

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

BETHÂNIA OLIVEIRA DE RESENDE

**Estrutura das comunidades de Odonata (Insecta) em igarapés da
Amazônia: uma análise sob múltiplas perspectivas**

Belém-PA
Janeiro, 2024

BETHÂNIA OLIVEIRA DE RESENDE

**Estrutura das comunidades de Odonata (Insecta) em igarapés da
Amazônia: uma análise sob múltiplas perspectivas**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia.

Linha de Pesquisa: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas

Orientador: Profº Dr. Leandro Juen

Belém-PA
Janeiro, 2024

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)

R433 Resende, Bethânia Oliveira de.
Estrutura das comunidades de Odonata (Insecta) em igarapés da Amazônia : uma análise sob múltiplas perspectivas / Bethânia Oliveira de Resende. — 2024.
114 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, 2024.

1. Fatores ambientais. 2. Diversidade Comportamental. 3. Distância dendrítica. 4. Inércia funcional e filogenética. 5. Libélulas. I. Título.

CDD 574.524

BETHÂNIA OLIVEIRA DE RESENDE

**Estrutura das comunidades de Odonata (Insecta) em igarapés da
Amazônia: uma análise sob múltiplas perspectivas**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ecologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA:

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

Prof. Dr. José Max Barbosa de Oliveira Junior
Universidade Federal do Oeste do Pará

Prof. Dr. Rhainer Guillermo Nascimento Ferreira
Universidade Federal do Triângulo Mineiro

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

Prof^a. Dr^a. Lenize Batista Calvão
Universidade Federal do Pará

Prof^a. Dr^a. Yulie Shimano Feitoza
Instituto Nacional de Pesquisa do Pantanal

Prof. Dr. Ricardo Koroiva
Universidade Federal do Pará

Prof. Dr. Marciel Elio Rodrigues
Universidade Estadual Do Sudoeste Da Bahia

Aprovado em:
Banca por parecer remoto

Kauara Fernanda Oliveira Gomes
(*in memoriam*), minha querida e
eterna maninha

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e a Universidade Federal do Pará pelo suporte logístico, financiamentos e pelas disciplinas ofertadas que me proporcionaram conhecimentos e técnicas para que essa pesquisa fosse desenvolvida. Agradeço também a Hydro Alunorte e CAPES pela bolsa de estudo que me possibilitou me dedicar a este trabalho. Agradeço ao meu orientador Leandro Juen por toda parceria e ensinamento ao longo desses anos. Apesar das inúmeras tarefas diárias sempre estive disponível para tirar minhas dúvidas, ler as inúmeras versões e até mesmo para conversas pessoais que possibilitavam recarregar as energias e seguir no doutorado. E respondendo à pergunta que sempre me fazia, se eu estava feliz onde eu estava, hoje eu tenho total certeza da resposta: Sim, Leandro, estou feliz e realizada com tudo que alcançamos! Agradeço também a minha eterna “mãe científica” Helena Soares Ramos Cabette, que mesmo distante nessa fase atual foi imprescindível para que eu chegasse até aqui, pois sempre acreditou no meu potencial, me mostrou todos os caminhos que eu devia seguir e sempre me proporcionou redes de trabalho com grandes pesquisadores, como meu atual orientador.

Agradeço também a banca da qualificação (Lenize, Mateus, José Max e Jean) e a Thaísa (que presidiu a minha banca), e aos membros da banca da defesa pela disponibilidade de tempo em avaliar meu trabalho e contribuir para que ele seja aprimorado. Agradeço aos colegas do Labeco, em especial Fernando, Erlane, Ana Luiza, Gabi, Bia, Ana, Juan, Ângelo, Jorge, Rafa, Fabio, Juan Mateo e Gabriel pelos momentos de ajuda e trocas sobre análises estatísticas, escrita dos manuscritos, ajuda nas medições morfológicas e até mesmo pelos momentos de descontrações diante de todo o fardo diário que as vezes estávamos. Foi bom estar com vocês! Faço um agradecimento especial, ao Victor Rennan, meu eterno parceiro de vida acadêmica, idealizamos e enfrentamos essa jornada juntos e agora estou fechando esse ciclo que tanto sonhamos. Essa tese não é só minha, com certeza ela é mérito nosso! Agradeço também aos amigos do Ecopro, em especial a Fran e Gui, pelos momentos de conversas e por sempre me incentivarem dizendo que tudo daria certo. Realmente deu certo!

Agradeço também aos amigos e diria até mesmo presentes que Belém me trouxe. Agradeço ao Daniel, que foi meu lugar de descanso, aconchego e tranquilidade nesse processo, você não tem noção do quanto teria sido tudo mais difícil sem você. Ao Cledson

por me acolher tão bem quando eu estava recém-chegada em Belém e me apresentar desde os melhores rolês, tanto noturnos como diurnos. Agradeço a Leandra e Jacy, minha mulambinha e minha lady, que me apoiaram em um dos momentos mais difíceis ao longo do doutorado, e mesmo não estando mais presentes diariamente torcem e se preocupam comigo. Agradeço as minhas amigas do nosso grupo: “reunião de condomínio”, Letícia e Angelina, aos meus amigos dos roles mais apocalípticos, Filipe, Luan e Gabriel. Apesar de terem chegado a pouco tempo foram cruciais nessa reta final da tese, me incentivando, cuidando de mim e me salvando dos piores momentos de aflição que esse período final me proporcionou. Agradeço também a Josi, Giulia, Guto, Diego e Daniel “Pai do Sebastião” que apesarem de não termos contato diários são pontos de acolhimento quando preciso.

Agradeço a minha família, que mesmo distante deram todo o apoio que eu precisava para conseguir chegar até esse momento. Agradeço a minha maninha, Kauara (*in memoriam*), que infelizmente pelas fatalidades da vida não está presente nesse plano terrestre para ver este momento que sonhamos tanto ser realizado, mas tenho certeza de que no plano celestial você está orgulhosa de ter conseguido, mesmo pensando em desistir tantas vezes após sua partida. Com certeza a parte mais difícil disso tudo foi trilhar esse caminho e ao mesmo tempo aprender a viver sem você! Agradeço aos meus pais (Fatima e Carloni), avó (Antônia) e meu tio (Raimundo), por mesmo não entenderem eu ter partido para tão distante em busca de um sonho, me incentivaram, me deram carinho e amor e rezaram por mim para que nada de ruim me acontecesse durante essa jornada. Agradeço também ao meu pequeno, que hoje já é um rapaz, Roger, por me dar um motivo para seguir e mesmo não podendo estar totalmente presente no momento mais difícil da sua vida meu amor, a tia fez tudo isso pra te proporcionar grandes coisas. Vocês são a melhor família que eu poderia ter apesar de qualquer coisa e eu amo vocês!

Agradeço também aos meus amigos do Mato Grosso, Lola, Cleide, Douglas, Maelly, Pedro, Dalva, por sempre me incentivarem e acreditarem que eu seria capaz de chegar ao final dessa etapa. Em especial, agradeço a minha amiga, confidente e comadre, Letícia, que me deu o nosso maior tesouro após a partida da minha irmã, Lavinia, com certeza nossa pequena e você foram peças importantíssimas para eu ter força de continuar amiga. Como é bom amar vocês!

Agradeço também ao meu dogúneo, famoso Chewbacca, e ao meu gatúneo, rabugento Raya, que entraram nessa jornada comigo, se tornando cidadãos paraenses, não por escolha, mas pela necessidade. Com certeza, foi graças ao carinho e presença deles que eu consegui superar a pandemia, isolada em casa, longe da família e amigos. Agradeço a Gabi, Ana Julia e o Daniel também pelos momentos diários compartilhados na nossa república.

Por fim, agradeço a todos aqueles que contribuíram de forma direta ou indireta para que este momento aconteça e que não foram mencionados acima. Pode ter certeza de que sou eternamente grata a todos.

Estrutura das comunidades de Odonata em igarapés da Amazônia: uma análise sob múltiplas perspectivas

RESUMO GERAL

A região Amazônica é conhecida por sua alta biodiversidade, mas ao mesmo tempo com mudanças no uso do solo que tem consequências negativas para o bioma e altas taxas de desflorestamento. Monitorar e entender a distribuição dessa biodiversidade não é uma tarefa fácil, em virtude de sua escala, as dificuldades de acesso e de financiamento científico. Associado as dificuldades de logística nem sempre avaliar somente as medidas tradicionais de uma comunidade, como abundância e riqueza, são suficientes para entender as complexidades e os fatores que atuam sobre sua estruturação. Outras medidas podem moldar a estrutura das comunidades como por exemplo, funcionais e filogenéticas, portanto, avaliar e estudar os possíveis efeitos dessas variáveis é muito importante. Diante disso, o objetivo da tese foi entender a estruturação e a diversidade da comunidade de Odonata na região da Amazônia Brasileira. Para atingir esse objetivo, estruturamos a tese em três capítulos no qual buscamos responder as seguintes questões: 1º) Como as alterações ambientais provenientes de mudanças no uso da terra afetam a diversidade comportamental de adultos de Odonata? 2º) Qual a contribuição dos fatores ambientais e espaciais sobre a diversidade de larvas de Odonata? 3º) Ao restringir o efeito da inércia filogenética e funcional ocorrerá o aumento da explicação dos fatores ambientais e espaciais sobre as larvas de Odonata? No 1º capítulo conduzimos o estudo em 92 igarapés, onde medimos 29 variáveis abióticas em cada igarapé, juntamente com cinco características morfológicas e cinco comportamentais dos Odonata. Os resultados indicam uma perda de comportamentos em locais impactados por alterações antrópicas, bem como variação nos aspectos morfológicos/comportamentais sob condições ambientais específicas. Diante disso, destacamos a importância de considerar traços comportamentais nos estudos e no desenvolvimento de estratégias de conservação, visto que espécies com aspectos comportamentais únicos podem ser perdidas em virtude das alterações antrópicas. No 2º capítulo amostramos em 224 igarapés amazônicos, juntamente com medições das variáveis ambientais e distâncias dendríticas e espaciais entre os locais amostrados. Os fatores ambientais e espaciais estruturaram as assembleias de Anisoptera e

Zygoptera, mas com contribuições diferentes para cada subordem. As características ambientais influenciaram igualmente a estrutura da assembleia das subordens, mas a distância dendrítica foi mais importante que a distância euclidiana. Esses resultados ressaltam a importância dos atributos ambientais e das redes fluviais para a estruturação das assembleias larvais de Odonata na Amazônia, especialmente para os processos de metacomunidades. Por fim, no 3º capítulo além dos dados biológicos e das variáveis ambientais, também mensuramos medidas morfológicas e construímos uma árvore filogenética de gêneros de Odonata. Nossos resultados mostraram que as métricas funcionais e filogenéticas influenciam na composição e que ao restringirmos os efeitos dessas métricas (inércia funcional e filogenética) não há relação do ambiente com a composição. Porém, mesmo restringindo os efeitos da inércia funcional e filogenética a distância dendrítica teve efeito sobre a composição. Estes padrões evidenciam que o efeito que os fatores ambientais causam pode ser sobre a funcionalidade e filogenia dos gêneros. Entretanto, a estocasticidade ou as interações biológicas seria determinada pela distância ou teoria neutra. Portanto, a partir dessa pesquisa, conseguimos entender os padrões de estruturação e diversidade das comunidades de Odonata, e verificamos que não é apenas um único fator que afeta a estruturação dessas comunidades na Amazônia brasileira, porém as características ambientais demonstrou ser um fator preponderante sobre a distribuição das espécies.

Palavra-chave: Anisoptera, Fatores ambientais, Diversidade Comportamental, Distância dendrítica, Inércia funcional e filogenética, Zygoptera.

Structure of Odonata communities in Amazonian streams: a multi-perspective analysis

ABSTRACT

The Amazon region is known for its high biodiversity but, at the same time, contrasted with high deforestation rates and changes in land use that have negative consequences for the biome. Monitoring and understanding the distribution of this biodiversity is challenging due to its scale, difficulties in access, and scientific funding constraints. Moreover, evaluating only traditional community measures, such as abundance and richness, may not be sufficient to understand the complexities and factors influencing its structure, as behavioral, functional, and phylogenetic issues can shape them. Therefore, evaluating and studying the possible effects of these variables is crucial. The aim of the thesis was to understand the structuring and diversity of the Odonata community in the Brazilian Amazon region. To achieve this goal, we structured the thesis into three chapters in which we sought to answer the following questions: (i) How do environmental alterations resulting from land use changes affect the behavioral diversity of adult Odonata? (ii) What is the contribution of environmental and spatial factors to the diversity of Odonata larvae? (iii) Will restricting the effect of phylogenetic and functional inertia increase the explanation of environmental and spatial factors? In the first chapter, we conducted the study in 92 streams, where we measured 29 abiotic variables in each stream, along with five morphological and five behavioral characteristics of Odonata. The results indicate a loss of behaviors in locations impacted by anthropogenic alterations, as well as variation in morphological/behavioral aspects under specific environmental conditions. Therefore, we emphasize the importance of considering behavioral traits in studies and in developing conservation strategies, as species with unique behavioral aspects may be lost due to anthropogenic alterations. In the second chapter, we sampled 224 Amazonian streams and measured environmental variables and dendritic and spatial distances between sampled locations. Environmental and spatial factors structured the assemblies of Anisoptera and Zygoptera, but with different contributions to each suborder. Environmental characteristics equally influenced the assembly structure of the suborders, but the dendritic distance was more important than Euclidean distance. These results highlight

the importance of environmental attributes and river networks for structuring Odonata larval assemblies in the Amazon, especially for metacommunity processes. Finally, in the third chapter, in addition to biological data and environmental variables, we measured morphological traits and constructed a phylogenetic tree of Odonata genera. Our results showed that functional and phylogenetic metrics influence composition. By restricting the effects of these metrics (functional and phylogenetic inertia), there is no relationship between the environment and composition. However, dendritic distance influenced composition even when restricting the effects of functional and phylogenetic inertia. These patterns suggest that the effect of environmental factors on species may be on species functionality and phylogeny. However, distance or neutral theory could determine stochasticity or biological interactions. Therefore, from this research, we were able to understand the patterns of structuring and diversity of Odonata communities, and we found that it is not just a single factor that affects the structuring of these communities in the Brazilian Amazon. Still, environmental characteristics have been shown to be a predominant factor in the distribution of species.

Keywords: Anisoptera, Environmental Factors, Behavioral Diversity, Dendritic Distance, Functional and Phylogenetic Inertia, Zygoptera.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	14
2. Sessão I.....	18
IMPACT OF ENVIRONMENTAL CHANGES ON THE BEHAVIORAL DIVERSITY OF THE ODONATA (INSECTA) IN THE AMAZON	19
Abstract	19
Introduction	19
Material and Methods	22
Study area.....	22
Biological data	22
Environmental features	23
Behavioral traits	23
Behavioral diversity	25
Data analysis	25
Results	26
Environmental features	26
Biological data	26
Behavioral features.....	27
Environmental features and behavioral diversity.....	29
Discussion	31
Acknowledgements	35
Supplementary material	37
3. Sessão II.....	43
RELATIVE CONTRIBUTION OF ENVIRONMENTAL AND SPATIAL FACTORS IN STRUCTURING AMAZONIAN ODONATA LARVAL ASSEMBLAGES	44
Abstract	44
Introduction	45
Materials and Methods.....	47
Study area.....	47
Data Study area	49
Characterization of Physical Habitat Structure and Selection of Environmental Variables	49
Spatial variables and variables Selection	50
Statistical Analysis	50
Results	52
Assemblage Composition.....	52
Environmental Metrics.....	52

Spatial Metrics	53
Discussion	56
References	59
4. Sessão III	79
EFEITO FILOGENÉTICO E FUNCIONAL NA COMPOSIÇÃO DE LARVAS DE ODONATA DA AMAZÔNIA BRASILEIRA: IMPLICAÇÕES EM ANÁLISES DE REDUNDÂNCIA	80
Resumo.....	80
INTRODUÇÃO	81
MATERIAL E MÉTODOS	84
Área de estudo.....	84
Coleta do material biológico	86
Variáveis ambientais	87
Matriz de características funcionais	87
Matriz de dados filogenéticos	89
Matriz de filtros espaciais	90
Análise de dados	92
Resultados	93
Padrão geral da comunidade	93
Influência das métricas funcionais e filogenéticas na composição.....	93
Seleção de filtros ambientais e espaciais	94
Efeito do ambiente e/ou espaço sobre a composição pura	94
Discussão.....	95
Agradecimentos.....	98
Referências	99
Material suplementar.....	105
5. CONCLUSÃO GERAL	109
6. REFERÊNCIAS	111

1. INTRODUÇÃO GERAL

Compreender como as espécies estão distribuídas dentro dos ecossistemas continua sendo um dos principais objetivos e desafios da Ecologia. Muitos estudos foram desenvolvidos buscando entender quais são os fatores que contribuem para estruturar as comunidades biológicas. Seus resultados e discussões deram origem a muitas abordagens teóricas e hipóteses que até hoje são continuamente testadas. Uma dessas teorias, conhecida como teoria do nicho, estabelece que a distribuição das espécies é determinada pelas condições ambientais que determinaria quais são as espécies que podem ou não se estabelecer e sobreviver em um local, considerando o ambiente como um filtro ambiental das espécies (Grinnell 1917). Outras abordagens consideram outros fatores além das contribuições ambientais, e também incluem as interações biológicas entre as espécies, competição, e o espaço como fatores importantes para determinar a diversidade de espécies (Keddy 1992; Hutchinson & MacArthur 1959; Hubbell 2001; Oliveira-Junior et al. 2021). Entretanto, ainda não é uma tarefa fácil avaliar esses padrões de distribuição das espécies, pois, dependendo do grupo biológico e da capacidade de dispersão dos organismos a contribuição relativa desses fatores pode ser bastante variável. Por exemplo, para os insetos da ordem Diptera, o ambiente demonstrou ser o fator que mais contribui para a estruturação das espécies (Nicacio & Juen 2018). Enquanto, para os Odonata, tanto o espaço quanto as características ambientais demonstraram ser fatores importantes para estruturar as comunidades (Alves-Martins et al. 2019; Mendes et al. 2019; Brasil et al. 2018; Resende et al. 2024). Além disso, espécies com maior capacidade de dispersão tendem a serem mais influenciadas por fatores ambientais, enquanto as espécies com menor capacidade de dispersão seriam mais afetadas pela estruturação espacial (Heino et al. 2013, Curry & Baird 2015).

Um grupo considerado excelente alvo para avaliar os padrões de distribuição das espécies é a ordem Odonata, por apresentar uma variação nos requerimentos ecológicos específicos e na capacidade de dispersão de suas espécies, apresentando tanto dispersores fortes como fracos (Keller et al. 2012; Keller & Holderegger et al. 2013). São insetos conhecidos popularmente como libélula, cambito, lava-bunda (Brasil & Vilela 2019), e são organismos anfibióticos, com uma fase larval, que pode durar de meses a anos dentro da água, e uma fase adulta terrestre (Corbet et al. 1999). Na região Neotropical a ordem é

composta por duas subordens, Anisoptera e Zygoptera. A subdivisão dos adultos desta ordem é baseada nas características morfológicas, como tamanho, posição dos olhos e formato das asas, bem como nos requerimentos ecofisiológicos específicos que Zygoptera e Anisoptera apresentam (McPeck 2008).

Os adultos de Anisoptera são maiores e com maior capacidade de dispersão quando comparados aos de Zygoptera. Essas especificidades morfológicas e ecofisiológicas afetam os limites de tolerância das espécies diante das variações ambientais. Os Anisoptera conseguem tolerar maior incidência solar na fase adulta, e precisam de maior quantidade de luz para realizar suas atividades, que lhes permite habitar locais mais abertos, com maior degradação ambiental. Por outro lado, os Zygoptera conseguem tolerar menor incidência de luz, e precisam de menor entrada de luz e de calor para sua sobrevivência, por isso são mais frequentes em ambientes predominantemente florestais, com dossel fechado, correspondendo a ambientes mais pristinas. Além disso, apesar da maioria das libélulas possuírem grande capacidade de voo, conhecidos como *fliers* (capazes de realizar até migrações intercontinentais), restrições geográficas também são impostas ao grupo, como é o caso de pequenos Zygoptera que não conseguem atravessar rios com grandes extensões (Corbet & Mayr 2008; Alves-Martins et al. 2019).

Em relação as larvas, os Anisoptera também são mais robustos, possuem uma pirâmide anal no final do abdômen, e realizam respiração através de brânquias retais. Enquanto os Zygoptera possuem brânquias modificadas em lamelas, e utilizam essas estruturas para obtenção de oxigênio e locomoção (Eriksen et al. 1984; Kohnert et al., 2004; Ramirez, 2010). Os padrões das larvas são congruentes com os padrões dos adultos, sendo que os Zygoptera geralmente têm maior riqueza em ambientes com menores níveis de perturbação na cobertura da vegetação ciliar, enquanto os Anisoptera têm maior abundância e riqueza em corpos d'água com menos cobertura de dossel (Silva et al. 2021). Ademais, em um estudo, o ambiente parece ter um efeito sobre a composição dos gêneros de larvas de Zygoptera, porém pode não apresentar influência sobre Anisoptera (Mendes et al. 2015), reforçando que os Zygoptera são menos tolerantes às variações ambientais quando comparados aos Anisoptera.

Uma característica importante nesse grupo é a presença de diferentes estratégias de comportamento reprodutivo e com sistemas de acasalamento bem complexos (Battin 1993), que conseqüentemente são modulados pelas suas adaptações ao ambiente. Assim, as alterações antropogênicas podem promover mudanças na estrutura da comunidade, e até mesmo nos traços comportamentais das espécies, gerando uma mudança ou perda de padrões comportamentais (Valiente-Banuet et al. 2015; Rodrigues et al. 2019). Porém, apesar desses impactos, tal aspecto tem sido negligenciado na elaboração de estratégias de conservação (Cordero-Rivera 2017). Um dos fatores que dificulta o estudo da diversidade comportamental é a lacuna existente para a maioria das espécies, sendo que o pouco conhecimento é de difícil acesso por estarem dispersos em vários artigos e livros ou em trabalhos não publicados. Portanto a padronização de dados sobre comportamento e trabalhos específicos que avaliem os comportamentos das espécies são muito importantes, bem como a descrição do comportamento reprodutivo, visando ampliar pesquisas dessa área dentro da ecologia.

Apesar do aumento no número de pesquisas e de artigos publicados com Odonata nas últimas décadas, a maioria dos estudos avaliam apenas medidas tradicionais de uma comunidade, como abundância e riqueza, que apesar de serem muito importante para responder muitas questões ecológicas, algumas vezes se apresentam como métricas poucas preditivas ou até mesmo limitadas para inferir processos mais complexos da comunidade (Ricotta et al. 2005). Por isso, incorporar as medidas não tradicionais, como aspectos filogenéticos e funcionais das espécies, bem como dados comportamentais, podem fornecer *insights* importantes para a compreensão dos processos envolvidos na distribuição dos organismos (Magurran 2004; Cianciaruso 2009; Petchey & Gaston 2006; Heino & Peckarsky 2014). Apesar de ser uma prática recente, incorporar informações filogenéticas nos estudos de comunidades tem possibilitado entender a distribuição dos organismos diante de um contexto evolutivo (Mouquet et al. 2012). Isso porque que ao longo da história, as espécies podem manter ou perder traços ecológicos dos seus ancestrais, ou seja, o nicho ecológico ocupado pelas espécies pode ser explicado parcialmente pelo parentesco entre as espécies (Harvey & Pagel 1991; Wiens & Grahlan 2005), ou também pelas limitações que as espécies passaram ao longo de sua história evolutiva, portanto, tentar acessar essas informações é essencial para entendermos as especificidades. Já a abordagem funcional nos indica como as espécies se distribuem em um espaço multidimensional, na qual cada dimensão está

relacionada com uma característica ecológica, que também está relacionada com as pressões que as espécies passaram ao longo do tempo evolutivo e que moldaram, portanto, o nicho que ela ocupa hoje.

Diante desse cenário, o objetivo da tese foi avaliar os padrões de estruturação da comunidade de Odonata da Amazônia Brasileira. Para atingir esse objetivo, a tese foi estruturada em três capítulos no qual buscamos responder as seguintes questões: 1º) Como as alterações ambientais provenientes de mudanças no uso da terra afetam a diversidade comportamental de adultos de Odonata? 2º) Qual a contribuição dos fatores ambientais e espaciais sobre a diversidade de larvas de Odonata? 3º) Ao restringir o efeito da inércia filogenética e funcional ocorrerá o aumento da explicação dos fatores ambientais e espaciais? O primeiro capítulo intitulado: *Impact of environmental changes on the behavioral diversity of the Odonata (Insecta) in the Amazon* foi publicado na revista *Scientific reports* (doi.org/10.1038/s41598-021-88999-7). O segundo capítulo está submetido na revista *Freshwater Biology* e o terceiro capítulo será submetido na *Insect Conservation and Diversity*.

2. Sessão I

IMPACT OF ENVIRONMENTAL CHANGES ON THE BEHAVIORAL DIVERSITY OF THE ODONATA (INSECTA) IN THE AMAZON

doi.org/10.1038/s41598-021-88999-7

A primeira sessão desta tese foi formatada e publicada conforme as normas da publicação científica Scientific reports disponível em:

<https://www.nature.com/srep/author-instructions>

IMPACT OF ENVIRONMENTAL CHANGES ON THE BEHAVIORAL DIVERSITY OF THE ODONATA (INSECTA) IN THE AMAZON

Abstract

The odonates are insects that have a wide range of reproductive, ritualized territorial, and aggressive behaviors. Changes in behavior are the first response of most odonate species to environmental alterations. In this context, the primary objective of the present study was to assess the effects of environmental alterations resulting from shifts in land use on different aspects of the behavioral diversity of adult odonates. Fieldwork was conducted at 92 low-order streams in two different regions of the Brazilian Amazon. To address our main objective, we measured 29 abiotic variables at each stream, together with five morphological and five behavioral traits of the resident odonates. The results indicate a loss of behaviors at sites impacted by anthropogenic changes, as well as variation in some morphological/behavioral traits under specific environmental conditions. We highlight the importance of considering behavioral traits in the development of conservation strategies, given that species with a unique behavioral repertoire may suffer specific types of extinction pressure.

Introduction

The enormous variety of behavior exhibited by most animals has inspired human thought, arts, and Science for centuries, from rupestrian paintings to the Greek philosophers. One prominent group of animals, the insects, present a wide range of complex behaviors^{1,2}, mostly related to reproduction, such as elaborate courtship rituals, and stereotyped territorial and mating behaviors^{3,4}. Over the years, a large body of research has sought to identify and describe the evolutionary and ecological processes that have created and maintained the myriad of behavioral patterns found among the different insect groups⁵.

The insects of the order Odonata are good models for the assessment of ecological questions on animal behavior, in particular because of their diverse reproductive modes and mating strategies^{6,7}. These diverse behaviors include territoriality in many species, which is usually associated with mating and oviposition sites⁸. The oviposition behavior of odonates can be classified in three main types: (1) exophytic, when the female lays eggs directly in the

water, usually touching the surface a number of times while hovering; (2) endophytic, when the female lays eggs inside the living tissue of plants, and (3) epiphytic, when the female oviposits on exposed surfaces, such as roots, debris, moss, phytotelmata or even the ground or rocks⁶. Odonate territories may vary considerably in size, from a few square centimeters to many square meters, and may contain a range of valuable resources, which include sunning spots, perches, and oviposition substrates⁹⁻¹⁰. In many species, dominant males can often be observed patrolling their territories, and these individuals tend to copulate within the area or relatively close to their territory¹¹. Odonate males may also present agonistic behavior, settling territorial disputes through physical aggression or non-contact aerial displays, flashing their wings toward intruders or chasing rivals away⁹⁻¹².

Many odonates present specific mating behaviors, and some species engage in courtship, with the males courting the females prior to mating¹³. For example, the males of *Calopteryx xanthostoma* (Charpentier, 1825) and *Calopteryx haemorrhoidalis* Vander Linden, 1825, perform elaborate flights, dropping to the water and floating with the current to demonstrate the oviposition site to the potential female mate¹⁴, or extend their legs and iridescent wings toward the female¹⁵. After mating, the males of some species may exhibit mate-guarding strategies, which are typically categorized as: (1) contact guarding, when the male remains in the tandem position (or perched directly on the female) during oviposition; (2) non-contact guarding, when the male perches or hovers near the female during oviposition, and (3) no mate-guarding, when the female oviposits alone, without the presence of the male¹⁶⁻¹⁷.

The enormous behavioral diversity of the Odonata, the conspicuity of the males in the field, and the favorable conditions for the collection of behavioral data combine to make this insect order an excellent model for comparative studies⁶. Despite this, little is known about the behavior of most South American species, and data are especially scant for the species from the Amazon region, which are in constant threat from anthropic actions¹⁸. The ongoing increase in the modification of natural landscapes has raised concerns among researchers with regard to the loss of or changes to behavioral traits, in particular those related to reproduction¹⁹⁻²⁰⁻²¹. Environmental alterations may affect both mating behavior and

habitat selectivity, which may ultimately alter community structure, influencing species richness, and their abundance and distribution^{19:20}. In addition to the recent discussion of the need to conserve ethodiversity and behavioral repertoires, a range of studies have focused on the effects of modifications in the landscape on local animal communities and their associated behavioral patterns, with this ethological focus now being considered a major ally of biodiversity conservation programs²².

Caro & Sherman²³ and Harabiš et al.²⁴ demonstrated that many odonate taxa have behavioral traits that are highly sensitive to local ecological conditions, and that the characteristics of the environment are fundamental to the structuring of odonate communities²⁵. We predicted that odonate behavioral diversity will be equally vulnerable to environmental change. Given this, the principal objective of the present study was to assess the effects of environmental alterations provoked by shifts in land use on the behavioral diversity of adult odonates of the suborders Zygoptera and Anisoptera. We assume that the environmental modifications caused by shifts in land use alter the behavioral diversity of both odonate suborders²⁶. In particular, these changes may lead to the exclusion of species with specific habits that are dependent on a given type of microhabitat²⁷. Given this, we would predict a greater overall behavioral richness (i.e., a larger number of different types of behavior) in the zygopterans, and greater behavioral evenness in preserved areas, where the more favorable resource availability may allow for more univariate niche overlap. In altered areas, by contrast, we would expect an increase in niche differentiation, to allow species to coexist. In these areas, we would predict that the removal of the riparian vegetation and the more open forest canopy of the streams will lead, in particular, to the loss of behaviors associated with specific types of substrate, such as oviposition sites and perches^{28:29}. In the case of the anisopterans, we would predict the opposite pattern, due to the ecophysiological differences between the two suborders^{6:25:30}, with greater behavioral richness and evenness in altered areas, and more behavioral divergence in more preserved areas. We predict specifically that areas with higher deforestation rates and more open canopies will be associated with the establishment of more generalist species, such as those of the genera *Orthemis* Hagen, 1861 and *Erythrodiplox* Brauer, 1868, and an increase in the overall behavioral repertoire of the different species found in these areas, albeit with increasing

similarity in these behaviors. In well-preserved areas, we expect the conditions to favor the presence of more specialized species, with more divergent behaviors³¹, such as the species of the genus *Microstigma* Rambur, 1842.

Material and Methods

Study area

Fieldwork was conducted at 92 streams (first to third order watercourses, in the classification of Strahler³²), in two different regions of the eastern Amazon (Fig. 1). We collected data at 42 streams in Santarém and Belterra, and 50 streams in Paragominas, all in Pará state (Brazil). Both regions have a humid tropical climate, classified as Af in the Köppen system. The local vegetation is predominantly rainforest, with a few tracts of Amazonian savannah near Santarém. Both regions encompass a gradient of land use, which varies from highly impacted areas—primarily monocultures and pasture—to well-preserved primary forest.

Biological data

Biological data were collected in both study regions during the dry season only, for four reasons: (1) the ecophysiological requirements of the odonates⁶; (2) to standardize the sampling period and minimize sampling noise in the analyses (see³³); (3) because a number of previous studies have shown that odonate diversity may be higher during the dry season in the Amazon region, and (4) the reduced depth of the water during this season, which forces the odonates to aggregate at smaller bodies of water, facilitating sampling. During the rainy season, by contrast, conditions typically hamper, or even prohibit altogether the collection of a realistic and representative sample of the odonate communities found on the floodplains of the Amazon²⁵.

The species of the suborders Anisoptera and Zygoptera were collected using the “fixed area transect” method or the “Odonate Sampling Protocol” (OSP)³⁴. We collected specimens within a total of 20 5-m segments at each stream (100 m of total sampling effort at each site). We captured the specimens using an entomological net while walking along the transect for one hour. Each transect was sampled invariably between 10:00 and 14:00 h, when

most of the target species are active, and always on sunny days. We identified all the specimens to the species level, using taxonomic keys and illustrated guides^{35,36,37,38,39,40,41}, and all the specimens were deposited as vouchers in the collection of the Zoology Museum at the Universidade Federal do Pará (UFPA) in Belém, Brazil.

