



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



Leandro Juen

**Grandes rios e a distribuição de Odonata na Amazônia:
similaridade de composição, limitação à dispersão e
endemismo**

Orientador: Prof. Dr. Paulo de Marco Júnior

GOIÂNIA – GO

MARÇO - 2011

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

GPT/BC/UFG

Juen, Leandro.

J933g Grandes rios e a distribuição de Odonata na Amazônia
[manuscrito]: similaridade de composição, limitação à
dispersão e endemismo / Leandro Juen - 2011.

200 f. : figs, tabs.

Orientador: Prof. Dr. Paulo De Marco Júnior.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Goiás,
Instituto de Ciências Biológicas, 2011.

Bibliografia.

1. Distribuição de espécies 2. Teoria de Rios, 3.
Biogeografia. 4. Amazônia. I.Título.

CDU: 574.9(811.3)

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

Leandro Juen

**Grandes rios e a distribuição de Odonata na Amazônia:
similaridade de composição, limitação à dispersão e
endemismo**

Orientador: Prof. Dr. Paulo de Marco Júnior

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

GOIÂNIA – GO

MARÇO - 2011

Leandro Juen

**Grandes rios e a distribuição de Odonata na Amazônia:
similaridade de composição, limitação à dispersão e
endemismo**

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

APROVADA: 15 de fevereiro de 2011.

Prof^a. Dra. Ana Márcia. E. Barbosa - UEVORA Prof. Dr. João Carlos Nabout - UEG

Prof. Dr. Luis Maurício Bini - UFG

Prof. Dr. Joaquín Hortal-Muñoz - UFG

Prof. Dr. Paulo De Marco Júnior

(Orientador)

DEDICATÓRIA

*A minha família, em especial meus pais e meus irmãos,
cujo apoio e incentivo foi primordial
para que eu chegasse até aqui.*

AGRADECIMENTO

A jornada acadêmica a qual percorremos para conseguir a finalização de uma tese é longa e árdua. Durante essa caminhada muitas vezes temos a ajuda de pessoas e instituições sem as quais jamais poderíamos ter êxito em nosso trabalho. Algumas por dar suporte intelectual, logístico, econômico ou simplesmente por ter dado atenção durante os períodos de pânico e incertezas acadêmicas ou devido aos problemas nossos de cada. No entanto, tive o privilégio de conviver com pessoas que sem as quais esse trabalho jamais poderia ser realizado.

Acredito que o agradecimento é uma tarefa difícil, pois muitas vezes cometemos injustiças e por esquecimentos não mencionamos nomes de pessoas que também contribuíram para o trabalho. Porém prefiro correr o risco de cometer a injustiça de esquecer de citar algum nome do que perder a oportunidade de demonstrar como algumas pessoas foram fundamentais para meu crescimento acadêmico.

Por sete anos, tive o privilégio e a honra de contar com a orientação e a amizade do Professor Dr. Paulo De Marco, que acreditou em mim desde o início aceitando me orientar no mestrado. Apesar das minhas dificuldades iniciais no inglês e sem ter noção nenhuma de estatística, você foi meu maior incentivador, comemorando comigo as minhas mais simples conquistas como, por exemplo, fazer um teste T sozinho. Obrigado por tornar esse sonho possível, pela sua paciência, pelo seu exemplo, pela sua ética, sua constante preocupação com minha formação, pelo estímulo e exigência crescente que foi impondo à medida que caminhávamos para o fechamento do trabalho. Sempre quando surgiam dificuldades e o desespero começava a bater, você aparecia contagiando-me com seu entusiasmo e afeto – *Agora tá tranquilo né, falta bem pouco pra fechar o capítulo*. Poder ter se beneficiado de sua riqueza intelectual como pensador, de sua generosidade como educador e de sua amizade como grande ser humano foi essencial na minha formação. Você sabe a admiração que tenho por você não somente pelo grande professor e orientador que é, mas por ser essa pessoa com um caráter singular e constante preocupação com o outro. A você serei eternamente grato, por sua dedicação na minha formação não somente no mundo acadêmico, mas na vida. Obrigado por me mostrar que ensinar é a melhor maneira de se aprender.

Sou imensamente grato a pessoa que me guiou nos meus primeiros passos na vida acadêmica e continua me acompanhando até hoje a Prof^ª. Dra. Helena Cabette, obrigado por

suas conversas, por seus conselhos, pelas oportunidades que você promoveu em minha vida, pela sua preocupação comigo, pela realização dos meus sonhos, pelos telefones tranquilizadores nas horas mais difíceis, por me dar a oportunidade de trabalhar em sua parceria disponibilizando toda a estrutura de seu laboratório. Obrigado por tudo que fez por mim você sabe que é uma das grandes responsáveis pela concretização desse sonho.

Aos professores Dr. Luis Mauricio Bini, Dr. Joaquín Hortal-Muñoz; Dr. João Carlos Nabout e Dra. Ana Márcia Barbosa por terem aceito participarem da banca do doutorado e aos Dr. José Alexandre Diniz-Filho e Dr. Adriano S. Melo por participarem da banca de qualificação, gostaria de agradecer a todas as sugestões e críticas, que foram fundamentais para a melhoria da tese.

Professor Dr. Rogério Bastos que me deu seu incentivo em momentos diversos e de forma incondicional, contribuindo para esta concretização. Além destas qualidades, a amizade, o apoio e confiança que me brindou.

Ao Professor Dr. Natan Maciel pela ajuda, disponibilizando seu tempo na construção e análise da Supertree.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, a quem agradeço pelos ensinamentos oferecidos em diversos momentos.

Não poderia deixar de agradecer as instituições financiadoras que possibilitaram o desenvolvimento da tese, ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico Tecnológico – CNPq, que financiou meu projeto (Processo N° 47884/2008 7), a Embrapa/CNPq (Processo N° 520268/2005-9), Programa de Pesquisa em Biodiversidade - PPBIO, Instituto de Pesquisa Amazônica - INPA, Museu Emílio Goeldi e UNEMAT Campus Nova Xavantina - MT.

A CAPES, pela bolsa de doutorado e a Universidade Federal de Goiás, por toda estrutura oferecida para o desenvolvimento de minha pesquisa.

A todos os amigos do Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese LETS, Eduardo, Carol, Fábio, Ricardo, Daniel, Karina, Mirian, Paulinho, Poliana, Thyago, Lívia, Sidney, Silvia, Mayra, Júlio, Nelson, José Max, Lenize, Carol Costa, Nadson, Arthur, Fernanda, Sara, Mariana, Natália, Flávia, Paulina, Lara, Marina, Guilherme, Bruno, Carina Terrible, Marquinhos, Juliana, Tadeu, André Padial, Ludgero, João, Heury, Talita, Nayara, Vanessa e Luciano, pela amizade, pela irmandade, companheirismo, por tornar o local de trabalho um

lugar prazeroso e de muita aprendizagem. Pela alegre convivência e sugestões, alguns destes foram essenciais no desenvolvimento deste trabalho.

Ao laboratório de entomologia de Nova Xavantina que sempre me recebeu com muito carinho e atenção, sempre atendendo com muita dedicação quando eu precisei em especial Helena, Denis, Yulie, Tiago, Lourivaldo, Núbia, Maylla, Leandro Brasil, Mariana, Hilton Marcelo, Lílian, Anselmo, Bruna e Jaqueline.

Aos meus queridos orientados Nelson, Tiago, José Max, Eva e Fernando por ter me dado a oportunidade de dividir o pouco que sei com vocês, espero que a experiência tenha sido boa pra vocês como foi pra mim, na verdade apesar de assumir o papel de orientador quem mais aprendeu nesse processo foi eu.

Nelson, Tiago e José, muito obrigado pela ajuda na identificação e medição dos bichos o apoio de vocês foi fundamental.

Ao Denis, Dilermano, Karina, Mirian, Sílvia, Yulie, Ully, Núbia, Herson e Tiago pela ajuda nas etapas de campo. Sem a preciosa companhia de vocês não teria sido possível coletar em tantos igarapés.

Ao especialista Frederico A.A. Lencioni pela prestativa e fundamental ajuda em confirmar a identificação das espécies.

Aos colegas de turma agradeço pela solidariedade, convívio e amizade compartilhadas durante toda essa jornada.

Aos amigos Helena, Joana, Marquinhos, Andressa, Karina e Ricardo, meu agradecimento especial pelo rigor na revisão da tese.

Sou profundamente grato à amiga e irmã Joana, pela indescritível solidariedade e afeto inestimável, que se traduziram sempre em apoio irrestrito. Obrigado pelo compartilhamento de sonhos, conquistas, anseios, dificuldades, fracassos desde os tempos de graduação, mestrado e agora no doutorado. Espero que no futuro possamos continuar nossa valiosa parceria e amizade acima de tudo.

A também companheira Karina Dias pela prestimosa e indispensável colaboração em muitos momentos ao longo desse período. Pela amizade sólida e verdadeira, pela sua alegre companhia. Obrigado por suportar meus momentos de angústias e por ter sido meu braço direito nesse último ano.

A amiga Flavinha sempre tão dedicada e preocupada comigo e com a tese. Meu muitíssimo obrigado pelas múltiplas e inestimáveis contribuições.

A minha família de Goiânia meus Amigos que compartilharam comigo a vida de república Dilermano, Delano, Neander, Tadeu, Bruno Spacek, Fredinho, Fábio, Marquinhos, Juliana, Joana, Ricardo e Eduardo pela nossa alegre e tranquila convivência, pela energia positiva e pelo carinho. E agora os mais recentes vizinhos da república dois Daniel, Karina, Lívia, Mirian, Paulinho, Poliana e Thiago obrigado por tornarem meus dias mais agradáveis e alegres. De modo muito especial a nossa querida Tia Isis, sempre tão atenciosa e preocupada com nosso bem estar.

Aos amigos que sempre torcem por mim e se preocupam comigo independente da distância geográfica Joana, Karina, Flávia, Ednaldo, Sustanis, Tatiane, Daiane, Marley, Rafael, Guilherme, Denis, Yulie, Ully e Thiago.

Ao José Basilio por estar sempre disposto a ajudar e ser um amigo para todas as horas.

Eu fortemente agradeço a Jéssica, por sua extensa paciência, pelo amor, por entender minha ausência, por sempre estar disposta a me ajudar em qualquer situação e principalmente pelo seu apoio que me conforta e me deixa mais forte pra superar meus desafios. Graças ao seu apoio, foi fácil transpor os dias de desânimo e cansaço.

A meus pais Maria e Alberto, e meus irmãos por abrirem mão de seus sonhos para que eu pudesse ir atrás da realização dos meus sonhos. Apesar da pouca escolaridade vocês me ensinaram as coisas mais preciosas da vida. Obrigado pelo apoio incondicional, a vocês serei eternamente grato.

Há muito mais a quem agradecer... a todos aqueles que, embora não nomeados, me brindaram com seus inestimáveis apoios em distintos momentos, o meu reconhecimento e carinhoso muito obrigado!

Nada na vida conquistamos sozinhos, sempre precisamos de outras pessoas para alcançar os nossos objetivos. Todos vocês são co-autores deste trabalho.

RESUMO GERAL

JUEN, L. Grandes rios e a distribuição de Odonata na Amazônia: Similaridade de composição, limitação à dispersão e endemismo.

Orientador: Prof. Dr. Paulo De Marco Júnior.

As florestas da Bacia Amazônica contêm a maior fração da diversidade de espécies do mundo. Muitas hipóteses têm sido propostas para explicar a origem e a manutenção dessa grande diversidade, baseadas, principalmente, nos mecanismos de migração, especiação e nas restrições ambientais impostas pelo ambiente aos organismos. Uma dessas hipóteses é a Teoria de Isolamento pelos Rios, proposta por Alfred Russell Wallace durante seus estudos na região Neotropical, que relaciona a variação da riqueza de espécies com os grandes rios, sugerindo que eles funcionariam como uma barreira impedindo a dispersão dos organismos. Dessa forma, este estudo visou conhecer a distribuição e o padrão de diversidade das espécies que compõem as comunidades de Odonata, presentes nas áreas de interflúvios dos grandes rios amazônicos, avaliando se essa distribuição corresponde à Teoria de Isolamento por Rios. Testando 1) a importância relativa da história biogeográfica e de hipóteses ecológicas para explicar os padrões de endemismo nas áreas de interflúvios do Bioma Amazônico no Brasil; 2) Avaliar se o padrão de distribuição de espécies nas áreas de interflúvios dos grandes rios amazônicos é suportado pela Teoria de Isolamento por Rios; 3) A importância relativa dos fatores espaciais e ambientais na variação da composição das comunidades de adultos de Odonata. Para isso foram realizadas coletas em 92 igarapés distribuídos em cinco regiões de interflúvio, e dados de ocorrência das espécies baseados em recentes compilações da literatura, museus e outros estudos realizados na região. Os resultados mostraram que: 1) A similaridade ambiental pode ser considerada o fator determinante na distribuição de Odonata, possivelmente devido à especificidade ambiental desenvolvida durante a longa história de alguns clados no sistema. O grupo com menor capacidade de dispersão, Zygoptera, reteve mais informações biogeográficas sobre possíveis fatores históricos que determinam a corrente

distribuição. A grande vagilidade dos Anisoptera pode ter facilitado a travessia dos rios. O transporte das larvas pelos bancos de macrófitas, a mudança lateral dos cursos dos rios e a inversão do sistema de drenagem da bacia podem ser explicações para a ausência do efeito de isolamento nos grupos de espécies estudados. 2) Os rios não exerceram efeito de barreira à distribuição das espécies, possivelmente devido á capacidade de dispersão das espécies, principalmente, Anisoptera, juntamente com a migração lateral do canal dos rios, bancos de macrófitas, rios com a presença de muitos meandros, que promoveriam a dispersão, diluindo o efeito de barreira. 3) As características ambientais e geográficas são importantes na determinação dos padrões de diversidade beta entre os locais estudados, o efeito encontrado variou consideravelmente entre as duas subordens. A similaridade inicial foi maior para Zygoptera, já para a distância geográfica necessária para atingir a metade da similaridade (*halving distance*), os resultados foram maiores para Anisoptera. Os requerimentos ecológicos e a capacidade de dispersão das espécies podem explicar o efeito do ambiente e do espaço na diversidade beta. As variações encontradas entre subordens podem ser devido aos diferentes requerimentos das espécies, que podem estar ligados ao tamanho corporal. As espécies de menor tamanho corporal devem ser mais sensíveis às variações ambientais por restrições ecofisiológicas. Se considerarmos a frequência de endemismos entre esses grupos (Capítulo 1 e 2), Zygoptera e as famílias com espécies de menor tamanho corporal (Coenagrionidae e Protoneuridae) devem ser consideradas como focos prioritários para estratégias de conservação ou como “*surrogates*” para escolha de áreas prioritária pensando na conservação desse grupo e assumindo a pequena quantidade de informação biogeográfica existente na Amazônia, para esse e outros grupos de invertebrados.

Palavras-chave: Distribuição de espécies, Teoria de Rios, Biogeografia, Amazônia.

GENERAL ABSTRACT

JUEN, L. Large Rivers and the distribution in Amazon: Similarity of composition, dispersal constraints and endemism.

Advisor: Dr. Paulo De Marco Júnior.

The forests of Amazon Basin contain the most part of species diversity in the world. Many hypotheses have been proposed to explain the origin and maintenance of this great diversity, based mainly in mechanisms of migration, speciation and environmental constraints imposed by environment to the organisms. One of these hypotheses is the Theory of River Hypothesis, proposed by Alfred Russell Wallace during his studies in the Neotropical region, which relates variation in species richness with large rivers, suggesting that these rivers serve as a barrier preventing the dispersal of organisms. Thus, this study aimed to know the distribution and pattern of species diversity of Odonata community present in the interfluvial areas of large rivers of Amazon Basin, and evaluate if this distribution corresponds to the Theory of Rivers Hypothesis, testing 1) the relative importance of the biogeographic history and of ecological hypotheses to explain the endemism patterns in interfluvial areas of Amazonian biome in Brazil; 2) if the pattern of species distribution in interfluvial areas of large Amazonian rivers is supported by the Theory of Rivers Hypothesis; and 3) the relative importance of spatial and environmental features in variation of adult Odonata community composition. To test this, were carried out samplings in 92 igarapés distributed in five interfluvial regions, and occurrence data of species based in recent literature compilations, museums and other studies carried out in the region were also collected. Results showed that: 1) the environmental similarity can be considered the main feature in the Odonata distribution, possibly due to environmental specificity developed during the long history of some clades in this system. The group with the smaller dispersal ability, Zygoptera, retained more biogeographic information on possible historical features that determine the current distribution. The great vagility of Anisoptera may have facilitated the crossing of rivers. The transport of larvae through macrophyte banks, the lateral change of river course and the

inversion of basin drainage system can be explanations for the absence of isolation effect on species groups studied. 2) Rivers did not show any effect of dispersal barrier to the distribution of species, probably because of the dispersal ability of species, mainly Anisoptera, together with the lateral migration of river channels, macrophyte banks, and rivers with presence of many meanders, which would promote dispersal, diluting the barrier effect. 3) Environmental and geographical features are important to determine the patterns of beta diversity among studied sites. The effect found varied considerably between the two suborders. The initial similarity was higher for Zygoptera. For the geographical distance necessary to reach the half of similarity (halving distance), the results were higher for Anisoptera. Ecological requirements and dispersal ability of species can explain the environmental and spatial effects on beta diversity. Variation found between the suborders can be due to the different requirements of species, which can be related to body size. Smaller species may be more sensitive to environmental variations by ecophysiological constraints. If we consider the frequency of endemism between these groups (Chapters 1 and 2), Zygoptera and the families with species with smaller body size (Coenagrionidae and Protoneuridae) may be considered as priority focus for conservation strategies or as surrogates for selection of priority areas for conservation of this group, and, assuming the scarce amount of biogeographical information of Amazonia, also for other invertebrate groups.

