a proporção da completude da biodiversidade de libélulas para cada riacho a  
1564 partir de uma matriz de abundância com as espécies nas linhas e as amostras (riachos) nas colunas.  
1565 Aplicamos o método de rarefação por interpolação e extrapolação com números de Hill com medida  
1566  $q= 0$  da função ‘iNEXT’ do pacote ‘iNEXT’ (Chao & Jost, 2012; Hsieh et al., 2016). Realizamos a  
1567 análise de porcentagem de completude e as demais análises descritas abaixo utilizando uma matriz  
1568 de composição na qual retiramos as espécies raras (espécies com somente uma ocorrência) (Brasil,  
1569 Vieira, et al., 2020). Fizemos isso para reduzir os resíduos nas análises e focar nos principais padrões  
1570 de distribuição das espécies.

1571 Utilizamos uma análise de Coordenadas Principais (PCoA) (Legendre & Legendre, 2012) para  
1572 caracterizar a composição, usando a função ‘pcoa’ do pacote ‘ape’ (Paradis et al., 2019). Aplicamos  
1573 a distância de Hellinger na matriz de abundância e construímos uma matriz de dissimilaridade de  
1574 Bray-Curtis. Testamos a dissimilaridade no gradiente ambiental local e da composição em relação a  
1575 intermitência do fluxo dos riachos utilizando de uma PERMANOVA aplicada com a função ‘adonis2’  
1576 do pacote ‘vegan’ (Oksanen et al., 2022) e a heterogeneidade ambiental e biológica através de uma  
1577 PERMDISP aplicada com a função ‘betadisper’ do pacote ‘vegan’ (Oksanen et al., 2022). Tanto na  
1578 PERMANOVA como na PERMDISP a matriz de distância utilizada foi a mesma da PCoA.

1579 Para obtenção de nossas matrizes de beta diversidade e seus componentes aplicamos o método  
 1580 SDR-simplex (Podani & Schmera, 2011) considerando todos os táxons de Odonata e separadamente  
 1581 entre as subordens (Anisoptera e Zygoptera) em virtude de suas exigências ecofisiológicas que podem  
 1582 afetar as contribuições das variáveis que o estudo se propõe a avaliar. Esse método permite particionar  
 1583 a diversidade total em componentes de substituição e diferença em riqueza (Cardoso et al., 2014;  
 1584 Podani & Schmera, 2011; Schmera et al., 2020), em multi-sítios com a função ‘beta.multi’ e par-a-  
 1585 par (variáveis respostas) utilizando a função ‘beta’, ambas do pacote ‘BAT’ (Cardoso et al., 2018).  
 1586 Utilizamos o índice de dissimilaridade de Sorensen.

1587 Utilizamos a partição da variância pela Análise de Redundância parcial baseada em distância  
 1588 –dbRDAp para avaliar a contribuição relativa das variáveis ambientais, intermitência e dos autove-  
 1589 tores espaciais. Todas as variáveis foram selecionadas através de uma seleção forward com 9.999  
 1590 permutações e o critério de dupla parada (Blanchet et al., 2008), utilizando a função ‘forward.sel’ do  
 1591 pacote ‘adespatial’ (Dray et al., 2018). As variáveis para partição da variância da diferença de riqueza  
 1592 de Odonata foram selecionadas pela função ‘ordiR2step’ do pacote ‘vegan’ (Oksanen et al., 2022).  
 1593 As partições de variâncias foram realizadas utilizando a função ‘varpart’ do pacote ‘vegan’ (Oksanen  
 1594 et al., 2022). A significância das frações foi testada por ANOVA com 9.999 permutações e todas as  
 1595 análises estatísticas foram realizadas na versão 4.3.1 do software R (R. C. Team, 2024).

#### 1596 4.4 Resultados

1597 A PCA conduzida com as variáveis ambientais explicou 51.79% da variação do gradiente  
 1598 em seus dois primeiros eixos. O gradiente ambiental local foi influenciado principalmente por  
 1599 condutividade elétrica, pH e temperatura da água associados positivamente ao primeiro eixo da PCA.  
 1600 O HII e a cobertura de dossel foram associados negativamente ao primeiro eixo da PCA. O pH e o  
 1601 oxigênio dissolvido contribuíram positivamente e a temperatura da água, condutividade, HII e cobertura  
 1602 de dossel contribuíram negativamente ao segundo eixo da PCA (Figura 10 A; Tabela S17). O gradiente  
 1603 foi similar entre riachos perenes e intermitentes (PERMANOVA: pseudo- $R^2 = 0,033$ ;  $F = 1,548$ ;  $p =$   
 1604  $0,143$ ), assim como, a variância nesse gradiente (PERMDISP:  $F = 1,894$ ;  $p = 0,174$ ).

1605 Coletamos um total de 1.507 espécimes de Odonata distribuídos em 67 espécies, sendo 41  
 1606 espécies da subordem Anisoptera ( $n = 595$  indivíduos) e 26 espécies da subordem Zygoptera ( $n = 912$ ).  
 1607 Ao retirar as 21 espécies raras, a comunidade ficou representada por 1.474 espécimes de Odonata  
 1608 distribuídas em 46 espécies, sendo 24 espécies da subordem Anisoptera ( $n = 568$ ) e 22 espécies  
 1609 da subordem Zygoptera ( $n = 906$ ). A completude da nossa amostragem variou de 70.33% a 100%,  
 1610 indicando uma boa representatividade da diversidade local (Tabela S13, Tabela S14).

1611 A PCoA explicou em seus dois primeiros eixos 39,7% da variação da composição. As  
 1612 composições foram dissimilares entre riachos perenes e intermitentes (PERMANOVA: pseudo- $R^2 =$   
 1613  $0,091$ ;  $F = 4,518$ ;  $p < 0,005$ ), mas a heterogeneidade da composição foi similar entre os tipos de  
 1614 ambientes (PERMDISP:  $F = 0,101$ ;  $p = 0,751$ ) (Figura 10 C; Tabela S15). Riachos perenes e inter-  
 1615 mitentes compartilharam 35 espécies, *Argia reclusa*, *Hetaerina sanguinea*, *Epipleoneura metallica*,  
 1616 *Erythrodiplax basalis* e *Orthemis discolor* foram as espécies mais frequentes. Os riachos perenes  
 1617 apresentaram 10 espécies exclusivas, sendo quatro de Anisoptera (*Erythemis plebeja*, *Macrothemis*  
 1618 *hemichlora*, *Micrathyria arthemis*, *Orthemis biolleyi*) e seis de Zygoptera (*Argia hasemani*, *Argia*  
 1619 *lilacina*, *Epipleoneura westfalli*, *Hetaerina dudati*, *Hetaerina curvicauda*, *Hetaerina auripennis*). Os  
 1620 riachos intermitentes apresentaram uma espécie exclusiva de Zygoptera (*Acanthagrion cf. temporale*).

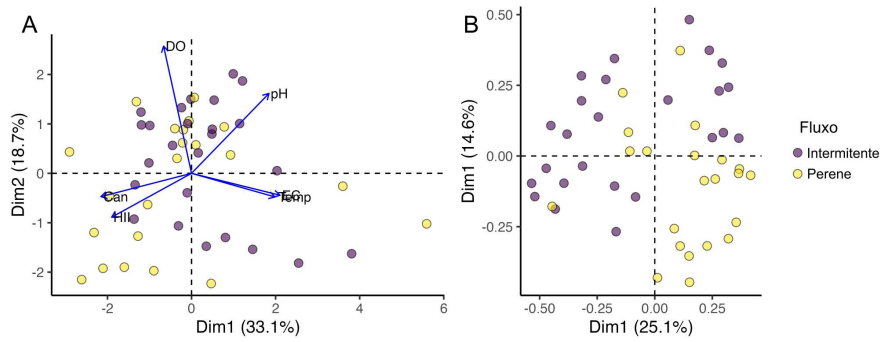


Figura 10: Ordenação dos riachos amostrados nas bacias dos rios Itapecuru e Parnaíba, MA, Brasil. A) Análise de componentes principais apresentando o gradiente de acordo com variáveis ambientais locais entre riachos perenes e intermitentes; B) Análise de coordenadas principais indicando diferenças na distribuição das espécies de Odonata entre riachos perenes e intermitentes.

1621 Ao comparar a diversidade  $\beta$  total e seus componentes de substituição e diferença em riqueza  
 1622 entre os táxons observamos padrão mais similar entre a Ordem Odonata (DB= 0,773; substituição  
 1623 (subs.) e diferença em riqueza (dif.) representam aproximadamente 72% e 28% da diversidade  $\beta$ ,  
 1624 respectivamente) e subordem Zygoptera (DB= 0,753; subs. 61% e dif. 38%), cujas contribuições da  
 1625 substituição de espécies foram maiores do que as da diferença em riqueza. Esse padrão foi menos  
 1626 destacado para a subordem Anisoptera (DB= 0,831; subs. 53% e dif. 47%) as contribuições de seus  
 1627 componentes foram proporcionalmente iguais (Figura 11).

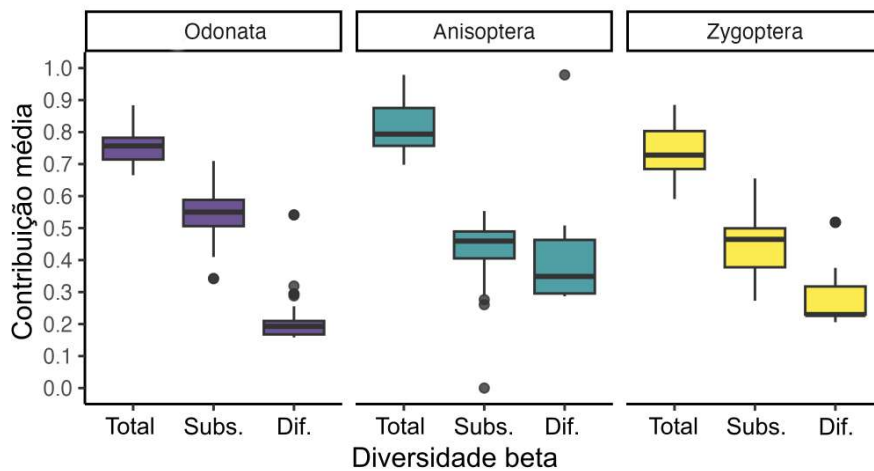


Figura 11: Variação dos valores da diversidade  $\beta$  e de seus componentes substituição e diferença em riqueza quantificadas par-a-par para ordem Odonata e suas subordens em riachos nas bacias dos rios Itapecuru-MA e Parnaíba-PI, Brasil. A linha horizontal espessa indica a mediana, a caixa indica o intervalo interquartil (IIQ), as barras de erro verticais indicam valores  $1,5 \times$  o IIQ e os círculos indicam observações mais extremas que esse limiar

1628 As contribuições puras das variáveis ambientais locais variaram de 0 a 14% e foram res-  
 1629 ponsáveis pelas maiores frações de variação explicada diversidade  $\beta$  total de Zygoptera, substituição  
 1630 de espécies de Odonata e Zygoptera e diferença de riqueza de Anisoptera (Figura 12 C, D, F e H). As  
 1631 varáveis espaciais puras variaram de 0% a 12% e explicaram melhor a variação da diversidade  $\beta$  total  
 1632 de Anisoptera, substituição de espécies de Anisoptera e diferença de riqueza de Odonata (Figura 12 B,  
 1633 E e G). Enquanto, o *proxy* de intermitência pura variou de 0 a 2% que não contribuiu significativamente  
 1634 para nenhum dos componentes. A contribuição de variáveis ambientais locais e espaciais foi similar

1635 para diversidade  $\beta$  total de Odonata (Figura 12 A). Nenhuma das variáveis puras foi significativa para  
 1636 diferença de espécies de Zygoptera (Figura 12 I). Os efeitos compartilhados variaram de 0% a 15%  
 1637 apresentando uma importante contribuição para a diversidade  $\beta$  e seus diferentes componentes tanto  
 1638 na ordem Odonata quanto em suas subordens.

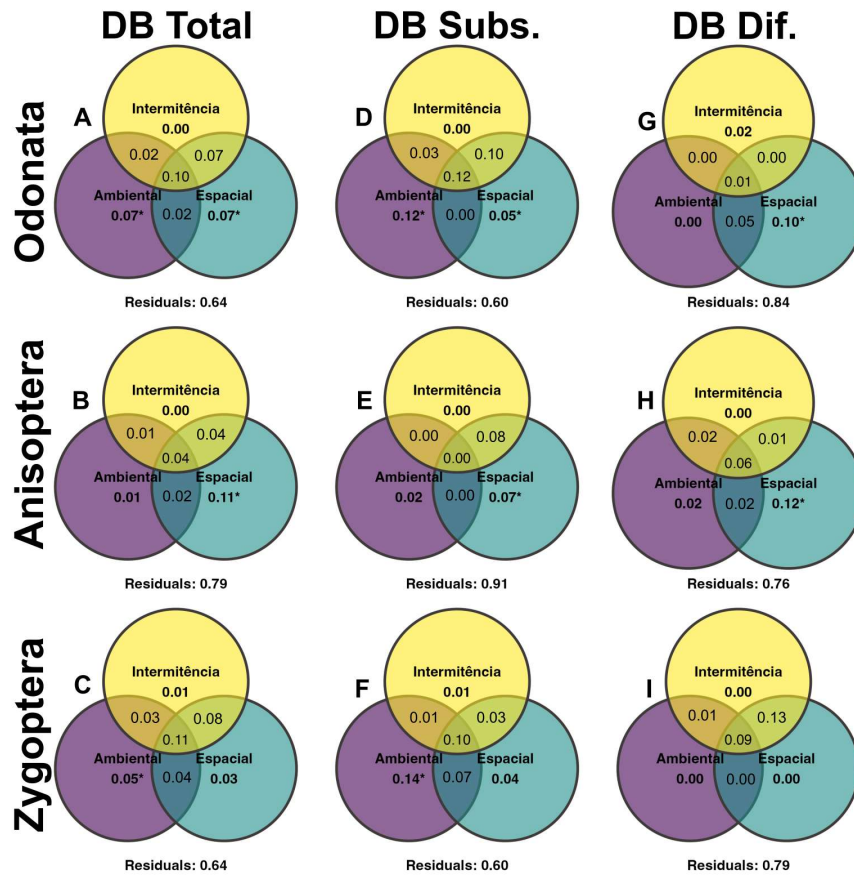


Figura 12: Diagramas de Venn baseados em particionamento da variância mostrando a variação da diversidade  $\beta$  explicadas por efeitos únicos e conjuntos de variáveis locais e espaciais. A variação explicada é baseada no  $R^2$  ajustado (\* $p < 0,05$ ). Os resultados indicados por 0,00 correspondem a frações negativas. Local = variáveis ambientais locais; Espacial= variáveis espaciais dbMEM; DB total= diversidade  $\beta$  total; DB subs.= substituição; DB dif.= diferença em riqueza

1639 Quando avaliamos as relações de cada variável dentro dos conjuntos de variáveis preditoras  
 1640 observamos que temperatura, pH, oxigênio dissolvido e cobertura de dossel foram as variáveis  
 1641 ambientais locais que explicaram a variação da diversidade  $\beta$  e seus componentes. Quanto ao *proxy*  
 1642 para intermitência nenhuma das variáveis foi significativa. Somente os preditores espaciais de ampla  
 1643 escala (dbMEM1 e dbMEM2) explicaram significativamente a variação da diversidade beta e seus  
 1644 componentes (Tabela 6). O pH, o dbMEM1 e dbMEM2 explicaram a variação da DB Total para  
 1645 Odonata, enquanto, a variação da DB Total de Anisoptera foi explicada pelos dbMEM1 e dbMEM2, o  
 1646 pH e a temperatura explicaram o DB total de Zygoptera. O pH, a cobertura de dossel e o dbMEM1  
 1647 explicaram a DB de substituição de Odonata, a DB subs. de Anisoptera foi explicada pelo dbMEM1 e  
 1648 para a temperatura e o pH explicou a DB subs. de Zygoptera. Para Odonata, a variação do DB dif.  
 1649 foi pela dbMEM2, a variação do DB dif. de Anisoptera foi explicada por oxigênio dissolvido e o  
 1650 dbMEM2, por fim, a variação do DB dif. de Zygoptera não foi explicada pelas variáveis puras (Tabela  
 1651 S18, Tabela S19, Tabela S20).