Environmental features

We collected environmental data and described the physical habitat, together with the biological data on each stream. We measured a total of 29 environmental variables (see Supplementary Material [S1](#)), which have all been used in previous studies and have been shown to be important predictors for the assessment of the effects of different types of land use on odonates²⁶. We measured 26 of these variables at each stream following an adapted version of the protocol published by the United States Environmental Protection Agency (US-EPA) and calculated the environmental metrics following⁴². This protocol assesses the characteristics of each stream, providing information on the morphology of the channel, hydraulics, substrates, the availability of shelters for the aquatic biota, the amount and size of woody debris, the cover and structure of the riparian vegetation, and human influences⁴³. Two physical and chemical descriptors of the water were also measured, using a multiparametric Horiba device in three equidistant sections of the stream segment (downstream, middle, and upstream). We also calculated the Habitat Integrity Index, HII (see⁴⁴) to provide a score of physical integrity for each study stream. This index is generated using 12 parameters that evaluate different aspects of the morphology of the channel and its surroundings. Values of HII closer to 1 indicate more conserved environments, while those closer to 0 are sites with a high level of degradation⁴⁵. This protocol has been widely used to assess environmental conditions in the Amazon (for more information, see [25,43,46,47](#)).

Behavioral traits

We use direct literature classification data and morphological data as proxies to assess behavioral syndromes. This strategy has been widely used with success in studies of functional diversity^{48,49}. We categorized the behavioral traits in five classes: (1) territoriality; (2) contest displays; (3) type of oviposition; (4) use of oviposition substrates, and (5) mate-guarding strategies. These categories were defined based on the literature

indexed in the Web of Science and Google Scholar databases, using the name of each study species as the keywords (Supplementary Material [S2](#)). Given the lack of data for most species, we made every possible effort to complete the categories by consulting specialists on odonate behavior, but even then, some species (in particular, the rarest and most recently-described taxa) lacked some behavioral parameters. In these cases, we obtained information on the behavioral traits of congeneric species, identified the most common behavior in the genus, and extrapolated it to the species lacking data. This strategy has been used successfully to reduce knowledge gaps in a number of previous studies of the odonates [27](#)[29](#)[50](#).

We also used five morphological traits as a proxy for dispersal behavior and territoriality: (1) abdomen length; (2) thorax volume; (3) wing stroke; (4) wing load [51](#), and (5) the wing–thorax ratio. These variables were obtained by measuring the total length (TL), thorax width (Thw), abdomen length (AL), and the forewing length (FL) and width (FW). The total length (1) was calculated as the distance between the head and the tip of the abdomen, (2) the thorax volume (π radius of the thorax²*4/3) provides an index of flight muscle volume, which is a predictor of flight capacity or dispersal distance [52](#); (3) the wing stroke (π FL²*FW) is proportional to the area of the wing and the amount of air displaced at each stroke of the wings, whose volume is related to $\pi r^2 h$ (where r represents the length of the wing and h, its width) [53](#)—this metric also predicts flight performance, and (4) the wing load (thorax volume/wing stroke), for which, we considered the wing stroke to be a proxy of the wing area, based on the formula: thorax volume/wing area, to provide the wing load index. We also calculated (5) the wing–thorax ratio by dividing the squared forewing length by the volume of the thorax, to estimate the allometry of the body. Lower values of this ratio indicate stouter bodies and a capacity for faster flight, whereas higher values indicate slenderer bodies and slower flight [54](#). To obtain these measurements, we analyzed specimens deposited in the collection of the UFPA Ecology and Conservation Laboratory in Belém. We selected a total of ten male specimens of each species to obtain the measurements necessary to calculate the parameters described above. To be included in the study, these specimens had to be in good condition, and were selected randomly from the collection, including individuals collected in both degraded and preserved environments. We obtained the morphological measurements only for male individuals, given the reduced abundance of

females in the study area, and the lack of taxonomic keys for females. This standard analysis of the male specimens (with all length measures being obtained from the right side of the body) also avoids potential intraspecific differences associated with sexual dimorphism. For species represented by fewer than ten individuals, we measured all the specimens that were in a good condition. All the measurements were obtained in triplicate by three different researchers (to minimize error) using a digital calliper (precision of 0.01 mm), with the mean of these values being considered for analysis.

Behavioral diversity

We compiled a matrix of ten behavioral traits for each species and converted it into a similarity matrix using the Gower distance⁵⁵ (Supplementary Material [S2](#)). We then calculated the FRic, FEVE, and FDiv indices proposed by Villéger⁵⁶. The behavioral richness thus estimates the set of niches occupied by the species that make up a community, while the evenness evaluates the distribution of the insects among the behavioral niches occupied by the different species. Lastly, the behavioral divergence indicates the level of niche differentiation in the community, where the greater the divergence, the more differentiated the community, and thus, the lower the competition for resources. These three indices are important because they quantify relevant aspects of the behavioral diversity of a community in a complementary fashion, with the species distributed in a multidimensional behavioral space⁵⁶.

Data analysis

We checked for multicollinearity in our environmental data using a variance inflation factor (VIF). This analysis was conducted sequentially, until all the variables presented values of VIF below⁵⁷. Given the differential responses of the two odonate suborders (Anisoptera and Zygoptera) to environmental gradients²⁵, we ran the analyses separately for each suborder. We conducted an a priori correspondence analysis (CA) of the abundance matrices, based on the $\log(x + 1)$ transformed values, to determine the association of the behavioral traits with environmental features and species. We also ran a weighted mixed multivariate analysis (Hill–Smith analysis), using the morphological and behavioral trait matrices, with the species as the weight and the CA values as the response variable. We then ran a Principal Components Analysis (PCA), which included all the standardized

environmental variables and species. Finally, we plotted graphs overlaying the scores of the environmental variables and species with the morphological and behavioral traits.

We ran multiple regressions with forward stepwise model selection to test for the effects of environmental changes on the behavioral diversity of the odonates. For this, the behavioral richness, evenness, and divergence were defined as the response variables. The variables of the physical and limnological structure of the streams were defined as the predictive variables (the metrics we selected for each model are shown in Tables [1](#) and [2](#)). All the analyses were run in the R environment, using the `dbDF`, `lm`, `decostand`, `dudi.coa`, `dudi.pca`, `dudi.hillsmith` and `vif` functions of the `FD58`, `vegan59`, `Ade460`, and `faraway61` packages.

Results

Environmental features

The study streams were located along a gradient of land use. Some of these streams were located within highly impacted environments, with up to 96% of the area of the drainage basin under anthropogenic land use, while others were inserted within well-preserved remnants of Amazon forest (Supplementary Material [S1](#)). The HII values ranged from 0.08 to 0.99, with a mean of 0.64 and standard deviation (SD) of 0.20. The canopy openness ranged from 0.0 to 1.0 (mean = $0.85 \pm \text{SD} = 0.24$). The variable that varied most was the substrate with a sediment grain size of D50 (mean = $201.32 \text{ mm} \pm \text{SD} = 579.23 \text{ mm}$).

Biological data

We collected 3107 individuals of 101 odonate species, including 49 anisopterans and 52 zygopterans. The most abundant species were *Erythrodiplax basalis* (Kirby, 1897) (N = 294), *Mnesarete aenea* (Selys, 1853) (N = 261), and *Erythrodiplax fusca* (Rambur, 1842) (N = 200), whereas 18 species were represented by only one individual (Supplementary Material [S2](#)). *Micrathyria romani* Sjöstedt, 1918, *Macrothemis ludia* Belle, 1987, *Oligoclada walkeri* Geijskes, 1931, *Phyllogomphoides cepheus* Belle, 1980, and *Oligoclada abbreviata* (Rambur, 1842) were all found in streams with a higher level of conservation, whereas *Oligoclada amphinome* Ris, 1919, *Dasythemis esmeralda* Ris,

1910, *Erythrodiplax paraguayensis* (Förster, 1905), and *Progomphus intricatus* Hagen in Selys, 1858 were found in streams with greater environmental disturbance (Supplementary Material [S3](#)). We found that the zygopteran species *Argia infumata* Selys, 1865, *Heteragrion aurantiacum* Selys, 1862, *Heliocharis amazona* Selys, 1853 and *Epipleoneura capilliformis* (Selys, 1886) were characteristic of better preserved streams, while *Argia reclusa* Selys, 1865, *Acanthagrion kennedii* Williamson, 1916, *Neoneura rubriventris* Selys, 1860, and *Acanthagrion jessei* Leonard, 1977 were observed at disturbed streams (Supplementary Material [S4](#)).

Behavioral features

The observed variation in the environment had a range of effects on the behavioral traits of the anisopterans. Species with tandem oviposition (e.g., *Rhodophygia cardinalis* Erichson in Schomburgk, 1848) covaried positively with fine litter substrates (V23) and electrical conductivity (V2). Non-territorial and non mate-guarding species covaried positively with the slope of the hydrographic basin (V11) and the amount of litter (V6). By contrast, territoriality was associated positively with substrates of fine sediments (V21), secondary riparian forest (V28), and the intensity of the non-forest land use at a local scale (V29). Wing load and thorax volume covaried positively with non-agricultural land use (V14) (Fig. [2a](#)). Considering the relationship between the species and their behavioral traits, the behavioural repertoires of *Rhodophygia cardinalis*, *Dasythemis esmeralda*, *Progomphus intricatus*, *Micrathyria pseudeximia* Westfall, 1992, *Erythemis credula* Hagen, 1861, *Phyllocycla bartica* Calvert, 1948, and *Cacoides latro* Erichson, 1848 may have been the most affected, given that the alterations of environmental variables have a greater influence on the behaviors of these species (Fig. [2b](#)).

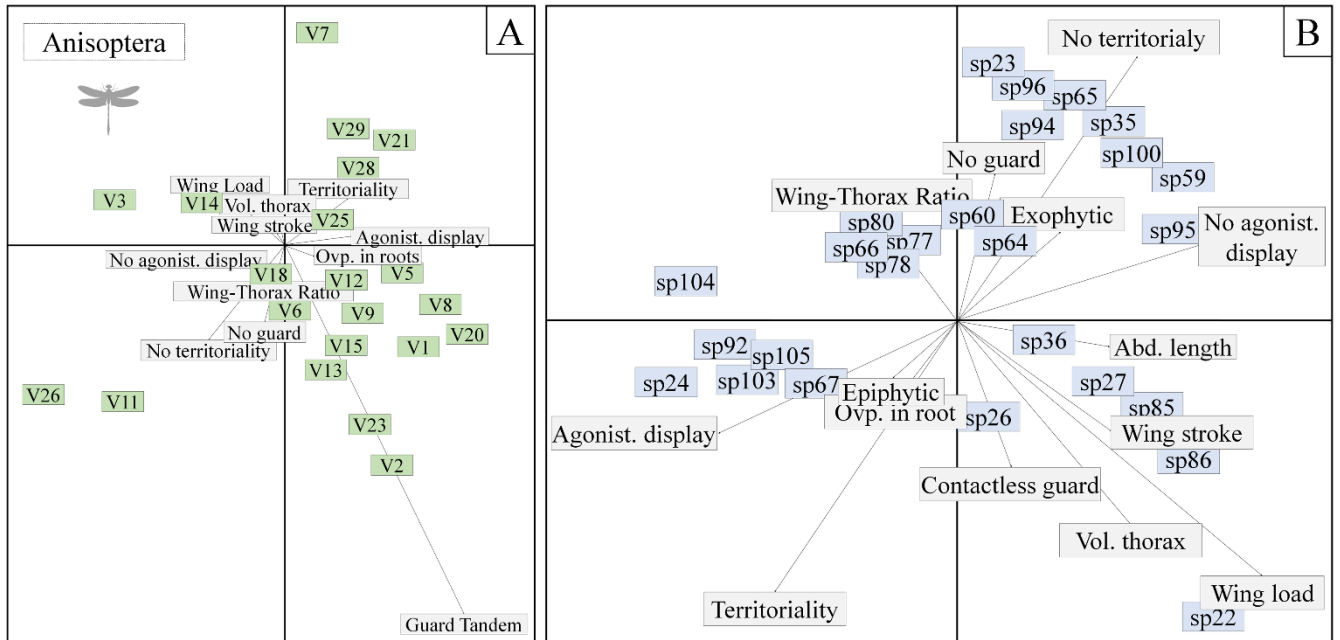


Figure 2. Superimposed ordination of the environmental characteristics and behavioral traits of the species of Anisoptera (A) and of the species with these traits (B) sampled in two regions of the eastern Amazon. *VI* habitat integrity index, *V2* electrical conductivity, *V3* dissolved oxygen, *V5* small woody debris, *V6* litter, *V11* mean slope, *V12* substrate D50, *V19* volume of wood, *V21* substrate of fine sediment, *V25* fast flowing water, *V26* mean catchment slope, *V28* secondary forest in the Riparian Network, *V29* non-forest land use intensity at the site.

In the zygopterans, we observed that the species which oviposit on decayed wood in the streams (e.g., those of the genus *Chalcopteryx*) covaried positively with the HII (*V1*). Tandem mate guarding and the absence of agonistic displays covaried positively with conductivity (*V2*) and substrates with fine sediments (*V21*). Territoriality was correlated positively with dissolved oxygen (*V3*), while non-contact mate guarding was correlated positively with dissolved oxygen (*V3*), the volume of woody debris in the channel (*V19*), the mean small tree cover (*V9*), and the mean slope (*V11*). In turn, species with no mate guarding behavior covaried positively with the intensity of the non-forest land use at a local scale (*V29*) (Fig. 3a). Considering the relationships between the species and the behavioral traits, the behavioral repertoires of *Acanthagrion adustum* Williamson, 1916, *Chalcopteryx radians* Ris, 1914, *Heteragrion icterops* Selys, 1862, *Acanthagrion ascendens* Calvert,

1909 and *Argia tupa* Calvert, 1909 may have been the most affected, given that the alterations in the environmental variables had a greater influence on their behaviors (Fig. 3b).

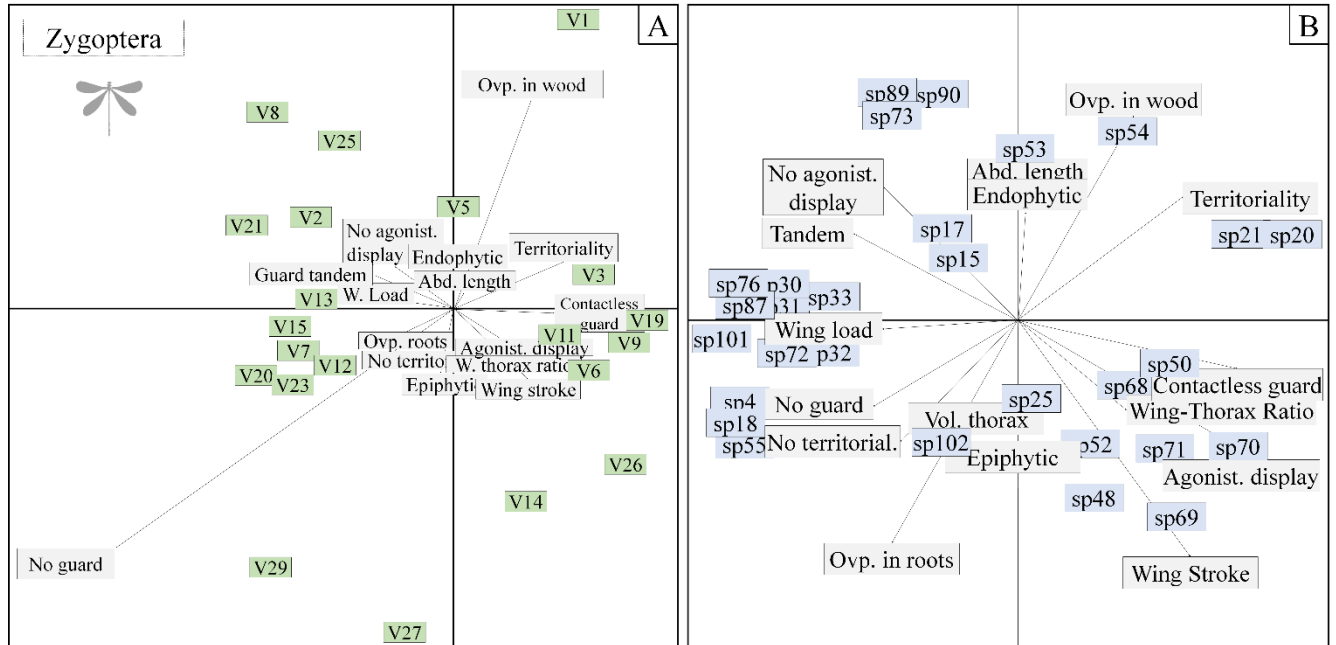


Figure 3. Superimposed ordination of the environmental characteristics and behavioral traits of the species of Zygoptera (A) and of the species with these traits (B) sampled in two regions of the eastern Amazon. V1 habitat integrity index, V2 electrical conductivity, V3 dissolved oxygen, V5 small woody debris, V6 litter, V11 mean slope, V12 substrate D50, V19 volume of wood, V21 substrate of fine sediment, V25 fast flowing water, V26 mean catchment slope, V28 secondary forest in the Riparian Network, V29 non-forest land use intensity at the site.

Environmental features and behavioral diversity

When we analyzed the impact of environmental features on behavioral diversity, we found that the environment explained 61% of the behavioral divergence of the anisopterans. We highlight the positive relationship between behavioral divergence and riparian canopy cover (V8), and the negative relationship with the HII (V1) and large woody debris in the channel (V15). Environmental variables explained 46% of the behavioral evenness, having a

positive relationship with conductivity (V2) and litter (V6), and a negative relationship with the slope of the catchment (V26), and 56% of the behavioral richness, having a negative relationship with the HII (V1) (Table 1; Fig. 4).

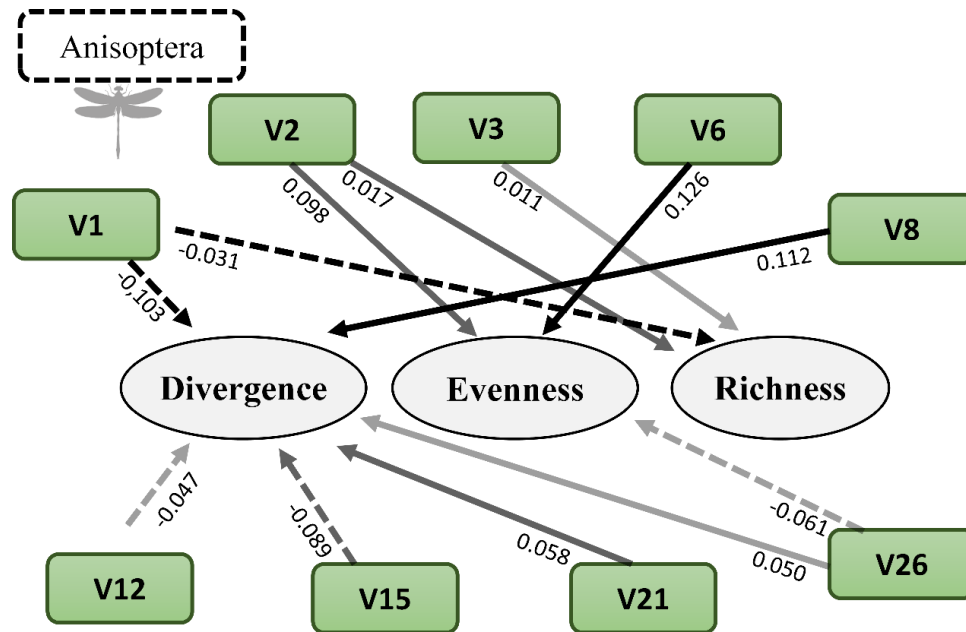


Figure 4. Relationships between the environmental variables and the behavioral diversity metrics (divergence, evenness and richness) in the Anisoptera. The continuous lines represent positive relationships and the dashed lines, negative ones. The darker the arrow, the higher the beta value. The values presented refer to the beta values of multiple regressions. *V1* habitat integrity index, *V2* electrical conductivity, *V3* dissolved oxygen, *V6* litter, *V8* riparian canopy, *V12* substrate D50, *V15* large woody debris in channel, *V21* substrate of fine sediment, *V26* mean catchment slope.

In the case of the zygopterans, environmental features explained 37% of the behavioral divergence, having a positive relationship with small tree canopy cover (V9), and 19% of the behavioral evenness, with high and positive relationship with the HII (V1) and the large woody debris in the channel (V15), and lastly, 33% of the behavioral richness, also having a positive relationship with conductivity (V2) (Table 2; Fig. 5).

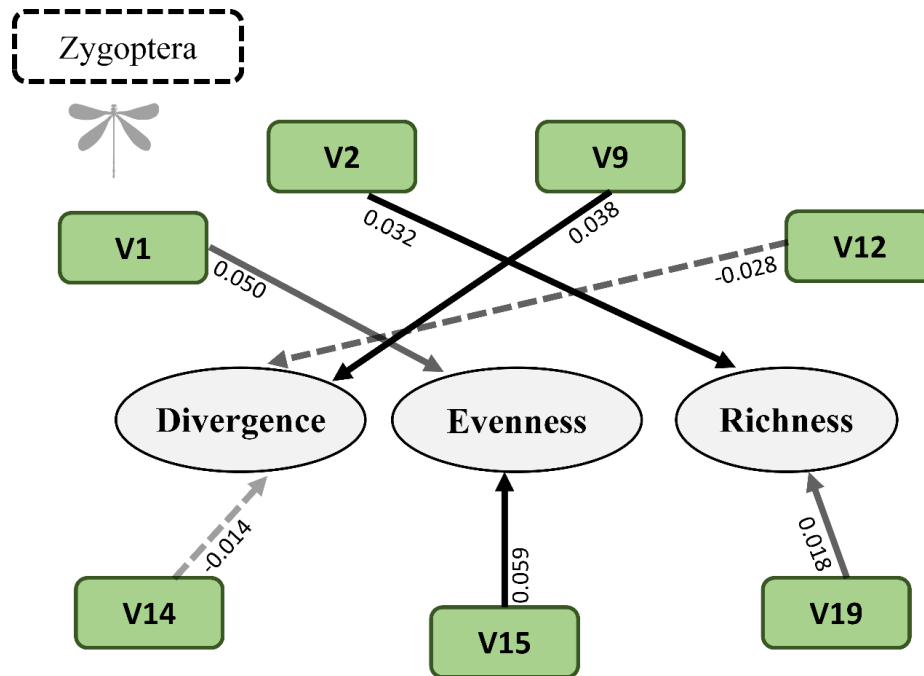


Figure 5. Relationships between environmental variables and the behavioral diversity metrics (divergence, evenness and richness) in the Zygotera. The continuous lines represent positive relationships and the dashed lines, negative ones. The darker the arrow, the higher the beta values. The values presented refer to the beta values of multiple regressions. *V1* habitat integrity index, *V2* electrical conductivity, *V9* mean small tree canopy cover, *V12* substrate D50, *V14* non-agricultural land use, *V15* large woody debris in channel, *V19* volume of wood.

Discussion

The results of the present study support our hypothesis that the behavioral diversity of the insects of the order Odonata is affected by environmental variables, in particular those related to changes in land use. In the case of the suborder Anisoptera, areas with greater riparian canopy cover, reduced environmental integrity, and the smallest amount of large woody debris in the channel presented a greater divergence of behavioral traits, while areas with higher electrical conductivity and more litter had greater behavioral evenness. Areas of reduced environmental integrity were the richest in behavioral traits. In the Zygotera, we found that areas with a greater canopy cover of small trees were more behaviorally divergent, i.e., they were occupied by communities composed of species with more varied behavior.

Areas with high environmental integrity and larger amounts of large woody debris in the channel had greater behavioral evenness, that is, a greater similarity among individual behavioral strategies, whereas sites with higher electrical conductivity were behaviorally richer.

Recent studies in the Amazon have highlighted the importance of environmental filters for the structuring of odonate communities⁶². Behavioral diversity may provide an indicator that has the potential to contribute to the understanding of the effects of variation in the environment on the species composition of local communities. Changes in the environment, in particular those provoked by human activities, would thus affect the occurrence of species with given behavioral traits in odonate communities^{20:23:29}.

We found that territorial and reproductive behaviors (i.e., type of oviposition and mate-guarding behavior) were closely related to environmental features (physical and chemical variables, related to conservation status of the stream and the presence of vegetation cover). Relationships of this type were expected because oviposition strategies are often linked directly to the amount and quality of the available perches and other resources necessary for oviposition^{10:29}. The removal of the riparian vegetation has a marked effect on most zygopteran species, leading to the local exclusion of the species that requires woody substrates within or adjacent to the channel for oviposition^{27:29}. This effect is even more noticeable in species with endophytic oviposition, in particular those that oviposit on specific types of aquatic or semi-aquatic plants, such as macrophytes (e.g., *Eleocharis* spp. and *Pontederia parviflora*)¹⁰. The effect may also be prominent in species with epiphytic oviposition, which relies on a certain degree of heterogeneity in the oviposition substrates within the stream (e.g., rocky surfaces, decaying wood, roots, leaves, and debris)⁶³. The absence of any clear relationship in the species with exophytic oviposition was expected, however, because this type of oviposition depends only on the availability of water⁶. The same reasoning can be applied to territoriality, given that territorial males defend perches with certain specific environmental characteristics and the availability of the resources necessary for the females to oviposit, such as the incidence of sunlight, proximity to the stream, and perch density¹⁶. Given this, environmental degradation and deforestation will

likely select against territorial behavior, reducing its frequency or even excluding it altogether from impacted streams⁶⁴.

In the Anisoptera, behavioral divergence was greatest at sites with both greater dense-canopy riparian vegetation cover and lower environmental integrity. However, behavioral richness was higher only at the sites with less intact environments. Evenness was highest at sites with higher electrical conductivity and larger amounts of litter. Anisopterans are larger than zygopterans, in general, and thus have a lower body surface:volume ratio, and require direct sunlight on their bodies to ensure activity (heliotherms)⁶. Most anisopterans have a greater dispersal capacity in comparison with most zygopterans, however, and have a greater dietary amplitude, and more generalist behavior⁶⁵. The larger body size and dispersal capacity of the anisopterans may be reflected in the more intense interspecific competition observed in this suborder, which would mean that, for its species to coexist, they may have to be more divergent, to avoid niche overlap. The greater morphological similarities of the coexisting species may reflect either a lack of niche specialization⁶⁶ or simply the fact that these species are more generalist. Many odonate species (most zygopterans) require habitats with specific characteristics⁶⁷, while others (most anisopterans) occur in varying environments and are able to exploit the different aquatic habitats available along the course of a stream⁶⁸. Obviously, however, considerable variation is found within each suborder, or even family or genus, which limits the potential for the reliable extrapolation or generalization of these patterns. In this case, basic studies of the biology of odonate species should be the principal priority at the present time, with more ample analytical approaches, which aim to identify general trends among species, independent of their suborder, in a manner similar to the approach of Bastos et al.⁴⁶.

The greatest behavioral richness was found in environments with reduced habitat integrity, which can be explained by the fact that these environments favor habitat generalist species (e.g., heliophiles) and the local extinction of species specialized for forested environments, species that are more dependent on the adequate conservation of environments²⁵. We thus expected the observed increase in the number of behavioral traits recorded in degraded areas—which are usually more open habitats—as a result of the

behavioral gap left by the absence of the more susceptible species which inhabited these areas previously. The observed pattern of behavioral uniformity may be explained by the fact that the sites that have larger amounts of litter and higher electrical conductivity may also have fewer other types of substrate for oviposition, which may limit the potential for behavioural variation in these environments.

We found evidence that some zygopteran behaviors are highly dependent on the presence of riparian vegetation^{10:29}, and are thus correlated with environmental integrity and heterogeneity³. As mentioned above, endophytic oviposition requires adequate substrates, and territorial behavior is highly dependent on specific resources for oviposition, and perch density and quality, as well as being influenced by the local density of both males and females¹¹. We would thus expect the greater behavioral divergence observed in areas with greater small tree canopy cover to be related to the reduced availability of resources in these areas, given that environmental shifts can modify habitats or conditions in a way that may exclude species with certain behavioral repertoires and favor other taxa with more specific behaviors. As certain environmental conditions may favor specific behavioral patterns to the detriment of others, any shift in these conditions may increase the behavioral differentiation of the local species. The sites with higher electrical conductivity had greater behavioral richness. In the Amazon, streams with high electrical conductivity tend to have more resources for predatory aquatic larvae by favoring the density of algae and, consequently, that of benthic macroinvertebrates⁶⁹. This increased availability of resources may favor the establishment of more specialized species and result in an increase in the behavioral richness of the local zygopterans.

The higher behavioral evenness found in the more preserved environments, and in particular in those with more large woody debris in the channel, may be accounted for primarily by the diversity of resources. In impacted environments, resources tend to be less stable and distributed more unevenly, which may contribute to reduced behavioral evenness and even a lack of equilibrium in the abundance of individuals with diverse behavioral traits. Impacts provoked by shifts in land use, such as deforestation, may affect the distribution of species and their specific behavioral traits. In fact, the loss of certain types of perches and

oviposition resources may have a marked effect on the expression of certain types of behavior^{27,29}. Impacts caused by dams, such as changes in water flow patterns, may also limit the species with exophytic oviposition that prefer to oviposit in fast-flowing water⁶.

Our results indicate that behavioral diversity would be a valuable metric for studies of environmental impact. This diversity may provide important insights into the mechanisms that determine the differential effects of environmental impacts on different odonate species. We would recommend that future studies amplify the application of metrics that incorporate behavioral parameters. In the specific case of the odonates, the gomphids and aeshnids are of particular interest, due not only to their crepuscular habits and elusive behavior, which limits data collection⁶, but also because of the general lack of behavioral data and information on the conservation status of most species. A number of studies have now focused on species endemic to the Amazon, and the impacts of deforestation and oil palm plantations on their diversity⁷⁰. However, the general lack of behavioral data on the species from the Amazon and other tropical regions, represents a knowledge gap that must be overcome to ensure more conclusive analyses. One possible approach here would be the systematic interpretation of the pressure of environmental filters on the behavioral and functional diversity of these organisms in forest remnants. Although there is an increasing body of knowledge on the behavioral diversity and conservation of the Odonata²⁹, this field of research is still incipient. In the present study, we aimed to provide a novel contribution to the understanding of the behavioral ecology and conservation of one of the biologically most diverse regions of our planet, which is currently under threat from a wide range of anthropic pressures.

Acknowledgements

We thank Cikel Ltd., 33 Forest, Instituto Floresta Tropical (IFT), the BRC (Brazilian Research Consortium) Consortium and Hydro Company for financial and logistical support. We also thank the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for financing the project entitled “Influência dos diferentes tipos de uso do solo sobre a biodiversidade na Amazônia Oriental” (project number 449315/2014-2) and “Tempo de resiliência das comunidades aquáticas após o corte seletivo de madeira na Amazônia

Oriental” (project number 481015/2011-6). We are also grateful to the BRC and the Hydro company for providing scholarships to BOR, JSB, and RB. BOR and VRSF would also like to thank the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for doctoral scholarships (process numbers 88887.493682/2020-00 and 88887.469089/2019). We are also grateful to CNPq for the research productivity grants awarded to LJ (process 304710/2019-9) and RGF (process 307836/2019-3), ALA (141991/2016-0) and JSB (141113/2020-0) for doctoral scholarships, and LBC for a research scholarship (process 154761/2018-4). We are also grateful to CAPES for funding the senior internship scholarship for LJ through PROCAD-AMAZONIA/CAPES, for research at the University of Florida (process 88881.474457/2020-01). RGF thanks FAPESP for continuous support (process 2013/00406-7; 2019/20130-2). ACR was funded by Grants from the Spanish Ministry of Science, including the European Regional Development Fund (Grants CGL2014-53140-P and PGC2018-096656-B-I00). Finally, we thank the Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação (PROPESP)/Universidade Federal do Pará (UFPA) for funding the revision of the manuscript by Dr. Stephen Ferrari.

Supplementary material

S1. Mean and standard deviation of the environmental variables of the streams sampled in two regions of the Eastern Amazon, Brazil.

Variables	Variable name	Means	Standard deviation
V1	Habitat Integrity Index	0.64	0.20
V2	Conductivity	25.04	12.45
V3	Dissolved oxygen	5.23	1.40
V4	Mean natural cover	54.81	37.77
V5	Mean small woody debris areal cover	14.03	11.93
V6	Litter X	9.89	17.36
V7	Standard deviation of canopy density mid-stream (%)	12.38	10.65
V8	Riparian canopy presence %	0.85	0.24
V9	Mean small trees canopy cover - > 5 m high and < 0.3m DBH	34.07	27.09
V10	Dossel + sub %	0.88	0.19
V11	Mean slope (%)	0.44	0.46
V12	Log10 Substrate D50	201.32	579.24
V13	Pipes, influent and effluent (proximity-weighted index)	0.10	0.17
V14	Non-agricultural types	0.12	0.28
V15	LWD volume in active channel (m3/reach)	1.13	1.80
V16	Number of wood + sup	1.20	1.79
V17	Number of wood/100 + sup	7.97	11.90
V18	Volume of wood	0.15	0.24
V19	Volume of wood/100	0.97	1.63
V20	Standard deviation of thalweg depth (cm)	14.62	8.82
V21	Standard deviation of substrate embedded in fine sediments - channel + margin (%)	31.68	9.64
V22	Coarse gravel and larger 16mm diametric (%)	55.36	51.10
V23	% fine litter (NEW)	3.42	6.65

V24	Slow flow - glides + all pool types (%)	46.07	44.11
V25	Fast flow - falls + cascades + rapids + riffles (%)	8.38	16.43
V26	Catchment mean slope (%)	5.87	2.72
V27	% Secondary Forest at Catchment buffer scale	16.04	15.43
V28	% Secondary Forest at Riparian Network 100m buffer scale	19.27	18.67
V29	Land use intensity (Non forest) at Local 100m buffer scale	0.35	0.33

S2. Behavioral and morphological traits and general abundance of Odonata species, sampled in two regions of the Eastern Amazon, Brazil.