Keywords: Species distribution, River Hypothesis, Biogeography, Amazon.

SUMÁRIO

| | |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| DEDICATÓRIA..... | v |
| AGRADECIMENTO | vi |
| RESUMO GERAL | x |
| GENERAL ABSTRACT..... | xii |
| SUMÁRIO..... | xiv |
| INTRODUÇÃO..... | 18 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 24 |
| CAPÍTULO 1 | 27 |
| ODONATA ENDEMISM IN THE BRAZILIAN AMAZON: COMPETING HYPOTHESES FOR BIOGEOGRAPHICAL PATTERNS | 27 |
| ABSTRACT | 28 |
| INTRODUCTION | 30 |
| MATERIAL AND METHODS..... | 33 |
| Species distribution information..... | 33 |
| Parsimony Analysis of Endemism..... | 34 |
| Coefficient of resemblance | 35 |
| Environmental similarity | 35 |
| Connectivity measures..... | 36 |
| Mantel test | 37 |
| RESULTS | 38 |
| General description of distribution patterns of species | 38 |
| Patterns of endemism in the Amazon | 39 |
| Environmental similarity | 41 |
| Effect of the environment and interfluve connectivity on species distribution..... | 41 |
| DISCUSSION..... | 43 |

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Methodological issues | 43 |
| Estimates of support branches in the PAE | 43 |
| Sampling efforts, rare species and biogeographic patterns | 44 |
| History or environmental similarity?..... | 45 |
| Biogeographical patterns in the areas of endemism of the Amazon | 49 |
| REFERENCES | 54 |
| Biosketch | 60 |
| TABLES | 61 |
| FIGURE LEGENDS/CAPTIONS | 63 |
| FIGURES | 64 |
| APPENDIX | 68 |
| Appendix S1 – Species of Odonata used in study distribution by interfluves. BE: Belém, GU: Guiana, IM: Imeri, IN: Inambari, NA: Napo, RO: Rondônia, TA: Tapajós, XI: Xingu. | 68 |
| CAPÍTULO 2 | 84 |
| OS PADRÕES DE SUSTITUIÇÃO DE ESPÉCIES NA AMAZÔNIA PODEM SER EXPLICADOS PELO EFEITO DO RIO? | 84 |
| RESUMO | 84 |
| INTRODUÇÃO..... | 86 |
| MATERIAL E MÉTODOS..... | 90 |
| Área de estudo | 90 |
| Coleta de dados..... | 93 |
| Conjunto de dados das espécies amostradas | 94 |
| Conjunto de dados das espécies registradas a partir do banco de dados | 94 |
| Pareamentos entre amostragens padronizadas em interflúvios contíguos..... | 95 |
| Medidas morfométricas | 96 |
| Construção da Supertree..... | 96 |

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Análise do sinal filogenético e filtros filogenéticos | 98 |
| Análise estatística | 99 |
| RESULTADOS | 101 |
| Padrões gerais de distribuição | 101 |
| Autocorrelação filogenética..... | 102 |
| Variáveis morfológicas..... | 102 |
| Distribuição das espécies..... | 104 |
| Teste das hipóteses sobre distribuição e isolamento por rios | 105 |
| Substituição de espécies dentro do mesmo gênero..... | 107 |
| Distribuição das espécies por interflúvios | 108 |
| DISCUSSÃO | 111 |
| Padrões biogeográficos..... | 111 |
| Rio como barreira | 112 |
| REFERÊNCIAS | 117 |
| APÊNDICES | 127 |
| Apêndice 1 – Filogênias utilizadas para a construção da supertree. | 127 |
| Apêndice 2 – Supertree da Ordem Odonata, contendo dados das 43 filogenias utilizadas. | 133 |
| Apêndice 3 – Espécies de Odonata amostradas separadas por interflúvio..... | 139 |
| Apêndice 4 – Espécies de Odonata registradas no banco dados, com ocorrência separada por interflúvio..... | 143 |
| CAPÍTULO 3 | 150 |
| LIMITAÇÕES À DISPERSÃO MOLDANDO A SIMILARIDADE EM COMUNIDADE DE ODONATA DE RIACHOS AMAZÔNICOS..... | 150 |
| RESUMO | 150 |
| INTRODUÇÃO..... | 152 |
| MATERIAL E MÉTODOS..... | 158 |

| | |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Área de estudo | 158 |
| Coleta de dados em campo | 159 |
| Variáveis ambientais..... | 160 |
| Variáveis espaciais | 161 |
| Análise Estatística | 162 |
| Análise de correspondência | 162 |
| Partição da variância..... | 162 |
| Mantel Parcial..... | 163 |
| Índice de Decaimento | 164 |
| RESULTADOS | 165 |
| Padrões gerais | 165 |
| DISCUSSÃO | 173 |
| REFERÊNCIAS | 182 |
| APÊNDICES | 191 |
| Apêndice 1 – Variáveis físico-químicas registradas em cada igarapé durante as coletas. (IIH- índice de integridade de hábitat; Cond.- condutividade; T°C_ar- temperatura do ar; OD- oxigênio dissolvido; Larg.- largura; Prof.- profundidade). | 191 |
| Apêndice 2 – Espécies de Odonata amostradas separadas por interflúvio. (Sub- subordem; A- Anisoptera; Z- Zygoptera)..... | 194 |
| CONCLUSÃO GERAL | 199 |

INTRODUÇÃO

Amazônia é a maior floresta tropical do mundo, com mais de seis milhões de quilômetros quadrados e abrangendo nove países da América do Sul (Silva *et al.* 2005), sendo reconhecida como o ecossistema de maior diversidade de espécies do planeta (Erwin 1983; Erwin 1988; Gentry 1988; Gentry 1992). O sistema de Floresta de Terra-Firme é drenado por um complexo sistema de pequenos riachos (conhecidos como igarapés) e rios, compondo a Bacia Amazônica com 700.000 km² de área, formada aproximadamente 120-70 milhões de anos atrás com o soerguimento da cadeia dos Andes, provocando a inversão do sistema de drenagem, que antes era em direção ao Oceano Pacífico (Junk & Furch 1985; Sioli 1975).

Os igarapés Amazônicos são ambientes de águas transparentes, oligotróficas e ácidas devido à presença de ácidos húmicos e fúlvicos (Sioli 1975). São pobres em nutrientes e as árvores que se fecham sobre os mesmos impedem que a luz atinja a superfície da água, de forma que as plantas aquáticas são quase sempre inexistentes (Junk & Furch 1985). Devido a isso, as cadeias alimentares são dependentes de materiais alóctones, provenientes da floresta que caem sobre o igarapé, como pólen, flores, frutos, folhas, insetos e aranhas (Goulding *et al.* 1988; Mendonca *et al.* 2005; Walker *et al.* 1991; Yant *et al.* 1984). Apesar dessas características, os igarapés têm uma fauna diversa e própria se comparada com outros sistemas aquáticos. Embora, o conhecimento funcional dessa comunidade ainda seja limitado, os igarapés amazônicos representam uma oportunidade interessante para se estudar os processos determinantes da diversidade local e de sua distribuição espacial, já que apresentam um padrão claro de interconexão e se espalham por uma vasta planície com características ambientais muito estáveis (Tuomisto *et al.* 1995).

Muitas hipóteses têm sido propostas para explicar a origem e manutenção dessa grande diversidade, principalmente, baseadas nos mecanismos de migração, especiação por vicariância e nas restrições de habitat impostas pelo ambiente aos

organismos (Lougheed *et al.* 1999). A mais antiga dessas hipóteses e que persiste até hoje é a Teoria de Isolamento pelos Rios, proposta por Alfred Russell Wallace em 1852, durante seus estudos na região Neotropical, relacionando a variação da riqueza de espécies de macacos e de pássaros com os grandes rios (Gascon *et al.* 2000), sugerindo que os rios funcionariam como uma barreira impedindo a dispersão dos organismos.

Essa divisão e isolamento, juntamente com a adaptação às condições ambientais locais, contribuem para uma diferenciação das populações presentes em lados opostos do rio, em níveis de subespécies e até mesmo de espécies distintas (Haffer 2001). Essa hipótese tem como pressuposto a ideia de que os grandes rios, por serem muito largos, impossibilitam ou restringem a dispersão das espécies. Conseqüentemente, o fluxo gênico diminui, facilitando o evento de especiação alopátrica, resultando no surgimento de novas espécies. Dessa forma, a região de interflúvio entre os grandes rios são áreas de grande endemismo. Alguns autores chegam a dividir a Amazônia em até oito regiões de alto endemismo, dependendo do táxon estudado, sendo que os principais são: Guiana (região de interflúvio entre os rios Amazonas e Negro); Imeri (Negro e Solimões); Napo (Solimões e Napo); Inambari (Solimões e Madeira); Rondônia (Madeira e Tapajós); Tapajós (Tapajós e Xingu); Xingu (Xingu e Tocantins) e Belém (Tocantins e Amazonas) (Cracraft & Prum 1988; Gascon *et al.* 2000; Porzecanski & Cracraft 2005). Estudos recentes nessas áreas indicam uma correspondência do modelo de distribuição para os diferentes táxons, incluindo pássaros, macacos, borboletas e pequenos mamíferos (Silva *et al.* 2005).

Dados biogeográficos referenciados por meio das áreas de endemismo são essenciais para a análise da distribuição da fauna. A ocorrência exclusiva de um táxon em uma localidade ou região em particular (táxons endêmicos) é uma das características mais significativas da distribuição biogeográfica. Toda região teria uma porção de sua biota própria e exclusiva, interpretações históricas e ecológicas desses padrões permitem responder “Por que os táxons estão distribuídos e onde ocorrem atualmente?”

(Platnick & Nelson 1978). Áreas de endemismo são, fundamentalmente, entidades históricas e não apenas distribucionais (Cracraft & Prum 1988; Porzecanski & Cracraft 2005) possuindo as mesmas propriedades ontológicas e genealógicas dos grupos nelas distribuídos. A Região Amazônica é um ponto referencial importante no estudo dos padrões de distribuição das espécies e de endemismos por apresentar uma biodiversidade alta, características climáticas bem definidas e um complexo sistema hídrico, que cria um distinto sistema de isolamento entre as áreas (Fernandes *et al.* 1995; Morrone 2006; Porzecanski & Cracraft 2005; Silva & Oren 1996).

Como para muitos outros insetos, a dispersão é um processo fundamental para a vida das Odonata (Corbet 1980; Corbet 1983). Em geral, a possibilidade de dispersão parece ser maior com o aumento do tamanho corporal (Conrad *et al.* 1999). Dessa forma, se indivíduos com asas grandes tem maior habilidade em percorrer grandes distâncias, espera-se que tais indivíduos tenham uma ampla distribuição e, conseqüentemente, para essas espécies a largura do rio não seria uma barreira impedindo sua dispersão (Conrad *et al.* 2002). Indivíduos grandes têm um gasto energético maior e, conseqüentemente, sua demanda nutricional é mais alta do que a de espécies menores, de forma que precisam ser mais ágeis e eficientes no forrageamento (Conrad *et al.* 2002; Taylor & Merriam 1995; Thompson 1991). De acordo com Conrad *et al.* (1999) e Angelibert & Giani (2003), a capacidade de dispersão pode ser correlacionada com o tamanho corporal, de forma que indivíduos maiores, geralmente Anisoptera, teriam maior capacidade de voo do que os Zygoptera, que são menores. Assim, o efeito gerado pela distância não exerceria a mesma pressão nas duas subordens. Michiels & Dhondt (1989) reportaram que o aumento no tamanho corporal tem um efeito positivo na dispersão, enquanto Taylor & Merriam (1995), sugerem que indivíduos maiores possuem asas grandes, obedecendo à proporção do corpo, e são capazes de se dispersarem por grandes distâncias em um período de tempo menor.

As estratégias e padrões ecofisiológicos de Odonata, principalmente no que se refere à capacidade de termorregulação, também estão associadas ao tamanho corporal. Essas estratégias devem ter um papel importante, determinando a capacidade de dispersão porque, em última análise, elas determinam a capacidade de voo sustentado nas espécies e o gasto de energia em voo. De acordo com o comportamento de voo, os Odonata podem ser classificados em “*Fliers*”, que permanecem voando a maior parte do período de atividade e “*Perchers*”, que permanecem pousados em diferentes tipos de substratos (Corbet 1962; Corbet 1999; May 1976). Essa classificação está relacionada à capacidade de termorregulação. “*Perchers*” são em geral ectotérmicos, usando a luz solar como uma fonte principal de calor e resposta comportamental para regular a temperatura torácica, podendo ser conformadoras termais ou heliotérmicos. Conformadoras mostram conductância alta e a temperatura de seu corpo varia com a temperatura do ambiente, principalmente devido à troca de calor por convecção (Heinrich 1993; Heinrich & Casey 1978; May 1991). Os heliotérmicos têm o corpo maior e, conseqüentemente, conductância mais baixa e suas atividades são determinadas principalmente pela irradiação solar. Os endotérmicos também classificados como “*fliers*”, escapam da previsão deste cenário por produzir calor endógeno e controlar a circulação da hemolinfa, possibilitando a sua termorregulação (Corbet 1962; May 1976).

Como resultado de todas essas adaptações ecofisiológicas, espera-se que as espécies endotérmicas tenham maior capacidade de dispersão que as heliotérmicas e, estas, tenham mais habilidade que as conformadoras. Assim, os “*fliers*” teriam uma alta capacidade de migração para longas distâncias, característica observada em *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798), devido à sua alta capacidade de voo, podendo ser encontrada em todos os continentes (Pinhey 1979; Reichholf 1973). As espécies da subordem Anisoptera são mais frequentemente heliotérmicas, com muitos casos de endotermia, e pouca frequência de espécies conformadoras. Elas também apresentam

grande mobilidade e geralmente tamanho corporal maior (Corbet 1984; Dumont 1977; Dumont & Desmet 1990; Reichholf 1973; Wojtusiak 1974), portanto, estariam melhores adaptadas à dispersão, sofrendo menos o efeito do isolamento. Por outro lado, espera-se que o efeito do isolamento provocado pelos grandes rios seja mais acentuado para Zygoptera, que por serem essencialmente conformadores termais de baixo tamanho corporal. Essas características devem estar associadas à baixa mobilidade e capacidade de dispersão encontrada em muitas espécies desse grupo (Garrison 1978; Parr *et al.* 1979; Ueda 1994; Utzeri *et al.* 1988).

Assim, o objetivo geral desta tese foi avaliar se o padrão de distribuição das espécies que compõem as comunidades de Odonata, presentes nas áreas de interflúvios dos grandes rios amazônicos, corresponde à Teoria de Isolamento por Rios, buscando avaliar se essas distinções ecofisiológicas ou de tamanho corporal, ligadas a restrições à dispersão podem auxiliar na explicação dos padrões de similaridade observados nessas comunidades. Para isso, o trabalho apresenta-se dividido em três capítulos:

No primeiro capítulo, foi analisada a importância relativa da história e de hipóteses ecológicas para explicar os padrões de endemismo nas áreas de interflúvios do Bioma Amazônico Brasileiro. Se processos históricos e de dispersão são dominantes, fortes relações históricas entre interflúvios devem ser observadas e a distância geográfica deverá ser mais importante do que a similaridade ambiental na determinação desses padrões. Este capítulo está submetido à revista *Journal of Biogeography*.

No segundo capítulo, foi avaliado se o padrão de distribuição de espécies nas áreas de interflúvios dos grandes rios amazônicos é suportado pela Teoria de Isolamento por Rios. As predições da teoria foram avaliadas usando as subordens Anisoptera e Zygoptera que possuem exigências ecofisiológicas e capacidades de dispersão distintas.

- i) Se os grandes rios são barreiras para Odonata, então, a fauna dos lados opostos dos rios é diferente, existindo um padrão sistemático de substituição de espécies dentro de cada gênero entre interflúvios contíguos;
- ii) O efeito da barreira dos rios, se existente, é

maior para espécies de menor tamanho corporal, que devem apresentar menor habilidade de dispersão entre locais. Este capítulo será submetido à revista *Journal of Biogeography*.