Tabela 6: Termos do teste de permutação da dbRDA parcial entre as variáveis ambientais locais, proxies para intermitência e variáveis espaciais –dbMEM e a diversidade  $\beta$  e seus componentes das comunidades de Odonata, Anisoptera e Zygoptera.

Odonata				Anisoptera				Zygoptera			
Variables	F	p		Variables	F	p		Variables	F	p	
pH	3,323	<0,001*	Dossel		-	-			-	-	
Temperature	2,553	0,006*	-		-	-		pH	2,341	0,042*	
Dossel	-	-	-		-	-		Temperature	2,566	0,031*	
PCA1	-	-	PCA1		-	-		PCA1	-	-	
PCA2	-	-	PCA2		-	-		PCA2	-	-	
dbMEM1	3,122	0,001*	dbMEM1	3,484	<0,001*			dbMEM1	-	-	
dbMEM2	3,567	<0,001*	dbMEM2	3,884	<0,001*			dbMEM2	-	-	
-	-	-	dbMEM3	-	-	-		-	-	-	
Dossel	2,902	0,018*	Dossel		-	-		Dossel	-	-	
pH	4,748	<0,001*	Profundidade		-	-		Temperature	6,62	<0,001*	
Temperature	3,714	<0,002*	-		-	-		pH	3,701	0,026*	
PCA1	-	-	PCA1		-	-		PCA1	-	-	
PCA2	-	-	PCA2		-	-		PCA2	-	-	
dbMEM1	4,961	<0,001*	dbMEM1	3,977	0,005*			dbMEM1	-	-	
dbMEM2	-	-	dbMEM2		-	-		dbMEM2	-	-	
dbMEM4	-	-	-		-	-		-	-	-	
Profundidade	-	-	Dossel		-	-		Dossel	-	-	
pH	-	-	-		-	-		-	-	-	
Largura	-	-	-		-	-		PCA1	-	-	
PCA1	-	-	PCA2		-	-		PCA2	-	-	
dbMEM2	4,841	0,022*	dbMEM1		-	-		dbMEM1	-	-	
dbMEM4	-	-	dbMEM2	8,193	0,001*			-	-	-	

## 1652 4.5 Discussão

1653 Em nosso estudo, as assembleias apresentam alta dissimilaridade, sendo o componente de  
1654 substituição de espécies o principal modelo para a estruturação da ordem Odonata, da subordem  
1655 Zygoptera e da subordem Anisoptera, cuja contribuição da substituição de espécies é menos destacada  
1656 em relação à diferença de riqueza. Esse padrão de resposta em Odonata e Zygoptera é influenciado  
1657 sobretudo pelas variáveis ambientais locais, uma vez que para Anisoptera as variáveis espaciais amplas  
1658 são os principais preditores. A diferença de riqueza de Odonata e de Anisoptera tem como principais  
1659 preditores as variáveis espaciais amplas, processos de seleção de para Zygoptera, nenhuma das  
1660 variáveis puras foi explicativa espécies. Também ressaltamos que a estruturação espacial do ambiente e  
1661 da intermitência tem destaque na montagem das comunidades de Odonata e de suas subordens. Isso  
1662 sugere que processos estocásticos são muito relevantes para os padrões metacomunitários observados.  
1663 Portanto, nossa primeira hipótese foi corroborada, enquanto nossa segunda hipótese foi corroborada  
1664 apenas parcialmente.

1665 A maior dissimilaridade entre as assembleias de Odonata é explicada tanto por aspectos  
1666 ambientais quanto espaciais, mas as contribuições relativas entre aspectos ambientais e espaciais  
1667 mudam de acordo com a subordem. Para Anisoptera a montagem da comunidade é explicada pelas  
1668 escalas espaciais amplas, assim, a limitação a dispersão entre as espécies de Anisoptera determina  
1669 que, à medida que aumenta a distância entre os riachos, ocorra o incremento da diversidade  $\beta$  (Juen &  
1670 Marco, 2011). Enquanto, para Zygoptera o ambiente é o principal preditor da estruturação das suas  
1671 comunidades, parece que em razão de sua menor capacidade de dispersão esses táxons estejam mais  
1672 sujeitos a processos de classificação de espécies pelos gradientes ambientais (Oliveira-Junior & Juen,  
1673 2019). E em escala espacial ampla pode ocorrer uma maior heterogeneidade dos gradientes ambientais  
1674 climáticos e da paisagem (Alves-Martins et al., 2019).

1675 Os processos de classificação de espécies baseados exclusivamente no nicho, em geral, foram  
1676 mais importantes para explicar os componentes da diversidade de Odonata e de Zygoptera, no entanto  
1677 não observamos filtragem ambiental no componente de substituição de Anisoptera. Isso pode estar  
1678 relacionado ao fato de nossa área de estudo apresentar um gradiente de intermitência, com muitos  
1679 desses riachos secando total ou parcialmente ao menos em um momento no ano. Isso sugere que  
1680 em riachos intermitentes de cabeceira a limitação na dispersão esteja entre os principais mecanismos  
1681 estruturadores das assembleias de Anisoptera (Datry et al., 2016b). Inclusive em casos de altas taxas  
1682 de dispersão, mais comum em Anisoptera, que possibilitem os efeitos de massa a filtragem ambiental  
1683 puramente local pode não ocorrer (Heino & Peckarsky, 2014). Muitos dos nossos pontos amostrais  
1684 são riachos de cabeceira, que no geral são mais isolados, por esta razão podem contribuir para uma  
1685 maior rotatividade espacial na composição de suas assembleias (Clarke et al., 2008). A substituição  
1686 de espécies de Zygoptera ocorreu principalmente por mecanismos de filtragem ambiental indicando  
1687 a importância dos gradientes ambientais como promotores de seus padrões comunitários. Isso seria  
1688 consistente com a observação de que esse táxon tem menor capacidade dispersiva, então, estaria mais  
1689 suscetível aos processos relacionados ao nicho (Alves-Martins et al., 2019).

1690 A diferença de riqueza foi predita por variáveis espaciais de ampla escala para Odonata e  
1691 Anisoptera, isso sugere que a capacidade de dispersão diferencial e o isolamento geográfico sejam  
1692 os possíveis mecanismos responsáveis pelos padrões observados (Nathan, 2013). E esses achados  
1693 são consistentes com outros estudos que indicam que uma maior extensão espacial implica em menor  
1694 quantidade de espécies capazes de se dispersar por toda a região do estudo (Grönroos et al., 2013;  
1695 Curry & Baird, 2015). Além disso, uma maior contribuição para a diferença de riqueza pode ocorrer  
1696 quando há subgrupos de espécies que ocorrem tanto em hidroperíodos curtos e longos (Pires et al.,  
1697 2019), um padrão observado para Anisoptera em nosso estudo. Para diferença de riqueza de Zygoptera  
1698 nenhuma variável pura foi explicativa, mas a estruturação das variáveis do estudo indica que processos  
1699 estocásticos, seja ambiental ou demográfica (Chang et al., 2023), são relevantes para estruturação das  
1700 comunidades de Zygoptera.

1701 Em todos os componentes e para todos os táxons, especialmente para diferença de riqueza de

1702 Zygoptera, houve contribuição substancial do ambiente e/ou intermitência espacialmente estruturados  
1703 indicando que a montagem das assembleias de Odonata tem contribuição de processos neutros (Diniz-  
1704 Filho et al., 2012). Como a intermitência pode atuar em forma de um gradiente de perturbação  
1705 muitas vezes majorado pela antropização da paisagem a dinâmica na metacomunidade pode ter maior  
1706 controle de processos neutros (Datry et al., 2016a, 2016b). Com a ação de processos fortemente  
1707 estocásticos como colonização casual, extinção aleatória e deriva ecológica importantes para os  
1708 padrões subjacentes de biodiversidade (Durães et al., 2016). Essa contribuição também indica como  
1709 o ambiente e a intermitência dos riachos é autocorrelacionado espacialmente, ou seja, locais mais  
1710 próximos tendem a ser mais similar ambientalmente e essa similaridade reduz em locais mais afastados,  
1711 assim a distribuição das assembleias estão associadas a distância geográfica (Peres-Neto, 2006).

1712 Não observamos diferenças nos gradientes ambientais em relação a intermitência, mas ao  
1713 longo de nossa área de amostragem esses gradientes tiveram uma grande contribuição da antropização  
1714 da paisagem, que reduzem a cobertura de dossel e a integridade de habitat na área de drenagem  
1715 dos riachos. A remoção da cobertura vegetal leva a um aumento na quantidade de luz e entrada  
1716 de sedimentos no leito do riacho que afetam as estruturas como largura e profundidade do canal  
1717 e as variáveis físico-químicas, inclusive contribuindo para a intermitência dos riachos (Calvão et  
1718 al., 2016; Carmo et al., 2023). Essas diferenças nos gradientes ambientais são importantes para  
1719 estruturação das comunidades de Odonata, pois mudanças na paisagem (locais mais fechados para mais  
1720 abertos) impactam sua composição em razão de suas características ecofisiológicas e comportamento  
1721 de oviposição (De Marco Júnior et al., 2015; Rodrigues et al., 2019; Dolný et al., 2021). É importante  
1722 destacar que para os indivíduos adultos a seleção de habitat que garanta maiores taxas de sobrevivência  
1723 larval pode ser fator crucial para a influência de variáveis estruturais e físico-químicas determinem sua  
1724 composição (Corbet, 1980; L. F. R. Silva et al., 2021).

1725 A substituição de espécies de Odonata foi influenciada pelo aumento da cobertura de dossel,  
1726 a cobertura de dossel tem sido considerado umas das características físicas do habitat que tem bastante  
1727 contribuição para a distribuição de Odonata (Mendes et al., 2019; Oliveira-Junior & Juen, 2019). Pois  
1728 considerando a termorregulação seleciona positivamente a maioria dos Zygoptera que tendem a ser  
1729 conformadores termais, e negativamente os Anisoptera por serem heliotemicos (De Marco Júnior et  
1730 al., 2015). O aumento da temperatura da água também impactou a composição de Odonata e a de  
1731 Zygoptera, com contribuição da substituição de espécies ao longo desse gradiente. Ou seja, o aumento  
1732 na temperatura da água leva a substituição de espécies de Zygoptera relacionadas a maior cobertura de  
1733 dossel, por espécies mais adaptadas a maiores temperaturas. Essa relação é esperada pois a cobertura  
1734 do dossel sobre habitats aquáticos pode diminuir a disponibilidade de luz e a temperatura da água  
1735 (French & McCauley, 2018). Esse fator é importante filtro ambiental em Zygoptera, pois sua respiração  
1736 por lamela caudal depende de maiores concentrações de oxigênio (Ramírez, 2010; Oliveira-Junior &  
1737 Juen, 2019; L. F. R. Silva et al., 2021).

1738 As águas mais ácidas, mais relacionadas a maior cobertura de dossel, contribuíram para a  
1739 maior beta diversidade das assembleias de nosso estudo, à medida que a água vai se tornando neutra a  
1740 alcalina as espécies adaptadas a maior acidez vão sendo substituídas por espécies mais tolerantes a  
1741 mudanças no gradiente de pH. Isso está relacionado à adaptação das espécies que podem ter melhores  
1742 respostas fisiológicas em termos da capacidade respiratória e de osmorregulação mediante a variação  
1743 do pH (Cooper, 1994; Matthews, 2017), como é o caso das larvas de Acanthagrion que são bastante  
1744 tolerantes a mudanças no pH (Fulan et al., 2011).

1745 Nossos resultados sugerem que um gradiente de variáveis ambientais e intermitência es-  
1746 pacialmente estruturada são fundamentais para a diversidade  $\beta$  dos táxons Odonata, Anisoptera e  
1747 de Zygoptera, ou seja, a estruturação dessa metacomunidade ocorre. Para o táxon Anisoptera a  
1748 estruturação ocorre por processos de filtragem ambiental e limitação de dispersão, o componente de  
1749 substituição é mediado pela intermitência estruturada espacialmente e por limitação da dispersão. Já  
1750 o componente de diferença de riqueza para esse táxon parece ser determinado principalmente pela  
1751 limitação de dispersão. Enquanto, para o táxon Zygoptera, a estruturação ocorre principalmente



1752 por filtragem ambiental, com o componente de substituição sendo explicado principalmente pelo  
 1753 ambiente local e o gradiente de intermitência espacialmente estruturados e a diferença de riqueza pela  
 1754 intermitência e ambiente local. Além disso, ressaltamos que riachos com hidroperíodos mais curtos,  
 1755 no geral, apresentam menor riqueza de espécies do que riachos com hidroperíodos mais longo com  
 1756 suas espécies sendo subconjuntos de riachos mais ricos taxonomicamente.

## 1757 4.6 Agradecimentos

1758 Agradecemos a Fundação de Amparo à Pesquisa e ao Desenvolvimento Tecnológico do  
 1759 Maranhão - FAPEMA pela concessão de bolsa de doutorado da DSV (Processo DB-02551/23). LJ  
 1760 (304710/2019–9) e bolsa de produtividade do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e  
 1761 Tecnológico (CNPq). E ao professor Dr. Diogo Vilela pela confirmação das espécies de nosso estudo.