Ab= abundance

Suborders/Species	Territoriality	Fight display	Oviposition types	Oviposition substrate	Oviposition guard	Abdomen length	Volume thorax	Wing stroke	Wing load	Wing thorax ratio	Ab
Anisoptera											
<i>Argyrothemis argentea</i>	S	N	Exo	Surface	contact	22.32	8.811	9,748	0.001	68.643	25
<i>Cacoides latro</i>	S	N	Epi	Roots	contact	54.54	240.785	48,091	0.005	7.474	2
<i>Dasythemis esmeralda</i>	N	N	Exo	Surface	contact	17.12	3.181	11,523	0.000	206.183	9
<i>Diastatops obscura</i>	S	S	Epi	Roots	contact	16.34	6.293	10,256	0.001	78.846	114
<i>Elasmothemis cannacrioides</i>	S	N	Epi	Roots	contact	26.12	35.179	21,380	0.002	28.518	10
<i>Elasmothemis williamsoni</i>	S	N	Exo	Surface	contact	31.06	64.246	37,761	0.002	23.906	1
<i>Erythemis credula</i>	N	N	Exo	Surface	without_guarding	24.61	25.136	12,793	0.002	27.970	2
<i>Erythemis haematogastra</i>	S	N	Exo	Surface	without_guarding	32.92	56.655	27,452	0.002	21.285	7
<i>Erythemis vesiculosa</i>	S	N	Epi	Roots	without_guarding	37.00	55.663	40,201	0.001	27.612	6
<i>Erythrodiplax amazonica</i>	S	N	Exo	Surface	contact	18.33	16.264	10,308	0.002	37.990	24
<i>Erythrodiplax avittata</i>	S	N	Exo	Surface	contact	11.68	6.041	5,900	0.001	69.431	2
<i>Erythrodiplax basalis</i>	S	N	Exo	Surface	contact	17.49	8.305	6,639	0.001	54.462	294
<i>Erythrodiplax castanea</i>	S	N	Exo	Surface	contact	18.10	11.015	10,995	0.001	57.393	2
<i>Erythrodiplax fusca</i>	S	N	Exo	Surface	contact	17.15	10.566	8,584	0.001	52.039	200
<i>Erythrodiplax juliana</i>	S	N	Exo	Surface	contact	18.96	13.919	10,435	0.001	44.009	12
<i>Erythrodiplax ochracea</i>	S	N	Exo	Surface	contact	17.08	13.572	11,140	0.001	44.154	1
<i>Erythrodiplax paraguayensis</i>	S	N	Exo	Surface	contact	14.17	12.632	4,121	0.003	23.940	3
<i>Fylgia amazonica</i>	S	N	Exo	Surface	contact	13.16	3.218	3,041	0.001	93.464	6
<i>Macrothemis ludia</i>	S	N	Exo	Surface	contact	27.09	6.705	9,460	0.001	78.960	1
<i>Miathyria marcella</i>	N	N	Exo	Surface	without_guarding	25.94	52.618	21,452	0.002	18.417	1

<i>Miathyria simplex</i>	S	N	Exo	Surface	without_guarding	19.83	9.850	12,762	0.001	64.678	3
<i>Micrathyria aequalis</i>	S	N	Exo	Surface	contact	17.07	6.620	6,140	0.001	61.030	2
<i>Micrathyria artemis</i>	S	N	Exo	Surface	contact	23.09	22.883	15,617	0.001	36.838	12
<i>Micrathyria eximia</i>	S	N	Exo	Surface	contact	16.60	6.535	5,400	0.001	59.266	1
<i>Micrathyria hesperis</i>	S	N	Exo	Surface	without_guarding	16.32	10.074	6,510	0.002	43.238	4
<i>Micrathyria pseudeximia</i>	N	N	Exo	Surface	contact	17.33	3.647	7,680	0.000	134.424	1
<i>Micrathyria romani</i>	S	N	Exo	Surface	contact	14.91	2.617	4,501	0.001	142.642	9
<i>Micrathyria ungulata</i>	S	N	Epi	Roots	contact	17.98	6.879	7,304	0.001	68.455	2
<i>Nephepeltia berlai</i>	S	N	Exo	Surface	contact	16.31	1.697	3,752	0.000	175.191	1
<i>Nephepeltia flavifrons</i>	S	N	Exo	Surface	contact	16.71	1.874	3,827	0.000	163.389	1
<i>Oligoclada abbreviata</i>	S	N	Exo	Surface	contact	16.39	6.931	7,405	0.001	66.441	58
<i>Oligoclada amphinome</i>	S	N	Exo	Surface	contact	13.74	2.499	5,473	0.000	150.312	21
<i>Oligoclada crocogaster</i>	S	N	Exo	Surface	contact	14.08	4.124	5,480	0.001	93.557	4
<i>Oligoclada stenoptera</i>	S	N	Exo	Surface	contact	14.94	5.459	5,530	0.001	69.153	3
<i>Oligoclada walkeri</i>	S	N	Exo	Surface	contact	17.17	6.384	8,171	0.001	77.554	77
<i>Oligoclada xanthopleura</i>	S	N	Exo	Surface	contact	14.45	12.243	5,225	0.002	28.198	2
<i>Orthemis biolleyi</i>	S	N	Exo	Surface	contact	30.37	105.580	33,081	0.003	13.090	3
<i>Orthemis discolor</i>	S	N	Exo	Surface	contact	31.26	132.171	40,359	0.003	12.290	60
<i>Perithemis cornelia</i>	S	N	Exo	Surface	contact	11.75	4.923	4,059	0.001	53.835	3
<i>Perithemis lais</i>	S	S	Exo	Surface	contact	11.06	3.483	2,961	0.001	60.925	61
<i>Phyllocycla bartica</i>	N	N	Epi	Roots	without_guarding	31.21	13.669	10,015	0.001	43.638	3
<i>Phyllogomphoides cepheus</i>	N	N	Epi	Roots	without_guarding	43.23	69.421	29,658	0.002	18.690	1
<i>Progomphus intricatus</i>	N	N	Epi	Roots	without_guarding	28.59	13.299	9,329	0.001	40.839	1
<i>Progomphus maculatus</i>	N	N	Epi	Roots	without_guarding	17.33	7.886	3,556	0.002	35.195	1
<i>Rhodopygia cardinalis</i>	N	N	Exo	Surface	tandem	29.69	40.316	34,368	0.001	34.060	9
<i>Zenithoptera fasciata</i>	S	S	Exo	Surface	contact	14.28	8.365	6,943	0.001	46.881	2
<i>Zenithoptera lanei</i>	S	S	Exo	Surface	without_guarding	13.54	5.680	6,230	0.001	63.341	42
<i>Zenithoptera viola</i>	S	S	Exo	Surface	contact	15.20	7.791	7,151	0.001	49.460	1

<i>Zonophora calippus</i>	N	N	Epi	Roots	contact	38.81	86.123	28,924	0.003	14.732	1
Zygotera											
<i>Acanthagrion adustum</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	19.16	0.147	941	0.000	1,236.516	26
<i>Acanthagrion aepiolum</i>	N	N	Epi	Roots	tandem	23.33	0.400	1,631	0.000	656.445	6
<i>Acanthagrion apicale</i>	N	S	Endo	Roots	tandem	28.06	1.521	2,590	0.001	252.823	11
<i>Acanthagrion ascendens</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	23.70	18.433	6,080	0.003	25.541	7
<i>Acanthagrion jessei</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	20.79	0.310	1,143	0.000	655.576	1
<i>Acanthagrion kennedii</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	23.23	0.585	2,652	0.000	458.861	21
<i>Acanthallagma luteum</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	20.03	0.472	1,201	0.000	334.456	11
<i>Argia chapadae</i>	S	N	Epi	Roots	tandem	25.00	1.595	2,326	0.001	211.052	3
<i>Argia euphorbia</i>	S	N	Endo	Roots	tandem	24.00	0.948	2,557	0.000	344.565	8
<i>Argia insipida</i>	S	N	Endo	Roots	tandem	28.50	15.591	6,532	0.002	29.649	2
<i>Argia fumigata</i>	S	N	Endo	Roots	tandem	25.96	1.451	3,204	0.000	268.138	12
<i>Argia infumata</i>	S	N	Endo	Roots	tandem	24.35	0.634	2,358	0.000	516.154	100
<i>Argia mollis</i>	N	N	Epi	Roots	tandem	24.81	0.716	2,338	0.000	462.294	4
<i>Argia oculata</i>	S	N	Endo	Roots	tandem	24.91	1.054	2,649	0.000	335.503	44
<i>Argia reclusa</i>	S	N	Endo	Roots	tandem	26.72	1.802	5,033	0.000	221.688	1
<i>Argia smithiana</i>	S	N	Epi	Roots	tandem	24.82	1.534	2,452	0.001	239.483	11
<i>Argia tinctipennis</i>	S	N	Endo	Roots	tandem	23.14	0.729	2,226	0.000	407.981	105
<i>Argia tupi</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	28.00	18.807	7,973	0.002	28.128	2
<i>Chalcolpteryx radians</i>	S	S	Endo	Wood	contact	17.37	0.383	2,295	0.000	560.001	74
<i>Chalcopteryx rutilans</i>	S	S	Endo	Wood	contact	21.40	0.929	4,020	0.000	343.050	143
<i>Dictérias atrosanguinea</i>	S	S	Epi	Roots	tandem	24.21	2.526	4,869	0.001	206.697	33
<i>Epipleoneura capilliformis</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	28.28	0.300	3,574	0.000	1,169.136	123
<i>Epipleoneura fuscaenea</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	28.64	0.412	2,699	0.000	780.617	5
<i>Epipleoneura haroldoi</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	26.00	1.766	2,431	0.001	148.586	29
<i>Epipleoneura metallica</i>	N	N	Epi	Roots	tandem	27.44	0.424	1,282	0.000	601.605	158
<i>Epipleoneura pereirai</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	26.59	6.636	7,305	0.001	81.122	2

<i>Epipleoneura spatulata</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	25.75	1.949	2,823	0.001	150.044	17
<i>Epipleoneura westfalli</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	25.94	0.503	1,898	0.000	562.575	8
<i>Heliocharis amazona</i>	S	S	Epi	Roots	tandem	34.95	6.853	13,309	0.001	128.281	19
<i>Hetaerina auripennis</i>	S	S	Endo	Roots	tandem	31.71	2.868	9,220	0.000	212.865	38
<i>Hetaerina indepressa</i>	S	S	Endo	Roots	contact	30.13	3.528	7,806	0.000	156.087	125
<i>Hetaerina sanguinea</i>	S	S	Endo	Roots	tandem	39.24	9.305	15,025	0.001	89.440	10
<i>Heteragrion aurantiacum</i>	N	S	Endo	Wood	tandem	29.99	0.761	2,008	0.000	490.395	52
<i>Heteragrion icterops</i>	S	S	Endo	Wood	tandem	29.32	0.712	2,441	0.000	536.079	18
<i>Ischnura capreolus</i>	N	N	Epi	Roots	without_guarding	16.86	0.300	404	0.001	353.327	1
<i>Mnesarete aenea</i>	S	S	Epi	Roots	contact	28.68	1.273	6,972	0.000	399.841	261
<i>Mnesarete cupraea</i>	S	S	Epi	Roots	contact	34.92	7.696	10,710	0.001	90.079	1
<i>Mnesarete smaragdina</i>	S	S	Epi	Roots	contact	30.10	1.075	8,762	0.000	531.195	114
<i>Mnesarete williamsoni</i>	S	S	Epi	Roots	contact	29.33	2.132	7,521	0.000	248.869	88
<i>Neoneura denticulata</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	24.16	1.415	1,623	0.001	197.766	9
<i>Neoneura bilinearis</i>	N	N	Endo	Wood	tandem	23.61	1.047	1,664	0.001	249.166	1
<i>Neoneura joana</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	23.61	0.956	1,639	0.001	273.951	2
<i>Neoneura luzmarina</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	22.17	0.858	1,663	0.001	293.579	57
<i>Neoneura rubriventris</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	22.70	1.017	1,715	0.001	246.156	23
<i>Oxystigma petiolatum</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	26.01	3.880	2,904	0.001	116.259	25
<i>Perilestes kahli</i>	N	N	Endo	Wood	tandem	39.56	1.923	4,486	0.000	220.621	12
<i>Perilestes solutus</i>	N	N	Endo	Wood	tandem	39.94	2.045	4,827	0.000	195.730	2
<i>Phasmoneura exigua</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	27.68	0.269	1,795	0.000	1,303.949	32
<i>Psaironeura tenuissima</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	24.59	0.155	1,405	0.000	1,882.154	47
<i>Protoneura tenuis</i>	S	N	Endo	Roots	contact	32.13	0.345	1,486	0.000	967.002	63
<i>Telebasis sanguinalis</i>	N	N	Endo	Roots	tandem	17.10	6.620	1,874	0.004	30.460	3
<i>Tigriagrion aurantinigrum</i>	S	S	Endo	Roots	without_guarding	16.80	0.223	653	0.000	626.287	26

3. Sessão II

RELATIVE CONTRIBUTION OF ENVIRONMENTAL AND SPATIAL FACTORS IN STRUCTURING AMAZONIAN ODONATA LARVAL ASSEMBLAGES

A segunda sessão desta tese foi formatada e submetida conforme as normas da publicação científica Freshwater Biology disponível em:

<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/13652427/homepage/forauthors.html>

RELATIVE CONTRIBUTION OF ENVIRONMENTAL AND SPATIAL FACTORS IN STRUCTURING AMAZONIAN ODONATA LARVAL ASSEMBLAGES

Abstract

In ecological research and ecosystem management, it is important to know the mechanisms and processes that shape biological communities. Various theories have been developed to elucidate the factors influencing species distribution patterns. Nevertheless, the structuring of different biological groups remains a topic of intense debate, particularly for aquatic organisms, where various factors, including the dendritic network or Euclidian distance, can affect species dispersal. Therefore, we assessed the relative contribution of environmental and spatial factors to the composition of Odonata larval assemblages in Amazonia. We hypothesized that environmental characteristics and spatial factors would have different influences on the two Odonata suborders, Anisoptera and Zygoptera. Therefore, we tested three hypotheses. (i) Environmental factors would influence the composition of both suborders, with a greater role for Zygoptera because of their narrower habitat requirements. (ii) Dendritic distance would have a more pronounced impact than Euclidian distance on Zygoptera because of their limited dispersal capacity. (iii) Euclidian distance would play a more substantial role than dendritic distance in structuring Anisoptera because they are better able to migrate long distances and are less influenced by riparian zones. We collected data from 224 Amazonian stream sites, including environmental measurements and dendritic and Euclidian distances. We found that both environmental and spatial factors structured Anisoptera and Zygoptera assemblages but with differing contributions to each suborder. Environmental characteristics influenced the assemblage structure of both suborders equally, but dendritic distance was more pertinent than Euclidian distance. These results underscore the importance of both environmental attributes and river networks for structuring Odonata larval assemblages in Amazonia, especially for metacommunity processes.

Keywords: Environment; Anisoptera; Dendritic distance; Euclidian distance; Zygoptera.

Introduction

Understanding the processes that drive biological communities is a primary goal in ecology (Sutherland 2013). These processes can be divided into deterministic (e.g., competition and environmental filters) or stochastic (colonization and spatial distance) (Grinnell 1917; Hutchinson & MacArthur 1959; Hubbell 2001). Community structuring also by geographical distance between environments (Castillo-Escrivá et al. 2016). However, the relative importance of these factors depends on the dispersal capacity of organisms, with those having greater dispersal abilities being more influenced by environmental factors, whereas more restricted dispersers are more affected by spatial structuring (Heino et al. 2013, Curry & Baird 2015).

Despite the increase in the number of studies evaluating assemblage structuring patterns in recent decades, there is still much debate regarding the relative importance of these factors for different biological groups, because it depends on the biology and ecology of the species, as well as the study ecosystem. For example, studies conducted in Amazonia with aquatic dipterans indicate that the environment is the primary factor in shaping these assemblages (Nicacio & Juen 2018). However, Odonata can be influenced by species dispersal capacity, by local environmental conditions, and biotic interactions (Brasil et al. 2018; Alves-Martins et al. 2019; Mendes et al. 2019, Oliveira-Junior et al. 2019). Thus, for aquatic invertebrates, assemblage structuring relies not on a single factor but on complex interactions among species dispersal abilities, spatial extent, and watershed environmental characteristics. Furthermore, aquatic invertebrates also disperse overland during their adult phase or through riparian corridors (Petersen et al. 2004), making river networks a key element in assemblage structuring (Heino et al. 2013).

Amazonia contains various major rivers that act as geographical barriers, forming eight major interfluves that may behave as species endemism centers. The Amazon drainage basin is the largest in the world and is composed of a complex and interconnected network of streams organized hierarchically (Allan & Castillo, 2007). The physical organization of these environments varies in terms of connectivity and environmental characteristics, which can frame the organization of metacommunities, comprising a set of local communities that interact through species dispersal (Leibold et al. 2004; Heino et al. 2015, Tonkin, 2016). This

can either enable or hinder organism dispersal based on river branching, resulting in different ecological patterns within an aquatic assemblage, particularly for aquatic insects (Tonkin et al. 2017). Tonkin et al. (2017) proposed four models to explain metacommunity connectivity in river networks. 1) The Flow Hierarchy Model assumes minimal dispersal outside of the drainage network, which is most applicable to organisms with strictly aquatic or terrestrial dispersal confined to corridors near streams. 2) The Death Valley Model proposes low dispersal for aquatic organisms in all life stages that do not disperse because of extreme network isolation or high environmental specificity. 3) The Headwater Model considers greater connectivity between nearby streams and applies to organisms with specialized habits and some capacity for terrestrial dispersal (crawling or weak flight). 4) The Generalized Gene Flow Model suggests high connectivity within and between networks and includes organisms with broad dispersal and low habitat specificity. The different ecological patterns underlying the structuring within communities align with these different models. The four models are useful for explaining biodiversity variation patterns, especially when there is variation in environmental specificity and dispersal capacity within the same assemblage. Such patterns are highly prevalent within aquatic communities, especially among aquatic insects (Alves-Martins et al. 2019; Keller et al. 2012; Keller & Holderegger 2013).

Among aquatic invertebrates, the Odonata serves as an excellent model group for assessing community structuring patterns because they are influenced by both space and the environment (Juen & De Marco 2012). In their adult stages, these insects include species with a good dispersal capacity, such as the Anisoptera, as well as species with substantial biogeographical constraints, like Zygoptera, which usually cannot traverse extensive barriers such as large rivers or open areas (Corbert & May 2008; Alves-Martins et al. 2019). The environment also plays a crucial role, given that aquatic conditions are essential for the establishment and physiological functioning of their larvae. For instance, Zygoptera breathe through lamellar or filamentous gills and require water bodies with higher oxygen concentrations (Eriksen 1984), whereas Anisoptera breathe through rectal gills, which provides them with a greater capacity to survive in waters with lower oxygen concentrations (Kohnert et al. 2004; Ramirez 2010). Because of these physiological specificities, the group is strongly influenced by the conversion of natural areas into pasture, monocultures, and mining, as has frequently occurred in Amazonia (Carvalho et al. 2018; Mendes et al. 2019).

We assessed the relative contribution of environmental and spatial factors (represented by dendritic and Euclidian distances) to the structuring of Odonata larval assemblages in Amazonia. We hypothesized that environmental characteristics and spatial factors contribute to different degrees in the assembly of Anisoptera and Zygoptera assemblages, and we tested three predictions. (i) Environmental factors influence the composition of both Anisoptera and Zygoptera assemblages, but with a greater contribution to the latter, given their preference for more pristine habitats (Oliveira-Junior et al. 2019). (ii) Dendritic distances have a greater influence than Euclidian distance (overland) on Zygoptera assemblage structure because they are weaker dispersers than Anisoptera. This implies that Zygoptera rely on riparian vegetation for dispersal. (iii) Euclidian distances contribute more than dendritic distance to Anisoptera assemblage structure, given their greater dispersal capacity. Anisoptera adults can migrate over longer distances and are less influenced by riparian zones than Zygoptera species (Alves-Martins et al. 2018; 2019).

Materials and Methods

Study area

We sampled 224 stream sites (Figure 1) distributed throughout Amazonia. The region is characterized by a humid tropical climate, classified as Af (tropical rainforest) according to the Köppen classification (Peel et al., 2007). The average annual precipitation is 2,500 mm, and the average annual temperature is 27 °C (INMET, 2021). The vegetation types are highly diverse, featuring areas of upland forests, floodplain forests, Amazonian savannas, montane vegetation, and mangroves (Braga, 1979). There are significant mosaics of aquatic habitats separated by major rivers, producing eight biogeographical regions. These are Guiana (interfluvium between Amazon and Rio Negro), Imeri (between Rio Negro and Solimões), Napo (between Solimões and Napo), Inambari (between Solimões and Madeira), Rondônia (between Madeira and Tapajós), Tapajós (between Tapajós and Xingú), Xingú (between Xingú and Tocantins), and Belém (between Tocantins and Amazonas) (Alves-Martins et al. 2019).

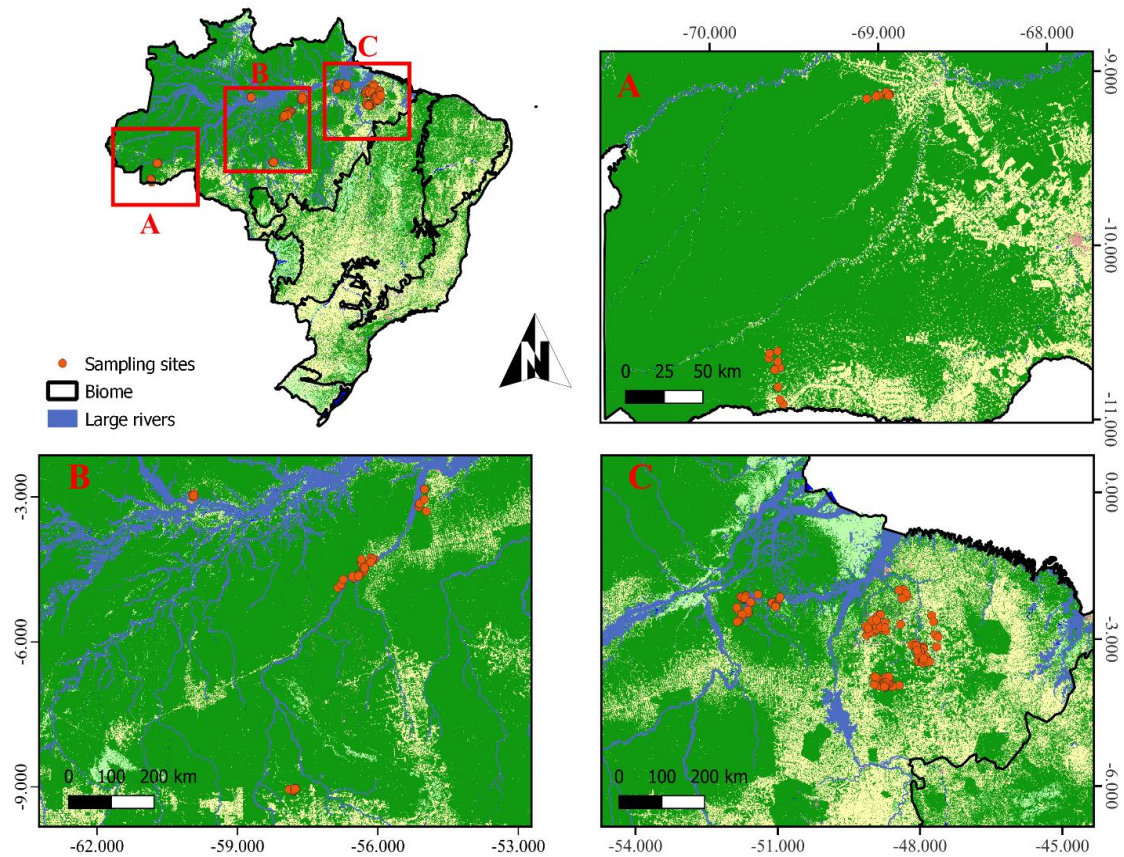


Figure 1. Collection site locations. A = western Amazonia; B = central Amazonia; C = eastern Amazonia

The collection sites were distributed along a disturbance gradient, ranging from well-preserved locations with intact riparian vegetation to areas with high levels of environmental degradation. The Amazon basin has experienced continuous anthropogenic pressures, and a few large areas are now pristine, with many of them situated within conservation units. Hence, our sampling sites featured a mosaic of different land uses, varying degrees of impact, and biogeographic regions. We collected in four conservation units: Caxiuanã National Forest, Tapajós National Forest, Adolpho Ducke Forest Reserve, Amazon National Park, and Juruena National Park (Guterres et al. 2019; Brito et al. 2021; Brito et al. 2023). We also sampled areas as altered by mining, pasture (Guterres et al. 2021; Ribeiro et al. 2022), oil palm monoculture (Juen et al. 2016; Carvalho et al. 2018), managed and conventional timber extraction (Calvão et al. 2016; Mendes et al. 2021), and in an extractive reserve (Miranda Filho et al. 2022).

Data Study area

Each site consisted of a 150-m reach, which was subsequently divided into 10 sections of 15 m, further subdivided into 5-m segments each (Cezário et al. 2020). Within each section, we sampled only the first two segments, totaling a collection effort of 100m per site. We used a kick net with an 18 cm diameter and a 2 mm mesh to sample Odonata larvae. The net was swept twice through the substrate of the first two segments of each section, following a zigzag pattern along the transect (Shimano et al., 2018).

In the field, we sorted the collected material by using white trays, sieves, and entomological forceps. Subsequently, we preserved the organisms with 85% ethanol and transported them to the laboratory in sample tubes, where we identified them to genus by using taxonomic keys (Neiss & Hamada 2014; Pessacq et al. 2018). Several studies have shown that this taxonomic resolution is suitable for Odonata ecological research (Mendes et al., 2017, 2018; 2019; 2020; Silva et al. 2021). All voucher material was deposited in the Zoological Collection of the Federal University of Pará, Belém, Brazil.

Characterization of Physical Habitat Structure and Selection of Environmental Variables

We collected environmental data in the same reach where we collected biological material. We applied Peck et al. (2006) to characterize stream habitats. This protocol involves measurements of various environmental characteristics at multiple collection points, including channel morphology, vegetation structure, and substrate types. Additionally, we used the environmental integrity index proposed by Nessimian et al. (2008) to assess site's environmental condition. To complement the measurements of physical habitat structure, we measured temperature (°C), dissolved oxygen (mg/L), and hydrogen ion potential (pH) at three equidistant points along the transect by using a Horiba U-5000 multiparameter probe.

To select the most relevant environmental variables for subsequent analysis, we conducted a series of statistical filtering steps. First, we excluded metrics with > 75% of zero

values and those with a coefficient of variation (standard deviation/mean) $<20\%$. Next, we eliminated multicollinearity among variables by applying a Pearson correlation analysis, with a cutoff value of 70% . We also used variable inflation factor (VIF) to identify and remove potential variables that could negatively affect our models, retaining only those with a VIF value < 3 . Finally, to select the variables that best explain our models, we used forward selection regression. In this process, we used Anisoptera and Zygoptera abundance matrices, which were previously transformed using the Hellinger method. In the end, 18 variables were selected for Anisoptera and 15 for Zygoptera (Supplementary Material 2).

Spatial variables and variables Selection

To create spatial filters, we employed two distinct methods. (1) We calculated dendritic distance from the sampled points using the *riverdist* package (Tyers, 2017). However, as the drainage networks encountered did not provide the appropriate resolution, we constructed drainage networks for all sampled point regions using QGIS software. (2) We constructed a matrix of Euclidean distances based on geographic coordinates.

To assess assemblage spatial associations, we used principal coordinates analysis of neighbor matrices (PCNM) with distance matrices for each type of distance (Euclidian and dendritic). Next, we performed a permutation test with 999 randomizations to evaluate model probability. Finally, using the filters generated for each type of distance, we conducted forward selection using the abundance matrix of Anisoptera and Zygoptera transformed by the Hellinger method (Supplementary Material 3). All analyses were performed in R, using the *riverdist* and *vegan* packages and the "Varpart" and "riverdistancemat" functions, respectively (Oksanen et al. 2016; Tyers, 2017).

Statistical Analysis

Each site was considered a sampling unit, totaling 224 sampling units. To visualize the pattern of environmental variables within the collection sites, we initially conducted a Principal Component Analysis (PCA) (Legendre & Legendre 1998) by using a correlation matrix of the selected variables for Anisoptera and Zygoptera. Axis selection was based on the Broken-Stick criterion. Subsequently, to test predictions (i), (ii), and (iii) regarding the

contribution of environmental and spatial characteristics to the Odonata suborders, we conducted a Partial Redundancy Analysis (RDA) (Legendre & Legendre 2012).

In this analysis, we used the abundance matrix of Anisoptera and Zygoptera genera as the response variable, transformed using the Hellinger method to control disparities between values. As predictor variables, we included environmental data and the selected spatial filters obtained through Euclidian and dendritic distance. All analyses were conducted in R (R Core Team 2021) and by using the stats, ggfortify, and vegan packages (R Core Team 2021, Oksanen et al. 2016, Tang et al. 2016), along with their respective functions: princomp, loadings, autoplot, decostand, varpart, and rda.

Results

Assemblage Composition

We collected 5,885 specimens, 1,707 Zygoptera and 4,178 Anisoptera, distributed among 11 families and 63 genera. The most representative families were Libellulidae (22 genera), Gomphidae (11 genera), and Coenagrionidae (12 genera) (Supplementary Material 1).

Environmental Metrics

The first two PCA axes channel morphology explained 58.8% of the variation (PC1: 42.4% and PC2: 16.4%) (Fig2). The variable contributing most to PC1 was a wetted area (XWXD_P) with a positive contribution, and for PC2, the most significant contributions were mean incision height (XINC_H) with a positive relationship and width-to-depth ratio (XWD_RAT_P) with a negative relationship (Fig. 2A).

The first substrate PCA axis explained 15.6% of the data variation, with mean channel and margin embeddedness (XEMBED) (positively) and total organic matter (PCT_ORG) (negatively) making the most significant contributions. The second substrate axis explained 13.7%, with mean channel embeddedness (XCEMBED) (positively) and substrate > 16mm (PCT_BIGR) (negatively) being the most important (Fig. 2B).

For flow metrics, PCA-1 contributed 24.6%, and PCA-2 contributed 17.4%, with percent slow water (PCT_SLOW) (positively) and percent fast water (PCT_FAST) (negatively) having the most significant contributions to the first axis (Fig. 2C).

For canopy metrics, PCA-1 explained 40.3%, and PCA-2 explained 19.7%. In the first axis, upper and mid-level canopy (XCM) contributed most positively to the explanation, but for the second axis, woody mid- and upper-canopy (XCMW) had a positive contribution, and canopy and understory presence (XPCM) had a negative contribution.

Considering large-wood metrics, PCA-1 explained 23.6%, with the number of 150m logs in and over the channel (C3T_150) positively contributing to this axis. The second axis explained 21.8%, with the number of 150m logs over the channel (C3W_150) contributing

positively and the number of small logs of wood on the channel (C2W_MSQ) contributing negatively (Fig. 2D).

For the shelter category, the first PCA axis explained 40.3%, and the second axis explained 17%. Mean total shelter (XFC_ALL), mean shelter Total + algae and macrophytes (XFC_ATAM), and mean natural shelter (XFC_NAT) contributed most positively to the first axis, whereas undercut banks (XFC_UCB) and artificial structures (XFC_HUM) were positive, and leaf bank (XFC_LL) was negative for the second axis (Fig. 2E).

For human impact metrics, the two axes contributed 39.08% (axis 1: 24.8% and axis 2: 14.3%). Non-agricultural Impact Proximity Index (W1_HNOAG) was the most important for the positive explanation of the first axis, and Agricultural Impact Proximity Index (W1_HAG) was negative (Fig. 2F).

Finally, for water quality metrics, the first axis explained 47%, and the second axis explained 30.5%. Dissolved oxygen (OD) contributed most positively to the first axis, whereas pH was negative. Regarding the second axis, temperature was positive (Fig. 2G, Supplementary Material 4).