No terceiro capítulo, foi quantificada a importância relativa dos fatores espaciais e ambientais na variação da composição das comunidades de adultos de Odonata. Considerando as teorias sobre limitação à dispersão e explicações neutras, e baseadas no nicho para explicar a similaridade entre comunidades, testamos as predições de que (i) por serem organismos alados o efeito do ambiente vai ser maior do que o geográfico; (ii) o efeito do espaço será maior para Zygoptera do que para Anisoptera, devido ao seu menor tamanho corporal; (iii) o mesmo é esperado para a taxa de declínio da similaridade que deverá ser bem mais rápida para Zygoptera; (iv) a similaridade inicial deverá ser bem maior para Anisoptera em consequência da maior capacidade de dispersão. Este capítulo será submetido à revista *Ecography*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Angelibert,S. & Giani,N. (2003) Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography* **26**, 13-20.
2. 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.
3. Conrad,K.F., Wilson,K.H., Harvey,I.V., Thomas,C.J., & Sherratt,T.N. (1999) Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape. *Ecography* **22**, 524-531.
4. Corbet,P.S. (1962) *A biology of dragonflies*, 1st edn, p. -247. Witherby, London.
5. Corbet,P.S. (1980) Biology of Odonata. *Annu.Rev.Ent.* **25**, 189-217.
6. Corbet,P.S. (1983) Odonata in Phytotelmata. *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts for Aquatic Insect Communities* (ed. by J.H.Frank and L.P.C.P.Lounibos), pp. 173-194. Plexus Press.
7. Corbet,P.S. (1984) Orientation and reproductive condition of migrating dragonflies (Anisoptera). *Odonatologica* **13**, 81-88.
8. Corbet,P.S. (1999) *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*, 1st edn, p. -829. Comstock Publ. Assoc., Ithaca, NY.
9. Cracraft,J. & Prum,R.O. (1988) Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution* **42**, 603-620.
10. Dumont,H.J. (1977) On migrations of *Hemianax ephippiger* (Burmeister) and *Tamea basilaris* (P. de Beauvois) in west and north-west Africa in the winter of 1975/1976 (Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae). *Odonatologica* **6**, 13-17.
11. Dumont,H.J. & Desmet,K. (1990) Trans-sahara and transmediterranean migratory activity of *Hemianax ephippiger* (Burmeister) in 1988 and 1989 (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* **19**, 181-186.
12. Erwin,T.L. (1983) Tropical forest canopies: the last biotic frontier. *Bulletin of the Entomological Society of America* **29**, 14-19.
13. Erwin,T.L. (1988) The tropical forest canopy: the heart of biotic diversity. *Biodiversity* (ed. by E.O.Wilson), pp. 123-129. National Academy Press.
14. Fernandes,M.E.B., Silva,J.M.C., & Silva,J.D.S. (1995) The Monkeys of the Islands of the Amazon Estuary, Brazil - A Biogeographic Analysis. *Mammalia* **59**, 213-221.
15. Garrison,R.W. (1978) A mark-recapture study of imaginal *Enallagma cyathigerum* (Charpentier) and *Argia vivida* Hagen (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* **7**, 223-236.

16. Gascon,C., Malcolm,J.R., Patton,J.L., Silva,M.N.F., Bogart,J.P., Loughheed,S.C., Peres,C.A., Neckel,S., & Boag,P.T. (2000) Riverine barriers and the geographic distribuion of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **97**, 13672-113677.
17. Gentry,A.H. (1988) Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **85**, 156-159.
18. Gentry,A.H. (1992) Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* **63**, 19-28.
19. Goulding,M., Leal-Carvalho,M., & Ferreira,E.G. (1988) *Rio Negro, rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities* SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands.
20. Haffer,J. (2001) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Diversidade biológica e cultural da Amazônia* (ed. by I.C.G.Vieira, J.M.C.Silva, D.C.Oren, and M.A.D'Incao), pp. 45-118. Belém - PR.
21. Heinrich,B. (1993) *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation*, 1st edn Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
22. Heinrich,B. & Casey,T.M. (1978) Heat transfer in dragonflies: 'fliers' and 'perchers'. *J.Exp.Biol.* **74**, 17-36.
23. Junk,W.J. & Furch,K. (1985) The physical and chemical properties of Amazonian waters and their relationships with the biota. *Amazonia* (ed. by G.T.Prance and T.E.C.P.Lovejoy), pp. 3-17. Pergamon.
24. Loughheed,L.W., Breault,A., & Lank,D.B. (1999) Estimating statistical power to evaluate ongoing waterfowl population monitoring. *J.Wildl.Manage.* **63**, 1359-1369.
25. May,M.L. (1976) Thermoregulation in adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecol.Monogr.* **46**, 1-32.
26. May,M.L. (1991) Thermal adaptations of dragonflies, revisited. *Adv.Odonat.* **5**, 71-88.
27. Mendonca,F.P., Magnusson,W.E., & Zuanon,J. (2005) Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia* 751-764.
28. Michiels,N.K. & Dhondt,A.A. (1989) Differences in male and female activity patterns in the dragonfly *Sympetrum danae* (Sulzer) and their relation to mate-finding (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* **18**, 349-364.
29. Morrone,J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annu.Rev.Ent.* **51**, 467-494.
30. Parr,M., Parr,M.J., & Parr (1979) Some observations on *Ceriagrion tenellum* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* **8**, 171-194.
31. Pinhey,E. (1979) Examples of anisopteran swarms (Odonata). *Arnoldia* **8**, 1-2.

32. Platnick, N.I. & Nelson, G. (1978) Method of Analysis for Historical Biogeography. *Systematic Zoology* **27**, 1-16.
33. Porzecanski, A.L. & Cracraft, J. (2005) Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *J. Biogeogr.* **32**, 261-275.
34. Reichholf, J. (1973) A migration of *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) along the shore of Santa Catarina, Brazil (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* **2**, 121-124.
35. Silva, J.M.C. & Oren, D.C. (1996) Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: An example with primates. *Biol. J. Linn. Soc.* **59**, 427-437.
36. Silva, J.M.C., Rylands, A.B., & Fonseca, G.A.B. (2005) The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. *Conservation Biology* **19**, 689-694.
37. Sioli, H. (1975) Tropical River: The amazon. *River Ecology* (ed. by B.A. Whitton), pp. 1-725. U. Of California Press, Berkeley, California.
38. Taylor, P.D. & Merriam, G. (1995) Wing morphology of a forest damselfly is related to landscape structure. *Oikos* **73**, 43-48.
39. Thompson, D.J. (1991) Size-based dispersal prior to breeding in a damselfly - conflicting evidence from a natural population. *Oecologia (Berlin)* **87**, 600-601.
40. Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Kalliola, R., Linna, A., Danjoy, W., & Rodriguez, Z. (1995) Dissecting amazonian biodiversity. *Science* **269**, 63-66.
41. Ueda, T. (1994) Spatial distribution of mate searching males in the damselfly, *Cercion c. calamorum* (Odonata, Zygoptera). *Journal of Ethology* **12**, 97-105.
42. Utzeri, C., Carchini, G., & Falchetti, F. (1988) Aspects of demography in *Lestes balticus* (Fab.) and *Lestes virens vestalis* Ramb. (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica* **17**, 107-114.
43. Walker, E.D., Lawson, D.L., Merritt, R.W., Morgan, W.T., & Klug, M.J. (1991) Nutrient dynamics, bacterial populations, and mosquito productivity in tree hole ecosystems and microcosms. *Ecology* **72**, 1529-1546.
44. Wojtusiak, J. (1974) A dragonfly migration in the high Hindu Kush (Afghanistan), with a note on high altitude records of *Aeshna juncea mongolica* Bartenev, and *Pantala flavescens* (Fabricius) (Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae). *Odonatologica* **3**, 137-142.
45. Yant, P.R., Karr, J.R., & Angermeier, P.L. (1984) Stochasticity in stream fish communities: an alternative interpretation. *The American Naturalist* **124**, 573-582.

CAPÍTULO 1

Article type: Original Article

ODONATA ENDEMISM IN THE BRAZILIAN AMAZON: COMPETING HYPOTHESES FOR BIOGEOGRAFICAL PATTERNS

Authors: Leandro Juen¹

Paulo De Marco Júnior²

Address:

¹ Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Goiás, 74.001-970 Goiânia, Goiás, Brasil

e-mail: leandrojuen@yahoo.com.br

² Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Goiás, 74.001-970 Goiânia, Goiás, Brasil

e-mail: pdemarco@icb.ufg.br

Keywords: **Amazonian Biogeography; River Barriers; Endemism; Odonata Distribution**

ABSTRACT

Aim: The aim of this study is to assess the biogeographic history shared between the interfluvial areas of the Amazonian biome by testing the competing hypotheses of geographical distance and environmental dissimilarity as explanations for the odonate biogeographic patterns. We also evaluate differences among these hypotheses in relation to the dispersal capabilities between the Anisoptera and Zygoptera suborders.

Location: Brazilian Amazonian Biome

Methods: We used information from the distribution of 392 species of Odonata in the Amazonian forest in a Parsimony Analysis of Endemism (PAE) and the estimated faunistic similarity among interfluves with the Coefficient of Biogeographic Resemblance (CBR). The environmental similarity among interfluves was analysed by discriminant analysis based on eight environmental metrics. Different metrics for geographic distance (connectivity) among interfluves were evaluated and their relation to the other variables tested by the Mantel test.

Results: The number of endemic species was linearly correlated to the area of the interfluves. General endemism patterns showed consistent resemblance to those reported for vertebrates, especially the similarity among the Rondônia and Inambari interfluves. Geographical distance has no predictive value for Odonata distribution, but the environmental similarity is a good predictor of proportion of shared species. The low dispersal group (Zygoptera) presented more clear patterns of distribution and a lower proportion of shared species among different interfluves.

Main conclusions: The environmental similarity can be considered the determinant factor of the distribution of Odonata, possibly due to environmental specificity evolved during a long history of some clades in this system. The low dispersal group (Zygoptera) retained more biogeographical information about possible historical factors that determine current distribution. The group of larger vagility (Anisoptera) had the ability to cross the rivers. Also, the transport of larvae by macrophyte banks, the lateral

change of river courses and the reversal of the drainage basin may be explanations for the lack of effect of isolation by rivers, especially for Anisoptera.

INTRODUCTION

Many hypotheses have been proposed to explain the origin and maintenance of this Amazonian diversity based on different mechanisms such as migration, speciation through vicariance and habitat restriction (Lougheed *et al.* 1999a). The oldest of these hypotheses is the Theory of Isolation by Rivers (TIR), proposed by Alfred Russell Wallace in 1852 during his studies in neotropical regions, which relates the variance of species composition of monkeys and birds with large rivers (Gascon *et al.* 2000) and suggests that rivers may function as barriers to dispersal. The TIR proposes that division and isolation, along with the adaptation to local environmental conditions, contribute to the differentiation of populations on the opposite sides of the river by forming levels of subspecies that lead to the emergency of new species (Haffer 2001; Gascon *et al.* 1998). Alternatively, large rivers may restrict species dispersal, decrease gene flux and ultimately favour peripatric speciation (Haffer 2001; Simpson & Haffer 1978). In both mechanisms, we expect that the regions of interfluves among the rivers have large numbers of endemic species.

On the other hand, observed space patterns of biodiversity could be driven purely by environmental variables. Under this condition, it is expected that the environmentally-similar sites maintain highly similar faunal compositions (Steinitz *et al.* 2006). This model is based on the premise that species can reach all areas suitable for colonisation and, given sufficient time, may be in equilibrium with their potential range based on niche restrictions (De Marco *et al.* 2008). Otherwise, if the rivers present a partial barrier to dispersal, the basic premise of the theory of environmental determination is no longer supported; because of this, we would expect that geographically close areas or contiguous interfluves would share more species when compared to distant areas as a consequence of the differential phylopatry among distinct species. In summary, these two models produce different predictions because the environmental determination theory predicts that environmental similarity will only

determine faunal similarity, while in TIR - or under a “weaker” version of TIR - closeness is the sole predictor of fauna similarity.

The separation between historical hypotheses and environmental similarity is affected by the configuration of the environment throughout history. The Amazonian landscape changed significantly after a violent episode of tectonics that pushed the region northeast of Andes approximately 25 million years ago (Wesselingh & Salo 2006). The elevation of the mountains changed the drainage patterns, sending the water east of the Atlantic (Albert *et al.* 2006) that formed a large lake (Marroig & Cerqueira 1997), which persisted until 10 million years ago. This was followed by the drainage of the Atlantic Ocean by the formation of the Amazon River. The formation of the river was a process that occurred over millions of years. After formation, the river fed many interconnected lakes (Lovejoy *et al.* 2006) in the middle of the continent prior and later created a direct connection with the Atlantic Ocean (Hoorn & Vohof 2006). This complex spatial structure may be important to the evolutionary history of this system, especially for odonates that originated around the Permian Era (Westfall, Jr. & May 1996; Groeneveld *et al.* 2007; Silsby 2001) and present in South America before the Amazon River existed in its current course. Considering that the river's current configuration occurred in the middle of the Miocene Era around 10 million years ago (Hoorn & Vohof 2006), the importance of rivers to species patterns may be applied to more recent clades.

Although isolation of rivers can be an important factor favouring allopatric speciation in the evolutionary history of a group, not all elements of a clade are expected to uniformly respond to this effect (Hayes & Sewlal 2004). In respect to Odonata, we expect a direct relation between size, thermoregulatory capabilities and dispersal (Corbet 1999). Larger odonates tend to be endotherms and have a great dispersal capacity (May 1981; Grabow & Ruppell 1995). Despite this, differences could be observed on a species-to-species basis regarding possible restrictions in body plan

and constrains in evolution that allowed a general taxonomic distinction between ecological and physiological traits. The Anisoptera suborder had larger species with higher dispersal capacity than the Zygoptera representatives (Corbet 1999; Silsby 2001). Regardless of the relevant role of rivers in determining the distribution patterns of these species, the spatial patterns of distribution should be more evident for the Zygoptera.

Our aim in this work is to analyse the relative importance of historical and ecological hypotheses to explain the patterns of odonate endemism in interfluve areas of the Amazonian biome in Brazil. We propose that if the historical and dispersal processes are dominant, strong historical relationships among interfluves will be observed and the geographic distance will be more important than the environmental similarity in the determination of these patterns. We tested (i) if distance among interfluves is a good predictor of the number of shared species and if this effect is stronger on low dispersal (Zygoptera) compared to high dispersal (Anisoptera) taxa, and (ii) if environmental similarity affects the relationship between different areas of interfluves.

MATERIAL AND METHODS

Species distribution information

The occurrence data for Odonata were based on an earlier compilation by De Marco & Vianna (2005). This database is composed of an extensive literature review, data provided by other research groups in Brazil (led by Ângelo Machado and Frederico Lencioni), direct information from museums (Museu Paraense Emilio Goeldi, Instituto de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal da Bahia and Universidade do Estado de Mato Grosso) and previously unpublished data from our research group in Amazonas, Mato Grosso, Pará and Rondônia states (see Appendix S1 in Supporting Information). The final database includes distributional information for 392 species with 4,371 occurrence registers in 342 distinct locations of the Brazilian area of the Amazon.

The decision to restrict analysis only to the Brazilian area of the Amazonian region partly resulted from more complete biogeographic information for this region (De Marco & Vianna 2005). Furthermore, over 60% of the totality of the Amazon basin is located in Brazilian areas and only the Napo interfluvium has its larger part outside Brazil.

If different species and subspecies have been affected by the same vicariance event, (i.e., if the same historical event separated the taxa from its ancestral biota), the sharing of some taxons will indicate that these areas were historically connected (Bates *et al.* 1998). Thus, we used the geographic coordinates of each register to classify the presence and absence of a species according to the centres of endemism in the Amazonian biome as proposed by Silva *et al.* (2005) (Figure 1). This classification divides the Amazon basin into the following regions: Guiana (region of interfluvium between the Amazon and Negro Rivers), Imeri (Negro and Solimões Rivers), Napo (Solimões and Napo Rivers), Inambari (Solimões and Madeira Rivers), Rondônia (Madeira and Tapajós Rivers), Tapajós (Tapajós and Xingu Rivers), Xingu (Xingu and Tocantins Rivers) and Belém (Tocantins and Amazonas Rivers) (Gascon *et al.* 2000;

Cracraft & Prum 1988; Porzecanski & Cracraft 2005). Recent studies of these areas indicate a correspondence in the distribution model by different taxa, including birds, monkeys, butterflies and small mammals (Silva et al. 2005).

Parsimony Analysis of Endemism

The Parsimony Analysis of Endemism (PAE) is a similar method to the cladistic analysis of grouping locations by their shared taxa (Myers 1991), which produces cladograms directly from geographic distribution. The taxon found in a single area is equivalent to autapomorphies providing little information about the relationship between areas (Fattorini 2002). Rosen (1988) claim that the logic for the utilisation of PAE is the assumption that the sharing of taxóns by more than one region is closely related to the history of sharing of recent faunistic features or the exchange of species between them. This analysis enables a better understanding of the speciation process and historical formation of these areas. Additionally, the link between the regions can reflect the sharing of environmental conditions that result in the colonisation of similar faunal elements (Wagner *et al.* 2008).

Operational geographic units (OGUs) were used as a matrix to record occurrences of species within the sampling areas. The presence of a taxon was encoded as 1 and the absence 0. The characters were polarised using a hypothetical area with all zeroes as the outgroup (Fattorini 2002). As a result of this polarisation, areas having few taxa will tend to be viewed as being primitive (Brooks & van Veller 2003).

For determining the most parsimonious cladogram, we use the exact option in the NONA program integrated with the Winclada 1.00.08 (Nixon 1999). The Winclada was used for the implementation of the “Ratchet” parsimony (Nixon 1999). We carried out a search through the “Ratchet” method where each one had 10,000 iterations with

10 trees withheld by iterations and 100 characters were used for the initial build of cladograms and 10% of clades with restriction.

Homoplasy levels were assessed using the consistency index (CI) and the contribution of data for the formation of groups by the retention index (RI) for all cladograms. The support for each node of the obtained trees was calculated through the Bootstrap Method (Felsenstein 1985) using Winclada with 1,000 repetitions with 10 iterations. Other method used to evaluate stability of the aerogram was the decay index (Bremer support/index) is interpreted by the number of extra steps need to “dissolve” one branch or relation between taxa in an aerogram of consensus or most parsimonious aerogram. Higher values of Decay Index indicate phylogenetic relation (Bremer 1994) and, in this case, indicates the ancestral areas most probably share the taxóns sampled, relation among more stable areas.