## 1762 Referências

- 1763 Alves, V. E. L. (2003). As bases históricas da formação territorial piauiense. *Geosul, Florianópolis*,  
 1764 *18*, 55-76.
- 1765 Alves-Martins, F., Brasil, L. S., Juen, L., Jr, P. D. M., Stropp, J., & Hortal, J. (2019). Metacommunity  
 1766 patterns of amazonian odonata: the role of environmental gradients and major rivers. *PeerJ*, *7*,  
 1767 e6472.
- 1768 Amatulli, G., Domisch, S., Tuanmu, M.-N., Parmentier, B., Ranipeta, A., Malczyk, J., & Jetz, W.  
 1769 (2018). A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity  
 1770 modeling. *Scientific Data*, *5*, 180040. doi: 10.1038/sdata.2018.40
- 1771 Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., ... Swenson,  
 1772 N. G. (2011, 1). Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing  
 1773 ecologist. *Ecology Letters*, *14*, 19-28. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x
- 1774 Barreto, H. N., Parise, C. K., & de Almeida, E. B. (2019). The cocais forest landscape. In A. A. R. Sal-  
 1775 gado, L. J. C. Santos, & J. C. Paisani (Eds.), (p. 151-167). Springer International Publishing.  
 1776 doi: 10.1007/978-3-030-04333-9\_8
- 1777 Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008, 9). Forward selection of explanatory variables.  
 1778 *Ecology*, *89*, 2623-2632. doi: 10.1890/07-0986.1
- 1779 Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). Spatial analysis of ecological data. In D. Borcard,  
 1780 F. Gillet, & P. Legendre (Eds.), (p. 299-367). Springer International Publishing. doi: 10.1007/  
 1781 978-3-319-71404-2\_7
- 1782 Borcard, D., & Legendre, P. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of  
 1783 principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, *153*, 51-68. doi: 10.1016/  
 1784 S0304-3800(01)00501-4
- 1785 Brasil, L. S., Luiza-Andrade, A., Calvão, L. B., Dias-Silva, K., Faria, A. P. J., Shimano, Y., ... Juen, L.  
 1786 (2020). Aquatic insects and their environmental predictors: a scientometric study focused on  
 1787 environmental monitoring in lotic environmental. *Environmental Monitoring and Assessment*,  
 1788 *192*, 194. doi: 10.1007/s10661-020-8147-z
- 1789 Brasil, L. S., Vieira, T. B., Andrade, A. F. A., Bastos, R. C., de Assis Montag, L. F., & Juen, L. (2020).  
 1790 The importance of common and the irrelevance of rare species for partition the variation of  
 1791 community matrix: implications for sampling and conservation. *Scientific Reports*, *10*, 19777.  
 1792 doi: 10.1038/s41598-020-76833-5
- 1793 Bried, J. T., Alves-Martins, F., Brasil, L. S., & McCauley, S. J. (2023). Metacommunity concepts,  
 1794 approaches, and directions with odonata. In (p. 233-246). Oxford University Press.
- 1795 Calvão, L. B., Nogueira, D. S., de Assis Montag, L. F., Lopes, M. A., & Juen, L. (2016). Are  
 1796 odonata communities impacted by conventional or reduced impact logging? *Forest Ecology and*  
 1797 *Management*, *382*, 143-150. doi: 10.1016/j.foreco.2016.10.013

- 1798 Cardoso, P., Rigal, F., Carvalho, J. C., & Cardoso, M. P. (2018). Package 'bat'. *Biodiversity Assessment*  
1799 *Tools. Version, 1*.
- 1800 Cardoso, P., Rigal, F., Carvalho, J. C., Fortelius, M., Borges, P. A. V., Podani, J., & Schmera, D. (2014,  
1801 4). Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness  
1802 difference components. *Journal of Biogeography*, *41*, 749-761. doi: 10.1111/jbi.12239
- 1803 Carmo, R. S., Fares, A. L. B. L., Pereira, G. F. M., & Michelan, T. S. (2023). Does the structure of  
1804 riparian vegetation affect the diversity of macrophytes in eastern amazonian streams? *Biologia*,  
1805 *78*, 79-89. doi: 10.1007/s11756-022-01181-w
- 1806 Castro, D. M. P., da Silva, P. G., Solar, R., & Callisto, M. (2020). Unveiling patterns of taxonomic  
1807 and functional diversities of stream insects across four spatial scales in the neotropical savanna.  
1808 *Ecological Indicators*, *118*, 106769. doi: 10.1016/j.ecolind.2020.106769
- 1809 Chang, F.-H., Yang, J. W., Liu, A. C.-H., Lu, H.-P., Gong, G.-C., Shiah, F.-K., & hao Hsieh, C. (2023).  
1810 Deterministic assembly processes strengthen the effects of beta-diversity on community biomass  
1811 of marine bacterioplankton. *Msystems*, *8*, e00970-22.
- 1812 Chao, A., & Jost, L. (2012, 12). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples  
1813 by completeness rather than size. *Ecology*, *93*, 2533-2547. doi: 10.1890/11-1952.1
- 1814 Chase, J. M., Jeliaskov, A., Ladouceur, E., & Viana, D. S. (2020, 6). Biodiversity conservation through  
1815 the lens of metacommunity ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1469*, 86-104.  
1816 doi: 10.1111/nyas.14378
- 1817 Clarke, A., Nally, R. M., Bond, N., & Lake, P. S. (2008). Macroinvertebrate diversity in headwater  
1818 streams: a review. *Freshwater biology*, *53*, 1707-1721.
- 1819 Cooper, P. D. (1994). Mechanisms of hemolymph acid-base regulation in aquatic insects. *Physiological*  
1820 *Zoology*, *67*, 29-53.
- 1821 Corbet, P. S. (1980). Biology of odonata. *Annual review of entomology*, *25*, 189-217.
- 1822 Correia-Filho, F. L., Érico Rodrigues Gomes, Nunes, O. O., & Lopes-Filho, J. B. (2011). *Projeto*  
1823 *cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea: estado do maranhão: relatório*  
1824 *diagnóstico do município de açailândia*. CPRM.
- 1825 Curry, C. J., & Baird, D. J. (2015, 10). Habitat type and dispersal ability influence spatial structuring  
1826 of larval odonata and trichoptera assemblages. *Freshwater Biology*, *60*, 2142-2155. doi:  
1827 10.1111/fwb.12640
- 1828 Datry, T., Bonada, N., & Heino, J. (2016a). Towards understanding the organisation of metacommuni-  
1829 ties in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, *125*, 149-159.
- 1830 Datry, T., Bonada, N., & Heino, J. (2016b, 2). Towards understanding the organisation of metacommuni-  
1831 ties in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, *125*, 149-159. doi: 10.1111/oik.02922
- 1832 Datry, T., Boulton, A. J., Bonada, N., Fritz, K., Leigh, C., Sauquet, E., ... Dahm, C. N. (2018, 1).  
1833 Flow intermittence and ecosystem services in rivers of the anthropocene. *Journal of Applied*  
1834 *Ecology*, *55*, 353-364. doi: 10.1111/1365-2664.12941
- 1835 de Araújo, M. L. S., Sano, E. E., Bolfe, É. L., Santos, J. R. N., dos Santos, J. S., & Silva, F. B. (2019).  
1836 Spatiotemporal dynamics of soybean crop in the matopiba region, brazil (1990–2015). *Land*  
1837 *Use Policy*, *80*, 57-67. doi: 10.1016/j.landusepol.2018.09.040
- 1838 De Marco Júnior, P., Batista, J. D., & Cabette, H. S. R. (2015). Community assembly of adult  
1839 odonates in tropical streams: An ecophysiological hypothesis. *PLoS ONE*, *10*, e0123023. doi:  
1840 10.1371/journal.pone.0123023
- 1841 Diniz-Filho, J. A. F., Siqueira, T., Padial, A. A., Rangel, T. F., Landeiro, V. L., & Bini, L. M. (2012,  
1842 2). Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche  
1843 processes in metacommunities. *Oikos*, *121*, 201-210. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19563.x
- 1844 Dolný, A., Harabiš, F., & Mižičová, H. (2014, 7). Home range, movement, and distribution patterns of  
1845 the threatened dragonfly sympetrum depressiusculum (odonata: Libellulidae): A thousand times  
1846 greater territory to protect? *PLOS ONE*, *9*, e100408-.
- 1847 Dolný, A., Ožana, S., Burda, M., & Harabiš, F. (2021). Effects of landscape patterns and their changes

- 1848 to species richness, species composition, and the conservation value of odonates (insecta).  
1849 *Insects*, 12, 478.
- 1850 Dray, S., Blanchet, G., Borcard, D., Guenard, G., Jombart, T., Larocque, G., ... Dray, M. S. (2018).  
1851 Package ‘adespatial’. *R package*, 2018, 3-8.
- 1852 Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P. R. (2006). Spatial modelling: a comprehensive framework  
1853 for principal coordinate analysis of neighbour matrices (pcnm). *Ecological Modelling*, 196,  
1854 483-493. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015
- 1855 Dray, S., Péliissier, R., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P. R., ... Wagner, H. H.  
1856 (2012, 8). Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological*  
1857 *Monographs*, 82, 257-275. doi: 10.1890/11-1183.1
- 1858 Durães, L., Roque, F. O., Siqueira, T., Santos, A. M., Borges, M. A., & Rezende, R. S. (2016).  
1859 Simulating the role of connectivity in shaping stream insect metacommunities under colonization  
1860 cycle dynamics. *Ecological Modelling*, 334, 19-26. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2016.04.020
- 1861 Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017, 10). Worldclim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for  
1862 global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302-4315. doi: 10.1002/joc.5086
- 1863 French, S. K., & McCauley, S. J. (2018). Canopy cover affects habitat selection by adult dragonflies.  
1864 *Hydrobiologia*, 818, 129-143. doi: 10.1007/s10750-018-3600-5
- 1865 French, S. K., & McCauley, S. J. (2019, 9). The movement responses of three libellulid dragonfly  
1866 species to open and closed landscape cover. *Insect Conservation and Diversity*, 12, 437-447.  
1867 doi: 10.1111/icad.12355
- 1868 Fulan, J. A., Henry, R., & Davanzo, R. C. S. (2011). Effects of daily changes in environmental factors  
1869 on the abundance and richness of odonata. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 23.
- 1870 Garrison, R. W., von Ellenrieder, N., & Louton, J. A. (2006). *Dragonfly genera of the new world: an*  
1871 *illustrated and annotated key to the anisoptera*. JHU Press.
- 1872 Garrison, R. W., von Ellenrieder, N., & Louton, J. A. (2010). *Damselfly genera of the new world*.  
1873 Johns Hopkins University Press.
- 1874 Grönroos, M., Heino, J., Siqueira, T., Landeiro, V. L., Kotanen, J., & Bini, L. M. (2013, 11).  
1875 Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and  
1876 regional environmental context. *Ecology and Evolution*, 3, 4473-4487. doi: 10.1002/ece3.834
- 1877 Hartig, F., & Hartig, M. F. (2022). Package ‘dharma’. *R Package*. Available online: <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA> (accessed on 5 September 2022).
- 1878 Heckman, C. W. (2006). *Encyclopedia of south american aquatic insects: Odonata - anisoptera:*  
1879 *Illustrated keys to known families, genera, and species in south america* (C. W. Heckman, Ed.).  
1880 Springer Netherlands. doi: 10.1007/978-1-4020-4802-5\_3
- 1881 Heino, J., Melo, A. S., & Bini, L. M. (2015, 2). Reconceptualising the beta diversity-environmental  
1882 heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, 60, 223-235. doi:  
1883 10.1111/fwb.12502
- 1884 Heino, J., Melo, A. S., Bini, L. M., Altermatt, F., Al-Shami, S. A., Angeler, D. G., ... Townsend, C. R.  
1885 (2015, 3). A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and  
1886 beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. *Ecology and Evolution*, 5,  
1887 1235-1248. doi: 10.1002/ece3.1439
- 1888 Heino, J., Nokela, T., Soininen, J., Tolkkinen, M., Virtanen, L., & Virtanen, R. (2015, 5). Elements  
1889 of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms.  
1890 *Freshwater Biology*, 60, 973-988. doi: 10.1111/fwb.12556
- 1891 Heino, J., & Peckarsky, B. L. (2014). Integrating behavioral, population and large-scale approaches  
1892 for understanding stream insect communities. *Current Opinion in Insect Science*, 2, 7-13. doi:  
1893 10.1016/j.cois.2014.06.002
- 1894 Hijmans, R. J., Bivand, R., Förner, K., Ooms, J., Pebesma, E., & Sumner, M. D. (2022). Package  
1895 ‘terra’. *Maintainer: Vienna, Austria*.
- 1896 Hofmann, G. S., Cardoso, M. F., Alves, R. J. V., Weber, E. J., Barbosa, A. A., de Toledo, P. M., ... de  
1897

- 1898 Oliveira, L. F. B. (2021, 9). The brazilian cerrado is becoming hotter and drier. *Global Change*  
 1899 *Biology*, 27, 4060-4073. doi: 10.1111/gcb.15712
- 1900 Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016, 12). inext: an r package for rarefaction and extrapolation  
 1901 of species diversity (hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1451-1456. doi:  
 1902 10.1111/2041-210X.12613
- 1903 Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2013). Habitat loss and fragmentation. In S. A. Levin (Ed.), (p. 50-58).  
 1904 Academic Press. doi: 10.1016/B978-0-12-384719-5.00399-3
- 1905 Johansson, F., Bini, L. M., Coiffard, P., Svanbäck, R., Wester, J., & Heino, J. (2019). Environmental  
 1906 variables drive differences in the beta diversity of dragonfly assemblages among urban stormwater  
 1907 ponds. *Ecological Indicators*, 106, 105529. doi: 10.1016/j.ecolind.2019.105529
- 1908 Juen, L., & Marco, P. D. (2011, 11). Odonate biodiversity in terra-firme forest streamlets in central  
 1909 amazonia: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents.  
 1910 *Insect Conservation and Diversity*, 4, 265-274. doi: 10.1111/j.1752-4598.2010.00130.x
- 1911 Kaiser, H. F. (1960). The application of electronic computers to factor analysis. *Educational and*  
 1912 *psychological measurement*, 20, 141-151.
- 1913 Kelly, B. T., & Bruckerhoff, L. A. (2024, 4). Dry, drier, driest: Differentiating flow patterns across a  
 1914 gradient of intermittency. *River Research and Applications*, n/a. doi: 10.1002/rra.4289
- 1915 Kietzka, G. J., Pryke, J. S., & Samways, M. J. (2018). Comparative effects of urban and agricultural  
 1916 land transformation on odonata assemblages in a biodiversity hotspot. *Basic and Applied*  
 1917 *Ecology*, 33, 89-98. doi: 10.1016/j.baae.2018.08.008
- 1918 Legendre, P., Borcard, D., & Peres-Neto, P. R. (2005, 2). Analyzing beta diversity: partitioning the  
 1919 spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75, 435-450. doi:  
 1920 10.1890/05-0549
- 1921 Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.
- 1922 Lencioni, F. A. A. (2005). *The damselflies of brazil: an illustrated guide—the non coenagrionidae*  
 1923 *families*. São Paulo, All Print Editora, 324p.
- 1924 Lencioni, F. A. A. (2006). *Damselflies of brazil: An illustrated guide. ii—coenagrionidae families*. São  
 1925 Paulo: All Print Editora.
- 1926 Ligeiro, R., Hughes, R. M., Kaufmann, P. R., Macedo, D. R., Firmiano, K. R., Ferreira, W. R., ...  
 1927 Callisto, M. (2013). Defining quantitative stream disturbance gradients and the additive role of  
 1928 habitat variation to explain macroinvertebrate taxa richness. *Ecological Indicators*, 25, 45-57.  
 1929 doi: 10.1016/j.ecolind.2012.09.004
- 1930 Lima, G. P., Peixoto Neto, C. A. A., Amaral, Y. T., & Siqueira, G. M. (2016). Biogeographical  
 1931 characterization of the maranhense eastern mesoregion (brazil). *J. Geospatial Model*, 1, 1-12.
- 1932 Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). Factominer: an r package for multivariate analysis. *Journal of*  
 1933 *statistical software*, 25, 1-18.
- 1934 MapBiomas, P. (2022). *Coleção 7 da série anual de mapas de cobertura e uso da terra do brasil*.
- 1935 Matthews, P. G. D. (2017). Acid-base regulation in insect haemolymph. *Acid-Base Balance and*  
 1936 *Nitrogen Excretion in Invertebrates: Mechanisms and Strategies in Various Invertebrate Groups*  
 1937 *with Considerations of Challenges Caused by Ocean Acidification*, 219-238.
- 1938 Mendes, T. P., Benone, N. L., & Juen, L. (2019, 9). To what extent can oil palm plantations in the  
 1939 amazon support assemblages of odonata larvae? *Insect Conservation and Diversity*, 12, 448-458.  
 1940 doi: 10.1111/icad.12357
- 1941 Mendes, T. P., de Assis Montag, L. F., Alvarado, S. T., & Juen, L. (2021). Assessing habitat  
 1942 quality on alpha and beta diversity of odonata larvae (insect) in logging areas in amazon forest.  
 1943 *Hydrobiologia*, 848(5), 1147-1161.
- 1944 Nathan, R. (2013). Dispersal biogeography. In (p. 539-561). Elsevier Inc.
- 1945 Nessimian, J. L., Venticinque, E. M., Zuanon, J., Marco, P. D., Gordo, M., Fidelis, L., ... Juen, L.  
 1946 (2008). Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in central amazonian streams.  
 1947 *Hydrobiologia*, 614, 117-131. doi: 10.1007/s10750-008-9441-x