Spatial Metrics

For the spatial filters generated through Euclidean distance, six filters were selected for each suborder, Anisoptera: PCNM7, PCNM2, PCNM1, PCNM3, PCNM8, and PCNM10; Zygoptera: PCNM2, PCNM7, PCNM8, PCNM1, PCNM9, PCNM3. For the filters generated from dendritic distance, 22 filters were selected for each suborder, Anisoptera: PCNM11, PCNM1, PCNM9, PCNM4, PCNM2, PCNM25, PCNM8, PCNM17, PCNM12, PCNM13, PCNM52, PCNM42, PCNM14, PCNM49, PCNM109, PCNM18, PCNM110, PCNM24, PCNM52, PCNM54, PCNM78; Zygoptera: PCNM11, PCNM1, PCNM2, PCNM8, PCNM10, PCNM5, PCNM47, PCNM9, PCNM14, PCNM24, PCNM16, PCNM64, PCNM13, PCNM48, PCNM57, PCNM90, PCNM73, PCNM39, PCNM43, PCNM74, PCNM17, PCNM95 (Supplementary Material 3).

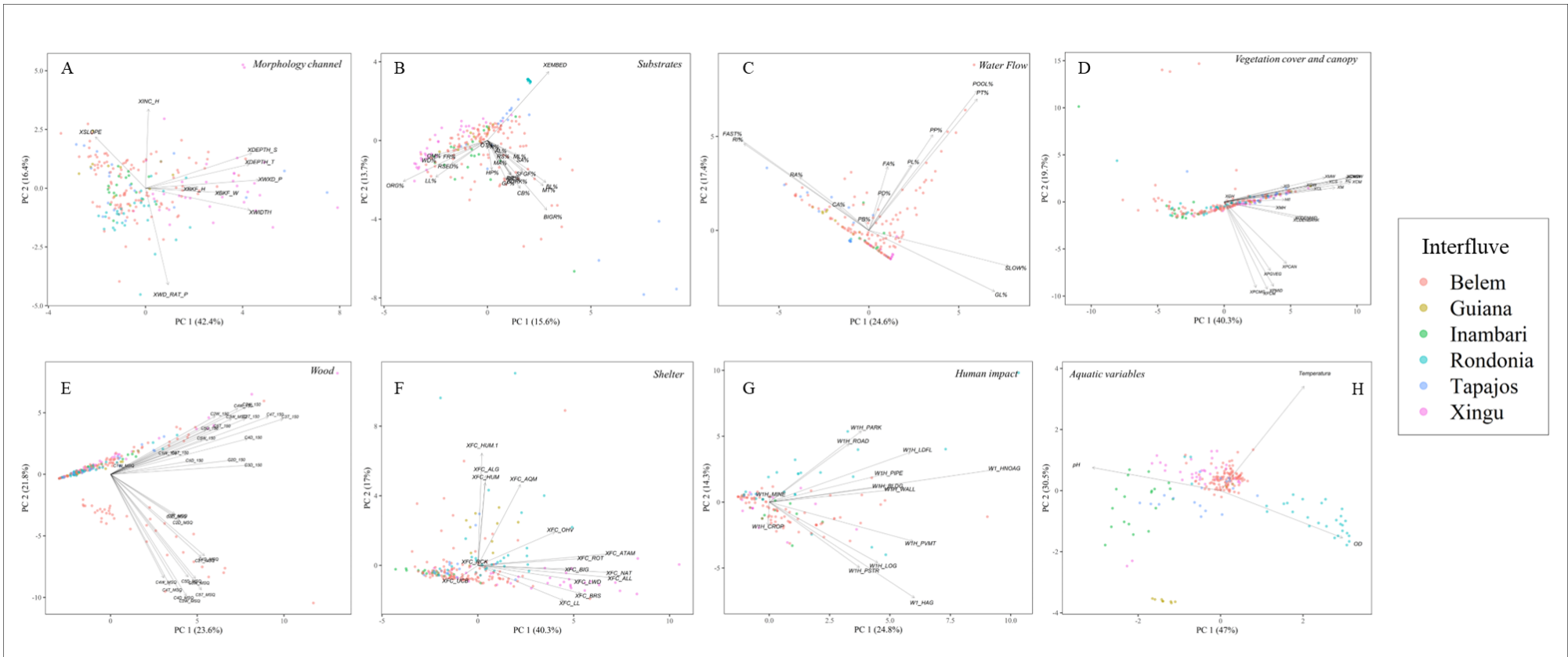


Figure 2. Ordination of environmental variables and sites sampled in 224 streams in the Brazilian Amazon.

Contribution of environmental and spatial factors

For the Anisoptera, all three components (environmental characteristics, Euclidian, and dendritic distance) played a role in structuring the larval assemblage, collectively explaining 34% of the assemblage structure variation. When considering the individual contribution of each component, environmental characteristics and dendritic distance had equal contributions to assemblage structuring (7%), whereas Euclidian distance had the lowest contribution (2%). For the Zygoptera, we observed a similar pattern to Anisoptera, with all three components explaining a total of 34% of the variation. Analyzing the contribution of each component individually, dendritic distance had the highest contribution (10%), followed by environmental characteristics (7%), and Euclidean distance had the lowest contribution (2%) (Figure 3; Supplementary Material 5).

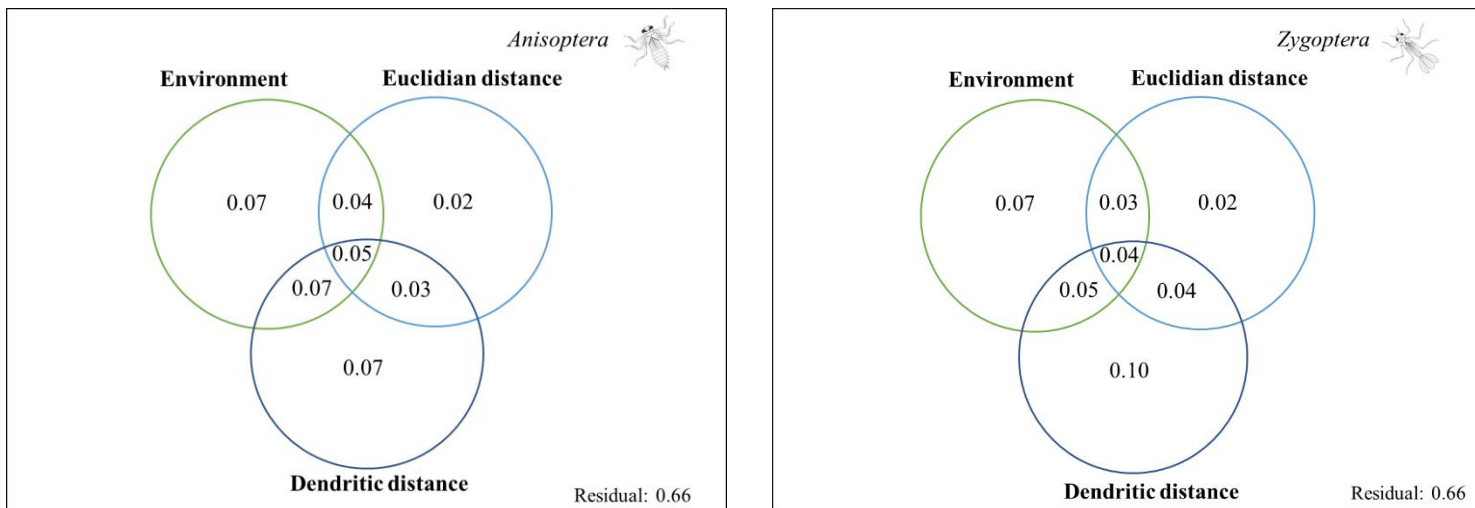


Figure 3. Fractions of variation explaining Anisoptera and Zygoptera assemblage composition by environmental and spatial characteristics. For specific environmental predictors in each model, see Supplementary Materials 2 and 3

Discussion

Our results highlight the relevance of environmental and spatial metrics in structuring Odonata larval assemblages. Contrary to our predictions, we observed that the relative importance of these metrics was similar between Odonata suborders. For Anisoptera, both the environment and dendritic distance played similar roles in assemblage structuring. However, for Zygoptera, dendritic distance was slightly more important.

Odonata species exhibit different tolerances to environmental conditions. For instance, the resistance of Zygoptera to environmental changes is generally lower compared to Anisoptera, which can persist in more disturbed areas. However, even within the same suborder, there are more sensitive specialist species as well as more adaptable or tolerant generalists' species (Martins et al. 2021).

In addition to species tolerance, Odonata larvae exhibit remarkable variation in morphological characteristics, lifestyles, and physiological requirements that allow them to adapt to specific environmental conditions. For example, Anisoptera larvae tend to be more robust than Zygoptera, making them less sensitive to local changes. and they have flatter bodies and inhabit the streambed substrate, often in leaf banks. On the other hand, Zygoptera larvae require higher oxygen concentrations and tend to inhabit vegetation.

Regarding spatial metrics, dendritic distance proved to be the most significant factor for both suborders, with Euclidian distance contributing less to community structuring. Dispersal capacity is a fundamental aspect for organisms and Anisoptera are known for sustaining longer flights than Zygoptera. Zygoptera likely exhibit headwater dispersion in river networks, requiring proximity between nearby streams (Tonkin et al. in 2017). On the other hand, Anisoptera should better fit into the gene flow model, which suggests high connectivity within and between networks. However, as both environmental conditions and dendritic networks were important for both suborders, Anisoptera may have a pattern like

Zygoptera.

When evaluating species dispersal capacities, their preferred breeding habitats must also be considered because these two aspects are intrinsically linked. This justifies the greater contribution of dendritic distance for both suborders, particularly for Zygoptera. Odonata females deposit their eggs in aquatic substrates, such as riparian vegetation, trunks along the stream edge, aquatic plants, and on the water, surface. Based on our results, preserving riparian vegetation is essential for the persistence of Odonata, even for Anisoptera, which had environmental conditions as an important factor. Thus, maintaining a 30-m forest margin beyond the streambanks is crucial.

The low contribution of Euclidian distance to both suborders can be attributed to several factors. Studies that have investigated different types of dispersal suggest that shorter dispersal predominantly occurs along streams, while longer dispersals occur in a linear manner, often traversing areas with human activities such as extensive agricultural areas. This results in fewer individuals able to disperse over long distances. In Amazonia, Odonata are also strongly associated with vegetation, hindering dispersal through deforested areas created by livestock and agriculture activities. Additionally, the presence of interfluves in Amazonia act as natural barriers for these organisms to travel long distances, hindering linear dispersal.

We found that environmental alterations directly influence patterns of Odonata larval assemblage structuring, underscoring the importance of preserving aquatic environments for species conservation. Furthermore, when considering spatial metrics that affect assemblages, we emphasize the relevance of dendritic networks as fundamental factors in population structuring of aquatic taxa, either through mating, oviposition, physiological needs, or feeding.

Acknowledgments

We thank Cikel Ltd., 33 Forest, Tropical Forest Institute (IFT), the BRC Consortium (Brazilian Research Consortium), and Hydro Company for their financial and logistical support. We also acknowledge Hydro for funding the project "Aquatic biota monitoring of streams in mining areas of Paragominas, Pará, Brazil," and Agropalma for funding the project "Effect of Large-scale Planting of Oil Palm on Biodiversity in Eastern Amazonia." We extend our gratitude to the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for funding the following projects: "Influence of different land use types on biodiversity in Eastern Amazonia" (project number 449315/2014-2), "Resilience time of aquatic communities after selective logging in Eastern Amazonia" (project number 481015/2011-6), "Closing Linnean and Wallacean gaps of aquatic biota in the Amazon" (project number 428961/2018-5), "Effect of habitat heterogeneity on patterns of diversity of aquatic macroinvertebrates in streams of Eastern Amazonia," "PPBIO Eastern," and "Spatial-temporal variation in aquatic communities of drowned streams at the PPBio Caxiuanã site, Eastern Amazonia." CAPES and/or PROCAD are acknowledged for funding the projects: "Climate Adaptation and Conservation of Brazilian Biodiversity Based on Regional Climate Models" (project number 88881.145918/2017-01) and "Effect of land use and cover on biodiversity and ecosystem functions in Southwest Amazonia" (project number 88887.200518/2018-00). We also thank the Fundação Amazônia de Amparo a Estudos e Pesquisas (FAPESPA) for funding the project "Determinants of diversity distribution in Para Amazon." Additionally, we acknowledge the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) for funding the project "Patterns of diversity and distribution of aquatic biodiversity in the State of Pará." Lastly, we express our gratitude to the Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for the doctoral scholarship (process numbers 88887.493682/2020-00 and 88887.469089/2019).

References

- Allan JD & Castillo MM. 2007. Stream ecology: Structure and function of running waters. London: Chapman and Hall. 436p.
- Alves-Martins, F, Calatayud, J., Medina, N.G., De Marco, P., Juen, L. & Hortal, J. 2018. Drivers of regional and local diversity of Amazonian stream Odonata. *Insect Conserv Divers*, 12, 251-261. DOI: <https://doi.org/10.1111/icad.12327>
- Alves-Martins, F., Brasil, L. S, Juen, L., De Marco, P. Jr., Stropp, J., Hortal, J. 2019. Metacommunity patterns of Amazonian Odonata: the role of environmental gradients and major rivers. *PeerJ*. 6, 7:e6472. DOI: 10.7717/peerj.6472
- Braga, P., I., S. (1979). Subdivisão fitogeográfica, tipos de vegetação, conservação e inventário florístico da floresta amazônica. *Acta Amazonica*. 9, 53:80. DOI: 10.1590/1809-43921979094s053
- Brasil LS.; Oliveira-Junior JMB; Calvão LB; Carvalho FG; Monteiro-Júnior CS; Dias-Silva K; Juen L. 2018. Spatial, biogeographic and environmental predictors of diversity in Amazonian Zygoptera. *Insect Conservation and Diversity*, 11(2), 174:184. DOI: 10.1111/icad.12262
- Brito, J.S., Silva, E.C., Ferreira, V.R.S. et al. The importance of national parks in maintaining the habitat integrity and diversity of Odonata species in Amazonian streams. *J Insect Conserv* 2023. <https://doi.org/10.1007/s10841-023-00543-2>
- Brito J; Michelan TS; Juen L. 2021. Aquatic macrophytes are important substrates for Libellulidae (Odonata) larvae and adults. *Limnology* 22, 10.1007/s10201-020-00643-x
- Calvão LB; Nogueira DS; de Assis Montag LF; Lopes MA; Juen L. 2016. Are Odonata communities impacted by conventional or reduced impact logging? *Forest Ecology and Management* 382, 143-150. DOI: 10.1016/j. foreco.2016.10.013
- Carvalho FG; Oliveira Roque F; Barbosa L; Assis Montag LF; Juen L. 2018. Oil palm plantation is not a suitable environment for most forest specialist species of Odonata in Amazonia. *Animal conservation* doi:10.1111/acv.12427: 1-9
- Castillo-Escrivà A; Valls L; Camacho A; Rochera C; Mesquita-Joanes F. 2016. Spatial and environmental analysis of an ostracod metacommunity from endorheic lakes. *Aquat. Sci.*, 78, 707-716p.
- Cezário RR; Firme PP; Pestana GC; Vilela DS; Juen L; Cordero Rivera A; Rhainer G. 2020. Sampling methods for dragonflies and damselflies J.C. Santos, G.W. Fernandes (Eds.). *Measuring Arthropod Biodiversity*, Springer pp. 223-240, 10.1007/978-3-030-53226-0_9
- Corbert PS & May ML. 2008. Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum. A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology* 11: 155-171

- Curry, C.J.; Baird, D.J. 2015. Habitat type and dispersal ability influence spatial structuring of larval Odonata and Trichoptera assemblages. *Freshwater Biology*, 60, 2142-2155. <http://dx.doi.org/10.1111/fwb.12640>
- Eriksen CH. 1984. The Physiological Ecology of Larval *Lestes disjunctus* Selys (Zygoptera: Odonata) *Freshwater Invertebrate Biology* 3, 105-117
- Guterres APM; Cunha EJ; Godoy BS; Silva RR; Juen L. 2019. Co-occurrence patterns and morphological similarity of semiaquatic insects (Hemiptera: Gerromorpha) in streams of Eastern Amazonia. *Ecological Entomology* 1-12. DOI: 10.1111/een.12785
- Guterres APM; Cunha EJ, Juen L. 2021. Tolerant semiaquatic bugs species (Heteroptera: Gerromorpha) are associated to pasture and conventional logging in the Eastern Amazon. *Journal of Insect Conservation* 25, 555–567, <https://doi.org/10.1007/s10841-021-00316-9>
- Grinnell J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34: 427-433
- Heino J. 2013. Does dispersal ability affect the relative importance of environmental control and spatial structuring of littoral macroinvertebrate communities? *Oecologia*, 171, 971–980.
- Heino J; Melo AS; Siqueira T; Soininen J; Valanko S; Bini LM. 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biol.* 60: 845–869.
- Hubbell SP. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. *Monographs in Population Biology*, Princeton University Press Princeton. NJ. 13
- Hutchinson GE & MacArthur RJ. 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *American Naturalist* 93: 117-125
- INMET - Instituto nacional de meteorologia. 2021. Acessado em <https://portal.inmet.gov.br/sobre-meteorologia>.
- Juen L.; De MARCO, PJ . 2012. Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses for biogeographical patterns. *Biodiversity and Conservation* 21: 507-3521
- Juen L, Cunha EJ, Carvalho FG, Ferreira MC, Begot TO, Andrade AL, Shimano Y, Leão H, Pompeu PS, Montag LFA. 2016. Effects of oil palm plantations on the habitat structure and biota of streams in Eastern Amazon. *River Research and Applications*, 32(10), 2081-2094. <https://doi.org/10.1002/rra.3050>
- Keller D., Van Strien M. J. & Holderegger R. 2012. Do landscape barriers affect functional connectivity of populations of an endangered damselfly? *Freshw. Biol.*, 57, 1373–84.
- Keller D. & Holderegger R. 2013. Damselflies use different movement strategies for short- and long-distance dispersal. *Insect Conserv. Divers.* 6, 590–7.

Kohnert S; Perry SF; Schmitz A. 2004. Morphometric analysis of the larval branchial chamber in the dragonfly *Aeshna cyanea* Müller (Insecta, Odonata, Anisoptera). *Journal of Morphology* 261: 81–91

Legendre P & Legendre L. 1998. Numerical ecology. *Elsevier*, 852p

Legendre P & Legendre LF. 2012. Numerical Ecology. *Elsevier*, 1006p

Leibold, MA., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, JM., Hoopes, MF., Holt, RD., Shurin, JB., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 60-613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>

Mendes TP; Luiza-Andrade A; Cabette HSR. *et. al.* 2018. How Does Environmental Variation Affect the Distribution of Dragonfly Larvae (Odonata) in the Amazon-Cerrado Transition Zone in Central Brazil? *Neotrop Entomol* 47, 37–45.

Mendes TP.; Amado LL.; Ribeiro RAB; Juen L. 2019. Morphological diversity of Odonata larvae (Insecta) and abiotic variables in oil palm plantation áreas in the Eastern Amazon. *Hydrobiologia* doi.org/10.1007/s10750-019-04079-y

Mendes TP; Amado LL; Ribeiro RAB; Juen L. 2020. Morphological diversity of Odonata larvae (Insecta) and abiotic variables in oil palm plantation áreas in the Eastern Amazon. *Hydrobiologia* doi.org/10.1007/s10750-019-04079-y

Mendes TP; de Assis Montag LF; Alvarado ST; Juen L. 2021. Assessing habitat quality on alpha and beta diversity of Odonata larvae (Insect) in logging areas in Amazon Forest. *Hydrobiologia* 848:1147–1161
<https://doi.org/10.1007/s10750-021-04524->

Miranda Filho JC; Mendoza Penagos CC; Calvão LB; Miguel TB; Bastos RC; Ferreira VRS; Lima DVM, Vieira LJS; Brasil LS; Juen L. 2022. Checklist of Damselflies and Dragonflies (Odonata) from Acre state, and the first record of *Drepanoneura loutoni* von Ellenrieder & Garrison, 2008 for Brazil. *Biota Neotropica* 22: e20211320, 2022

Nessimian JL et al. 2008. Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia* 614, 117–131

Neiss, U. G, Hamada N. 2014. Ordem Odonata. In: Hamada, N.; Nessimian, J. G; Querino, R. B (ed) *Insetos Aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia*. Manaus: INPA, p. 217-284.

Nicacio G & Juen L. 2018. Relative roles of environmental and spatial constraints in assemblages of Chironomidae (Diptera) in Amazonian floodplain streams. *Hydrobiologia* 820, 201-213

Oksanen J; Blanchet FG; Friendly M; Kindt R; Legendre P; Mcglinn D; Minchin PR; O'hara RB; Simpson GL; Solymos P; Stevens MHH; Szoecs E; Wagner H. 2016. *Vegan: Community*

Ecology Package. R Package Version 2. 4-0. Available in: <https://Cran.R-project.org/Package=Vegan>. Accessed On: 20/06/2022.

Oliveira-Junior, JMB; Dias-Silva, K.; Teodósio, MA; Juen, L. 2019. The Response of Neotropical Dragonflies (Insecta: Odonata) to Local and Regional Abiotic Factors in Small Streams of the Amazon. *Insects* 10, 1-18.

Petersen I; Masters Z; Hildrew AG; Ormerod SJ. 2004. Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use. *Journal of Applied Ecology*, 41, 934–950.

Peel MC; Finlayson BL; McMahon TA. 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. – *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 11, 1633–1644

Pessacq P, Muzón J, Neiss, UG. 2018. Order Odonata. In Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (pp. 355-366). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804223-6.00014-7>

Ramirez A. 2010. Capítulo 5: Odonata. *Revista de Biología Tropical* 58: 97–136.
Peck DV; Herlihy AT; Hill BH; Hughes RM; Kaufmann PR; Klemm DJ; Lazorchak JM; McCormick FH; Peterson SA; Ringold PL; Magee T; Cappaert MR. 2006. Environmental Monitoring and Assessment Program-Surface Waters Western Pilot Study:Field Operations Manual for Wadeable Streams. *U.S. Environmental Protection Agency*, Office of Research and Development

R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Ribeiro RAB; Juen L; Brasil LS. 2022. Habitat conditions in streams influence Odonata larval assemblages in the eastern Amazon. Ribeiro, Juen & Schlemmer Brasil Habitat conditions in streams influence Odonata larval assemblages. *International Journal of Odonatology* 25: 22–30 22. doi:10.48156/1388.2022.1917160

Silva, L. F., Castro, D. M., Juen, L., Callisto, M., Hughes, R. M., Hermes, M. G. 2021. A matter of suborder: are Zygoptera and Anisoptera larvae influenced by riparian vegetation in Neotropical Savanna streams? *Hydrobiologia*, v. 848, n. 19, p. 4433-4443.

Shimano, Y., Cardoso, M., & Juen, L. 2018. Ecological studies of mayflies (Insecta, Ephemeroptera): Can sampling effort be reduced without losing essential taxonomic and ecological information? *Acta Amazonica*, v. 48, n, 137-145.

Sutherland WJ; Freckleton RP; Godfray HCJ; Beissinger SR; Benton T; Cameron DD. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101: 58–67

Tang Y; Horikoshi M; Li W. "ggfortify: Unified Interface to Visualize Statistical Result of

Popular R Packages." *The R Journal* 8.2 (2016): 478-489.

Tonkin JD; Stoll S; Jahnig SC; Haase P. 2016. Elements of metacommunity structure of river and riparian assemblages: Communities, taxonomic groups and deconstructed trait groups. *Ecological Complexity* 25: 35–43

Tonkin JD; Altermatt F; Finn D; et al. 2017. The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology*,1–23. <https://doi.org/10.1111/fw.13037>

Tyers M. 2017. riverdist: river network distance computation and applications [WWW Document]. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/riverdist/index.html>. Acessado em 16 de julho de 2022.

Supplementary Material

Supplementary Material 1. Abundance, richness, and environmental variables of the 224 sites. Ab: Abundance, Riq: Richness.

ua	XDFP TH_S	XBK F_H	XIN C_H	XWD RAT_P	XCE MBE_D	XSL OPE	PCT _RA	PCT _RI	PCT_P OOL	p H	O D	PCT _GF	PCT _FN	PCT _WD	PCT _HP	PCT _FR	PCT _OM	XFC AQM	XFC _LL	XFC OHV	XFC UCB	XFC HUM	XFC BIG	H II	XEDE NMID	X M H	XG	XP CA N	C3W _150	C1D _150	C2D _150	C4D _150	C1W MSQ	C1D MSQ	C2T MSQ	W1H PYMT	W1H NOAG	W1 HAG	A b	R iq
ua 1	41.44	1.00	2.00	23.38	28.18	1.70	0.00	0.00	0.00	5.27	5.20	0.00	0.00	14.29	0.00	0.00	10.48	10.23	82.05	33.18	0.00	0.00	27.73	0.84	93.85	41.82	46.48	1.00	2.00	2.67	2.67	0.67	0.03	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	5	2
ua 2	24.40	1.50	18.00	10.11	89.70	1.45	0.00	0.00	0.00	6.62	7.17	0.00	79.05	17.14	0.00	0.00	0.00	0.00	27.95	32.73	0.00	0.00	21.14	0.87	94.12	31.70	60.68	1.00	3.33	12.00	12.00	3.33	0.06	0.05	0.09	0.00	0.00	0.00	2	1
ua 3	51.18	1.50	3.00	23.93	35.45	1.15	0.00	0.00	0.00	5.10	6.30	0.00	0.00	38.10	0.00	5.71	20.00	5.45	87.50	14.09	0.00	0.00	57.27	0.87	92.11	25.34	54.77	1.00	4.67	6.67	6.67	4.67	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	1	0
ua 4	28.60	1.50	3.00	26.41	49.55	0.35	0.00	0.00	1.33	5.13	3.83	0.00	0.00	36.19	0.00	1.90	30.48	0.45	23.18	10.45	0.00	0.00	3.18	0.87	94.12	32.95	72.39	1.00	0.00	0.67	0.67	0.00	0.03	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	4	1
ua 5	24.33	1.00	40.00	10.68	89.70	1.15	0.00	4.00	0.00	5.85	6.40	0.00	40.95	8.57	0.00	0.00	32.38	0.00	57.50	35.91	0.00	0.00	35.91	0.87	97.86	55.23	83.30	1.00	6.67	9.33	7.33	6.00	0.07	0.04	0.07	0.00	0.00	0.00	1	1
ua 6	26.67	1.50	3.00	12.60	84.85	0.43	0.00	0.00	0.00	4.78	3.77	0.00	32.38	18.10	0.00	7.62	22.86	0.00	87.50	5.00	0.00	0.00	36.82	0.87	96.26	43.18	46.36	1.00	3.33	2.00	2.00	2.00	0.06	0.01	0.03	0.00	0.00	0.00	1	1
ua 7	34.35	1.00	3.00	15.18	83.03	0.50	0.00	0.00	0.00	5.50	4.33	0.00	0.00	20.00	0.00	8.57	57.14	7.95	87.50	18.18	0.00	0.00	49.55	0.87	96.52	48.52	56.59	1.00	0.67	2.00	2.00	0.00	0.03	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	1	1
ua 8	45.62	1.50	3.00	10.92	32.42	0.65	0.00	0.00	0.00	5.66	14.60	0.00	0.00	32.38	0.00	4.76	4.76	5.00	87.50	21.82	0.00	0.00	62.73	0.87	89.04	52.95	98.07	1.00	10.67	8.00	6.00	0.67	0.11	0.02	0.07	0.00	0.00	0.00	2	2
ua 9	56.91	2.00	50.00	5.93	59.09	1.50	0.00	0.00	0.67	7.53	11.13	0.00	7.62	20.95	0.00	17.14	28.57	40.23	66.14	62.27	0.00	0.00	55.91	0.84	96.26	44.09	98.75	1.00	7.33	12.00	6.00	2.00	0.13	0.04	0.06	0.00	0.00	0.00	1	1
ua 10	56.47	2.00	50.00	5.34	76.97	1.60	0.00	71.33	1.33	6.57	11.37	0.00	0.00	21.90	0.00	28.57	41.90	0.45	54.55	44.32	0.00	0.00	48.86	0.87	96.12	45.11	121.02	1.00	5.33	6.67	4.00	0.67	0.11	0.02	0.07	0.00	0.00	0.00	1	1
ua 11	30.25	2.00	20.00	25.36	39.85	1.05	0.00	0.00	1.33	7.02	12.93	0.00	0.00	32.38	0.00	7.62	21.90	46.14	87.50	56.82	0.00	0.00	87.50	0.84	88.90	57.27	50.80	1.00	1.33	5.33	0.67	0.00	0.11	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	4	3
ua 12	42.18	2.00	3.00	16.17	40.15	0.15	0.00	0.00	0.67	6.10	10.63	0.00	0.95	26.67	0.00	10.48	15.24	2.73	87.50	25.91	0.00	0.00	79.09	0.87	96.93	45.00	54.77	1.00	3.33	10.00	2.67	0.00	0.08	0.02	0.02	0.00	0.00	0.00	6	2
ua 13	49.38	1.00	3.00	10.66	41.21	3.10	0.00	0.00	0.00	5.64	7.43	0.00	1.90	20.00	0.00	6.67	0.00	14.32	84.77	42.73	0.00	0.00	32.05	0.52	86.50	37.05	57.61	1.00	2.67	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.02	0.00	0.00	0.33	4	2
ua 14	52.07	1.00	3.00	8.48	33.33	0.00	0.00	0.00	0.00	6.25	7.00	0.00	0.00	24.76	0.00	10.48	0.95	11.82	87.50	43.86	0.00	0.00	57.05	0.52	99.33	53.41	87.73	1.00	1.33	2.00	1.33	0.00	0.06	0.00	0.02	0.00	0.00	0.33	4	1
ua 15	46.53	1.00	3.00	12.89	49.55	0.60	0.00	0.00	0.00	5.90	4.93	0.00	0.00	33.33	0.00	3.81	1.90	26.59	87.50	33.86	0.00	0.00	48.41	0.60	98.26	58.52	80.00	1.00	2.67	6.00	4.67	0.00	0.09	0.01	0.04	0.00	0.00	0.33	1	6
ua 16	18.95	1.00	2.00	24.14	14.55	0.65	0.00	0.00	0.00	5.74	4.97	0.00	0.00	20.95	0.00	0.95	3.81	24.09	84.77	27.27	0.00	0.00	35.00	0.58	95.99	37.61	52.61	1.00	0.00	0.67	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67	1	4
ua 17	37.72	1.00	2.00	28.92	32.33	0.35	0.00	0.00	0.00	6.03	7.37	0.00	0.00	16.00	0.00	1.00	8.00	0.00	87.50	27.27	0.00	0.00	39.77	0.63	96.66	42.73	78.64	1.00	0.00	0.67	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	1	1
ua 18	31.44	1.00	2.00	12.74	24.85	0.50	0.00	0.00	0.00	7.38	6.00	0.00	0.00	17.14	0.00	1.90	20.00	2.27	87.50	51.59	0.00	0.00	30.23	0.63	97.86	43.18	53.64	1.00	1.33	5.33	3.33	0.00	0.07	0.01	0.02	0.00	0.00	0.33	4	1
ua 19	37.16	1.00	3.00	17.66	63.33	0.65	0.00	0.00	0.00	7.81	4.20	0.00	7.62	27.62	0.00	9.52	16.19	0.45	87.50	48.64	0.00	0.00	33.86	0.63	98.80	32.50	66.48	1.00	3.33	2.67	1.33	0.00	0.04	0.00	0.03	0.00	0.00	0.24	7	3
ua 20	17.29	1.00	3.00	17.47	75.30	0.75	0.00	0.00	0.00	7.57	4.68	0.00	34.29	13.33	0.00	3.81	8.57	0.00	87.50	34.32	0.00	0.00	39.77	0.60	98.93	33.64	54.43	1.00	0.67	0.67	0.67	0.00	0.06	0.00	0.04	0.27	0.27	0.94	1	6
ua 21	41.36	2.00	4.00	10.78	89.24	0.35	0.00	0.00	0.00	7.82	4.20	0.00	16.19	16.19	0.00	0.00	4.76	0.00	32.50	22.95	0.00	0.00	18.86	0.54	97.86	30.57	86.82	1.00	2.67	0.67	0.67	0.00	0.05	0.00	0.03	0.00	0.17	0.09	1	0
ua 22	23.85	1.50	4.00	14.13	87.27	0.25	0.00	0.00	0.00	7.35	5.07	0.00	28.57	9.52	0.00	0.00	0.00	0.00	55.23	36.14	0.00	0.00	9.55	0.45	98.40	28.18	88.64	1.00	0.00	0.67	0.00	0.00	0.03	0.00	0.01	0.03	0.55	0.21	1	2
ua 23	37.35	1.50	2.00	6.72	83.03	0.00	0.67	10.67	0.67	5.58	3.23	0.00	16.19	9.52	0.00	7.62	55.24	0.00	12.50	4.55	5.00	0.00	53.86	0.66	98.13	33.41	48.41	1.00	0.00	4.00	2.67	0.00	0.04	0.02	0.03	0.07	0.30	0.20	9	7
ua 24	34.96	1.00	2.00	19.49	72.12	1.34	0.00	22.67	0.00	5.41	3.55	0.00	4.76	17.14	0.00	1.90	47.62	0.00	20.68	14.32	0.00	0.00	79.32	0.72	95.32	14.43	30.80	1.00	0.67	4.00	1.33	0.67	0.07	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	1	0
ua 25	45.29	1.50	2.00	15.45	62.42	0.50	0.00	0.00	0.00	5.40	3.38	0.00	2.86	18.10	0.00	0.95	35.24	0.00	8.64	15.23	0.00	0.00	76.59	0.60	96.26	15.57	25.80	1.00	18.00	4.67	4.00	0.00	0.12	0.01	0.10	0.00	0.00	0.00	1	6

