

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO



Mirian Cristina de Almeida

A TEORIA NEUTRA PODE EXPLICAR A DIVERSIDADE DE INSETOS AQUÁTICOS EM RIACHOS?

Orientador: Paulo De Marco Júnior

GOIÂNIA - GO ABRIL – 2009

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

Mirian Cristina de Almeida

A TEORIA NEUTRA PODE EXPLICAR A DIVERSIDADE DE INSETOS AQUÁTICOS EM RIACHOS?

Orientador: Paulo De Marco Júnior

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Paulo De Marco Júnior

GOIÂNIA - GO ABRIL – 2009

MIRIAN CRISTINA DE ALMEIDA

A TEORIA NEUTRA PODE EXPLICAR A DIVERSIDADE DE INSETOS AQUÁTICOS EM RIACHOS?

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 07 de Abril de 2009.

Prof. Dr. Luis Maurício Bini

Prof. Dr. Paulo Inácio de Knegt López de Prado

Prof. Dr. Paulo De Marco Júnior (Orientador)

Dedico este trabalho a minha mãe Nilda, meu pai Adilson (in memorian) e minha irmã Ana Paula, pois estes foram os mais fortes pilares da minha caminhada.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a CAPES pela bolsa concedida durante a execução deste mestrado.

Ao meu orientador Paulo De Marco Júnior, uma das pessoas que mais admiro e que me acompanhou desde a minha graduação na Universidade Federal de Viçosa. Por ser não apenas meu orientador mas também um amigo e mestre. Por ser paciente com as minhas limitações e sempre me propiciar uma grande liberdade. Pela formação científica e acima de tudo pela formação de como ser um bom professor e um educador, lições estas que pretendo levar para quando em breve começar a lecionar.

Aos professores do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução: Adriano Sanches Melo, Divino Brandão, Fabiano Rodrigues de Melo, José Alexandre Felizola Diniz Filho, Luis Maurício Bini, Paulo De Marco Jr. e Rogério Pereira Bastos pelo crescimento proporcionado durante as disciplinas ministradas e pelo ambiente científico de alta qualidade.

A Leandro Juen, Joana Darc Batista, ao Laboratório de entomologia da UNEMAT, *campus* Xavantina e a equipe do projeto "Igarapés", Manaus por terem gentilmente cedido os dados utilizados para a construção desta dissertação.

A Brian McGill, da Universidade do Arizona por sua gentil e sempre pronta ajuda e pelo fornecimento das rotinas para o ajuste ao modelo multinomial de somatório zero (ZSM).

Ao ICB pelo apoio financeiro para as coletas na região da Chapada dos Veadeiros.

Aos funcionários e guias do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, especialmente ao Sr. Marcil, aos guias Benigno, Clóvis, Claudinei e aos diretores do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, Daniel e Simone pelo apoio e receptividade.

À Silvinha pela imensa ajuda nas coletas de campo e identificações.

A Frederico Lencione pela prestativa ajuda na confirmação da identificação das espécies de Zygoptera coletadas.

Aos colegas de mestrado e todos os participantes da disciplina "Ecologia de Campo": Maria Adriana, Mary Joyce, Mariana, Climbiê, Rodrigo, Manuzinha, Danilo, Jonathan, Ivan, Heury, Karina, Joana, Leandro, André, Analice; pela ótima convivência durante estes dois anos e pela amizade e companheirismo.

Aos demais integrantes do Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese: Marina, Paulina, Carol (orientada do professor Bini), Carol (orientada do professor Paulo De Marco), Sara, Flavinha, Dilermando, Bruno, Guilherme, Fernanda Cassemiro, Fernanda Carneiro, Juliana Simião e Nelson pela convivência e troca de conhecimentos.

Ao amigo "Heury Lee" pela companhia dos finais de semana, pelo carinho, preocupação e por várias vezes me alegrar, permitindo que cantasse enquanto maestrava em seu violão.

A linda amiga Paulina, vinda diretamente do Equador. Pela amizade, por seus ouvidos sempre dispostos a me escutar, pelo carinho e pela alegria que iluminou o nosso laboratório.

A amiga goiana "Laurinha" por me introduzir na sua família, pela parceria nos trabalhos do mestrado, companhia nos concursos e por sempre me ouvir nas discussões a respeito desta dissertação.

Ao grande amigo Leandro Juen, em primeiro lugar pelo exemplo e pela companhia desde a seleção do mestrado. Pela parceria no curso de campo e pelo cuidado, carinho e senso de humor diário o que tornou nossa convivência no laboratório sempre mais agradável.

A amiga Joana Darc Batista pelo carinho, pelos conselhos, pelos passeios e pelos conhecimentos trocados a respeito da taxonomia das Odonata.

Ao Bruno Spacek pelo companheirismo que desde de Viçosa se manifesta e por sempre pacientemente me escutar em minhas constantes dúvidas e questionamentos a respeito da Teoria Neutra.

A todos os amigos que me acompanharam todo esse tempo. Aos amigos de Viçosa da turma de graduação, as companheiras do Alojamento Feminino e aos amigos Olsyara, Toniele, José Osmar e Rubana que me apoiaram desde a seleção do mestrado.

A todos os integrantes do antigo Laboratório de Ecologia Quantitativa-UFV: a Rubana, Karina, Francisco, Marquinhos, "Jesus", Letícia, Natália, Daniela Resende e Anderson Latini.

Ao querido amigo Eduardo pelos momentos de incentivo que me propriciou, trazendo alegria para o meu coração. E que mesmo estando fisicamente tão distante sempre esteve tão perto me apoiando neste trabalho.

Ao meu pai (*in memorian*) pelo carinho e incentivo aos estudos que fomentou em mim desde pequena.

A minha mãe Nilda, minha irmã Ana Paula pelo amor sempre presente, pelo apoio e pela força que sempre me forneceram e por compreenderem minha ausência durante este tempo. Por serem minha fortaleza e meu oásis durante os momentos de retorno para as "Minas Gerais".

ALMEIDA, Mirian Cristina. M.S. Universidade Federal de Goiás, Fevereiro de 2009. A Teoria Neutra pode explicar a diversidade de insetos aquáticos em riachos? Orientador: Paulo De Marco Júnior.

A generalidade da "Teoria Neutra Unificada para Biodiversidade e Biogeografia" foi avaliada através de seu suporte para a estrutura da diversidade de adultos de Odonata e das guildas de insetos predadores, fragmentadores e coletores em córregos. A avaliação da Teoria Neutra foi feita em dois níveis da hierarquia estrutural das Teorias. Uma avaliação no nível de seus pressupostos, o pressuposto de somatório zero, e outra no nível de suas predições para os modelos de distribuição de abundâncias nas comunidades e metacomunidades, respectivamente ZSM e a série logarítmica. As variações preditas para o modelo de abundâncias ZSM, de acordo com a limitação a dispersão que as comunidades estariam sujeitas, foi avaliada nas guildas de insetos através das distâncias dos córregos amostrados. Para os adultos de Odonata, a avaliação da limitação de dispersão foi feita indiretamente através da frequência regional de tamanhos corporais. Neste caso, o pressuposto de equivalência ecológica foi restringido para guilda de tamanhos corporais. As comunidades de adultos de Zygoptera apresentaram uma baixa densidade e riqueza dentro de córregos. A distribuição de indivíduos foi agrupada o que não está de acordo com o relacionamento linear subjacente ao pressuposto de somatório zero. As abundâncias locais das espécies de adultos de Zygoptera e das guildas de predadores, coletores e fragmentadores não se ajustam ao modelo ZSM. Os modelos série geométrica e série logarítmica foram os que mais explicaram as abundâncias de todos estes grupos. Além do mais, a ocorrência de ajuste a estes modelos não está de acordo com o nível de limitação à dispersão esperado em cada região não suportando as predições da Teoria Neutra.

ABSTRACT

ALMEIDA, Mirian Cristina. M.S.. Universidade Federal de Goiás, February, 2009. Neutral Theory could explain diversity of aquatic insects in streams? Advisor: Paulo De Marco Júnior.

The generality of "Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography" was evaluated across its support for diversity structure of Odonata adults and predators, shredders and collectors insect guilds in streams. The evaluation of Neutral Theory was done in two levels of theory's hierarchical structure. One evaluation in the level of yours assumptions, the zero sum assumption, and other in the level of yours predictions to abundance models in communities and metacommunities, ZSM and logseries respectively. The variations predicted to ZSM abundance model, in accordance to dispersal limitation that community are subjected, was evaluated in insect guilds through the streams distance. In Odonata adults the dispersal limitation was evaluated indirectly through regional frequency of species body size. In this case, the ecological equivalence was restricted for body size guilds. Communities of Zygoptera adults have low density and richness within streams. Individuals distribution was grouped, not consistent to linear relation under zero sum assumption. Local abundance of Odonata adults and predators, shredders and collectors guilds didn't fit ZSM model. Geometric series models and logseries models were better in explain the abundance for all groups. Moreover, the occurrence of fit to these models isn't in according to dispersal limitation level that is expected in each region, not supporting the Neutral predictions.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS IV
RESUMOVI
ABSTRACT VII
INTRODUÇÃO GERAL1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS4
CAPÍTULO 16
INTRODUÇÃO7
A ordem Odonata como modelo para avaliar a Teoria Neutra9
MATERIAL E MÉTODOS12
Banco de Dados 12
Avaliação do pressuposto de somatório zero 14
Distribuição espacial de adultos de Zygoptera em córregos 14
Simulação da dinâmica de somatório zero 16
RESULTADOS18
Distribuição de indivíduos de Zygoptera em córregos 18
Distribuição dos indivíduos em comunidades sobre dinâmica neutra 23
DISCUSSÃO26
CONCLUSÃO
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS32
CAPÍTULO 2
INTRODUÇÃO
MATERIAL E MÉTODOS44

Banco de Dados	44
Adultos de Odonata	
Fase imatura de insetos aquáticos	
Ajuste aos modelos de distribuição de abundâncias	47
Modelo multinomial de somatório zero (ZSM)	
Medidas de ajustes aos modelos de distribuição de abundâncias	50
Freqüência de tamanho corporal e isolamento geográfico para avaliar a lin	nitação
à dispersão regional	53
RESULTADOS	56
Adultos de Odonata	56
Distribuição de abundâncias para o conjunto de espécies regionais Distribuição de abundâncias para as comunidades	
Fase imatura de insetos aquáticos	67
Distribuição de abundâncias para o conjunto de espécies regionais Distribuição de abundâncias para as comunidades	67 70
DISCUSSÃO	83
CONCLUSÃO	93
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	94
APÊNDICES	104
Apêndice I – Tabela geral de indivíduos coletados	104
Apêndice II – Tabela geral da distância em metros dos igarapés amostrado área experimental do PDBFF, Manaus (AM)	os na 119
Apêndice III – Parâmetros ajustados para os modelos de distribuição de abundâncias	120

INTRODUÇÃO GERAL

A Ecologia de comunidades tradicionalmente assume que as espécies diferem nas suas respostas às condições e recursos (nichos) e isto permite que estas espécies coexistam em um mesmo habitat (Hutchinson 1959; Leibold 1995). Uma nova perspectiva propõe que as diferenças de nicho não seriam capazes de explicar a diversidade freqüentemente observada em sistemas com grande quantidade de espécies (Hubbell 2001). Em comunidades de florestas tropicais, por exemplo, centenas de espécies de arbóreas coexistem, sendo influenciadas por poucos recursos como água, luz, micro e macronutrientes (Chase 2005).

Neste contexto, a "Teoria Neutra para biodiversidade e biogeografia" é uma proposta criativa que busca unificar em um único corpo teórico o trabalho de Preston (1948) sobre o modelo lognormal de distribuição de abundâncias com a "Teoria da biogeografia de ilhas" de MacArthur e Wilson (1967). A Teoria Neutra é construída sobre pressupostos simplificados que foram baseados na "Teoria da evolução molecular". Esta assume que os alelos em uma população são seletivamente equivalentes e as alterações nas fregüências e manutenção da diversidade de alelos seriam determinadas respectivamente por mecanismos de deriva e do surgimento de novas variações através das mutações (Kimura 1968, 1990). Na "Teoria Neutra para biodiversidade e biogeografia" similares pressupostos são assumidos para as comunidades biológicas (Hubbell 2001). Assim, todos os indivíduos pertencentes a uma mesma guilda trófica seriam equivalentes competitivos possuindo as mesmas taxas demográficas. A migração para as comunidades locais e a especiação em uma escala regional seriam as responsáveis pela manutenção da diversidade que tenderia a ser diminuída por mecanimos de deriva. Adicionalmente, para a avaliação da deriva nas comunidades esta Teoria assume o pressuposto de somatório zero. Neste as comunidades seriam saturadas pelo número de indivíduos e as alterações ao acaso das abundâncias das espécies seriam todas interligadas e constrangidas por este limite. A dinâmica de somatório zero é puramente geográfica e histórica. A quantidade de

espécies em equilíbrio em um contexto regional dependeria apenas do número total de indivíduos e da taxa de especiação (Ricklefs 2006).

Baseado nestes pressupostos, uma Teoria unificada para a biodiversidade e a biogeografia é desenvolvida, sendo capaz de produzir predições sobre uma grande quantidade de fenômenos biológicos. Estas predições abrangem desde padrões geográficos de complementariedade, distribuição das abundâncias locais e regionais, relação espécie e área até a tipologia das filogenias (Hubbell 2001).

Esta teoria prediz uma distribuição de abundâncias local generalizada, a distribuição multinomial de somatório zero (ZSM), que pode apresentar um padrão igual aos modelos série logarítmica, série geométrica e lognormal de acordo com a limitação a entrada de migrantes nas comunidades (Hubbell 2001). Assim, ela teve um importante papel em unificar em um único corpo teórico modelos de distribuição de abundâncias clássicos que até então eram interpretados isoladamente.

A avaliação da generalidade da Teoria Neutra deve-se basear nos testes de seus pressupostos (De Marco 2006, Etienne et al. 2007) e em testes que verifiquem o suporte simultâneo para múltiplos padrões empíricos preditos por esta (Chase 2005). Adicionalmente o ajuste do modelo ZSM deveria ser avaliado também para outros grupos biológicos além dos tradicionalmente avaliados (Hubbell 2001, McGill 2003, Etienne & Olff 2005, McGill et al. 2006, Forster & Warton 2007).

Os córregos podem ser ambientes adequados para avaliar a generalidade da Teoria Neutra (Thompson & Townsend 2006). Eles são habitats separados por ambientes terrestres, o que possibilita avaliar o efeito da dispersão para a estruturação da diversidade local. Os insetos aquáticos são importantes representantes nestes ambientes e sua distribuição é influenciada por limitações fisiológicas (aquisição de oxigênio, osmoregulação, temperatura), interações tróficas, limitações da estrutura física dos habitats e interações como a competição (Merrit & Cummins 1996). Além do mais, considerando as altas taxas de perturbação a que estes ambientes estão sujeitos as populações e comunidades locais deveriam ser fortemente influenciadas pela dispersão de indivíduos tanto dentro quanto entre os córregos (Palmer et al. 1996).

Assim, o objetivo desta dissertação é avaliar a estruturação da diversidade de insetos aquáticos em córregos utilizando a Teoria Neutra como suporte. Ela está dividida em dois capítulos: no primeiro capítulo é avaliado o pressuposto de somatório zero através da distribuição de indivíduos adultos de Odonata em córregos. No segundo capítulo é avaliado os ajustes das comunidades de adultos de Odonata e das guildas de insetos aquáticos aos modelos de distribuição de abundâncias preditos para as comunidades, o modelo multinomial de somatório zero e para o conjunto regional de espécies o modelo série logarítmica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, P. A. (2001) A world without competition. Nature, 412, 858-859.
- De Marco, P. Jr. (2006) Um longo caminho até uma Teoria unificada para a ecologia. *Oecologia brasiliensis*, **10**, 120-126.
- Etienne, R. S. (2005) A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology letters*, 8, 253-260.
- Etienne, R. S., Apol, M.E.F., Olff, H. & Weinssing, F. J. (2007) Modes of speciation and the neutral theory of biodiversity. Oikos, 116: 241-258.
- Fargione, J., Brown, C. S. & Tilman, D. (2003) Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. PNAS, 100: 8916-8920.
- Forster, M. & Warton, D. I. (2007) A metacommunity-scale comparison of speciesabundance distribution models for plant communities of eastern Australia. Ecography.
- Hubbell, S. P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Hutchinson, G. E. (1959) Homage to Santa Rosalia, or why are there some many kinds of animals? *American Naturalist*, **93**, 145-159.
- Kimura, M. (1968) Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, **217**, 624-626.
- Kimura, M. (1990) Recent developments oh the neutral theory viewed from the Wrightian tradition of theoretical population genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 88, 5969-5973.
- Leibold, M. A. (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, **76**, 1371-1382.

Loreau, M. (2004) Does functional redundancy exist? Oikos, 104, 606-611.

- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967) The theory of Island Biogeography. Princeton University Press.
- Magurran, A. E. (2003) Measuring Biological Diversity. Blackwell, London.
- McGill, B. J. (2003) A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature*, **422**, 881-885.
- McGill, B. J., Maurer, B. A. & Weiser, M. D. (2006) Empirical evaluation of Neutral Theory. *Ecology*, 87, 1411-1423.
- Merritt, R. W. & Cummins, K. W. Eds (1996) An introduction to the aquatic insects of North American. Kendall/ Hunt Publishing Company, Duduque.
- Palmer, M. A., Allan, J. D. & Butman, C. A. (1996) Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates, *Tree*, 11, 322-326.
- Preston, F. W. (1948) The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29, 254-283.
- Ricklefs, R. E. (2006) The unified neutral theory of biodiversity: do the numbers add up? *Ecology*, **87**, 1424-1431.
- Thompson, R. & Townsend, C. (2006) A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 476-484.
- Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P. & Maritan, A. (2003) Neutral theory and relative species abundance in ecology. Nature, 424, 1035-1037.

CAPÍTULO 1¹

"TEORIA NEUTRA UNIFICADA PARA BIODIVERSIDADE": AVALIANDO O PRESSUPOSTO DE SOMATÓRIO ZERO EM COMUNIDADES DE ODONATAS NEOTROPICAIS

¹ as referências bibliográficas estão de acordo com as normas da Revista *Ecography*.

INTRODUÇÃO

A atividade científica pode ser considerada como o desenvolvimento de uma rede de conhecimentos a qual é definida pelas Teorias. Estas são constantemente testadas e reestruturadas para responderem à novas questões (Ford 2000). Como para qualquer teste científico, nenhuma Teoria pode ser definitivamente provada como verdadeira, mas Teorias inadequadas podem ser rejeitadas (Etienne et al. 2007). Uma Teoria é baseada em duas partes principais: os pressupostos e os postulados. Os pressupostos são proposições assumidas como verdadeiras e utilizadas para definir em que contexto uma determinada Teoria deve ser aplicada. Os postulados são questões que ainda não foram testadas ou que são consideradas incertas sendo alvo de futuras investigações através da formulação de hipóteses (Ford 2000).

O objetivo da Ecologia como uma ciência é produzir Teorias gerais sobre o funcionamento dos sistemas biológicos imerso em um sistema de condições ambientais. A avaliação de pressupostos na construção das teorias é de fundamental importância, pois eles estão na base que sustentam todo o sistema lógico de uma Teoria e o não cumprimento destes pode determinar o grau de confiança que esta pode ter. Alguns pressupostos podem ser avaliados como não tendo suporte empírico e têm que ser reclassificados como postulados para avaliações posteriores ou serem refutados (Ford 2000). Além do mais, a avaliação de pressupostos poderia redefinir para qual domínio uma teoria deve ser aplicada (Ford 2000).

A "Teoria Neutra Unificada para Biodiversidade e Biogeografia", proposta para a Ecologia de Comunidades, considera que assumindo processos básicos como mortalidade, reprodução, especiação e dispersão pode-se explicar padrões da diversidade em largas escalas (Hubbell 2001).

Ela assume três pressupostos básicos. O primeiro destes é que os indivíduos de diferentes espécies pertencentes a uma mesma guilda trófica são ecologicamente equivalentes (Hubbell 2005). Eles deveriam possuir a mesma taxa reprodutiva, a mesma

probabilidade de morte e dispersão, sendo este o pressuposto que configura esta teoria como neutra. A equivalência funcional é a pedra chave da Teoria Neutra, as espécies poderiam diferir de muitas maneiras incluindo caracteres que permitem aos taxonomistas reconhecê-las como espécies distintas, porém não difeririam em suas propriedades demográficas (Hubbell 2005).

O segundo pressuposto é que o tamanho das comunidades seria constante, e estas seriam saturadas pelo número de indivíduos e não pelo número de espécies. Assim, uma relação fixa entre N (o número total de indivíduos de uma guilda trófica) e a área deveria existir (Hubbell 2001, Magurran 2003). Devido a esta saturação, a entrada de indivíduos nas comunidades ocorre apenas quando eventos de mortalidade ou emigração de indivíduos possibilitam a entrada de novos indivíduos. Esta pode ocorrer através da reprodução dos indivíduos das comunidades ou da entrada de migrantes de outras comunidades. Em uma escala regional eventos de especiação possibilitam a manutenção da diversidade, que tende a ser diminuída pelo desaparecimento das espécies por eventos de extinção (Hubbell 2001).

O terceiro pressuposto é que a especiação é comparável ao papel da mutação na Teoria Neutra da genética molecular (Kimura 1968, 1990) e portanto, cada indivíduo tem igual probabilidade de produzir filhotes que possam dar origem a uma nova espécie.

Esta Teoria tem sido pesadamente criticada (Abrams 2001, Mazancourt 2001, Fargione et al. 2003, De Marco 2006) e as principais críticas têm sido direcionadas ao pressuposto de neutralidade. Este contradiz as evidências empíricas sobre a qual a variação entre as espécies nas características de história de vida conduz a diferenças na adaptabilidade. Alguns autores têm defendido que ela realmente não existe (Loreau 2004). O pressuposto de somatório zero pode ter passado despercebido uma vez que existe evidência empírica para a saturação das comunidades e para a densidade constante de indivíduos de comunidades ecológicas em grandes escalas espaciais. Porém, ainda assim estas evidências empíricas são viciadas apenas para grupos de organismos sésseis, principalmente comunidades de arbóreas tropicais (Hubbell 1979, 2001).

Uma fraca formulação do pressuposto de somatório zero estabelece que os indivíduos pertencentes à uma mesma guilda irão sempre saturar o seu ambiente nunca existindo menos indivíduos do que aquele "permitido". Uma formulação mais forte determina que as limitações ambientais são constantes e portanto, o número total de indivíduos competindo por recursos também são (Etienne et al. 2007). O pressuposto de somatório zero é considerado na Teoria Neutra como o principal condicionante para a obtenção de uma distribuição de abundâncias estável, o modelo ZSM. É ele que torna todas as alterações das abundâncias das espécies nas comunidades fortemente interdependentes.

A ordem Odonata como modelo para avaliar a Teoria Neutra

Os Odonata são predadores generalistas e possuem estreita ligação com os corpos de água. Eles podem ser encontrados em poças temporárias, lagos, pequenos córregos e rios (Corbet 1999). Nestes ambientes a fase imatura destes insetos se desenvolve e os adultos, principalmente os machos, passam a maior parte de seu tempo defendendo territórios para a oviposição das fêmeas, disputando poleiros para a visualização destas (De Marco e Resende 2004) e copulando (Conrad e Pritchard 1992).

As atividades dos adultos ocorrem durante o período de maior irradiação solar e como em outros insetos o tamanho corporal está fortemente associado ao tipo de termorregulação e ao comportamento das espécies do grupo (Heinrich 1993, Corbet e May 2008). De modo geral os adultos de Odonata podem ser classificados em voadores, que permanecem voando a maior parte do período de atividade, e pousadores, que permanecem empoleirados em diferentes tipos de substratos (De Marco 1998). As espécies de pequeno tamanho (grande relação área/volume do corpo) utilizam do calor retido no ar ou da radiação solar para regular a sua temperatura torácica. Os indivíduos de maior tamanho (pequena relação área/volume) termorregulam-se principalmente pela incidência de irradiação solar sobre o tórax e abdômen (Heinrich e Casey 1978, Corbet e May 2008).

Na América do Sul, a diversidade destes insetos está dividida em duas subordens, Anisoptera e Zygoptera. No Brasil ocorrem 662 espécies de Odonata, destas 281 pertencentes à subordem Zygoptera e 381 à Anisoptera (De Marco e Vianna 2005). Os representantes de Anisoptera possuem grande tamanho corporal, tórax e abdomen mais volumosos e têm asas anteriores e posteriores largas. Os representantes de Zygoptera possuem abdomen e tórax menos robustos com asas estreitadas na base (Corbet 1999).

Uma vez que a Teoria Neutra se aplicaria a situações onde os grupos de organismos seriam constituídos por espécies cujos nichos fossem formados por poucas dimensões no espaço ecológico (Hubbell 2005), a ordem Odonata poderia ser um grupo interessante para se avaliar esta Teoria. Os Odonata possuem poucos requerimentos ecológicos, como substratos para oviposição e a estrutura do habitat que influencia na sua termoregulação. Além do mais, suposições de equivalência ecológica têm sido especuladas para algumas espécies de Zygoptera (McPeek e Brown 2000). Espécies de *Enallagma* coexistentes em um mesmo local, apresentam morfologia e comportamento larvais semelhantes, utilizam os mesmo microhabitats e exibem similares taxas de crescimento e mortalidade. Sendo que os adultos diferem apenas na morfologia dos apêndices abdominais (estruturas sexuais), as quais conferem o reconhecimento intraespecífico (McPeek e Brown 2000, Leibold e McPeek 2006)

Por outro lado, uma grande quantidade de evidência sugere a existência de guildas bem definidas em relação ao tipo de substrato utilizado pelas larvas (Carvalho e Nessimian 1998, De Marco e Latini 1998) e uma separação ecofisiológica devido as diferenças de tamanho corporal dos adultos (Corbet e May 2008). Em córregos com matas ripárias, por exemplo, as espécies da subordem Zygoptera são os principais representantes (Kinving et al. 2000, Batista 2006, Juen 2006, González-Soriano et al .2008), demonstrando que estas não seriam equivalentes as espécies de Anisoptera.

Algumas espécies são exclusivas destes habitats, (Ferreira-Peruquetti e De Marco 2002) o que é evidência importante de que indivíduos de espécies diferentes não são equivalentes. Se comunidades de Odonata são assim organizadas, não se espera que a Teoria Neutra represente bem a sua estrutura e portanto os seus pressupostos não deveriam se cumprir.

O objetivo deste capítulo é avaliar se o pressuposto de somatório zero assumido pela Teoria Neutra se cumpre para as assembléias de Zygoptera em riachos. Este pressuposto será avaliado através da distribuição dos indivíduos de libélulas (subordem: Zygoptera) na área do riacho. Esta relação está subjacente ao pressuposto de somatório zero (Hubbell 2001). De acordo com a Teoria Neutra os indivíduos de libélulas deveriam se distribuir uniformente pela área do riacho e portanto o número de indivíduos acumulados deveria aumentar linearmente com a área amostrada. Em córregos com mata ripária a limitação na entrada de radiação solar e as menores temperaturas impõe restrições a termorregulação das libélulas e portanto deveria ocorrer uma limitação ao número de indivíduos presentes e na distribuição destes dentro deste habitat. Portanto espera-se que a distribuição de adultos de Zygoptera não seja uniforme.