- 1948 Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., ... Szoecs,  
1949 E. (2022). *Vegan: community ecology package, 2.6-2. Vienna (Austria): R Foundation for*  
1950 *Statistical Computing*.
- 1951 Oliveira, T. J. A., Dorner, S. H., & Rodrigues, W. (2020). Farming and land use changes in cerrado  
1952 biome: the case of east maranhão–brazil (1985/2018). *COLÓQUIO-Revista do Desenvolvimento*  
1953 *Regional, 17*, 130-146.
- 1954 Oliveira-Junior, J., & Juen, L. (2019). The zygoptera/anisoptera ratio (insecta: Odonata): a new tool  
1955 for habitat alterations assessment in amazonian streams. *Neotropical entomology, 48*, 552–560.
- 1956 Paiva, C. K. S., Faria, A. P. J., Calvão, L. B., & Juen, L. (2021). The anthropic gradient determines the  
1957 taxonomic diversity of aquatic insects in amazonian streams. *Hydrobiologia, 848*, 1073-1085.  
1958 doi: 10.1007/s10750-021-04515-y
- 1959 Paradis, E., Blomberg, S., Bolker, B., Brown, J., Claude, J., Cuong, H. S., ... Didier, G. (2019).  
1960 Package ‘ape’. *Analyses of phylogenetics and evolution, version, 2*, 47.
- 1961 Patrignani, A., & Ochsner, T. E. (2015, 11). Canopeo: A powerful new tool for measuring fractional  
1962 green canopy cover. *Agronomy Journal, 107*, 2312-2320. doi: 10.2134/agronj15.0150
- 1963 Peres-Neto, P. R. (2006). A unified strategy for estimating and controlling spatial, temporal and  
1964 phylogenetic autocorrelation in ecological models. *Oecologia Brasiliensis, 10*, 7.
- 1965 Pires, M. M., Stenert, C., & Maltchik, L. (2019, 5). Effects of wetland hydroperiod length on  
1966 the functional structure of assemblages of odonata. *Austral Entomology, 58*, 354-360. doi:  
1967 10.1111/aen.12312
- 1968 Podani, J., & Schmera, D. (2011, 11). A new conceptual and methodological framework for  
1969 exploring and explaining pattern in presence – absence data. *Oikos, 120*, 1625-1638. doi:  
1970 10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x
- 1971 Ramírez, A. (2010). Capítulo 5: Odonata. *Revista de Biología tropical, 58*, 97-136.
- 1972 Reynolds, L. V., Shafroth, P. B., & Poff, N. L. (2015). Modeled intermittency risk for small streams in  
1973 the upper colorado river basin under climate change. *Journal of Hydrology, 523*, 768-780. doi:  
1974 10.1016/j.jhydrol.2015.02.025
- 1975 Rodrigues, M. E., Roque, F. D. O., Guillermo-Ferreira, R., Saito, V. S., & Samways, M. J. (2019,  
1976 5). Egg-laying traits reflect shifts in dragonfly assemblages in response to different amount of  
1977 tropical forest cover. *Insect Conservation and Diversity, 12*, 231-240. doi: 10.1111/icad.12319
- 1978 Schmera, D., Podani, J., & Legendre, P. (2020). What do beta diversity components reveal from  
1979 presence-absence community data? let us connect every indicator to an indicandum! *Ecological*  
1980 *Indicators, 117*, 106540. doi: 10.1016/j.ecolind.2020.106540
- 1981 Shepherd, M. J., Lindsey, L. E., & Lindsey, A. J. (2018, 1). Soybean canopy cover measured with  
1982 canopeo compared with light interception. *Agricultural & Environmental Letters, 3*, 180031.  
1983 doi: 10.2134/aenl2018.06.0031
- 1984 Silva, L. F., Castro, D. M., Juen, L., Callisto, M., Hughes, R. M., & Hermes, M. G. (2024). Ecological  
1985 thresholds of odonata larvae to anthropogenic disturbances in neotropical savanna headwater  
1986 streams. *Hydrobiologia, 851*(2), 313–326.
- 1987 Silva, L. F. R., Castro, D. M. P., Juen, L., Callisto, M., Hughes, R. M., & Hermes, M. G. (2021). A  
1988 matter of suborder: are zygoptera and anisoptera larvae influenced by riparian vegetation in  
1989 neotropical savanna streams? *Hydrobiologia, 848*, 4433-4443. doi: 10.1007/s10750-021-04642  
1990 -6
- 1991 Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., & Edwards, D. P. (2016). How should beta-diversity  
1992 inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology & Evolution, 31*, 67-80. doi: 10.1016/  
1993 j.tree.2015.11.005
- 1994 Strahler, A. N. (1957, 12). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Eos, Transactions*  
1995 *American Geophysical Union, 38*, 913-920. doi: 10.1029/TR038i006p00913
- 1996 Team, Q. D. (2018). *Geographic information system open source geospatial foundation project*.  
1997 Retrieved from <http://qgis.osgeo.org>

- 1998 Team, R. C. (2024). R: A language and environment for statistical computing; r core team: Vienna,  
1999 austria, 2022. Available online: [www.r-project.org](http://www.r-project.org) (accessed on 17 February 2024).
- 2000 USGS. (2023). National water information system data available on the world wide web. Retrieved  
2001 from <https://waterdata.usgs.gov/nwis/>
- 2002 Valente-Neto, F., da Silva, F. H., Covich, A. P., & de Oliveira Roque, F. (2020). Streams dry and  
2003 ecological uniqueness rise: environmental selection drives aquatic insect patterns in a stream  
2004 network prone to intermittence. *Hydrobiologia*, 847, 617-628. doi: 10.1007/s10750-019-04125  
2005 -9

## 2006 5 CONCLUSÃO GERAL

2007 Na primeira sessão, avaliamos a existência de padrão multimodal na distribuição de abundância  
2008 de espécies – DAE de Odonata e que modelo de distribuição melhor a descreve. Concluimos que  
2009 em nossa metacomunidade há um padrão multimodal de DAE, esse padrão deve está relacionado a  
2010 exigências ecofisiológicas dispares entre as subordens de Odonata. Observamos uma predominância  
2011 de espécies raras em detrimento de espécies comuns corroborando com uma DAE ajustada ao modelo  
2012 de distribuição multinomial de soma zero de metacomunidade que é estreitamente relacionado ao  
2013 modelo logsérie de Fisher. Dessa forma a dispersão deve ser principal processo de estruturação da  
2014 metacomunidade de Odonata em riachos altamente dinâmicos inseridos em mosaicos de usos no  
2015 Cerrado.

2016 Na segunda sessão, respondemos as seguintes questões: i) Quais variáveis ambientais, de  
2017 intermitência e espaciais e métricas comunitárias (riqueza e abundância das espécies), influenciam a  
2018 LCBD? ii) Como a posição de nicho e amplitude do nicho influenciam a ocupação regional e a SCBD?  
2019 Nossos resultados reforçam a existência de padrões previsíveis para diversidade  $\beta$  de metacomunidades  
2020 de Odonata. Pois observamos que gradientes ambientais locais, gradientes de intermitência, e gradiente  
2021 espaciais em escala regional e gradiente de riqueza taxonômica são importantes preditores para variação  
2022 da contribuição de locais para diversidade  $\beta$ . Diferente de outros estudos não observamos a posição  
2023 de nicho e amplitude do nicho como preditores da contribuição das espécies para a diversidade  $\beta$ .  
2024 Apesar disso, corroboramos que táxons mais abundantes, com ocupação regional moderada de sítios  
2025 são importantes para diversidade  $\beta$  em riachos com gradiente de intermitência, que estão associados a  
2026 áreas com maior intervenção antrópica na bacia de drenagem e menor riqueza de espécies.

2027 Na terceira sessão, avaliamos os efeitos ambientais, da intermitência e espaciais sobre a  
2028 diversidade  $\beta$  e de seus componentes de substituição de espécies e diferença em riqueza para a  
2029 estruturação das assembleias de Odonata e suas subordens nessa região. Nossos resultados sugerem  
2030 que um gradiente de variáveis ambientais e intermitência espacialmente estruturada são fundamentais  
2031 para a diversidade  $\beta$  dos táxons Odonata, Anisoptera e de Zygoptera, ou seja, a estruturação dessa  
2032 metacomunidade. Para o táxon Anisoptera a estruturação ocorre por processos de filtragem ambiental  
2033 e limitação de dispersão, o componente de substituição é mediado pela intermitência estruturada  
2034 espacialmente e por limitação da dispersão. Já o componente de diferença de riqueza para esse táxon  
2035 parece ser determinado principalmente pela limitação de dispersão. Enquanto, para o táxon Zygoptera  
2036 a estruturação ocorre principalmente por filtragem ambiental, com o componente de substituição  
2037 sendo explicado principalmente pelo ambiente local e o gradiente de intermitência espacialmente  
2038 estruturados e a diferença de riqueza pela intermitência e ambiente local. Além disso, ressaltamos  
2039 que riachos com hidroperíodos mais curtos, no geral, apresentam menor riqueza de espécies do que  
2040 riachos com hidroperíodos mais longo com suas espécies sendo subconjuntos de riachos mais ricos  
2041 taxonomicamente.

2042 No geral, concluímos que em escala regional o ambiente espacialmente estruturado, cuja  
2043 a heterogeneidade é impulsionada pela intermitência dos riachos é um preditor importante para a  
2044 diversidade de Odonata, a substituição de espécies é preponderante na estruturação da comunidade  
2045 com o espaço tendo maior importância relativa para a subordem Anisoptera, enquanto, o ambiente  
2046 tem destaque para a subordem Zygoptera. Espécies com menor posição de nicho apresentam maior  
2047 abundância local e ampla distribuição, contribuindo significativamente para as diferenças de abundância  
2048 entre os locais, determinadas pela variação nos gradientes ambientais e pelas restrições na dispersão.  
2049 Diante disso, destacamos que mudanças no uso do solo e no clima, ao alterarem a disponibilidade e a  
2050 qualidade dos habitats, podem impactar fortemente a biodiversidade e a estrutura das comunidades  
2051 aquáticas, especialmente em ambientes altamente dinâmicos, como os riachos do Cerrado.

## 2052 Referências

- 2053 Alonso, D., Ostling, A., & Etienne, R. S. (2008, 2). The implicit assumption of symmetry and the  
 2054 species abundance distribution. *Ecology Letters*, *11*, 93-105. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007  
 2055 .01127.x
- 2056 Antão, L. H., Magurran, A. E., & Dornelas, M. (2021). The shape of species abundance distributions  
 2057 across spatial scales. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *9*, 626730.
- 2058 Antão, L. H., Connolly, S. R., Magurran, A. E., Soares, A., & Dornelas, M. (2017, 2). Prevalence of  
 2059 multimodal species abundance distributions is linked to spatial and taxonomic breadth. *Global  
 2060 Ecology and Biogeography*, *26*, 203-215. doi: 10.1111/geb.12532
- 2061 Brasil, L. S., Vieira, T. B., de Oliveira-Junior, J. M. B., Dias-Silva, K., & Juen, L. (2017, 5). Elements  
 2062 of metacommunity structure in amazonian zygoptera among streams under different spatial scales  
 2063 and environmental conditions. *Ecology and Evolution*, *7*, 3190-3200. doi: 10.1002/ece3.2849
- 2064 Brejão, G. L., Leal, C. G., & Gerhard, P. (2021). A ecologia de peixes de riacho sob a perspectiva da  
 2065 ecologia de paisagens. *Oecologia Australis*, *25*(2), 493–493.
- 2066 Brown, J. H. (1984, 8). On the relationship between abundance and distribution of species. *The  
 2067 American Naturalist*, *124*, 255-279. (doi: 10.1086/284267) doi: 10.1086/284267
- 2068 Calvão, L. B., Brito, J. d. S., Ferreira, D., Cunha, E. J., Oliveira-Junior, J. M. B., & Juen, L. (2023).  
 2069 Effects of the loss of forest cover on odonate communities in eastern amazonia. *Journal of Insect  
 2070 Conservation*, *27*(2), 205–218.
- 2071 Carvalho, J. C., Cardoso, P., & Gomes, P. (2012, 7). Determining the relative roles of species  
 2072 replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global  
 2073 Ecology and Biogeography*, *21*, 760-771. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00694.x
- 2074 Caten, C. T., Holian, L. A., & Dallas, T. (2022, 6). Effects of occupancy estimation on abun-  
 2075 dance–occupancy relationships. *Biology Letters*, *18*, 20220137. (doi: 10.1098/rsbl.2022.0137)  
 2076 doi: 10.1098/rsbl.2022.0137
- 2077 Chaudhary, A., Pfister, S., & Hellweg, S. (2016). Spatially explicit analysis of biodiversity loss due  
 2078 to global agriculture, pasture and forest land use from a producer and consumer perspective.  
 2079 *Environmental science & technology*, *50*(7), 3928–3936.
- 2080 Corbet, P. S., & May, M. L. (2008). Fliers and perchers among odonata: dichotomy or multidimensional  
 2081 continuum? a provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology*, *11*(2), 155–171.
- 2082 Costigan, K. H., Jaeger, K. L., Goss, C. W., Fritz, K. M., & Goebel, P. C. (2016, 10). Understan-  
 2083 ding controls on flow permanence in intermittent rivers to aid ecological research: integrating  
 2084 meteorology, geology and land cover. *Ecohydrology*, *9*, 1141-1153. doi: 10.1002/eco.1712
- 2085 Dala-Corte, R. B., Melo, A. S., Siqueira, T., Bini, L. M., Martins, R. T., Cunico, A. M., ... others  
 2086 (2020). Thresholds of freshwater biodiversity in response to riparian vegetation loss in the  
 2087 neotropical region. *Journal of Applied Ecology*, *57*(7), 1391–1402.
- 2088 Datry, T., Bonada, N., & Heino, J. (2016). Towards understanding the organisation of metacommunities  
 2089 in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, *125*, 149-159.
- 2090 Datry, T., Melo, A. S., Moya, N., Zubieta, J., la Barra, E. D., & Oberdorff, T. (2016, 3). Metacommunity  
 2091 patterns across three neotropical catchments with varying environmental harshness. *Freshwater  
 2092 Biology*, *61*, 277-292. doi: doi.org/10.1111/fwb.12702
- 2093 de Araújo, M. L. S., Sano, E. E., Édson Luis Bolfe, Santos, J. R. N., dos Santos, J. S., & Silva, F. B.  
 2094 (2019). Spatiotemporal dynamics of soybean crop in the matopiba region, brazil (1990–2015).  
 2095 *Land Use Policy*, *80*, 57-67. doi: 10.1016/j.landusepol.2018.09.040
- 2096 De Marco Júnior, P., Batista, J. D., & Cabette, H. S. R. (2015). Community assembly of adult  
 2097 odonates in tropical streams: An ecophysiological hypothesis. *PLoS ONE*, *10*, e0123023. doi:  
 2098 10.1371/journal.pone.0123023
- 2099 Dias, L. C., Pimenta, F. M., Santos, A. B., Costa, M. H., & Ladle, R. J. (2016). Patterns of land  
 2100 use, extensification, and intensification of brazilian agriculture. *Global change biology*, *22*(8),