ua 26	15.60	0.92	0.50	15.61	71.06	0.00	0.00	20.0	0.00	6.08	2.53	0.00	23.81	7.62	0.00	12.38	47.62	0.45	57.50	12.27	0.00	0.45	87.50	0.47	94.39	39.43	50.23	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.61	1.50	1.1	6
ua 27	22.51	1.50	2.00	16.09	77.58	0.00	0.67	2.67	6.00	6.04	3.51	0.00	11.43	8.57	0.00	7.62	46.67	0.00	47.05	40.68	0.00	0.45	79.32	0.51	96.39	19.20	20.68	1.00	4.67	6.67	2.67	0.00	0.12	0.02	0.06	0.33	0.74	0.33	1.5	7
ua 28	32.56	1.00	1.00	11.92	73.03	0.00	7.33	16.0	0.00	6.04	4.0	0.00	28.57	6.67	0.00	17.14	46.67	0.00	5.00	17.73	0.00	0.00	12.50	0.63	96.52	51.70	13.64	1.00	1.33	1.33	1.33	0.00	0.04	0.00	0.02	0.00	0.00	0.09	8	5
ua 29	18.04	0.29	3.04	15.70	48.79	0.00	2.00	9.33	0.00	8.64	6.78	20.00	2.67	1.33	24.00	0.00	0.00	0.00	10.45	8.18	0.45	0.00	2.27	0.58	89.71	10.45	40.45	1.00	0.67	5.33	2.00	0.00	0.11	0.02	0.04	0.00	0.00	0.33	3.4	1
ua 30	19.85	0.51	4.68	12.51	52.12	0.00	0.00	32.67	0.00	8.13	6.34	13.33	0.00	5.33	4.00	12.0	2.67	0.00	18.86	0.91	1.82	0.00	6.36	0.61	97.06	5.0	14.55	1.00	2.67	0.67	0.67	0.00	0.10	0.00	0.02	0.03	0.36	0.67	4.4	1
ua 31	26.09	0.51	7.98	7.42	76.06	0.00	0.00	2.67	0.00	8.07	10.01	0.00	1.33	13.33	2.67	16.0	0.00	0.00	30.91	11.82	0.45	0.00	3.18	0.34	93.05	26.48	91.93	0.68	3.33	10.00	10.00	0.00	0.35	0.06	0.13	0.00	0.00	1.50	2.3	7
ua 32	30.20	0.50	2.25	2.82	48.33	0.00	0.00	43.33	8.67	7.56	9.61	0.00	12.5	2.50	35.00	17.5	10.00	0.00	0.45	1.36	0.00	0.00	0.00	0.54	0.00	0.0	31.82	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	0.09	0.55	3.9	6	
ua 33	11.64	0.75	6.32	25.32	49.09	0.00	0.00	21.33	0.00	8.13	7.74	20.00	0.00	0.00	17.33	0.00	0.00	0.00	17.05	12.05	0.00	0.00	1.36	0.46	97.86	33.52	92.50	1.00	4.67	19.33	9.33	0.00	0.16	0.08	0.08	0.50	0.50	0.00	6.4	1
ua 34	13.87	0.46	2.14	9.82	52.12	0.00	0.00	0.00	0.00	7.01	9.54	0.00	2.67	4.00	8.00	10.67	28.00	0.00	54.55	8.64	0.00	0.00	6.82	0.43	98.93	7.73	44.43	1.00	0.00	18.67	0.00	0.00	0.79	0.16	0.01	0.00	0.05	0.00	3.4	8
ua 35	19.73	0.54	10.9	12.77	31.82	0.00	0.00	0.00	0.00	8.53	11.34	32.00	14.67	0.00	32.00	5.33	0.00	0.00	6.36	3.18	0.00	0.00	0.00	0.47	89.44	6.59	34.32	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.33	0.33	3.4	6	
ua 36	11.84	0.44	4.36	15.89	36.36	0.00	0.00	0.00	0.00	8.93	6.46	16.00	1.33	2.67	22.67	2.67	34.67	0.00	43.86	6.82	0.45	0.00	1.36	0.66	98.66	13.75	30.91	0.86	1.33	8.67	2.67	2.67	0.21	0.06	0.05	0.68	0.68	0.05	6.4	9
ua 37	17.85	0.23	2.63	19.68	19.09	0.00	0.00	0.00	4.00	8.50	7.11	1.33	4.00	8.00	41.33	0.00	0.00	0.00	19.55	6.82	0.00	0.00	2.73	0.29	86.50	6.36	23.64	1.00	0.00	2.00	1.33	0.00	0.10	0.01	0.02	0.00	0.50	1.00	1.9	3
ua 38	14.56	0.38	7.64	15.86	59.39	8.60	0.00	1.33	1.33	5.60	4.23	7.62	22.86	4.76	0.95	0.95	0.95	0.00	39.55	35.00	0.91	0.00	3.18	0.69	70.59	49.55	51.14	0.95	0.00	2.00	0.00	0.00	0.05	0.01	0.01	0.15	0.21	0.61	1.7	0
ua 39	12.67	0.42	8.55	16.21	55.15	6.15	0.00	6.00	32.67	4.72	3.59	0.00	3.85	14.42	0.00	4.81	0.96	0.00	27.95	4.09	1.36	0.45	4.55	0.64	75.27	12.73	60.91	1.00	0.00	4.00	2.67	0.00	0.12	0.02	0.05	0.27	0.53	0.90	2.8	4
ua 40	11.98	0.42	6.18	25.67	66.67	2.75	0.00	6.00	2.67	5.21	8.31	0.00	3.81	4.76	0.95	1.90	4.76	0.00	27.50	10.00	9.77	0.00	31.59	0.64	77.94	9.55	41.25	1.00	0.00	5.33	2.00	0.67	0.07	0.02	0.02	0.09	0.09	0.70	5.7	4
ua 41	8.89	0.48	5.00	18.90	58.48	3.40	0.00	0.00	0.00	4.78	3.30	0.00	16.19	5.71	0.00	0.95	0.00	0.00	40.68	8.18	3.18	0.00	6.36	0.64	81.02	7.27	47.27	0.95	0.67	6.67	3.33	0.00	0.10	0.04	0.04	0.33	0.42	0.61	3.1	4
ua 42	12.71	0.45	4.82	20.28	82.73	2.20	0.00	16.0	1.33	4.56	6.43	0.00	8.57	3.81	0.95	6.67	0.00	0.00	24.77	11.59	0.91	0.00	2.73	0.51	83.82	37.84	43.41	1.00	0.00	4.00	0.67	0.00	0.05	0.02	0.01	0.03	0.03	0.83	1.2	6
ua 43	13.39	0.39	5.36	15.04	45.15	2.12	0.00	1.33	7.33	4.70	3.33	0.00	19.23	7.69	0.00	4.81	0.96	0.00	73.86	5.00	0.45	0.00	1.36	0.58	72.19	8.41	54.66	0.95	0.00	0.67	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.07	0.64	3.4	0
ua 44	13.84	0.42	6.09	23.73	56.21	4.17	0.00	8.67	22.67	4.23	4.46	0.95	9.52	8.57	1.90	1.90	2.86	0.00	51.59	8.18	8.86	3.64	10.23	0.58	75.80	18.86	55.57	0.95	0.00	4.00	3.33	0.00	0.04	0.02	0.02	0.00	0.07	0.92	1.6	8
ua 45	12.24	0.38	6.73	19.60	60.91	1.65	0.00	3.33	6.00	4.47	6.09	0.00	25.71	13.33	1.90	1.90	1.90	0.45	39.77	11.82	0.00	4.09	4.09	0.55	77.54	13.18	53.75	1.00	0.00	2.00	0.67	0.00	0.05	0.01	0.01	0.00	0.10	0.67	2.0	7
ua 46	8.31	0.31	6.36	25.50	73.94	8.70	0.00	0.67	5.33	4.81	2.87	0.00	45.71	0.95	0.00	3.81	0.00	0.00	45.68	32.05	0.91	2.27	6.82	0.61	80.88	17.39	53.30	0.77	0.00	8.00	2.67	0.00	0.07	0.05	0.02	0.30	0.30	0.67	3.7	2
ua 47	6.31	0.36	8.36	24.63	66.97	8.36	0.00	4.00	15.33	4.80	5.60	0.00	8.57	3.81	0.00	17.14	1.90	0.00	39.55	5.00	0.00	0.00	2.73	0.52	73.80	4.09	42.27	0.00	0.00	2.00	0.67	0.00	0.14	0.01	0.02	0.00	0.00	0.77	3.1	0
ua 48	18.29	0.41	4.82	14.81	69.70	3.60	0.00	2.67	8.00	4.73	3.00	0.00	25.71	5.71	2.86	5.71	1.90	0.00	69.09	10.00	2.73	9.55	21.82	0.51	75.53	7.50	37.50	1.00	0.00	10.00	2.67	0.00	0.11	0.04	0.03	0.18	0.21	1.03	3.0	8
ua 49	27.55	0.46	2.00	5.70	44.55	0.00	0.00	18.0	0.00	6.87	6.64	0.00	17.33	6.67	8.00	9.33	49.33	0.00	24.32	8.64	5.45	0.00	6.82	0.82	98.13	9.55	27.50	0.95	0.00	15.33	4.00	3.33	0.38	0.11	0.09	0.00	0.00	0.00	1.0	1
ua 50	14.16	0.45	1.08	4.92	30.61	0.00	0.00	0.00	0.00	6.33	6.09	0.00	1.33	2.67	9.33	28.0	4.00	0.00	27.95	14.09	4.55	0.00	5.00	0.76	99.60	5.91	23.64	1.00	0.00	8.00	0.00	0.00	1.17	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	2.8	6
ua 51	16.47	0.25	1.08	6.74	29.55	0.00	0.00	14.67	0.67	6.83	2.59	0.00	1.33	9.33	8.00	22.67	5.33	0.45	24.32	10.45	8.18	0.45	10.00	0.76	91.04	6.82	25.45	0.68	0.00	11.33	2.00	0.00	0.53	0.14	0.02	0.00	0.00	0.00	4.2	5
ua 52	14.78	0.21	3.07	9.55	49.70	0.00	0.00	0.00	0.00	7.51	6.82	0.00	28.0	13.33	10.67	4.00	5.33	0.00	10.45	12.27	2.73	0.00	7.73	0.61	87.97	10.11	32.27	0.45	0.00	19.33	1.33	0.00	0.58	0.18	0.05	0.00	0.00	0.67	4.3	8
ua 53	21.02	0.39	12.36	9.18	87.88	0.00	0.00	0.00	0.00	8.47	3.66	0.00	76.0	12.00	8.00	2.67	1.33	0.91	1.82	1.82	0.00	0.91	1.82	0.59	86.63	27.27	60.34	0.95	0.67	2.67	0.67	0.00	0.35	0.01	0.06	0.33	0.33	0.00	2.4	5
ua 54	22.31	0.30	5.77	7.74	50.00	0.00	8.05	15.44	0.00	6.69	5.95	0.00	25.33	8.00	40.00	5.33	20.00	0.00	14.09	5.00	0.45	0.00	1.82	0.49	96.39	9.77	31.82	0.55	0.00	8.00	0.67	0.67	0.37	0.05	0.02	0.00	0.00	0.67	2.3	6

ua 17 1	68.89	0.68	0.00	7.54	37.58	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.27	5.52	0.00	0.00	1.35	0.00	8.11	35.14	8.41	45.68	17.05	0.00	8.41	11.82	0.74	83.56	28.75	35.34	1.00	1.33	16.00	0.00	0.00	0.23	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	2.25
ua 17 2	29.62	0.65	0.00	9.68	36.67	0.00	0.00	0.00	0.00	3.80	4.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	13.33	6.67	0.45	62.95	5.00	0.00	0.45	7.27	0.74	88.77	16.48	23.30	1.00	0.67	25.33	4.67	0.00	0.52	0.09	0.04	0.00	0.00	0.00	1.03
ua 17 3	31.47	0.61	0.00	11.35	45.15	0.00	0.00	0.00	0.00	4.03	5.35	0.00	0.00	5.33	0.00	10.67	17.33	2.27	57.27	5.00	0.00	2.27	8.64	0.76	88.10	13.75	48.52	1.00	0.67	18.00	0.00	0.00	0.30	0.06	0.02	0.00	0.00	0.00	1.37	
ua 17 4	37.87	0.50	7.09	9.76	62.58	0.00	0.00	18.00	1.33	5.04	10.66	0.00	21.33	41.33	0.00	17.33	5.33	0.00	6.82	60.00	0.00	79.09	84.77	0.78	28.88	38.18	67.16	1.00	1.33	8.00	2.00	0.67	0.04	0.02	0.02	0.36	1.27	1.50	9.44	
ua 17 5	21.71	0.50	2.00	9.89	80.61	0.00	0.00	85.33	0.00	5.45	10.46	4.00	8.00	5.33	0.00	13.33	2.67	0.00	4.55	34.32	0.45	1.82	20.23	0.37	84.89	36.82	51.02	1.00	0.67	7.33	3.33	1.33	0.10	0.04	0.03	0.50	0.50	1.00	1.78	
ua 17 6	14.64	1.00	9.00	16.50	77.27	0.00	0.00	29.33	9.33	4.90	11.61	1.33	4.00	9.33	0.00	12.00	2.67	0.00	39.77	20.68	0.00	0.00	35.00	0.75	94.52	26.36	47.50	0.23	0.00	5.33	4.67	0.00	0.21	0.03	0.03	0.00	0.20	0.05	4.88	
ua 17 7	17.35	0.50	3.68	16.58	40.61	0.00	6.67	43.33	0.00	5.77	10.81	33.33	29.33	0.00	0.00	34.67	0.00	5.91	0.00	25.00	0.00	8.18	0.45	0.09	3.21	1.14	93.52	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.36	0.49	1.35	6.55	
ua 17 8	20.80	0.50	3.55	17.04	58.79	0.00	1.33	27.33	1.33	5.26	11.26	0.00	20.00	10.67	0.00	25.33	4.00	2.27	2.27	45.00	0.00	2.27	18.41	0.20	45.32	8.07	53.64	0.05	1.33	0.67	0.67	0.00	0.05	0.00	0.03	0.00	0.00	0.67	1.58	
ua 17 9	27.40	0.50	3.82	13.55	60.91	0.00	18.67	48.67	0.00	4.95	10.27	14.67	2.67	6.67	0.00	18.67	1.33	4.09	0.00	34.09	0.00	32.50	0.91	0.25	17.51	12.27	69.89	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	1.02	0.67	1.14		
ua 18 0	30.93	1.00	4.05	17.47	86.36	0.00	0.00	4.67	0.00	5.16	14.50	0.00	12.00	6.67	0.00	1.33	1.33	0.00	57.50	7.73	0.00	0.91	21.36	0.54	95.59	8.18	38.64	0.18	0.67	4.67	4.00	0.67	0.06	0.01	0.02	0.00	0.00	0.33	2.89	
ua 18 1	38.91	0.44	3.05	14.55	75.76	0.00	0.00	100.00	0.00	5.31	8.48	12.00	4.00	0.00	0.00	5.33	8.00	12.50	0.00	11.59	0.00	34.55	2.73	0.14	2.27	13.30	82.16	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.39	0.64	1.48	9.17	
ua 18 2	22.98	0.35	1.23	12.33	62.73	0.00	0.00	25.33	1.33	5.11	10.35	0.00	0.00	9.33	0.00	6.67	6.67	0.00	31.14	3.18	0.00	0.00	27.50	0.69	96.66	4.32	16.25	1.00	0.00	0.67	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	1.43	4.15	
ua 18 3	38.38	0.32	1.09	9.73	16.67	0.00	0.00	18.00	0.00	5.74	11.32	0.00	1.33	12.00	0.00	9.33	21.33	0.00	46.36	19.55	0.00	0.00	55.23	0.60	96.79	10.57	22.39	1.00	1.33	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.01	0.00	0.09	0.23	1.66	
ua 18 4	14.18	0.36	9.45	9.19	52.73	0.00	1.33	41.33	0.67	5.18	11.75	0.00	10.67	6.67	0.00	17.33	4.00	0.00	30.45	82.05	0.00	12.95	13.41	0.44	95.19	26.25	71.36	1.00	0.00	0.67	0.67	0.00	0.02	0.11	0.01	0.00	0.00	1.06	4.13	
ua 18 5	22.53	1.00	6.45	20.63	77.27	0.00	0.00	12.00	2.67	5.35	11.70	0.00	8.00	8.00	0.00	1.33	0.00	0.00	35.00	11.59	0.00	0.00	40.45	0.39	97.46	9.09	18.30	1.00	2.00	4.67	2.00	0.67	0.08	0.01	0.03	0.35	0.35	0.67	5.14	
ua 18 6	20.56	0.53	3.18	8.32	59.39	0.00	0.00	3.33	28.00	5.27	11.48	0.00	14.67	16.00	0.00	25.33	10.67	0.00	74.09	11.14	0.00	0.00	13.86	0.25	94.79	39.66	17.84	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.15	0.22	0.33	2.47	
ua 18 7	35.13	0.74	2.00	12.24	62.12	0.00	0.67	27.33	2.00	5.27	8.08	0.00	5.33	6.67	0.00	6.67	14.67	0.00	10.45	13.64	0.00	0.00	48.41	0.47	96.52	2.95	41.25	0.00	0.67	0.67	0.67	0.00	0.06	0.00	0.02	0.03	0.10	0.64	6.01	
ua 18 8	18.03	0.46	5.75	0.04	51.46	0.00	0.00	0.00	0.00	4.49	8.07	0.00	0.09	0.09	0.00	0.27	0.00	33.64	35.45	20.45	0.00	33.64	9.77	0.94	63.90	18.98	22.27	0.73	0.00	18.10	6.67	0.95	0.03	0.04	0.01	0.00	0.00	0.00	1.78	
ua 18 9	16.09	0.22	2.55	0.09	78.18	23.90	0.43	0.04	0.07	4.63	16.47	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.27	5.68	23.86	20.68	2.27	5.68	4.09	0.94	116.58	37.84	48.41	1.00	0.00	5.33	4.67	0.00	0.06	0.02	0.04	0.00	0.00	0.00	1.37	
ua 19 0	12.24	0.23	10.00	0.04	57.58	15.40	0.15	0.41	0.14	4.89	7.70	0.00	0.18	0.00	0.00	0.27	0.09	3.64	32.05	47.27	0.00	3.64	2.27	0.94	97.86	9.09	62.39	1.00	0.00	5.33	2.00	0.67	0.03	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	2.85	
ua 19 1	21.67	0.25	8.64	0.09	75.15	10.50	0.12	0.87	0.00	4.83	7.40	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.36	0.00	7.73	10.45	0.91	0.00	3.18	0.94	97.19	34.32	48.64	1.00	1.33	3.33	2.67	0.67	0.04	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	1.97	
ua 19 2	22.00	1.98	4.91	0.08	70.30	7.00	0.00	0.34	0.00	4.90	8.53	0.00	0.09	0.09	0.00	0.36	0.00	5.00	15.91	26.59	0.91	5.00	2.27	0.94	98.26	41.93	64.32	1.00	0.00	1.33	1.33	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.80	
ua 19 3	24.80	0.12	2.73	0.11	58.03	3.55	0.05	0.55	0.00	6.16	7.40	0.00	0.00	0.00	0.00	0.55	0.09	0.45	12.27	8.64	4.09	0.91	4.09	0.94	94.65	65.45	45.68	1.00	0.00	8.00	0.00	0.00	0.05	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	3.68	
ua 19 4	33.24	8.95	9.09	0.11	69.39	6.20	0.02	0.41	0.00	4.72	4.63	0.09	0.09	0.09	0.00	0.36	0.00	1.36	5.91	14.09	4.09	4.09	20.68	0.94	97.19	50.91	54.89	1.00	0.67	6.67	2.00	0.00	0.02	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	3.88	
ua 19 5	17.04	0.10	5.91	0.10	85.91	4.65	0.00	0.04	0.00	5.40	5.67	0.00	0.36	0.00	0.00	0.27	0.36	0.00	23.64	16.14	0.91	0.00	2.27	0.94	93.32	46.36	47.84	1.00	0.67	6.67	0.67	0.00	0.07	0.03	0.02	0.00	0.00	0.00	4.13	
ua 19 6	9.49	0.20	19.27	0.18	45.91	12.75	0.67	7.33	23.33	4.19	5.80	16.19	3.81	11.43	0.00	9.52	0.95	0.00	55.68	44.55	0.91	0.00	30.45	0.84	95.05	43.41	32.39	1.00	1.33	19.33	10.67	0.00	0.16	2.11	0.00	0.30	0.30	0.30	4.11	
ua 19 7	9.32	0.19	10.55	0.14	32.73	6.57	0.00	15.33	5.33	4.51	7.62	23.81	3.81	8.57	5.71	3.81	5.71	0.00	50.91	15.91	8.64	0.00	22.05	0.86	95.72	11.93	20.91	1.00	0.00	12.00	8.00	0.00	0.15	1.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.38
ua 19 8	24.22	0.19	12.00	0.17	80.30	1.58	0.00	39.33	0.67	4.30	7.33	0.95	20.95	4.76	0.95	7.62	17.14	0.00	20.68	9.77	15.91	0.00	34.77	0.87	93.05	6.82	17.84	1.00	0.00	22.67	0.00	0.00	0.44	0.75	0.00	0.00	0.00	0.00	2.80	
ua 19 9	19.04	0.17	7.91	0.17	72.18	4.74	1.33	1.33	3.33	4.41	7.02	0.00	22.86	6.67	3.81	5.71	7.62	0.00	27.95	20.68	25.68	0.45	47.73	0.81	93.32	11.36	36.02	1.00	0.00	14.00	11.33	0.00	0.09	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	3.00	

ua 20 0	15.87	0.18	5.91	0.16	87.73	1.14	0.67	4.00	5.33	4.44	9.19	0.00	15.24	11.43	13.33	0.00	1.90	0.00	42.73	17.73	15.00	3.64	31.82	0.79	92.78	12.84	42.50	1.00	4.00	3.33	1.33	1.33	0.09	3.75	2.22	0.12	0.12	0.00	2.6	1.1
ua 20 1	35.00	0.16	7.45	0.53	71.91	2.43	0.00	63.33	0.00	4.64	8.28	0.00	15.24	3.81	0.95	5.71	0.95	0.00	33.18	15.91	22.50	0.00	38.86	0.86	84.36	14.09	39.89	1.00	1.33	12.67	8.00	1.33	0.05	1.91	6.21	0.21	0.21	0.00	3.6	1.2
ua 20 2	10.69	0.18	12.91	0.12	47.12	5.42	2.67	8.67	32.00	4.50	7.97	4.76	25.71	5.71	0.95	1.90	0.00	0.00	48.41	10.45	1.82	0.00	8.64	0.86	90.91	18.86	37.50	1.00	0.00	7.33	4.00	0.00	0.05	0.08	0.00	0.12	0.12	0.00	2.6	9
ua 20 3	19.75	3.87	9.82	0.35	73.79	4.66	0.00	12.67	1.33	4.71	7.42	3.81	16.19	2.86	4.76	0.00	2.86	0.00	21.82	17.73	9.09	2.27	19.55	0.82	94.79	12.05	49.09	1.00	0.00	9.33	2.00	0.67	0.03	0.00	3.11	0.09	0.09	0.00	2.2	8
ua 20 4	15.89	0.23	8.82	0.25	40.03	10.41	0.00	2.67	18.00	4.65	6.23	0.00	8.57	1.90	0.95	9.52	8.57	0.00	69.09	14.09	0.91	0.00	13.41	0.69	97.86	20.00	20.45	0.86	2.67	6.67	1.33	0.67	0.07	16.42	10.05	0.06	0.06	0.00	5.9	1.3
ua 20 5	21.15	0.16	10.00	0.35	68.64	2.80	0.00	13.33	12.00	4.50	7.66	0.00	7.62	2.86	0.00	13.33	0.95	0.00	37.95	14.09	16.14	0.00	24.09	0.80	91.18	8.52	27.73	1.00	0.00	11.33	2.67	0.67	0.07	0.30	1.11	0.06	0.06	0.15	4.7	1.6
ua 20 6	23.47	0.16	3.30	0.32	43.58	2.60	8.67	56.67	8.00	4.71	7.68	21.90	9.52	6.67	0.00	1.90	3.81	0.00	20.68	11.82	34.32	0.00	74.32	0.88	91.44	11.25	49.43	1.00	2.67	10.00	2.00	0.67	0.09	5.95	1.29	0.00	0.00	0.18	3.7	1.0
ua 20 7	6.42	0.32	6.73	0.03	45.82	14.70	0.00	20.00	8.00	4.85	7.31	0.00	28.57	0.95	4.76	6.67	11.43	0.00	32.05	21.14	4.09	0.00	7.27	0.74	98.13	12.61	17.27	1.00	0.67	2.67	2.67	0.00	0.09	0.95	0.00	0.21	0.21	0.21	2.7	8
ua 20 8	10.98	0.28	11.01	0.26	37.45	1.84	0.00	8.67	6.67	4.97	5.60	0.00	19.05	2.86	0.00	0.00	22.86	0.00	25.45	15.91	0.00	0.00	15.23	0.86	97.33	7.95	16.14	1.00	1.33	12.00	9.33	2.67	0.10	1.90	12.42	0.33	0.33	0.08	1.7	7
ua 20 9	7.64	0.27	7.18	0.13	59.70	8.44	3.33	24.67	7.33	4.60	5.54	0.00	31.43	5.71	0.00	6.67	13.33	0.00	45.23	34.77	0.45	0.45	11.14	0.92	89.44	16.59	47.27	1.00	0.00	4.67	1.33	0.00	0.03	0.15	0.00	0.33	0.33	0.07	1.6	8
ua 21 0	4.93	0.18	8.64	0.03	86.67	27.58	1.33	8.00	9.33	4.65	7.46	3.81	0.95	0.00	0.00	9.52	3.81	0.00	29.09	25.68	4.55	0.00	8.64	0.84	93.18	9.32	45.80	0.91	0.00	17.33	2.67	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	6.8	1.0
ua 21 1	16.00	0.21	4.00	0.12	45.15	1.70	0.00	1.33	0.00	6.73	4.51	1.90	16.19	4.76	0.95	4.76	17.14	0.00	56.59	7.73	10.23	0.45	20.45	0.86	88.90	20.45	22.50	1.00	0.67	4.67	0.67	0.00	0.15	0.76	0.00	0.00	0.00	0.00	3.7	1.0
ua 21 2	11.91	0.19	12.36	0.06	45.00	1.83	0.00	0.67	6.67	4.22	6.45	0.00	16.19	5.71	7.62	3.81	16.19	0.00	40.68	14.09	11.59	0.00	19.32	0.88	95.86	12.27	27.84	1.00	2.00	7.33	4.67	0.67	0.07	2.35	1.11	0.00	0.00	0.00	4.1	2
ua 21 3	12.82	0.16	4.36	0.22	40.00	6.30	2.00	14.00	3.33	4.43	5.41	27.62	20.00	7.62	4.76	1.90	3.81	0.00	30.23	9.55	11.36	0.00	29.77	0.86	88.37	4.55	35.34	1.00	0.67	8.00	2.00	0.67	0.10	0.92	4.19	0.00	0.00	0.00	2.0	1.0
ua 21 4	15.31	1.88	9.18	0.53	61.36	1.12	0.67	14.67	27.33	4.70	5.54	0.00	9.52	4.76	0.95	9.52	1.90	0.00	26.59	3.18	7.73	3.18	15.45	0.80	90.11	9.77	32.61	1.00	0.67	5.33	3.33	0.00	0.04	0.61	0.00	0.30	0.40	0.00	2.4	1.0
ua 21 5	10.95	0.20	11.64	0.10	72.42	3.50	0.00	6.00	0.00	4.30	6.50	1.90	26.67	3.81	3.81	8.57	32.38	0.00	47.50	42.73	1.36	1.82	11.82	0.84	91.71	31.25	29.66	1.00	0.00	6.00	2.00	0.00	0.22	0.08	0.00	0.00	0.00	4.1	2.0	
ua 21 6	12.27	0.17	7.05	0.11	37.58	6.34	2.67	12.00	2.67	4.66	7.73	6.67	25.71	6.67	13.33	2.86	21.90	0.00	21.82	3.64	18.41	0.45	20.68	0.82	98.13	6.36	31.82	0.95	0.00	14.00	3.33	0.00	0.11	0.23	0.00	0.12	0.12	0.00	3.8	1.0
ua 21 7	13.29	0.17	12.64	0.18	43.79	6.82	3.33	26.00	6.67	5.16	5.47	21.00	6.00	3.00	7.00	1.00	1.00	0.00	55.23	10.45	8.18	0.00	22.05	0.86	94.79	18.64	32.39	1.00	0.00	6.67	1.33	0.00	0.07	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	8	3
ua 21 8	7.36	0.36	15.45	0.11	45.61	14.56	0.00	17.33	35.33	4.49	4.93	4.76	20.95	4.76	4.76	4.76	0.00	0.00	46.36	16.59	3.18	0.00	11.14	0.78	90.51	8.98	23.18	1.00	0.00	4.67	4.00	0.67	0.03	0.00	1.11	0.00	0.00	0.00	1.3	8
ua 21 9	11.22	0.36	9.82	0.12	20.36	10.08	1.33	13.33	8.00	4.29	6.19	13.33	3.81	0.95	1.90	17.14	5.71	0.00	79.32	15.91	9.55	0.00	20.00	0.86	94.92	9.55	21.82	1.00	0.00	12.67	4.67	2.00	0.09	0.00	7.51	0.00	0.00	0.00	1.4	7
ua 22 0	12.84	0.26	11.45	0.32	15.97	27.25	2.67	10.00	8.67	4.50	5.25	1.90	1.90	1.90	0.00	48.57	10.48	0.00	82.05	29.55	0.00	0.00	12.95	0.82	95.45	25.45	33.41	1.00	0.67	3.33	2.67	0.00	0.11	0.93	0.00	0.00	0.00	4.9	7	
ua 22 1	24.15	0.16	7.82	0.46	64.73	5.57	7.33	52.67	0.00	4.40	7.14	2.86	20.00	2.86	2.86	0.00	4.76	0.45	17.73	37.95	15.45	12.73	34.55	0.72	82.22	15.57	26.70	1.00	1.33	13.33	8.67	2.00	0.04	1.72	9.67	0.26	1.46	0.00	3.8	2
ua 22 2	8.18	0.20	14.55	0.06	81.82	9.75	2.00	38.67	0.00	4.51	7.05	1.90	20.00	0.95	0.95	1.90	27.62	0.00	44.55	21.82	0.45	0.45	4.09	0.85	93.32	31.93	26.48	1.00	0.00	8.67	2.00	0.67	0.15	0.00	1.29	0.00	0.00	0.06	1.6	5
ua 22 3	6.76	0.17	12.91	0.07	55.30	7.41	1.33	7.33	20.67	4.64	4.95	5.71	9.52	0.95	0.00	8.57	8.57	0.00	54.09	24.32	3.64	0.45	9.55	0.80	89.97	25.11	34.77	1.00	0.00	8.00	2.00	0.67	0.15	0.00	1.29	0.00	0.00	0.00	1.7	0
ua 22 4	15.15	0.17	7.27	0.10	68.03	3.67	12.67	81.33	0.00	4.16	6.63	12.38	11.43	4.76	4.76	9.52	4.76	0.00	24.32	10.45	12.95	0.45	21.14	0.80	92.91	2.95	47.50	1.00	2.00	3.33	2.67	1.33	0.10	1.40	4.22	0.00	0.00	2.6	1.0	

Supplementary Material 2. Environmental variables selected through the forward selection method for the suborders Anisoptera and Zygoptera.