MATERIAL E MÉTODOS

Banco de Dados

Foram utilizados os dados da amostragem de Odonata em córregos de quatro estudos diferentes (APÊNDICE I). Uma amostragem de 24 córregos da Bacia leste e oeste da Reserva Florestal Adolpho Ducke no Amazonas (Juen 2006), uma amostragem de 16 córregos da Bacia do Rio Pindaíba no Mato Grosso (Batista 2006), uma amostragem de cinco córregos da Bacia do Suiá-Miçú no norte do Mato Grosso e de 5 córregos na região do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (PNCV) em Goiás.

Na Bacia leste e oeste da Reserva Florestal Adolpho Ducke foi realizada apenas uma coleta durante a época chuvosa. Os pontos estavam distribuídos entre córregos de primeira e terceira ordens sendo, 11 de primeira ordem, oito de segunda e cinco de terceira ordem. Nesta região os córregos são riachos que correm dentro da Mata de Terra Firme, possuem pouca entrada de luz e recebem grande quantidade de material alóctone, o que conduz a acidificação de suas águas (Mendonça et al. 2005). Foram amostradas 17 espécies de Odonata, 14 pertencentes a subordem Zygoptera e três a subordem Anisoptera.

Na Bacia do Rio Pindaíba foram amostradas a primeira, segunda, terceira e quarta ordem dos Córregos da Mata, Papagaio, Taquaral e Cachoeira (Batista 2006). Foram realizadas uma coleta na época da chuva e outra na época da seca. A riqueza total de Odonata foi de 38 espécies das quais 28 eram Zygoptera e 10 Anisoptera. Na época chuvosa foram observadas 22 espécies de Odonata, das quais 16 eram da subordem Zygoptera e 5 eram da subordem Anisoptera. Na época seca foram amostradas 30 espécies de Odonata, das quais 22 eram Zygoptera e 8 Anisoptera.

Na Bacia do Rio Suiá-Miçú foram realizadas duas coletas na estação seca (Setembro de 2007 e Maio de 2008) e uma na chuvosa (Dezembro de 2007). Foram amostrados 5 córregos de pequena largura (até 7 metros) e com mata ripária preservada.

No total foram observadas 44 espécies de Odonata, destas 31 eram Zygoptera e 13 Anisoptera.

Os cinco córregos localizados no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros inseridos na Bacia do Rio Tocantins foram amostrados na estação seca . Cada córrego foi amostrado durante cinco dias consecutivos. No total foram observadas 20 espécies de Odonata, das quais 18 eram Zygoptera e 2 eram Anisoptera.

Em todos os estudos foi aplicado o mesmo procedimento de amostragem da comunidade de Odonata. Este procedimento consiste da contagem do número de adultos de cada espécie presentes em cada um dos 20 segmentos de cinco metros de comprimento por dois metros de largura. No total o transecto amostrado é de 100 metros de comprimento por 2 metros de largura do corpo de água, totalizando 200 m². Em cada segmento os indivíduos de cada espécie observada foram coletados com rede entomológica para confirmação da identificação.Todas as coletas foram realizadas em uma temperatura de no mínimo 19°C e com céu claro, período de maior atividade dos insetos da ordem Odonata (May 1976, De Marco e Resende 2002).

Para a avaliação do pressuposto de linearidade entre o número de indivíduos e a área amostrada foram utilizadas apenas as espécies de Zygoptera pois estas apresentaram as maiores abundâncias dentro dos córregos. Além do mais, foram utilizados apenas os córregos nos quais foram amostrados acima de 10 indivíduos. Foram utilizados 15 córregos da Bacia leste e oeste da Reserva Florestal Adolpho Ducke; 13 córregos da Bacia do Rio Pindaíba amostrados durante a estação chuvosa e 7 durante a estação seca. Na Bacia do Rio Suiá-Miçú foram utilizadas todas as três amostragens temporais realizadas nos córregos Lúcio, Piabanha e Betis, para os outros dois locais (córregos Suiá 1^a e 2^a ordens) foram utilizadas apenas duas amostragens temporais. Para o Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (PNCV) foram analisados os cinco dias de amostragem dos córregos Aliança, Barro Vermelho e Estiva e para os outros dois córregos (João de Melo e Mulungu) foram analisados respectivamente 2 e 3 dias apenas. No total foram realizadas 68 avaliações da distribuição de indivíduos de Zygoptera dentro dos córregos.

Avaliação do pressuposto de somatório zero

Distribuição espacial de adultos de Zygoptera em córregos

A avaliação do pressuposto de somatório zero assumido pela Teoria Neutra foi feita através da distribuição de indivíduos de Zygoptera dentro dos córregos. Para avaliar esta distribuição foi feito um ajuste do número de indivíduos acumulados com a área a um modelo não-linear. A função de ajuste não-linear utilizada foi a função potência $Y = a^*X^b$. Nesta a variável dependente (Y) era o número de indivíduos acumulados com a área, a variável independente (X) era a área amostrada e *a* e *b* os parâmetros do modelo. O parâmetro *a* denominado intercepto é o valor da variável Y para o qual a variável X é 0 (ou muito próxima de 0) ou seja o número de indivíduos para um tamanho de área igual a zero. O parâmetro *b* é o coeficiente da regressão, a inclinação da melhor linha de ajuste, aquela em que há uma minimização do quadrado dos resíduos. Ele representa o quanto é alterado da variável Y para cada unidade de alteração da variável X, ou o quanto de indivíduos é adicionado a cada unidade de área acumulada. A função potência foi escolhida porque é uma função simples na qual o parâmetro *b* pode ser utilizado para avaliar os tipos de relação (exponencial ou linear) entre a variável independente e dependente.

A minimização do quadrado dos resíduos, a estimativa dos parâmetros *a* e *b* e dos intervalos de confiança destas estimativas foram feitos utilizando um algoritmo geral. Estes são procedimentos iterativos que em cada iteração utiliza os parâmetros anteriormente estimados para estimar os parâmetros do modelo que melhor se ajusta aos dados observados (Zar 1999). Foi utilizado o algoritmo de Levenberg-Marquardt que é um algoritmo melhorado do clássico método Gauss Newton para solucionar ajustes de regressão não-linear pelos mínimos quadrados (Nocedal e Wright 1960). Foram feitas

1000 iterações com valores iniciais para estimativa dos parâmetros de 0,01 e critério de convergência de 10⁻⁶. As estimativas para os parâmetros e a variação explicada pelas curvas ajustadas através do método de Levenberg-Marquardt foram iguais àquelas obtidas pelo algoritmo Quasi-Newton. Em alguns casos porém, este último algoritmo apresentou erros padrões maiores para a estimativa dos parâmetros e por isso foi utilizado o algoritmo de Levenberg-Maquardt.

Para retirar a influência da ordem em que a amostragem dos segmentos foi realizada, foi feita uma única permutação destes da qual foi feita a soma acumulativa dos indivíduos com o aumento da área.

A distribuição dos indivíduos dentro dos córregos foi avaliada através da estimativa do parâmetro *b*. Os limites do intervalo de confiança da estimativa deste parâmetro foram utilizados para determinar qual o tipo de modelo melhor descreve a distribuição de indivíduos pela área. Os valores deste parâmetro foram categorizados em três tipos de ajustes. Quando o limite inferior do intervalo de confiança era menor do que um e o limite superior era maior do que 1 o ajuste foi considerado linear, demonstrando uma distribuição uniforme de indivíduos de Zygoptera. Quando o limite inferior e o superior era menor do que um ou quando estes eram maiores que um o ajuste foi considerado exponencial, demonstrando uma distribuição agrupada dos indivíduos de Zygoptera.

Simulação da dinâmica de somatório zero

A avaliação do pressuposto de somatório zero pela distribuição de indivíduos também foi realizada independentemente através da construção de um algoritmo para a simulação de uma dinâmica neutra. Neste algoritmo a comunidade era mantida com um número fixo de indivíduos N igual a 500, simulando assim um sistema de saturação ambiental constante. Estes indivíduos eram igualmente distribuídos entre S espécies. Durante cada passo de um tempo t cada um dos 500 indivíduos, sendo que esta substituição podia ser por 1 a 3 indivíduos, simulando assim eventos de reprodução. Estes indivíduos eram distribuídos aleatoriamente em um espaço a, o qual possuía dimensão total de uma unidade. Este espaço era subdividido em de 20 unidades. Em cada linha de uma matriz com número de colunas igual ao número de espécies e número de linhas igual a 20, era fornecido o número de indivíduos pertencentes a cada espécie. O procedimento de substituição de indivíduos e distribuíção ao longo do espaço a foi repetido durante 20 intervalos de tempo.

O número de indivíduos obtidos em cada uma das 20 unidades amostras fixas no espaço de cada simulação foram permutados uma única vez e sua soma acumulada ao longo das 20 amostras foi utilizada no ajuste a função não-linear $Y = a^*X^b$ sob o mesmo protocolo de análise executado com os dados de campo.

Para verificar se existe algum efeito da riqueza sobre a distribuição de indivíduos, a simulação foi realizada com diferentes valores de riqueza na comunidade. Os valores ecolhidos foram três, seis, dez, quinze, vinte, vinte e cinco, trinta e desse valor até 200 espécies os intervalos das riquezas utilizadas foram de 10 espécies. Foram feitas 50 repetições para cada valor de riqueza e em cada uma destas considerados 500 indivíduos.

Buscando controlar para possíveis efeitos da baixa abundância observada nos dados de campo, um outro protocolo de simulação foi desenvolvido. Nesse caso foi construído um algoritmo no qual N indivíduos distribuídos uniformente entre S espécies eram redistribuídos aleatoriamente ao longo do espaço fixo a com dimensão total de uma unidade e subdividido em 20 unidades. Esta redistribuição ocorria durante t intervalos de tempo. Nestas simulações foi utilizado o número de espécies e total de indivíduos encontrados em cada uma das 68 amostragens dos córregos. Foram feitas 1000 simulações para cada combinação de riqueza e número total de indivíduos. Em cada uma destas simulações a dinâmica de distribuição de indivíduos foi de 20 passos no tempo. A ordem de cada subunidade espacial foi permutada uma única vez e a soma acumulada do número de indivíduos ao longo das 20 subamostras foi utilizado para ajuste a função potência, já mencionada. As freqüências dos valores médios estimados para o parâmetro b estimado para a distribuição de indivíduos simulada foram comparadas com as freqüências da estimativa deste mesmo parâmetro para as comunidades de Zygoptera amostradas.

RESULTADOS

Distribuição de indivíduos de Zygoptera em córregos

Foram realizados 68 ajustes ao modelo não-linear para as comunidades de Zygoptera amostradas em córregos. A variância explicada pelo modelos ajustados esteve acima de 80%, com exceção da terceira ordem do Córrego da Mata, localizado na Bacia do Rio Pindaíba (60% da variância explicada), e do quarto dia de amostragem do Córrego Aliança localizado dentro do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (50% da variância explicada).

O parâmetro b que determina o tipo de ajuste foi em média 1,1 e os valores de percentis a 2,5 e 97,5% foram de 0,3 e 2,5 respectivamente. Considerando a categorização deste parâmetro pelo intervalo de confiança a maioria dos ajustes foi exponencial, predominando assim uma distribuição agrupada de indivíduos dentro dos córregos. Dos 68 ajustes ao modelo não-linear 49 demonstram uma distribuição agrupada e 19 uma distribuição uniforme (Figura 1). O número total de indivíduos presentes em cada córrego e a riqueza observada não prediz a distribuição de indivíduos de Zygoptera nestes ambientes (Figuras 2 e 3), sendo que esta relação também não foi explicada pela largura média dos córregos amostrados (Figura 4).



Figura 1- Intervalo de confiança para a estimativa do parâmetro b para função (Y= a*X^b), ajustada entre o número de indivíduos acumulados pela área: A) Bacia leste e oeste da R. F. Adolpho Ducke-AM (valores entre parênteses representam as informações da microbacia e da ordem dos igarapés), B) Bacia do Rio Pindaíba - MT (valores entre parênteses representam as ordens dos córregos), C) Bacia do Rio Suiá-Miçú - MT (valores entre parênteses são as datas de amostragem) e D) Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (valores entre parênteses identificam dias diferentes de amostragem).



Figura 2- Regressão linear entre o logarítmo natural do número total de indivíduos de Zygoptera e a estimativa do parâmetro *b* que mede a distribuição dos indivíduos dentro dos córregos amostrados.



Figura 3- Regressão linear entre a riqueza de Zygoptera e a estimativa do parâmetro *b* que mede a distribuição dos indivíduos dentro dos córregos amostrados.



Figura 4- Regressão linear entre a largura do córrego e a estimativa do parâmetro *b* que mede a distribuição dos indivíduos dentro dos córregos amostrados.

Distribuição dos indivíduos em comunidades sobre dinâmica neutra

Foram realizados um total de 1200 ajustes para a distribuição de indivíduos geradas pelas simulações neutras com 500 indivíduos. A estimativa do parâmetro b foi em média 1,0 com valores a 2,5 e 97,5% de percentis de 0,83 e 1,24. Considerando a categorização dos ajustes de acordo com os limites do intervalo confiança, dos 1200 ajustes realizados, 61% foram exponenciais e 38% foram lineares. O intervalo de estimativa do percentil demonstra que a maioria dos valores de b se localizaram muito próximo a 1. Neste caso, a avaliação dos ajustes utilizando os limites dos intervalos de confiança pode ter sido um métrica muito rigorosa considerando exponencial qualquer estimativa de b cujo os extremos do intervalo de confiança diferisse levemente de 1. Não houve um efeito da riqueza sobre a distribuição espacial de indivíduos o que demonstra que o programa gerado conseguiu simular um sistema baseado na equivalência das espécies e na deriva ecológica (Figura 5).



Figura 5- Regressão linear entre a riqueza utilizada em cada simulação de dinâmica neutra (N=500) e as estimativas do parâmetro b para função (Y= a*X^b) ajustada entre o número de indivíduos acumulados pela área.

Nas simulações realizadas com número de indivíduos igual ao das comunidades de Zygoptera amostradas o parâmetro *b* foi em média 0,58 e os valores de percentis a 2,5 e 97,5% foram de 0,3 e 0,92 respectivamente. Nestas simulações as estimativas do parâmetro b apresentaram uma maior variação do que nas simulações realizadas com 500 indivíduos (Figuras 6 A e C). Na comparação da distribuição dos valores médios do parâmetro b dos dados simulados (número de indivíduos igual ao das comunidades de Zygoptera) com a distribuição deste parâmetro para os dados coletados, 42% das estimativas para os dados coletados não foram preditas pela dinâmica neutra. Além do mais, estes valores se localizaram acima de 1, demonstrando distribuições mais agrupadas do que as preditas em uma dinâmica neutra (Figuras 6 A e B).



neutro b para a distribuição de i neutro (N=500)

Figura 6- Distribuição das estimativas do parâmetro b da função Y= a*X^b ajustada para: A) indivíduos distribuídos em um sistema neutro com número de indivíduos igual ao das comunidades de Zygoptera amostradas no campo B) indivíduos de Zygoptera distribuídos nos córregos amostrados C) indivíduos distribuídos em um sistema neutro com número total de indivíduos igual a 500.

DISCUSSÃO

O relacionamento linear entre o número de indivíduos acumulados e a área amostrada implica que as paisagens são sempre bioticamente saturadas (MacArthur e Wilson 1967, Hubbell 2001). A área neste caso poderia não ser um recurso diretamente, mas um bom substituto para recursos limitantes ou condições que estão distribuídas uniformemente através de uma paisagem de duas dimensões (e.g luz solar). Quando o acesso a um recurso depende de se controlar uma unidade do espaço é razoável supor que a disponibilidade de recursos por unidade de área colocará um limite finito para a densidade de organismos que competem dentro de uma dada comunidade ecológica (Hubbell 2001).

A avaliação da distribuição de indivíduos em comunidades reais através da comparação com a distribuição esperada sobre uma dinâmica neutra, permite determinar a variação em entorno de um modelo linear perfeito (inclinação igual a 1) que poderia ser obtida sobre uma dinâmica neutra. Além do mais, permite também avaliar o reflexo da dinâmica neutra sobre a distribuição de indivíduos em cenários que apresentem capacidades de suporte diferentes. Nas simulações feitas com um pequeno número de indivíduos (iguais aqueles encontrados nas comunidades de Zygoptera amostradas), o intervalo de estimativa para o parâmetro que avalia a relação de distribuição de indivíduos é muito grande, refletindo as várias diferentes formas que poucos indivíduos de uma comunidade poderiam se estruturar no espaço. Nestes casos, os valores da estimativa média para este parâmetro demonstra que a distribuição de indivíduos tende a ser mais aleatória do que regular. Porém, nas simulações com grande número de indivíduos a distribuição destes tende a ser mais regular. Os indivíduos das comunidades de adultos de Zygoptera apresentaram contudo, uma distribuição agrupada quando avaliada tanto pelo intervalo de confiança do parâmetro que reflete esta relação nos córregos amostrados quanto a partir da comparação com a distribuição de indivíduos possíveis considerando uma dinâmica neutra. Na avalição desta mesma relação para a
comunidade de arbóreas na floresta tropical do Barro Colorado, a linearidade para a distribuição de indivíduos é muito precisa, sendo que este relacionamento permanece estável através de uma grande variação das escalas espaciais amostradas (Hubbell 2001).

Porém, nem todas as porções de um habitat apresentam a mesma probabilidade de colonização por um indivíduo como ocorre em um cenário neutro. Nestes ambientes, a divergência de uma distribuição aleatória para os indivíduos, poderia ser o resultado não apenas de interações comportamentais como atração ou competição, mas da falta de uniformidade do habitat (Brown e Orians 1970). A distribuição agregada dos organismos tende a ocorrer onde estes encontram recursos e condições que favoreçam sua reprodução e sobrevivência. Os córregos por serem habitats que sofrem contínuas perturbações e apresentarem uma distribuição em manchas para muitas condições e recursos (e.g. substratos para oviposição, áreas com maior correnteza, entrada de luz) poderiam não apresentar uma distribuição de indivíduos regular como aquela esperada em um relacionamento linear subjacente a dinâmica de somatório zero. Nestes ambientes a entrada e saída de indivíduos poderiam ser mais dinâmicas do que em comunidades de arbóreas.

Os adultos de libélulas são principalmente influenciados pela temperatura do ambiente e pela irradiação solar (May 1976, De Marco e Resende 2002, De Marco et al. 2005) e nos riachos com mata a distribuição destas condições não são homogêneas, sendo que a entrada de radiação é limitada a regiões de abertura do dossel ou a um maior alargamento do canal do córrego. E o fato de a distribuição de indivíduos não ser predita pela quantidade total de indivíduos nos córregos, reforça ainda mais a importância da heterogeneidade dos córregos para a distribuição destes. Estudos observacionais sugerem que muitas espécies adultas de Odonata (Anisoptera e Zygoptera) evitam as áreas sombreadas (Kinving e Samways 2000, Samways e Taylor 2004, Samways et al. 2005, Ward e Mill 2005, Reinhardt 2006), sendo que a abundância de Odonata tende a diminuir quando a intensidade de somreamento aumenta (Remsburg et al. 2008)

A disponibilidade de entrada de luz poderia ser um preditor direto da densidade de Zygoptera, mas nas comunidades estudadas as diferenças de densidade não foram relacionadas à largura dos córregos (que seria diretamente ligada à entrada de luz nas margens). Parte disto pode ser devido à pequena variação das larguras dos córregos estudados, para as quais poderiam não existir grandes diferenças na entrada de radiação solar. Riachos de primeira e segunda ordens apresentam temperaturas mais baixas com uma pequena variação (Vannote et al. 1980) o que é sugerido como limitante à diversidade de espécies, pois permite apenas a permanência de espécies que mantém suas atividades em uma estreita variação de temperatura (Vannote et al. 1980). Áreas com temperaturas mais elevadas como nos locais onde existem aberturas no dossel, deveriam ser mais selecionadas pelos adultos de Zygoptera que deveriam se agrupar mais nestas regiões.

Apesar da distribuição de indivíduos não estar associada à riqueza presente nos córregos, cabe considerar qual seria a importância das interações agonísticas em comunidades submetidas a um agrupamento de indivíduos maior do que o assumido pela dinâmica de somatório zero e até que ponto estas seriam simétricas (Abrams 2001) ou influenciadas por características como o tamanho corporal. Espécies de Zygoptera de pequeno tamanho corporal poderiam selecionar áreas com temperatura do ar favorável, como as áreas adjacentes as clareiras. Já espécies de grande tamanho corporal poderiam depender mais da irradiação se localizando preferencialmente dentro das clareiras. Sobre a constância da irradiação solar estas espécies poderiam ficar ativas durante grande parte do dia tendo sucesso na manutenção de territórios e demonstrando comportamento mais agressivo em relação a outros indivíduos (Moore 1964, De Marco e Peixoto 2004, Corbet e May 2008), o que deve ser muito importante em áreas com forte limitação em áreas com condições termais favoráveis como os riachos com mata.

Riachos com mata poderiam ser ainda mais restritivos para as abundâncias de espécies com grande tamanho corporal, uma vez que em corpos de água abertos a densidade de diferentes espécies de Odonata parece estar inversamente correlacionada com o tamanho corporal (Moore 1962, De Marco et al. 2005). Este poderia influenciar nas interações agonísticas intra e interespecífica como na defesa de territórios limitando a densidade dentro dos trechos com condições adequadas. Assim a tolerância a vizinhos poderia ser determinada pela relação do tamanho corporal destes. A sobreposição ou mesmo proximidade das áreas ocupadas pelos Odonata varia de acordo com a espécie e são determinadas pelo grau de territorialidade destas (Brown e Orians 1970). A competição entre machos por espaço na água tem o efeito de reduzir a densidade potencial e aumentar a dispersão de machos adultos (Moore 1964, Macagno et al. 2008). Neste caso as comunidades de adultos de Zygoptera poderiam ser constituídas por espécies de pequeno tamanho corporal que mantivessem uma maior abundância local e portanto um maior grau de residência e espécies de grande tamanho corporal com menor abundância, as quais tenderiam a ter um maior deslocamento entre os habitats (Magurran e Henderson 2003).

A avaliação da distribuição de indivíduos nas comunidades no contexto da Teoria Neutra não é importante *per se* mas pelo fato de que ela está na base do mecanismo de deriva ecológica assumido por esta Teoria, a dinâmica de somatório zero (Hubbell 2001). O que representa o não cumprimento desta relação para a dinâmica de somatório zero? Quanto maior os desvios da linearidade espera-se que mais agrupada seja a distribuição dos indivíduos. Comunidades com indivíduos mais agrupados deveriam conter uma quantidade total de indivíduos menor devido a limitação oferecida pelas interações agonísticas. Estas comunidades deveriam estar portanto, mais sujeitas a diminuição da diversidade por mecanismos de deriva ecológica (Hubbell 2001). Neste contexto a diversidade das comunidades poderia ser mantida apenas a partir de dois fatores: ou uma alta taxa de migração, considerando uma dinâmica neutra ou forte estruturação ambiental.

Por outro lado, isso também sugere que os indivíduos poderiam não ser "iguais" em relação à forma como usam o espaço e que diferenças de nicho poderiam estar sendo importantes para moldar os padrões observados nessas comunidades. Se esse for o caso, espera-se que o número de espécies observados e as relações de abundância sejam afetadas por interações interespecíficas além do escopo do mecanismo básico de competição da teoria neutra. Dois aspectos importantes seriam a seleção de habitat e micro-habitat, aumentando a probabilidade de coocorrência entre espécies próximas, e a exclusão competitva. Se esses processos são importantes nas comunidades não se espera que haja um bom ajuste ao modelo teórico ZSM, derivado da Teoria Neutra, para as distribuições de abundâncias.

Uma Teoria pode ser importante não simplesmente porque suas predições são observadas nos sistemas naturais, mas porque os resultados da avaliação de seus pressupostos revelam novos caminhos de discussão e novas perguntas. Futuros testes relacionados às premissas da Teoria Neutra poderiam avaliar qual a influência da relação de tamanho corporal das espécies na ocupação das clareiras, na densidade dentro destas e ao longo dos córregos e conseqüentemente sobre a predição para a distribuição de abundâncias locais das espécies.

Segundo Hubbell (2005) os indivíduos de uma mesma guilda trófica seriam selecionados para exibir uma série de características as quais permitem que estes explorem melhor o seu ambiente. E estas características evoluiriam independentemente do número de espécies na comunidade que já as apresentasse. Assim, uma outra predição a se testar é se ambientes com estruturas de bacias com córregos inseridos em ambientes florestais como os igarapés do Bioma Amazônico, por exemplo, tendem a apresentar espécies de menor tamanho corporal do que aqueles inseridos em uma paisagem naturalmente aberta. Além do mais, se regionalmente o número de espécies de grande tamanho corporal é limitado distúrbios em pequenos espaços de tempo poderian causar um aumento momentâneo na abundância destas espécies mas deveria ter pouco efeito sobre o número de espécies de grande tamanho corporal que estariam presentes em cada córrego (Hubbell 2005).

CONCLUSÃO

As comunidades de adultos de Zygoptera apresentaram uma baixa densidade e riqueza dentro de córregos. Além do mais, a distribuição de indivíduos foi agrupada, o que não está de acordo com uma distribuição regular subjacente ao pressuposto de somatório zero. Devido as limitações oferecidas pela baixa temperatura nestes ambientes à termorregulação de Odonata, esta distribuição poderia ser o reflexo da distribuição de clareiras, onde a entrada de irradiação e a temperatura são mais altas. Neste caso, interações competitivas poderiam ter um papel mais forte em situações onde o agrupamento de indivíduos é maior do que o assumido pela Teoria Neutra. O número de espécies de Zygoptera de grande tamanho corporal poderia ser limitada nestes ambientes devido a uma possível limitação à densidade destas nas clareiras. Diferenças de nicho poderiam estar sendo importantes para moldar os padrões observados nessas comunidades. Dois aspectos importantes seriam a seleção de habitat e micro-habitat, aumentando a probabilidade de coocorrência entre espécies próximas, e a exclusão competitva. Se esse for o caso, espera-se que o número de espécies não simétricas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abrams, P. A. 2001. A world without competition. - Nature 412: 858-859.

- Angelibert, S. e Giani, N. 2003. Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. – Ecography 26: 13–20.
- Batista, J. D. 2006. Distribuição longitudinal de adultos de Odonata em riachos de Cerrado: uma hipótese ecofisiológica.- Dissertação de mestrado: Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Brown, J.L. e Orians, G. H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. Annual Review ecology and systematics 1: 239-262.
- Carvalho, A. L. e Nessimian, J. L. 1998. Odonata do Estado do Rio de Janeiro, Brasil: habitats e hábitos das larvas. – In: Nessimian, J. L. and Carvalho, A. L. (eds), Ecologia de insetos de aquáticos. Series Oecologia Brasilensis, vol. V, PPGE-UFRJ.
- Conrad, K. F. e Pritchard, G. 1992. An ecological classification of odonate mating systems: the relative influence of natural, inter and intra-sexual selection on males. -Biological Journal of the Linnean Society 45: 255-269.
- Corbet, P. S. 1999. Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. Comstock Publ. Assoc., Ithaca, NY.
- Corbet, P. S. e May, M. L. 2008. Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. - International Journal of Odonatology 11: 155-171.
- De Marco, P. Jr. e Latini, A. O. 1998. Estrutura de Guildas e Riqueza em Espécies em uma Comunidade de Larvas de Anisoptera (Odonata), - In: Nessimian, J. L. and Carvalho, A. L. (eds), Ecologia de insetos de aquáticos. Series Oecologia Brasilensis, vol. V, PPGE-UFRJ.