- 2887–2903.
- 2102 Díaz, D. M. V., Blundo, C., Cayola, L., Fuentes, A. F., Malizia, L. R., & Myers, J. A. (2020,  
2103 9). Untangling the importance of niche breadth and niche position as drivers of tree species  
2104 abundance and occupancy across biogeographic regions. *Global Ecology and Biogeography*, *29*,  
2105 1542-1553. doi: 10.1111/geb.13139
- 2106 Edwards, F. A., Edwards, D. P., Hamer, K. C., & Fayle, T. M. (2021). Tropical land-use change alters  
2107 trait-based community assembly rules for dung beetles and birds. *Oecologia*, *195*(3), 705–717.
- 2108 Engen, S., & Lande, R. (1996). Population dynamic models generating the lognormal species  
2109 abundance distribution. *Mathematical biosciences*, *132*(2), 169–183.
- 2110 Escher, F., & Wilkinson, J. (2019). A economia política do complexo soja-carne brasil-china. *Revista  
2111 de Economia e Sociologia Rural*, *57*(4), 656–678.
- 2112 Gaston, K. J., Blackburn, T. M., Greenwood, J. J. D., Gregory, R. D., Quinn, R. M., & Lawton, J. H.  
2113 (2000, 9). Abundance–occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, *37*, 39-59. doi:  
2114 10.1046/j.1365-2664.2000.00485.x
- 2115 Hanski, I., & Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain.  
2116 *Biological journal of the Linnean Society*, *42*(1-2), 3–16.
- 2117 Heino, J., & Grönroos, M. (2017). Exploring species and site contributions to beta diversity in stream  
2118 insect assemblages. *Oecologia*, *183*, 151-160. doi: 10.1007/s00442-016-3754-7
- 2119 Heino, J., Melo, A. S., & Bini, L. M. (2015, 2). Reconceptualising the beta diversity-environmental  
2120 heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, *60*, 223-235. doi:  
2121 10.1111/fwb.12502
- 2122 Heino, J., Melo, A. S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S., & Bini, L. M. (2015, 5). Metacommunity  
2123 organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects.  
2124 *Freshwater Biology*, *60*, 845-869. doi: 10.1111/fwb.12533
- 2125 Heino, J., Nokela, T., Soininen, J., Tolkkinen, M., Virtanen, L., & Virtanen, R. (2015, 5). Elements  
2126 of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms.  
2127 *Freshwater Biology*, *60*, 973-988. doi: 10.1111/fwb.12556
- 2128 Heinrich, B., & Casey, T. M. (1978). Heat transfer in dragonflies: ‘fliers’ and ‘perchers’. *Journal of  
2129 experimental Biology*, *74*(1), 17–36.
- 2130 Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton  
2131 University Press.
- 2132 Kietzka, G. J., Pryke, J. S., & Samways, M. J. (2018). Comparative effects of urban and agricultural  
2133 land transformation on odonata assemblages in a biodiversity hotspot. *Basic and Applied  
2134 Ecology*, *33*, 89-98. doi: 10.1016/j.baae.2018.08.008
- 2135 Legendre, P. (2014, 11). Interpreting the replacement and richness difference components of beta  
2136 diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *23*, 1324-1334. doi: 10.1111/geb.12207
- 2137 Legendre, P., & Cáceres, M. D. (2013, 8). Beta diversity as the variance of community data:  
2138 dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, *16*, 951-963. doi: 10.1111/ele.12141
- 2139 Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., . . . others  
2140 (2004, 7). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology.  
2141 *Ecology Letters*, *7*, 601-613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- 2142 Leprieur, F., Tedesco, P. A., Hugueny, B., Beauchard, O., Dürr, H. H., Brosse, S., & Oberdorff, T. (2011,  
2143 4). Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of  
2144 past climate changes. *Ecology Letters*, *14*, 325-334. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01589.x
- 2145 Magurran, A. E., & Henderson, P. A. (2003). Explaining the excess of rare species in natural species  
2146 abundance distributions. *Nature*, *422*, 714-716. doi: 10.1038/nature01547
- 2147 MapBiomass, P. (2024). *Rad2023: Relatório anual do desmatamento no brasil 2023*.
- 2148 Matthews, T. J., Borregaard, M. K., Gillespie, C. S., Rigal, F., Ugland, K. I., Krüger, R. F., . . . Whittaker,  
2149 R. J. (2019). Extension of the gambin model to multimodal species abundance distributions.  
2150 *Methods in Ecology and Evolution*, *10*(3), 432-437. doi: 10.1111/2041-210X.13122

- 2151 Matthews, T. J., & Whittaker, R. J. (2014). Fitting and comparing competing models of the species  
2152 abundance distribution: assessment and prospect. *Frontiers of Biogeography*, 6.
- 2153 May, M. L. (1979). Energy metabolism of dragonflies (odonata: Anisoptera) at rest and during  
2154 endothermic warm-up. *Journal of Experimental Biology*, 83(1), 79–94.
- 2155 May, M. L. (1991). Thermal adaptations of dragonflies, revisited. *Advances in Odonatology*, 5(1),  
2156 71–88.
- 2157 McDonald, R. I., Mansur, A. V., Ascensão, F., Colbert, M., Crossman, K., Elmqvist, T., ... others  
2158 (2020). Research gaps in knowledge of the impact of urban growth on biodiversity. *Nature*  
2159 *Sustainability*, 3(1), 16–24.
- 2160 McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., ... White,  
2161 E. P. (2007, 10). Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories  
2162 to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10, 995-1015. doi: 10.1111/  
2163 j.1461-0248.2007.01094.x
- 2164 Mendes, T. P., Benone, N. L., & Juen, L. (2019, 9). To what extent can oil palm plantations in the  
2165 amazon support assemblages of odonata larvae? *Insect Conservation and Diversity*, 12, 448-458.  
2166 doi: 10.1111/icad.12357
- 2167 Mendes, T. P., de Assis Montag, L. F., Alvarado, S. T., & Juen, L. (2021). Assessing habitat  
2168 quality on alpha and beta diversity of odonata larvae (insect) in logging areas in amazon forest.  
2169 *Hydrobiologia*, 848(5), 1147–1161.
- 2170 Nessimian, J. L., Venticinque, E. M., Zuanon, J., Marco, P. D., Gordo, M., Fidelis, L., ... Juen, L.  
2171 (2008). Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in central amazonian streams.  
2172 *Hydrobiologia*, 614, 117-131. doi: 10.1007/s10750-008-9441-x
- 2173 Podani, J., & Schmera, D. (2011, 11). A new conceptual and methodological framework for  
2174 exploring and explaining pattern in presence – absence data. *Oikos*, 120, 1625-1638. doi:  
2175 10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x
- 2176 Prado, P. I., Miranda, M. D., Chalom, A., Prado, M. P. I., & Imports, M. (2018). *Package ‘sads’*.  
2177 MASS.
- 2178 Richards, P., Pellegrina, H., VanWey, L., & Spera, S. (2015). Soybean development: The impact of a  
2179 decade of agricultural change on urban and economic growth in mato grosso, brazil. *PLoS one*,  
2180 10(4), e0122510.
- 2181 Rocha-Ortega, M., Rodríguez, P., & Córdoba-Aguilar, A. (2019). Spatial and temporal effects of  
2182 land use change as potential drivers of odonate community composition but not species richness.  
2183 *Biodiversity and Conservation*, 28, 451–466.
- 2184 Rodrigues, M. E., Roque, F. D. O., Guillermo-Ferreira, R., Saito, V. S., & Samways, M. J. (2019,  
2185 5). Egg-laying traits reflect shifts in dragonfly assemblages in response to different amount of  
2186 tropical forest cover. *Insect Conservation and Diversity*, 12, 231-240. doi: 10.1111/icad.12319
- 2187 Salmona, Y. B., Matricardi, E. A. T., Skole, D. L., Silva, J. F. A., de Araújo Coelho Filho, O.,  
2188 Pedlowski, M. A., ... da Silva, A. L. (2023). A worrying future for river flows in the brazilian  
2189 cerrado provoked by land use and climate changes. *Sustainability*, 15, 4251.
- 2190 Siepielski, A. M., & McPeck, M. A. (2013, 4). Niche versus neutrality in structuring the beta diversity  
2191 of damselfly assemblages. *Freshwater Biology*, 58, 758-768. doi: 10.1111/fwb.12082
- 2192 Silva, P. G., Hernández, M. I. M., & Heino, J. (2018, 11). Disentangling the correlates of species and  
2193 site contributions to beta diversity in dung beetle assemblages. *Diversity and Distributions*, 24,  
2194 1674-1686. doi: 10.1111/ddi.12785
- 2195 Sor, R., Legendre, P., & Lek, S. (2018). Uniqueness of sampling site contributions to the total  
2196 variance of macroinvertebrate communities in the lower mekong basin. *Ecological Indicators*,  
2197 84, 425-432. doi: 10.1016/j.ecolind.2017.08.038
- 2198 Sugihara, G. (1980). Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns.  
2199 *The American Naturalist*, 116(6), 770–787.
- 2200 Suárez, D., Arribas, P., Macías-Hernández, N., & Emerson, B. C. (2023, 5). Dispersal ability and

- 2201 niche breadth influence interspecific variation in spider abundance and occupancy. *Royal Society*  
 2202 *Open Science*, 10, 230051. (doi: 10.1098/rsos.230051) doi: 10.1098/rsos.230051
- 2203 Taniwaki, R. H., Piggott, J. J., Ferraz, S. F., & Matthaei, C. D. (2017). Climate change and multiple  
 2204 stressors in small tropical streams. *Hydrobiologia*, 793, 41–53.
- 2205 Tonkin, J. D., Arimoro, F. O., & Haase, P. (2016). Exploring stream communities in a tropical  
 2206 biodiversity hotspot: biodiversity, regional occupancy, niche characteristics and environmental  
 2207 correlates. *Biodiversity and Conservation*, 25, 975-993. doi: 10.1007/s10531-016-1101-2
- 2208 Tsafack, N., Borges, P. A. V., Xie, Y., Wang, X., & Fattorini, S. (2021). Emergent rarity properties  
 2209 in carabid communities from chinese steppes with different climatic conditions. *Frontiers in*  
 2210 *Ecology and Evolution*, 9.
- 2211 Ulrich, W., Kusumoto, B., Shiono, T., & Kubota, Y. (2016, 3). Climatic and geographic correlates  
 2212 of global forest tree species–abundance distributions and community evenness. *Journal of*  
 2213 *Vegetation Science*, 27, 295-305. doi: 10.1111/jvs.12346
- 2214 Veras, D. S., Castro, E. R., Lustosa, G. S., de Azevêdo, C. A. S., & Juen, L. (2019). Evaluating the  
 2215 habitat integrity index as a potential surrogate for monitoring the water quality of streams in the  
 2216 cerrado-caatinga ecotone in northern brazil. *Environmental Monitoring and Assessment*, 191,  
 2217 562. doi: 10.1007/s10661-019-7667-x
- 2218 Veras, D. S., Pinto, N. S., Calvão, L., Lustosa, G. S., de Azevêdo, C. A. S., & Juen, L. (2022). Environ-  
 2219 mental thresholds of dragonflies and damselflies from a cerrado-caatinga ecotone. *Environmental*  
 2220 *Monitoring and Assessment*, 194, 614. doi: 10.1007/s10661-022-10310-6
- 2221 Vilmi, A., Karjalainen, S. M., & Heino, J. (2017, 9). Ecological uniqueness of stream and lake  
 2222 diatom communities shows different macroecological patterns. *Diversity and Distributions*, 23,  
 2223 1042-1053. doi: 10.1111/ddi.12594
- 2224 Xia, Z., Heino, J., Yu, F., He, Y., Liu, F., & Wang, J. (2022). Spatial patterns of site and species  
 2225 contributions to beta diversity in riverine fish assemblages. *Ecological Indicators*, 145, 109728.  
 2226 doi: 10.1016/j.ecolind.2022.109728

## 2227 **6 ARTIGOS E CAPÍTULOS DE LIVROS PUBLICADOS DU-** 2228 **RANTE O DOUTORADO**

- 2229 1. Silas-Veras, D., Santana-Lustosa, G., & Gomes-Viana, C. El desafío de los dragones: ampliando  
 2230 las posibilidades para la enseñanza de la ciencia y la educación ambiental. Hetaerina. Boletín de  
 2231 la Sociedad de Odonatología Latinoamericana., 17.
- 2232 2. Veras, D. S., Pinto, N. S., Calvão, L., Lustosa, G. S., de Azevêdo, C. A. S., & Juen, L. (2022).  
 2233 Environmental thresholds of dragonflies and damselflies from a Cerrado-Caatinga ecotone.  
 2234 *Environmental Monitoring and Assessment*, 194(9), 614.
- 2235 3. Veras, D. S., Ferreira, M. F. R., Lustosa, G. S., da Conceição Sousa, M. M., & Juen, L. (2024).  
 2236 Heterogeneity in altered streams does not increase the richness of stream specialist species of  
 2237 Odonata in the Maranhense Cerrado. *Journal of Insect Conservation*, 1-10.
- 2238 4. Santos, F., Nicasio, K., Silva, K., Martins, J., Périco, E., Dalzochio, M., ... & Cajaiba, R. L.  
 2239 (2021). Can artificial ponds retain dragonfly (Insecta: Odonata) biodiversity? A preliminary  
 2240 study in the Brazilian Amazon. *Austral Entomology*, 60(4), 698-706.
- 2241 5. Pereira-Moura, L., Veras, D. S., de Carvalho, F. G., Juen, L., & Couceiro, S. R. M. (2023).  
 2242 Habitat specificity and morphology-main filters for the distribution of Odonata in the Cerrado  
 2243 Maranhense, Brazil. *Aquatic Ecology*, 57(2), 443-458.