Variables	Name of variables	R ²	R ² Cum	AdjR ² Cum	F	p
<i>Anisoptera</i>						
XFC_LL	Leaf bank areal cover	0.055	0.055	0.051	12.757	0.001
HII	Habitat Integrity Index	0.038	0.093	0.085	9.131	0.001
DO	Dissolved oxygen	0.030	0.123	0.111	7.408	0.001
pH	Hydrogen ion potential	0.030	0.153	0.137	7.608	0.001
XDEPTH_S	Mean thalweg depth (cm)	0.022	0.174	0.155	5.616	0.001
C1W_MSQ	LWD in active channel	0.017	0.192	0.169	4.540	0.001
XWD RAT P	Mean wetted width	0.013	0.205	0.179	3.575	0.001
PCT_RI	Riffle (%)	0.012	0.217	0.188	3.377	0.001
XINC_H	Mean incision height (m)	0.010	0.227	0.194	2.742	0.001
PCT_HP	Hard pan (%)	0.009	0.237	0.200	2.562	0.007
XFC_AQM	Aquatic macrophyte areal cover	0.009	0.246	0.206	2.578	0.001
PCT_OM	Fine Litter	0.007	0.253	0.210	2.083	0.013
C2D_150	LWD above active channel	0.007	0.260	0.214	1.837	0.026
PCT_WD	Wood (%)	0.007	0.267	0.217	1.849	0.026
PCT_FR	Roots (%)	0.006	0.273	0.220	1.749	0.042
XFC_OHV	Overhanging vegetation areal cover	0.006	0.279	0.222	1.742	0.038
C1D_150	Número Madeira Total Acima	0.006	0.285	0.225	1.763	0.043
XFC_UCB	Undercut bank areal cover	0.006	0.291	0.228	1.694	0.049
<i>Zygoptera</i>						
HII	Habitat Integrity Index	0.042	0.042	0.037	8.544	0.001
XFC_LL	Leaf bank areal cover	0.029	0.071	0.061	5.908	0.001
XFC_AQM	Aquatic macrophyte areal cover	0.024	0.095	0.081	5.073	0.001
C1W_MSQ	LWD in active channel	0.016	0.111	0.093	3.498	0.001
XDEPTH_S	Mean thalweg depth(cm)	0.017	0.128	0.105	3.671	0.001
C1D_150	Total Wood Number Above	0.016	0.160	0.129	3.525	0.002
W1_HNOAG	Riparian Human Disturbance Index	0.016	0.145	0.117	3.582	0.001
XG	Riparian ground-layer vegetation cover	0.014	0.174	0.139	3.075	0.002
PCT_RI	Riffle (%)	0.013	0.187	0.148	2.998	0.001
XINC_H	Mean incision height (m)	0.013	0.200	0.157	2.997	0.001
PCT_HP	Hard pan (%)	0.011	0.212	0.164	2.636	0.005
XCDENMID	Mean canopy density mid	0.009	0.221	0.170	2.216	0.017
XFC_UCB	Undercut bank areal cover	0.009	0.230	0.175	2.184	0.013
OD	Dissolved oxygen	0.010	0.240	0.181	2.393	0.007
pH	Hydrogen ion potential	0.008	0.249	0.186	1.961	0.025

Supplementary Material 3. Spatial filters (PCNM) generated through dendritic and Euclidean distance and selected through the Forward selection method for the suborders Anisoptera and Zygoptera.

PCNM	R2	R2Cum	AdjR2Cum	F	<i>p</i>
<i>Euclidian distance</i>					
<i>Anisoptera</i>					
PCNM7	0.055	0.055	0.051	12.735	0.001
PCNM2	0.042	0.097	0.089	10.263	0.001
PCNM1	0.026	0.123	0.111	6.339	0.001
PCNM3	0.017	0.140	0.124	4.146	0.001
PCNM8	0.014	0.153	0.134	3.498	0.001
PCNM10	0.012	0.165	0.142	3.027	0.001
<i>Zygoptera</i>					
PCNM2	0.033	0.033	0.028	6.645	0.001
PCNM7	0.028	0.061	0.052	5.768	0.001
PCNM8	0.027	0.088	0.074	5.562	0.001
PCNM1	0.025	0.113	0.094	5.278	0.001
PCNM9	0.022	0.134	0.112	4.744	0.001
PCNM3	0.016	0.150	0.123	3.451	0.001
<i>Dendritic distance</i>					
<i>Anisoptera</i>					
PCNM11	0.063	0.063	0.059	14.732	0.001
PCNM1	0.056	0.119	0.111	13.865	0.001
PCNM9	0.020	0.139	0.127	5.069	0.001
PCNM4	0.015	0.154	0.139	3.886	0.001
PCNM2	0.014	0.169	0.149	3.690	0.001
PCNM25	0.012	0.181	0.158	3.182	0.001
PCNM8	0.012	0.193	0.166	3.156	0.001
PCNM17	0.012	0.204	0.174	3.096	0.001
PCNM12	0.012	0.216	0.183	3.107	0.001
PCNM13	0.009	0.225	0.188	2.319	0.008
PCNM52	0.008	0.232	0.192	2.160	0.007
PCNM42	0.008	0.240	0.196	2.095	0.014
PCNM14	0.008	0.248	0.200	2.085	0.019
PCNM49	0.007	0.255	0.204	2.025	0.015
PCNM109	0.007	0.262	0.208	1.963	0.019
PCNM18	0.007	0.269	0.212	1.969	0.019
PCNM110	0.007	0.276	0.215	1.881	0.038
PCNM24	0.007	0.282	0.218	1.832	0.031
PCNM62	0.006	0.289	0.221	1.746	0.05
PCNM54	0.006	0.295	0.224	1.738	0.048
PCNM78	0.006	0.301	0.227	1.725	0.046
PCNM23	0.006	0.307	0.229	1.659	0.05
<i>Zygoptera</i>					
PCNM11	0.047	0.047	0.042	9.440	0.001
PCNM1	0.028	0.075	0.065	5.912	0.001
PCNM2	0.023	0.098	0.084	4.915	0.001

PCNM8	0.017	0.115	0.097	3.621	0.001
PCNM10	0.016	0.131	0.108	3.443	0.001
PCNM5	0.016	0.147	0.119	3.432	0.001
PCNM47	0.015	0.162	0.130	3.409	0.001
PCNM9	0.015	0.177	0.142	3.431	0.001
PCNM14	0.014	0.191	0.152	3.274	0.002
PCNM24	0.013	0.204	0.161	3.003	0.004
PCNM16	0.012	0.216	0.169	2.837	0.003
PCNM64	0.011	0.228	0.177	2.629	0.001
PCNM13	0.010	0.238	0.183	2.481	0.012
PCNM48	0.010	0.248	0.190	2.452	0.011
PCNM57	0.010	0.258	0.196	2.441	0.008
PCNM90	0.010	0.268	0.203	2.416	0.009
PCNM73	0.009	0.277	0.208	2.131	0.026
PCNM39	0.008	0.285	0.212	2.060	0.026
PCNM43	0.008	0.294	0.217	2.017	0.033
PCNM74	0.008	0.302	0.221	1.979	0.04
PCNM17	0.008	0.309	0.225	1.901	0.048
PCNM96	0.007	0.316	0.229	1.773	0.047

Supplementary Material 4. Environmental variables describing the sampled sites and the percentage of variance explained by the principal components obtained through a Principal Component Analysis (PCA).

Loadings		
<i>Morfology</i>		
	Eixo 1	Eixo 2
XDEPTH_S	0.875185	0.298111
XDEPTH_T	0.855308	0.203494
XWIDTH	0.858925	-0.18478
XBKF_W	0.607344	-0.03667
XBKF_H	0.364985	-0.00527
XINC_H	0.023765	0.673322
XWXD_P	0.932859	0.069953
XWD_RAT_P	0.186757	-0.82131
XSLOPE	-0.41269	0.435956
Explanation	42.40%	16.40%
Eigenvalue	3.81	1.48
Broken-stick	2.82	1.82
<i>Substrats</i>		
XEMBED	0.593481	0.698774
RS%	0.136367	-0.1467
RR%	0.220303	-0.34744
BDRK%	0.25879	-0.37731
ML%	0.282056	-0.14649
MT%	0.538249	-0.45708
BL%	0.56467	-0.42571

CB%	0.315376	-0.4854
GC%	0.228983	-0.35053
BIGR%	0.573901	-0.70509
GF%	0.180619	-0.39503
SA%	0.309125	-0.17887
FN%	0.046809	-0.05835
SFGF%	0.338141	-0.30739
ORG%	-0.81317	-0.41535
WD%	-0.51641	-0.18242
HP%	0.042288	-0.29622
OT%	-0.00815	-0.04258
FR%	-0.33545	-0.14885
OM%	-0.47287	-0.14116
LL%	-0.49888	-0.37067
AL%	0.115637	-0.09459
MA%	0.111708	-0.20533
RSED%	-0.34689	-0.23749
Explanation	15.60%	13.70%
Eigenvalue	3.89	3.41
Broken-stick	3.81	2.81
<i>Water flow</i>		
FA%	0.104633	0.338758
CA%	-0.16085	0.132086
RA%	-0.38491	0.28299
RI%	-0.69477	0.461706
GL%	0.699354	-0.32483
PD%	0.080493	0.189358
PP%	0.355463	0.509066
PL%	0.234793	0.347481
PT%	0.602228	0.698636
PB%	-0.02569	0.05735
FAST%	-0.72408	0.490265
SLOW%	0.777536	-0.18968
POOL%	0.603244	0.742823
Explanation	24.60%	17.40%
Eigenvalue	3.2	2.26
Broken-stick	3.18	2.18
<i>Vegetation cover and canopy</i>		
HII	0.453738	0.024785
XCDENMID	0.58641	-0.16003
XCDENBANK	0.587369	-0.18271
XCL	0.671429	0.134917
XCS	0.781546	0.205871
XMW	0.758291	0.258902
XMH	0.406136	-0.05691
XGW	0.625659	0.173438
XGH	0.040209	0.059141
XC	0.888392	0.214882

XM	0.833746	0.150845
XG	0.447017	0.160548
XCM	0.951959	0.204517
XCMW	0.930721	0.257278
XCMGW	0.934449	0.258445
XPCAN	0.468274	-0.65384
XPMID	0.371262	-0.89577
XPGVEG	0.347817	-0.7277
XPCM	0.324767	-0.92553
XPCMG	0.238975	-0.90941
Explanation	40.30%	19.70%
Eigenvalue	8.05	3.93
Broken-stick	3.59	2.59
<i>Wood quantity</i>		
C1W_150	0.262349	0.139381
C2W_150	0.502503	0.394047
C3W_150	0.649864	0.454885
C4W_150	0.610906	0.446156
C5W_150	0.440363	0.235849
C1D_150	0.386496	0.090857
C2D_150	0.58061	0.095591
C3D_150	0.65789	0.061123
C4D_150	0.657854	0.240439
C5D_150	0.456761	0.300673
C1T_150	0.320165	0.140845
C2T_150	0.646933	0.376382
C3T_150	0.828021	0.374922
C4T_150	0.758376	0.390204
C5T_150	0.513794	0.315187
C1W_MSQ	0.060625	0.056546
C2W_MSQ	0.364711	-0.82227
C3W_MSQ	0.580355	0.375178
C4W_MSQ	0.255736	-0.70043
C5W_MSQ	0.407599	-0.70524
C1D_MSQ	0.451343	-0.55065
C2D_MSQ	0.332184	-0.31271
C3D_MSQ	0.302886	-0.27453
C4D_MSQ	0.336852	-0.80178
C5D_MSQ	0.372474	-0.69385
C2T_MSQ	0.434475	-0.55993
C3T_MSQ	0.308358	-0.26873
C4T_MSQ	0.28393	-0.75047
C5T_MSQ	0.43672	-0.78134
Explanation	23.60%	21.80%
Eigenvalue	6.83	6.32
Broken-stick	3.96	2.96
<i>Cover</i>		
XFC_ALG	0.058982	0.737389

XFC_AQM	0.316959	0.662883
XFC_LWD	0.76263	-0.12515
XFC_BRS	0.765934	-0.23139
XFC_ROT	0.782851	0.056838
XFC_LL	0.637675	-0.28795
XFC_OHV	0.572869	0.27351
XFC_UCB	-0.15704	-0.11667
XFC_RCK	-0.02275	0.02908
XFC_HUM	0.054294	0.677974
XFC_ALL	0.988429	-0.09857
XFC_ATAM	0.989655	0.095131
XFC_NAT	0.981817	-0.05753
XFC_HUM.1	0.030197	0.92048
XFC_BIG	0.688351	-0.03049
Explanation	40.30%	17%
Eigenvalue	6.04	2.55
Broken-stick	3.31	2.31
<i>Human Impact</i>		
W1H_BLDG	0.466908	0.117117
W1H_WALL	0.515106	0.094408
W1H_PVMT	0.595671	-0.29682
W1H_ROAD	0.330065	0.442329
W1H_PIPE	0.471099	0.210177
W1H_LDFL	0.584606	0.378515
W1H_PARK	0.381531	0.539946
W1H_CROP	-0.00565	-0.17542
W1H_PSTR	0.373211	-0.49489
W1H_LOG	0.44899	-0.45934
W1H_MINE	0.005525	0.057876
W1_HNOAG	0.927225	0.244793
W1_HAG	0.601094	-0.72561
Explanation	24.80%	14.30%
Eigenvalue	3.21	1.86
Broken-stick	3.18	2.18
<i>Aquatics variables</i>		
Temperatura	0.506672	0.854286
pH	-0.77744	0.189171
OD	0.740023	-0.38617
Explanation	47.00%	31%
Eigenvalue	1.4	0.91
Broken-stick	1.83	0.83

Supplementary Material 5. Variance partitioning of the Redundancy Analysis (RDA) for the Anisoptera and Zygoptera sampled in the Eastern Amazonia.

Partitions	Anisoptera			Zygoptera		
	R²adj	F	p	R²adj	F	p
Environment	0.030	1.577	0.001	0.017	1.840	0.001
Dendritic distance	0.040	1.684	0.001	0.035	1.596	0.002
Euclidian distance	0.025	1.829	0.001	0.009	1.323	0.043
Residues	0.701			0.793		

4. Sessão III

EFEITO FILOGENÉTICO E FUNCIONAL NA COMPOSIÇÃO DE LARVAS DE ODONATA DA AMAZÔNIA BRASILEIRA: IMPLICAÇÕES EM ANÁLISES DE REDUNDÂNCIA

A terceira sessão desta tese foi formatada conforme as normas da revista científica *Insect Conservation and Diversity* disponível em:

<https://resjournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/17524598/homepage/forauthors.html>

EFEITO FILOGENÉTICO E FUNCIONAL NA COMPOSIÇÃO DE LARVAS DE ODONATA DA AMAZÔNIA BRASILEIRA: IMPLICAÇÕES EM ANÁLISES DE REDUNDÂNCIA

Resumo

Compreender como as comunidades são estruturadas é fundamental dentro da ecologia. Além dos efeitos ambientais e espaciais é importante inserir ou tentar controlar os possíveis efeitos de novas métricas que também podem afetar a distribuição das espécies, como por exemplo, a morfologia e as linhagens filogenéticas. Em virtude desse cenário, nosso estudo busca testar a hipótese de que restringindo o efeito das características funcionais e filogenéticas ocorrerá o aumento da explicação dos fatores ambientais e espaciais. Para responder este objetivo, amostramos em 224 igarapés Amazônicos, onde mensuramos também as variáveis ambientais, medidas morfológicas e construímos uma árvore filogenética de gêneros de Odonata. Para testar nossa hipótese calculamos a média ponderada das características funcionais e filogenéticas pela abundância dos locais, executamos uma análise de redundância para obter a composição sem inércia funcional e filogenética, incluímos essa composição nas análises de redundância. Nossos resultados mostraram que as métricas funcionais e filogenéticas influenciam na composição, e que, ao restringirmos os efeitos dessas métricas não há relação do ambiente com a composição sem inércia funcional e filogenética. Por outro lado, a distância dendrítica teve efeito sobre a composição de Anisoptera e Zygoptera. Este padrão encontrado pode ser explicado provavelmente porque as características funcionais de Odonata tem relação direta com a estrutura ambiental. Além disso, as espécies podem manter ou perder traços ecológicos dos seus ancestrais, dependendo da pressão que passaram ao longo do tempo evolutivo. Entretanto, o efeito da distância dendrítica pode estar relacionado aos comportamentos das espécies, que estão relacionados ao corpo d'água, como oviposição na lâmina d'água e na vegetação marginal associada aos igarapés. Além disso, para os Zygoptera a capacidade de dispersão limitada impede a dispersão em grandes distâncias, ficando mais associados as margens dos igarapés, por isso são associadas as redes dendríticas. Diante disso, evidenciamos a importância do ambiente sobre as características funcionais e filogenia dos gêneros de Odonata da Amazônia. Também recomendamos que uma alternativa para realizar a previsão do nicho das espécies na ausência de informações de ecologia básica, seria utilizar as características morfológicas,

possibilitando um aumento do conhecimento básico da biologia das espécies, que é o principal gargalo para o avanço das pesquisas com Odonata.

Palavras-chave: Anisoptera, Características ambientais, Distância dendrítica, Morfologia, Zygoptera.

INTRODUÇÃO

Dois processos são considerados determinantes-chave na distribuição das espécies e na estruturação das comunidades ecológicas, as interações biológicas (principalmente as competitivas) e os filtros ambientais (Emerson e Gillespie, 2008). O primeiro considera que as espécies semelhantes não ocorrem simultaneamente no mesmo local, pois quanto maior a similaridade maior a competição por recursos, enquanto o segundo considera que espécies com características semelhantes são filtradas pelas mesmas condições ambientais. Apesar de parecerem forças contrastantes, como ocorreu no passado com a teoria do Nicho e com a teoria Neutra, elas podem ser complementares ou uma ter mais influência que outra. Alguns exemplos dessa variação de resultados, podem ser encontrados em alguns estudos realizados na Amazônia que apontaram que as características ambientais são importantes para a estruturação das comunidades e, portanto, atuando como um filtro para diversos grupos biológicos (aves, peixes e libélulas) (Maximiano et al. 2020; Cantanhêde et al. 2022; Mendes et al. 2015, Oliveira-Junior et al. 2015, Resende et al. 2021).

Apesar dos importantes resultados e dos avanços no entendimento da distribuição das espécies nas últimas décadas, um padrão recorrente desses estudos tem sido a alta quantidade de informação não explicada pelos componentes avaliados, na maioria das vezes, os componentes ambientais ou espaciais. Os primeiros trabalhos que começaram a apresentar essas altas proporções de variação sem explicação (geralmente acima de 80%), começaram a apontar que um possível problema era o baixo número de variáveis utilizadas para representar as condições ambientais (Juen & De Marco, 2011). No entanto, mesmo com a inclusão de dezenas de variáveis para representar as condições ambientais o padrão de baixa explicação persiste. Novos estudos começam a chamar a atenção que possivelmente esses resultados poderiam ser explicados por não inserir as interações das espécies, principalmente a competição, pois ela poderia ter um grande efeito nesses resíduos ou na falta de explicação. Uma outra iniciativa para aumentar a porcentagem de explicação (diminuição dos resíduos), foi tentar separar a comunidade em espécies

comuns das raras. Os resultados obtidos por Brasil et al. (2020) apontaram que as espécies comuns são importantes e as espécies raras são irrelevantes para a compreensão das relações entre comunidades e os gradientes ambientais e espaciais. Portanto, apontando que o problema não é a raridade, pois mesmo assim a porcentagem de resíduos continua acima de 60%.

As exigências ecofisiológicas ou a ação dos filtros ambientais selecionam espécies que toleram e/ou respondem às condições ecológicas de maneira similares. Em virtude disso, além de serem preponderantes para explicar a presença ou ausência de uma espécie em uma região, ou até mesmo para explicar a variação da sua abundância, ela também pode estar relacionada com algumas características ou funções que a espécie desempenha no habitat. Além disso, possibilitando aumentar ou diminuir a sua sobreposição de nicho com outra espécie, e assim, baseado nas características morfológicas e funcionais dos organismos (Mendes et al. 2019), tentar inserir, controlar ou avaliar processos relacionados a interação entre as espécies. Inserir essas especificidades ou as restrições da história filogenética das espécies, poderia ajudar a entender melhor a distribuição das espécies e, concomitantemente, diminuir a quantidade de resíduos dos modelos.

Organismos alvo interessantes para avaliar essas condições são insetos da ordem Odonata. Na região Neotropical essa ordem é subdividida em duas subordens Anisoptera e Zygoptera, que apresentam variações morfológicas e requerimentos ecológicos específicos (Oliveira-Júnior & Juen, 2019, Silva et al. 2021). Por exemplo, os organismos adultos de Anisoptera possuem o corpo mais robusto, e devido as características e limitações corporais para as atividades de termorregulação ocorrem com maior frequência em ambientes com maior entrada de luz solar. Entretanto os Zygoptera possuem o corpo mais esguio e são mais comumente encontrados em ambientes com maior presença de dossel e menor entrada de luminosidade (De Marco et al. 2015). Estas variações também são evidentes nas larvas, sendo que os Anisoptera também têm o corpo mais robusto e no final do abdômen possuindo uma pirâmide anal, respirando pelas brânquias traqueais retais, enquanto os Zygoptera são mais delicados e esguios, possuindo brânquias modificadas em lamelas caudais utilizada na captura de oxigênio e na locomoção (Corbet 1980). Devido a estas especificidades destes grupos e suas diferentes respostas diante das variações ambientais é um bom grupo alvo para avaliar questões relacionadas ao efeito do nicho e interação das espécies, principalmente em função dos diversos comportamentos que o grupo apresenta.

Muitas espécies de libélulas apresentam um comportamento territorialista, defendendo território ou poleiros que são utilizados como recurso para termorregulação, forrageamento ou até mesmo para atrair as fêmeas para um sítio de oviposição (Guillermo-Ferreira & Del-Claro 2011; Guillermo-Ferreira & Del-Claro 2012). Além disso, são importantes para estudos avaliando a diversidade funcional, pois o ambiente filtra características funcionais nos organismos adultos de Odonata, sendo a largura do tórax e oviposição as características mais afetadas (Pereira et al. 2019). As características funcionais têm uma grande relação com as condições do ambiente, por exemplo, os organismos adultos machos são territorialistas e competem pelos melhores poleiros para defender os melhores locais de oviposição para as fêmeas, que selecionaram os machos que conseguem dispor de locais específicos como, e.g. madeira, fitotelma (Guillermo-Ferreira et al. 2011, Resende et al. 2021; Ferreira et al. 2023), buscando aumentar a probabilidade de sucesso da sua prole. Essas lutas ou competição também podem ser muito acentuadas na caça ou na busca por alimentos e a morfologia pode ser uma boa medida de similaridade ou probabilidade de competição entre as espécies (Oliveira-Junior et al. 2021). A anatomia corporal também é importante para o estabelecimento das espécies em um determinado local. Por exemplo, larvas do gênero *Hetaerina*, são encontradas principalmente em igarapés de pequeno porte, com fundo rochoso e com fluxo de água mais rápido, por apresentarem hábito escalador. Enquanto, indivíduos pertencentes a *Aphylla* apresentam um sifão que os possibilita se enterrarem em substrato arenoso e realizarem sua respiração, apresentando hábitos fossadores (Carvalho & Nessimian 1998). Desse modo, as características morfológicas também podem limitar o padrão de distribuição das libélulas, uma vez que as espécies apresentam traços morfológicos que possibilitam sua permanência em tipos específicos de microhabitats (Mendes et al. 2019). Além disso, larvas que vivem no mesmo tipo de habitat podem ser predadas por outros indivíduos de outras espécies ou até da mesma espécie, por isso, a interação entre as espécies também é intensa entre as larvas e pode limitar sua distribuição.

Mesmo trabalhando em um contexto espacial, os filtros ambientais atuam em um contexto evolutivo (Mouquet et al. 2012), pois, ao longo da história evolutiva das espécies, estas podem manter ou perder traços ecomorfofisiológicos dos seus ancestrais, sendo assim, o nicho ecológico ocupado pelas espécies pode ser explicado parcialmente pelo parentesco entre as espécies (Harvey & Pagel 1991; Wiens & Grahan 2005). Em outras palavras, as espécies podem ter sua distribuição relacionada a uma inércia

filogenética. Estudos com Odonata da região Amazônica mostraram que os impactos antrópicos afetam a diversidade filogenética dessas espécies e que as maiores proporções de vegetação arbustiva promovem o aumento dessa diversidade filogenética (Carvalho et al. 2021). Além disso, foi observado que utilizar medidas morfológicas e filogenéticas são importantes para entender as respostas das espécies diante de um gradiente ambiental, uma vez que aquelas que são mais semelhantes morfológicamente e mais próximas filogeneticamente apresentam uma resposta similar diante das mudanças ambientais (Bastos et al. 2021, Ferreira et al. 2024).

Diante disso, compreender como as comunidades biológicas estão estruturadas dentro dos ambientes ainda é um grande desafio, pois a estruturação das comunidades pode ser afetada por diferentes forças ou combinações dos demais componentes. Ou então, porque a maioria dos estudos adotam medidas tradicionais de uma comunidade, como abundância e riqueza, que podem ser métricas poucas preditivas ou até mesmo limitada para inferir processos mais complexos da comunidade (Ricotta et al. 2005, Ferreira et al. 2024). Em virtude desse cenário o objetivo do nosso estudo é avaliar a distribuição das larvas de Odonata na Amazônia oriental, buscando avaliar a hipótese de que ocorrerá uma diminuição dos resíduos em análises de redundância (RDA) ao se restringir o efeito das características funcionais e filogenéticas. Espera-se que, ao restringir o efeito das características funcionais e filogenéticas, ocorrerá o aumento da porcentagem da explicação dos fatores ambientais e espaciais

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido em 224 córregos (Figura 1) distribuídos ao longo da Bacia Amazônica, Brasil. A região é caracterizada por um clima tropical úmido, classificada como Af (tipo floresta tropical) pela classificação de Köppen (Peel et al., 2007). A precipitação média anual é de 2.500 mm e a temperatura média de 26,6 °C (INMET, 2021). A vegetação da região Amazônica é altamente diversificada, apresentando áreas de matas de terra firme, matas de igapó e várzeas, savanas amazônicas, vegetação serranas

e áreas de mangue (Braga, 1979). O bioma Amazônico possui dimensões continentais, portanto as condições ambientais naturais na região são bastante variadas o que é essencial para que possamos garantir que o delineamento do nosso estudo possa contemplar uma grande parte do nicho possível de ser ocupado por cada espécie.

Em cada igarapé amostrado, sempre foi padronizado as dimensões entre primeira a terceira ordem de acordo com a classificação de Strahler (1980), com no máximo cinco metros de largura, com profundidade máxima de 1.20, fluxo constante independente da época do ano e localizado em área de Terra Firme. O estudo foi desenvolvido em três áreas principais, nomeadas como A, B e C (Figura 1). A região A está localizada no sudeste da Amazônia e possui clima equatorial úmido, com elevadas temperaturas e pluviosidades, geomorfologicamente possuem relevo com predominância de áreas de planícies e apresentam vegetação florestal aberta, que inclui palmeiras, bambus e floresta densa. Os principais usos dos solos nessas áreas são o desmatamento e impactos das reservas extrativistas, que extraem castanha, borracha e açaí. A temperatura média é de 28° e pluviosidade média anual de 2.054 mm. A região B corresponde a região central da Amazônia que possuem clima tropical, com estação seca e chuvosa, precipitação média anual de aproximadamente 1.754 mm e temperatura média de 25 °C (Teston 2021). A vegetação predominante é classificada como floresta ombrófila densa de várzea intercalada por uma pequena porção de floresta ombrófila aberta, e há manchas dispersas de campos. As principais atividades da região são agricultura, pastagens, exploração florestal e pesca (ICMBio 2021) e atividades de mineração ilegal. A região C corresponde a região Leste da Amazônia e possui clima tropical úmido com chuvas durante todo o ano. A precipitação média anual é de aproximadamente 2.344 mm³ e temperatura média anual de 26.6 °C (Oliveira et al., 2002; Albuquerque et al., 2012). Essas áreas possuem impactos causados por atividades agropecuárias, mineração e monoculturas, como grandes plantações de dendezeiros (Benami et al., 2018).

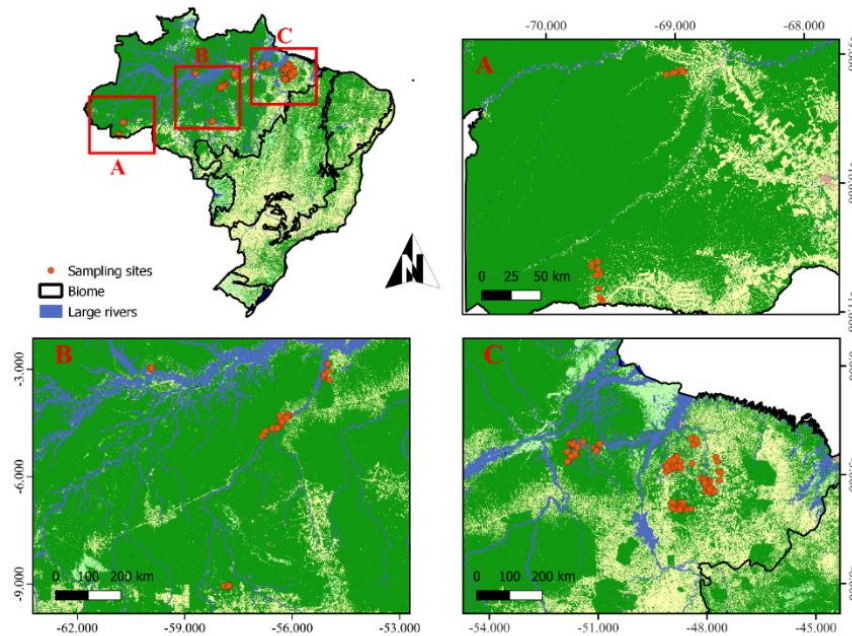


Figura 1. Localização dos igarapés amostrados na região da Amazônia Oriental, Brasil. Para facilitar e ampliar a visualização das regiões dividimos em A = Região Sudoeste da Amazônia; B = Região central da Amazônia; C = Região Leste da Amazônia.

Coleta do material biológico

Em cada igarapé, demarcamos um transecto de 150 metros dividido em 10 seções de 15 metros, subdividido em segmentos de cinco metros (Cezário et al. 2020). Amostramos as larvas de Odonata utilizando uma rede entomológica aquática (rapiché) com 18 cm de diâmetro e malha de 2 mm. Em cada segmento passamos o rapiché duas vezes, buscando sempre contemplar o máximo de variação de tipo de substrato e de micro-habitat existente e com isso, contemplar o habitat das diferentes larvas de Odonata. Após a coleta realizamos uma pré-triagem do material, utilizando bandejas brancas, peneiras e pinças entomológicas. O material foi preservado em tubo coletor com álcool 85% e transportamos até o laboratório, onde procedemos com a identificação até nível de gênero, seguindo as chaves especializadas de Neiss & Hamada (2014) e Pessacq et al. (2018). Dentro da família Calopterygidae é muito difícil separar os gêneros de *Hetaerina* e *Mnesarete*, com possibilidades de grandes erros na identificação, por isso nas nossas análises consideramos para esse grupo específico o nível de família, sendo identificados como Calopterygidae. A resolução taxonômica até o nível de gênero é recomendada pelos especialistas na taxonomia do grupo, considerando o grande número de instares que a

ordem Odonata possui, com algumas espécies apresentando até 15 instares ao longo da fase larval (Neiss & Hamada 2014). Além disso, diversos estudos têm destacado que essa resolução taxonômica é apropriada para pesquisas com abordagem ecológica e que existe congruência da ordem, no qual a resolução taxonômica de gênero já representa bem as exigências para as espécies (Valente-Neto *et al.* 2016; Mendes *et al.* 2017; Silva *et al.* 2021). Todo o material testemunho após a identificação foi depositado na Coleção Zoológica da Universidade Federal do Pará, Belém, Brasil.

Variáveis ambientais

Coletamos os dados ambientais e de caracterização do hábitat físico juntamente com as coletas do material biológico, ao longo do mesmo transecto de 150m, aplicando um protocolo de caracterização de habitats para os igarapés, descrevendo características ambientais dos pontos de coletas, como fluxo do canal e estrutura da vegetação (Peck *et al.* 2006). Além disso, também aplicamos o índice de integridade ambiental (Nessimian *et al.* 2008) para determinar o valor de integridade ambiental dos córregos amostrados. Ademais, amostramos os dados físicos e químicos da água em três pontos equidistantes ao longo do transecto através de sonda multiparamétrica modelo Horiba U-5000. A seleção dessas métricas foi baseada em literatura que apontam que elas são importantes para a comunidade de Odonata, em especial para a região Amazônica (Delgado *et al.* 2002; Oliveira-Junior *et al.* 2017; Mendes *et al.* 2018,2019,2020, 2021, Brito *et al.* 2021; Pereira Moura *et al.* 2021; Silva *et al.* 2021). Visando diminuir possíveis efeitos de multicolinearidade entre as variáveis calculamos correlações de Pearson (r) e retiramos aquelas variáveis com $r \geq 0,7$. Além disso, também verificamos possíveis multicolinearidades calculando o fator de inflação da variância (VIF), sempre retirando aquelas que apresentaram valor de $VIF > 5$. Por fim, visando selecionar as variáveis ambientais executamos o método *forward selection* utilizando como variável resposta a matriz de composição sem inércia funcional e filogenética, de Anisoptera e Zygoptera e como variável preditora as métricas ambientais.