- De Marco, P. Jr. 1998. The Amazonian Campina dragonfly assemblage: patterns in microhabitat use and behavior in a foraging habitat. Odonatologica 27: 239-248.
- De Marco, P. Jr. e Resende, D.C. 2002. Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. Odonatologica 31: 129-138.
- De Marco, P. Jr. e Peixoto, P.E.C. 2004. Population dynamics of Hetaerina rosea Selys and its relationship to abiotic conditions (Zygoptera: Calopterygidae). – Odonatologica 33: 73-81.
- De Marco, P. Jr. e Resende, D. C. 2004. Cues for territory choice in two tropical dragonflies. Neotropical entomology 33: 397-401.
- De Marco, P. Jr. e Vianna, D. M. 2005. Distribuição do esforço de coleta de Odonata no
 Brasil-subsídios para escolha de áreas prioritárias para levantamento faunísticos.
 Lundiana 6: 13-26.
- De Marco, P. Jr. et al. 2005. Thermoregulatory constraints on behavior patterns in a neotropical dragonfly assemblage. Neotropical Entomology 34: 155-162.
- De Marco, P. Jr. 2006. Um longo caminho até uma Teoria unificada para a ecologia. -Oecologia brasiliensis 10: 120-126.
- Etienne, R. S. et al. 2007. Modes of speciation and the neutral theory of biodiversity. Oikos 116: 241-258.
- Fargione, J. et al. 2003. Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. – PNAS 100: 8916-8920.
- Ferreira-Peruquetti, P. S. e De Marco, P. Jr. 2002. Efeito da alteração ambiental sobre comunidades de Odonata em riachos de Mata Atlântica de Minas Gerais, Brasil.
 Revista brasileira de Zoologia 19: 317-327.
- Ford, E. D. 2000. Scientific method for Ecological research. Cambridge University Press.

- González-Soriano, E. et al. 2008. Odonata diversity in a tropical dry Forest of México,1. Sierra de Huautla, Morelos. Odonatologica 37: 305-315.
- Heinrich, B. e Casey, T. M. 1978. Heat transfer in dragonflies: 'fliers' and 'perchers'. -Journal of Experimental Biology 74: 17-36.
- Heinrich, B. 1993. The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation. - Harvard University Press.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a Tropical dry forest.– Science 203: 1299-1309.
- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. -Princeton University Press.
- Hubbell, S. P. 2005. Neutral theory community ecology and the hypothesis of functional equivalence. - Funcional Ecology 19: 166-172.
- Juen, L. 2006. Distribuição das espécies de Odonata e o padrão de diversidade beta encontrado entre riachos na Amazônia Central. - Dissertação de Mestrado: Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. - Nature 217: 624-626.

- Kimura, M. 1990. Recent developments oh the neutral theory viewed from the Wrightian tradition of theoretical population genetics. - Proceedings of the National Academy of Sciences USA 88: 5969-5973.
- Kinvig, R. G. e Samways, M. J. 2000. Conserving dragonflies (Odonata) along streams running through commercial forestry. - Odonatologica 29: 195-294.
- Leibold, M. A. e McPeek, M. A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. Ecology 87: 1399-1410.
- Loreau, M. 2004. Does funcional redundancy exist? Oikos 104: 606-611.
- Macagno, A. L. et al. 2008. Movement and demographics of *Libellula fulva* (Odonata: Libellulidae). Environmental Entomology 37: 1145-1153.

- MacArthur, R. H. e Wilson, E. O. 1967. The theory of Island Biogeography. Princeton University Press.
- Magurran, A. E. 2003. Measuring Biological Diversity. Blackwell, London.
- Magurran, A. E. e Henderson, P. A. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. – Nature 422: 714-716.
- May, M. L. 1976. Thermoregulation and Adaptation to Temperature in Dragonflies (Odonata: Anisoptera). - Ecological Monographs 46: 1-32.
- Mazancourt, C. 2001. Consequences of community drift. Science 293: 1772.
- McGill, B. J. 2003. A test of the unified neutral theory of biodiversity. Nature 422: 881-885.
- McPeek, M. A. e Brown, J. M. 2000. Building a regional species pool: diversification of the *Enallagma* damselflies in eastern north America. - Ecology 81: 904-920.
- Mendonça, F. P. et al. 2005. Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. Copeia 4: 451-764.
- Moore, N. W. 1962. Population density and atypical behaviour in male Odonata. -Nature 194: 503- 504.
- Moore, N. W. 1964. Intra- and Interspecific Competition Among Dragonflies (Odonata). The Journal of Animal Ecology 33: 49-71.
- Nocedal, J. and Wright, S. J. 1960. Numerical optimization. Springer-Verlag, New York.
- Reinhardt, K. 2006. Macromia illinoiensis Walsh males use shade boundaries as landmarks (Anisoptera: Macromidae). – Odonatologica 35: 389-393.
- Remsburg, A. J. et al. 2008. Shade alone reduces adult dragonfly (Odonata: Libellulidae) abundance. Journal insect behavior 21: 460-468.
- Samways, M. e Taylor, S. 2004. Impacts of invasive alien plants on Red-Listed South African dragonflies (Odonata). - South African Journal Science 100: 78-80.

- Samways, M. J. et al. 2005. Extinction reprieve following alien removal. Conservation Biology 19: 1329-1330.
- Spiegel, M. R. 1974.. Estatística. Editora McGraw-Hill do Brasil, LTDA.
- Vannote, R. L. et al. 1980. The river continuum concept. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 37: 130-137.
- Ward, L. e Mill, P.J. 2005. Habitat factors influencing the presence of adult Calopteryx splendens (Odonata: Zygoptera). European Journal Entomology 102: 47-51.

CAPÍTULO 2²

TESTANDO AS PREDIÇÕES DA TEORIA NEUTRA: AJUSTE DAS COMUNIDADES DE ADULTOS DE ODONATA E DAS GUILDAS DE INSETOS AQUÁTICOS AO MODELO ZSM

 $[\]overline{}^2$ as referências bibliográficas estão de acordo com as normas da Revista *Journal of Animal Ecology*.

INTRODUÇÃO

As comunidades biológicas variam não apenas na riqueza como também na distribuição de indivíduos entre suas espécies. Esta última propriedade das comunidades pode ser definida como equitabilidade e mede o quão similar é a abundância de espécies diferentes. O inverso de equitabilidade é a dominância, a qual demonstra em que grau uma ou poucas espécies dominam uma comunidade (Magurran 2003). Em Ecologia os modelos descrevem processos biológicos de uma maneira simplificada sendo uma formalização de uma estruturação teórica geral (Johnson & Omland 2004). Dentre estes, aqueles que descrevem a distribuição de abundâncias das espécies nas comunidades tem atraído muito atenção (May 1975; Sugihara 1980). Esta medida de diversidade possibilita a comparação de diferentes comunidades descrevendo compactamente a estrutura destas (McGill *et al.* 2007). Além do mais os modelos de distribuição de abundâncias também apresentam grandes interesses práticos como a estimativa da riqueza total de espécies (Preston 1948; Ulrich & Ollik 2005) e como indicador de distúrbios e da integridade e funcionalidade de ecossistemas (Kevan *et al.* 1997).

Vários modelos foram propostos para descrever a distribuição de abundâncias das comunidades biológicas, alguns com um enfoque teórico e outros puramente estatísticos (May 1975; McGill *et al* 2007), sendo que nos modelos puramente estatísticos os parâmetros destes não possuem uma interpretação biológica direta (Johnson & Omland 2004). Os primeiros modelos teóricos fundamentavam-se no pressuposto de que a abundância das espécies reflete o sucesso destas em competir por recursos limitantes. Variações dos modelos estão condicionadas aos diferentes modos pelos quais os recursos podem ser divididos entre as espécies (Magurran 2003). Por exemplo, no modelo "vara quebrada", os recursos são divididos ao acaso entre S espécies simultaneamente; no modelo série geométrica cada espécie ocupa a mesma porção K da quantidade de recursos disponível para esta e a razão da abundância de cada espécie em relação a da espécie que a precede em abundância é constante (May

1975; Magurran 2003). Além destes, vários modelos foram propostos por Tokeshi (1990, 1996) para a divisão de nicho quando novas espécies são adicionadas a comunidade. Nestes modelos a divisão de nicho é assumida ser seqüencial, estocástica e seguindo regras lógicas simples.

Considerando os modelos já propostos, alguns tem mais sucesso do que outros para descrever a distribuição de abundâncias das espécies mas nenhum deles é universalmente aplicado para todas as comunidades ecológicas (Magurran 2003). Os modelos série logarítmica e lognormal, por exemplo, foram os principais modelos de enfoque estatístico (Fisher 1943; Preston 1948). O modelo lognormal é um dos mais difundidos modelos em ecologia de comunidades e ajusta as abundâncias de diversos grupos taxonômicos (May 1975; Brown *et al.* 1995; Longino *et al.* 2002; Oliveira & Batalha 2005). Ele prevê que as abundâncias das espécies em uma escala logarítmica segue uma distribuição normal. Já o modelo série logarítmica prevê que as comunidades seriam dominadas por um grande número de espécies raras (Fisher *et al.* 1943). Posteriormente, algumas explicações teóricas surgiram para estes modelos. Para a lognormal o padrão de distribuição de abundâncias surge a partir de múltiplos fatores independentes que atuam em comunidades ricas em espécies e o mecanismo para série logarítmica seria similar ao assumido para a série geométrica, porém a divisão dos recursos seria ao acaso (May 1975).

A busca por mecanismos que explicam a distribuição de abundâncias das espécies continua atraindo muita atenção em Ecologia (Hughes 1986; Vallade & Houchmandzadech 2003; Volkov *et al.* 2003; McKane *et al.* 2004; He 2005). A "Teoria neutra unificada para biodiversidade" revigorou esta busca (He 2005), demonstrando que os padrões de diversidade que se assemelham àqueles observados na natureza podem surgir considerando o pressuposto de que os organismos de uma mesma guilda trófica têm propriedades demográficas idênticas em uma base *per capita* (Hubbell 2001). Embora, ignorando as elaboradas teorias baseadas no nicho para coexistência das espécies a "Teoria Neutra Unificada", tem se demonstrado capaz de resumir os padrões

empíricos das abundâncias das espécies, explicando tanto padrões de diversidade locais quanto regionais (Hubbell 2001; Magurran 2003; Volkov *et al.* 2003). Esta teoria foi primariamente proposta a partir de comunidades de organismos sésseis ricas em espécies, como florestas tropicais e recifes de corais, onde existem muitas espécies raras (Chave 2004; Chase 2005). Ela é denominada "unificada" pois prediz simultaneamente a riqueza e abundância relativa das espécies em uma comunidade, assim como padrões biogeográficos de composição de espécies (Chase 2005).

As comunidades percorrem uma "caminhada ao acaso" a qual é limitada pelo fato que as abundâncias de todas as espécies devem somar o número total de indivíduos na comunidade. Portanto, a soma das alterações de todas as abundâncias é sempre zero. O mecanismo central para a manutenção da diversidade nas comunidades é a migração de indivíduos a partir da metacomunidade, sendo que na ausência desta, as comunidades chegariam a monodominância por um processo de deriva. Dessa forma, essa teoria prediz uma nova distribuição estatística para as abundâncias, o modelo multinomial de somatório zero, que é dependente do tamanho da comunidade local e da taxa de imigração (Hubbell 2001). Este é um modelo discreto e se aplica principalmente a dados que se assemelham a distribuição lognormal, mas adicionalmente têm uma excessiva quantidade de espécies raras, sendo a distribuição assimétrica em relação a oitava modal. A maior limitação para a obtenção deste modelo é que as simultâneas alterações multiplicativas das abundâncias das espécies devem obedecer às regras do somatório zero (Hubbell 2001; Etienne 2005). O suporte empírico para a "Teoria Neutra Unificada" se baseia sobre a semelhança entre as abundâncias observadas de duas grandes amostras de florestas tropicais e o ajuste a ZSM que é superior ao da lognormal (Pueyo 2006). Porém McGill (2003a) fez vários testes de ajustes demonstrando que seus resultados não confirmam aqueles achados por Hubbell (2001) e que a lognormal é o melhor modelo para estes mesmos dados.

O desenvolvimento recente desta teoria tem se focado em predizer a distribuição de abundâncias de comunidades neutras nas escalas das comunidades locais

e das metacomunidades (Vallade & Houchmandzadeh 2003; Volkov *et al.* 2003; Mckane *et al.* 2004). Neste caso uma metacomunidade é definida como uma unidade biogeográfica e evolutiva, dentro da qual a maioria das espécies que a constituí se originaram, vivem e morrem (He 2005). A distribuição de abundâncias predita para a metacomunidade é a série logarítmica, ou seja, nesta escala haveria um predomínio de espécies raras.

Considerando as abundâncias locais a Teoria Neutra fornece uma fundamentação teórica na qual os diferentes modelos de distribuição de abundâncias, incluindo o ZSM seriam todos pertencentes a uma mesma família e deveriam ser diretamente preditos pela taxa de imigração a qual a comunidade local está sujeita (Hubbell 2001; McGill *et al.* 2006). Eles seriam padrões robustos, insensíveis a variações das características das espécies tais como tamanho corporal. Assim, quando a taxa de imigração para as comunidades é tão alta a ponto de toda morte interna ser substituída por um migrante a distribuição de abundâncias predita é similar a da metacomunidade, uma série logarítmica. Em comunidades onde existe uma severa limitação a entrada de migrantes o modelo de distribuição de abundâncias predito é a série geométrica. Neste caso, deveria existir um severo isolamento das comunidades, ou de outra maneira a metacomunidade deveria ser muito pobre em espécies (Hubbell 2001). Uma comunidade onde a taxa de entrada de migrantes é intermediária entre estes dois extremos a distribuição de abundâncias predita seria a ZSM.

Os córregos podem ser ambientes úteis para avaliar a generalidade da Teoria Neutra (Thompson & Townsend 2006), pois eles são habitats separados por ambientes terrestres, possibilitando avaliar o efeito da dispersão para a estruturação da diversidade local. Além do mais, considerando as altas taxas de perturbação a que eles estão sujeitos, as populações e comunidades locais deveriam ser fortemente determinadas pela dispersão de indivíduos tanto dentro quanto entre os riachos (Palmer *et al.* 1996). Os insetos aquáticos são importantes representantes nestes ambientes e sua distribuição é influenciada por limitações fisiológicas (aquisição de oxigênio, osmoregulação, temperatura), interações tróficas, estrutura física dos habitats e outras interações como competição (Merrit & Cummins 1996). Neste grupo a seleção de habitats é primariamente exercida pelas fêmeas fertilizadas selecionando o tipo de substrato para oviposição. Além destes também serem diretamente dependentes do ambiente terrestre, como parte de seu ciclo de vida. De acordo com sua ecologia e hábito alimentar os insetos aquáticos podem ser divididos em guildas tróficas as quais estão envolvidas com a divisão temporal e espacial de recursos. Uma classificação baseada em mecanismos gerais de alimentação divide os macroinvertebrados aquáticos em fragmentadores, aqueles que se alimentam de tecidos de plantas vasculares; coletores os que recolhem ou filtram partículas orgânicas; os raspadores, que se alimentam de algas aderidas a superfície de substratos e os predadores (Cummins 1973).

Os adultos dos insetos aquáticos podem se dispersar ativamente através do vôo sendo que os deslocamentos tendem a ocorrer mais dentro do contínuo do curso de água (Bilton et al. 2001, Malmqvist 2002), podendo seguir a direção contra a correnteza ou a favor desta (Jones & Resh 1988). E a fase imatura destes insetos se dispersa principalmente passivamente através do carregamento pela correnteza (Bilton et al. 2001). Em Odonata, a dispersão ocorre primordialmente em adultos alados (Corbet 1999). O vôo exerce várias funções no grupo, sendo utilizado para localização de alimento dentro das manchas de habitat, parceiras e locais de oviposição e entre manchas de habitat para a dispersão (Van Dyck & Matthysen 1999). A emigração temporária de fêmeas e imaturos é comum para a maturação (Corbet 1999). Diferenças na taxa de dispersão podem também estar ligadas a diferenças na atividade e mobilidade durante as atividades diárias. O sexo que perde maior tempo longe das áreas reprodutivas é aquele que mais comumente se dispersa para novas áreas (Conrad et al. 2002). No geral a probabilidade de dispersão parece aumentar com o aumento do tamanho corporal, sendo que espécies com maiores tamanhos dispersam com mais freqüência e por maiores distâncias (Michiels & Dhondt 1991; Conrad et al. 1999; Conrad et al. 2002; Taylor & Merriam 1995; Angelbert & Giani 2003). Apesar das espécies da subordem Zygoptera, que apresentam indivíduos de menor tamanho

corporal, apresentarem uma menor taxa de dispersão em relação às espécies de Anisoptera (Conrad et al. 1999; Algelibert & Giani 2003; Juen et al 2007), o contínuo de tamanho corporal e níveis de atividades das espécies dentro da subordem Zygoptera pode codificar taxas diferentes de dispersão dentro deste grupo (Corbet & May 2008). Algumas espécies podem mover-se por consideráveis distâncias, 0,5 Km em um intervalo de um a dois dias, o que representa uma pequena fração do tempo de vida médio do adulto (Purse et al. 2003), grandes Zygoptera, podem deslocar cerca de 1 Km no mesmo intervalo de tempo (Stettmer 1996), outras espécies de Zygoptera de pequeno tamanho corporal deslocam por curtas distâncias, como 366 metros em 19 dias (Garrison & Hafernik Jr. 1981; McPeek 1989; Rouquette & Thompson 2007). Além disso, a dispersão pode ter um importante papel para a abundância de populações locais. De todos os adultos registrados da espécie Sympetrum danae (Anisoptera) apenas 20% foram considerados como tendo emergido localmente (Michiels & Dhondt 1991). Como outros insetos aquáticos, os Odonata são claramente um grupo distribuído em manchas de habitat, estando restritos à água quando ovo e na forma imatura de larvas. A maioria do tempo de vida de um adulto também está restrita para os locais de reprodução. Além do mais, em uma escala local os habitats recentemente criados como reservatórios e lagos artificiais são rapidamente colonizados por espécies de ampla preferência de habitats (Steytler & Samways 1995).

Os estágios aquáticos tanto quanto os terrestres de insetos podem ser bons grupos para o estudo da estruturação da diversidade nos córregos pela dispersão. Portanto neste capítulo o objetivo foi testar as predições fornecidas pela Teoria Neutra para as distribuições de abundâncias locais e regionais para os adultos da subordem Zygoptera e as guildas de predadores, coletores e fragmentadores de insetos aquáticos em córregos. Testando: i) Se a distribuição de abundâncias nos córregos se ajusta à distribuição multinomial de somatório zero (ZSM); ii) Se em regiões com menor limitação a dispersão as abundâncias locais se ajustam ao modelo série logarítmica; iii) Se as abundâncias regionais apresentam uma distribuição do tipo série logarítmica.

MATERIAL E MÉTODOS

Banco de Dados

Adultos de Odonata

Foram utilizados os dados da amostragem de Odonata em córregos de quatro estudos diferentes (APÊNDICE I). Uma amostragem de 24 córregos da Bacia leste e oeste da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazonas (Juen 2006), uma amostragem de 16 córregos da Bacia do Rio Pindaíba, Mato Grosso (Batista 2006), uma amostragem de cinco córregos da Bacia do Suiá-Miçú, no norte do Mato Grosso e de 5 córregos na região do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (PNCV), Goiás.

Na Bacia Hidrográfica leste e oeste da Reserva Florestal Adolpho Ducke foi realizada apenas uma coleta durante a época chuvosa. Os pontos estavam distribuídos entre córregos de 1^a e 3^a ordens sendo, 11 de primeira ordem, oito de segunda e cinco de terceira ordem. Nesta região, os córregos são riachos que correm dentro da Mata de Terra Firme, possuem pouca entrada de luz e recebem grande quantidade de material alóctone, o que conduz a acidificação de suas águas (Mendonça et al. 2005). Foram amostradas 17 espécies de Odonata, sendo 14 pertencentes a subordem Zygoptera e 3 a subordem Anisoptera.

Na Bacia Hidrográfica do Rio Pindaíba foram amostrados a primeira, segunda, terceira e quarta ordem dos Córregos da Mata, Papagaio, Taquaral e Cachoeira (Batista 2006). Foram realizadas duas coletas, uma na época da chuva e outra na época da seca. A riqueza total de Odonata foi de 38 espécies, sendo 28 espécies de Zygoptera e 10 espécies de Anisoptera. Na época chuvosa foram observadas 22 espécies de Odonata, das quais 16 eram da subordem Zygoptera e 5 eram da subordem Anisoptera. Na época seca foram amostradas 30 espécies de Odonata, das quais 22 eram Zygoptera e 8 Anisoptera. Na Bacia Hidrográfica do Rio Suiá-Miçú, foram realizadas três etapas de amostragem, duas durante a seca, realizadas em Setembro de 2007 e Maio de 2008 e uma durante a época chuvosa, realizada em Dezembro de 2007. Foram amostrados 5 córregos de pequena largura (até 7 metros) e com mata ripária preservada. No total foram observadas 44 espécies de Odonata, destas 31 são da subordem Zygoptera e 13 da Anisoptera.

Os cinco córregos localizados do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, inseridos na Bacia do Rio Tocantins foram amostrados na estação seca, durante cinco dias consecutivos. No total foram observadas 20 espécies de Odonata, das quais 18 eram Zygoptera e 2 eram Anisoptera.

Em todos os estudos foi aplicado o mesmo procedimento de amostragem da comunidade de Odonata. Este procedimento consiste da contagem do número de adultos em 100 metros de comprimento por dois metros de largura do riacho. Esta área é subdividida em 20 segmentos de cinco metros de comprimento por dois metros de largura. Indivíduos de cada espécie observada foram coletados com rede entomológica para confirmação da identificação.Todas as coletas foram realizadas em uma temperatura de no mínimo 19°C e com céu claro, período de maior atividade dos insetos da ordem Odonata (May 1976, De Marco and Resende 2002).

Nos ajustes aos modelos de distribuição de abundâncias foram assumidos dois níveis de estrutura biológica. Um nível mais alto, representando o conjunto regional de espécies ou metacomunidade (Hubbell 2001). Este foi considerado agrupando os riachos de cada área de estudo. Assim a avaliação da diversidade na escala regional foi feita através dos 24 córregos agrupados da Bacia leste e oeste a Reserva Florestal Adolpho Ducke; dos 16 córregos agrupados para a Bacia do Rio Pindaíba, 5 córregos do PNCV e da Bacia do Rio Suiá-Miçú. O nível mais baixo é denominado comunidade local e cada córrego foi considerado como uma comunidade local.

Foram utilizadas apenas as espécies de Zygoptera, pois elas apresentaram as maiores abundâncias nos córregos estudados. E apenas os córregos que apresentaram 10 ou mais indivíduos foram utilizados para ajuste aos modelos de distribuição de abundâncias.

Os dados de épocas de coletas diferentes em uma mesma região foram separados devido ao intervalo de tempo entre as coletas, três a cinco meses, estar além do intervalo de geração das espécies de Zygoptera (Garrison & Hafernick Jr. 1981; Corbet 1999; McGill *et al.* 2006). Para a amostragem da Bacia leste e oeste da Reserva Florestal Adolpho Ducke e da região do PNCV, as quais foram amostradas apenas uma vez, época chuvosa e seca respectivamente, foi realizado apenas um ajuste regional e um ajuste para cada local. Na Bacia do Rio Pindaíba que foi amostrada em duas épocas, uma na época chuvosa e outra na época seca. Os ajustes para o conjunto regional e local de espécies foram feitos separadamente para cada época. A Bacia do Rio Suiá-Miçú foi amostrada em três épocas diferentes, duas na época da seca e uma na época chuvosa. Os ajustes para o conjunto regional e local de espécies foram feitos separadamente para cada época da seca e uma na época chuvosa. Os ajustes para o conjunto regional e local de espécies foram feitos separadamente para cada época da seca e uma na época chuvosa.

Fase imatura de insetos aquáticos

Foram utilizados os dados da amostragem de insetos aquáticos realizada durante a execução do projeto "Igarapés". Este projeto visa avaliar os efeitos da fragmentação florestal e mudanças da cobertura da vegetação sobre a integridade funcional e estrutural de pequenos riachos amazônicos (Nessimian *et al.* 2008). Neste projeto foi amostrada a fase imatura dos insetos aquáticos em 150 metros de cada um dos 20 igarapés escolhidos dentro da área experimental do "Projeto de dinâmica biológica de fragmentos florestais" (PDBFF), localizada na região da Amazônia Central, próximo a Manaus. Os macroinvertebrados foram amostrados retirando três subamostras de cada um dos quatro substratos principais: liteira presente em poções e áreas de águas escuras, liteira presente em áreas de corredeiras, manchas de substrato arenoso e vegetação dos bancos sedimentares dos riachos (Nessimian *et al.* 2008). Os

igarapés foram distribuídos entre corpos d'água de primeira e segunda ordem, sendo 17 de primeira ordem e três de segunda distribuídos nas microbacias do Rio Cuieiras, Urubu e Rio Preto da Eva (Nessimian et al. 2008). Os insetos aquáticos amostrados em cada igarapé foram categorizados em suas respectivas guildas tróficas utilizando as informações presentes na literatura (Cummins 1973, Bispo et al. 2006, Tomanova et al. 2006). Foram consideradas três guildas tróficas; os fragmentadores, os predadores e os coletores. Sendo que nesta última categoria foram alocados os insetos de hábito filtrador e coletores de matéria orgânica e os insetos raspadores de perifiton (APÊNDICE I). As morfoespécies que não apresentavam informação a respeito de sua guilda trófica, não foram utilizadas na análise. Neste caso não foram utilizadas 15 morfoespécies, sendo estas: Campsurus sp., Ciclorrapha sp., Coryphorus sp., Dryopidae sp., Elateridae sp., Helichus sp., Hydraena sp., Hydrainidae sp1, Hydrochus sp., Lutrochidae sp., Noteridae *sp.*, Phengodidae *sp.*, Psychodidae *sp.*, Ptilodactilidae *sp.*, Triplectides *sp.*. Todas estas morfoespécies foram raras nos locais amostrados, com exceção de Triplectides sp. que apresentou em alguns locais uma abundância em torno de dez indivíduos.

Nos ajustes aos modelos de distribuição de abundâncias, da mesma maneira que para os adultos de Odonata foram considerados dois níveis de estrutura espacial, a local e a regional. Os ajustes das abundâncias regionais dos insetos aquáticos foram feitos somando as abundâncias das morfoespécies de todos os 20 igarapés amostrados. O ajuste das abundâncias de cada local foi feita separadamente para cada igarapé. Os ajustes aos modelos de distribuição de abundâncias para a escala local e para o conjunto regional de espécies foram feitos separadamente para cada uma das guildas tróficas.