- 2244 6. Viana, C. G., Campos, I. R., Neta, A. D. S. R. G., Lustosa, G. S., & Veras, D. S. (2023).  
 2245 Percepção de estudantes de la enseñanza secundaria sobre la clase de ecología experimental  
 2246 con aplicaciones estadísticas. *Cadernos Cajuína*, 8(2), e238221-e238221.
- 2247 7. Carvalho, R. L., Resende, A. F., Barlow, J., França, F. M., Moura, M. R., Maciel, R., ... &  
 2248 Daly, D. (2023). Pervasive gaps in Amazonian ecological research. *Current Biology*, 33(16),  
 2249 3495-3504.
- 2250 8. Alves-Martins, F., Stropp, J., Juen, L., Ladle, R. J., Lobo, J. M., Martinez-Arribas, J., ... & Hortal,  
 2251 J. (2024). Sampling completeness changes perceptions of continental scale climate–species  
 2252 richness relationships in odonates. *Journal of Biogeography*.
- 2253 9. Machado de Albuquerque, A. K., Silas Veras, D., Juen, L., & Silva de Azevêdo, C. A. (2024).  
 2254 Zygoptera/Anisoptera (Insecta: Odonata) ratio as a tool to assess anthropogenic changes in  
 2255 Brazilian Cerrado streams. *Environmental Monitoring and Assessment*, 196(8), 737.
- 2256 10. Viana, C. G., Pereira-Moura, L., Mortati, A. F., Juen, L., & Veras, D. S. (2024). Odonata in the  
 2257 brazilian Cerrado: Influence of environmental and spatial factors on dragonfly and damselfly  
 2258 assemblages. *Ecohydrology & Hydrobiology*.
- 2259 11. Viana, C. G., Pereira-Moura, L., & Veras, D. S. (2024). Adult emergence of *Phyllocycla* Calvert,  
 2260 1948 (Odonata: Gomphidae) in artificial environments. *Acta Limnológica Brasiliensia*, 36, e36.
- 2261 12. de Sousa, D. C., Veras, D. S., de Azevedo, C. A. S., Cunha, E. J., & Juen, L. (2024). Efficiency  
 2262 in using genera and families of heteroptera for stream biomonitoring in the Cerrado Biome,  
 2263 Eastern Maranhão, Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment*, 196(12), 1278.
- 2264 13. Araújo, L. G., Veras dos Santos, D. S. & Gualter, R. M. R. (2021). Composição e riqueza de  
 2265 formigas em ecossistemas antropizados no leste maranhense. In R.M. R Gualter & A. R. L.  
 2266 Miranda (Org.), *A ciência do solo no progresso técnico-científico e sustentável do Maranhão:  
 2267 um panorama das pesquisas em seus agroecossistemas*(pp. 72-84). Parnaíba, PI: Editorial  
 2268 Acadêmica.
- 2269 14. Gualter, R. M. R., Oliveira, D. & Veras, D. S. (2022). Complexidade e transdisciplinaridade na  
 2270 educação em solos e os Parâmetros Curriculares Nacionais e Base Nacional Comum Curricular.  
 2271 In F. M. Vezzani, M. R. Lima, V. Silva & C. C. Muggler (org.), *Educação em solos* (pp. 169-186).  
 2272 Viçosa, MG: SBCS.
- 2273 15. Veras, D. S., Lustosa, G. S. & Juen, L. (2025). Insetos aquáticos como bioindicadores de usos  
 2274 do solo no cerrado maranhense. In K. C. Sonoda (Org.), *Efeitos dos usos do solo sobre insetos  
 2275 de ambientes aquáticos brasileiros* (pp. 71-86). Brasília, DF: Embrapa.

## 2276 7 APÊNDICE

Figura 13: Modelo esquemático que representa o desenho da amostra utilizado para a medição das variáveis ambientais à escala local e para a recolha de Odonata. As Odonata foram capturadas por um coletor em nove minutos por segmento, totalizando 90 minutos.

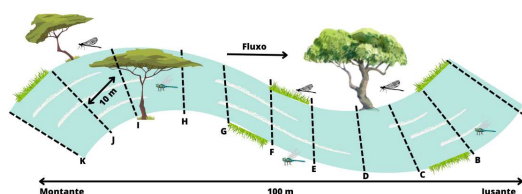


Tabela 8: Abundância de espécies de Anisoptera (Odonata) amostradas em 47 riachos da bacia do rio Itapecuru e da bacia do rio Parnaíba, leste do Maranhão e oeste do Piauí, Brasil.

<b>Táxon</b>			
<b>Anisoptera</b>			
<b>Aeshnidae</b>	<b>Intermitente</b>	<b>Perene</b>	<b>Total</b>
<i>Coryphaeschna adnexa</i> (Hagen, 1861)	2	0	2
<i>Gynacantha nervosa</i> Rambur, 1842	0	1	1
<i>Neuraeschna costalis</i> Burmeister, 1839	0	2	2
<b>Libellulidae</b>			
<i>Dasythemis essequiba</i> Ris, 1919	0	2	2
<i>Diastatops obscura</i> (Fabricius, 1775)	13	14	27
<i>Dythemis sterelis</i> Hagen, 1861	9	4	13
<i>Elasmothemis cannaerioides</i> (Calvert, 1906)	7	1	8
<i>Erythemis haematogastra</i> (Burmeister, 1839)	2	0	2
<i>Erythemis mithroides</i> (Brauer, 1900)	1	0	1
<i>Erythemis peruviana</i> (Rambur, 1842)	0	1	1
<i>Erythemis plebeja</i> (Burmeister, 1839)	0	3	3
<i>Erythemis vesiculosa</i> (Fabricius, 1775)	18	3	21
<i>Erythrodiplax basalis</i> (Kirby, 1897)	21	23	44
<i>Erythrodiplax castanea</i> (Burmeister, 1839)	1	5	6
<i>Erythrodiplax fusca</i> (Rambur, 1842)	13	56	69
<i>Erythrodiplax latimaculata</i> Ris, 1911	3	8	11
<i>Erythrodiplax leticia</i> Machado, 1995,	0	1	1
<i>Erythrodiplax melanica</i> Borrer, 1942	0	1	1
<i>Erythrodiplax ochracea</i> (Burmeister, 1839)	7	4	11
<i>Erythrodiplax umbrata</i> (Linnaeus, 1758)	39	1	40
<i>Macrothemis griseofrons</i> Calvert, 1909	0	1	1
<i>Macrothemis hemichlora</i> (Burmeister, 1839)	0	2	2
<i>Macrothemis imitans</i> Karsch, 1890	1	0	1
<i>Micrathyria arthemis</i> Ris, 1911	0	2	2
<i>Micrathyria eximia</i> Kirby, 1897	0	2	2
<i>Micrathyria hesperis</i> Ris, 1911	2	6	8
<i>Micrathyria ocelatta dentiens</i> Calvert, 1909	2	0	2
<i>Micrathyria ocellata</i> Martin, 1897	4	0	4
<i>Micrathyria pseudeximia</i> Westfall, 1992	1	12	13
<i>Micrathyria romani</i> Sjöstedt, 1918	6	24	30
<i>Oligoclada pachystigma</i> Karsch, 1890	0	1	1
<i>Oligoclada abbreviata limnophila</i> Machado e Machado, 1993	1	0	1
<i>Orthemis biolleyi</i> Calvert, 1906	0	4	4
<i>Orthemis discolor</i> (Burmeister, 1839)	46	18	64
<i>Pantala flavencens</i> (Fabricius, 1798)*	25	2	27
<i>Perithemis lais</i> (Perty, 1834)	28	10	38
<i>Perithemis tenera</i> Say, 1839	33	14	47
<i>Perithemis thais</i> Kirby, 1889	0	2	2
<i>Rhodopygia hinei</i> Calvert, 1907	1	4	5
<i>Tramea abdominalis</i> (Rambur, 1842)	0	1	1
<i>Tramea binotata</i> (Rambur, 1842)	0	2	2
<i>Uracis imbuta</i> (Burmeister, 1839)	13	12	25
<i>Zenithoptera lanei</i> Santos, 1941	11	39	50

Tabela 7: Variáveis paisagísticas, bioclimáticas e ambientais nas categorias de intermitência e de bacia hidrográfica dos cursos de água.

Variáveis	Intermitente			Perene			Itapeuru			Parnaíba		
	Média	Desvio padrão	Média	Desvio padrão	Média	Desvio padrão	Média	Desvio padrão	Média	Desvio padrão	Média	Desvio padrão
CDI	87,047	74,75	95,896	103,776	78,867	75,389	104,048	100,681				
% Floresta	58,616	32,833	61,166	36,042	65,247	30,971	54,136	36,753				
% Mosaico de usos	38,819	29,684	29,654	30,831	30,001	26,601	39,255	33,583				
% Urbanização	2,352	8,872	9,147	22,835	4,716	10,219	6,385	22,304				
Declive do riacho	0,917	0,551	1,703	0,747	1,654	0,704	0,9	0,609				
Média temperatura trimestre mais seco	27,276	0,358	27,222	0,253	27,244	0,279	27,258	0,348				
Média temperatura trimestre mais quente	28,622	0,178	28,67	0,142	28,656	0,103	28,633	0,208				
Precipitação anual	1543,24	46,983	1,535,364	41,267	1,537,583	31,776	1,541,609	54,794				
Sazonalidade da precipitação	95,655	2,323	94,175	1,428	93,518	0,742	96,47	1,942				
Precipitação trimestre mais quente	89,52	18,777	96,455	7,676	97,5	8,935	87,826	18,25				
Precipitação trimestre mais frio	286,68	223,224	343,682	294,067	360,917	302,987	263,739	193,95				
pH	6,811	0,924	6,14	1,18	5,837	1,035	7,185	0,64				
OD	6,581	2,258	6,164	2,587	6,185	2,513	6,594	2,313				
Temperatura	28,106	2,092	27,718	1,355	27,444	1,205	28,426	2,139				
Condutividade elétrica	95,669	103,099	90,613	172,333	78,627	112,025	108,615	162,351				
% Cobertura de dossel	42,149	19,528	53,98	21,068	53,497	19,595	41,625	20,916				
Profundidade	22,129	9,581	32,54	27,366	26,621	25,51	27,4	13,856				
Largura	55,523	133,493	69,135	138,213	21,339	41,112	104,213	179,833				
IIIH	0,476	0,125	0,474	0,162	0,476	0,144	0,473	0,144				

Tabela 9: Abundância de espécies de Zygoptera (Odonata) amostradas em 47 riachos da bacia do rio Itapecuru e da bacia do rio Parnaíba, leste do Maranhão e oeste do Piauí, Brasil.

<b>TÁXON</b>	<b>Intermitente</b>	<b>Perene</b>	<b>Total</b>
<b>ZYGOPTERA</b>			
<b>Coenagrionidae</b>			
<i>Argia hasemani</i> Calvert 1909	0	20	20
<i>Argia lilacina</i> Selys, 1865	0	39	39
<i>Argia reclusa</i> Selys, 1865	91	43	134
<i>Acanthagrion aepiolum</i> Tennessen, 2004	74	47	121
<i>Acanthagrion chacoense</i> Calvert, 1909	52	4	56
<i>Acanthagrion temporale</i> Selys, 1876	2	0	2
<i>Acanthagrion gracile</i> (Rambur, 1842)	17	30	47
<i>Epipleoneura venezulensis</i> Rácenis 1955	9	8	17
<i>Epipleoneura westfalli</i> Machado, 1986	0	36	36
<i>Epipleoneura metallica</i> Rácenis, 1960	11	120	131
<i>Neoneura sylvatica</i> Hagen, 1886	40	33	73
<i>Ischnura capreolus</i> (Hagen, 1861)	22	5	27
<i>Telebasis coccinea</i> (Selys, 1876)	1	1	2
<i>Telebasis filiola</i> (Perty, 1834)	1	3	4
<i>Telebasis griffinii</i> (Martin, 1896)	1	4	5
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i> Calvert, 1909	3	17	20
<b>Calopterygidae</b>			
<i>Hetaerina auripennis</i> (Burmeister, 1839)	0	23	23
<i>Hetaerina rosea</i> Selys, 1853	10	1	11
<i>Hetaerina curvicauda</i> Garrison, 1990	0	10	10
<i>Hetaerina dudati</i> Machado, 2017	0	6	6
<i>Hetaerina sanguinea</i> Selys, 1853	42	37	79
<b>Lestidae</b>			
<i>Lestes forficula</i> Rambur, 1842	1	0	1
<b>Perilestidae</b>			
<i>Perilestes solutus</i> Williamson & Williamson, 1924	36	7	43

Tabela 10: Correlações entre as variáveis paisagísticas e bioclimáticas e as pontuações da PCA com os respectivos valores próprios, percentagem de explicação.

Variáveis	Cargas			
	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 5
CDI	0,58	-0,651	-0,332	0,287
Declive do riacho	0,567	0,374	0,257	-0,111
Média temperatura trimestre mais seco	-0,355	-0,085	0,725	0,512
Média temperatura trimestre mais quente	0,548	-0,214	0,568	0,1
Precipitação anual	-0,146	0,573	-0,088	0,761
Sazonalidade da precipitação	-0,656	-0,634	-0,122	-0,032
Precipitação trimestre mais quente	0,713	0,553	-0,255	-0,035
Precipitação trimestre mais frio	0,34	-0,233	0,752	-0,218
% Floresta	-0,656	0,602	0,267	-0,324
<b>Autovalor</b>	<b>2,591</b>	<b>2,07</b>	<b>1,748</b>	<b>1,101</b>
<b>Varição explicada(%)</b>	<b>28,79</b>	<b>23</b>	<b>19,42</b>	<b>12,24</b>

Tabela 11: Resultados que mostram os coeficientes da análise do Modelo Linear Generalizado para a proxy de intermitência.

	Log-Odds	IC	z	p	R <sup>2</sup>
Intercepto	-0,1	-0,77 – 0,55	-0,294	0,768	
PCA1	0,52	0,11 – 1,03	2,26	0,023*	
PCA2	0,51	0,05 – 1,05	2,03	0,042*	0,186

Figura 14: Gráfico de verificação dos pressupostos do Modelo Linear Generalizado (GLM) para o indicador de intermitência.