Matriz de características funcionais

Para elaborar a matriz de características funcionais previamente elaboramos uma lista com todos os gêneros que ocorreram nos igarapés amostrados. A partir desta lista,

realizamos 20 medições morfométricas em cinco indivíduos de cada gênero, quando possível (Material suplementar 1), uma vez que para alguns gêneros o número de indivíduos amostrados foi menor do que esse limiar. As medidas realizadas foram: comprimento total e largura do corpo, comprimento e largura da teca alar, comprimento e largura da cabeça, comprimento e largura do olho, comprimento e largura do pré-mento, altura do abdômen, comprimento do fêmur, tíbia e tarso anterior, mediano e posterior. As medidas foram selecionadas seguindo o critério da sua funcionalidade dentro de um ecossistema (Tabela 1). Visando evitar problemas de alometria das larvas, aferimos as medidas dos indivíduos com teca alar atingindo o 5º segmento do abdômen e do lado direito do corpo. Realizamos as medidas utilizando fotografias das larvas realizadas em um Estereomicroscópio, com uma aproximação visual de 8.5 através do Axio Vision software. Buscando evitar multicolinearidade entre as medidas morfométricas calculamos r e excluímos variáveis com $r \geq 0.90$. Também retiramos as medidas que apresentavam valores faltantes (NA), resultante de estruturas danificadas dos gêneros que impossibilitaram as medições, principalmente relacionadas a teca alar e perna.

Tabela 1. Medidas morfométricas mensuradas nos estudos e suas possíveis representações das relações funcionais dentro dos igarapés Amazônicos.

Medidas morfométricas (mm)	Sigla	Papel funcional	Referências
Comprimento do corpo	CC		
Largura do corpo	LC	Biomassa do corpo	Smock 1980
Comprimento da cabeça	CTAL		
Largura da cabeça	LTAL		
comprimento do premento retraído	CCA	Obtenção de recursos -	
largura do premento	LCA	Alimentação	Busse et al. 2017
Comprimento do olho	CO	Obtenção de recursos -	Corbert 1999; Scales &
Largura do olho	LO	Alimentação/Acuidade visual	Butler 2018
Comprimento da teca alar	CPR		
Largura da teca alar	LPR	Dispersão dos adultos	Tennessee 2017
Altura do abdômen	AA		
Comprimento do fêmur posterior	CFA		
Comprimento da tíbia posterior	CTIA		
Comprimento do tarso posterior	CTAA		
Comprimento do fêmur mediano	CFM		
Comprimento da tíbia mediano	CTIM		
Comprimento do tarso mediano	CTAM		
Comprimento do fêmur anterior	CFP	Tipo de hábito de vida	
Comprimento da tíbia anterior	CTIP	(fossador, reptante, nadador, agarrador, escalador) e	
Comprimento do tarso anterior	CTAP	locomoção	Corbert 1999

Matriz de dados filogenéticos

Para obtenção dos dados filogenéticos calculamos uma árvore filogenética para os gêneros encontrados no nosso estudo utilizando como base a *supertree* elaborada para a ordem Odonata (Carvalho et al. 2021) (Fig. 2). Realizamos as análises utilizando a resolução de gênero em função da dificuldade de identificação das larvas a nível específico, porém estudos já demonstraram que existem uma grande congruência nas respostas (Valente-Neto et al. 2016; Mendes et al. 2017). Além disso, essa abordagem a nível de gênero será importante devido as politomias presentes na *supertree* de Odonata. Devido à dificuldade de separarmos os gêneros da família Calopterygidae nas larvas (*Hetaerina* e *Mnesarete*) e por causa da alta representatividade dessa família dentro das nossas amostragens resolvemos incluir na nossa árvore filogenética este ramo a nível de família.

Matriz de filtros espaciais

Para criar os filtros espaciais calculamos a distância dendrítica dos pontos amostrados utilizando o pacote *riverdist* (Tyers, 2017). Construimos redes de drenagem para todas as regiões de pontos amostrados por meio do software Qgis. Optamos por usar apenas a distância dendrítica, porque esta distância demonstrou ser a que mais influência na estruturação da comunidade de Odonata (Resende et al. 2024).

Para avaliar as associações espaciais das comunidades, utilizamos a análise de coordenadas principais de matrizes vizinhas (PCNM) com as matrizes de distâncias para cada a distância dendrítica. Em seguida, realizamos teste de permutação com 999 randomização para avaliar a significância estatística do modelo. Por fim, visando selecionar os filtros espaciais executamos o método *forward selection* utilizando como variável resposta a matriz de composição sem inércia funcional e filogenética, de Anisoptera e Zygoptera e como variável preditora os filtros obtidos através do PCNM. Todas as análises foram realizadas no programa R, com uso do pacote *riverdist* e *vegan* e, utilizando as funções “*Varpart*” e “*riverdistancemat*” respectivamente (Oksanen et al. 2016; Tyers, 2017).

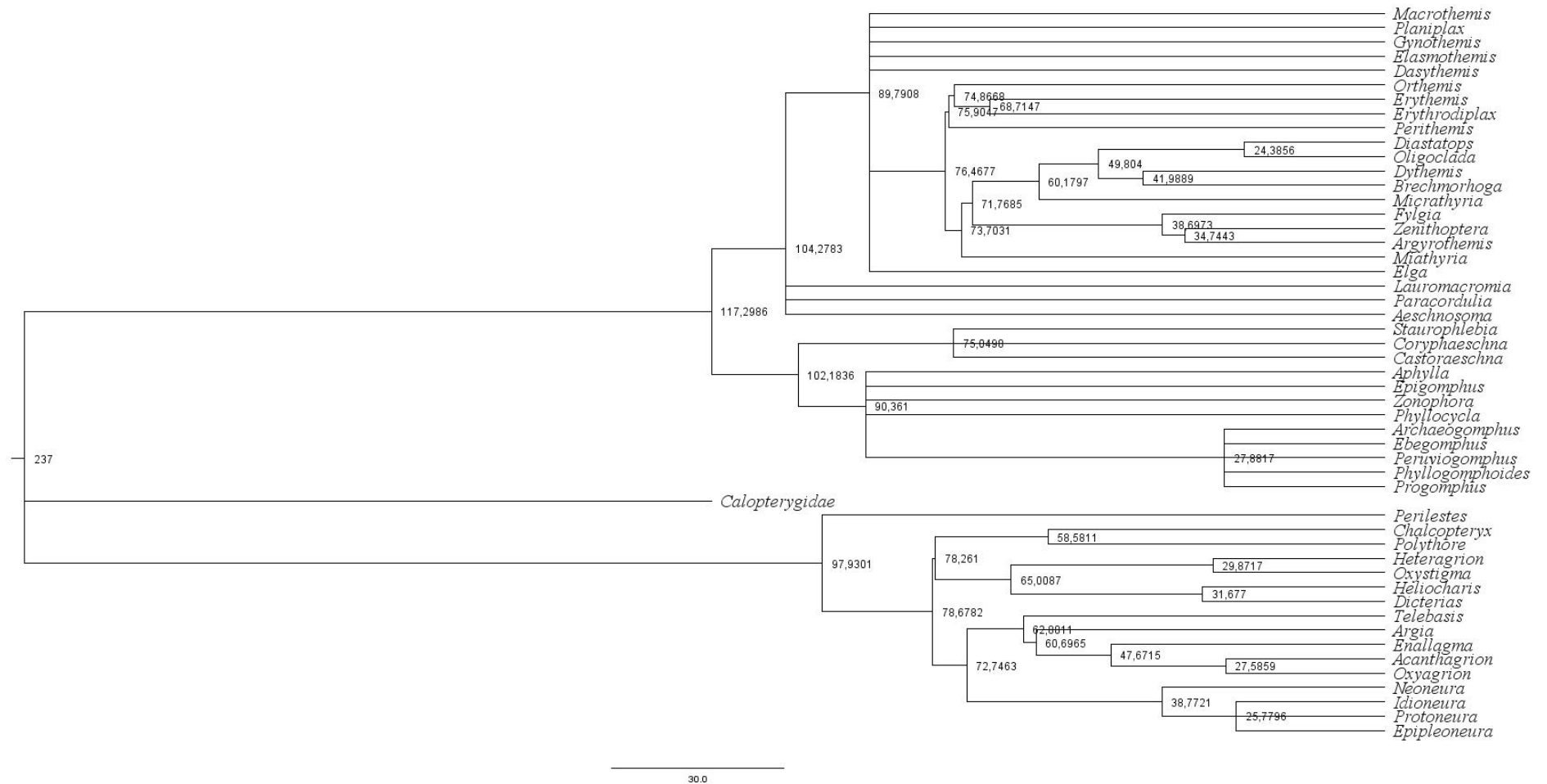


Figura 2. Árvore filogenética dos gêneros de larvas de Odonata amostrados na região Amazônica, baseadas na supertree elaborada por Carvalho et al. (2021).

Análise de dados

Em nosso estudo cada igarapé representa uma unidade amostral, totalizando, portanto, 224 unidades amostrais. Para obtenção das relações de parentesco filogenético entre os gêneros executamos uma Regressão Filogenética de Autovetores (PVR), no qual calculamos uma análise de coordenadas principais (PCoA) através de uma matriz de distância filogenética pareada entre os gêneros (Diniz-Filho et al. 1998). Posteriormente através das matrizes de características funcionais e dados filogenéticos calculamos a média ponderada pela abundância relativa de cada local (CWM; Garnier et al. 2004) para as duas matrizes de dados. A CWM consiste em uma multiplicação matricial de duas matrizes, uma contendo n igarapés (linhas) por j espécies (colunas) e a segunda contendo j espécies (linhas) por k traços morfológicos ou l eixos de PVR (colunas). O resultado desse produto matricial é uma matriz contendo valores médios de traços morfológicos (CWM funcional) ou dos eixos da PVR (CWM filogenética) ponderados pelas abundâncias relativas das espécies nas colunas por igarapé (linhas).

Para testar a hipótese de que restringindo o efeito das características funcionais e filogenéticas ocorreria o aumento da explicação dos fatores ambientais e espaciais obtivemos os resíduos não explicados pelas métricas funcionais e filogenéticas (unconstrained) através de análise de redundância (RDA) (Wollenberg 1977). Utilizamos como variável resposta a matriz de abundância e como variáveis preditoras a média das características funcionais e filogenéticas ponderada pela abundância relativa dos locais. Após a obtenção desses resíduos, realizamos uma seleção das variáveis ambientais padronizadas e filtros espaciais (PCNMs) obtidos através da distância dendrítica, usando o método “*forward selection*” para cada subordem de Odonata, em virtude das diferenças ecofisiológicas existentes dentro da ordem (Oliveira-Junior et al. 2019; De Marco et al. 2015). Realizamos uma análise de redundância parcial (RDAP) com as variáveis ambientais e espaciais tendo como matriz resposta a composição de espécies não explicada pelas matrizes CWM funcional e filogenética. Antes da RDAP selecionamos as variáveis ambientais e espaciais por seleção forward. Quando nenhuma variável ambiental foi selecionada, realizamos apenas a execução de uma análise de redundância para verificar a explicação sobre a métrica espacial (Fig. 3). Realizamos todas as análises no software R utilizando os pacotes “ade4” (Dray e Dufour, 2007), “ape” (Paradis et al., 2004), “adespatial” (Dray et al. 2022) e “vegan” (Oksanen et al. 2016).

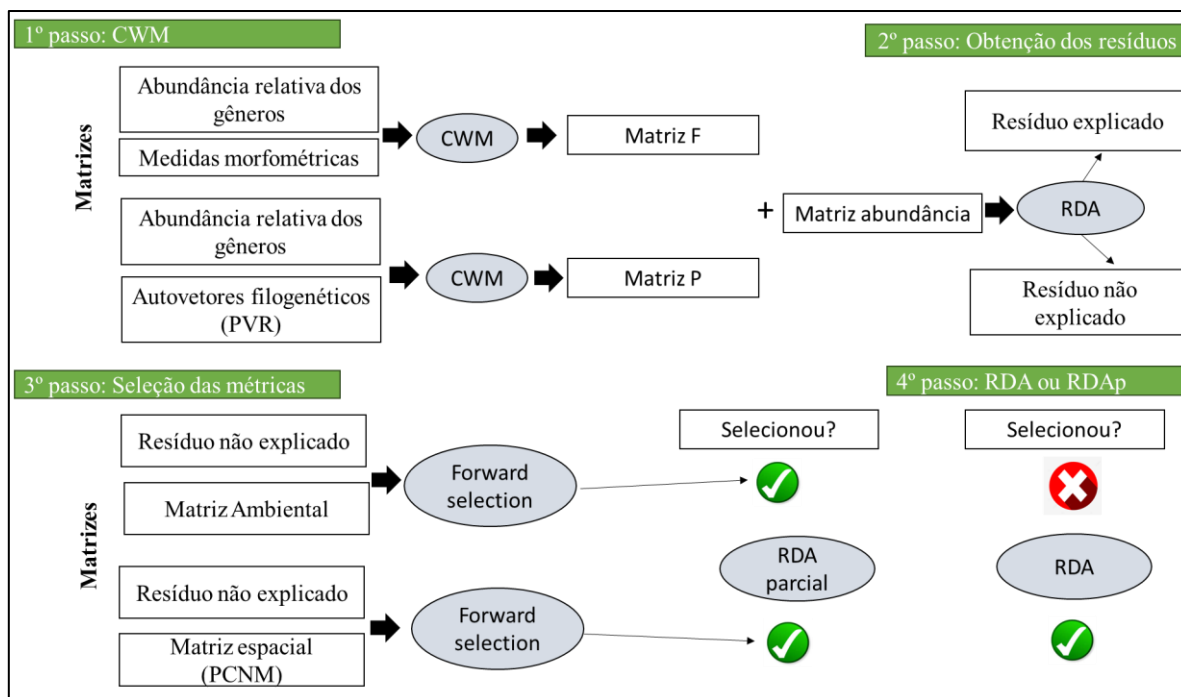


Figura 3. Fluxograma do framework analítico utilizado para executar o teste de hipótese no estudo.

Resultados

Padrão geral da comunidade

Coletamos 5691 indivíduos, destes 3977 pertencentes a subordem Anisoptera e 1714 a Zygoptera. A família mais representativa de Anisoptera foi Libellulidae, com 19 gêneros e para Zygoptera foi Coenagrionidae com 10 gêneros. Os gêneros mais abundantes de Anisoptera foram *Zonophora* ($n=587$), *Phyllogomphoides* e *Elga* ($n=488$), e de Zygoptera foram *Calopterygidae* ($n=322$), *Argia* ($n=291$) e *Heteragrion* (284).

Influência das métricas funcionais e filogenéticas na composição

Ao verificarmos o efeito das métricas funcionais e filogenéticas sobre a composição de larvas de Odonata e sobre as subordens separadamente foi detectado que estas métricas influenciam a composição das larvas (Odonata: $\text{adj-}r^2=0.298$; $F=8.918$; $p=0.001$; Anisoptera: $\text{adj-}r^2=0.374$; $F=12.9$; $p=0.001$; Zygoptera: $\text{adj-}r^2=0.324$; $F=9.417$; $p=0.001$). Quando avaliamos porção de variância não explicadas por essas métricas, os resíduos correspondem a aproximadamente 70% para Odonata geral, 63% para Anisoptera e 68% para Zygoptera.

Seleção de filtros ambientais e espaciais

Ao avaliarmos a comunidade de Odonata e Zygoptera utilizando a composição sem inércia filogenética e funcional não foi detectado efeito ambiental, uma vez que nenhuma variável foi selecionada. No tanto para Anisoptera houve efeito ambiental, sendo selecionado a variável ambiental média de dossel do canal (XCDENMID). Considerando os filtros espaciais, foram selecionados filtros utilizando a distância dendrítica para Odonata geral e para as duas subordens. Para Odonata foram selecionados seis filtros espaciais, Anisoptera 14 e Zygoptera 1 filtro (Material suplementar 2).

Efeito do ambiente e/ou espaço sobre a composição pura

Para a comunidade geral de Odonata observamos que a composição sem inércia filogenética e funcional é influenciada pela distância dendrítica (RDA: $\text{adj-}r^2=0.055$; $F=3.197$; $p=0.001$). No entanto a explicação dos dois primeiros eixos foi de aproximadamente 3% da variação da comunidade (Eixo 1: 1.6% e Eixo 2: 1.4%). Considerando as subordens separadamente, para Anisoptera apesar de ter sido selecionado uma variável ambiental não encontramos efeito do ambiente sobre a composição sem inércia filogenética e funcional (RDAP: $F=0.979$, $p=0.434$). Entretanto, a distância dendrítica teve influência sobre esta métrica (RDAP: $\text{adj-}r^2=0.139$, $F=3.54$, $p=0.001$) (Fig. 4). Para Zygoptera, evidenciamos que a composição sem inércia filogenética e funcional é influenciada pela distância dendrítica (RDAP: 0.020; $F=5.022$, $p=0.006$). Os dois primeiros eixos explicaram aproximadamente 8% da variação da comunidade (Eixo 1: 2.5% e Eixo 2: 5.8%).

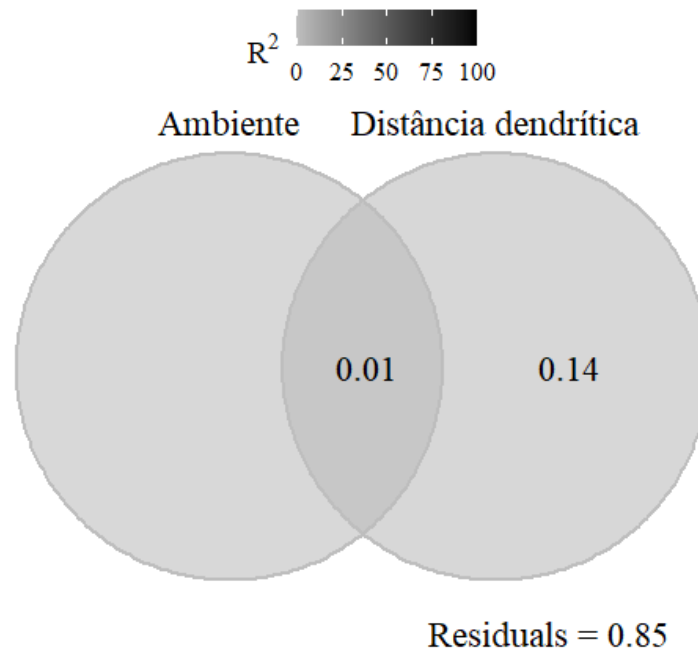


Figura 4. Análise de redundância parcial (RDAP) verificando o efeito do ambiente e espaço (distância dendrítica) sobre a composição de Anisoptera, restringindo o efeito funcional e filogenético de larvas de Odonata da Amazônia. Valores <0 não estão apresentados.

Discussão

As métricas funcionais e filogenéticas contribuem na determinação da composição de larvas de Odonata na Amazônia Brasileira. Ao isolar a influência destas métricas e avaliarmos a relação do ambiente com a composição sem inércia filogenética e funcional, nenhuma métrica ambiental foi selecionada. Mesmo quando selecionada, não houve efeito significativo do ambiente sobre essa composição. No entanto, a análise espacial, representada pela distância dendrítica, demonstrou um efeito sobre a composição sem inércia filogenética e funcional, ressaltando o papel das redes dendríticas sobre a comunidade. Estes resultados demonstram que as características ambientais atuam na restrição das espécies através da modulação dos traços funcionais e sobre a história evolutiva das espécies. Por isso, ao retirar o efeito ou realizando a restrição dessas métricas, o ambiente não teve efeito sobre a composição. Entretanto, o efeito da distância dendrítica indica um efeito sobre a estocasticidade ou a competição das espécies.

A distribuição das espécies ao longo do tempo evolutivo é determinada por vários fatores e restrições ambientais, as quais moldaram sua morfologia, função e comportamento. Um desses fatores que moldam os processos evolutivos das espécies são os processos ecológicos (Wiens et al. 2010). As espécies podem manter ou perder traços ecológicos dos seus ancestrais, e o nicho ecológico ocupado pelas espécies pode ser explicado parcialmente pelo parentesco entre as espécies (Harvey & Pagel 1991; Wiens & Graham 2005). Por isso, as espécies hoje exibem morfologia que está adequada as condições do habitat e teriam uma grande relação com o ambiente, cujas relações são resguardadas pela inércia filogenética das espécies (Mouquet et al. 2012, Blomberg & Garland 2002), que pode ser maior ou menor dependendo da espécie e do grupo avaliado. Portanto, ao usar a morfologia, função ou história evolutiva é possível recuperar as relações que as espécies possuem com as condições ambientais, como evidenciado nos resultados do nosso estudo (Harvey & Pagel 1991; Wiens & Graham 2005).

Para Anisoptera, foi selecionado apenas a variável média de dossel, no entanto essa métrica sozinha não foi capaz de afetar a composição quando analisada junto às variáveis espaciais. Este resultado pode ser explicado principalmente porque várias características funcionais de Odonata tem relação direta com a estrutura ambiental, como a presença de vegetação. Por exemplo, a maioria das libélulas pertencentes a família Libellulidae, que é a família mais representativa dentro dos Anisoptera, apresentando hábito reptante, para se estabelecerem precisam de banco de folhas dentro dos igarapés, a necessidade desse micro-habitat explicaria a relação encontrada sobre as características funcionais dos grupos (Carvalho & Nessimian 1998). Além disso, a presença de vegetação arbustiva já demonstrou ser um fator importante para aumentar a diversidade filogenética de adultos de Odonata (Carvalho et al. 2021). Portanto, ao retirarmos o efeito dessas métricas o ambiente não tem mais efeito sobre essa composição sem inércia filogenética e funcional.

Os Anisoptera também possuem uma boa capacidade de dispersão, possibilitando, portanto, conseguir ter uma maior porosidade na matriz e chegar até os locais com melhores condições ambientais, que propiciem seu estabelecimento e desenvolvimento. Essa maior tolerância ambiental pode estar relacionando ao modelo do grão ambiental, no qual organismos que percebem o meio mais específico possuem estratégia do grão fino, entretanto os organismos que percebem o ambiente mais homogêneo são considerados como estrategistas de grão grosso, que em nosso estudo se aplicaria para a

maioria das espécies de Anisoptera (MacArthur e Levins 1964). Ademais, apesar dessa boa capacidade de dispersão a distância dendrítica, ou seja, associada a rede de drenagem, demonstrou influência sobre estes resíduos não explicados e atribuímos isso aos comportamentos desses organismos, principalmente os relacionados a seleção sexual, como territorialidade e escolha de sítios de oviposição, no qual as fêmeas depositam seus ovos sobre a superfície d'água, destacando a importância da rede dendrítica (Resende et al. 2021).

Para os Zygoptera não encontramos nenhuma relação do ambiente com os resíduos não explicados, demonstrando que as métricas ambientais atuam sobre as características funcionais e filogenéticas para determinar o estabelecimento dos gêneros que foram restringidas no nosso estudo. Entretanto a distância dendrítica teve influência sobre estes resíduos, demonstrando que outros fatores podem estar incluídos nesse resíduo não explicado, como dispersão, competição e até mesmo padrões comportamentais, podem ser dirigidos pelas condições da rede de drenagem em que esses organismos estão. Os Zygoptera possuem uma capacidade de dispersão limitada não conseguindo se dispersar em grandes distâncias (Ferreira et al. 2023), ficando mais associados as margens dos igarapés, por isso são associadas as redes dendríticas (Keller et al. 2012). Alguns estudos que avaliaram a capacidade de dispersão das espécies, estimaram a poucos metros na maioria das vezes menor que quilômetros (Conrad et al. 1999). Além disso, existe a exigência ecofisiológicas e a capacidade termorregulatória dos adultos, considerados ectotérmicos, geralmente em locais com mais sombreamento, ou seja, presença de dossel, associados a mata ciliar dos igarapés (Corbet & May 2008, De Marco et al. 2015). Além disso, as fêmeas têm o comportamento de ovipositar em vegetações marginais associadas aos corpos d'água, justificando a importância da rede de drenagem sobre estes organismos (Guillermo-Ferreira et al. 2011).

Nosso estudo demonstra que considerar as restrições e inércias funcionais e filogenéticas são importantes para entender o padrão de distribuição das larvas de Odonata na Amazônia. Porém ao contrário da nossa hipótese, ao incluir as restrições a porcentagem de explicação/resíduos não mudaram muito dos outros estudos, e, portanto, mesmo sendo importantes para a comunidade não são essas métricas funcionais e filogenéticas que estão gerando ruídos nas análises. Diante disso, evidenciamos a importância do ambiente sobre as características funcionais e filogenia dos gêneros de Odonata da Amazônia, que mesmo inserindo essas variáveis os resíduos ainda continuam

alto e que novas buscas precisam ser estimuladas. Também recomendamos que uma alternativa para realizar previsão do nicho das espécies na ausência de informações de ecologia básica, seria utilizar características morfológicas, possibilitando um aumento do conhecimento básico da biologia básica das espécies que é o principal gargalo para o avanço das pesquisas com Odonata.

Agradecimentos

Agradecemos a Cikel Ltd., 33 Forest, Instituto Floresta Tropical (IFT), ao Consórcio BRC (Consórcio Brasileiro de Pesquisa), Hydro Company pelo apoio financeiro e logístico. Agradecemos também a Hydro pelo financiamento do projeto: “Aquatic biota monitoring of streams in mining areas of Paragominas, Pará, Brazil”. Agradecemos a Agropalma pelo financiamento do projeto: “Efeito do Plantio de Palmeira de dendê em larga escala sobre a biodiversidade na Amazônia oriental”. Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento dos projetos: “Influência dos diferentes tipos de uso do solo sobre a biodiversidade na Amazônia Oriental” (projeto número 449315/2014-2), “Tempo de resiliência das comunidades aquáticas após o corte seletivo de madeira na Amazônia Oriental” (projeto número 481015/2011-6), “Diminuindo as lacunas Lineanas e Wallaceanas da biota aquática na Amazônia” (projeto número 428961/2018-5), “Efeito da heterogeneidade de habitats sobre os padrões de diversidade de macroinvertebrados aquáticos em igarapés da Amazônia oriental, “PPBIO Oriental” e “Variação espaço-temporal em comunidades aquáticas de igarapés afogados do sítio PPBio Caxiuanã, Amazônia Oriental”. A CAPES e/ou PROCAD pelo financiamento dos projetos: “Adaptação Climática e Conservação da Biodiversidade Brasileira Baseada em Modelos Climáticos Regionais” (projeto número 88881.145918/2017-01) e “Efeito do uso e cobertura do solo sobre a biodiversidade e funções ecossistêmicas na Amazônia Sul-Occidental” (projeto número 88887.200518/2018-00). Agradecemos também a Fundação Amazônia de Amparo a Estudos e Pesquisas (FAPESPA) pelo financiamento do projeto

“Determinantes da distribuição da diversidade na Amazônia Paraense” e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo financiamento do projeto: “Padrões de diversidade e de distribuição da biodiversidade aquática no Estado do Pará”. Por fim, agradecemos também a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo de doutorado (processos números 88887.493682/2020-00 e 88887.469089/2019).

Referências

- Albuquerque M.F., Souza E.B., Oliveira M.C.F. & Souza-Júnior J.A. (2012) Precipitação nas mesorregiões do Estado do Pará: climatologia, variabilidade e tendências nas últimas décadas (1978–2008). *Rev. Bras. Clim.*, **6**, 151–168.
- Bastos R.C.; Brasil L.S., Oliveira-Junior J.M.B., Carvalho F.G., Lennox G.D., Barlow J. & Juen L. Morphological and phylogenetic factors structure the distribution of damselfly and dragonfly species (Odonata) along an environmental gradient in Amazonian streams. *Ecological Indicator*, **122**, 107257.
- Benami E., Curran L.M., Cochrane M., Venturieri A., Franco R., Kneipp J. & Swartos A. (2018) Oil palm land conversion in Pará, Brazil, from 2006–2014: evaluating the 2010 Brazilian sustainable palm oil production program. *Lett.*, **13**, 034037.
- Blomberg, S.P., & Garland Jr, T. (2002) Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of evolutionary biology*, **15**, 899-910.
- Brasil L.S., Vieira T.B., Bastos R.C., Montag L.F.A. & Juen, L. (2020) The importance of common and the irrelevance of rare species for partition the variation of community matrix: implications for sampling and conservation. *Scientific Reports*, **10**, 1-110.
- Braga P.I.S. (1979) Subdivisão fitogeográfica, tipos de vegetação, conservação e inventário florístico da floresta amazônica. *Acta Amazonica*, **9**, 53-80.
- Brito, J.S., Silva, E.C., Ferreira, V.R.S. Bastos, R.C., Cruz, G.M., Monteles, J.S., Lima, A., Raseira, M., Brejão, G.L., Oliveira-Júnior, J.M.B., Silva, K.D., Michelin, T.S., Casatti, L. & Juen, L. (2023) The importance of national parks in maintaining the habitat integrity and diversity of Odonata species in Amazonian streams. *Journal of Insect Conservation*, 1-16.
- Büsse, S., Hörnschemeyer, T. & Gorb, S.N. (2017) The head morphology of *Pyrrhosoma nymphula* larvae (Odonata: Zygoptera) focusing on functional aspects of the mouthparts. *Frontiers in zoology*, **14**, 1-13.
- Butler, R.A. & Laurance, W.F. (2009) Is oil palm the next emerging threat to the Amazon?. *Tropical Conservation Science*, **2**, 1-10.

Cantanhêde L.G., Teresa F.B., Hoeinghaus D.J., Winemiller K.O., Montag L.F.A. (2022) Dark diversity in Amazonian stream fish communities: What factors determine species absence along environmental gradients? *Freshwater Biology*, **68**, 1-11.

Carvalho A.L. & Nessimian J.L. (1998) Odonata do Estado do Rio de Janeiro, Brasil: Hábitats e hábitos das larvas, p. 3-28. In: Nessimian J.L. & Carvalho A.L. (eds). *Ecologia de Insetos Aquáticos. Series Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, v.5, 309p

Carvalho F.G., Duarte L., Nakamura G., Seger G.D.S. & Juen L. (2021) Changes of Phylogenetic and Taxonomic Diversity of Odonata (Insecta) in Response to Land Use in Amazonia. *Forests*, **12**, 1061.

Cezário R.R., Firme P.P., Pestana G.C., Vilela D.S., Juen L., Cordero Rivera A., Rhainer G. (2020) Sampling methods for dragonflies and damselflies J.C. Santos, G.W. Fernandes (Eds.). *Measuring Arthropod Biodiversity*, Springer pp. 223-240, 10.1007/978-3-030-53226-0_9

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

Corbet, P.S. & May, M.L. (2008) Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology*, **11**, 155-171.

Conrad, K.F., Wilson, K.H., Harvey, I.V., Thomas, C.J. & Sherratt, T.N. (1999) Dispersal characteristics of seven Odonate species in an agricultural landscape. *Ecography*, **22**, 524-531.

De Marco P., Batista J.D. & Cabette H.S.R. (2015) Community assembly of adult odonates in tropical streams: an ecophysiological hypothesis. *PLoS One*, **10**, 1-17.

Delgado C. (2002) Spatial and Temporal Distribution Patterns of Odonata Larvae in the Streams of a Terra Firma Forest of the Central Amazon, Brazil. *Journal of Freshwater Ecology*, **17**, 555-561.

Diniz-Filho J.A.F., Sant'Ana C.E.R., Bini L.M. (1998). An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution*, **52**, 1247-1262.

Dray, S. & Dufour, A.B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1–20.

Dray, L., Schärer, A.W., Grobler, C., Falter, C., Allroggen, F., Stettler, M.E. & Barrett, S.R. (2022) Cost and emissions pathways towards net-zero climate impacts in aviation. *Nature Climate Change*, **12**, 956–962.

Emerson B.C. & Gillespie R.G. (2008) Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 619-630.

Ferreira V.R.S., Resende B.O., Bastos R.C., Brito J.S, Carvalho F.G., Calvão L. B., Oliveira Junior J.M.B., Neiss U.G., Guilherme R. & Juen, L. (2023) Amazonian Odonata Trait Bank. *Ecology and Evolution*, **13**, e10149

Ferreira V.R.S. (2024) Uso da terra na Amazônia e suas implicações para a biodiversidade de Odonata. Tese de doutorado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia – UFPA.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630-2637.

Guillermo-Ferreira R. & Del-Claro K. Oviposition site selection in *Oxyagrion microstigma* Selys, 1876 (Odonata: Coenagrionidae) is related to aquatic vegetation structure. *International Journal Odonatologica*, *14*, 275–279.

Guillermo-Ferreira R. & Bispo P.C. (2012) Male and female interactions during courtship of the Neotropical damselfly *Mnesarete pudica* (Odonata: Calopterygidae). *Acta Ethologica*. **15**, 173–178.

Harvey P.H. & Pagel M. (1991) The comparative method in evolutionary biology. *Oxford University Press*, Oxford, U.K, 248p

Hoiss B., Krauss J., Potts S.G., Roberts S. & Steffan-Dewenter I. (2012) Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. *Royal Society*, **279**, 4447–4456.

ICMBio (2021) Plano de Manejo – Parque Nacional da Amazônia. Available at <https://www.gov.br/icmbio>

INMET (2018) Instituto nacional de meteorologia, Brasil. <http://www.inmet.gov.br/portal/> Accessed. 13 April 2021

Juen, L. & De Marco P. Jr. (2011) Odonate biodiversity in terra-firme forest streams in Central Amazonia: On the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity*, **4**, 265-274.

Maximiano M.F.A., d'Horta F.M., Tuomisto H., Zuquim G., Van Doninck J. & Ribas C.C. (2020) The relative role of rivers, environmental heterogeneity and species traits in driving compositional changes in southeastern Amazonian bird assemblages. *Biotropica*: **52**, 946-962.