Ajuste aos modelos de distribuição de abundâncias

Modelo multinomial de somatório zero (ZSM)

Os ajustes ao modelo ZSM são feitos através de duas abordagens metodológicas, não existindo ainda um consenso para as estimativas de seus parâmetros

(Hubbell 2001; McGill 2003a; Volkov *et at.* 2003; Vallade & Houchmandzadeh 2003; McKane *et al.* 2004; Etienne & Olff 2004; Etienne 2005; McGill *et al.* 2006). Uma utiliza simulações computacionais para a estimativa dos parâmetros (Hubbell 2001; McGill 2003a) e a outra utiliza a solução analítica de equações propostas para a dinâmica neutra (Volkov *et at.* 2003; Vallade & Houchmandzadeh 2003; McKane *et al.* 2004; Etienne & Olff 2004; Etienne 2005). A prioridade na utilização de métodos analíticos tem sido justificada devido a dificuldade de saber quando parar as simulações para atingir uma distribuição de abundâncias em equilíbrio (McGill 2003a; McGill *et al.* 2006; Volkov *et al.* 2003).

Neste trabalho a estimativa dos parâmetros teta (número fundamental da biodiversidade) e *m* (probabilidade de uma morte dentro da comunidade ser substituída por um indivíduo migrante) foí feita utilizando o modelo analítico proposto por Etienne (2005). A vantagem deste modelo é que ele fornece uma probabilidade multivariada de observar uma distribuição de abundâncias em uma amostra de *J* indivíduos a partir da comunidade local dada que as abundâncias locais se distribuam de acordo com o modelo multinomial de somatório zero. Modelos analíticos como o proposto por Volkov *et al.* (2003) assume que as abundâncias das espécies são independentes, porém de acordo com a Teoria Neutra estas estão limitadas pelas regras do somatório zero (Etienne & Olff 2004).

A solução analítica proposta por Etienne (2005) é baseada na genealogia dos indivíduos da comunidade baseada na sua história de migração. Cada indivíduo na comunidade local é um migrante ou descendente de um ancestral migrante. Caso a dispersão seja muito baixa, o evento de migração ocorreu em um passado mais remoto e todos os indivíduos de uma espécie possuem o mesmo ancestral migrante. Se a migração é um evento mais freqüente, diferentes indivíduos de uma espécie podem descender de diferentes ancestrais migrantes (Etienne & Olff 2004).

Esta solução se aplica a uma amostra a partir da comunidade, e como ela utiliza a verossimilhança ela pode ser aplicada não apenas para a estimativa de parâmetros

como também para a comparação de modelos (Etienne 2005). Ao contrário dos métodos anteriores utilizados para estimativa dos parâmetros (Hubbell 2001; McGill 2003a; Volkov *et al.* 2003; Alonso & Mckane 2004), as estimativas através deste método utiliza toda a informação presente no vetor de abundâncias observado e as abundâncias estão correlacionadas devido a limitação estabelecida pela dinâmica de somatório zero.

O vetor de abundâncias observado das espécies de Zygoptera e das guildas de insetos do conjunto regional e local foram ajustados ao modelo ZSM através da solução analítica proposta por Etienne (2005) implementada em um conjunto de rotinas computacionais (McGill et al. 2007, B. McGill comunicação pessoal). As rotinas foram escritas e executadas no programa MATLAB. A rotina de ajuste ao modelo ZSM consiste de um algoritmo de otimização padrão (comando fminsearch no MATLAB), o qual é baseado no algoritmo Nelder-Mead. Este estima os valores dos parâmetros m e teta minimizando o valor negativo do logaritmo da verossimilhança. O valor inicial do parâmetro teta fornecido para o algoritmo é de 0,5, se a razão entre o número de indivíduos e cinco for maior do que o número de espécies. Caso contrário o valor de estimativa inicial para o parâmetro teta é igual a 10. O valor inicial para o parâmetro de migração é de 0,10. O termo da solução analítica no qual é fornecido as combinações de migrantes que poderia configurar as abundâncias locais é resolvido utilizando uma função que é executada no programa C que foi adaptada a partir do algoritmo escrito por Etienne (2005). Após a estimativa dos parâmetros do modelo ZSM, o número de espécies esperado em cada classe de abundância é obtido através da solução analítica de Volkov et al. 2003

Além disso, o vetor de abundâncias de cada local também foi ajustado aos modelos série geométrica, série logarítmica e lognormal contínua. E o vetor de abundância do conjunto regional de espécies foi ajustado aos modelos série logarítmica e a lognormal contínua. A estimativa dos parâmertros e das abundâncias esperadas pelos modelos série geométrica e série logarítrmica foram feitos utilizando as equações classicamente aplicadas para o ajuste deles (May 1975). A estimativa dos parâmetros do

modelo lognormal contínuo foi feito através da média e erro padrão obtidos do logaritmo na base 10 do vetor de abundâncias.

O ajuste a outros modelos além do ZSM foi realizado com a finalidade de contrapor o ajuste da ZSM ao ajuste fornecido por outros modelos (Platt 1964). Seguindo o proposto por McGill *et al.* 2007, os dados foram ajustados a um modelo mais flexível, o modelo lognormal e a um modelo menos flexível tal como a série logarítmica e a série geométrica.

Medidas de ajustes aos modelos de distribuição de abundâncias

Um modelo de distribuição de abundâncias deve ser considerado como superior se apresentar superioridade em relação a outros modelos baseado em várias medidas de ajustes (McGill *et al.* 2006). Assim, a avaliação dos ajustes do vetor de abundâncias observado ao proposto por cada um dos modelos teóricos foi feita através de quatro medidas diferentes: a estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov, do teste de qui-quadrado, do coeficiente de determinação R^2 e do critério de informação de Akaike (AIC).

O teste de Kolmogorov-Smirnov é um teste não-paramétrico que avalia as diferenças entre as distribuições de freqüências acumulativas de duas amostras (Sokal & Rohf 1995). Este teste pode ser aplicado para pequenas amostras de dados contínuos, e baseia-se na hipótese nula de que duas amostras são distribuídas da mesma maneira.

O teste de qui-quadrado é utilizado para dados categorizados. O número de indivíduos esperado por um determinado modelo teórico é categorizado em classes de abundância e a freqüência destas é comparada a freqüência das mesmas classes considerando as abundâncias observadas. Uma dificuldade para o cálculo deste teste ocorre quando as abundâncias esperadas para uma classe têm freqüência menor do que um. Para contornar este problema, valores de freqüências menores do que um podem ser

adicionadas em classes adjacentes, assim como os seus equivalentes observados, ajustando consequentemente os graus de liberdade (Magurran 2003).

O coeficiente de determinação (\mathbb{R}^2) é obtido em um ajuste linear simples entre as abundâncias esperadas de acordo com um determinado modelo teórico e as abundâncias observadas. Ele demonstra o quanto as abundâncias observadas podem ser explicadas por aquelas preditas por um modelo teórico (Zar 1999). Este coeficiente varia de 0 a 1, sendo quanto mais próximo de 1 maior a explicação do modelo para as abundâncias observadas.

O critério de informação de Akaike (AIC) pode ser interpretado como sendo a contribuição de um dado modelo teórico para explicar as distribuições de abundâncias observadas. Ele cria uma medida de balanço entre a complexidade (o número de parâmetros inseridos no modelo) e o quanto o os dados observados se assemelham a um modelo teórico, o que é estimado pela máxima verossimilhança (Akaike 1974). Deste modo, utilizando os dados empíricos os modelos são facilmente estruturados em uma seqüência de ordenação do melhor para o pior modelo. Quando o número de parâmetros K é grande em relação ao tamanho da amostra n, utiliza-se uma correção do cálculo do critério de Akaike , denominada critério de Akaike de segunda ordem (AICc) (Burhnam & Anderson 2002, 2004). O valor do critério de Akaike de segunda ordem é dado pela seguinte equação:

$$AIC_{c} = -2 \log(f_{t}(\theta)) + 2K + 2K(K+1)/n-K-1$$

no qual $\pounds(\theta)$ é a máxima verossimilhança dos dados observados ao predito por um dado modelo, e *n* é o tamanho da amostra, ou o número de espécies amostradas. A menor quantidade de parâmetros ajustados (igual a um) é para os modelos série geométrica e série logarítmica, para o modelo lognormal são ajustados dois parâmetros e para o modelo ZSM utilizando a solução analítica de Etienne (2005) são ajustados quatro parâmetros. O AIC_c deve ser usado quando a relação entre o tamanho da amostra e o número de parâmetros do modelo menos parcimonioso é menor do que 40 (Burnham & Anderson 2002, 2004).

Os valores individuais de AIC ou AIC_c não são individualmente interpretáveis. Assim para a seleção e comparação do poder de explicação de diferentes modelos competidores calcula-se o valor de Δ_i :

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$$

Neste caso AIC_{min} é o menor valor dos AIC_i calculados, o qual representa o melhor modelo. Nesta transformação o melhor modelo tem $\Delta_i=0$ e os demais modelos valores positivos. Assim, Δ_i é a perda de informação quando se usa um outro modelo *i* que não o melhor modelo. Burnham & Anderson (2002, 2004) sugerem algumas regras para se acessar o mérito relativo de cada modelo de acordo com os valores de Δ_i . Modelos com valores de $\Delta_i \leq 2$, possuem substancial evidência como um modelo plausível para explicar os dados empíricos; $4 \leq \Delta_i \leq 7$, possuem uma evidência menor, podendo ser utilizado em futuras comparações de modelos e modelos com $\Delta_i > 10$, não possuem nenhum suporte.

Além disto, uma outra abordagem permite normalizar a máxima verossimilhança de todos o modelo avaliados de tal forma que estas somem 1 e trate cada uma delas como probabilidades (Burnham & Anderson 2002, 2004), assim:

$$wi = \frac{\exp(-\Delta i/2)}{\sum_{r=1}^{R} \exp(\Delta r/2)}$$

O w_i , também denominado pesos de Akaike são utéis para avaliar o quanto de evidência que existe para o melhor modelo. O resultado desta equação indica a probabilidade de que o modelo *i* seja o melhor entre todo o conjunto de modelos considerados (Johnson & Omland 2004). O peso de evidência do melhor modelo em

relação a qualquer outro modelo é a razão entre o w_i do melhor modelo e o w_i de outro modelo. Neste trabalho modelos que apresentaram uma razão de evidência menor ou igual a 4 foram considerados igualmente bons descritores das distribuições de abundâncias observadas.

A avaliação dos ajustes pela estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov, R² e o AIC foram baseadas no cálculo da função densidade probabilidade cumulativa (CDF) para as abundâncias observadas e então comparado com a CDF teoricamente predita de acordo com o modelo de distribuição de abundâncias ajustado (McGill 2003a). O teste de qui-quadrado foi realizado através da categorização das abundâncias observadas e esperadas em classes de abundância de logaritmo na base dois. Estas medidas de ajustes também estão implementadas no conjunto de rotinas computacionais utilizado (McGill *et al.* 2007, Brian McGill *comunicação pessoal*).

Freqüência de tamanho corporal e isolamento geográfico para avaliar a limitação à dispersão regional

O tamanho corporal é uma característica chave das diferenças funcionais entre as espécies. A Teoria Neutra, por estar baseada na equivalência ecológica, desconsidera esta característica biológica para a estruturação da diversidade. Etienne & Olff (2004b) fornece uma nova abordagem para a equivalência ecológica propondo uma teoria na qual concilia a neutralidade com a teoria do nicho através das diferenças de tamanho corporal. Eles sugerem que a Teoria Neutra poderia ter seu domínio reestruturado para abranger espécies com pequenas diferenças no tamanho do corpo, as quais seriam denominadas de guildas de tamanho corporal. Assim, a limitação à dispersão das metacomunidades foi avaliada restringindo o pressuposto de equivalência ecológica das espécies para aquelas pertencentes a uma mesma guilda de tamanho corporal. Considerando as restrições fornecidas pelo tamanho corporal na taxa de dispersão das espécies a freqüência de classes de tamanho corporal dos adultos de Odonata em cada conjunto regional foi utilizada como um substituto para avaliar a limitação a dispersão da metacomunidade. Considerando, o proposto por Etienne e Olf (2004b) espécies de Zygoptera mais similares no tamanho corporal deveriam ser funcionalmente mais equivalentes na capacidade de dispersão e neste caso o argumento neutro da contribuição da dispersão para a estrutura da diversidade local deveria ganhar mais importância (Etienne & Olff 2004b). Assim sendo, as predições fornecidas pela Teoria Neutra para os ajustes das abundâncias locais seria garantido de acordo com as classes corporais que apresentassem maiores freqüências no conjunto regional de espécies.

As espécies de Zygoptera encontradas em cada conjunto regional de espécies, foram categorizadas nas classes de tamanho corporal pequena e grande baseada na largura média do tórax. Na região da Bacia leste e oeste da Reserva Florestal Adolpho Ducke quatro espécies foram definidas como de pequeno tamanho corporal (largura média do tórax na faixa de 0,7 a 1,1 mm) e 10 espécies com grande tamanho corporal (largura média do tórax de 1,2 a 1,7 mm). Na Bacia do Rio Pindaíba 17 espécies foram definidas como de pequeno tamanho corporal (largura média do tórax na faixa de 0,5 a 1,1 mm) e 9 espécies com grande tamanho corporal (largura média do tórax na faixa 1,26 a 1,93 mm). Na região da Bacia do Rio Suiá-Micú 21 espécies foram definidas como de pequeno tamanho corporal (largura média do tórax de 0.62 a 1.10 mm) e nove espécies de grande tamanho corporal (largura média do tórax de 1,2 a 1,90 mm). Na região da Bacia do Rio Pindaíba 17 espécies foram definidas na classe de pequeno tamanho corporal (largura média do tórax de 0,5 a 1,14 mm) e 9 espécies de grande tamanho corporal (largura média do tórax 1,3 a 1,9 mm). Foram consideradas duas categorias baseadas na freqüência dos tamanhos corporais. Uma das categorais foi constituída por conjuntos regionais com menos de 45% das espécies de pequeno tamanho corporal e a outra por conjuntos regionais com mais de 60% das espécies nesta mesma classe de tamanho. A frequência de ajustes aos modelos série logarítmica e série geométrica nestas duas categorias regionais foram comparadas através de um teste de qui-quadrado.

O efeito da limitação de dispersão sobre o modelo de distribuição de abundâncias ajustado nas comunidades de cada guilda trófica de insetos foi avaliada

através da limitação a dispersão pelo isolamento geográfico. Neste caso foi realizada uma análise de regressão logística na qual a variável preditora foi a distância média de cada igarapé em relação aos outros 19 igarapés amostrados e a variável resposta binária foi a presença ou ausência de ajuste das abundâncias locais ao modelo de distribuição de abundâncias série logarítmica. A regressão logística é um tipo especial de regressão, na qual a variável dependente é categórica ao invés de contínua. O caso mais simples é aquele no qual a variável dependente é binária. A forma gráfica de ajuste é uma curva logística ou em forma de S, a partir de um valor mínimo para um valor máximo assintótico (Gotelli & Ellison 2004). O modelo indica a probabilidade de ocorrência de um determinado evento em relação ao nível de alguma variável contínua. Os parâmetros desta regressão são estimados pelo método de máxima verossimilhança.

RESULTADOS

Adultos de Odonata

Distribuição de abundâncias para o conjunto de espécies regionais

A análise visual do gráfico de ordenação das abundâncias regionais observadas das espécies de Zygoptera demonstra que com exceção da Reserva Adolpho Ducke onde as abundâncias se distribuíram de maneira mais equitativa, semelhante ao predito pelo modelo lognormal, as outras regiões apresentaram poucas espécies dominantes e um alto número de espécies com baixa abundância, semelhante ao relacionamento predito pela série logarítmica (Figura 1). O padrão lognormal, não esteve associado a uma maior riqueza, uma vez que a Bacia leste e oeste da Reserva Florestal Adolpho Ducke, apresentou a menor riqueza de todos os conjuntos regionais analisados (14 espécies) e nem a uma maior amostragem temporal dos córregos. A região do PNCV onde os córregos foram amostrados com um esforço de coleta maior (cinco dias consecutivos cada) apresentou um gráfico de ordenação semelhante ao esperado para o modelo série logarítmica.

Foram realizados cinco ajustes ao conjunto de abundâncias regionais, sendo que para a Bacia do Rio Pindaíba na época da seca e a Bacia do Rio Suiá-Miçú na amostragem da seca de Setembro/07 não foi possível ajustar as abundâncias ao modelo ZSM pois a estimativa de seus parâmetros apresentou baixa convergência segundo o algoritmo utilizado.

O coeficiente de determinação não foi uma boa estatística para selecionar os diferentes modelos teóricos, com exceção dos dados da Bacia do Suiá-Miçú amostragem de Dezembro/2007 e Maio/2008, onde ele apresenta valores discrepantes entre os modelos ajustados (Tabela 1). Desconsiderando a avaliação dos ajustes por esta estatística, em dois dos conjuntos regionais, PNCV e Bacia do Rio Pindaíba na época

chuvosa não foi possível distinguir qual modelo descreve melhor as abundâncias regionais de Zygoptera. Em ambos os casos a estatística do teste de qui-quadrado selecionou a ZSM, o AIC selecionou a série logarítmica e a estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov selecionou o modelo lognormal (Tabela 1 e 2). As abundâncias regionais observadas da Bacia do Rio Suiá-Micú, tanto na amostragem de Dezembro/2007 quanto na amostragem de Maio/2008 apresentaram melhor ajuste ao modelo lognormal de acordo com a estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov e do qui-quadrado. As abundâncias de Zygoptera da região da Bacia leste e oeste da R.F. Adolpho Ducke apresentaram melhor ajuste ao modelo série logarítmica considerando a estatística do teste de qui-quadrado e o critério de informação de Akaike (Tabela 1 e 2).

Utilizando apenas o critério de informação de Akaike de segunda ordem como medida de ajuste para selecionar os modelos de distribuição de abundâncias, em todos os casos as abundâncias regionais se ajustaram melhor ao modelo série logarítmica, apresentando os piores ajustes ao modelo ZSM (Tabela 2). De acordo com o peso de evidência em relação ao melhor modelo, em dois casos (Bacia do Suiá-Micú nas coletas de Dezembro/2007 e Maio/2008) o modelo lognormal apresentou-se como um bom competidor para o modelo série logarítmica, devendo ser levado em consideração em futuras análises. Porém, existe uma razoável evidência de que o modelo ZSM pode ser descartado como um possível descritor das abundâncias regionais dos adultos de Zygoptera (Tabela 2).

Distribuição de abundâncias para as comunidades

A análise visual do gráfico de ordenação das abundâncias locais observadas demonstra que as comunidades de cada córrego são pobres em espécies e em alguns casos com muitas espécies raras, consequentemente as abundâncias locais exibem um padrão semelhante àquele esperado pelos modelos série geométrica e série logarítmica (Figuras 2 e 3).

Foram realizados 28 ajustes para as comunidades locais. Nas outras comunidades, não foi possível avaliar os ajustes aos modelos de distribuição de abundâncias devido a impossibilidade de estimativa dos parâmetros do modelo ZSM que apresentou baixa convergência segundo o algoritmo utilizado. Para a Reserva Florestal Adolpho Ducke foram realizados cinco ajustes locais, para a Bacia do Rio Pindaíba na época chuvosa e seca foram realizados respectivamente sete e três ajustes locais. Para a região do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros foram realizados quatro ajustes. Na Bacia do Rio Suiá-Miçú foram feitos três ajustes para a amostragem de Dezembro/2007, três para a amostragem de Setembro/2007 e três para a amostragem de Maio/2008.

Na avaliação dos ajustes das abundâncias locais para aos modelos ZSM, lognormal, série logarítmica e série geométrica o coeficiente de determinação não foi um bom descriminador dos diferentes modelos. Em geral ele apresentou valores altos (acima de 0,80) e muito próximos para todos os ajustes, sendo que os menores valores foram obtidos na maioria das vezes para o modelo ZSM e em três locais para o modelo série geométrica.

Desconsiderando a avaliação dos ajustes pelo coeficiente de determinação e utilizando as outras medidas de ajustes, em dez locais não é possível dizer qual modelo descreve melhor as abundâncias de adultos de Zygoptera, pois cada medida de ajuste selecionou um modelo (Tabela 3 e 4). Em sete comunidades as abundâncias locais se ajustaram melhor ao modelo lognormal, em seis locais ao modelo série geométrica e em quatro e um local as abundâncias se ajustaram melhor aos modelos série logarítimica e o ZSM respectivamente. Assim como para os ajustes regionais a estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov tende a selecionar o modelo lognormal, sendo que em apenas quatro dos 28 ajustes esta estatística não selecionou este modelo.

Utilizando apenas o critério de Akaike de segunda ordem como medida de ajuste, diminui o número de locais que apresentam melhor ajuste ao modelo lognormal e aumenta o número de locais com melhor ajuste aos modelos ZSM, série logarítimica e série geométrica (Tabela 4). Nenhum modelo apresentou uma maior frequencia de ajustes para as comunidades locais. As abundâncias de oito locais foram melhor ajustadas ao modelo ZSM, de dois locais ao modelo lognormal. As abundâncias de nove locais foram melhor descritas pelo modelo série logarítmica e em outros nove locais pelo modelo série gemétrica (Tabela 4).

O peso de evidência para o melhor modelo não pôde ser calculado para os ajustes de oito locais. Nestes o valor do critério de Akaike de segunda ordem tendeu a infinito, isto ocorreria toda vez que o número de parâmetros do modelo de abundâncias para o qual os dados eram ajustados era igual ao número de espécies. Nos demais locais, a baixa razão de evidência (≤ 4) para o melhor modelo demonstra que os modelos série geométrica e série logarítmica são ambos bons competidores para descrever a abundância local dos adultos de Zygoptera (Tabela 4). Nestes mesmos casos o modelo ZSM pode ser definitivamente descartado como um bom modelo. Porém, em dois dos locais que apresentaram maior esforço de amostragem (Córrego Aliança e Barro Vermelho, ambos no PNCV) as abundâncias locais se ajustaram melhor aos modelos série logarítmica, não apresentando bons competidores para ele. Neste caso a razão de evidência estave acima de 12 vezes para o modelo série logarítmica. Nos seis locais em que foi possível calcular a razão de evidência para o modelo ZSM observa-se que este modelo é o melhor descritor não apresentando bons competidores (Tabela 4).



Figura 1- Gráfico de ordenação das abundâncias observadas de Zygoptera no conjunto regional de espécies: A) Bacia leste e oeste da R. F. Adolpho Ducke, B) Bacia do Rio Pindaíba (II/05) C) Bacia do Rio Pindaíba (VII/05) D) Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros E) Bacia do Rio Suiá-Miçú (XII/07) F) Bacia do Rio Suiá-Micú (IX/07) G) Bacia do Rio Suiá-Micú (V/08).

Tabela 1. Ajustes das abundâncias regionais de adultos de Zygoptera aos modelos ZSM, série logarítmica e lognormal através das medidas: KS (estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov), $\chi^2 \log_2$ (estatística do teste de qui-quadrado para as classes de abundância em oitavas). Os valores destacados são para os melhores modelos de acordo com a medida de ajuste utilizada.

Conjunto Regional		\mathbb{R}^2			KS		$\chi^2 \log_2$			
	ZSM	Série logarítmica	Lognormal	ZSM	Série logarítmica	Lognormal	ZSM	Série logarítmica	Lognormal	
Bacia leste e oeste										
R.F.Adolpho Ducke	0,91	0,98	0,98	0,38	0,27	0,20	69,10	43,53	46,02	
Bacia do Rio Pindaiba										
(II/05)	0,99	0,99	0,98	0,19	0,24	0,15	5,93	6,88	7,48	
Bacia do Rio Suiá-Miçú										
(XII/07)	0,72	0,99	0,99	0,58	0,26	0,14	17,85	3,77	2,71	
Bacia do Rio Suiá-Miçú										
(V/08)	0,82	0,99	0,99	0,46	0,28	0,14	10,20	3,27	2,60	
PNCV	1,00	1,00	0,99	0,20	0,20	0,14	16,90	18,90	25,21	

Tabela 2- Valores de AIC_c, Δ AIC_c, w_i (peso do modelo) e razões de evidência para os modelos de distribuição de abundâncias ZSM, Série logarítmica e lognormal na descrição das abundâncias regionais dos adultos de Zygoptera. Os valores destacados são para os melhores modelos.

Conjunto Regional	AICc				ΔAICc			wi			W_1/w_3
	ZSM	Série logarítmica	Lognormal	ZSM	Série logarítmica	Lognormal	ZSM	Série logarítmica	Lognormal		
Bacia leste e oeste R.F.Adolpho Ducke	127,34	109,00	113,88	18,35	0,00	4,88	0,00	0,92	0,08	11,47	9642,64
Bacia do Rio Pindaiba (II/05)	128,18	119,38	123,22	8,80	0,00	3,84	0,01	0,86	0,13	6,80	81,29
Bacia do Rio Suiá-Miçú (XII/07)	134,57	101,00	103,19	33,58	0,00	2,20	0,00	0,75	0,25	3,00	19563966,73
Bacia do Rio Suiá-Miçú (V/08)	142,88	114,16	117,01	28,72	0,00	2,86	0,00	0,81	0,19	4,17	1722435,78
PNCV	151,32	144,98	150,78	6,34	0,00	5,80	0,04	0,91	0,05	18,15	23,77



Postos

Figura 2- Gráfico de ordenação das abundâncias observadas de Zygoptera nos córregos: A) Piabanha (XII/07) B) Piabanha (IX/07) C) Piabanha (V/08)
D) Lúcio (V/08) E) Betis (XII/07) F) Betis (IX/07) G) Betis (V/08) H) Suiá 1ª ordem (IX/07) I) Suiá 2ª ordem (XII/07) J) Aliança K) Barro Vermelho L) Estiva M) Mulungu.


Figura 3- Gráfico de ordenação das abundâncias observadas de Zygoptera nos córregos: A) Acará 33 B) Tinga 31 C) Bolívia 12 D) Bolívia 21 E) Bolívia 22 F) Cachoeira 1^a ordem (II/05) G) Cachoeira 2^a ordem (II/05) H) Mata 3^a ordem (II/05) I) Papagaio 2^a ordem (II/05) J) Taquaral 1^a ordem (II/05) K) Taquaral 2^a ordem (II/05) L) Taquaral 4^a ordem (II/05) M) Cachoeira 2^a ordem (VII/05) N) Papagaio 1^a ordem (VII/05) O) Taquaral 2^a ordem (VII/05).

Tabela 3- Ajustes das abundâncias locais de adultos de Zygoptera aos modelos ZSM, lognormal, série logarítmica e série geométrica através das medidas: KS (estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov), $\chi^2 \log_2$ (estatística do teste de qui-quadrado para as classes de abundância em oitavas). Os valores destacados são para os melhores modelos de acordo com a medida de ajuste utilizada.