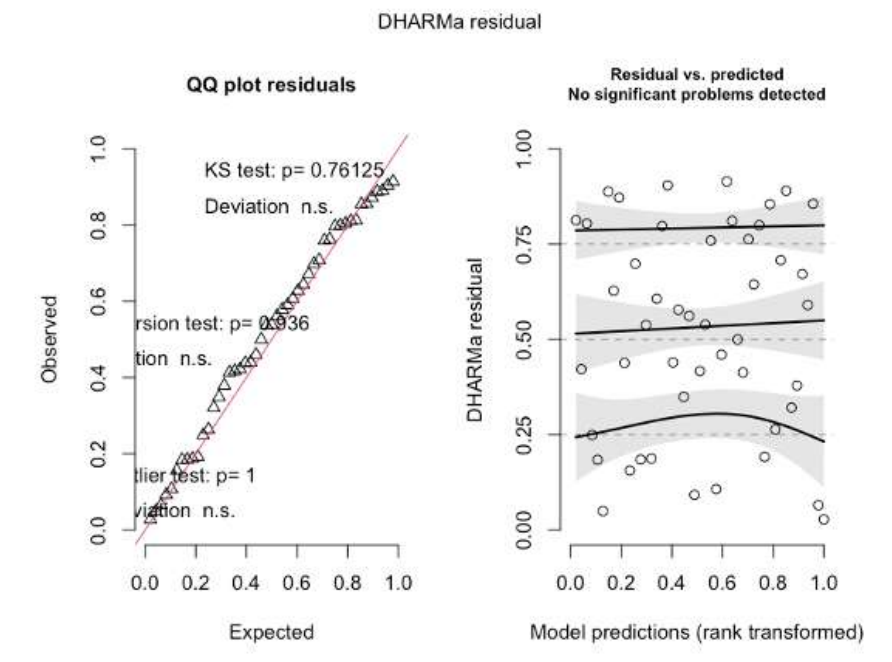




Tabela 12: Autovetores espaciais gerados através da análise do vetor próprio de Moran baseado na distância –dbMEM e coordenadas geográficas.

Bacia	Fluxo	dbMEM1	dbMEM2	X	Y
Itapecuru	Perene	-0.0115055	-1.8709839	-43.92106	-4.48265
Itapecuru	Perene	0.04471485	-2.1095745	-43.8643	-4.58298
Itapecuru	Intermitente	0.04485266	-2.1113414	-43.83158	-4.56064
Itapecuru	Perene	0.04445535	-2.1101975	-43.81866	-4.51909
Itapecuru	Perene	0.04383165	-2.1084062	-43.85013	-4.49852
Itapecuru	Perene	0.04322239	-2.1047723	-43.87477	-4.47954
Itapecuru	Perene	1.20451518	0.22913488	-43.33951	-4.85482
Itapecuru	Perene	0.86679248	-1.9134679	-43.66063	-4.75327
Itapecuru	Intermitente	0.01782143	-0.4518667	-43.35016	-4.4723
Itapecuru	Intermitente	0.75051394	-0.5715628	-43.445833	-4.641111
Itapecuru	Perene	-0.1159023	-0.3414754	-43.01374	-4.44829
Itapecuru	Perene	1.20326456	0.21278291	-43.389	-4.86759
Itapecuru	Perene	0.95044886	1.21795692	-43.12486	-4.78644
Itapecuru	Perene	0.97105636	1.35428082	-43.07086	-4.96874
Itapecuru	Perene	0.96848869	1.35325368	-43.060439	-4.979751
Itapecuru	Perene	0.88239314	-0.6064615	-43.49147	-4.84236
Itapecuru	Intermitente	0.96053482	-0.1975939	-43.43078	-5.01757
Itapecuru	Perene	1.20424314	0.21968388	-43.37305	-4.88202
Itapecuru	Intermitente	1.20427732	0.22544549	-43.361477	-4.906225
Itapecuru	Perene	1.2414506	0.37573918	-43.34917	-4.89681
Parnaíba	Perene	1.04289122	1.32895706	-43.134596	-4.91611
Itapecuru	Perene	1.20387099	0.22145727	-43.35923	-4.84525
Parnaíba	Perene	1.04053961	1.32963074	-43.116712	-4.90948
Itapecuru	Intermitente	1.24077045	0.37497412	-43.354833	-4.91575
Itapecuru	Intermitente	0.87656978	-0.6111173	-43.554694	-4.84
Parnaíba	Perene	-0.1126573	-0.2813618	-42.49934	-5.09608
Parnaíba	Intermitente	0.35638421	0.95469628	-42.894028	-5.060417
Parnaíba	Intermitente	0.4234997	1.12059744	-43.00525	-5.035833
Parnaíba	Intermitente	0.42388486	1.1215106	-42.973306	-4.987361
Parnaíba	Intermitente	0.58145898	1.21445508	-43.020139	-5.010361
Itapecuru	Perene	0.81577789	-0.5379145	-43.61303	-4.98263
Parnaíba	Intermitente	-1.3821711	0.36554457	-42.53226	-4.59561
Parnaíba	Intermitente	-1.3828964	0.36605112	-42.562083	-4.604083
Parnaíba	Intermitente	-1.3798238	0.36499769	-42.56801	-4.69934
Parnaíba	Intermitente	-1.3830163	0.36627141	-42.57833	-4.62743
Parnaíba	Intermitente	-1.3687866	0.35876695	-42.41193	-4.6213
Parnaíba	Intermitente	-1.3689813	0.35925276	-42.43085	-4.69902
Parnaíba	Perene	-1.2603385	0.29016576	-42.58039	-4.75931
Parnaíba	Intermitente	-1.3264194	0.35438733	-42.5648	-4.73907
Parnaíba	Intermitente	-1.2540522	0.32450454	-42.679	-4.67051
Parnaíba	Intermitente	-1.325444	0.35388	-42.66957	-4.67119
Parnaíba	Intermitente	-0.7728861	0.07004343	-42.32887	-4.46193
Parnaíba	Intermitente	-1.2766277	0.3150978	-42.38493	-4.48988
Parnaíba	Intermitente	-1.1133096	0.23855285	-42.40156	-4.44873
Parnaíba	Perene	-1.3283758	0.31048667	-42.69666	-4.59834
Parnaíba	Intermitente	-1.3221154	0.35222076	-42.69597	-4.63132
Parnaíba	Intermitente	-1.1672158	0.28331766	-42.72605	-4.65437

Figura 15: Mapas de Moran baseados na distância (dbMEM) e ondas sinusoidais dos mapas de Moran baseados na distância (dbMEM) selecionados segundo o critério de dupla paragem de Blanchet et al. (2008). Estes vectores próprios foram utilizados para descrever estruturas espaciais na Análise de Redundância parcial. Os valores representam as pontuações dos sítios ajustados para cada dbMEM. Os círculos azuis representam pontuações positivas e os círculos vermelhos representam pontuações negativas. dbMEM1 - Escala ampla (A e A'); dbMEM2 - Escala ampla (B e B').

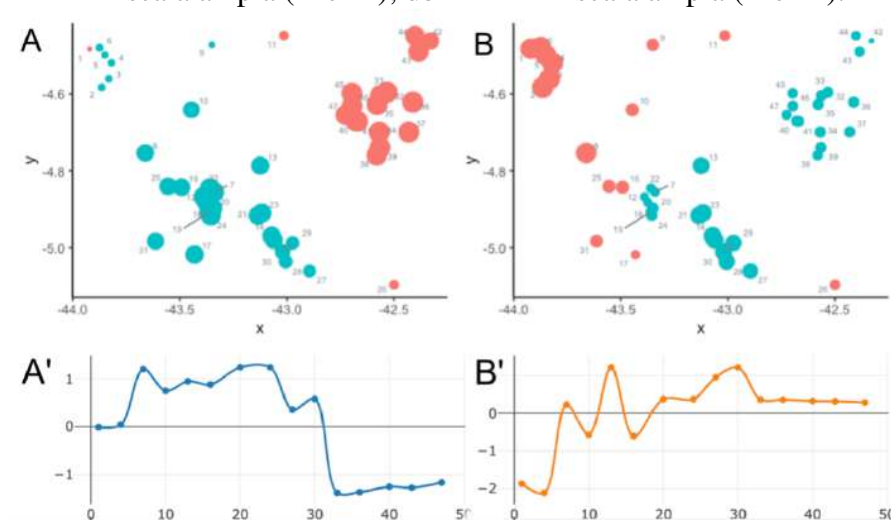


Tabela 13: Abundância de espécies de Anisoptera (Odonata) amostradas em 47 riachos da bacia do rio Itapecuru e da bacia do rio Parnaíba, leste do Maranhão e oeste do Piauí, Brasil.

TÁXON	Intermitente	Perene	Total
<b>ANISOPTERA</b>			
<b>Libellulidae</b>			
<i>Diastatops obscura</i> (Fabricius, 1775)	13	14	27
<i>Dythemis sterilis</i> Hagen, 1861	9	4	13
<i>Elasmothemis cannacrioides</i> (Calvert, 1906)	7	1	8
<i>Erythrodiplax castanea</i> (Burmeister, 1839)	1	5	6
<i>Erythrodiplax basalis</i> (Kirby, 1897)	21	23	44
<i>Erythrodiplax fusca</i> (Rambur, 1842)	13	56	69
<i>Erythrodiplax latimaculata</i> Ris, 1911	3	8	11
<i>Erythrodiplax ochracea</i> (Burmeister, 1839)	7	4	11
<i>Erythrodiplax umbrata</i> (Linnaeus, 1758)	39	1	40
<i>Erythemis plebeja</i> (Burmeister, 1839)	0	3	3
<i>Erythemis vesiculosa</i> (Fabricius, 1775)	18	3	21
<i>Macrothemis hemichlora</i> (Burmeister, 1839)	0	2	2
<i>Micrathyria arthemis</i> Ris, 1911	0	2	2
<i>Micrathyria hesperis</i> Ris, 1911	2	6	8
<i>Micrathyria pseudeximia</i> Westfall, 1992	1	12	13
<i>Micrathyria romani</i> Sjöstedt, 1918	6	24	30
<i>Orthemis biolleyi</i> Calvert, 1906	0	4	4
<i>Orthemis discolor</i> (Burmeister, 1839)	46	18	64
<i>Pantala flavescens</i> (Fabricius, 1798)	25	2	27
<i>Perithemis lais</i> (Perty, 1834)	28	10	38
<i>Perithemis tenera</i> Say, 1839	33	14	47
<i>Rhodopygia hinei</i> Calvert, 1907	1	4	5
<i>Uracis imbuta</i> (Burmeister, 1839)	13	12	25
<i>Zenithoptera lanei</i> Santos, 1941	11	39	50

Tabela 14: Abundância de espécies de Zygoptera (Odonata) amostradas em 47 riachos da bacia do rio Itapecuru e da bacia do rio Parnaíba, leste do Maranhão e oeste do Piauí, Brasil.

TÁXON	Intermitente	Perene	Total
<b>ZYGOPTERA</b>			
<b>Coenagrionidae</b>			
<i>Argia hasemani</i> Calvert 1909	0	20	20
<i>Argia lilacina</i> Selys, 1865	0	39	39
<i>Argia reclusa</i> Selys, 1865	91	43	134
<i>Acanthagrion aepiolum</i> Tennessen, 2004	74	47	121
<i>Acanthagrion chacoense</i> Calvert, 1909	52	4	56
<i>Acanthagrion temporale</i> Selys, 1876	2	0	2
<i>Acanthagrion gracile</i> (Rambur, 1842)	17	30	47
<i>Epipleoneura venezulensis</i> Rácenis 1955	9	8	17
<i>Epipleoneura westfalli</i> Machado, 1986	0	36	36
<i>Epipleoneura metallica</i> Rácenis, 1960	11	120	131
<i>Neoneura sylvatica</i> Hagen, 1886	40	33	73
<i>Ischnura capreolus</i> (Hagen, 1861)	22	5	27
<i>Telebasis coccinea</i> (Selys, 1876)	1	1	2
<i>Telebasis filiola</i> (Perty, 1834)	1	3	4
<i>Telebasis griffinii</i> (Martin, 1896)	1	4	5
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i> Calvert, 1909	3	17	20
<b>Calopterygidae</b>			
<i>Hetaerina auripennis</i> (Burmeister, 1839)	0	23	23
<i>Hetaerina rosea</i> Selys, 1853	10	1	11
<i>Hetaerina curvicauda</i> Garrison, 1990	0	10	10
<i>Hetaerina dudati</i> Machado, 2017	0	6	6
<i>Hetaerina sanguinea</i> Selys, 1853	42	37	79
<b>Perilestidae</b>			
<i>Perilestes solutus</i> Williamson & Williamson, 1924	36	7	43

Tabela 15: Completude da amostragem, LCBD, riqueza e abundância de espécies de Anisoptera e Zygoptera amostradas em 47 riachos da bacia do rio Itapecuru e da bacia do rio Parnaíba, leste do Maranhão e oeste do Piauí, Brasil.

Bacia	Fluxo	Completude	LCBD	Anisoptera		Zygoptera	
				Riqueza	Abundância	Riqueza	Abundância
Itapecuru	Perene	0.908	0.0201731	4	13	6	19
Itapecuru	Perene	0.942	0.0230676	10	57	4	10
Itapecuru	Intermitente	0.773	0.0260842	6	23	3	3
Itapecuru	Perene	0.927	0.0231096	9	49	2	5
Itapecuru	Perene	0.866	0.0220951	9	26	4	10
Itapecuru	Perene	0.703	0.0254445	5	7	3	9
Itapecuru	Perene	0.94	0.0149993	5	10	6	18
Itapecuru	Perene	0.934	0.0220542	3	4	7	21
Itapecuru	Intermitente	1	0.0241355	1	1	1	10
Itapecuru	Intermitente	0.816	0.0155965	6	13	6	19
Itapecuru	Perene	0.848	0.0176404	8	16	4	16
Itapecuru	Perene	0.835	0.021019	2	3	3	8
Itapecuru	Perene	0.82	0.0180053	5	12	5	15
Itapecuru	Perene	0.931	0.0208235	1	2	5	26
Itapecuru	Perene	1	0.0213845	1	3	4	27
Itapecuru	Perene	0.81	0.0219933	3	5	6	15
Itapecuru	Intermitente	0.917	0.0166006	1	1	7	20
Itapecuru	Perene	1	0.0196733	1	3	8	50
Itapecuru	Intermitente	0.975	0.0163161	1	2	5	31
Itapecuru	Perene	0.864	0.027119	1	1	5	48
Parnaíba	Perene	0.968	0.0238087	1	3	7	57
Itapecuru	Perene	0.913	0.0195206	5	13	2	20
Parnaíba	Perene	0.96	0.0282012	0	0	5	54
Itapecuru	Intermitente	1	0.0167804	3	3	5	42
Itapecuru	Intermitente	0.912	0.0204825	5	15	5	10
Parnaíba	Perene	0.723	0.0186284	8	17	3	8
Parnaíba	Intermitente	0.846	0.0228504	3	12	2	20
Parnaíba	Intermitente	1	0.0162355	2	4	7	29
Parnaíba	Intermitente	0.881	0.0176721	3	8	6	33
Parnaíba	Intermitente	0.952	0.0178708	1	1	4	18
Itapecuru	Perene	0.905	0.0259431	1	1	1	28
Parnaíba	Intermitente	0.97	0.025146	5	45	2	6
Parnaíba	Intermitente	0.962	0.026059	3	5	3	10
Parnaíba	Intermitente	0.868	0.0241416	3	16	1	6
Parnaíba	Intermitente	1	0.0216718	5	30	1	4
Parnaíba	Intermitente	1	0.0226261	6	9	3	8
Parnaíba	Intermitente	0.791	0.0227116	3	5	1	2
Parnaíba	Perene	0.929	0.0231133	6	15	2	5
Parnaíba	Intermitente	0.965	0.0231227	3	7	2	3
Parnaíba	Intermitente	0.836	0.0181058	5	14	4	17
Parnaíba	Intermitente	0.936	0.0212442	3	9	2	15
Parnaíba	Intermitente	1	0.0188313	3	15	3	13
Parnaíba	Intermitente	1	0.0212603	1	1	4	9
Parnaíba	Intermitente	0.795	0.0249101	2	2	4	17
Parnaíba	Perene	0.974	0.0184879	3	11	4	25
Parnaíba	Intermitente	1	0.021362	5	44	4	47
Parnaíba	Intermitente	1	0.0218782	2	12	3	20

Tabela 16: Lista de taxa com ocupação regional (OR), posição de nicho (PN), amplitude de nicho (AN) e SCBD.