Coefficient of resemblance

The Coefficient of Biogeographic Resemblance (CBR) algorithm (Duellman 1999) was used as a measurement of biogeographic similarity to demonstrate Odonato faunal relationships among the interfluvial areas examined in this study. The formula used is $CBR = 2C/(N_1 + N_2)$, where C is the number of species in common to both interfluves, N_1 is the number of species in the first interfluve and N_2 is the number of species in the second interfluve.

Differences between Zygoptera and Anisoptera distribution among the interfluves were analyzed using the chi-square test (Zar 1999).

Environmental similarity

The environmental similarity among the interfluves was measured using six bioclimatic variables, including annual mean temperature, temperature seasonality (coefficient of variation), mean temperature of coldest period, annual precipitation,

precipitation seasonality (coefficient of variation) and precipitation of warmest quarter from the WORDCLIM (Hijmans *et al.* 2005) available at <http://www.worldclim.org>. We also utilised two topographic variables, altitude and slope, from the global model Hydro-1K for digital elevation. All climatic and topographic variables have a resolution of 2.5 minutes (≈ 0.042 degrees, ≈ 4.62 km²). A random sample of 100 points was taken in each interfluve area and the bioclimatic and topographic variables were determined for each point.

We used a canonical variate analysis (Campbell & Atchlev 1981; Albrecht 1980) to test the variability of eight environmental measures among the interfluves, searching for possible patterns of environmental variation in the Amazon area. Factor loadings were used to interpret the relative importance of those environmental variables. Furthermore, the factor scores for each interfluve were used to evaluate the degree of environmental similarity among them.

Connectivity measures

To evaluate the connectivity among different interfluves, we employed a series of measurements based on a Landsat 5 satellite image of the Amazon. At the final third of each of the large Amazonian rivers (Tocantins, Xingu, Tapajós, Madeira, Negro, Solimões-Amazonas), we measured the channel width and flooded area width in five randomly selected points. The average value of these measurements may indicate the degree of resistance to dispersal between adjacent interfluves and was used here as the measure of distance between adjacent interfluves. We used two different metrics to evaluate the connectivity between two non-adjacent interfluves. Both of these metrics considered terrestrial area between the interfluves as pathways of least resistance to the species dispersal. To do this, we considered the short distance between the interfluves and calculated either the sum of the estimated distance across rivers or the sum of the greatest distance across each river. In addition to the use of these two quantitative

measures of connectivity, we also calculated a binary matrix of proximity that assigned the value 1 to adjacent interfluves and 0 to all others.

Mantel test

We used Mantel tests to test the central hypothesis of this study that questions the dependence of species distribution on the effect of river isolation and the environmental difference among interfluves. The first matrix (endemism) was composed by a matrix of dissimilarity determined by the endemism coefficient described above among the interfluves. We tested three different endemism matrices for (i) the entire order, (ii) only Anisoptera and (iii) only Zygoptera. The set of matrices (i.e. only the river, flooded area, greater distance and binary) represents the river isolation effect and expresses the connection among the interfluves. This connection was estimated by the river width among each interfluve. The dissimilarity matrix of the abiotic factors was the final matrix and was obtained using the Mahalanobis distance for the eight environmental variables as described above. To test the existence of dependence among these matrices, the Mantel test was used with the Pearson correlation (Manly 1994). In this study, 10,000 randomised permutations were used to test the significance of the correlation matrices.

RESULTS

General description of distribution patterns of species

Based on the distribution of the 392 species studied, the Odonata group had the highest level of endemism with 47.7% (187) of endemic species in at least one interfluve (Tab. 1). This percentage is larger if we consider the occurrence in two areas, which totalled 70.4% (276) of the studied species (Tab. 1). Although, the distribution of the species across five or more interfluves was very low with 10.5% (41) registered species in the study having wide distribution (i.e., occurring in five to eight interfluves) (Tab. 1).

The Zygoptera and Anisoptera presented strong differences in their levels of endemism ($\chi^2=20.143$; $df=6$; $p=0.005$, Tab. 1). The proportion of Zygoptera species in the community that occurred in one or two interfluves is greater than that of Anisoptera, which had inverting the patterns at three interfluves (except for fifth) (Tab. 1). The species that occurred in six or more interfluves represented a majority of the Anisoptera suborder. This outcome supports the finding that this order has greater dispersal capacity than Zygoptera, which are restricted to a fewer areas (Tab. 1).

The Guiana interfluve had the greatest levels of endemism with 31.4% (66) of the species registered in this area, followed by Tapajós with 22.8% (33), Inambari with 21.4% (31) and Rondônia with 20.2% (25). However, Imeri, Napo and Xingu had the lowest proportions of endemism with 10.3% (3), 13.3% (4) and 13.3% (11), respectively.

The distribution of endemism across the interfluve region suggests that area size positively correlates with the number of endemic species (Fig. 2). The four areas with the greatest number of endemic odonate fauna (Guiana, Tapajós, Rondônia and Inambari) are those with the largest territorial extension. Napo also has a large area but the majority of it is located in Colombia and only 13.9% of it belongs to Brazil, which

explains the presence of fewer endemic species. The Napo, Imeri and Belém interfluves have two or three times smaller number of endemism than the other interfluves studied, making these the areas with the fewest reports of endemism (Fig. 2).

Another issue that must be considered in this study is the difference in the sampling efforts among the areas, especially for the Imeri (20 points, 5.85% of the total records) and Napo (13 points, 3.80% of the total records) (Fig. 1). With the increasing number of the studies in these areas, new species and endemism are expected to be found.

Patterns of endemism in the Amazon

The most parsimonious cladogram found for the Odonata order had a length of 599 steps with a consistency index of 0.65 and a retention index of 0.40 (Figure 3A). The supports of branches had relatively low values up to 0.23, which occurred mainly in the intermediary part of the cladogram except for the Napo and Rondônia regions, which had values ranging from 0.86 to 0.99. For Anisoptera, the most parsimonious cladogram had a length of 304 steps with a consistency index of 0.65 and a retention index of 0.44 (Figure 3B). The supports of branches had values up to 29%, except for the Belém region, which was at 0.92. In Zygoptera, the most parsimonious cladogram had a length of 282 steps with a consistency index of 0.68 and a retention index of 0.43 (Figure 3C). The greatest support was for the grouping located in the upper part of the cladogram at 94%, and the lower support was found in the distal part with 25%. It appears that the Zygoptera group has more clearly defined separation of endemic areas, a finding that supports the hypothesis that rivers may be more effective barriers for the Zygoptera than for the Anisoptera. The values of decay index were very low, only to Odonata order was higher than five extra steps. However, there was much similarity to the values found with the consistency shown by the Bootstrap (Figure 3).

Imeri and Napo were the most outlying, isolated points or, as in the case of the Zygoptera, without solution, regardless of the taxonomic level of the analyses (Fig. 3 A, B and C). This positioning may be an effect of differences in sampling effort because these areas had the lowest number of sampled sites. After analysing the number of shared species, only nine species were found at these sites. However, these organisms are widely distributed species; for example, *Uracis fastigiata* and *U. imbuta* were found in all eight interfluves.

The most recurrent grouping was found in Guiana and Inambari (Fig. 3A and B), which had a large shared fauna for these interfluves. This outcome suggested that the Amazon River is not acting as an effective barrier in species distribution. Nevertheless, when exclusively analysed for Zygoptera, there is an inversion of the Guiana species with the Rondônia in grouping (Fig. 3C). Guiana and Rondônia shared the presence of 82 species, 55 belonging to the Anisoptera suborder and 27 to Zygoptera. However, 10 species had restricted occurrence in these two interfluves. Yet, the Inambari and Rondônia Zygoptera groupings shared 27 species where six were restricted to these two interfluves. The Tapajós interfluve, which was traditionally grouped with the Guiana and Inambari, shared 49 species; however, when analysed for Zygoptera, the position of these interfluves was modified because only 10 species are shared among those areas. The Rondônia (except when analysed Zygoptera), Xingu and Belém interfluves remained in the intermediate section of the cladogram.

In the cladograms for the total Odonata and for the Anisoptera suborder (Fig. 3A and B), there was no clear evidence of the river acting as a species distribution barrier. This may be due to the high vagility of the Anisoptera, which also represents most of total odonate diversity. Inversely, the Zygoptera cladogram separated the interfluve above the Amazon River (Guiana) from the interfluve below the river (Inambari and Rondônia), a finding that supports the importance of this large river. The geographic closeness of these areas in relation to other interfluves supports a historical

relationship among species because these terrestrial areas were connected before the area was drained, an event that has possibly preserved the distribution of ancestral groups.

Environmental similarity

There is a longitudinal pattern of environmental characteristics in the Amazonian region that varies from west to east (i.e., the Napo interfluvium towards Belém). The interfluviums of this region remained close among them and separate from the other areas of the east portion, clearly forming a longitudinal gradient of environmental variation (Fig. 4).

The first axis explained 74% of variation of the data and was dominated by the precipitation seasonality, which is negatively correlated to the axis (-0.922). Regions located closer to the Andes Mountain chain have stronger seasonal effects of precipitation than those regions close to the mouth of the Amazon River (Fig. 4). The explanation presented in the second axis showed 15% of these areas being dominated by altitude (-1.507) and mean temperature of coldest period (-1.179). This axis separates the Guiana interfluvium, which had higher altitudinal variation and largest mean temperature in the coldest season than other Amazonian areas.

Effect of the environment and interfluvium connectivity on species distribution

The wide rivers separating the Amazon interfluvium areas were not barriers capable of shaping the distribution of the entire Odonata order. There is no correlation between connectivity measure based on mean river width and measurement of biogeographic similarity of Odonata (considering two suborders) ($r=-0.220$; $p=0.779$). The same was observed for the matrices for similarity of Anisoptera ($r=-0.134$; $p=0.743$) and Zygoptera ($r=-0.237$; $p=0.803$, Table 2). A similar pattern was detected

when all other metrics of connectivity were considered, including the flooded areas of the rivers or greater river width (Table 2). However, the use of a binary matrix to measure proximity among the interfluves created an association with the Odonata order ($r=0.417$; $p=0.005$) and with Zygoptera ($r=0.483$; $p=0.001$); only Anisoptera showed no statistically significant relationship ($r=0.196$; $p=0.162$). Nevertheless, this may be due to possible co-variation between this binary matrix and the environmental characteristics because geographically close areas may present similar climate without the same river effects.

Environmental similarity was a good predictor of shared biogeographic similarity for the Odonata order ($r=0.576$; $p=0.013$), Anisoptera ($r=0.394$; $p=0.045$) and Zygoptera ($r=0.646$; $p=0.001$) (Table 2).

DISCUSSION

Methodological issues

Estimates of support branches in the PAE

The bootstrap measure is important in evaluating the support of each clade in a phylogenetic tree (Brown 1994). However, many authors do not report the uncertainty of this measure in the studies using PAE (Ron 2000; Quijano-Abril *et al.* 2006; Racheli & Racheli 2004; Garzón-Orduña *et al.* 2008; Giokas & Sfenthourakis 2008; Silva & Oren 1996). In studies that provide this information (Hall & Harvey 2002; Santos *et al.* 2007; Loughheed *et al.* 1999b; Noonan & Wray 2006; Quijada-Mascareñas *et al.* 2007; Glasby & Alvarez 1999; López *et al.* 2008; Wagner *et al.* 2008), very low values are observed. In studies of the Amazonian endemism, Melo Santos *et al.* (2007) reported an index ranging from 29 to 31%, and Loughheed *et al.* (1999b), Noonan & Wray (2006) and Quijada-Mascareñas *et al.* (2007) obtained values between 53 to 64%.

Some authors, such as Hall *et al.* (2002), suggest a cutoff level of 70%, although Quijada-Mascareñas *et al.* (2007) suggest values above 50%. In our study, many of the support branch values were between 40 and 70% and only in a few cases this limit was exceeded. The highest values of bootstrapping were found mainly for the regions that were in the basal section of the cladogram (i.e., Napo and Imeri). The other sites showed variation depending on the treatment and data type considered in the analysis, and sometimes reported very low values, such as 23%. We do not found studies using PAE that also report the Bremer indexes values. Nevertheless, the final interpretation based on Bremer indexes and the more commonly reported bootstrap measures were extremely similar.

Many criticisms have been made to PAE, identifying its limitations (Santos 2005; Nihei 2008; Peterson 2008), including the way to determine ancestral areas and

how to deal with homoplasy (Glasby & Alvarez 1999). Other question, raised by Glasby & Alvarez (1999) is the difficult to decide if hierarchical patterns of the areas resulted from historical factors (sister –group, vicariance, isolation), ecological factors (long distances, dispersal, biotic divergence, etc), or artifacts (area with few taxa tend to be considered with plesiomorphic) (Cracraft 1991). Besides, Peterson (2008) describes that PAE may group areas based on shared absence or shared dispersal and could not be applicable to artificially delimited areas.

Due to the existence this issues, the indication of when the PAE could be more efficient in relation the other cladistic methods depends on the properties of the used databases. In data strongly structured by vicariance (Brooks & van Veller 2003) and small dispersal, is more plausible to happen better PAE results, producing similar results of other cladistic methods (Garzón-Orduña *et al.* 2008). Furthermore, according to Brooks & van Veller (2003) the PAE could show correct historical relations among areas when those patterns resulted from the combination of extinction events affecting overall species distributions. Moreover, the logic for use PAE in our work was related to the structure of our hypothesis. Because if river barriers produced an historical effect on the distribution of odonate ancestors in the Amazonia, constraining the distribution of present day species (Haffer 2001), and generating a distribution structure by vicariance events where PAE are expected to produce its best results.

Sampling efforts, rare species and biogeographic patterns

Many studies have questioned the lack of biogeographic information for groups with tropical distribution and have acknowledged the difficulty in conducting biogeographic analyses for historical interpretation and conservation purposes (Kuper *et al.* 2006; De Marco & Vianna 2005). It is clear that the current available data is not complete; therefore, an increase of studies in Amazonian areas should reveal several endemic species still unknown to science today. The remaining problem is the low

resolution of the cladogram because many areas are still poorly known and a number of species was not included in our survey, because no cladist study included this taxa.

The main problem that could not be controlled for by our analytical tools was the differences of sampling efforts among biogeographical areas. At present, the Xingu region is poorly known compared with the Guiana, which was the most intensively studied area. Moreover, much of the available information is from the Amazon floodplain, which is an area with direct geographical contact with all interfluves. An increase in field information in the least sampled areas can affect the observed relationships reported in this study. The low branch support presented in some of the cladograms attests to this need for more data, and we consider the areas of Imeri and Napo as priorities for collecting species distribution information for biogeographical studies of Odonata in the Amazon.

History or environmental similarity?

The species diversity of a region is the product of three basic biogeographical processes: production of species, biological exchange and extinction (Bates *et al.* 1998). Speciation increases both the overall diversity and the proportion of endemic species in the region. Recent species are expected to have smaller and more restricted geographical distribution (age effect area) (Willis 1922; Johnson 1998; Foote *et al.* 2008), and its distribution will determine the overall endemism patterns in a given area. It is also expected that, being recent, their distribution be more affected by present day environmental conditions. Thus, the patterns of endemism could be more associated with environmental similarity than to the river barriers or geographical distances.

In our analysis, the environmental effect was stronger than the species isolation imposed by the river, although some results are not explained by either environmental differences or by geographical distances (e.g., the distribution of Anisoptera). There is a

general consensus that the environmental differences among points produce remarkable effects in the structure of biodiversity. As an example of the differences within the Amazon forest system, geomorphology, topology and distance between rivers may determine the areas that are permanently or seasonally flooded and other areas that have upland forests. Those physical variations trigger changes in other abiotic variables and could be sufficient to generate differences in the composition of the local fauna according to the specific requirements of each species. If those habitats were unevenly distributed among the interfluves, this may cause compositional differences among them. For instance, this was used as an explanation for the high faunal diversity of the western Amazon, which includes a diversity of Amazonian forest types, such as the lowlands, Subandean and Andean zones (Wesselingh & Salo 2006).

Some studies, mainly with plants, have shown that the environmental variables have greater explanatory power at larger scales than at smaller scales (Jones *et al.* 2006). For instance, Duque *et al.* (2002) reported a strong effect of environmental factors, greater than the effects of the geographical separation, when the entire landscape was analysed; however, this pattern was reversed when the analysis was conducted at local scales.

Thus, the river does not appear to be exerting an isolation effect on species and differences may result from the specificity of each organism to a particular type of environment shaped before the separation of areas by the river (i.e., before the reversal of the direction of drainage of the Amazon basin), which occurred around 10 million years ago (Hoorn & Vohof 2006; Wesselingh *et al.* 2001). Because the region was potentially more connected via terrestrial land, the dispersal was facilitated by land bridges and the distribution of the organisms can be explained by the adaptation and selection that occurred in the near past. There is also evidence that at the time of the Pebas Lake system, lowland Amazon may have been covered by a complex system of small lakes that may have been important in providing connected pathways for lake

dwelling odonates, although these waterways probably isolated terrestrial species (Wesselingh & Salo 2006). It is difficult to ascertain what effect this configuration may have on the small stream-dwelling and forest odonate species that comprise the majority of the Zygoptera of the Amazon. Nevertheless, it is possible that this lake system may represent a barrier to those stream-dwelling species, a suggestion that may explain the differences between the north and south areas of the system. Wesselingh (2006) note the importance of this Miocene configuration that may provide the interchange of areas of north of the Pebas Lake (located at the western Amazon) that were isolated from other areas of interchange between south Andes and Brazilian shield areas.