Local			R ²				KS			2	$\chi^2 \log_2$	
			Série	Série			Série	Série			Série	Série
	ZSM	Lognormal	logarítmica	geométrica	ZSM	Lognormal	logarítmica	geométrica	ZSM	Lognormal	logarítmica	geométrica
Piabanha (XII/07)	0,98	0,97	0,99	0,96	0,35	0,20	0,37	0,25	4,15	6,16	4,47	7,73
Piabanha (IX/07)	0,77	0,97	0,99	0,98	0,54	0,31	0,37	0,30	13,43	4,70	4,60	5,93
Piabanha (V/08)	0,87	0,97	0,97	0,98	0,45	0,27	0,36	0,26	4,89	1,26	3,82	1,12
Lúcio (V/08)	0,67	0,98	1,00	0,98	0,66	0,27	0,36	0,23	26,19	6,84	6,14	7,11
Betis (XII/07)	0,83	0,97	0,98	0,99	0,54	0,31	0,45	0,33	7,27	3,33	5,14	2,52
Betis (IX/07)	0,85	0,98	0,97	0,99	0,45	0,18	0,41	0,20	5,83	1,25	3,10	1,86
Betis (V/08)	0,79	0,98	0,99	0,98	0,53	0,22	0,30	0,25	10,54	3,52	4,34	3,14
Suiá 1 (IX/07)	0,63	0,98	1,00	0,95	0,73	0,14	0,25	0,23	23,57	8,63	9,34	7,81
Suiá 2 (XII/07)	0,89	0,98	0,97	0,99	0,43	0,18	0,36	0,20	7,08	2,68	5,17	2,54
Aliança	1,00	0,99	1,00	0,92	0,21	0,12	0,23	0,31	1,94	3,17	2,18	9,83
Barro Vermelho	0,97	0,97	0,97	0,85	0,26	0,26	0,27	0,52	6,82	8,65	7,28	26,05
Estiva	0,80	0,98	0,99	0,98	0,52	0,18	0,38	0,23	43,18	27,50	33,20	25,08
Mulungu	0,65	0,96	0,98	0,96	0,77	0,33	0,43	0,33	22,81	7,71	8,19	8,83
Acará 33	0,92	0,96	0,99	0,99	0,33	0,24	0,54	0,43	1,24	0,35	0,93	0,24
Tinga 31	0,82	0,96	1,00	0,99	0,51	0,34	0,52	0,42	7,32	2,63	2,21	2,19
Bolívia 12	0,91	0,98	0,96	0,98	0,42	0,31	0,43	0,36	11,05	4,35	10,59	5,65
Bolívia 21	0,89	0,97	0,99	0,99	0,44	0,31	0,43	0,36	9,91	5,63	8,01	5,05
Bolívia 22	0,81	0,96	1,00	0,99	0,52	0,27	0,50	0,38	2,72	0,48	0,46	0,44
Cachoeira 1(II/05)	0,98	0,96	0,99	0,97	0,41	0,26	0,44	0,31	2,91	2,81	3,03	2,98
Cachoeira 2 (II/05)	0,65	0,97	1,00	0,98	0,68	0,23	0,41	0,27	11,08	0,89	0,42	1,35
Mata 3 (II/05)	0,75	0,97	0,99	0,98	0,63	0,24	0,31	0,27	10,58	4,00	5,09	2,89
Papagaio 2 (II/05)	0,90	0,98	0,98	0,99	0,44	0,20	0,43	0,29	3,78	1,46	3,43	1,42
Taquaral 1 (II/05)	0,68	0,96	0,99	0,95	0,69	0,27	0,36	0,30	9,14	2,83	3,10	2,27
Taquaral 2 (II/05)	0,76	0,94	0,98	0,97	0,66	0,26	0,57	0,38	7,22	1,04	4,40	1,71
Taquaral 4 (II/05)	0,85	0,93	0,99	0,97	0,45	0,36	0,60	0,43	23,23	11,34	20,32	11,89
Cachoeira 2 (VII/05)	0,93	0,95	1,00	1,00	0,37	0,37	0,57	0,49	1,67	0,93	0,06	0,42
Mata 1 (VII/05)	0,72	0,97	1,00	0,98	0,63	0,24	0,35	0,21	6,30	0,74	0,53	1,44
Taquaral 2 (VII/05)	0,73	0,94	0,99	0,97	0,68	0,26	0,51	0,31	8,86	2,39	3,57	2,32

Tabela 4- Valores de AIC_c, Δ AIC_c e w_i (peso do modelo) para os modelos de distribuição de abundâncias ZSM, Lognormal, Série logarítmica e Série Geométrica na descrição das abundâncias locais dos adultos de Zygoptera. Os valores destacados são para os melhores modelos. O valor de AICc é indefinido quando o número de amostras (número de espécies) é pequeno em relação ao número de parâmetros do modelo, isto conduz ao resultado Inf (infinito).

		1	AICc			Δ	AICc				wi		,	,
			Série	Série			Série	Série			Série	Série	w_1/w_2	w_1/w_3
	ZSM	Lognormal	logarítmica	geométrica	ZSM	Lognormal	logarítmica	geométrica	ZSM	Lognormal	logarítmica	geométrica		
Piabanha (XII/07)	57,30	46,24	41,86	44,71	15,44	4,38	0,00	2,85	0,00	0,08	0,74	0,18	4,16	8,92
Piabanha (IX/07)	77,06	52,83	47,58	47,65	29,49	5,25	0,00	0,07	0,00	0,04	0,49	0,47	1,04	13,81
Piabanha (V/08)	83,59	37,45	33,92	32,58	51,02	4,88	1,35	0,00	0,00	0,05	0,32	0,63	1,96	11,46
Lúcio (V/08)	77,98	50,12	44,31	45,73	33,67	5,81	0,00	1,42	0,00	0,04	0,65	0,32	2,03	18,29
Betis (XII/07)	-3,74	40,42	28,74	27,27	0,00	44,16	32,48	31,01	1,00	0,00	0,00	0,00	5414548,20	11268818,00
Betis (IX/07)	93,19	45,87	43,57	41,36	51,83	4,50	2,21	0,00	0,00	0,07	0,23	0,70	3,01	9,51
Betis (V/08)	84,03	60,42	56,94	56,56	27,47	3,87	0,39	0,00	0,00	0,07	0,42	0,51	1,21	6,91
Suiá 1 (IX/07)	4,55	44,41	31,70	32,36	0,00	39,86	27,15	27,81	1,00	0,00	0,00	0,00	785558,34	1093178,43
Suiá 2 (XII/07)	70,32	42,74	40,48	38,27	32,04	4,47	2,21	0,00	0,00	0,07	0,23	0,70	3,02	9,34
Aliança	87,26	79,05	74,07	79,86	13,19	4,98	0,00	5,79	0,00	0,07	0,88	0,05	12,08	18,06
Barro Vermelho	74,34	67,90	62,36	76,52	11,98	5,55	0,00	14,17	0,00	0,06	0,94	0,00	16,01	1192,37
Estiva	105,16	57,08	54,32	51,91	53,25	5,17	2,41	0,00	0,00	0,05	0,22	0,73	3,34	13,24
Mulungu	18,33	Inf	30,34	30,50	0,00	Inf	12,01	12,18	_	_	_	_	_	_
Acará 33	Inf	25,07	18,92	18,52	Inf	6,55	0,40	0,00	_	_	_	_	_	_
Tinga 31	58,70	29,78	24,30	24,75	34,41	5,48	0,00	0,45	0,00	0,03	0,54	0,43	1,25	15,50
Bolívia 12	Inf	29,24	25,07	23,22	Inf	6,02	1,85	0,00	_	_	_	_	_	_
Bolívia 21	Inf	30,69	24,05	23,22	Inf	7,47	0,82	0,00	_	_	_	_	_	_
Bolívia 22	-13,56	29,98	17,24	17,49	0,00	43,54	30,80	31,05	1,00	0,00	0,00	0,00	4877044,70	5518408,16
Cachoeira 1(II/05)	51,34	37,06	32,51	34,02	18,82	4,55	0,00	1,51	0,00	0,07	0,64	0,30	2,13	9,74
Cachoeira 2 (II/05)	71,84	36,71	31,19	32,46	40,64	5,52	0,00	1,26	0,00	0,04	0,63	0,33	1,88	15,78
Mata 3 (II/05)	-3,57	39,15	26,50	26,33	0,00	42,72	30,08	29,90	1,00	0,00	0,00	0,00	3116122,50	3396819,12
Papagaio 2 (II/05)	-12,37	32,19	21,07	20,07	0,00	44,57	33,44	32,44	1,00	0,00	0,00	0,00	11051757,25	18235850,09
Taquaral 1 (II/05)	7,80	Inf	20,07	20,56	0,00	Inf	12,28	12,76	_	_	_	_	_	_
Taquaral 2 (II/05)	10,23	3,85	Inf	Inf	6,38	0,00	Inf	Inf	_	_	_	_	_	_
Taquaral 4 (II/05)	-3,62	37,86	30,23	27,56	0,00	41,49	33,86	31,19	1,00	0,00	0,00	0,00	5922090,09	22476929,82
Cachoeira 2 (VII/05)	50,36	34,29	30,28	30,24	20,12	4,06	0,04	0,00	0,00	0,06	0,46	0,47	1,02	7,60
Mata 1 (VII/05)	Inf	35,80	27,96	28,36	Inf	7,83	0,00	0,40	_	_	_	_	_	_
Taquaral 2 (VII/05)	10,14	4,49	Inf	Inf	5,64	0,00	Inf	Inf	_	_	_	_	_	_

Na Bacia do Rio Pindaíba e na Bacia do Rio Suiá-Miçú a classe de pequeno tamanho corporal representou respectivamente 65 e 70% das espécies, já nas regiões da Bacia leste e oeste da Reserva Florestal Adolpho Ducke e do PNCV esta mesma classe de tamanho corporal representou 28 e 43% das espécies. A freqüência de ajustes aos modelos série geométrica e série logarítmica não diferiu entre regiões em que as espécies de pequeno tamanho corporal representaram menos do que 45% do conjunto regional de espécies e aquelas regiões em que as espécies. Sendo que na primeira categoria em três locais as abundâncias apresentaram melhor ajuste ao modelo série logarítimica em quatro locais a série geométrica. Na segunda categoria em seis locais as abundâncias se ajustaram melhor ao modelo série logarítmica e em cinco locais as abundâncias se ajustaram melhor ao modelo série geométrica.

Fase imatura de insetos aquáticos

Distribuição de abundâncias para o conjunto de espécies regionais

A guilda mais diversa foi a de insetos coletores com 97 morfoespécies, seguida pela guilda de insetos predadores com 73 morfoespécies. A guilda de insetos fragmentadores foi a que apresentou a menor diversidade composta por apenas 13 morfoespécies. Na interpretação do gráfico de ordenação das abundâncias regionais observadas a guilda de insetos fragmentadores, apresentou um gráfico de ordenação das abundâncias observadas mais íngrime semelhante ao esperado para o modelo série geométrica, já as guildas de insetos predadores e coletores apresentaram um gráfico de ordenação das abundâncias semelhante ao predito pelo modelo lognormal (Figura 4).

O coeficiente de determinação apresentou altos valores ($\geq 0,98$) e pequenas diferenças entre todos os modelos avaliados, não sendo portanto uma boa medida para avaliação dos ajustes (Tabela 5). Utilizando as outras três medidas de ajustes, a abundância das morfoespécies da guilda de insetos predadores foi melhor descrita pelo modelo ZSM de acordo com o teste de qui-quadrado e o critério de Akaike de segunda ordem e estas mesmas medidas selecionaram o modelo série logarítmica para a guilda de insetos fragmentadores (Tabela 5). A guilda de insetos coletores foi melhor descrita pelo modelo lognormal de acordo com a avalição da estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov e o critério de Akaike de segunda ordem.

Utilizando apenas o critério de Akaike de segunda ordem como medida de ajuste, o modelo ZSM foi o que melhor descreveu as abundâncias das morfoespécies de insetos coletores e predadores e modelo série logarítmica foi o melhor modelo para as abundâncias das morfoespécies de fragmentadores (Tabela 6). A razão de evidência para estes modelos demonstra que não existem bons competidores para o modelo ZSM nas comunidades de coletores e predadores, porém o modelo lognormal compete com o série logarítmica na descrição das abundâncias de insetos fragmentadores (Tabela 6).



Figura 4- Gráfico de ordenação das abundâncias observadas para o conjunto regional de espécies na região do PDBFF para as guildas de insetos: A) predadores B) fragmentadores C) coletores.

Tabela 5. Ajustes das abundâncias regionais das morfoespécies pertencentes as guildas tróficas de predadores, fragmentadores e coletores aos modelos ZSM, série logarítmica e lognormal através das medidas: KS (estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov), χ^2 log₂ (estatística do teste de qui-quadrado para as classes de abundância em oitavas). Os valores destacados são para os melhores modelos de acordo com a medida de ajuste utilizada.

		R^2			KS			$\chi^2 \log$	2
	ZSM	Série logarítmica	Lognormal	ZSM	Série logarítmica	Lognormal	ZSM	Série logarítmica	Lognormal
Predadores	0,97	1,00	1,00	0,25	0,22	0,12	13,76	15,01	19,70
Fragmentadores	0,98	0,99	1,00	0,16	0,20	0,09	27,51	26,24	28,37
Coletores	1,00	1,00	1,00	0,14	0,19	0,07	7,74	10,53	5,21

Tabela 6. Valores de AIC_c, Δ AIC_c e w_i (peso do modelo) para os modelos de distribuição de abundâncias ZSM, Série logarítmica e lognormal na descrição das abundâncias regionais dos insetos das guildas tróficas de predadores, fragmentadores e coletores. Os valores destacados são para os melhores modelos.

	AICe AAICe							Wi		w_1/w_2	w_1/w_3
				7514	Série	Loonomial	7614	Série	Loonomial		
				ZSM	logaritmica	Lognormai	ZSM	logaritmica	Lognormal		
Predadores	525,72	541,26	555,94	0,00	15,54	30,22	1,00	0,00	0,00	2365,87	3642934,15
Fragmentadores	151,09	138,16	141,17	12,93	0,00	3,01	0,00	0,82	0,18	4,51	642,07
Coletores	805,89	810,77	814,22	0,00	4,88	8,33	0,91	0,08	0,01	11,47	64,31

Distribuição de abundâncias para as comunidades

A anáilise visual do gráfico de ordenação das abundâncias observadas para as morfoespécies das guildas de insetos predadores e coletores demonstra que os ajustes locais se assemelharam a forma esperada para o modelo série logarítmica, predizendo um grande número de espécies raras (Figuras 5 e 7). A guilda de insetos fragmentadores, porém, apresentou um gráfico de ordenação para as abundâncias locais similar ao predito para o modelo série geométrica (Figura 6).

Para a guilda de insetos predadores foram realizados 13 ajustes locais aos modelos de distribuição de abundâncias, para os insetos fragmentadores foram realizados 12 ajustes e para os insetos coletores nove ajustes locais. Os ajustes para os outros locais não foi possível devido a baixa convergência do algoritmo utilizado para estimativa dos parâmetros do modelo ZSM.

Da mesma maneira que para os ajustes das abundâncias do conjunto regional a pequena variação apresentada pelo coeficiente de determinação entre diferentes modelos, fez desta uma medida inadequada para a avaliação dos ajustes (Tabelas 7 a 9). Com exceção da guilda de fragmentadores onde o modelo ZSM tendeu a apresentar valores menores e mais discrepantes em relação aos outros modelos, nos demais ajustes o coeficiente de determinação apresentou uma pequena variação. Além do mais, a estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov tendeu a selecionar o modelo lognormal para as abundâncias locais de todas as três guildas de insetos.

Descartando o coeficiente de determinação, para a guilda de insetos predadores, em sete locais, não foi possível definir qual modelo descreve melhor as abundâncias, pois cada uma das três medidas de ajustes selecionou um modelo. Em três locais, o modelo que melhor descreve as abundâncias foi o série geométrica, de acordo com a avaliação do teste de qui-quadrado e do critério de Akaike de segunda ordem. Estas mesmas medidas, selecionaram o modelo série logarítmica em outros três locais (Tabela 7). Portanto nenhum modelo apresentou uma predominância nos ajustes das abundâncias locais. Para a guilda de insetos fragmentadores em seis locais não foi possível definir qual modelo descreve melhor as abundâncias, pois cada medida de ajuste selecionou um modelo (Tabela 8). O modelo lognormal descreveu melhor as abundâncias locais em quatro locais e o modelo série geométrica foi o melhor descritor para apenas dois locais. Para a guilda de insetos coletores, em três locais não é possível avaliar qual modelo descreve melhor as abundâncias das espécies, pois, cada medida de ajuste selecionou um modelo. Em quatro locais o melhor modelo foi a série logarítmica, e em um local cada os melhores modelos foram o ZSM e a lognormal (Tabela 9).

Adotando apenas o critério de Akaike de segunda ordem como medida de avalição dos ajustes, na guilda de insetos predadores nove locais se ajustaram melhor ao modelo série logarítmica e quatro ao modelo série geométrica (Tabela 10 - valores de AICc destacados). Com exceção de um local onde a razão de evidência para o modelo série logarítmica foi alta, a baixa razão de evidência para o melhor modelo (≤ 4) demonstra que os modelos série logarítmica e série geométrica são ambos bons competidores para a descrição das abundâncias locais da guilda de insetos predadores (Tabela 10) e o modelo ZSM pode ser descartado como um bom modelo para explicar as abundâncias locais.

Para a guilda de insetos fragmentadores quatro locais se ajustaram melhor ao modelo série logarítmica, quatro ao modelo série geométrica, três locais se ajustaram ao modelo ZSM e dois ao modelo lognormal (Tabela 11 - valores de AICc destacados). Em três locais não foi possível calcular os pesos de evidência para os modelos pois o AICc tendeu a infinito. Nos outros locais, a razão de evidência para o melhor modelo (\leq 3) demonstra que os modelos série logarítmica e série geométrica são ambos bons competidores para a descrição das abundâncias locais de insetos fragmentadores (Tabela 11). Além do mais, com exceção de um local, esta mesma razão demonstra o modelo lognormal pode ser descartado como um bom modelo para descrever as abundâncias locais. Nos casos em que o modelo ZSM foi o melhor modelo, as altas razões de evidência demonstram que não existem bons modelos competidores para este modelo.

E para a guilda de coletores oito locais foram melhor ajustados ao modelo série logarítmica e um ao ZSM (Tabela 12 - valores de AICc destacados). Com exceção de

dois locais, onde o modelo lognormal é um bom competidor para o modelo série logarítmica, nos outros locais em que o modelo série logarítmica foi o melhor modelo ajustado as altas razões de evidência ($\geq 5,8$) demonstra que não existem bons competidores para ele entre os modelos analisados. Já o local que teve melhor ajuste ao modelo ZSM a razão de evidência para este modelo em relação ao série logarítmica é baixa.

Resumindo, para fins de avaliação da generalidade das predições da Teoria Neutra, o modelo ZSM, predito para as abundâncias locais, apresenta uma pequena evidência como melhor descritor das abundâncias tanto da guilda de insetos predadores, coletores e fragmentadores. Para a guilda de insetos fragmentadores não é possível saber qual dos modelos (série logarítmica ou série geométrica) descreve melhor as abundâncias locais. Para guilda de insetos predadores além deste dois modelos o modelo lognormal também deve ser levado em consideração em futuras análises e para a guilda de insetos coletores o modelo série logarítmica e lognormal devem ser levados em consideração em futuros estudos.



Figura 5- Gráfico de ordenação das abundâncias observadas nos igarapés da área do PDBFF para morfoespécies da guilda de insetos predadores: A)
Igarapé 1, B) Igarapé 2 C) Igarapé 3 D) Igarapé 4 E) Igarapé 5 F) Igarapé 6 G) Igarapé 7 H) Igarapé 8 I) Igarapé 9 J) Igarapé 10 K) Igarapé 11
L) Igarapé 12 M) Igarapé 13 N) Igarapé 14 O)Igarapé 15 P) Igarapé 16 Q) Igarapé 17 R) Igarapé 18 S) Igarapé 19 T) Igarapé 20



Figura 6- Gráfico de ordenação das abundâncias observadas nos igarapés da área do PDBFF para morfoespécies da guilda de insetos fragmentadores:
A) Igarapé 1, B) Igarapé 2 C) Igarapé 3 D) Igarapé 4 E) Igarapé 5 F) Igarapé 6 G) Igarapé 7 H) Igarapé 8 I) Igarapé 9 J) Igarapé 10 K) Igarapé 11 L) Igarapé 12 M) Igarapé 13 N) Igarapé 14 O)Igarapé 15 P) Igarapé 16 Q) Igarapé 17 R) Igarapé 18 S) Igarapé 19 T) Igarapé 20.



Figura 7- Gráfico de ordenação das abundâncias observadas nos igarapés da área do PDBFF para morfoespécies da guilda de insetos coletores: A)
Igarapé 1, B) Igarapé 2 C) Igarapé 3 D) Igarapé 4 E) Igarapé 5 F) Igarapé 6 G) Igarapé 7 H) Igarapé 8 I) Igarapé 9 J) Igarapé 10 K) Igarapé 11
L) Igarapé 12 M) Igarapé 13 N) Igarapé 14 O)Igarapé 15 P) Igarapé 16 Q) Igarapé 17 R) Igarapé 18 S) Igarapé 19 T) Igarapé 20.

	ZSM	Lognormal	R ² Série logarítmica	Série geométrica	ZSM	Lognormal	KS Série logarítmica	Série geométrica	ZSM) Lognormal	ζ ² log ₂ Série logarítmica	Série geométrica
Igarapél	0,94	0,99	0,98	0,99	0,30	0,17	0,40	0,27	4,45	1,75	4,29	0,88
Igarapé 2	0,99	0,98	0,99	0,98	0,40	0,26	0,38	0,28	10,10	33,41	10,96	235,50
Igarapé 5	0,93	0,99	1,00	1,00	0,32	0,22	0,44	0,32	5,97	3,28	2,78	1,72
Igarapé 6	0,99	0,98	0,99	0,97	0,34	0,21	0,35	0,22	3,44	4,59	3,95	7,10
Igarapé 7	0,74	0,99	1,00	0,99	0,56	0,22	0,35	0,19	25,96	6,78	4,48	8,24
Igarapé 9	1,00	0,99	1,00	0,99	0,35	0,19	0,38	0,24	0,68	1,88	0,86	3,54
Igarapé 10	0,95	0,98	1,00	0,99	0,22	0,23	0,41	0,28	3,66	2,80	1,13	3,05
Igarapé 11	0,84	0,98	0,99	0,99	0,47	0,29	0,43	0,31	11,31	4,25	3,40	3,75
Igarapé 13	0,99	0,96	0,98	0,96	0,43	0,32	0,41	0,30	4,99	8,12	5,29	17,12
Igarapé 15	1,00	0,98	1,00	1,00	0,48	0,27	0,48	0,38	2,11	5,49	2,32	4,21
Igarapé 16	0,96	0,98	0,99	1,00	0,38	0,27	0,53	0,44	1,49	0,23	1,08	0,08
Igarapé 17	0,94	0,98	1,00	1,00	0,33	0,28	0,50	0,41	3,38	2,30	0,38	0,84
Igarapé 20	1,00	0,96	1,00	0,99	0,57	0,33	0,55	0,46	3,51	8,04	4,02	6,54

Tabela 7- Ajustes das abundâncias locais da guilda de insetos predadores aos modelos ZSM, lognormal, série logarítmica e série geométrica através das medidas: KS (estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov), $\chi^2 \log_2$ (estatística do teste de qui-quadrado para as classes de abundância em oitavas). Os valores destacados são para os melhores modelos de acordo com a medida de ajuste utilizada.

Tabela 8- Ajustes das abundâncias locais da guilda de insetos fragmentadores aos modelos ZSM, lognormal, série logarítmica e série geométrica através das medidas: KS (estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov), $\chi^2 \log_2$ (estatística do teste de qui-quadrado para as classes de abundância em oitavas). Os valores destacados são para os melhores modelos de acordo com a medida de ajuste utilizada.

	ZSM	Lognormal	R2 Série logarítmica	Série geométrica	ZSM	Lognormal	KS Série logarítmica	Série geométrica	ZSM	ر Lognormal	ζ ² log ₂ Série logarítmica	Série Geométrica
Igarapé 1	0,69	0,97	1,00	0,97	0,66	0,18	0,34	0,21	14,56	3,51	3,66	3,36
Igarapé 2	0,65	0,97	0,99	0,96	0,72	0,25	0,28	0,29	49,91	18,60	19,61	15,07
Igarapé 3	0,72	0,94	0,98	0,96	0,71	0,26	0,60	0,31	22,33	6,38	16,61	5,94
Igarapé 4	0,88	0,97	0,93	0,97	0,40	0,20	0,58	0,39	12,86	1,98	11,15	4,88
Igarapé 5	0,88	0,98	0,98	0,99	0,47	0,21	0,33	0,23	10,19	4,38	8,18	3,40
Igarapé 6	0,73	0,98	0,99	0,97	0,62	0,29	0,35	0,30	22,34	9,12	10,71	7,46
Igarapé 8	0,75	0,99	0,99	0,98	0,58	0,14	0,28	0,14	6,41	1,88	2,34	2,24
Igarapé 10	0,70	0,98	0,99	0,97	0,66	0,22	0,28	0,23	24,68	9,46	10,10	8,61
Igarapé 12	0,57	0,96	0,99	0,92	0,82	0,22	0,26	0,37	21,14	2,91	2,94	3,93
Igarapé 17	0,70	0,97	0,99	0,97	0,68	0,23	0,29	0,26	16,61	7,13	8,11	5,46
Igarapé 18	0,90	0,98	1,00	1,00	0,40	0,22	0,40	0,26	3,17	1,20	1,30	0,82
Igarapé 20	0,83	0,96	0,98	0,94	0,51	0,29	0,32	0,35	20,92	10,53	10,33	10,96

Tabela 9- Ajustes das abundâncias locais da guilda de insetos coletores aos modelos ZSM, lognormal, série logarítmica e série geométrica através de quatro medidas: KS (estatística do teste de Kolmogorov-Smirnov), AIC_c (critério de informação de Akaike de segunda ordem), $\chi^2 \log_2$ (estatística do teste de qui-quadrado para as classes de abundância em oitavas). Os valores destacados são para os melhores modelos de acordo com a medida de ajuste utilizada.