MacArthur, R. & Levins, R. (1964) Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **51**, 1207-1210.

Mouquet N., Devictor V., Meynard C.N. & et al. (2012) Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews*, **87**, 769-785.

- Neiss U.G. & Hamada N. (2014) Ordem Odonata. In: Hamada N., Nessimian J.G., Querino R.B. (eds) Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia. Instituto de Pesquisa da Amazônia - INPA, Manaus, pp 217-284
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P.R., O'hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2016) Vegan: Community Ecology Package. *R Package 1274 Version 2. 4-0*. Available in: <https://Cran.R-project.org/Package=Vegan>. Accessed On: 20/06/2022.
- Keller D., Van Strien M.J. & Holderegger R. (2012) Dolandscape barriers affect functional connectivity of populations of an endangered damselfly? *Freshwater Biology*, **57**,1373–84.
- Mendes T.P., Oliveira Júnior J.M.B., Cabette H.S.R., Batista J.D. & Juen L. (2017) Congruence and the Biomonitoring of Aquatic Ecosystems: Are Odonate Larvae or Adults the Most Effective for the Evaluation of Impacts. *Neotrop Entomol*, **46**, 631-641.
- Mendes, T.P., Luiza-Andrade, A., Cabette, H.S.R. & Juen, L. (2018) How does environmental variation affect the distribution of dragonfly larvae (Odonata) in the Amazon-Cerrado transition zone in Central Brazil? *Neotropical entomology*, **47**, 37-45.
- Mendes, T.P., Amado, L.L., Ribeiro, R.A.B. & Juen, L. (2020) Morphological diversity of Odonata larvae (Insecta) and abiotic variables in oil palm plantation areas in the Eastern Amazon. *Hydrobiologia*, **847**, 161-175.
- Mendes, T.P., Montag, L.F.A., Alvarado, S.T. & Juen, L. (2021) Assessing habitat quality on alpha and beta diversity of Odonata larvae (Insect) in logging areas in Amazon Forest. *Hydrobiologia*, **848**, 1147-1161.
- Nessimian J.L., Venticinque E.M.; Zuanon J., De Marco Jr P., Gordo M., Fidelis L., Batista J.D. & Juen L. (2008) Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia*, **614**, 117–131.
- Oliveira L.L, Fontinhas R.L., Lima A.M.M., Lima R.J.S. (2002) Mapas dos parâmetros climatológicos do Estado do Pará: umidade, temperatura e insolação, médias anuais. Anais do XIII Congresso Brasileiro de Meteorologia. Sociedade Brasileira de Meteorologia, Fortaleza. <http://www.cbmet.com/cbmfiles/22-762cad766c70-d3a4452c4afd29decb7b.doc>.
- Oliveira-Junior J.M.B., Shimano Y., Gardner T.A., Hughes R.T.M., De Marco P. & Juen, L. (2015) Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Amazon Austral Ecology*, **40**, 733-744.
- Oliveira-Junior J.M.B., De Marco Jr P., Dias-Silva K., Leitão R.P., Leal C.G., Santos Pompeu P.S., Gardner T.A., Hughes R.M. & Juen L. (2017) Effects of human disturbance and riparian conditions on Odonata (Insecta) assemblages in eastern Amazon basin streams. *Limnologia*, **66**, 31-39.

Oliveira-Junior, J.M.B. & Juen, L. (2019) The Zygoptera/Anisoptera ratio (Insecta: Odonata): a new tool for habitat alterations assessment in Amazonian streams. *Neotropical entomology*, **48**, 552-560.

Oliveira-Junior JMB, Teodósio MA & Juen, L. (2021) Patterns of co-occurrence and body size in dragonflies and damselflies (Insecta: Odonata) in preserved and altered Amazonian streams. *Austral Entomology*, **60**, 436–450.

Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289-290.

Peel M.C., Finlayson B.L. & McMahon T.A. (2007) Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrol Earth Syst Sci Updat*, **11**:1633–1644.

Pereira D.F.G., Oliveira-Junior J.M.B. & Juen, L. (2019) Environmental changes promote larger species of Odonata (Insecta) in Amazonian streams. *Ecological Indicator*, **98**, 179–192.

Pereira-Moura L., Sena W.S., Neiss U.G. & Couceiro S.R.M. (2021) Environmental integrity as a modeler of the composition of the Odonata community. *Environ. Monit. Assess.*, **193**, 1-12.

Peck D.V., Herlihy A.T., Hill B.H., Hughes R.M., Kaufmann P.R., Klemm D.J., Lazorchak J.M., McCormick F.H., Peterson S.A., Ringold P.L., Magee T. & Cappaert M.R. (2006) Environmental Monitoring and Assessment Program-Surface Waters Western Pilot Study: Field Operations Manual for Wadeable Streams. *U.S. Environmental Protection Agency, Office of Research and Development*.

Pessacq P., Muzón J. & Neiss, UG. (2018) Order Odonata. In Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (pp. 355-366). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804223-6.00014-7>

Resende B.O., Ferreira V.R.S., Brasil L.S., & et al. (2021). Impact of environmental changes on the behavioral diversity of the Odonata (Insecta) in the Amazon. *Scientific Report*, **11**, 9742. doi: 10.1038/s41598-021-88999-7

Resende, B.O., Ferreira, V.R.S., Cunha, E.J.R., Melo, G.S., Hughes, R.M., Mendes, T.P., Oliveira-Júnior, J.M.B. & Juen, L. (2024) Relative contribution of environmental and spatial factors in structuring Amazonian Odonata larval assemblages. (no prelo) *Freshwater Biology*.

Strahler A H. (1980) The use of prior probabilities in maximum likelihood classification of remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment*, **10**, 135 – 163.

Ricotta C. (2005) Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica*, **53**, 29-38.

Silva LF, Castro DM, Juen L, Callisto M, Hughes RM & Hermes MG. (2021) A matter of suborder: are Zygoptera and Anisoptera larvae influenced by riparian vegetation in Neotropical Savanna streams? *Hydrobiologia* 848, **19**, 4433-4443.

Tennessee K. (2017) A Method for Determining Stadium Number of Late-Stage Dragonfly Nymphs (Odonata: Anisoptera). *The American Entomological Society*, **26**, 299-306.

Teston J.A. (2021) Atividade De Voo De Mariposas Arctiini (Lepidoptera, Erebidae, Arctiinae) no Parque Nacional Da Amazônia. *Revista Biodiversidade*, **20**, 149–167.

Tyers, M. (2017) riverdist: River network distance computation and applications. *R package Version 0.15.0*. <https://cran.r-project.org/web/packages/riverdist/index.html>. Acessado em 16 de julho de 2022.

Valente-Neto F., Roque F.O., Rodrigues M.E., Juen L. & Swan C.M. (2016) Toward a practical use of Neotropical odonates as bioindicators: Testing congruence across taxonomic resolution and life stages. *Ecological Indicator*, **61**, 952-959.

Wiens J.J. & Graham C.H. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology and conservation biology. *Annual Reviews Ecology, Evolutions and Systematics*, **36**, 519-539.

Wollenberg, A.L. (1977) Redundancy analysis an alternative for canonical correlation analysis. *Psychometrika*, **42**, 207-219.

Material suplementar

Material suplementar 1. Medidas morfométricas de 51 gêneros de larvas de Odonata (Anisoptera e Zygoptera) registrados na Amazônia Brasileira. CC= Comprimento do corpo; LC= largura da cabeça; CTAL= Comprimento da teca alar; LTAL= Largura da teca alar; CCA= Comprimento da cabeça; LCA= Largura da cabeça; CO= Comprimento do olho, LO= Largura do olho; CPR= Comprimento do pré-mento; LPR= Largura do pré-mento; AA= Altura do corpo; CFA= Comprimento do fêmur anterior; CTIA = Comprimento da tíbia anterior; CTAA= Comprimento do tarso anterior; CFM= Comprimento do fêmur mediando; CTIM= Comprimento da tíbia mediana; CTAM= Comprimento do tarso mediano; CFP= Comprimento do fêmur posterior; CTIP= Comprimento da tíbia posterior; CTAP= Comprimento da tíbia posterior.

<i>Gêneros</i>	CC	LC	CTAL	LTAL	CCA	LCA	CO	LO	CPR	LPR	AA	CFA	CTIA	CTAA	CFM	CTIM	CTAM	CFP	CTIP	CTAP
<i>Anisoptera</i>																				
<i>Aeschnosoma</i>	11.260	5.258	4.359	1.304	2.253	4.298	1.212	0.868	3.373	2.379	2.376	2.834	3.412	1.588	4.012	4.428	1.872	5.107	5.532	5.107
<i>Aphylla</i>	20.045	4.761	5.098	1.247	2.796	3.732	1.370	1.113	3.558	2.035	4.841	2.017	1.613	0.881	1.872	2.094	0.843	3.110	1.904	3.110
<i>Archaeogomphus</i>	8.227	3.380	2.451	0.684	1.348	2.468	0.728	0.656	1.376	1.045	1.208	1.304	1.363	0.715	1.838	1.427	0.862	2.572	1.827	2.572
<i>Argyrothemis</i>	7.203	2.828	2.944	0.632	1.285	2.423	0.535	0.430	2.062	1.398	1.756	1.595	1.870	0.566	1.802	2.196	0.848	2.450	3.096	2.450
<i>Brechmorhoga</i>	10.943	4.001	3.494	0.917	1.891	3.897	1.230	0.884	2.403	1.842	1.713	1.658	1.689	0.762	2.017	1.977	1.047	2.557	3.212	2.557
<i>Castoraeschna</i>	19.129	4.251	5.431	1.388	2.768	5.387	1.462	1.026	3.436	2.171	2.137	2.618	2.453	1.239	3.005	3.122	1.187	3.257	3.115	3.257
<i>Coryphaeschna</i>	19.535	3.881	3.148	0.889	3.133	3.676	2.435	0.848	7.952	2.592	3.049	2.414	2.601	0.780	3.102	2.559	1.186	3.768	2.767	3.768
<i>Dasythemis</i>	9.743	3.012	3.369	0.758	1.825	2.933	0.491	0.527	2.155	1.810	1.372	1.745	2.159	0.867	2.210	2.451	1.531	2.856	3.303	2.856
<i>Diastatops</i>	6.705	3.626	3.010	0.862	1.485	3.153	0.862	0.625	2.497	1.331	2.133	1.668	2.156	0.919	2.290	3.291	1.161	3.502	4.644	3.502
<i>Dythemis</i>	5.401	2.550	0.891	0.261	1.455	2.089	0.622	0.451	2.383	1.779	1.262	1.241	1.260	0.681	1.869	1.808	0.828	2.270	2.328	2.270
<i>Ebegomphus</i>	8.950	4.019	3.040	0.884	1.454	2.626	0.716	0.439	1.555	1.391	1.225	1.727	1.921	0.652	2.253	2.092	0.741	3.478	2.614	3.478
<i>Elasmothemis</i>	12.410	5.900	4.999	1.153	2.155	4.894	1.116	1.095	2.825	2.756	3.158	2.447	3.257	1.293	3.007	3.977	1.467	4.301	5.655	4.301
<i>Elga</i>	8.001	3.301	2.621	0.659	1.385	2.623	0.679	0.533	2.388	1.233	1.563	1.672	1.915	0.971	1.900	2.030	0.898	2.113	2.214	2.113
<i>Epigomphus</i>	13.528	4.640	4.033	1.254	2.360	3.671	1.039	0.969	2.242	2.185	1.858	1.103	2.471	0.654	1.323	2.443	0.862	2.836	2.869	2.836
<i>Erythemis</i>	5.877	2.344	1.949	0.701	1.505	2.408	0.661	0.661	1.808	1.280	1.424	1.266	1.248	0.633	1.351	1.130	0.647	1.803	2.235	1.803

<i>Erythrodiplax</i>	7.605	3.151	2.901	0.613	1.603	2.920	0.706	0.622	1.970	1.656	1.618	1.379	1.222	0.669	1.496	1.392	0.889	2.086	2.612	2.086
<i>Fylgia</i>	6.476	2.959	2.480	0.684	1.225	2.535	0.563	0.586	1.665	1.186	1.507	1.541	1.782	0.788	1.880	2.071	0.782	2.125	2.578	2.125
<i>Gynothemis</i>	7.212	2.700	2.807	0.759	1.407	2.895	0.999	0.880	2.080	1.262	1.408	1.174	1.224	0.675	1.422	1.755	0.826	2.099	2.543	2.099
<i>Lauiromacromia</i>	12.546	6.353	3.992	1.034	2.260	4.259	0.663	0.545	2.996	2.392	3.286	2.541	3.517	1.186	3.558	3.640	1.548	4.641	4.976	4.641
<i>Macrothemis</i>	7.455	3.342	2.013	0.562	1.469	2.825	0.909	0.615	2.310	1.661	1.259	1.377	1.515	0.695	1.916	1.920	0.937	2.265	2.541	2.265
<i>Miathyria</i>	9.319	3.442	3.454	0.677	1.918	3.523	0.986	0.615	2.750	2.215	1.931	1.910	1.465	0.944	2.053	2.044	0.983	2.866	3.624	2.866
<i>Micrathyria</i>	7.301	3.255	2.775	0.714	1.526	3.045	0.764	0.604	2.196	1.435	1.671	1.885	2.191	1.038	2.264	2.586	1.143	2.617	3.553	2.617
<i>Oligoclada</i>	6.886	3.330	2.620	0.709	1.306	2.488	0.612	0.499	1.825	1.284	1.658	1.621	2.161	1.004	2.658	3.298	1.187	3.182	3.959	3.182
<i>Orthemis</i>	10.851	4.136	3.793	1.024	1.919	3.361	0.534	0.562	2.712	1.939	1.696	2.060	2.785	1.276	2.205	2.762	1.261	2.581	3.784	2.581
<i>Paracordulia</i>	10.793	5.150	4.106	1.388	2.028	3.995	0.577	0.474	2.763	2.249	2.612	2.894	3.418	1.390	3.990	4.124	1.520	5.254	5.427	5.254
<i>Perithemis</i>	6.301	2.909	1.699	0.588	1.080	2.070	0.597	0.431	1.608	1.299	1.324	1.232	1.377	0.747	1.832	1.659	0.829	2.185	2.272	2.185
<i>Peruviogomphus</i>	9.848	3.135	3.253	1.009	1.918	2.663	0.821	1.122	1.887	1.141	1.916	1.264	1.776	0.571	1.196	1.775	0.653	2.206	2.234	2.206
<i>Phyllocycla</i>	19.153	3.014	3.674	0.711	2.229	2.862	1.023	0.870	2.214	1.322	1.508	1.728	2.060	0.974	1.573	2.383	0.890	2.273	2.261	2.273
<i>Phyllogomphoides</i>	16.848	4.465	4.308	1.054	2.223	3.402	0.888	0.727	2.470	1.803	1.923	1.591	1.930	1.000	1.530	1.963	1.039	2.595	2.539	2.595
<i>Planiplax</i>	3.501	1.543	NA	NA	0.614	1.080	0.268	0.241	0.628	0.832	0.821	0.733	0.700	0.464	0.942	0.989	0.536	1.247	1.419	1.247
<i>Progomphus</i>	12.283	3.259	3.307	0.591	1.870	2.642	0.881	0.762	1.663	1.155	1.729	1.385	1.642	1.295	1.236	2.000	0.918	1.595	1.601	1.595
<i>Staurophlebia</i>	12.218	2.657	NA	NA	1.912	2.915	1.007	0.693	2.858	1.720	1.248	1.579	1.704	0.829	1.852	1.767	0.717	2.055	1.601	2.055
<i>Zenithoptera</i>	5.508	3.002	3.103	0.945	1.618	2.589	0.624	0.488	1.788	1.069	1.765	1.459	1.308	0.883	2.182	1.853	0.901	2.632	2.616	2.632
<i>Zonophora</i>	20.696	5.800	4.863	1.296	3.084	4.356	1.072	0.936	3.623	2.810	3.146	2.309	2.850	1.330	1.938	2.986	1.315	4.424	3.412	4.424
<i>Acanthagrion</i>	6.478	1.062	2.730	0.490	0.933	2.137	0.432	0.263	1.171	0.730	0.910	1.092	1.133	NA	1.418	1.652	0.611	1.924	1.790	1.924
Zygoptera																				
<i>Argia</i>	6.705	1.326	2.571	0.595	1.138	2.229	0.791	0.682	1.512	1.038	0.887	1.206	1.298	0.580	1.548	1.353	0.660	1.966	1.674	1.966
<i>Calopterygidae</i>	10.355	1.320	3.758	0.772	1.200	2.243	0.707	0.585	2.385	0.699	1.100	2.218	2.796	0.675	2.974	3.312	0.745	3.041	3.408	3.041
<i>Chalcopteryx</i>	5.500	1.264	2.360	0.742	1.229	2.253	0.777	0.654	1.619	0.990	1.116	1.053	1.390	0.461	1.522	1.521	0.604	1.855	1.919	1.855
<i>Dictérias</i>	17.660	1.789	5.372	1.523	1.741	2.797	0.579	0.560	3.198	1.050	2.118	5.994	7.127	1.475	6.891	9.633	1.552	6.695	11.712	6.695
<i>Enallagma</i>	6.939	0.962	2.209	0.679	1.205	1.977	0.616	0.672	1.268	0.522	0.776	1.101	1.393	0.556	1.833	1.879	0.719	2.001	1.943	2.001
<i>Epipleoneura</i>	4.781	0.767	1.937	0.440	0.921	1.592	0.472	0.434	1.170	0.640	0.591	0.895	1.066	0.517	1.165	1.169	0.465	1.257	1.391	1.257

<i>Heliocharis</i>	9.832	1.716	3.787	0.809	1.566	2.549	0.658	0.525	2.598	1.030	1.226	5.578	8.584	1.062	5.598	7.647	1.031	4.549	7.042	4.549
<i>Heteragrion</i>	6.798	1.572	2.723	0.534	1.130	1.977	0.547	0.509	1.840	1.045	0.943	1.376	1.247	0.638	1.779	1.540	0.766	2.246	1.932	2.246
<i>Idioneura</i>	6.088	0.830	2.264	0.448	0.846	1.828	0.454	0.352	1.158	0.812	0.454	1.016	1.430	0.526	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Neoneura</i>	6.536	1.128	2.705	0.539	0.988	2.044	0.710	0.588	1.504	1.175	0.888	1.222	1.068	0.630	1.450	1.289	0.575	1.893	1.719	1.893
<i>Oxyagrion</i>	7.762	0.863	2.275	0.593	0.890	1.821	0.644	0.460	1.190	0.766	0.803	0.988	0.599	0.449	1.159	0.838	0.362	1.605	1.314	1.605
<i>Oxystigma</i>	7.305	1.425	2.672	0.697	1.248	2.017	0.821	0.625	1.821	1.082	1.010	1.217	1.538	0.599	1.704	1.577	0.784	2.448	2.282	2.448
<i>Perilestes</i>	11.144	1.163	2.775	0.574	1.225	2.080	0.915	0.634	1.964	0.609	1.171	1.353	1.112	0.731	1.977	1.743	0.751	2.330	1.914	2.330
<i>Polythore</i>	3.860	1.078	1.068	0.292	0.926	1.651	0.511	0.358	1.187	0.860	0.797	0.825	1.086	0.430	0.934	1.005	0.416	1.494	1.661	1.494
<i>Protoneura</i>	5.734	0.830	2.443	0.382	1.010	1.902	0.553	0.432	1.236	0.874	0.537	1.045	1.197	0.432	1.334	1.314	0.529	1.548	1.610	1.548
<i>Telebasis</i>	5.494	0.893	2.449	0.429	0.914	1.835	0.600	0.445	1.323	0.820	0.513	1.058	1.354	0.474	1.395	1.189	0.517	NA	NA	NA

Material suplementar 2. Métricas ambientais e filtros espaciais (distância dendrítica) selecionado através do método de forward selection.

Variable	R2	R2Cum	AdjR2Cum	F	pvalue
<i>Odonata</i>					
PCNM51	0.01455	0.01455	0.010113381	3.27833	0.003
PCNM86	0.01429	0.02884	0.020054698	3.25214	0.007
PCNM12	0.01418	0.04302	0.029970183	3.25903	0.007
PCNM110	0.01398	0.057	0.039777896	3.24708	0.02
PCNM84	0.01318	0.07018	0.048853341	3.08961	0.02
PCNM65	0.01104	0.08122	0.055818412	2.60815	0.016
<i>Anisoptera</i>					
<i>Ambiental</i>					
XCDENMID	0.01095	0.01095	0.006412392	2.41338	0.002
<i>Distância dendrítica</i>					
PCNM51	0.02132	0.02132	0.016827532	4.7483	0.001
PCNM12	0.02125	0.04257	0.03374368	4.8165	0.003
PCNM110	0.02084	0.06341	0.050397861	4.80576	0.014
PCNM86	0.02017	0.08358	0.066526885	4.73216	0.007
PCNM84	0.0172	0.10078	0.079766	4.09314	0.015
PCNM99	0.01578	0.11655	0.091668646	3.80423	0.001
PCNM59	0.0117	0.12826	0.09947371	2.84612	0.004
PCNM65	0.01143	0.13968	0.107064045	2.80209	0.032
PCNM63	0.0114	0.15108	0.114698121	2.81948	0.04
PCNM43	0.01073	0.16181	0.121708843	2.67627	0.02
PCNM89	0.01053	0.17234	0.128569095	2.64533	0.038
PCNM109	0.00959	0.18193	0.134502659	2.42598	0.007
PCNM8	0.00947	0.19139	0.140363847	2.41137	0.001
PCNM1	0.00906	0.20045	0.145843993	2.32167	0.001
<i>Zygoptera</i>					
PCNM75	0.02549	0.02549	0.0204139	5.02199	0.005

5. CONCLUSÃO GERAL

Diante das evidências apresentadas nessa tese, concluímos que as características ambientais e espaciais são fatores importantes para a estruturação das comunidades de Odonata da Amazônia. Além disso, informações comportamentais, funcionais e filogenéticas também são importantes para que possamos entender melhor a distribuição das espécies. No capítulo um encontramos que as alterações ambientais ocasionadas pelo uso do solo afetam a diversidade comportamental de adultos de Odonata e que os comportamentos das espécies mais afetados são aqueles relacionados a vegetação marginal, como territorialidade e sítios de oviposição. Além disso, mostramos que ainda existe uma grande lacuna de informações sobre o comportamento das espécies de Odonata, principalmente pertencentes a família Gomphidae e Aeshnidae. Portanto, indicamos que estudos futuros ampliem a utilização de métricas que incorporem parâmetros comportamentais, e especificamente para Odonata, sugerimos que sejam realizados estudos de biologia comportamental principalmente para estas famílias, devido aos hábitos crepusculares e comportamento esquivo, limitando a coleta de dados, e visando diminuir essas lacunas de dados comportamentais e estado de conservação da maioria das espécies. No capítulo dois os fatores ambientais e a distância dendrítica foram importantes na contribuição da estruturação das comunidades de larvas de Odonata da Amazônia Brasileira. Entretanto, a distância euclidiana se mostrou o fator menos preditivo. Esses resultados destacam a importância das características ambientais e das redes fluviais para as larvas de Odonata na região estudada, possibilitando aumentar o entendimento dos mecanismos subjacentes à estruturação das comunidades biológicas na Amazônia, promovendo *insights* para a conservação e manejo dos ecossistemas aquáticos da região. No terceiro capítulo, encontramos que as métricas funcionais e filogenéticas influenciam na composição e que ao restringirmos os efeitos dessas métricas (inércia funcional e filogenética) não há relação do ambiente com a composição de larvas de Odonata. Porém, mesmo restringindo os efeitos da inércia funcional e funcional a distância dendrítica teve efeito sobre a composição. Diante disso, sugerimos que dados morfológicos podem ser utilizados para previsão de nicho das espécies, diminuindo a lacuna existente de conhecimento da biologia básica das espécies que é o principal gargalo para o avanço das pesquisas com Odonata. Os resultados e discussão apresentados nessa tese contribuem para entender melhor quais são os fatores que estão atuando sobre esses padrões de estruturação das comunidades de Odonata na Amazônia

brasileira. Bem como, reforçamos a importância do uso da ordem para avaliação das condições do ambiente, uma vez que estes organismos têm vários aspectos, como comportamental, filogenético e funcional intimamente relacionados as características ambientais. Sugerimos que futuros estudos ampliem as métricas de comportamento e que tentem gerar dados de biologia básica para as larvas, que apresenta uma enorme carência de informações. Recomendamos também utilizar a distância dendrítica ao invés da distância euclidiana, devido à baixa contribuição da distância sobre as larvas. Por fim, indicamos que seja considerado não apenas o ambiente, mas fatores ambientais e espaciais, pois o ambiente atua sobre alguns aspectos da diversidade de Odonata, como funcional, filogenético e comportamental, enquanto as redes de drenagens podem estar atuando sobre a estocasticidade, dispersão e interações biológicas.

6. REFERÊNCIAS

Alves-Martins F; Brasil LS; Juen L; De Marco P Jr; Stropp J; Hortal J. 2019. Metacommunity patterns of Amazonian Odonata: the role of environmental gradients and major rivers. *PeerJ*. 6:e6472. doi.org/10.7717/peerj.6472

Battin TJ. 1993. The odonate mating system, communication, and sexual selection: a review. *Bollettino di Zoologia* 60: 353–360. doi.org/10.1080/11250009309355839

Brasil LS.; Oliveira-Junior JMB; Calvão LB; Carvalho FG; Monteiro-Júnior CS; Dias-Silva K; Juen L. 2018. Spatial, biogeographic and environmental predictors of diversity in Amazonian Zygoptera. *Insect Conservation and Diversity* 11: 174:184. doi.org/10.1111/icad.12262

Brasil LS; Vilela DS. 2019. Peculiaridades regionais na percepção de brasileiros sobre libélulas: nomenclatura popular e conservação. *Heterina Boletín de la Sociedad de Odonatología Latinoamericana*, 1: 15-20

Cianciaruso MV; Silva IA; Batalha MA. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropical* 9: 093-103. doi.org/10.1590/S1676-06032009000300008

Corbet PS. 1999. Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. Comstock Publ. Assoc., 829p

Corbet PS; May ML. 2008. Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum. A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology* 11: 155-171. doi.org/10.1080/13887890.2008.9748320

Cordero-Rivera A. 2017. Behavioral Diversity (Ethodiversity): A Neglected Level in the Study of Biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5: 1-7. doi.org/10.3389/fevo.2017.00007

Curry CJ; Baird DJ. 2015. Habitat type and dispersal ability influence spatial structuring of larval Odonata and Trichoptera assemblages. *Freshwater Biology* 60: 2142-2155. doi.org/10.1111/fwb.12640

Eriksen CH. 1984. The Physiological Ecology of Larval *Lestes disjunctus* Selys (Zygoptera: Odonata). *Freshwater Invertebrate Biology* 3: 105-117. doi.org/10.2307/1467185

Grinnell J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34: 427-433. doi.org/10.2307/4072271

Harvey PH; Pagel M. 1991. The comparative method in evolutionary biology. *Oxford University Press*, 248p

Heino J. 2013. Does dispersal ability affect the relative importance of environmental control and spatial structuring of littoral macroinvertebrate communities? *Oecologia* 171: 971–980. Doi.org/10.1007/s00442-012-2451-4

Heino J; Peckarsky BL. 2014. Integrating behavioral, population and large-scale approaches

for understanding stream insect communities. *Current Opinion in Insect Science* 2: 7–13. doi: 10.1016/j.cois.2014.06.002

Hutchinson GE; MacArthur RJ. 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *American Naturalist* 93: 117-125. doi.org/10.1086/282063

Hubbell SP. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Monographs in Population Biology, Princeton University Press Princeton, 392p

Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164. doi.org/10.2307/3235676

Keller D; Van Strien MJ; Holderegger R. 2012. Dandscape barriers affect functional connectivity of populations of an endangered damselfly? *Freshwater Biology* 57: 1373–84. doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02797.x

Keller D; Holderegger R. 2013. Damselflies use different movement strategies for short- and long-distance dispersal. *Insect Conservation Diversity* 6: 590–597. doi.org/10.1111/icad.12016

Kohnert S; Perry SF; Schmitz A. 2004. Morphometric analysis of the larval branchial chamber in the dragonfly *Aeshna cyanea* Müller (Insecta, Odonata, Anisoptera). *Journal of Morphology* 261: 81–91. doi: 10.1002/jmor.10230.

Magurran AE. 2004. Measuring biological diversity. *Blackwell*, 256p

Mendes TP; Cabette HSR; Juen L. 2015. Setting boundaries: Environmental and spatial effects on Odonata larvae distribution (Insecta). *An Acad Bras Cienc* 87:239-248. doi.org/10.1590/0001-3765201520130477

McPeck M.A. 2008. Ecological factors limiting the distributions and abundances of Odonata. In: Córdoba-Aguilar A. Dragonflies & Damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research. Oxford, 51-62. doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199230693.003.0005

Mendes TP; Cabette HSR; Juen L. 2015. Setting boundaries: Environmental and spatial effects on Odonata larvae distribution (Insecta). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*: 87, 239-248. doi.org/10.1590/0001-3765201520130477

Mouquet N; Devictor V; Meynard CN; et al. 2012. Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews* 87: 769-785. doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00224.x

Nicacio G; Juen L. 2018. Relative roles of environmental and spatial constraints in assemblages of Chironomidae (Diptera) in Amazonian floodplain streams. *Hydrobiologia* 820: 201-213

Oliveira-Junior JMB; Teodósio MA; Juen, L. 2021. Patterns of co-occurrence and body size in dragonflies and damselflies (Insecta: Odonata) in preserved and altered Amazonian streams. *Austral Entomology*: 60, 436–450. DOI: 10.1111/aen.12535

Peck DV; Herlihy AT; Hill BH; Cappaert M. 2006. Environmental Monitoring and Assessment Program-Surface Waters Western Pilot Study:Field Operations Manual for Wadeable Streams. *U.S. Environmental Protection Agency*, Office of Research and Development, 332p

Ramirez A. 2010. Capítulo 5: Odonata. *Revista de Biología Tropical* 58: 97–136.

Resende BO; Ferreira VRS; Cunha EJR; Melo GS; Hughes RM; Mendes TP; Oliveira Junior JMB; Juen L. 2024. Relative contribution of environmental and spatial factors in structuring Amazonian Odonata larval assemblages. Submetido para a *Freshwater Biology*.

Rodrigues ME; Roque FB; Guillermo-Ferreira R; Saito VS; Samways MJ. 2019. Egg-laying traits reflect shifts in dragonfly assemblages in response to different amount of tropical forest cover. *Insect Conservation and Diversity* 12: 231-240. doi.org/10.1111/icad.12319

Ricotta C. 2005. Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica* 53:29-38

Silva LF; Castro DM; Juen L; Callisto M; Hughes RM; Hermes MG. 2021. A matter of suborder: are Zygoptera and Anisoptera larvae influenced by riparian vegetation in Neotropical Savanna streams? *Hydrobiologia* 848: 19, 4433-4443. doi.org/10.1007/s10750-021-04642-6

Valiente-Banuet A; Aizen MA.; Alcántara JM; Arroyo J; Cocucci A; Galetti M; et al. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29: 299–307. doi.org/10.1111/1365-2435.12356

Wiens JJ; Graham CH. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Reviews Ecology, Evolutions and Systematics* 36: 519-53

7. ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O PERÍODO DO DOUTORADO:

Carvalho et al. Pervasive gaps in Amazonian ecological research. *Current Biology*, v. 33, p. 1-10, 2023.

Santos, VRS; Resende, BO; Bastos, RC; Da Brito, JS; Carvalho, FG; Calvão, LB; Oliveira-Junior, JMB; Neiss, UG; Ferreira, R; Juen, L. Amazonian Odonata Trait Bank. *Ecology and Evolution*, v. 13, p. 1-21, 2023.

Brasil, LS; Ferreira, VRS; Resende, BO; Juen, L; Batista, JD; Castro, LA; Giehl, NFS. Dams Change Beta Diversity of Aquatic Communities in the Veredas of the Brazilian Cerrado. *Frontiers In Ecology and Evolution*, v. 9, p. 1-7, 2021.

Resende, BO; Ferreira, VRS; Juen, L; Silvério, D; Cabette, HSR. Seasonal fluctuations in the structure of the larval odonate community of a stream in the Cerrado-Amazon Forest transition zone. *Aquatic Ecology*, v. -, p. 1, 2021.

Resende, BO; Ferreira, VRS; Brasil, LS; Calvao, LB; Mendes, TP; Carvalho, FG; Mendoza-Penagos, CC; Bastos, RC; Brito, JS; Oliveira-Junior, JMB; Dias-Silva, K; Luiza-Andrade, A; Guillermo, R; Cordero-Rivera, A; Juen, L. Impact of environmental changes on the behavioral diversity of the Odonata (Insecta) in the Amazon. *Scientific Reports*, v. 11, p. 1-12, 2021.

Resende, BO; Ferreira, VRS; Juen, L; Cabette, HSR. Emergence Trap for The Collection of Exuviae and Adult of Odonata. *Oecologia Australis*, v. 24, p. 742-747, 2020.