Odonata could easily cross rivers, especially species from the Anisoptera suborder due to its high vagility. Larvae of many species can be transported passively by macrophyte “banks” that move with some frequency along the Amazonian rivers and may migrate from one margin to another (Junk 1973). Additionally, the Amazonian rivers have a number of meanders and the river may become straightened due to flooding or deposition of large amounts of sediment, which can cause a change in the river's course (Salo *et al.* 1986). This process can help to translocate portions of the terrestrial environment from one side of the river to the other river margin, thereby facilitating the exchange of fauna between different interfluves. Another factor to consider is that Amazonian rivers are extremely dynamic entities with long and complex histories of lateral migration that can radically affect the transfer of the river fauna, particularly of taxon located on the edge of wetlands (Peres *et al.* 1996). According to Aleixo (2004), many western Amazonian rivers are younger and less stable than rivers located on the Brazilian shield, and because of this, they experience frequent lateral channel migration, which is responsible for cross-river transfers of large pieces of land (Salo *et al.* 1986; Colwell 2000). All these processes may act alone or together to promote the decrease of the effect of isolation of large rivers, particularly for the species in the Anisoptera suborder. Otherwise, these mechanisms are expected to

minimally affect zygopterans associated with first-order streams, which may represent a greater portion of odonate diversity of Amazonian “Terra Firme” systems (Juen & De Marco 2011; Juen & De Marco 2010; Juen & De Marco 2010; Juen & De Marco 2010; Juen & De Marco 2010; Juen & De Marco 2010; Juen & De Marco 2010; Juen & De Marco 2010) Those small bodied species (20 to 30 mm) with fragile wings may comprise the majority of biodiversity of important groups, as Coenagrionidae, Protoneuridae and Polythoridae, and have restricted dispersal abilities combined with strong larval and adult habitat selection (Resende & De Marco 2010) which also constrain their movements.

Many records of species occurrence used in this study were obtained from the main channel of the great rivers mainly due to the easy access in these areas (Vianna & De Marco, submitted to Biodiversity and Conservation). For the Anisoptera (mainly for floodplain species), the river may serve as a pathway that facilitates dispersal rather than as a barrier. This explains the alteration in some cladograms when we use only this suborder. Thus, the barrier effect of rivers is greater for the species of small body size, such as the forest Zygoptera that live in streamlets covered by forest. Hayes & Sewlal (2004) observed that the effectiveness of the river barrier for birds may be related to differences in dispersal ability, morphology (body size), habitat use, diet or migration status. For instance, bird species associated with shaded habitats are more affected by barriers than those associated with open habitats (Hayes & Sewlal 2004; Laurance *et al.* 2004).

Although the Amazonian rivers are large, they have smaller segments at some points throughout the river that favour the passage of species from one interfluvium to another. With exception to the width of the Amazon River in the region that separates the Xingu and Guiana interfluviums, the smaller width separating interfluviums had an average of 1,610 metres (standard deviations 1,037). The minimum value found was of 479 metres and the maximum of 3,930 metres. These distances should not be considered important barriers to the dispersal of many species of Anisoptera, but they may affect

many species of Zygoptera because of their small body size. Furthermore, it is common to see the existence of islands within these systems that may act as “stepping stones” that further facilitate the dispersal of species (Junk 1973).

Biogeographical patterns in the areas of endemism of the Amazon

The Napo and Imeri interfluves were the areas that remained separated from the other interfluves in the cladograms, possibly due to low sampling efforts in these areas. Xingu and Imeri were separated from Napo in the two analyses although they shared only one endemic species.

In our results, the groups found in Anisoptera can reflect the greater dispersal ability of the organism, which, in turn, represents a lower historic signal of the relationship of these areas. On the other hand, when the effect of endemism will be stronger for groups with lower dispersal power than those with higher dispersal power, weight should be given to sharing Zygoptera species that are known for have lower dispersal capacity (Corbet 1999; Silsby 2001). Our results support this view with much clearer and consistent patterns for the Zygoptera than in Anisoptera according to the different analyses performed.

Considering only the Zygoptera, Inambari and Rondônia had a higher number of shared species, suggesting a historical relationship. These results may also suggest that the Madeira River is not a barrier to dispersal of species. The next interfluve which joins to this group was the Guiana, suggesting a grouping process that can occur from west to east, although Guiana extends into the eastern Amazon. A possible explanation of this pattern is the isolation and flooding during the Tertiary period.

Based on the study of Hoorn (1996; 2006), 25 million years ago in the early Miocene, the Amazon River and that area east of Andes did not exist. The first channel of water in the Amazon came from the northwest, and the low hills in the heart of the

continent experienced some occasional flow to the Caribbean Sea. As the area to the east of the Andes became elevated to a point that was about a quarter of its current height due to intense tectonic activity, the mountain interrupted the flow of rivers in the northeast and formed a large lake (around 10 to 16 million years) (Hoorn *et al.* 1995). Estimates suggest that the water covered about 1.1 million kilometres (Wesselingh *et al.* 2001), forming the largest enduring system of lakes known (Wesselingh & Salo 2006). Lakes and shallow channels together with the partial isolation of some areas likely facilitated the appearance of several species. The Amazon River resulted around 10 million years from additional tectonic uplifts in the Andes and a direct connection to the Atlantic ocean (Hoorn *et al.* 1995). As the river flowed toward the ocean, it drained many of the lakes that once dominated the Amazon landscape.

According to the maps of paleo-rivers of Carina Hoorn, this large lake flooded in the eastern region of the Guiana, part of Imeri, Napo and Inambari (Marroig & Cerqueira 1997). These areas remained submerged for about six million years during the existence of the great lake (Wesselingh *et al.* 2001); thus, the fauna of Inambari may have come from the Rondônia and Tapajós regions, which re-colonised the area. Additionally, the western Amazonian lowlands were more heavily flooded by periods of high sea levels (Irion *et al.* 1995) due to their lower elevation and poorer drainage. The same could have occurred in Napo and Imeri after being re-colonised by the fauna of Guiana. According to the predictions of Marroig & Cerqueira (1997), the species that occur in centrally-located areas may be from recent invasions of ancestral populations that were once restricted to the edges of the basin during the flooding of the great lake. As an ancient group (Westfall, Jr. & May 1996; Groeneveld *et al.* 2007; Silsby 2001), odonate species have had a substantial amount of time to repopulate and/or disperse throughout areas that were still terrestrially connected. However, some authors suggest that there was a centre of endemism in the vicinity of Manaus (Purus Arch, Carauari and Iquitos) (Roddaz *et al.* 2005) and that these centres may have been the source of most

species that later dispersed into other areas. Thus, the large lake and the centre of endemism may be the possible causes of this increased sharing of species.

The studies of historical biogeography in the Amazon are based on different systems of endemic areas. We found proposals that divided the Amazon into five regions, such as the work of RON (2000) with amphibians, or even eight areas, such as the study of Silva & Oren (1996) with mammals. The vast majority, however, adopted seven regions, grouping the Tapajós and Xingu regions under the denomination of Pará interfluve. Nevertheless, our analysis showed greater congruence with some groups of vertebrates, mainly with the primates (51 species) (Silva & Oren 1996) and toucans (10 species) (Cracraft & Prum 1988). Rondônia was also grouped with Inambari. However, Guiana was grouped with Pará and Belém, possibly due to incorporated data on the distribution of the two different interfluves (Xingu and Tapajós), which may have influenced this conjunction. In the study of toucans, the congruence was much more similar to the cladograms built with the distribution of species of primates. These discrepancies may arise from both the long history of odonates in this system and the differential effects of potential barriers on terrestrial terra firme and aquatic species (Wesselingh & Salo 2006). The main difference found in other dendrograms considers the Imeri and Napo areas, which mostly remained isolated without forming groups with other interfluves. The other variation in the positioning of interfluves may be due to the fact that most other studies were completed using few species, such as Patton *et al.* (2000) which used only the distribution of 17 species. Additionally, this variation in the positioning of interfluves may also be due to the low representation of regions analysed because some studies were made with data from only 14 localities, such as the work of Ron (2000) with amphibians.

The high levels of endemism observed in this study, ranging from 66 species (31.4%) Guiana to 3 species (10.3%) in Imeri, suggest that additional attention should be given to the Amazon Biome given the drastic changes related to the reduction and

fragmentation of habitat in this system (Zartman 2003; Laurance *et al.* 2002). The recognition and use of units, as well as the evolutionary dynamics of formation and sharing of fauna, have been recently used as a criterion in conservation planning to research and preserve species richness and endemism (Moritz 1994; Silva & Patton 1998). The findings presented in this study suggest a three-part conservation hierarchy with emphasis on the creation and effective implementation of conservation areas with (1) the greatest amount of endemism in the Guiana interfluve, (2) the high historical association (Tapajós, Rondônia and Inambari) and (3) little information on distribution of species of Odonata (Imeri and Napo). In respect to conservation concerns, these last two areas should be considered top priority areas for creating an inventory of odonates of the Amazon.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank J. A. Diniz-Filho and A. S. Melo for reviewing an early draft of this manuscript. We are grateful for the support provided by the students and researchers of the Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese (UFG). L. Juen had CAPES by the scholarship and P. De Marco by a series of CNPq productivity fellowship.

REFERENCES

1. Albert, J.S., Lovejoy, N.R., & Crampton, W.G.R. (2006) Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* **21**, 14-27.
2. Albrecht, G.H. (1980) Multivariate analysis and the study of form, with special reference to canonical variate analysis. *American Zoologist* **20**, 679-693.
3. Aleixo, A. (2004) Historical diversification of a *terra-firme* forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution* **58**, 1303-1317.
4. Bates, J.M., Hackett, S.J., & Cracraft, J. (1998) Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of Passerine birds. *J. Biogeogr.* **25**, 783-793.
5. Bremer, K. (1994) Branch Support and Tree Stability. *Cladistics* **10**, 295-304.
6. Brooks, D.R. & van Veller, M.G.P. (2003) Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *J. Biogeogr.* **30**, 819-825.
7. Brown, J.K.M. (1994) Bootstrap hypothesis tests for evolutionary trees and other dendrograms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **91**, 12293-12297.
8. Campbell, N.A. & Atchlev, W.R. (1981) The geometry of canonical variate analysis. *Systematic Zoology* **30**, 268-280.
9. Colwell, R.K. (2000) A barrier runs through it . . . or maybe just a river. *PNAS* **97**, 13470-13472.
10. Corbet, P.S. (1999) *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*, 1st edn, p. - 829. Comstock Publ. Assoc., Ithaca, NY.
11. Cracraft, J. (1991) Patterns of diversification within continental biotas: Hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Aust. Systematic Bot.* **4**, 211-227.
12. Cracraft, J. & Prum, R.O. (1988) Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution* **42**, 603-620.
13. De Marco, P.Jr., Diniz-Filho, J.A.F., & Bini, L.M. (2008) Spatial analysis improves species distribution modelling during range expansion. *Biology Letters* **4**, 577-580.
14. De Marco, P.Jr. & Vianna, D.M. (2005) Distribuição do esforço de coleta de Odonata no Brasil: subsídios para escolha de áreas prioritárias para levantamentos faunísticos. *Lundiana* **6**, 13-26.
15. Duellman, W.E. (1999) Distribution patterns of amphibians in South America. *Patterns of Distribution of Amphibians. A Global Perspective* (ed. by W.E. Duellman), pp. 255-328. The Johns Hopkins University Press.

16. Duque,A., Sanches,C., Cavelier,J., & Duivenvoorden,J.F. (2002) Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* **18**, 499-525.
17. Fattorini,S. (2002) Biogeography of the tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) on the Aegean Islands (Greece). *J.Biogeogr.* **29**, 49-67.
18. Felsenstein,J. (1985) Confidence limites on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolutionary Anthropology* **39**, 783-791.
19. Foote,M., Crampton,J.S., Beu,A.G., & Cooper,R.A. (2008) On the bidirectional relationship between geographic range and taxonomic duration. *Paleobiology* **34**, 421-433.
20. Garzon-Orduna,I.J., Miranda-Esquivel,D.R., & Donato,M. (2008) Parsimony analysis of endemicity describes but does not explain: an illustrated critique. *J.Biogeogr.* **35**, 903-913.
21. Gascon,C., Loughheed,S.C., & Bogart,J.P. (1998) Patterns of Genetic Population Differentiation in Four Species of Amazonian Frogs: A Test of the Riverine Barrier Hypothesis. *Biotropica* **30**, 104-119.
22. Gascon,C., Malcolm,J.R., Patton,J.L., Silva,M.N.F., Bogart,J.P., Loughheed,S.C., Peres,C.A., Neckel,S., & Boag,P.T. (2000) Riverine barriers and the geographic distribuion of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **97**, 13672-113677.
23. Giokas,S. & Sfenthourakis,S. (2008) An improved method for the identification of areas of endemism using species co-occurrences. *J.Biogeogr.* **35**, 893-902.
24. Glasby,C.J. & Alvarez,B. (1999) Distribution patterns and biogeographic analysis of Austral Polychaeta (Annelida). *J.Biogeogr.* **26**, 507-533.
25. Grabow,K. & Ruppell,G. (1995) Wing loading in relation to size and flight characteristics of european odonata. *Odonatologica* **24**, 175-186.
26. Groeneveld,L.F., Clausnitzer,V., & Hadrys,H. (2007) Convergent evolution of gigantism in damselflies of Africa and South America? Evidence from nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **42**, 339-346.
27. Haffer,J. (2001) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Diversidade biologica e cultural da Amazonia* (ed. by I.C.G.Vieira, J.M.C.Silva, D.C.Oren, and M.A.D'Incao), pp. 45-118. Belem - PR.
28. Hall,J.P.W. & Harvey,D.J. (2002) The phylogeography of Amazonia revisited: New evidence from rioidinid butterflies. *Evolution* **56**, 1489-1497.
29. Hayes,F.E. & Sewlal,J.N. (2004) The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *J.Biogeogr.* **31**, 1809-1818.
30. Hijmans,R.J., Cameron,S.E., Parra,J.L., Jones,P.G., & Jarvis,A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**, 1965-1978.

31. Hoorn,C. (1996) Miocene Deposits in the Amazonian Foreland Basin. *Science* **273**, 122-123.
32. Hoorn,C., Guerrero,J., Sarmiento,G.A., & Lorente,M.A. (1995) Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology* **23**, 237-240.
33. Hoorn,C. & Vohof,H. (2006) Neogene Amazonia: Introduction to the special issue. *Journal of South American Earth Sciences* **2**, 1-4.
34. Irion,G., Müller,J., Mello,J.N., & Junk,W.J. (1995) Quaternary geology of the Amazonian lowland. *Geo-Marine Letters* **15**, 172-178.
35. Johnson,C.N. (1998) Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature* **394**, 272-274.
36. Jones,M.M., Tuomisto,H., Clark,D.A., & Olivas,P. (2006) Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns . *J Ecology* **94**, 181-195.
37. Juen,L. & De Marco,P.Jr. (2011) Odonate biodiversity in terra-firme forest streamlets in Central Amazonia: on the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity* **4**, 1-10.
38. Junk,W.J. (1973) Investigations on the ecology and production-biology of the "floating meadows" (Paspalo-Echinochloetum) on the middle Amazon. II. The aquatic fauna in the root-zone of floating vegetation. *Amazoniana* **4**, 9-102.
39. Kuper,W., Sommer,J.H., Lovett,J.C., & Barthlott,W. (2006) Deficiency in African plant distribution data - missing pieces of the puzzle. *Bot J Linean Soc* **150**, 355-368.
40. Laurance,S.G.W., Stouffer,P.C., & Laurance,W.E. (2004) Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in central Amazonia. *Conserv Biol* **18**, 1099-1109.
41. Laurance,W.F., Albernaz,A.K.M., Schroth,G., Fearnside,P.M., Bergen,S., Venticinque,E.M., & Da Costa,C. (2002) Predictors of deforestation in the Brazilian Amazon. *J.Biogeogr.* **29**, 737-748.
42. López,H.L., Menni,R.C., Donato,M., & Miquelarena,A.M. (2008) Biogeographical revision of Argentina (Andean and Neotropical Regions): an analysis using freshwater fishes. *J.Biogeogr.* **35**, 1564-1579.
43. Loughheed,L.W., Breault,A., & Lank,D.B. (1999a) Estimating statistical power to evaluate ongoing waterfowl population monitoring. *J.Wildl.Manage.* **63**, 1359-1369.
44. Loughheed,S.C., Gascon,C., Jones,D.A., Bogart,J.P., & Boag,P.T. (1999b) Ridges and rivers: a test of competing hypotheses of Amazonian diversification using a dart-poison frog (*Epipedobates femoralis*). *The Royal Society* **266**, 1829-1835.
45. Lovejoy,N.R., Albert,J.S., & Crampton,W.G.R. (2006) Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* **21**, 5-13.