			R^2				KS			2	$\chi^2 \log_2$	
	ZSM	Lognormal	Série logarítmica	Série geométrica	ZSM	Lognormal	Série logarítmica	Série geométrica	ZSM	Lognormal	Série logarítmica	Série Geométrica
Igarapé 1	0,99	0,99	1,00	0,99	0,28	0,17	0,35	0,20	7 ,9 7	10,03	8,61	36,58
Igarapé 2	0,99	0,99	1,00	0,98	0,26	0,21	0,35	0,24	6,24	9,23	5,57	37,85
Igarapé 7	1,00	0,99	1,00	0,98	0,32	0,15	0,31	0,19	9,51	15,24	9,92	698,80
Igarapé 8	0,67	0,99	1,00	0,99	0,60	0,16	0,31	0,15	32,71	2,47	1,69	7,15
Igarapé 10	0,44	0,99	1,00	0,97	0,80	0,18	0,30	0,26	93,67	4,00	3,13	11,51
Igarapé 11	1,00	0,99	1,00	0,96	0,25	0,15	0,29	0,24	4,93	5,31	5,83	13,64
Igarapé 13	0,99	0,98	1,00	0,99	0,46	0,27	0,42	0,29	7,47	18,96	8,75	31,44
Igarapé 16	1,00	0,97	1,00	0,99	0,54	0,35	0,51	0,42	0,90	3,55	0,79	3,74
Igarapé 18	0,99	0,97	0,99	0,98	0,36	0,24	0,40	0,26	7,94	7,68	8,66	10,66

		1	AICc			Δ	AICc				Wi		w_1/w_2	w_1/w_3
			Série	Série			Série	Série			Série	Série		
	ZSM	Lognormal	logarítmica	geométrica	ZSM	Lognormal	logarítmica	geométrica	ZSM	Lognormal	logarítmica	geométrica		
Igarapé1	104,63	86,68	87,16	84,09	20,54	2,59	3,07	0,00	0,00	0,18	0,14	0,67	3,64	4,64
Igarapé 2	121,28	120,86	117,22	128,69	4,06	3,64	0,00	11,47	0,10	0,12	0,77	0,00	6,19	7,61
Igarapé 5	132,81	111,28	108,23	106,88	25,94	4,41	1,36	0,00	0,00	0,07	0,31	0,62	1,97	9,06
Igarapé 6	110,79	108,09	104,17	110,93	6,62	3,92	0,00	6,76	0,03	0,12	0,83	0,03	7,11	27,36
Igarapé 7	172,82	132,48	125,82	128,60	47,00	6,67	0,00	2,78	0,00	0,03	0,78	0,19	4,01	28,01
Igarapé 9	104,65	101,11	96,70	98,93	7,95	4,41	0,00	2,23	0,01	0,08	0,69	0,23	3,04	9,09
Igarapé 10	101,16	89,50	84,00	86,65	17,16	5,50	0,00	2,65	0,00	0,05	0,75	0,20	3,76	15,65
Igarapé 11	88,53	66,43	61,32	61,94	27,21	5,11	0,00	0,62	0,00	0,04	0,55	0,40	1,36	12,88
Igarapé 13	69,26	69,61	62,89	73,13	6,37	6,72	0,00	10,23	0,04	0,03	0,92	0,01	24,14	24,14
Igarapé 15	84,82	82,59	78,17	79,20	6,65	4,43	0,00	1,03	0,02	0,06	0,57	0,34	1,67	9,14
Igarapé 16	62,11	47,46	46,41	45,03	17,09	2,44	1,39	0,00	0,00	0,16	0,28	0,56	2,00	3,38
Igarapé 17	119,64	97,51	94,44	94,30	25,34	3,22	0,15	0,00	0,00	0,09	0,44	0,47	1,08	4,99
Igarapé 20	54,73	51,74	47,65	49,31	7,08	4,09	0,00	1,66	0,02	0,08	0,63	0,27	2,29	7,73

Tabela 10- Valores de ΔAIC_c e w_i (peso do modelo) para os modelos ZSM, Lognormal, Série logarítmica e Série Geométrica na descrição das abundâncias locais dos insetos das guilda trófica de predadores. Os valores destacados são para os melhores modelos.

Tabela 11- Valores de ΔAIC_c e w_i (peso do modelo) para os modelos ZSM, Lognormal, Série logarítmica e Série Geométrica na descrição das abundâncias locais dos insetos das guilda fragmentadores. Os valores destacados são para os melhores modelos. O valor de AICc é indefinido quando o número de amostras (número de espécies) é pequeno em relação ao número de parâmetros do modelo, isto conduz ao resultado Inf (infinito).

		1	AICc			Δ	AICc				Wi		w_1/w_2	w_1/w_3
							Série				Série			
			Série	Série				Série				Série		
	ZSM	Lognormal	logarítmica	geométrica	ZSM	Lognormal	logaritmica	geométrica	ZSM	Lognormal	logaritmica	geométrica		
Igarapé 1	89,05	38,97	32,70	33,47	56,35	6,27	0,00	0,77	0,00	0,03	0,58	0,39	1,47	23,03
Igarapé 2	Inf	41,66	33,26	34,25	Inf	8,39	0,00	0,98	_	_	_	_	_	_
Igarapé 3	18,44	11,53	Inf	Inf	6,91	0,00	Inf	Inf	_	_	_	_	_	_
Igarapé 4	79,40	45,25	51,68	45,78	34,15	0,00	6,43	0,53	0,00	0,55	0,02	0,42	1,30	24,90
Igarapé 5	73,21	45,86	42,78	40,65	32,56	5,21	2,13	0,00	0,00	0,05	0,24	0,71	2,91	13,51
Igarapé 6	90,00	59,74	54,35	54,51	35,65	5,38	0,00	0,16	0,00	0,03	0,50	0,46	1,08	14,76
Igarapé 8	100,31	51,80	47,03	46,23	54,08	5,57	0,80	0,00	0,00	0,04	0,39	0,58	1,49	16,17
Igarapé 10	95,86	46,90	40,27	40,91	55,59	6,63	0,00	0,64	0,00	0,02	0,57	0,41	1,38	27,54
Igarapé 12	15,30	Inf	25,17	26,48	0,00	Inf	9,87	11,18	_	_	_	_	_	_
Igarapé 17	-1,24	40,53	27,65	27,85	0,00	41,77	28,89	29,08	1,00	0,00	0,00	0,00	1876746,03	2066361,73
Igarapé 18	65,05	46,38	43,20	41,88	23,17	4,50	1,33	0,00	0,00	0,06	0,32	0,62	1,94	9,51
Igarapé 20	-7,75	38,04	24,34	25,99	0,00	45,80	32,10	33,74	1,00	0,00	0,00	0,00	9322580,26	21247504,26

Tabela 12- Valores de AIC_c , ΔAIC_c e w_i (peso do modelo) para os modelos ZSM, Lognormal, Série logarítmica e Série Geométrica na descrição das abundâncias locais dos insetos da guilda de coletores-filtradores-raspadores. Os valores destacados são para os melhores modelos.

		A	AICc			Δ	AICc				wi		w_1/w_2	w_1/w_3
								Série						
			Série	Série			Série				Série	Série		
	ZSM	Lognormal	logarítmica	geométrica	ZSM	Lognormal	logarítmica	geométrica	ZSM	Lognormal	logarítmica	Geométrica		
Igarapé 1	158,29	150,06	149,06	152,26	9,23	1,00	0,00	3,20	0,01	0,33	0,55	0,11	1,65	4,95
Igarapé 2	176,01	172,26	164,73	176,82	11,29	7,53	0,00	12,09	0,00	0,02	0,97	0,00	43,16	282,31
Igarapé 7	237,61	244,44	238,27	255,07	0,00	6,84	0,66	17,46	0,57	0,02	0,41	0,00	1,39	30,54
Igarapé 8	252,68	190,07	185,13	190,04	67,55	4,94	0,00	4,91	0,00	0,07	0,85	0,07	11,66	11,80
Igarapé 10	216,96	137,26	131,97	140,29	84,98	5,29	0,00	8,32	0,00	0,07	0,92	0,01	14,08	63,91
Igarapé 11	157,93	155,30	151,75	161,76	6,17	3,54	0,00	10,01	0,04	0,14	0,82	0,01	5,88	21,89
Igarapé 13	119,11	124,76	117,50	125,03	1,61	7,26	0,00	7,52	0,30	0,02	0,67	0,02	2,23	37,74
Igarapé 16	73,69	75,86	69,18	73,06	4,51	6,68	0,00	3,87	0,08	0,03	0,78	0,11	6,93	9,52
Igarapé 18	94,32	88,63	86,16	89,83	8,16	2,46	0,00	3,67	0,01	0,20	0,68	0,11	3,43	6,25

A relação esperada pela Teoria Neutra entre o grau de isolamento da comunidade e o modelo de distribuição de abundâncias esperado não foi corroborada neste trabalho. Não houve uma relação entre os ajustes locais ao modelo série logarítmica para igarapés com maior proximidade em relação aos demais nem para a guilda de insetos predadores ($\chi^2=0,13$; gl=1; p= 0,75) e nem para a guilda de insetos fragmentadores ($\chi^2=0,48$; gl=1; p= 0,48).

DISCUSSÃO

A avaliação dos ajustes das abundâncias observadas a diferentes modelos de distribuição é muitas vezes dificultado pois um mesmo vetor de abundâncias freqüentemente se ajusta a vários modelos (McGill *et al.* 2007). Consequentemente esta abordagem poderia não permitir a discriminação de diferentes modelos teóricos (Volkov *et al.* 2003). Adicionalmente, não existe *a priori* medidas estatísticas mais indicadas para a avaliação dos ajustes das abundâncias observadas a um modelo de distribuição de abundâncias (McGill *et al.* 2006). Cada uma delas tem uma tendência em enfatizar o ajuste em alguma região da curva. O teste de qui-quadrado, realizado com as abundâncias categorizadas em classes logarítmicas, enfatiza o ajuste para a classe que apresenta as abundâncias mais baixas; o coeficiente de determinação enfatiza as abundâncias com maior número de espécies, geralmente as abundâncias intermediárias (McGill *et al.* 2006).

Neste trabalho o coeficiente de determinação por apresentar elevados valores e uma pequena variação entre todos os modelos ajustados não permitiu descriminar entre os diferentes modelos de abundâncias. Isto também tem sido constatado em outras situações que utilizaram tanto esta medida quanto um correlato dela, o coeficiente de determinação ajustado, que pesa a variação explicada pelo modelo em relação a quantidade de parâmetros ajustados (Burnham & Anderson 2002; McGill 2003a; McGill *et al.* 2006). Além do mais, a estatística de Kolmogorov-Smirnov tendeu a apresentar melhores ajustes para o modelo lognormal, o que também pode ser observado em outros trabalhos (McGill 2003a; McGill *et al.* 2006).

Utilizar ao mesmo tempo diferentes estatísticas para avaliar os ajustes, e escolher o modelo que apresenta o melhor ajuste baseado na maioria das estatísticas (McGill *et al.* 2006) pode dificultar ainda mais na escolha de um único modelo. Isto ocorre principalmente quando cada estatística apresenta um melhor ajuste para um

modelo diferente. Neste contexto, a seleção de modelos através de índices de informação seria a alternativa mais adequada permitindo a ordenação dos modelos de acordo com o suporte dos dados observados a estes (Johnson & Omland 2004, Etienne & Olff 2005; Forster & Warton 2007).

Pela avalição deste critério, as abundâncias locais dos adultos de Zygoptera e das guildas de insetos predadores, fragmentadores e coletores apresentaram um baixo suporte ao modelo multinomial de somatório zero. Estes resultados demonstram que a generalidade prevista para esta distribuição não é tão grande quanto o suposto (Hubbell 2001). Mesmo utilizando uma metodologia de ajuste que estima os parâmetros de maneira a maximizar o ajuste das abundâncias observadas ao modelo ZSM (Etienne 2005; McGill *et al.* 2006) este foi pior do que os modelos série geométrica e logarítmica.

Nos córregos estudados a riqueza dos adultos de Odonata foi muito baixa ($2 \le S \le 10$), o que também tem sido constatado em outros estudos (Kinving & Samways 2000; Ferreira-Peruquetti & De Marco 2002), o mesmo ocorrendo para a guilda de insetos fragmentadores ($2 \le S \le 9$). Apesar de alguns casos comunidades pobres terem suas abundâncias ajustadas ao modelo ZSM (Forster & Warton 2007), comunidades com baixa riqueza poderiam *a priori* ter um baixo ajuste das abundâncias locais ao modelo ZSM (Hubbell 2001, Volkov et al. 2003). Porém, as guildas mais ricas como os insetos coletores ($20 \le S \le 45$) e predadores ($14 \le S \le 28$) também apresentaram um pequeno ajuste ao modelo ZSM.

Os modelos de distribuição de abundâncias série logarítmica e série geométrica são classicamente aplicados em situações onde um ou poucos fatores dominam a ecologia das assembléias (May 1975; Magurran 2003). Para os adultos de Odonata, é razoável supor que este fator seja as áreas com microclimas adequados para a termorregulação e a manutenção das atividades (Corbert & May 2008), além da presença de substratos para a oviposição como plantas aquáticas, que está correlacionada com a presença da primeira condição. A escassez destas condições e

recursos poderiam limitar o número de indivíduos dentro dos córregos e interações competitivas poderiam reforçar uma dominância maior nestas comunidades (Whittaker 1965). A manutenção de territórios e o grau de residência de algumas espécies são algumas destas interações (Resende 2002; Tynkkynen *et al.* 2006). O vencedor de disputas territoriais poderia estar associado ao tamanho corporal, a habilidade de luta, ou a residência prévia.

Apesar das diferentes características ecológicas das guildas de fragmentadores, coletores e predadores todas elas demonstraram a mesma tendência geral de ajuste aos modelos série geométrica e série logarítmica. Considerando a teoria subjacente a estes modelos, isto sugere que todas as guildas deveriam estar sendo estruturadas a partir de poucos fatores ecológicos onde poucas espécies apresentariam vantagem competitiva. Este fator poderia ser a diversidade de substratos para colonização e estabelecimento uma vez que outros estudos já têm demonstrado a importância da heterogeneidade da estrutura física dos corpos de água para a composição das assembléias de insetos aquáticos (Lloyd & Sites 2000; Sanderson et al. 2005). A alta dominância nos igarapés deve ser condicionada não apenas a baixa produtividade destes córregos, como também a baixa diversidade de substratos. Nos igarapés, o leito é constituído principalmente por areia com bolsões de folhiço e material lenhoso proveniente da floresta (Fidelis et al. 2008). As macrófitas são praticamente inexistentes (Walker 1987) além de também não existirem substratos rochosos (Mendonça et al. 2005). Os substratos de areia são habitats pobres devido a natureza instável destes sedimentos, predominando nestes ambientes organismos com adapatações para ficarem enterrados (Merrit & Cumins 1996).

Um padrão de diversidade das guildas tróficas semelhante ao encontrado também tem sido verificado em outros estudos de córregos de primeiras ordens, sendo que os insetos coletores, filtradores e raspadores respondem pela maior diversidade, seguidos pelos insetos predadores e fragmentadores (Ambalagan et al. 2004; Jung et al. 2008).Considerando as diferenças ecológicas das guildas de insetos aquáticos a heterogeneidade ambiental poderia apresentar diferentes níveis para cada uma destas, conduzindo as diferenças de diversidade local observada. A maior riqueza na guilda de coletores por exemplo poderia estar associada a maior heterogeneidade de ambientes para este grupo, devido a grande variação da correnteza ao longo do curso dos igarapés. Neste ambientes, os troncos caídos atuam como mecanismos de retenção aumentando a variabilidade de correnteza no habitat (Fidelis *et al.* 2008). Já a baixa qualidade nutricional do recurso utilizado pelos insetos fragmentadores (Benstead 1996) poderia determinar a baixa riqueza e um ajuste ao modelo geométrico para as abundâncias das espécies deste grupo.

Porém, os modelos série geométrica e série logarítmica também podem ser esperados pela Teoria Neutra em casos muito extremos de dispersão. Sendo que o modelo série geométrica seria esperado para cenários onde a dispersão é muito limitada e o série logarítmica onde esta é irrestrita (Hubbell 2001). Assim, os mesmos modelos que podem ser encontrados por mecanismos de exclusão competitiva, são preditos para a equivalência desta. Na avaliação dos ajustes das abundâncias locais a estes modelos utilizando uma visão mais restritiva do pressuposto de equivalência ecológica, o que deveria aumentar o poder preditivo da Teoria Neutra, uma maior frequência regional de adultos de Zygoptera de pequeno tamanho corporal não esteve associada a ajustes locais preditos para um cenário de forte limitação a dispersão. Isto sugere que em uma avaliação preliminar da limitação a dispersão a que estes ambientes estariam sujeitos de acordo com a freqüência de espécies que contribuiriam para a dispersão, não está de acordo com o esperado pela Teoria Neutra. A distribuição espacial dos ajustes geométricos e logarítmicos deve ser mais precisamente avaliada pela distância média de cada córrego em relação aos demais. A avaliação, através do isolamento geográfico, dos modelos locais ajustados para a fase imatura das guildas de insetos predadores, fragmentadores e coletores também não corrobou o esperado pela Teoria Neutra. A ocorrência de ajuste ao modelo série logarítmica não esteve associado a uma maior proximidade dos igarapés. Os igarapés onde as guildas de insetos aquáticos foram amostradas eram principalmente córregos de primeira ordem (17 dos 20 igarapés) e

pertencentes a três microbacias diferentes. Em geral os adultos de insetos aquáticos tendem a ficar próximo ao corpo de água de onde emergiram (Sode & Wiberg-Larsen 1993; Kuusela & Huusko 1996; Collier & Smith 1998) sendo que a dispersão dos adultos tende a se localizar ao longo do próprio curso de água (Griffith *et al.* 1998; Petersen *et al.* 1999; Bilton *et al.* 2001; Petersen *et al.* 2004; Macnale *et al.* 2005), portanto a dispersão entre os igarapés analisados deve ser baixa, considerando a distância média entre estes igarapés e o fato de que a principal forma de conexão seria a dispersão lateral.

É importante frisar que, as predições para os modelos de distribuição de abundâncias no contexto da Teoria Neutra, podem envolver tanto a estrutura espacial ou poderia ser encontrada devido o número de indivíduos amostrados, independente da limitação a dispersão que cada local estaria sujeito. O modelo série logarítmica ou geométrica poderia resultar de efeitos estocásticos de amostragem e descreveria apenas pequenas amostras colhidas de uma comunidade lognormal (Preston 1948). Porém, dados de coletas intensivas sugerem que os riachos de primeiras ordens apresentariam mais espécies comuns do que raras (Cucherousset et al. 2008) isto associado a uma pequena riqueza local e a uma distribuição regional aleatória das espécies raras nos sistemas lóticos (McCreadie & Adler 2008) poderia configurar aos padrões de abundâncias locais observados.

Neste trabalho, os baixos valores para as razões de evidência dos modelos série logarítmica e série geométrica sugere um suporte fraco para cada um destes modelos nas comunidades tanto de adultos de Zygoptera quanto para as guildas de insetos predadores e fragmentadores e portanto poderia ser esperado uma grande variação na seleção entre estes modelos como o melhor se várias amostras fossem retiradas independentemente das comunidades (Burhman & Anderson 2002). Isto poderia indicar que os dados de abundâncias amostrados nas comunidades não possibilitam discriminar entre estes dois modelos (Burhman & Anderson 2002). Porém, o padrão de ajustes locais aos modelos série logarítmica encontrado em riachos que tiveram maior esforço

de amostragem, como aqueles do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, sugere que o modelo série logarítmica poderia ser o melhor descritor para as comunidades de adultos de Zygoptera em córregos.

Na escala regional as abundâncias não demonstraram um padrão muito consistente. Para os adultos de Odonata ela foi uma distribuição do tipo série logarítmica. Este mesmo padrão foi encontrado para comunidades de Odonata submetidas a uma amostragem intensiva de cinco dias mensais durante 11 meses (González-Soriano et al. 2008). Para a fase imatura dos insetos aquáticos o modelo regional obtido depende da guilda trófica. As abundâncias regionais dos insetos fragmentadores se ajustaram melhor ao modelo série logarítmica, porém, tanto a guilda de insetos coletores, quanto a de predadores se ajustaram melhor ao modelo ZSM. Estudos com outros grupos biológicos, também não chegaram a um consenso, sendo que a diversa metacomunidade de fitoplâncton (dinoflagelados) não se ajustou ao modelo série logarítmica, porém as diatomáceas confirmam as predições neutras se ajustando a este modelo (Puyeo 2006). Ambos os modelos, série logarítmica e ZSM são preditos para as metacomunidades sobre diferentes mecanismos de especiação. O modelo série logarítmica é predito onde o mecanimo de especiação é através da mutação puntual. Este processo foi pensado principalmente para plantas e ocorre quando eventos de duplicação dos cromossomos parentais dão surgimento a indivíduos reprodutivamente isolados dos demais. O modelo ZSM predito em comunidades onde o mecanismo de especiação seria o da divisão das populações de uma espécie, configurando um processo alopátrico de especiação (Hubbell 2001). Porém, maior ênfase tem sido dada para o modelo série logarítmica nas metacomunidades, enquanto o ZSM tem sido testado para as comunidades (McGill 2003a; McGill 2003b; Volkov et al 2003; Etienne & Olff 2005; McGill et al 2006; Puyeo 2006; Forster & Warton 2007).

Considerando o modelo série logarítmica como uma predição mais geral para as abundâncias das metacomunidades, tanto a guilda de fragmentadores quanto os adultos de Odonata apresentaram melhor ajuste das abundâncias regionais a este

88

modelo. Quando um modelo muito simples realisticamente, tal como o modelo neutro, é capaz de predizer padrões em grandes escalas, pode-se tentar compreender porque certos detalhes da natureza não são necessários para predizer alguns padrões em grandes escalas (Walker & Cyr 2007). Um modelo de distribuição de abundâncias em que predominam espécies raras como a série logarítmica tem sido aclamado por muitos cientistas como sendo a melhor representação das abundâncias das espécies (McGill 2003b), porém este pode ser um artefato da acumulação de muitas pequenas amostras a partir do conjunto regional de espécies (McGill 2003b). O mecanismo para este caso depende da autocorrelação das amostras repetidas, ou seja, amostras de comunidades relativamente próximas poderiam conduzir a este padrão. Para os adultos de Odonata e insetos fragmentadores, por exemplo, considerando a limitação a quantidade de indivíduos dentro de córregos com mata, cada córrego poderia ser apenas um subgrupo das espécies ocorrentes em toda uma bacia, as espécies encontradas na maioria dos córregos seriam as mais abundantes, enquanto que a soma de vários córregos, aumentaria a quantidade de espécies raras. Córregos próximos teriam apenas parte da comunidade substituída e estas seriam por espécies de baixa abundância (McGill 2003b). Isto poderia ser reforçado pelo tipo de distribuição espacial das especies raras, em um estudo da distribuição de espécies raras de insetos coletores da família Simuliidae (Diptera), a maioria das espécies raras apresentaram uma distribuição ao acaso, com poucas espécies apresentando uma distribuição agrupada (McCreadie & Adler 2008) e neste caso um acúmulo de locais amostrados poderia reforçar um ajuste ao modelo serie logarítmica.

O reconhecimento do papel crucial da limitação de dispersão na determinação da biodiversidade é uma das principais contribuições da Teoria Neutra. Porém, é pouco provável que apenas mecanismos neutros determinem a diversidade de insetos aquáticos em córregos. Padrões da ocorrência e abundância das espécies de macroinvertebrados aquáticos devem resultar tanto do arranjo espacial dos córregos quanto das suas condições ecológicas (Thompson & Townsend 2006; Heino & Mykra 2008). Características físicas dos córregos como o tipo de substrato, presença de macrófitas

(De Marco & Latini 1998; Juen *et al.* 2007) a presença e tipo de predadores (Johansson *et al.* 2006, McCauley *et al.* 2008) podem determinar a composição diferencial de larvas de Odonata, por exemplo. McCauley *et al.* (2008) verificou que as condições de habitat tiveram efeitos maiores sobre a similaridade das comunidades de larvas de Odonata do que a distância entre os lagos. E este padrão parece variar de acordo com o nível de perturbação do habitat. A diversidade em sistemas que sofrem poucos distúrbios parece ser mais determinada por características do habitat, ao passo que ambientes mais perturbados são mais freqüentemente afetados pela dispersão (McCauley *et al.* 2008). Assim, modelos neutros para as comunidades poderiam não se ajustar quando as comunidades são analisadas através de um amplo gradiente de habitat. E embora porções deste gradiente possam assegurar espécies equivalentes, isto não aconteceria ao longo de todo o gradiente ocupado por esta comunidade (McCauley *et al.* 2008).

Cabe frisar que testes das predições da Teoria Neutra avaliando apenas os ajustes de distribuições de abundâncias podem não ser uma avaliação robusta desta (Ricklefs 2006). O fato de o vetor de abundâncias de uma comunidade se ajustar a um modelo predito por uma teoria não é indicativo de que se cumprem os pressupostos sobre o qual o modelo é construído (Magurran 2003). Além do mais, a interpretação mecanística de diferentes modelos poderia não ser válida pois os ajustes a modelos trazem pouca informação a respeito de processos. Johansson et al. (2006) verificou que habitats com e sem peixes diferiam bastante na composição e abundância de algumas espécies. Embora a identidade de uma espécie de um determinado posto de abundância tenha variado entre os habitats isto teve pouco efeito sobre a abundância relativa deste posto. O modelo de distribuição de abundâncias ajustado em ambos os casos foi o de divisão de nicho ao acaso (Tokeshi 1990). Estes resultados possibilitam uma possível explicação do porque a Teoria Neutra ignorando as diferenças nas características das espécies prediz o modelo de distribuição de abundâncias em comunidades onde se espera um grande relacionamento entre as características das espécies e as abundâncias relativas destas (Johansson et al. 2006).

Porém, testar os ajustes aos modelos de distribuição de abundâncias para outros grupos biológicos e comunidades com variados graus de riqueza (Alonso & McKane 2004) permite avaliar a generalidade das predições desta teoria. Isto associado a seleção de modelos permite que se compare as abundâncias observadas a diferentes predições teóricas. para várias situações ecológicas e táxons acumulando evidências para vários modelos alternativos e conseqüentemente para os mecanismos que estes representam (Alonso et al. 2008).

Dados dinâmicos a respeito das taxas de nascimento, mortalidade e migração são necessários para avaliar de maneira mais rigorosa os pressupostos da Teoria Neutra e determinar qual o papel da diferenciação de nicho na assembléia de comunidades ecológicas (Volkov et al. 2003).

Futuros testes devem levar em consideração além da distância entre os locais, outras características biológicas das espécies, além do tamanho corporal, que informe sobre a capacidade de dispersão destas. A importância da migração para estruturar a diversidade local deve variar de acordo com a habilidade de dispersão e as características ecológicas dos diferentes grupos funcionais. Estudos experimentais e de campo verificaram que os insetos predadores demonstram maiores taxas de dispersão, seguido pelos fragmentadores e filtradores (Elliot 2003). A guilda de fragmentadores que esta restrita para as primeiras ordens dos córregos (Vannote *et al.* 1980), poderia ser mais influenciada pelas condições locais e pela dispersão entre córregos de primeiras ordens. Organismos sedentários, como os filtradores de matéria orgânica poderiam possuir uma taxa de deslocamento intermediária a qual dependeria da dispersão das fases adultas (Palmer et al. 1996). Além do mais, deveria se levar em consideração o grau de relacionamento filogenético das espécies de uma comunidade, uma vez que espécies mais próximas filogeneticamente deveriam apresentar uma maior equivalência ecológica e portanto sua coexistência poderia ser regida por mecanismos neutros (McPeek & Brown 2000; Leibold & McPeek 2006; Hérault 2007).

Estes estudos devem considerar o efeito da dispersão ao longo do contínuo de um córrego onde a dispersão pode potencialmente ocorrer para ambas as fases de ciclo de vida dos insetos e entre corpos de água contínuos onde a principal dispersão é para a fase adulta (Biltom *et al.* 2001), contrapondo estas as características físicas dos córregos. Outro avanço no estudo dos modelos de distribuição de abundâncias seria incorporar nestes, informações a respeito da assimetria no processo de amostragem das diferentes espécies, principalmente das espécies raras, avaliando a influência de diferentes esforços de amostragem sobre a seleção dos modelos de abundâncias

Uma dos maiores desafios em se testar a Teoria Neutra seria determinar a escala espacial e temporal apropriada para definir ambos as comunidades locais e as metacomunidades (Forster & Warton 2007). Neste estudo, considerando as comunidades locais definidas pela ordem de cada curso de água e a metacomunidade como o sistema de drenagem a Teoria Neutra não é adequada para predizer os padrões de distribuição de abundâncias das espécies de insetos aquáticos. Portanto, a explicação parcimoniosa fornecida por este modelo poderia não ser uma justificativa para desconsiderarmos fatores como diferenciação de nichos e diferenças competitivas para estruturação da diversidade destes grupos (Chase 2005; Leibold & McPeek 2006).