SPP	Subordem	RO	PN	AN	SCBD
<i>Argia hasemani</i>	Zygoptera	0.10638298	8.2330335	2.08031949	0.01519027
<i>Argia lilacina</i>	Zygoptera	0.04255319	8.70959839	0.01264367	0.02512139
<i>Argia reclusa</i>	Zygoptera	0.42553191	3.60147705	2.15899402	0.08738266
<i>Epipleoneura westfalli</i>	Zygoptera	0.46808511	0.91465058	2.85528266	0.0703525
<i>Epipleoneura venezuelensis</i>	Zygoptera	0.31914894	9.2741791	2.74383767	0.04820369
<i>Epipleoneura metallica</i>	Zygoptera	0.29787234	3.42139205	1.44859668	0.02960335
<i>Hetaerina dudati</i>	Zygoptera	0.04255319	14.5269971	0.89355033	0.00335887
<i>Hetaerina curvicauda</i>	Zygoptera	0.23404255	4.52023424	4.39911485	0.01705954
<i>Hetaerina auripennis</i>	Zygoptera	0.19148936	2.07629688	4.27412892	0.01488797
<i>Hetaerina rosea</i>	Anisoptera	0.08510638	9.27032562	6.73927063	0.00589683
<i>Hetaerina sanguinea</i>	Zygoptera	0.31914894	4.36702957	1.00184194	0.07881957
<i>Acanthagrion gracile</i>	Zygoptera	0.10638298	9.36727504	4.26893545	0.01089478
<i>Acanthagrion aepiolum</i>	Zygoptera	0.10638298	6.61949765	2.53018361	0.0203963
<i>Acanthagrion cf temporale</i>	Anisoptera	0.04255319	25.9360319	0.61956661	0.0033456
<i>Acanthagrion chacoense</i>	Anisoptera	0.17021277	12.6732344	1.89304619	0.01963912
<i>Neoneura sylvatica</i>	Anisoptera	0.36170213	1.7026283	2.13457324	0.02889245
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	Anisoptera	0.08510638	11.7553874	4.8511139	0.00360479
<i>Perilestes solutos</i>	Anisoptera	0.31914894	4.09009722	10.2416046	0.03032652
<i>Ischunura capreolus</i>	Anisoptera	0.14893617	5.55633241	7.99078088	0.01161882
<i>Telebasis coccinea</i>	Anisoptera	0.06382979	6.0538076	8.39303258	0.00599727
<i>Telebasis filiola</i>	Anisoptera	0.21276596	7.13335406	3.77668437	0.03732798
<i>Telebasis griffinii</i>	Zygoptera	0.10638298	5.09004786	1.3870658	0.01100918
<i>Diastatops obscura</i>	Zygoptera	0.06382979	7.37002308	0.50177947	0.00776672
<i>Micrathyria arthemis</i>	Zygoptera	0.04255319	15.1029635	5.43981591	0.00696302
<i>Micrathyria hesperis</i>	Zygoptera	0.14893617	2.95902208	2.20295447	0.00848585
<i>Micrathyria pseudeximia</i>	Zygoptera	0.42553191	2.35482662	3.40625427	0.04138596
<i>Micrathyria romani</i>	Zygoptera	0.14893617	11.0521625	3.56500127	0.0331016
<i>Erythrodiplax basalis</i>	Anisoptera	0.04255319	6.85529644	0.22591136	0.00327882
<i>Erythrodiplax fusca</i>	Anisoptera	0.04255319	42.3339562	0.23544284	0.00208199
<i>Erythrodiplax ochracea</i>	Anisoptera	0.08510638	14.933442	5.88841213	0.00797165
<i>Erythrodiplax castanea</i>	Anisoptera	0.12765957	6.86145676	6.41327174	0.01090112
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	Anisoptera	0.06382979	31.3716845	0.36217928	0.0184414
<i>Erythrodiplax latimaculata</i>	Zygoptera	0.27659574	2.64304423	1.42414458	0.03524765
<i>Erythemis plebeja</i>	Anisoptera	0.06382979	15.9118077	6.05376065	0.00247805
<i>Erythemis vesiculosa</i>	Anisoptera	0.40425532	5.02438036	5.11435894	0.04721328
<i>Perithemis lais</i>	Anisoptera	0.06382979	12.6632872	2.48298726	0.01498288
<i>Perithemis tenera</i>	Zygoptera	0.14893617	8.94358768	2.59527794	0.04624464
<i>Zenithoptera lanei</i>	Zygoptera	0.27659574	1.96931688	5.86350659	0.02797823
<i>Orthemis biolleyi</i>	Anisoptera	0.19148936	7.2792919	7.37087195	0.02880013
<i>Orthemis discolor</i>	Anisoptera	0.08510638	20.2719126	0.53427163	0.00324988
<i>Pantala flavencens</i>	Zygoptera	0.04255319	17.8841182	7.95652571	0.00227363
<i>Uracis imbuta</i>	Zygoptera	0.06382979	36.1256431	0.83167486	0.00409884
<i>Elasmotheremis cannacrioides</i>	Zygoptera	0.04255319	31.197827	0.61533395	0.0026287
<i>Macrothemis hemichlora</i>	Zygoptera	0.17021277	6.02473754	1.16589304	0.01186823
<i>Dythemis sterelis</i>	Anisoptera	0.14893617	5.23153278	2.02311133	0.02152034
<i>Rhodopygia hinei</i>	Anisoptera	0.14893617	24.1218606	2.72886235	0.03210794

Tabela 17: Correlações entre variáveis ambientais e variáveis de intermitência e pontuações de PCA com seus respectivos autovalores, porcentagem de explicação.

<b>Variáveis</b>	<b>Cargas</b>	
	<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>
pH	0,614	0,538
OD	-0,221	0,857
Temperatura	0,661	-0,159
Condutividade elétrica	0,701	-0,157
Dossel	-0,718	-0,2497
Profundidade	-0,392	-0,067
Largura	0,468	-0,552
IIIH	-0,633	-0,295
<b>Autovalor</b>	2,648	1,495
<b>Varição explicada (%)</b>	33,1	18,69

Tabela 18: Resumo dos modelos de análise de redundância baseada em distância (dbRDA) (dois primeiros eixos) com base na medição dos componentes de diversidade beta de Odonata. Parâmetros ambientais, intermitência e variáveis espaciais (vetores dbMEM) foram selecionados com base na seleção avançada usando dois critérios de parada ( $R^2$  e p). Os valores de ANOVA F foram baseados em 9.999 permutações.

<b>Odonata</b>	
<b>Ambiental</b>	<b>Espacial</b>
<b>Intermitência</b>	<b>Espacial</b>
<b>Modelo dbRDAp (Total)</b>	<b>Modelo dbRDAp (Total)</b>
Autovalor da dbRDA1 0,687	Autovalor da dbRDA1 0,833
Autovalor da dbRDA 2 0,623	Autovalor da dbRDA 2 0,527
Inércia total = 14,521	Inércia total = 14,521
Condicional= 5,065	Condicional= 5,227
Restrita= 1,522	Restrita= 1,361
Irrestrita= 7,932	Irrestrita= 7,932
Valor F= 2,495	Valor F= 3,345
P =0,0002	P =0,0001
<b>Modelo dbRDAp (Substituição)</b>	<b>Modelo dbRDAp (Substituição)</b>
Autovalor da dbRDA 1 0,643	Autovalor da dbRDA 1 0,534
Autovalor da dbRDA 2 0,485	Autovalor da dbRDA 2 0,351
Inércia total= 8,188	Inércia total= 8,188
Condicional= 2,952	Condicional= 3,498
Restrita= 1,205	Restrita= 0,659
Irrestrita= 4,031	Irrestrita= 4,031
Valor F= 3,788	Valor F= 2,072
P=0,0001	P= 0,039
<b>Modelo dbRDAp (Dif. de Riqueza)</b>	<b>Modelo dbRDAp (Dif. de Riqueza)</b>
Autovalor da dbRDA 1 0,077	Autovalor da dbRDA 1 0,156
Autovalor da dbRDA 2 0,01	Autovalor da dbRDA 2 0,053
Inércia total= 1,696	Inércia total= 1,696
Condicional= 0,364	Condicional= 0,242
Restrita= 0,087	Restrita= 0,209
Irrestrita= 1,244	Irrestrita= 1,244
Valor F= 0,937	Valor F= 3,371
P= 0,425	P= 0,034



Tabela 19: Resumo dos modelos de análise de redundância baseada em distância (dbRDA) (dois primeiros eixos) com base na medição dos componentes de diversidade beta de Anisoptera. Parâmetros ambientais, intermitência e variáveis espaciais (vetores dbMEM) foram selecionados com base na seleção avançada usando dois critérios de parada ( $R^2$  e p). Os valores de ANOVA F foram baseados em 9.999 permutações.

<b>Anisoptera</b>		<b>Espacial</b>	
<b>Ambiental</b>		<b>Intermitência</b>	
<b>Modelo dbRDAp (Total)</b>		<b>Modelo dbRDAp (Total)</b>	
Autovalor da dbRDA1	0,447	Autovalor da dbRDA1	0,222
Autovalor da dbRDA 2	NA	Autovalor da dbRDA 2	0,103
	Inércia total = 16,901		Inércia total = 16,901
	Condicional= 4,869		Condicional= 4,991
	Restrita= 0,447		Restrita= 0,326
	Irrestrita= 11,583		Irrestrita= 11,583
	Valor F= 1,546		Valor F= 0,562
	P = 0,142		P = 0,891
<b>Modelo dbRDAp (Substituição)</b>		<b>Modelo dbRDAp (Substituição)</b>	
Autovalor da dbRDA 1	0,321	Autovalor da dbRDA 1	0,105
Autovalor da dbRDA 2	0,071	Autovalor da dbRDA 2	0,017
	Inércia total= 6,398		Inércia total= 6,398
	Condicional= 0,924		Condicional= 1,194
	Restrita= 0,392		Restrita= 0,122
	Irrestrita= 5,081		Irrestrita= 5,081
	Valor F= 1,544		Valor F= 0,484
	P= 0,258		P= 0,751
<b>Modelo dbRDAp (Dif. de Riqueza)</b>		<b>Modelo dbRDAp (Dif. de Riqueza)</b>	
Autovalor da dbRDA 1	0,172	Autovalor da dbRDA 1	0,076
Autovalor da dbRDA 2	NA	Autovalor da dbRDA 2	
	Inércia total= 5,152		Inércia total= 5,152
	Condicional= 1,407		Condicional= 1,502
	Restrita= 0,172		Restrita= 0,076
	Irrestrita= 3,573		Irrestrita= 3,573
	Valor F= 2,023		Valor F= 0,904
	P= 0,126		P= 0,404
<b>Modelo dbRDAp (Dif. de Riqueza)</b>		<b>Modelo dbRDAp (Dif. de Riqueza)</b>	
Autovalor da dbRDA 1	0,724	Autovalor da dbRDA 1	0,724
Autovalor da dbRDA 2	0,021	Autovalor da dbRDA 2	0,021
	Inércia total= 5,152		Inércia total= 5,152
	Condicional= 0,834		Condicional= 0,834
	Restrita= 0,744		Restrita= 0,744
	Irrestrita= 3,573		Irrestrita= 3,573
	Valor F= 4,377		Valor F= 4,377
	P= 0,004		P= 0,004

Tabela 20: Resumo dos modelos de análise de redundância baseada em distância (dbRDA) (dois primeiros eixos) com base na medição dos componentes de diversidade beta de Zygotera. Parâmetros ambientais, intermitência e variáveis espaciais (vetores dbMEM) foram selecionados com base na seleção avançada usando dois critérios de parada ( $R^2$  e p). Os valores de ANOVA F foram baseados em 9.999 permutações.

<b>Zygotera</b>		<b>Intermitência</b>		<b>Espacial</b>	
<b>Ambiental</b>		<b>Modelo dbRRDap (Total)</b>		<b>Modelo dbRRDap (Total)</b>	
Autovalor da dbRDA1	0,743	Autovalor da dbRDA1	0,367	Autovalor da dbRDA1	0,517
Autovalor da dbRDA 2	0,401	Autovalor da dbRDA 2	0,202	Autovalor da dbRDA 2	0,219
	Inércia total = 14,338		Inércia total = 14,338		Inércia total = 14,338
	Condicional= 5,299		Condicional= 6,041		Condicional= 5,873
	Restrita= 1,310		Restrita= 0,568		Restrita= 0,736
	Irrestrita= 7,728		Irrestrita= 7,728		Irrestrita= 7,728
	Valor F= 2,204		Valor F= 1,435		Valor F= 1,858
	P = 0,009		P = 0,179		P = 0,055
<b>Modelo dbRRDap (Substituição)</b>		<b>Modelo dbRRDap (Substituição)</b>		<b>Modelo dbRRDap (Substituição)</b>	
Autovalor da dbRDA 1	0,708	Autovalor da dbRDA 1	0,101	Autovalor da dbRDA 1	0,356
Autovalor da dbRDA 2	0,254	Autovalor da dbRDA 2		Autovalor da dbRDA 2	0,038
	Inércia total= 6,519		Inércia total= 6,519		Inércia total= 6,519
	Condicional= 2,104		Condicional= 2,939		Condicional= 2,801
	Restrita= 1,091		Restrita= 0,255		Restrita= 0,394
	Irrestrita= 3,324		Irrestrita= 3,324		Irrestrita= 3,324
	Valor F= 4,267		Valor F= 1,499		Valor F= 2,314
	P= 0,0007		P= 0,318		P= 0,109
<b>Modelo dbRRDap (Dif. de Riqueza)</b>		<b>Modelo dbRRDap (Dif. de Riqueza)</b>		<b>Modelo dbRRDap (Dif. de Riqueza)</b>	
Autovalor da dbRDA 1	0,019	Autovalor da dbRDA 1	0,081	Autovalor da dbRDA 1	0,051
Autovalor da dbRDA 2	NA	Autovalor da dbRDA 2	0,007	Autovalor da dbRDA 2	NA
	Inércia total= 2,944		Inércia total= 2,944		Inércia total= 2,944
	Condicional= 0,806		Condicional= 0,737		Condicional= 0,774
	Restrita= 0,019		Restrita= 0,088		Restrita= 0,051
	Irrestrita= 2,118		Irrestrita= 2,118		Irrestrita= 2,118
	Valor F= 0,384		Valor F= 0,876		Valor F= 1,024
	P= 0,633		P= 0,440		P= 0,334