46. Manly, B.F.J. (1994) *Multivariate Statistical Methods: A Primer*, 2nd edn, pp. 1-215. Chapman and Hall, London.
49. Marroig, G. & Cerqueira, R. (1997) Plio-Pleistocene South American History and the Amazon Lagoon Hypothesis: A Piece in the Puzzle of Amazonian Diversification. *Journal of Comparative Biology* **2**, 103-119.
50. May, M.L. (1981) Allometric analysis of body and wing dimensions of male anisoptera. *Odonatologica* **10**, 279-291.
51. Melo Santos, A.M.M., Cavalcanti, D.R., Silva, J.M.C., & Tabarelli, M. (2007) Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *J. Biogeogr.* **34**, 437-446.
52. Moritz, C. (1994) Applications of mitochondrial DNA analysis in conservation: a critical review. *Molecular Ecology* **3**, 411.
53. Myers, A.A. (1991) How Did Hawaii Accumulate Its Biota - A Test from the Amphipoda. *Global Ecology and Biogeography Letters* **1**, 24-29.
54. Nihei, S.S. (2008) Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *J. Biogeogr.* **33**, 2099-2106.
55. Nixon, K.C. (1999) The Parsimony Ratchet, a New Method for Rapid Parsimony Analysis. *Cladistics* **15**, 407-414.
56. Noonan, B.P. & Wray, K.P. (2006) Neotropical diversification: the effects of a complex history on diversity within the poison frog genus *Dendrobates*. *J. Biogeogr.* **33**, 1007-1020.
57. Patton, J.L., Silva, M.N.F., & Malcom, J.R. (2000) Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazônia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **244**, 1-305.
58. Peres, C.A., Patton, J.L., & Dasilva, M.N.F. (1996) Riverine barriers and gene flow in Amazonian saddle-back tamarins. *Folia Primatologica* **67**, 113-124.
59. Peterson, A.T. (2008) Parsimony analysis of endemism (PAE) and studies of Mexican biogeography PAE y el estudio de la biogeografía de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **79**, 541.
60. Porzecanski, A.L. & Cracraft, J. (2005) Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *J. Biogeogr.* **32**, 261-275.
61. Quijada-Mascareñas, A.J., Ferguson, J.E., Pook, C.E., Salomão, M.G., Thorpe, R.S., & Wülker, W. (2007) Phylogeographic patterns of trans-Amazonian vicariants and Amazonian biogeography: the Neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. *J. Biogeogr.* **34**, 1296-1312.
62. Quijano-Abril, M.A., Callejas-Posada, R., & Miranda-Esquivel, D.R. (2006) Areas of endemism and distribution patterns for Neotropical *Piper* species (Piperaceae). *J. Biogeogr.* **33**, 1266-1278.

63. Racheli,L. & Racheli,T. (2004) Patterns of Amazonian area relationships based on raw distributions of papilionid butterflies (Lepidoptera : Papilioninae). *Biol J Linn Soc* **82**, 345-357.
64. Resende,D.C. & De Marco,P.Jr. (2010) First description of reproductive behavior of the Amazonian damselfly *Chalcopteryx rutilans* (Rambur) (Odonata, Polythoridae). *Revista Brasileira de Entomologia* **54**, 436-440.
65. Roddaz,M., Baby,P., Brusset,S., Hermoza,W., & Darrozes,J.M. (2005) Forebulge dynamics and environmental control in Western Amazonia: The case study of the Arch of Iquitos (Peru). *Tectonophysics* **399**, 87-108.
66. Ron,S.R. (2000) Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biol J Linn Soc* **71**, 379-402.
67. Rosen,B.R. (1988) From fossils to earth history: applied historical biogeography. *Analytical Biogeography* (ed. by A.A.Myers and P.S.Giller), pp. 437-481. Chapman & Hall, London.
68. Salo,J., Kalliola,R., Hakkinen,I., Makinen,Y., Nielma,P., Puhakka,M., & Coley,P.D. (1986) River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* **322**, 254-258.
69. Santos,A.M.M., Cavalcanti,D.R., Silva,J.M.C., & Tabarelli,M. (2007) Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *J.Biogeogr.* **34**, 437-446.
70. Santos,C.M.D. (2005) Parsimony analysis of endemism: time for an epitaph? *J.Biogeogr.* **32**, 1284-1286.
71. Silsby,J. (2001) *Dragonflies of the world*, 1^a edn, p. -216. Smithsonian Institution Press, Washington.
72. Silva,J.M.C. & Oren,D.C. (1996) Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biol J Linn Soc* **59**, 427-437.
73. Silva,J.M.C., Rylands,A.B., & Fonseca,G.A.B. (2005) The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. *Conservation Biology* **19**, 689-694.
74. Silva,M.N.F. & Patton,J.L. (1998) Molecular phylogeography and the evolution and conservation of Amazonian mammals. *Molecular Ecology* **7**, 486.
75. Simpson,B.B. & Haffer,J. (1978) Speciation patterns in the Amazonian Forest biota. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* **9**, 497-518.
76. Steinitz,O., Heller,J., Tsoar,A., Rotem,D., & Kadmon,R. (2006) Environment, dispersal and patterns of species similarity. *J.Biogeogr.* **33**, 1044-1054.
77. Wagner,P., Köhler,J., Schmitz,A., & Böhme,W. (2008) The biogeographical assignment of a west Kenyan rain forest remnant: further evidence from analysis of its reptile fauna. *J.Biogeogr.* **35**, 1349-1361.
78. Wesselingh,F.P., Räsänen,M.E., Vonhof,H.B., Kaamdorp,R., Renema,W., Romero Pittman,L., & Gingras,M. (2001) Lake Pebas: a palaeoecological

reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. *Cainozoic Research* **1**, 35-81.

79. Wesselingh, F.P. & Salo, J.A. (2006) A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geol.* **133**, 439-458.
80. Westfall, M.J., Jr. & May, M.L. (1996) *Damselflies of North America*, 1st edn Scientific Publishers, Gainesville.
81. Willis, J.C. (1922) *Age and Area. a study in geographical distribution and origin of species*, 1^o edn, pp. 1-259. Cambridge University Press, London.
82. Zar, J.H. (1999) *Biostatistical analysis*, 4th edn, pp. 1-663. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.
83. Zartman, C.E. (2003) Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophyte communities in central Amazonia. *Ecology* **84**, 948-954.

BIOSKETCH

Leandro Juen are developing his PhD thesis at the Department of Ecology of the Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brazil. His main research focuses are biodiversity distribution of tropical odonates

Paulo De Marco Júnior is a professor of the Department of Ecology of the Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brazil. His main research interests are a fuzzy-set of theoretical ecology, around species distribution.

Authors contributions: L.J. collected the data, analysed the data and played a large part in the writing. P.D.M. conceive the initial ideal led writing .

TABLES

Table 1. Levels of endemism among the species of Odonata, distribution and proportion within the suborders across Amazon interfluves. Differences between Zygoptera and Anisoptera distribution among the interfluves are not explained by chance alone ($\chi^2=20.143$; $df=6$; $p=0.005$, classes with expected frequencies lower than one was pooled)

| Frequency | | Species proportion | | |
|-------------------------|----------------|--------------------|------------|-----------|
| (number of interfluves) | N°. of species | Percentage | Anisoptera | Zygoptera |
| 1 | 187 | 47.7 % | 47.1 % | 52.9 % |
| 2 | 89 | 22.7 % | 43.8 % | 56.2 % |
| 3 | 51 | 13.0 % | 54.9 % | 45.1 % |
| 4 | 24 | 6.1 % | 58.3 % | 41.7 % |
| 5 | 15 | 3.8 % | 46.7 % | 53.3 % |
| 6 | 12 | 3.1 % | 75.0 % | 25.0 % |
| 7 | 12 | 3.1 % | 100 % | 0 |
| 8 | 2 | 0.5 % | 100 % | 0 |
| Total | 392 | 100 % | | |

Table 2. Dependence of distribution of the endemic species in relation to the isolation degree (width of the rivers), wetlands and environmental matrix in the Amazon.

| | Connectivity | | | | | | Environmental | | | |
|------------|--------------|-------|--------------|-------|------------------|-------|---------------|--------------|--------------|--------------|
| | River only | | Flooded area | | Greater distance | | Binary | | R | P |
| | R | P | R | P | R | P | R | P | | |
| Odonata | -0.220 | 0.779 | 0.102 | 0.292 | -0.258 | 0.834 | 0.417 | 0.005 | 0.576 | 0.013 |
| Anisoptera | -0.134 | 0.743 | 0.049 | 0.378 | -0.166 | 0.792 | 0.196 | 0.162 | 0.394 | 0.045 |
| Zygoptera | -0.237 | 0.803 | 0.135 | 0.275 | -0.278 | 0.854 | 0.483 | 0.001 | 0.646 | 0.001 |

FIGURE LEGENDS/CAPTIONS

Figure 1. The Amazon basin divided into eight regions of interfluves according to the classification of Silva *et al.* (2005) showing occurrence records for Odonata.

Figure 2. Relationship between area size and the number of endemic species found in each interfluve.

Figure 3. A, B and C: Most parsimonious cladograms obtained through parsimony analyses of endemism (PAE) of the Odonata species reported in the Amazonian basin. A) Odonata order (C=599, CI=0.65 and of RI=0.40); B) Anisoptera suborder (C=304, CI=0.65 and of RI= 0.44); and C) Zygoptera suborder (C=282, CI=0.68 and of RI= 0.43) (consensus). The values showed above in each branch of cladograms refer to results of analyses of the bootstrap method (10.000 replications) and below the branch, the values of decay index (Bremer support). C: length; CI: Consistency Index and RI: Retention Index.

Figure 4. Canonic variables derived from discriminate analysis for the environmental variables in eight areas of Amazonian interfluves.

FIGURES

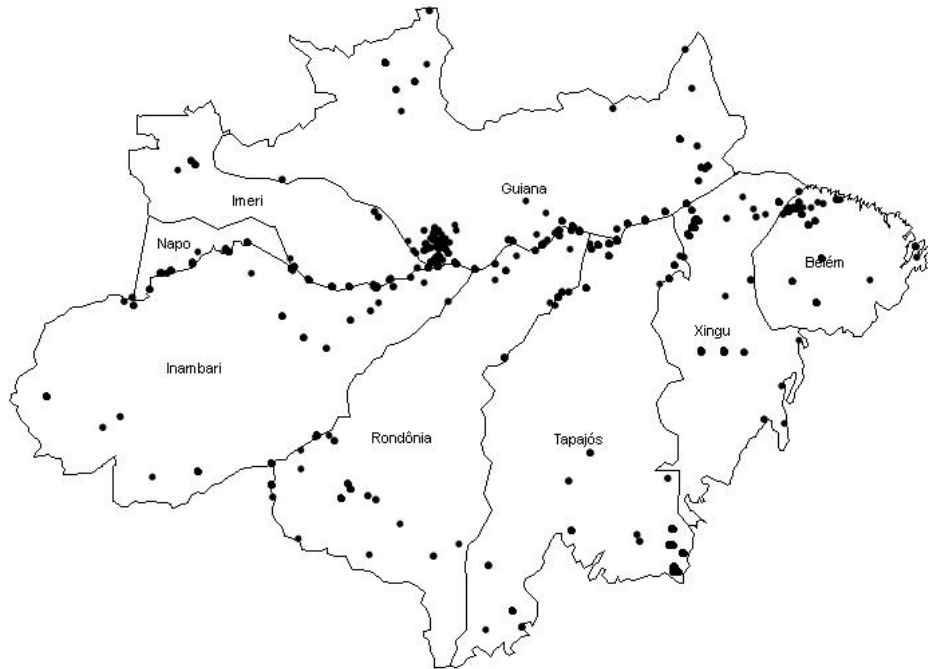


Figure 1

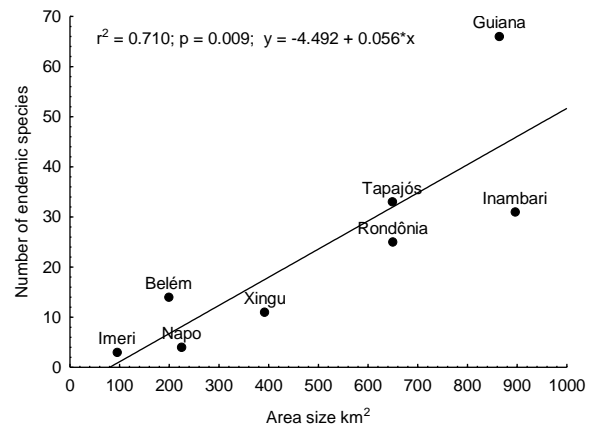
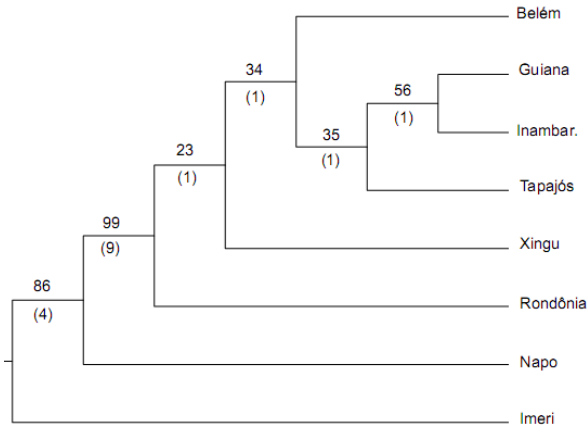
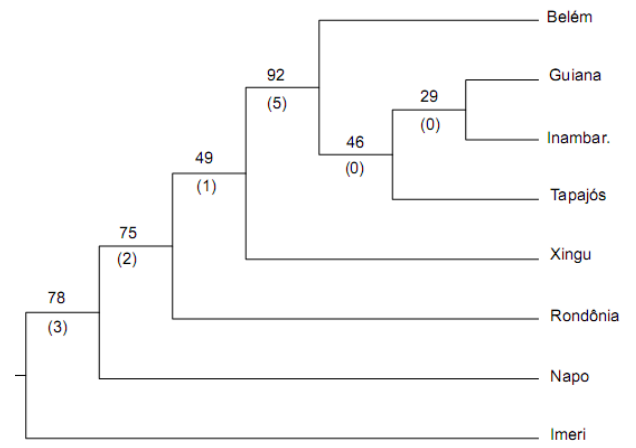


Figure 2

A)



B)



C)

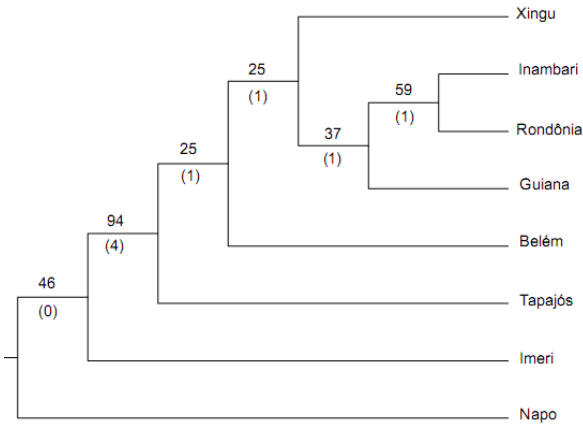


Figure 3

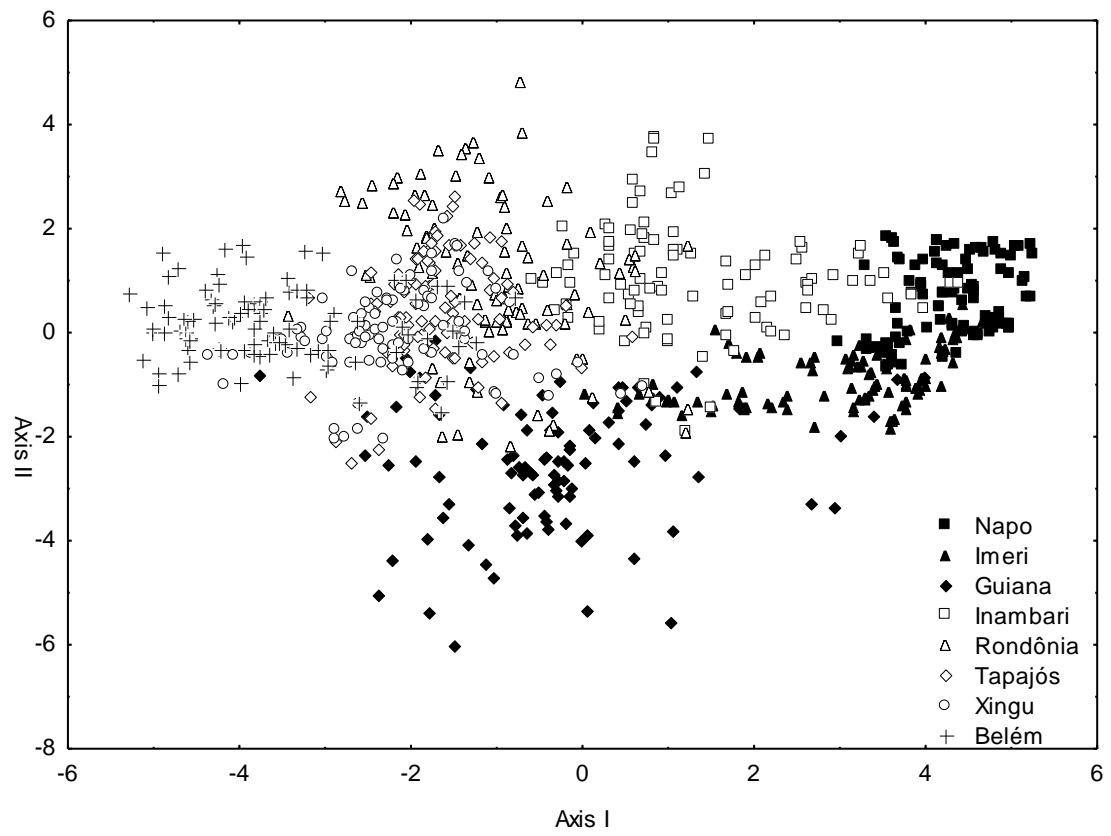


Figure 4

APPENDIX

Appendix S1 – Species of Odonata used in study distribution by interfluves. BE: Belém, GU: Guiana, IM: Imeri, IN: Inambari, NA: Napo, RO: Rondônia, TA: Tapajós, XI: Xingu.