CONCLUSÃO

As abundâncias das espécies de adultos de Zygoptera e das guildas de predadores, coletores e fragmentadores não se ajustam ao modelo ZSM. Os modelos série geométrica e série logarítmica foram os que mais explicaram as abundâncias de todos estes grupos. Além do mais, a avaliação da ocorrência de ajuste a estes modelos considerando a limitação a dispersão que as regiões estariam sujeitas não está de acordo com as predições da Teoria Neutra nem pela avaliação da distância geográfica dos locais amostrados para a guilda de insetos aquáticos nem pela freqüência de tamanhos corporais no conjunto regional de espécies de Odonata, utilizando uma restrição do pressuposto de equivalência ecológica. Deste modo, apenas mecanismos regionais, como a dispersão, parecem ser pouco prováveis de determinar a distribuição das abundâncias locais das espécies de insetos aquáticos. E, portanto, não podemos desconsiderar o papel da diferenciação de nichos e diferenças competitivas para estruturação da diversidade destes grupos.

Futuros testes devem levar em consideração além da distância entre os locais, outras características biológicas das espécies que informe sobre a capacidade de dispersão destas, comparando para os efeitos da dispersão ao longo do contínuo dos córregos onde a dispersão pode potencialmente ocorrer para ambas as fases de ciclo de vida e entre corpos de água contínuos, onde a principal dispersão é para a fase adulta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Akaike, H. (1974) A new look at the statistical model identification . *Transactions of automatic control*, **19**, 716-723.

- Alonso, D. & McKane, A, J. (2004) Sampling Hubbell's neutral theory of biodiversity. *Ecology Letters*, 7, 901-910
- Alonso, D., Ostling, A. & Etienne, R. S. (2008) The implicit assumption of symmetry and the species abundance distribution. *Ecology Letters*, **11**, 93-105.
- Anbalagan, S., Kaleeswaran, B. & Balasubramanian (2004) Diversity and trophic categorization of aquatic insects of Courtallam hills of west Ghats. *Entomon*, 29, 215-220.
- Angelibert, S. & Giani, N. (2003) Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat, *Ecography*, 26, 13-20.
- Batista, J. D. (2006) Distribuição longitudinal de adultos de Odonata em riachos de Cerrado: uma hipótese ecofisiológica. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Benstead, J. P. (1996) Macroinvertebrates and the processing of leaf litter in a tropical stream. *Biotropica*, 28, 367-375.
- Bilton, D. T., Freeland, J. R. & Okamura, B. (2001) Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual review of ecology and systematics*, **32**, 159-181.
- Bispo, P.C., Oliveira, L.G. & Sousa, K.G. (2006) Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages from riffles mountain streams of Central Brazil: environmental factors influencing the distribution and abundance of immatures. *Brazilian Journal Biology*, 66, 611-622.
- Brown,J.H., Mehlman,D.W. & Stevens,G.C. (1995) Spatial Variation in Abundance, Ecology, 76, 2028-2043.

- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002) Model selection and multimodel inference: A pratical information- Theoretic approach understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, **33**, 261-304.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2004) Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, 33, 261-304.
- Chase, J. M. (2005) Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional ecology*, **19**, 182-186.
- Chave, J. (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7, 241-253.
- Collier, K. J. Smith, B. J. (1998) Dispersal of adult caddisflies (Trichoptera) into forests alongside three New Zealand streams, *Hydrobiologia*, **361**, 53-65.
- Conrad, K. F., Willson, K. H., Harvey, C. J., Thomas, C. J. & Sherratt, T. N. (1999) Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape. *Ecography*, 22, 524-531.
- Conrad, K. F., Willson, K. H., Whitfield, K., Harvey, I. F., Thomas, C. J. & Sherratt, T.
 N. (2002) Characteristics of dispersing *Ischnura elegans* and *Coenagrion puella* (Odonata): age, sex, size, morph and ectoparasitism. *Ecography*, 25, 439-445.
- Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*. Comstock Publ. Assoc., Ithaca, NY.
- 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.
- Cucherousset, J., Santoul, F., Figuerola, J. & Cereghino, R. (2008) How do biodiversity patterns of river animals emerge from the distributions of common and rare species? *Biological Conservation*, 141, 2984-2992.
- Cummins, K. W. (1973) Trophic relations of aquatic insects. *Annual review of entomology*, **18**, 183-206.

- De Marco, P. Jr. & Latini, A. O. (1998) Estrutura de Guildas e Riqueza em Espécies em uma Comunidade de Larvas de Anisoptera (Odonata), Oecologia brasiliensis, PPGE-UFRJ.
- De Marco, P. Jr. & Resende, D.C. (2002) Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica*, **31**, 129-138.
- De Marco, P. Jr. (2006) Um longo caminho até uma Teoria unificada para a ecologia. *Oecologia brasiliensis*, **10**, 120-126.
- Elliott, J.M. (2003) A comparative study of the dispersal of 10 species of stream invertebrates. *Freshwater biology*, **48**, 1652-1668.
- Etienne, R.S. & Olff, H. (2004a) A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory, *Ecology Letters*, **7**, 170-175.
- Etienne, R. S. & Olff, H. (2004b) How dispersal limitation shapes species-body size distributions in local communities. *The American Naturalist*, 163, 69-83.
- Etienne, R. S. (2005) A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology letters*, 8, 253-260.
- Etienne, R. S. & Olff, H. (2005) Confronting different models of community structure to species-abundance data a Bayesian model comparison. *Ecology letters*, 8, 493-504.
- Ferreira-Peruquetti, P. S. & De Marco Jr., P. (2002) Efeito da alteração ambiental sobre comunidades de Odonata em riachos de Mata Atlântica de Minas Gerais, Brasil. *Revista brasileira de zoologia*, **19**, 317-327.
- Fidelis, L., Nessimian, J. L. & Hamada, N. (2008) Distribuição espacial de insetos aquáticos em igarapés de pequena ordem na Amazônia Central. *Acta amazônica*, 38, 127-134.

- Fisher, R. A., Corbet, A. S. & Williams, C. B. (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal Animal Ecology*. **12**, 42-58.
- Forster, M. A. & Warton, D. I. (2007) A metacommunity-scale comparison of speciesabundance distribution models for plant communities os eastern Australia. *Ecography*, **30**, 449-458.
- Garrison, R. W. & Hafernik Jr., J. E. (1981) Population Structure of the Rare Damselfly, lschnura gemina (Kennedy) (Odonata: Coenagrionidae). *Oecologia* 48, 377-384.
- González-Soriano, E., Nogueira, F. A., Zaragoza-Caballero, S., Morales-Barrera, M. A., Ayala-Barajas, R., Rodriguez-Palafox, A. & Ramirez-Garcia, E. (2008) Odonata diversity in a tropical dry Forest of México, 1. Sierra de Huautla, Morelos. *Odonatologica*, **37**, 305-315.
- Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. (2004) A prmer ecological statistics. Sinauer Associates , Inc. Publishers.
- Griffith M.B., Barrows E.M. & Perry S.A. (1998) Lateral dispersal of adult aquatic insects (Plecoptera, Trichoptera) following emergence from headwater streams in forested Appalachian catchments. Annals of the Entomological Society of America, 91, 195–201.
- He, F. (2005) Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics. *Functional Ecology*, **19**, 187-193.
- Heino, J. & Mykra, H. (2008) Control stream insect assemblages: roles of spatial configuration and local environmental factors. *Ecological entomology*, **33**, 614-622.
- Hérault, B. (2007) Reconciling niche and neutrality through the emergent group approach. Evolution and Systematics, 9, 71-78.

- Hubbell, S. P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Hughes, R. G. (1986) Theories and models of species abundance. *The American Naturalist*, **128**, 879-899.
- Johnson, J.B. & Omland, K.S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 101-108.
- Johansson, F., Englund, G., Tomas, B. & Gardfjell, H. (2006) Species abundance models and patterns in dragonfly communities: effects of fish predators. *Oikos*, 114, 27-36.
- Jones, T.S. & Resh, V.H. (1988) Movements of adult aquatic insects along a montana (USA) Springbrook. Aquatic insects, 10, 99-104.
- Juen, L. (2006) Distribuição das espécies de Odonata e o padrão de diversidade beta encontrado entre riachos na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Juen, L., Cabette, H.S.R. & De Marco, P. (2007) Odonata assemblage structure in relation to basin and aquatic habitat structure in Pantanal wetlands. *Hydrobiologia*, **579**, 125-134.
- Jung, S. W., Nguyen, V. V., Nguyen, Q. W. & Bae, W, J. (2008) Aquatic insects faunas and communities of a mountain stream in Sapa Highland, northern Vietnam. *Limnology*, 9, 219-229.
- Kevan, P. G., Greco, C. F. & Belaoussoff, S. (1997) Log-normality of biodiversity and abundance in diagnosis and measuring of ecosystem health: pesticide stress on pollinators on blueberry heaths. *Journal Applied Ecology*, 34, 1122-1136.
- Kiving, R. & Samways, M. J. (2000). Conserving dragonflies (Odonata) along streams running through commercial forestry. *Odonatologica*, **29**, 195-208.
- Kussela, K. & Huusko, A. (1996) Post-emergence migration of stoneflies (Plecoptera) into the nearby forest. Ecological Entomology, 21, 171-177.
- Leibold, M. A. & McPeek, M. A. (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, **87**, 1399-1410.
- Lloyd, F. & Sites, R. W. (2000) Microhabitat associations of three species of Dryopoidea (Coleoptera) in a Ozark stream: a comparison of substrate, and simple and complex hydraulic characters. *Hydrobiologia*, **439**, 103-114.
- Longino, J.T.; Coddington, J.; Colwell, R.K. (2002) The ant fauna of a tropical rain forest: Estimating species richness three different ways. *Ecology*, 83, 689-702.
- McCreadie, J. W. & Adler, P. H. (2008) Spatial distribution of rare species in lotic habitats. *Insect conservation and diversity*, 1, 127-134.
- Macneale, K. H., Peckarsky, B. L. & Likens, G. E. (2005) Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly population living along stream corridors. *Freshwater Biology*, 50, 1117-1130.

Magurran, A. E. (2003) Measuring Biological Diversity. Blackwell, London.

- Malmqvist, B. (2002) Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biology*, 47, 679-694.
- May, R. M. (1975) Patterns of species abundance and diversity. *Ecology and evolution of communities* (eds. M. L. Cody & J.M. Diamond), pp. 81-120. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- May, M. L. (1976) Thermoregulation and Adaptation to Temperature in Dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs*, 46, 1-32.
- McCauley, S. J., Davis, C. J., Relyea, R.A., Yurewicz, K.L., Skelly, D.K. & Werner, E.E. (2008) Metacommunity patterns in larval odonates. *Oecologia*, **158**, 329-342.
- McGill, B. J. (2003a) A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature*, **422**, 881-885.
- McGill, B. J. (2003b) Does Mother Nature really prefer rare species or are log-left skewed SADs a sampling artefact? *Ecology Letters*, 6, 766-773.

- McGill, B. J., Maurer, B. A. & Weiser, M. D. (2006) Empirical evaluation of Neutral Theory. *Ecology*, 87, 1411-1423.
- McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., Dornelas, M., Enquist, B. J., Green, J. L., He, F., Hulbert, A. H., Magurran, A.E., Marquet, P. A., Maurer, B. A., Ostling, A., Soykan, C. U., Ugland, K. I. & White, E. P. (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology letters*, 10, 1-21.
- McKane, A. J., Alonso, D. & Solé, R. V. (2004) Analytic solution of Hubbell's model of local community dynamics. *Theoretical Population Biology*, 65, 67-73.
- McPeek, M. A. & Brown, J. M. (2000) Building a regional species pool: diversification of the *Enallagma* damselflies in eastern north America, *Ecology*, **81**, 904-920.
- Mendonça, F. P., Magnusson, W. E. & Zuanon, J. (2005) Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. Copeia, 4, 451-764.
- Merritt, R. W. & Cummins, K. W. Eds (1996) An introduction to the aquatic insects of North American. Kendall/ Hunt Publishing Company, Duduque.
- Michiels, N. K. & Dhondt, A. A. (1991) Characteristics of dispersal in sexually mature dragonflies. *Ecological entomology*, 16, 449-459.
- 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,F.F., Batalha,M.A. (2005) Lognormal abundance distribution of woody species in a Cerrado fragment (São Carlos, southeastern Brazil), Revista Brasileira de Botânica, 28, 39-45.

- Palmer, M. A., Allan, J. D. & Butman, C. A. (1996) Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates, *Tree*, 11, 322-326.
- Petersen I., Winterbottom J.H., Orton S., Friberg N., Hildrew A.G., Spiers D.C. & Gurney W.S.C. (1999) Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, UK. Freshwater Biology, 42, 401–416.
- Petersen, I., Masters, Z., Hildrew, A. G. & Ormerod, S. J. (2004) Dispersal of adult aquatic

insects in catchments of differing land use. Journal of Applied Ecology, 41, 934-950.

Platt, J. R. Strong inference (1964) Science, 146, 347-353.

Preston, F. W. (1948) The commonness, and rarity, of species. Ecology, 29, 254-283.

Pueyo, S. (2006) Diversity: between neutral and structure. Oikos, 112, 392-405.

- Purse, B. V., Hopkins, G. W., Day, K. J. & Thompson, D. J. (2003) Dispersal characteristics and management of a rare damselfly. *Journal of Applied Ecology*, 40, 716-728.
- Resende, D. C. (2002) Comportamento territorial de Chalcopteryx scintilans(Odonata: Polythoridae). Ecologia da Floresta Amazônica: curso de campo, 106-109.
- Ricklefs, R. E. (2006) The unified neutral theory of biodiversity: do the numbers add up? *Ecology*, **87**, 1424-1431.
- Rouquette, J. R. & Thompson, D. J. (2007) Patterns of movement and dispersal in an endangered damselfly and the consequences for its management. *Journal of Applied Ecology*, 44, 692–701.
- Sanderson, R. A., Eryre, M. D. & Rushton, S. P. (2005) The influence of stream invertebrate composition at neighbouring sites on local assemblage composition *Freshwater Biology*, 50, 221–231.

- Sode, A. & Wiberg-Larsen, P. (1993) Dispersal of adult Trichoptera at a Danish forest brook. *Freshwater Biology*, 30, 439-446.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1995) Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3a ed W. H. Freeman and Company, New York.
- Stettmer, C. (1996) Colonisation and dispersal patterns of banded (*Calopteryx splendens*) and beautiful demoiselles (*C. virgo*) (Odonata: Calopterygidae) in south-east German streams. *European Journal entomology*, **93**, 579-593.
- Steytler, N.S. & Samways, M.J. (1995) Biotope selection by adult male dragonflies selection by adult male dragonflies (Odonata) at an artificial lake created. *Biological conservation*. 72, 381-386.
- Sugihara, G. (1980) Minimal community Structure: An Explanation of Species abundance patterns. *The American Naturalist*, **116**, 770-787.
- Taylor, P. D. & Merriam, G. (1995) Wing morphology of a forest damselfly is related to landscape structure. *Oikos*, 73, 43-48.
- Thompson, R. & Townsend, C. (2006) A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 476-484.
- Tokeshi, M. (1990) Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *The Journal of animal ecology*, **59**, 1129-1146.
- Tokeshi, M. (1996) Power fraction: a new explanation of relative abundance patterns in species rich assemblages. *Oikos*, **75**, 543-550.
- Tomanova, S., Goitia, E. & Helesic, J. (2006) Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, 556, 251-264.
- Tynkkynen, K., Kotiaho, J. S., Luojumaki, M. & Suhonen, J. (2006) Interspecific territoriality in *Calopteryx* damselflies: the role of secondary sexual characters. *Animal behaviour*, **71**, 299-306.

- Ulrich, W. & Ollik, M. (2005) Limits to the estimation of species richness: the use of relative abundance distribution. *Diversity distribution*, **11**, 265-273.
- Vallade, M. & Houchmandzadeh, B. (2003) Analytical solution of a neutral model of biodiversity. *Physical Review* 68, 061902.
- Van Dyck, H. & Matthysen, E. (1999) Habitat fragmentation and insect flight: a changing 'design' in a changing landscape? *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 172–174.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R. & Cushing, C. E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130-137.
- Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P. & Maritan, A. (2003) Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424, 1035-1037.
- Walker, I (1987) The biology of streams as part of Amazonian forest ecology. *Experientia*, **43**, 279-289.
- Walker, S. C. & Cyr, H. (2007) Testing the standard neutral model of biodiversity in lake communities. *Oikos*, **116**, 143-155.
- Whittaker, R. H. (1965) Dominance and diversity in land plants communities. *Science*, **147**, 250-260.
- Zar, J. H. (1999) Biostatistical analysis. Prentice Hall, Englewood Clifrs, NJ.

APÊNDICES

Apêndice I – Tabela geral de indivíduos coletados.

Adultos de Odonata coletados na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus (AM) em número de exemplares por local de amostragem.

Espécies	AC12	AC14	AC22	AC23	AC31	AC33	TI12	TI14	TI21	TI22	TI31	TI33	IP11	IP12	IP13	IP14	IP21	UB22	BO11	BO12	BO13	BO21	BO22	BO31	Total
Argia hasemani	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
A.indicatrix	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
A. oculata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	0	5	2	0	0	3	16
A. subapicalis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
A thespis	0	5	2	0	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	4	0	0	22
Chalcopteryx rutillans	2	7	17	16	11	2	4	5	3	3	6	6	7	2	2	3	5	3	4	4	7	6	6	1	132
Dicterias atrosanguinea	0	0	0	1	0	1	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	1	0	1	13
Epipleoneura metallica	0	1	0	2	1	2	0	0	2	1	4	1	0	0	0	3	0	2	0	0	0	0	2	4	25
Hetaerina moribunda	5	2	3	1	1	1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	2	2	0	1	3	26
H. amazônica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	4	0	0	7
Heteragrion silvarum	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	4	0	0	0	0	2	13
Ischnura capreolus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Oxystigma williamsoni	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	4	3	0	0	1	0	2	0	0	1	1	0	14
Psaironeura bifurcate	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Total	9	15	25	20	14	11	5	5	10	5	16	11	15	6	5	7	9	9	13	16	14	16	10	15	281

Adultos de Odonata coletados na Bacia do Rio Suiá-Miçú (MT) em número de exemplares por local de amostragem.

Espécies	Piabanha	Piabanha	Piabanha	Lucio	Lucio	Lucio	Betis	Betis	Betis	Suiá 1ª ordem	Suiá 1ª ordem	Suiá 1ª ordem	Suiá 2ª ordem	Suiá 2ª ordem	Suiá 2ªordem	Total
	IX/07	XII/07	V/08	IX/07	XII/07	V/08	IX/07	XII/07	V/08	IX/07	XII/07	V/08	IX/07	XII/07	V/08	
Acanthagrion gracile	0	0	0	0	0	0	7	6	16	0	0	0	0	0	0	29
Acanthagrion sp	0	0	0	1	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	5
Acanthagrion spp	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Acanthagrion temporale	0	0	2	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	6
Aeolagrion sp	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Argia chapadae	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	3	0	7
Argia reclusa	1	2	14	0	0	3	0	0	0	0	0	2	0	0	0	22
Argia smithana	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Argia tinctipennis	21	22	4	3	6	9	3	1	0	38	8	0	22	11	0	148
Chalcopteryx rutilans	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16
Epipleoneura metallica	7	1	0	32	10	1	0	0	0	10	8	0	31	6	4	110
Epipleoneura sp	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Epipleoneura venezuelensis	1	3	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	1	2	0	12
Epipleoneura westefalli	7	2	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	13
Epipleoneura williasoni	0	0	0	0	0	0	28	8	0	0	0	0	0	0	0	36
Heliocaris amazona	7	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	13

Adultos de Odonata coletados na Bacia do Rio Suiá-Miçú (MT) em número de exemplares por local de amostragem.

Espécies	Piabanha	Piabanha	Piabanha	Lucio	Lucio	Lucio	Betis	Betis	Betis	Suiá 1ª ordem	Suiá 1ª ordem	Suiá 1ª ordem	Suiá 2ª ordem	Suiá 2ª ordem	Suiá 2ªordem	Total
	X/07	XII/07	V/08	IX/07	XII/07	V/08	IX/07	XII/07	V/08	IX/07	XII/07	V/08	IX/07	XII/07	V/08	
Helveciagrion obsoletum	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Helveciagrion simulacrum	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	4
Hetaerina curvicauda	8	3	0	4	3	14	0	14	26	1	0	0	59	10	3	145
Hetaerina westfalli	0	0	4	0	0	3	0	0	0	0	0	5	0	0	2	14
Heteragrion icterops	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Megapodagrion megalopus	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
Mnesarete aenea	0	0	0	6	3	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17
Mnesarete cupraea	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Neoneura gaida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3
Neoneura luzmarina	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Neoneura sylvatica	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Phasmoneura exígua	0	0	0	2	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	14
Phasmoneura janirae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Telebasis racenisi	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	13
Tigriagrion aurantinigrum	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3
Total	53	39	29	54	38	41	57	29	71	53	19	7	118	36	9	653

Espécies	Aliança	Aliança	Aliança	Aliança	Aliança	B.Vermelho	B.Vermelho	B.Vermelho	B.Vermelho	B.Vermelho	Estiva	Estiva	Estiva	Estiva	Estiva	Total
	1° dia	2 ° dia	3° dia	4 ° dia	5° dia	1 ° dia	2° dia	3° dia	4° dia	5° dia	1° dia	2° dia	3° dia	4° dia	5° dia	
Argia lilacina	12	12	13	5	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	49
Argia mollis	33	21	11	9	12	34	24	17	19	23	6	6	8	3	10	236
Argia reclusa	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	3
Argia smithiana	1	0	0	0	0	5	0	0	0	4	0	0	0	0	0	10
Argia subapicalis	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hetaerina rosea	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Hetaerina simplex	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	3	2	1	1	12
Heteragrion cf. beschkii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
Heteragrion cf. dorsale	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lestes dichrostigma	0	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Lestes sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Metaleptobasis cf. selysi	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Mnesarete guttifera	3	4	2	0	1	3	3	4	2	3	0	0	1	4	2	32
Oxyagrion evanescens	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Oxyagrion impunctatum	6	6	4	0	2	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	21
Oxyagrion santosi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	21	6	14	4	66
Oxyagrion terminale	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	3	5	6	2	21
Perileste solutus	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3
Total	59	46	36	21	34	43	32	27	30	37	30	35	25	34	24	513

Adultos de Odonata coletados na região do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (GO) em número de exemplares por local e dia de

amostragem.

Adultos de Odonata capturados na região do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (GO) em número de exemplares por local e dia de

amostragem.

Espécies	João de Melo	Mulungu	Mulungu	Mulungu	Mulungu	Mulungu	Total				
	1º dia	2° dia	3° dia	4° dia	5° dia	1º dia	2° dia	3 ° dia	4 ° dia	5° dia	
Argia lilacina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Argia mollis	5	3	3	3	2	2	4	9	2	7	40
Argia reclusa	4	1	4	0	0	0	0	0	0	0	9
Argia smithiana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Argia subapicalis	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Hetaerina rosea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hetaerina simplex	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2
Heteragrion cf. beschkii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Heteragrion cf. dorsale	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Lestes dichrostigma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lestes sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Metaleptobasis cf. selysi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mnesarete guttifera	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	4
Oxyagrion evanescens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oxyagrion impunctatum	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Oxyagrion santosi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oxyagrion terminale	0	1	0	0	0	11	2	13	6	10	43
Perileste solutus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	13	12	11	7	9	14	8	26	12	22	134

Adultos de Odonata capturados na região da Bacia do Pindaíba (MT) na época chuvosa, em número de exemplares por local amostrado.

Espécies	Cachoeira 1ª ordem	Cachoeira 2ª ordem	Cachoeira 3 ^a ordem	Cachoeira 4 ^a ordem	Mata 1ª ordem	Mata 2 ^a ordem	Mata 3 ^a ordem	Mata 4 ^a ordem	Papagaio 1 ^a ordem	Papagaio 2 ^a ordem	Papagaio 3 ^a ordem	Papagaio 4 ^a ordem	Taquaral 1 ^a ordem	Taquaral 2 ^a ordem	Taquaral 3 ^a ordem	Taquaral 4 ^a ordem	Total
Acanthagrion apicale	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Argia mollis	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	4
Argia reclusa	13	1	1	2	0	0	0	3	1	6	2	0	1	0	0	0	30
Argia sp.nov.	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	4
Argia tinctipennis	1	0	0	0	5	3	9	8	8	0	0	1	11	13	10	4	73
Chalcopteryx rutilans	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Epipleoneura metallica	0	4	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	7
Epipleoneura sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Epipleoneura westfalli	2	13	5	4	0	1	2	1	0	0	2	9	0	0	1	17	57
Heliocaris amazona	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	0	0	0	0	6
Hetaerina auripennis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
Hetaerina rosea	3	2	1	1	0	0	14	4	0	4	2	1	0	4	0	4	40
Neoneura sylvatica	0	1	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5	10
Oxyagrion chapadense	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Protoneura tenuis	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tigriagrion aurantinigrum	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Total	25	25	7	10	14	5	26	18	12	13	7	15	14	17	14	30	252

Adultos de Odonata capturados na região da Bacia do Pindaíba (MT) na época seca, em número de exemplares por local amostrado.

Espécies	Cachoeira 1 ^ª ordem	Cachoeira 2 ^a ordem	Cachoeira 3ª ordem	Cachoeira 4 ^a ordem	Mata 1 ^ª ordem	Mata 2 ^a ordem	Mata 3 ^a ordem	Mata 4 ^a ordem	Papagaio 1ª ordem	Papagaio 2 ^a ordem	Papagaio 3 ^a ordem	Papagaio 4 ^a ordem	Taquaral 1ª ordem	Taquaral 2 ^a ordem	Taquaral 3 ^a ordem	Taquaral 4ª ordem	Total
Heteragrion icterops	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Perilestes solutus	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tigriagrion aurantinigrum	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	4
Oxyagrion chapadense	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	4
Neoneura sylvatica	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	1	1	0	0	1	2	11
Hetaerina rosea	0	1	6	6	1	4	1	0	0	1	5	0	0	3	1	0	29
Hetaerina auripennis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Hetaerina cf. laesa	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hetaerina curvicauda	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	3
Mnesarete guttifera	0	0	0	0	7	2	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	12
Chalcopteryx rutilans	0	0	0	0	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
Peristicta aenoviridis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Acanthagrion gracile	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Acanthagrion ascendens	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Acanthagrion apicale	0	5	0	0	0	0	0	1	2	3	0	1	1	0	0	0	13
Heliocaris amazona	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Epipleuoneura sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Epipleuoneura cf waiwaiana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Epipleoneura sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Epipleoneura westfalli	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3
Argia reclusa	0	3	2	4	0	1	2	1	0	0	3	3	0	0	4	2	25
Argia tinctipennis	0	0	0	0	13	16	0	5	4	4	0	0	5	14	0	0	61
Total	1	20	8	10	25	28	11	10	8	8	9	9	8	17	9	6	187

Insetos Aquáticos da guilda de fragmentadores capturados na região experimental do PDBFF, Manaus (AM) em número de exemplares por

	Igarapé	Total																			
Morfoespécies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Campylocia sp	3	5	0	9	12	2	8	17	9	11	5	30	6	28	2	2	10	3	3	18	183
Heterelmis sp 1	1	0	0	21	0	1	2	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	29
Heterelmis sp 2	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Heterelmis sp 1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	13
Marilia sp1	14	19	17	7	10	0	16	12	13	18	8	0	13	8	7	4	18	9	25	1	219
Marilia sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
Marilia sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Nectopsyche sp2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	6
Phanocerus sp1	10	17	81	8	9	0	13	44	44	21	216	4	2	0	1	1	0	7	58	0	536
Phylloicus sp1	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	5	0	0	6	0	0	15
Phylloicus sp2	2	1	0	5	2	40	9	7	4	0	1	0	15	0	0	3	2	3	1	5	95
Phylloicus sp3	0	0	0	4	6	18	5	3	0	1	4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	38
Phylloicus sp4	0	0	0	0	1	26	1	1	0	1	0	0	6	1	0	1	1	1	1	0	41
Total	31	43	98	59	42	89	56	84	73	55	234	35	42	46	15	12	31	34	88	25	1183

Insetos Aquáticos da guilda de predadores capturados na região experimental do PDBFF, Manaus (AM) em número de exemplares por

Morfoespágies	Igarapé	Igarapé	Igarapé 2	Igarapé	Igarapé	Igarapé	Igarapé 7	Igarapé	Igarapé 20	Total											
Accobrogoma and	1	0	2	4	2	0	1	0	9	0	0	0	0	0	0	10	2	10	0	20	19
Aeschnosoma sp1	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	4
Aeschnosoma sp2	0	1	0	2	0	5	0	12	0	1	0	1	0	1	4	6	5	0	4	1	66
Amorisus spi	0	1	0	3	4	5	0	12	2	1	3	0	0	1	4	0	1	4	4	1	44
Ambrisus usinger	0	1	0	0	2	4	1	14	8	0	2	2	1	0	1	3	1	2	2	0	121
Anacroneuria sp1	9	11	2	8	4	4	9	6	21	11	0	2	1	12	8	2	3	5	0	3	145
Anacroneuria sp2	0	1	2	30	9	1	18	1	2	0	1	1	0	40	6	0	1	23	8	1	145
Argia sp	5	1	0	0	0	2	0	1	0	3	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2
Atorsyche cf	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Belostoma sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Brachymetra sp	0	2	9	0	0	4	5	3	2	0	0	0	29	0	0	2	0	0	0	0	56
Brechmorhoga sp	0	2	0	0	1	0	5	5	0	0	0	2	0	0	4	0	4	0	0	0	23
Chalcopterix sp	3	6	3	1	2	1	1	2	2	4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	26
Calopterigydae sp.	0	1	1	2	6	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	2	2	0	0	18
Celina sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Chloronia hieroglyphica	4	2	1	4	0	1	1	1	4	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	23
Cianogomphus sp	0	2	1	0	0	2	0	5	1	2	0	0	1	4	0	1	2	3	0	0	24
Coenagrionidae sp1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	2	0	0	3	0	1	1	14
Coenagrionidae sp2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Coleopterocoris sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Corduliidae sp	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	3	0	0	0	0	0	7
Corixidae sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Corydalidae spp	4	2	0	2	7	0	1	2	3	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	25
Corvdalus batesii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
Corvdalus ignotus	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	6
Coryphorus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2

Insetos Aquáticos da guilda de predadores capturados na região experimental do PDBFF, Manaus (AM) em número de exemplares por

F ()	Igarapé	Total																			
Espécies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	5
Cryptobatoides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2	0	0	5
Dicteriadidae spp	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	6
Dicterias sp	0	2	3	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	14
Dytiscidae sp	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	6
Elasmothemis sp	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Epigomphus sp	0	5	0	1	6	2	9	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3	30
Erytrodiplax sp	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Gerridae spp.	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Gomphidae sp.	0	0	0	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
Gynothemis sp	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	5	3	0	0	1	0	1	2	0	1	17
Gyretes sp	4	44	7	15	7	0	1	2	13	3	1	2	3	0	2	3	10	6	0	0	123
Hetaerina sp	0	0	0	3	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	10	0	4	4	0	0	23
Libellulidae sp1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Libellulidae spp	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	7
Limnocoris sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Limnogonus sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Macrogynoplax sp1	14	1	1	0	1	25	8	6	3	5	5	0	0	1	0	0	1	1	1	2	75
Macrogynoplax sp2	5	5	20	14	1	10	12	10	5	11	11	1	3	8	2	4	4	1	9	1	137
Macrothemis sp1	3	4	0	1	0	0	5	1	3	0	4	2	3	0	0	2	1	0	0	0	29
Macrothemis sp2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	4	0	0	7
Martarega sp	0	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	6
Megapodagrionidae sp	2	2	2	0	0	1	4	0	1	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0	1	17
Microvelia lacunana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Microvelia sp	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Microvelia sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Microvelia sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2

Insetos Aquáticos da guilda de predadores capturados na região experimental do PDBFF, Manaus (AM) em número de exemplares por

Morfoespécies	Igarapé	Total																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Planiplax sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Pantala sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	3
Paravelia sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Perilestidae sp	0	1	0	2	3	2	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	0	20
Perithemis sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Phillogomphoides sp	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3
Phyllocicla sp	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3
Progomphus sp	4	4	2	2	8	29	22	13	7	1	0	0	7	2	0	3	4	4	8	3	123
Protoneuridae sp	0	0	0	0	1	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Protosialis flammata	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	2	9
Ranatra sp	1	2	1	3	2	1	0	1	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	15
Rhagovellia sp	0	0	0	1	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Rhantus calidus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Stridulivelia sp2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	3	0	0	1	0	0	7
Stridulivelia sp3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0	5
Tachygerris sp	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tenagobia sp	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	7	2	0	0	0	0	0	0	1	0	12
Tipulidae spp.	2	0	7	4	4	2	2	15	6	14	4	1	1	1	1	0	3	1	7	0	75
Veloidea sp.	0	1	0	0	1	2	4	1	0	1	1	1	0	0	0	0	2	0	1	10	25
Waltzoyphius sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Zigoptera spp	0	0	0	0	0	2	0	3	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	10
Zonophora sp	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	6
Total	70	113	76	110	83	107	128	109	88	71	48	40	59	90	58	31	68	75	52	34	1519

Insetos Aquáticos da guilda de coletores capturados na região experimental do PDBFF, Manaus (AM) em número de exemplares por local

	Igarapé	Total																			
Morfoespécies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
"Atanatolica" gen.nov.	7	7	13	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	13	0	0	4	0	0	70
Atractelmis aff.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Atricopogon sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Austrolimnius sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Austrotinodes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Baetidae spp.	1	0	1	0	2	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
Brasilocaenis	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Caenis	5	3	3	0	0	1	2	6	1	3	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	27
Callibaetis	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	0	2	0	0	0	6
Ceratopogoninae spp.	2	0	7	1	1	2	12	6	5	5	1	0	1	2	2	2	2	1	5	1	58
Cernotina	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	3	1	0	1	0	0	0	10
Chimarra	1	0	0	11	1	4	14	6	3	9	2	0	2	10	1	3	2	0	1	1	71
Chironomidae spp.	41	45	22	12	33	58	80	52	60	45	47	24	18	67	27	13	40	23	16	18	741
Cloeodes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3
Cryptonympha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	5
Culicidae spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Cylloepus sp 1	2	9	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	3	0	0	18
Cylloepus sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	3	0	0	5
Cyrnellus	0	0	0	0	1	0	0	0	13	0	4	0	1	0	0	0	7	0	0	0	26
Derallus	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	1	9
Dryopomorphus aff	0	1	0	1	0	0	8	5	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	4	2	22
Elmidae sp 1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Elmidae sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	4
Elmidae sp3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Insetos Aquáticos da guilda de coletores capturados na região experimental do PDBFF, Manaus (AM) em número de exemplares por local

Morfoespécies	Igarapé	Total																			
Elmidae sp4	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Farrodes sp1	4	6	0	8	0	6	4	3	2	5	6	0	0	4	6	0	0	2	4	0	60
Farrodes sp2	4	1	0	0	3	3	2	0	1	0	2	4	6	0	0	1	0	0	0	1	28
Gyrelmis aff	0	0	1	0	2	0	2	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	9
Gyrelmis sp.	3	9	2	0	8	0	5	12	1	3	1	0	0	0	2	0	3	0	5	3	57
Hagenulopsis	1	0	1	6	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	11
Helicopsyche sp1	10	8	26	20	11	8	6	0	6	0	0	0	3	1	0	2	2	2	33	0	138
Helicopsyche sp2	11	21	26	21	3	56	23	21	27	26	0	0	21	1	1	1	0	2	6	1	268
Hydrobiomorpha	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Hydrophilidae sp1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2
Hydrophilidae spp.	0	0	2	1	3	1	5	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	16
Hydropsichidae sp.	2	1	0	0	18	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	46
Hydroptilidae spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2
Hydrosmilodon	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Larainae spl	0	0	0	0	4	11	7	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	26
Leptoceridae genero x	2	8	19	2	0	0	0	5	8	6	0	0	1	1	0	3	0	0	1	3	59
Leptoceridae spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
Leptohyphes aff.	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Leptonema sp1	0	3	0	1	14	0	11	18	26	25	15	0	1	7	5	0	0	0	5	10	141
Leptonema sp2	0	0	4	8	2	3	3	10	16	10	2	3	3	0	1	1	0	1	2	1	70
Leptonema sp3	4	2	0	8	8	1	17	8	3	2	19	0	3	2	1	0	3	0	6	1	88
Leptonema sp4	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	5
Leptophlebiidae sp.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Leptophlebiidae sp1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	5
Leptophlebiidae sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	3

Insetos Aquáticos da guilda de coletores capturados na região experimental do PDBFF, Manaus (AM) em número de exemplares por local

Morfoespécies	Igarapé	Igarapé 20	Total																		
Macrelmis sp1	0	2	1	66	4	7	6	0	2	10	6	0	0	14	0	10	0	3	0	0	100
Macrelmis sp2	0	0	0	7	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	11
Macrelmis sp3	0	2	1	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	8
Macronema sp1	2	8	4	3	2	2	0	0	0	0	5	0	1	2	7	1	0	3	0	0	40
Macronema sp2	0	1	0	2	1	12	1	1	3	0	3	0	4	3	5	1	0	1	1	6	45
Macronema sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Macrostemum sp1	4	0	1	1	3	1	0	9	2	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	24
Macrostemum sp2	4	2	0	0	26	0	2	9	9	2	0	0	6	1	0	0	0	0	0	0	61
Massartella	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Microcylloepus spl	0	2	0	1	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	11
Miroculis	7	1	11	0	5	6	11	10	8	2	7	2	1	3	3	5	1	3	2	1	89
Mortoniella sp1	0	0	7	0	0	10	1	14	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	34
Mortoniella sp2	0	3	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	7	2	0	0	1	0	16
Needhamnella	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Neoelmis sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
Neoelmis sp1	0	1	0	3	3	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
Neotrichia	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	4
Nyctiophylax	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5
Odontoceridae spp.	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12
Oecetis sp1	2	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	6
Oecetis sp2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Policentropodidae sp	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Policentropus	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	9
Protoptila	1	0	1	2	9	0	0	0	3	2	0	0	4	0	0	0	0	15	0	0	37
Ryacophylax sp1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	8

Insetos Aquáticos da guilda de coletores capturados na região experimental do PDBFF, Manaus (AM) em número de exemplares por local

Morfoespécies	Igarapé	Total																			
-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Ryacophylax sp2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Scirtidae sp	0	1	7	2	6	6	0	1	3	2	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	31
Scolytidae sp	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	5
Simothraulodes	1	0	0	0	1	2	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	9
Simullium spp	13	10	4	13	1	0	3	3	7	3	6	0	3	1	0	0	2	0	1	0	70
Smicridea sp.6	2	0	0	1	0	7	0	0	0	0	13	0	4	1	1	0	0	0	0	0	29
Smicridea sp.7	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	7
Smicridea sp.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	11	0	0	0	12
Smicridea sp1	0	0	0	0	44	0	4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	50
Smicridea sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	70	0	0	0	0	0	0	0	0	71
Smicridea sp3	0	4	0	5	36	1	1	5	0	10	1	0	4	0	0	0	12	0	0	1	80
Smicridea sp5	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0	60	0	1	0	0	0	9	0	0	0	78
Smicridea sp9	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Stegoelmis sp1	1	1	3	1	0	3	6	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	23
Stegoelmis sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	1	0	0	1	0	0	8
Stenochironomus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Tomedontus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2
Tricorythodes	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Ulmeritoides	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Waltzoyphius	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	5
Wormaldia	2	1	0	0	1	0	4	1	10	0	3	1	0	0	3	4	0	0	0	0	30
Xenelmis sp.	0	2	1	4	0	0	5	1	1	1	5	3	0	0	0	0	0	0	0	0	23
Zelusia principalis	0	1	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	10
Total	150	174	169	219	274	222	298	226	233	169	219	118	101	172	103	52	106	76	107	54	3242

Locais	Igarapé 1	Igarapé 2	Igarapé 3	Igarapé 4	Igarapé 5	Igarapé 6	Igarapé 7	Igarapé 8	Igarapé 9	Igarapé 10	Igarapé 11	Igarapé 12	Igarapé 13	Igarapé 14	Igarapé 15	Igarapé 16	Igarapé 17	Igarapé 18	Igarapé 19	Igarapé 20
Igarapé 1	0,0	1283,6	868,5	1696,6	2949,0	1942,9	3990,6	9656,2	9650,5	10118,5	8343,0	8278,0	7051,2	2550,7	15802,4	18215,4	18173,5	16698,7	16287,0	16456,4
Igarapé 2	1283,6	0,0	629,9	2929,2	4230,4	3200,3	4960,9	10818,1	10798,2	11230,6	7414,5	7283,4	6104,0	2116,3	14746,9	17093,4	17043,5	15553,4	15147,1	15326,4
Igarapé 3	868,5	629,9	0,0	2372,5	3727,0	2800,3	4812,9	10524,6	10518,3	10982,9	7505,8	7425,4	6207,6	2574,4	14941,6	17347,6	17305,3	15830,2	15418,6	15588,2
Igarapé 4	1696,6	2929,2	2372,5	0,0	1424,1	1159,5	3706,7	8617,5	8650,4	9202,1	9262,4	9295,1	8030,0	4064,8	16838,2	19360,2	19333,9	17893,5	17473,2	17623,1
Igarapé 5	2949,0	4230,4	3727,0	1424,1	0,0	1277,6	3112,0	7278,6	7327,9	7914,2	10648,2	10698,4	9430,5	4949,0	18235,0	20773,5	20749,1	19312,7	18891,7	19039,6
Igarapé 6	1942,9	3200,3	2800,3	1159,5	1277,6	0,0	2550,1	7764,5	7772,9	8277,6	10130,1	10112,1	8863,0	3679,8	17656,5	20112,2	20075,4	18610,1	18195,8	18359,4
Igarapé 7	3990,6	4960,9	4812,9	3706,7	3112,0	2550,1	0,0	6057,6	5995,7	6344,9	12318,5	12225,2	11018,2	4246,8	19707,8	22035,5	21980,1	20478,8	20077,6	20264,3
Igarapé 8	9656,2	10818,1	10524,6	8617,5	7278,6	7764,5	6057,6	0,0	260,0	980,1	17869,5	17871,9	16617,1	10300,8	25418,7	27869,8	27829,4	26354,2	25943,1	26112,4
Igarapé 9	9650,5	10798,2	10518,3	8650,4	7327,9	7772,9	5995,7	260,0	0,0	759,4	17891,1	17884,7	16633,0	10231,2	25429,4	27865,9	27823,2	26343,7	25934,0	26106,0
Igarapé 10	10118,5	11230,6	10982,9	9202,1	7914,2	8277,6	6344,9	980,1	759,4	0,0	18407,7	18382,1	17138,2	10538,4	25918,5	28320,6	28272,9	26783,8	26377,6	26555,6
Igarapé 11	8343,0	7414,5	7505,8	9262,4	10648,2	10130,1	12318,5	17869,5	17891,1	18407,7	0,0	615,8	1312,5	8991,6	7597,0	10228,4	10229,3	8884,4	8451,9	8555,0
Igarapé 12	8278,0	7283,4	7425,4	9295,1	10698,4	10112,1	12225,2	17871,9	17884,7	18382,1	615,8	0,0	1270,9	8753,8	7547,6	10092,6	10079,6	8689,8	8260,7	8384,2
Igarapé 13	7051,2	6104,0	6207,6	8030,0	9430,5	8863,0	11018,2	16617,1	16633,0	17138,2	1312,5	1270,9	0,0	7690,6	8808,6	11363,2	11349,4	9953,5	9525,3	9652,2
Igarapé 14	2550,7	2116,3	2574,4	4064,8	4949,0	3679,8	4246,8	10300,8	10231,2	10538,4	8991,6	8753,8	7690,6	0,0	15971,8	18124,1	18050,1	16524,1	16138,6	16347,1
Igarapé 15	15802,4	14746,9	14941,6	16838,2	18235,0	17656,5	19707,8	25418,7	25429,4	25918,5	7597,0	7547,6	8808,6	15971,8	0,0	2873,2	2961,4	2308,1	2026,5	1838,4
Igarapé 16	18215,4	17093,4	17347,6	19360,2	20773,5	20112,2	22035,5	27869,8	27865,9	28320,6	10228,4	10092,6	11363,2	18124,1	2873,2	0,0	236,3	1662,7	1999,8	1777,1
Igarapé 17	18173,5	17043,5	17305,3	19333,9	20749,1	20075,4	21980,1	27829,4	27823,2	28272,9	10229,3	10079,6	11349,4	18050,1	2961,4	236,3	0,0	1544,3	1911,7	1717,4
Igarapé 18	16698,7	15553,4	15830,2	17893,5	19312,7	18610,1	20478,8	26354,2	26343,7	26783,8	8884,4	8689,8	9953,5	16524,1	2308,1	1662,7	1544,3	0,0	433,8	472,0
Igarapé 19	16287,0	15147,1	15418,6	17473,2	18891,7	18195,8	20077,6	25943,1	25934,0	26377,6	8451,9	8260,7	9525,3	16138,6	2026,5	1999,8	1911,7	433,8	0,0	313,8
Igarapé 20	16456,4	15326,4	15588,2	17623,1	19039,6	18359,4	20264,3	26112,4	26106,0	26555,6	8555,0	8384,2	9652,2	16347,1	1838,4	1777,1	1717,4	472,0	313,8	0,0
Media	8500,6	8395,5	8369,1	8946,7	9598,4	9127,0	10294,2	11116,9	14207,2	14193,8	14625,3	9232,8	9157,6	8901,0	9092,2	12331,4	13867,6	13833,3	12440,4	12524,4

Apêndice II – Tabela geral da distância em metros dos igarapés amostrados na área experimental do PDBFF, Manaus (AM).

Córrego	(x) Série logarítmica	(α) Série logarítmica	(K) Série geométrica	(µ) Lognormal	(σ) Lognormal	(0) ZSM	(µ) ZSM	Riqueza observada
Acara 33	0,76	3,54	0,43	1,82	0,66	7,84	0,38	5
Tinga 31	0,77	4,74	0,42	1,74	0,76	67,94	0,24	7
Bolívia 12	0,87	2,50	0,30	2,76	0,66	4,30	0,31	5
Bolívia 21	0,87	2,50	0,30	2,49	0,85	5,31	0,25	5
Bolívia 22	0,80	2,47	0,38	1,86	0,85	18,48	0,21	4
Cachoeira1 ^a ordem (II/05)	0,86	4,07	0,31	2,05	0,85	3,82	0,90	8
Cachoeira 2ª ordem(II/05)	0,89	3,23	0,27	2,27	0,96	118,11	0,11	7
Mata 3 ^a ordem (II/05)	0,95	1,32	0,15	3,98	1,24	4,79	0,07	4
Papagaio 2 ^a ordem (II/05)	0,87	1,97	0,29	2,63	0,79	3,73	0,26	4
Taquaral 1 ^a ordem (II/05)	0,92	1,17	0,20	2,80	1,23	10,15	0,07	3
Taquaral 2 ^a ordem (II/05)	0,97	0,59	0,11	7,21	0,83	0,88	0,08	2
Taquaral 4 ^a ordem (II/05)	0,96	1,24	0,13	6,07	0,69	1,96	0,15	4
Cachoeira2 ^a ordem(VII/07)	0,72	7,96	0,49	1,63	0,65	24,85	0,39	10
Mata 1 ^a ordem (VII/07)	0,93	1,88	0,19	3,07	1,15	9,94	0,09	5
Taquaral 2 ^a ordem (VII/07)	0,97	0,59	0,11	6,48	1,09	1,19	0,06	2
Piabanha (XII/07)	0,91	3,67	0,23	2,45	0,98	3,46	0,91	9
Piabanha (IX/07)	0,95	2,62	0,15	3,94	1,19	8,66	0,09	8
Piabanha (V/08)	0,93	2,30	0,20	3,49	0,88	4,73	0,18	6
Lúcio (V/08)	0,92	3,56	0,22	2,75	1,08	34,22	0,09	9
Betis (XII/07)	0,96	1,26	0,13	5,09	1,14	2,61	0,10	4
Betis (IX/07)	0,97	1,69	0,10	6,28	0,98	3,29	0,10	5
Betis (V/08)	0,96	2,73	0,13	4,62	1,14	8,38	0,08	9
Suia 1 ^a ordem (IX/07)	0,98	1,00	0,07	6,24	1,53	5,83	0,02	4
Suia 2 ^a ordem (XII/07)	0,93	2,59	0,19	3,82	0,87	5,10	0,18	7
Aliança	0,99	2,28	0,05	6,51	1,53	2,18	0,85	9
Barro vermelho	0,98	2,39	0,06	3,76	1,51	2,23	1,00	10
Estiva	0,99	1,29	0,04	12,51	1,26	2,88	0,04	6
Mulungu	0,99	0,65	0,04	10,03	2,02	2,80	0,01	3

120

Apêndice III – Parâmetros ajustados para os modelos de distribuição de abundâncias.

Comunidades de adultos de Zygoptera.

Apêndice III – Parâmetros ajustados para os modelos de distribuição de abundâncias. Conjunto regional de adultos de Zygoptera.

	(x) Série	(a) Série	(K) Série	(μ)	(σ)	(θ)	(μ)	Riqueza
Região estudada	logarítmica	logarítmica	geométrica	Lognormal	Lognormal	ZSM	ZSM	observada
R. F. Adolpho Ducke	0,99	3,09	0,05	8,01	1,52	4,99	0,10	14
Bacia do Rio Pindaíba (II/07)	0,98	4,11	0,07	5,97	1,36	4,43	0,52	17
Bacia do Rio Suiá-Miçú (XII/07)	0,98	4,04	0,09	5,54	1,19	15,35	0,05	15
Bacia do Rio Suiá-Miçú (V/08)	0,97	5,24	0,11	4,90	1,15	14,22	0,08	18
PNCV	0,99	3,53	0,03	8,51	1,69	3,46	0,88	22

Apêndice III – Parâmetros ajustados para os modelos de distribuição de abundâncias.

Igarapé	(x) Série logarítmica	(α) Série logarítmica	(K) Série geométrica	(µ) Lognormal	(σ) Lognormal	(0)ZSM	(µ) ZSM	Riqueza observada
Igarapé 1	0,89	8,58	0,27	2,76	0,78	16,03	0,29	19
Igarapé 2	0,90	11,92	0,25	2,22	0,89	11,80	0,95	28
Igarapé 5	0,86	13,91	0,32	2,28	0,78	32,64	0,28	27
Igarapé 6	0,93	8,39	0,20	2,68	0,97	8,72	0,78	22
Igarapé 7	0,93	9,28	0,19	3,08	1,04	46,15	0,10	25
Igarapé 9	0,91	8,73	0,24	2,65	0,93	9,44	0,71	21
Igarapé10	0,88	9,26	0,28	2,31	0,89	8,93	0,99	20
Igarapé11	0,87	7,49	0,31	2,24	0,86	31,58	0,19	15
Igarapé13	0,88	8,00	0,28	1,80	0,93	7,64	1,00	17
Igarapé15	0,82	12,92	0,38	1,94	0,75	13,43	0,86	22
Igarapé16	0,76	9,83	0,44	1,84	0,62	19,39	0,44	14
Igarapé17	0,79	17,80	0,41	1,88	0,69	47,63	0,34	28
Igarapé20	0,74	11,80	0,46	1,62	0,67	11,19	1,00	16
Regional	0,99	15,99	0,05	7.09	1,51	15.88	1	73

Comunidade da guilda de insetos predadores.

Igarapé	(x) Série logarítmica	(a) Série logarítmica	(K) Série geométrica	(µ) Lognormal	(σ) Lognormal	(0) ZSM	(µ) ZSM	Riqueza observada
Igarapé 1	0,93	2,22	0,19	3,07	1,13	14,53	0,08	6
Igarapé 2	0,97	1,47	0,11	4,38	1,45	9,13	0,04	5
Igarapé 3	1,00	0,36	0,02	37,11	1,10	0,60	0,01	2
Igarapé 4	0,97	2,07	0,12	7,23	0,55	3,49	0,14	7
Igarapé 5	0,95	2,40	0,16	4,27	0,98	4,99	0,14	7
Igarapé 6	0,98	1,68	0,06	7,51	1,50	5,44	0,03	7
Igarapé 8	0,98	1,48	0,07	7,57	1,34	4,38	0,04	6
Igarapé10	0,97	1,72	0,11	4,82	1,40	7,41	0,05	6
Igarapé12	0,98	0,79	0,08	4,93	1,71	9,73	0,02	3
Igarapé17	0,96	1,22	0,13	4,36	1,35	5,59	0,05	4
Igarapé18	0,89	4,00	0,26	2,79	0,86	8,76	0,23	9
Igarapé20	0,95	1,34	0,15	3,08	1,40	1759175,31	0,04	4
Regional	0,99	2,04	0,01	24,82	1,89	2,53	0,12	13

Apêndice III – Parâmetros ajustados para os modelos de distribuição de abundâncias.

Comunidade da guilda de insetos fragmentadores.

Igarapé	(x) Série logarítmica	(α) Série logarítmica	(K) Série geométrica	(µ) Lognormal	(σ) Lognormal	(0) ZSM	(µ) ZSM	Riqueza observada
Igarapé 1	0,93	11,28	0,20	3,03	0,92	13,75	0,50	30
Igarapé 2	0,93	13,19	0,20	2,68	1,01	12,96	0,99	35
Igarapé 7	0,95	14,73	0,15	3,28	1,08	15,05	0,85	45
Igarapé 8	0,96	10,64	0,15	3,76	1,09	59,70	0,07	33
Igarapé10	0,96	7,64	0,14	3,48	1,13	322,54	0,04	24
Igarapé11	0,97	7,69	0,12	3,92	1,14	8,26	0,63	26
Igarapé13	0,88	14,43	0,29	2,10	0,87	14,06	1,00	30
Igarapé16	0,78	14,39	0,42	1,68	0,74	13,86	1,00	22
Igarapé18	0,90	8,85	0,26	2,37	0,85	9,61	0,71	20
Regional	0,99	18,83	0,03	10,33	1,53	21,93	0,33	97

Apêndice III – Parâmetros ajustados para os modelos de distribuição de abundâncias.

Comunidades da guilda de insetos coletores.