| Suborder | Family | Species | BE | GU | IM | IN | NA | RO | TA | XI |
|------------|-------------|-----------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Coryphaeschna adnexa</i> | 3 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Coryphaeschna amazônica</i> | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Gynacantha bifida</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Gynacantha gracilis</i> | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Gynacantha interioris</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Gynacantha membranalis</i> | 2 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Gynacantha mexicana</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Gynacantha nervosa</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Neuraeschna calverti</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Neuraeschna claviforcipata</i> | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Neuraeschna costalis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Neuraeschna dentigera</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Neuraeschna harpya</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Neuraeschna maxima</i> | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Neuraeschna mina</i> | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Neuraeschna producta</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Neuraeschna tapajonica</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Remartinia luteipennis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Aeshnidae | <i>Triacanthagyna septima</i> | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| Anisoptera | Corduliidae | <i>Aeschnosoma auripennis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|------------|-------------|---------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Anisoptera | Corduliidae | <i>Aeschnosoma elegans</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Corduliidae | <i>Aeschnosoma forcipula</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Corduliidae | <i>Navicordulia amazonica</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Corduliidae | <i>Neocordulia batesi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Agriogomphus sylvicola</i> | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Aphylla barbata</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Aphylla brasiliensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Aphylla brevipes</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Aphylla caudalis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Aphylla dentata</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Aphylla edentata</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Aphylla exilis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Aphylla molossus</i> | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Aphylla producta</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Aphylla scapula</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Archaeogomphus nanus</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Desmogomphus tigrivensis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Diaplebia angustipennis</i> | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Epigomphus hylaeus</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Gomphoides infumatus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Idiogomphoides emmeli</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Peruviogomphus bellei</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllocycla armata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllocycla bartica</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllocycla hamata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|------------|--------------|----------------------------------------|----|---|---|---|---|---|---|---|
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllocycla medusa</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllocycla modesta</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllocycla ophis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllocycla sordida</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllogomphoides andromeda</i> | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllogomphoides angularis</i> | 3 | 0 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllogomphoides audax</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllogomphoides calverti</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllogomphoides pedunculus</i> | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllogomphoides praedatrix</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllogomphoides pseudangularis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllogomphoides suspectus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Phyllogomphoides undulatus</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Progomphus amazonicus</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Progomphus angeloi</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Progomphus intricatus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Progomphus nigellus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Progomphus pijpersi</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Progomphus pygmaeus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Zonophora batesi</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Zonophora calippus</i> | 3 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Zonophora supratrangularis</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Gomphidae | <i>Zonophora surinamensis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Anatya guttata</i> | 11 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Anatya januarina</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|------------|--------------|-------------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Antidythemis trameiformis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Argyrothemis argentea</i> | 1 | 17 | 0 | 2 | 0 | 0 | 7 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Brachymesia furcata</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Brachymesia herbida</i> | 0 | 21 | 7 | 4 | 0 | 4 | 8 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Brechmorhoga praecox</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Dasythemis esmeralda</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Dasythemis essequiba</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Diastatops dimidiata</i> | 1 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Diastatops emilia</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 16 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Diastatops estherae</i> | 0 | 7 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Diastatops intensa</i> | 0 | 5 | 0 | 1 | 0 | 0 | 16 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Diastatops maxima</i> | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Diastatops nigra</i> | 0 | 1 | 2 | 6 | 0 | 4 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Diastatops obscura</i> | 24 | 5 | 0 | 1 | 0 | 1 | 27 | 5 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Diastatops pullata</i> | 0 | 7 | 2 | 7 | 1 | 4 | 11 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Dythemis multipunctata</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Elasmotheremis cannacrioides</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Elasmotheremis williamsoni</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Elga leptostyla</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythemis attala</i> | 6 | 24 | 0 | 4 | 0 | 0 | 3 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythemis carmelita</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythemis credula</i> | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 10 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythemis haematogastra</i> | 3 | 9 | 0 | 0 | 0 | 1 | 5 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythemis mithroides</i> | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythemis peruviana</i> | 4 | 57 | 36 | 25 | 16 | 11 | 19 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|------------|--------------|-------------------------------------|----|----|---|----|----|---|----|----|
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythemis plebeja</i> | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 1 | 5 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythemis vesiculosa</i> | 1 | 15 | 0 | 3 | 1 | 1 | 16 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax abjecta</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax amazonica</i> | 0 | 13 | 0 | 3 | 0 | 0 | 5 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax anatoidea</i> | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax angustipennis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax attenuata</i> | 0 | 16 | 6 | 28 | 30 | 4 | 4 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax basalis</i> | 29 | 14 | 0 | 10 | 1 | 2 | 36 | 2 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax braconensis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax castanea</i> | 5 | 2 | 0 | 3 | 0 | 3 | 2 | 2 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax connata</i> | 9 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax famula</i> | 2 | 13 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax fusca</i> | 10 | 10 | 0 | 8 | 2 | 2 | 18 | 8 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax juliana</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax latimaculata</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 8 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax lativittata</i> | 0 | 9 | 1 | 7 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax longitudinalis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax maculosa</i> | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 52 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax melanica</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax ochracea</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax paraguayensis</i> | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 10 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax solimaea</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax tenuis</i> | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax umbrata</i> | 28 | 10 | 0 | 9 | 3 | 3 | 5 | 15 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax unimaculata</i> | 19 | 2 | 0 | 6 | 4 | 2 | 1 | 2 |

| | | | | | | | | | | |
|------------|--------------|----------------------------------|----|----|----|----|---|---|----|----|
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Erythrodiplax venusta</i> | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Fylgia amazonica</i> | 13 | 9 | 0 | 0 | 0 | 2 | 12 | 4 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Gynothemis pumila</i> | 2 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Idiataphe amazonica</i> | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Idiataphe longipes</i> | 0 | 3 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Macrothemis flavescens</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Macrothemis hemichlora</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Macrothemis imitans</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Macrothemis musiva</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Macrothemis newtoni</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Miathyria marcella</i> | 0 | 61 | 17 | 15 | 6 | 8 | 12 | 14 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Miathyria simplex</i> | 0 | 3 | 0 | 3 | 1 | 1 | 3 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria artemis</i> | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria atra</i> | 5 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria catenata</i> | 1 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria dunklei</i> | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria eximia</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 11 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria hesperis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria laevigata</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria mengeri</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria ocellata</i> | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria pirassunungae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria pseudeximia</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria romani</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria spa</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|------------|--------------|---------------------------------|---|---|---|---|---|---|----|---|
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria spinifera</i> | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria spuria</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria stawiaarskii</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Micrathyria tibialis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Misagria parana</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Nephepeltia berlai</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Nephepeltia flavifrons</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Nephepeltia phryne</i> | 6 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Oligoclada abbreviata</i> | 2 | 4 | 1 | 3 | 0 | 0 | 1 | 4 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Oligoclada amphinome</i> | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Oligoclada borrori</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Oligoclada crocogaster</i> | 9 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Oligoclada monosticha</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Oligoclada pachystigma</i> | 3 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Oligoclada raineyi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Oligoclada stenoptera</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Oligoclada sylvia</i> | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Oligoclada waikinimae</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Oligoclada walkeri</i> | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 3 | 4 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Oligoclada xanthopleura</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 15 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Orthemis biolleyi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Orthemis cultriformis</i> | 6 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Orthemis discolor</i> | 1 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Orthemis ferruginea</i> | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Pantala flavescens</i> | 1 | 5 | 0 | 5 | 1 | 0 | 1 | 3 |

| | | | | | | | | | | |
|------------|--------------|------------------------------|----|----|---|----|---|---|----|----|
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Perithemis bella</i> | 0 | 11 | 0 | 0 | 0 | 2 | 7 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Perithemis cornelia</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Perithemis electra</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Perithemis lais</i> | 4 | 6 | 1 | 3 | 0 | 2 | 35 | 8 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Perithemis mooma</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 4 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Perithemis thais</i> | 5 | 1 | 0 | 3 | 0 | 1 | 2 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Planiplax arachne</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Planiplax phoenicura</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 7 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Rhodopygia cardinalis</i> | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Rhodopygia geijskesi</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Rhodopygia hollandi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Sympetrum roraimae</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Tauriphila australis</i> | 0 | 8 | 2 | 2 | 5 | 0 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Tholymis citrina</i> | 0 | 4 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Tamea binotata</i> | 1 | 4 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Tamea calverti</i> | 1 | 12 | 0 | 6 | 0 | 1 | 4 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Tamea cophysa</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Tamea minuta</i> | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Tamea rustica</i> | 0 | 1 | 0 | 4 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Uracis fastigiata</i> | 15 | 7 | 2 | 5 | 2 | 2 | 3 | 29 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Uracis imbuta</i> | 52 | 15 | 2 | 14 | 2 | 4 | 5 | 6 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Uracis infumata</i> | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Uracis ovipositrix</i> | 1 | 3 | 1 | 4 | 1 | 1 | 5 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Uracis siemensii</i> | 5 | 6 | 0 | 5 | 1 | 4 | 5 | 3 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Zenithoptera anceps</i> | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 |

| | | | | | | | | | | |
|------------|-----------------|---------------------------------|----|----|---|---|---|----|----|----|
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Zenithoptera fasciata</i> | 8 | 14 | 0 | 1 | 0 | 5 | 18 | 3 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Zenithoptera lanei</i> | 2 | 1 | 1 | 4 | 1 | 5 | 2 | 0 |
| Anisoptera | Libellulidae | <i>Zenithoptera viola</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9 | 0 |
| Zygoptera | Amphipterigidae | <i>Rimanella arcana</i> | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina amazonica</i> | 0 | 42 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina auripennis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina brightwelli</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina curvicauda</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | ## | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina erythrokalamus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina fuscoguttata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina indepressa</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 13 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina laesa</i> | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 3 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina moribunda</i> | 0 | 31 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina mortua</i> | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina occisa</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina rosea</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina sanguinea</i> | 7 | 4 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Hetaerina westfalli</i> | 0 | 7 | 0 | 0 | 0 | 1 | 12 | 2 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Mnesarete aenea</i> | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 2 | 20 | 63 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Mnesarete astrape</i> | 0 | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Mnesarete cupraea</i> | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 16 | 3 | 2 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Mnesarete loutoni</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Mnesarete machadoi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Mnesarete smaragdina</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 |
| Zygoptera | Calopterygidae | <i>Mnesarete williamsoni</i> | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|-----------|----------------|-----------------------------------|----|---|---|---|---|---|----|----|
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion abunae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion adustum</i> | 1 | 3 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 9 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion aepiolum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion amazonicum</i> | 15 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion apicale</i> | 3 | 0 | 0 | 6 | 0 | 3 | 1 | 15 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion ascendens</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion chacoense</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion cuyabae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 25 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion gracile</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 23 | 1 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion jessei</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion kennedii</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion longispinosum</i> | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 7 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion peruvianum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion phallicorne</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion phallicornis</i> | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion rubrifrons</i> | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion temporale</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 52 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion viridescens</i> | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthallagma caeruleum</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthallagma luteum</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Acanthallagma strohmi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Aeolagrion dorsale</i> | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Aeolagrion flammeum</i> | 0 | 4 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia bicellulata</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia chapadae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|-----------|----------------|-------------------------------------|---|----|---|---|---|---|----|----|
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia croceipennis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia eliptica</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 23 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia euphorbia</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia fumigata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 4 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia hasemani</i> | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia impura</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia indicatrix</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia infumata</i> | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 23 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia mollis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia oculata</i> | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia pulla</i> | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia reclusa</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia smithiana</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia subapicalis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia thespis</i> | 0 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Argia tinctipennis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ## | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Bromeliagrion beebeanum</i> | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Bromeliagrion fernandezianum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Calvertagrion minutissimum</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Cyanallagma ferenigrum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Helveciagrion obsoletum</i> | 0 | 2 | 0 | 3 | 0 | 0 | 34 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Helveciagrion simulacrum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 32 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Homeoura nepos</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Inpabasis machadoi</i> | 0 | 7 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Inpabasis rosea</i> | 0 | 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|-----------|----------------|----------------------------------|---|----|---|----|---|---|----|----|
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Ischnura capreolus</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 36 | 2 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Leptagrion aculeatum</i> | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Leptobasis inversa</i> | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Mesoleptobasis acuminata</i> | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Mesoleptobasis amazonica</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Mesoleptobasis cantralli</i> | 0 | 0 | 1 | 11 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Mesoleptobasis incus</i> | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Mesoleptobasis manicaria</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Metaleptobasis manicaria</i> | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Oxyagrion egleri</i> | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Oxyagrion fernandoi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Phoenicagrion flammeum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Telebasis abuna</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Telebasis carmesina</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Telebasis carminita</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Telebasis coccinea</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 22 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Telebasis demararum</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Telebasis racenisi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 29 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Telebasis rubricauda</i> | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 6 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Telebasis sanguinalis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Telebasis simulata</i> | 0 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Coenagrionidae | <i>Tigriagrion aurantinigrum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 |
| Zygoptera | Dicteriadidae | <i>Dictérias atosanguinea</i> | 0 | 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 21 |
| Zygoptera | Dicteriadidae | <i>Heliocharis amazona</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| Zygoptera | Lestidae | <i>Lestes falcifer</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|-----------|-------------------|---------------------------------|---|----|---|---|---|---|---|----|
| Zygoptera | Lestidae | <i>Lestes helix</i> | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Lestidae | <i>Lestes jurzitzai</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Lestidae | <i>Lestes minutus</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Lestidae | <i>Lestes tricolor</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion angustipenne</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion bariai</i> | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion consors</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion ictericum</i> | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion icterops</i> | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 3 | 0 |
| Zygoptera | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion inca</i> | 0 | 4 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion ochraceum</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion silvarum</i> | 0 | 9 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Zygoptera | Megapodagrionidae | <i>Megapodagrion megalopus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 |
| Zygoptera | Megapodagrionidae | <i>Oxystigma petiolatum</i> | 0 | 4 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Megapodagrionidae | <i>Oxystigma williamsoni</i> | 0 | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 29 |
| Zygoptera | Megapodagrionidae | <i>Philogenia margarita</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Perilestidae | <i>Perilestes attenuatus</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 2 | 0 |
| Zygoptera | Perilestidae | <i>Perilestes bispinus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Perilestidae | <i>Perilestes fragilis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Perilestidae | <i>Perilestes gracillimus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Perilestidae | <i>Perilestes kahli</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Perilestidae | <i>Perilestes minor</i> | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Perilestidae | <i>Perilestes solutus</i> | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 2 |
| Zygoptera | Perilestidae | <i>Perissolestes aculeatus</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Perilestidae | <i>Perissolestes cornutus</i> | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 2 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|-----------|---------------|-----------------------------------|---|----|---|---|---|---|----|----|
| Zygoptera | Perilestidae | <i>Perissolestes paprzyckii</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Polythoridae | <i>Chalcopterix machadoi</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Polythoridae | <i>Chalcopterix rutilans</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Polythoridae | <i>Chalcopterix scintillans</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Polythoridae | <i>Chalcopterix seabrai</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Polythoridae | <i>Chalcopteryx machadoi</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Polythoridae | <i>Chalcopteryx rutilans</i> | 8 | 46 | 0 | 6 | 0 | 8 | 18 | 48 |
| Zygoptera | Polythoridae | <i>Chalcopteryx scintillans</i> | 0 | 6 | 3 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Polythoridae | <i>Chalcopteryx seabrai</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Polythoridae | <i>Polythore batesi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Polythoridae | <i>Polythore beata</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Polythoridae | <i>Polythore vittata</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Drepanoneura janirae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipleoneura albuquerquei</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 18 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipleoneura capilliformis</i> | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipleoneura haroldoi</i> | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipleoneura humeralis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipleoneura kaxuriana</i> | 0 | 4 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipleoneura machadoi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipleoneura manauensis</i> | 0 | 7 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipleoneura metallica</i> | 5 | 17 | 0 | 0 | 0 | 0 | 92 | 7 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipleoneura pereirai</i> | 0 | 9 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipleoneura tariana</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipleoneura venezuelensis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipleoneura waiwaiana</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | |
|-----------|---------------|-----------------------------------|---|---|---|---|---|---|----|---|
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura westfalli</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 57 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura williamsoni</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 97 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura albuquerquei</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura cappiliformis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura haroldoi</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura humeralis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura janirae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura kaxuriana</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura manauensis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura pereirai</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura tariana</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura venezuelensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura waiwaiana</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epiploneura westfalli</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipotoneura machadoi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Epipotoneura nehalennia</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Forcepsioneura ephippigera</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Forcepsioneura itatiaiae</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Forcepsioneura juruaensis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Neoneura denticulata</i> | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 3 | 1 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Neoneura desana</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Neoneura fulvicollis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Neoneura gaida</i> | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Neoneura joana</i> | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Neoneura luzmarina</i> | 0 | 8 | 0 | 4 | 0 | 2 | 14 | 2 |

| | | | | | | | | | | |
|-----------|-------------------|-------------------------------|---|----|---|---|---|---|---|----|
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Neoneura moorei</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Neoneura myrthea</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Neoneura rubriventris</i> | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Neoneura rufithorax</i> | 0 | 1 | 0 | 4 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Neoneura schreiberi</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Neoneura sylvatica</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Phasmoneura exigua</i> | 3 | 25 | 1 | 0 | 0 | 0 | 7 | 23 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Phasmoneura janirae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Protoneura amatoria</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Protoneura paucinervis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Protoneura scintilla</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Protoneura tenuis</i> | 1 | 2 | 0 | 2 | 0 | 4 | 0 | 13 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Psaironeura bifurcata</i> | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Protoneuridae | <i>Psaironeura tenuissima</i> | 3 | 7 | 0 | 4 | 0 | 3 | 0 | 37 |
| Zygoptera | Pseudostigmatidae | <i>Mecistogaster linearis</i> | 1 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| Zygoptera | Pseudostigmatidae | <i>Mecistogaster lucretia</i> | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| Zygoptera | Pseudostigmatidae | <i>Mecistogaster ornata</i> | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| Zygoptera | Pseudostigmatidae | <i>Microstigma anomalum</i> | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Zygoptera | Pseudostigmatidae | <i>Microstigma maculatum</i> | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| Zygoptera | Pseudostigmatidae | <i>Microstigma rotundatum</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |

CAPÍTULO 2

OS PADRÕES DE SUSTITUIÇÃO DE ESPÉCIES NA AMAZÔNIA PODEM SER EXPLICADOS PELO EFEITO DO RIO?

Autores: Leandro Juen¹

Paulo De Marco Júnior²

Endereço:

¹ Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução, Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, 74.001-970 Goiânia, Goiás, Brasil

e-mail: leandrojuen@yahoo.com.br

² Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese, Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, 74.001-970 Goiânia, Goiás, Brasil

e-mail: pdemarco@icb.ufg.br

RESUMO

Objetivo: O objetivo deste trabalho foi testar se o padrão de distribuição das espécies nas áreas de interflúvios dos grandes rios amazônicos é suportado pelas hipóteses relacionadas à Teoria de Isolamento por Rios proposta por Wallace em 1852. As predições da teoria foram avaliadas usando as subordens Anisoptera e Zygoptera que possuem exigências ecofisiológicas e capacidades de dispersão distintas.

Localização: Interflúvios dos principais rios no Bioma Amazônico Brasileiro.

Métodos: Foram realizadas coletas em 92 igarapés distribuídos em cinco interflúvios Amazônicos e registro da distribuição de 254 espécies de Odonata. Medidas morfométricas de todas as espécies foram aferidas. Foram avaliados os efeitos do sinal filogenético no tamanho corporal e na distribuição das espécies usando análise de

regressão por autovetores filogenéticos PVR. O possível isolamento provocado pelos rios foi avaliado usando técnicas de aleatorização e regressões, tanto para as espécies amostradas como para as registradas.

Resultados: Existe sinal filogenético nas variáveis morfométricas, mas não existe na distribuição das espécies. O rio não está exercendo um efeito de barreira a distribuição das espécies, uma vez que as substituições das espécies observadas entre os interflúvios podem ser explicadas simplesmente pelo acaso.

Principais conclusões: Os rios não exercem efeito de barreira a distribuição das espécies, possivelmente devido a capacidade de dispersão das espécies principalmente Anisoptera. A migração lateral do canal dos rios, bancos de macrófitas, rios com a presença de muitos meandros promoveriam a dispersão, diluindo o efeito de barreira. Os resultados indicam que o preditor mais importante para a comunidade de Odonata, na Amazônia, não é o isolamento pelos rios, mas, provavelmente o ambiente.

INTRODUÇÃO

A distribuição das espécies no espaço não é aleatória, mas mostra notáveis padrões geográficos. Os organismos não ocorrem uniformemente sobre a superfície da terra, pelo contrário, existem áreas que possuem uma diversidade de espécies maior que outras, enquanto há espécies diferentes ocupando áreas com características ambientais similares (Bell 2001). Além disso, alguns grupos são restritos a uma dada área, enquanto outros apresentam ampla distribuição. A procura por padrões de distribuição geográfica das espécies pelo ambiente é antiga, remontando a Darwin, e permanece com uma série de questões não completamente exploradas (Endler 1973).

A existência de vários aspectos pouco explorados dentre essas questões biogeográficas globais também é real se tomamos como exemplo algumas regiões ou domínios, como a região Amazônica, reconhecida como o ecossistema de maior diversidade de espécies do planeta (Gentry 1992; Olson *et al.* 2001). Para explicar essa extraordinária diversidade de fauna e de flora, algumas hipóteses biogeográficas e modelos de especiação têm sido propostas (Antonelli *et al.* 2010; Bush 1994; Haffer 1997a; Moritz *et al.* 2000). As hipóteses que têm sido desenvolvidas para explicar esses padrões diferem na maneira como consideram a especiação, se esta ocorreu por simpatria, parapatria ou alopatria e na ênfase dado ao papel de barreiras físicas ou ecológicas no controle da dispersão das espécies (Hall & Harvey 2002; Vallinoto *et al.* 2010). Uma das primeiras hipóteses proposta foi a Teoria de Isolamento pelos Rios (TIR), formulada por Alfred Russell Wallace (1852), sugerindo que os rios funcionariam como uma barreira impedindo a dispersão dos organismos e gerando uma barreira ao fluxo gênico, de maneira que populações em lados opostos dos rios gradualmente vão divergindo para níveis de subespécies, levando até mesmo ao surgimento de espécies novas (Haffer 2001). Uma das evidências para essa teoria é o fato de que, para muitas espécies, o limite de suas distribuições coincide com os principais rios amazônicos (Gascon *et al.* 1998; Gascon *et al.* 2000; Haffer 2001). Dessa

forma, as regiões de interflúvio entre os grandes rios seriam áreas com muitas espécies endêmicas.

Por outro lado, alguns estudos descrevem que apenas as diferenças ambientais (gradientes ambientais) são suficientes para explicar o processo de especiação ou de distribuição das espécies na Amazônia (Orr & Smith 1988; Remsen & Parker 1983; Tuomisto *et al.* 2003), pois muitas espécies incipientes ocorrem em ambientes diferentes ou utilizam recursos distintos (micro-habitats), sugerindo que fortes gradientes ambientais resultam em divergência adaptativa e especiação (Endler 1973). Fatores ecológicos locais tais como tipo de floresta, composição, produtividade e variação das condições ambientais podem ser responsáveis pelas diferenças observadas nas assembléias de espécies e estrutura dessas comunidades (Peres 1993).

Mesmo pequenas divergências ecológicas entre as espécies podem levar à seleção de ambientes diferentes, conduzindo a adaptações às condições locais, e consequente divergência evolutiva e isolamento reprodutivo, favorecendo a especiação simpátrica (Dieckmann & Doebeli 1999). Dentro desse modelo, as predisposições ecológicas são importantes na especiação porque as espécies incipientes (espécies novas) ocorrem em diferentes configurações ecológicas e as adaptações a essas configurações locais levam a divergências evolutivas (Endler 1973). Adicione a isso a tendência das espécies de manterem nichos ecológicos similares aos de seus ancestrais (conservação de nicho) e alguma incapacidade em adaptar a novas condições ambientais, que são fatores chave no processo inicial de isolamento das populações, favorecendo o aparecimento de novas linhagens pela especiação simpátrica (Wiens 2004). Assim, apenas as restrições e preferências ambientais seriam suficientes para explicar a distribuição das espécies amazônicas.

Por outro lado, se de fato barreiras geográficas, como, por exemplo, o isolamento provocado pelos grandes rios amazônicos, favoreceriam a especiação alopátrica, não se esperaria que todos os elementos de um clado respondessem a esse efeito de maneira uniforme (Hayes & Sewlal 2004). A ordem Odonata, por exemplo, é formada por dois grupos ecológicos com grandes diferenças na capacidade de dispersão: os Anisoptera em geral são maiores, apresentando maior capacidade de dispersão do que os representantes de Zygoptera que têm dispersão mais restrita (Corbet 1999; Heiser & Schmitt 2010; Silsby 2001). Se os rios realmente têm um papel relevante na

determinação dos padrões de distribuição dessas espécies, o efeito do isolamento seria mais evidente para espécies de Zygoptera.

Apesar da aparente incongruência em se estudar o efeito de rios para organismos aquáticos, muitas espécies pertencentes a Zygoptera de regiões tropicais vivem, em geral, nos igarapés estreitos, cobertos por vegetação densa. Sendo tão pequenas, delicadas e com corpo delgado, e é possível que em virtude da sua alta razão superfície volume sejam mais sujeitas ao superaquecimento e à dessecação, ficando restritas a ambientes mais sombreados (Juen & De Marco 2011; Paulson 2006). Assim, teriam mais dificuldades do que as espécies de Anisoptera, que geralmente vivem, em locais abertos e, presumidamente, estariam mais adaptadas à intensa radiação e calor, como ocorre nas áreas marginais dos grandes rios (Juen & De Marco 2011). Paulson (2006) afirma, ainda, que grandes áreas abertas podem ser uma barreira efetiva para as espécies de florestas, e que por isso dispersariam menos do que as de áreas abertas.

A capacidade de dispersão de um organismo é um atributo que tem importante implicação para a sua ecologia, biogeografia e para a persistência evolutiva da espécie (Bilton *et al.* 2001). No entanto, devido à dificuldade em determinar o potencial de dispersão de cada espécie, muitos estudos têm relacionado características morfológicas (e.g. tamanho corporal) como uma métrica de habilidade de dispersão, uma vez que espécies maiores tendem a ter uma maior área de distribuição do que espécies menores (Mech & Zollner 2002). Para insetos alados, o tamanho da asa é uma característica evidente que é sugerida como indicativo da habilidade de dispersão (den Boer 1970; Harrison 1980; Malmqvist 2000; McLachlan 1985; Rundle *et al.* 2007). Com o aumento da habilidade de dispersão, locais mais distantes podem ser alcançados e grandes extensões geográficas podem ser ocupadas, com pouca chance de isolamento entre as populações (Juliano 1983). Assim, caso exista uma restrição efetiva à dispersão das espécies pela barreira de rios, as espécies maiores sofreriam menos esse efeito em virtude de sua maior capacidade de dispersão.

Neste trabalho buscamos conhecer o padrão de distribuição de espécies de Odonata nas áreas de interflúvios dos grandes rios amazônicos, avaliando se essa distribuição corrobora as predições da Teoria de Isolamento por Rios. Para isso nós propomos as seguintes hipóteses específicas: 1) Se os grandes rios são barreiras para Odonata, então, a fauna dos lados opostos dos rios são diferentes, com base nos eventos

de especiação alopátrica no passado, existindo um padrão sistemático de substituição de espécies dentro de cada gênero entre interflúvios contíguos; 2) O efeito da barreira dos rios, se existente, é maior para espécies de menor tamanho corporal, que devem apresentar menor habilidade de dispersão entre locais, desta forma, a similaridade de fauna de Zygoptera (que apresenta menor tamanho corporal) entre interflúvios é menor do que para Anisoptera. Além disso, a frequência de substituição de espécies dentro do mesmo gênero entre interflúvios contíguos é maior entre os gêneros de menor tamanho corporal.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A região Amazônica é cortada por grandes rios, criando oito interflúvios principais e correspondem a centros de endemismo conforme a divisão proposta por Silva et al. (2005). Essa classificação separa a Bacia Amazônica nos seguintes interflúvios: Guiana (região de interflúvio entre os rios Amazonas e Negro); Imeri (Negro e Solimões); Napo (Solimões e Napo); Inambari (Solimões e Madeira); Rondônia (Madeira e Tapajós); Tapajós (Tapajós e Xingu); Xingu (Xingu e Tocantins) e Belém (Tocantins e Amazonas) (Gascon *et al.* 2000; Porzecanski & Cracraft 2005) (Figura 1).

O estudo foi conduzido em igarapés de cinco interflúvios amazônicos (Guiana, Inambari, Rondônia, Tapajós e Xingu, Figura 1). No Interflúvio Guiana as amostras se deram em 24 igarapés na Reserva Florestal Adolpho Ducke, próximo à cidade de Manaus – AM. No município de Porto Velho – RO, foram amostrados 16 córregos na margem esquerda do Rio Madeira, pertencentes ao Interflúvio de Inambari e sete igarapés na margem direita, pertencentes ao Interflúvio Rondônia. No Interflúvio Tapajós foram amostrados 27 igarapés próximo da foz do Rio Tapajós, dentro da Floresta Nacional de Tapajós, nos municípios de Santarém e Belterra- PA. Neste interflúvio, em sua parte superior, houve ainda, amostragem de quatro igarapés, no município de Querência – MT. No Interflúvio do Xingu foram amostrados 11 igarapés na porção inferior do Rio Anapú, entre os rios Tocantins e Xingu, Floresta Nacional de Caxiuanã que está situada nos municípios de Melgaço e Portel – PA e três na Floresta Nacional de Carajás, localizada no sudeste do estado do Pará, nos municípios de Parauapebas, Canaã dos Carajás e Água Azul do Norte.

No interflúvio Guiana foi amostrada a Reserva Florestal Adolpho Ducke que compreende uma área de 10.000 ha de floresta primária de terra firme (Mendonça *et al.* 2005), localizando-se entre 02°55' e 03°01' latitude Sul e entre 59°53' e 59°59' de longitude Oeste (Figura 1). Os 24 igarapés foram amostrados uma vez durante a estação chuvosa. O clima da região é equatorial úmido, com temperatura média anual de 26,7°

C, variando entre 23,3° C e 31,4° C. A umidade relativa do ar em média é de 80% e a da precipitação anual de 2.286 mm. A estação úmida chuvosa é de novembro a maio, e de seca de junho a outubro. A vegetação é do tipo tropical densa, denominada Floresta de “terra firme” (Ribeiro *et al.* 1999). Foram coligidas 19 espécies de Odonata, destas 16 pertencentes a Zygoptera e três a Anisoptera.

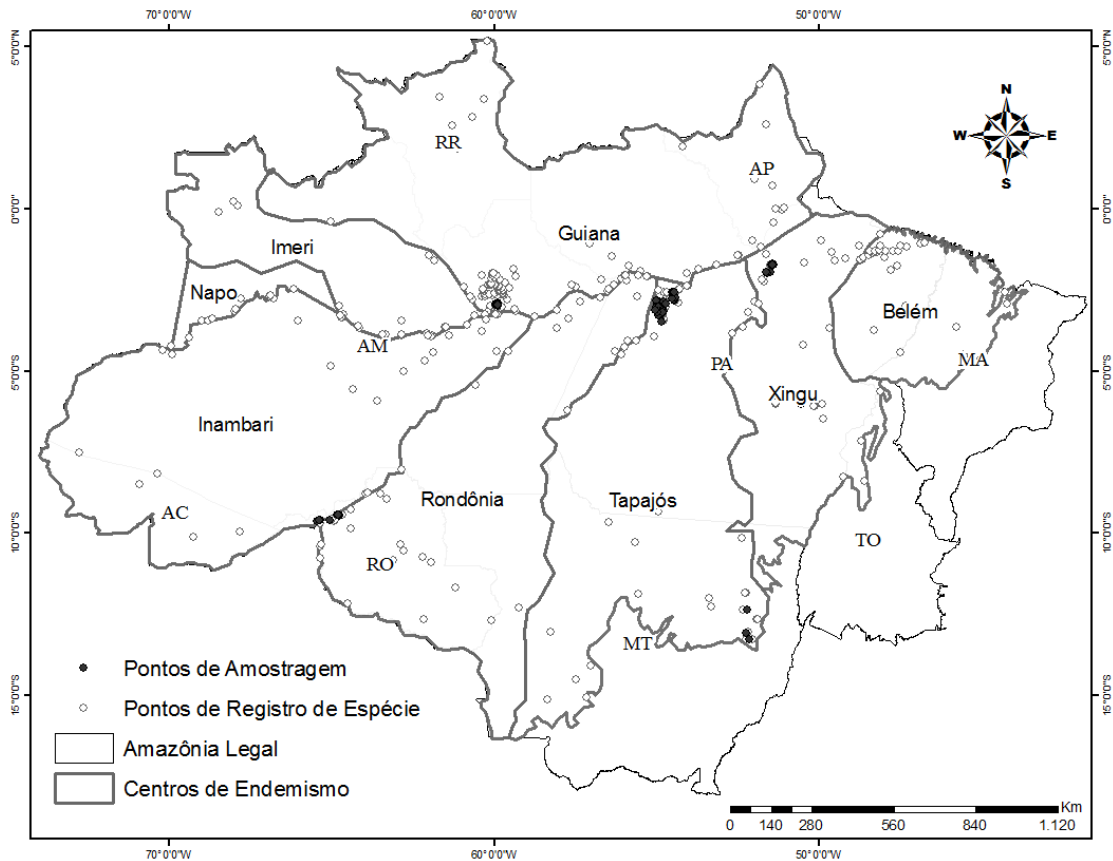


Figura 1 – Bacia Amazônica separada por interflúvios dos principais rios, que correspondem às oito regiões de endemismo, segundo a classificação de Silva *et al.* (2005). Os pontos preenchidos representam localidades onde foram realizadas coletas de Odonata nesse estudo, os pontos vazios representadas as localidades que possuem registro da distribuição das espécies baseado na literatura.

Em Inambari, as áreas amostradas estão inseridas entre as coordenadas geográficas de 9°26' e 9°38' de latitude Sul e 64°46' e 65°27' de longitude Oeste (Figura 1). Os 16 igarapés foram amostrados em quatro épocas, chuva, vazante, seca e enchente. O clima da região é equatorial úmido, com temperaturas médias anuais variando entre 24° e 26°C. A precipitação entre 1.800 a 2.400 mm, com menor queda pluviométrica

entre junho a agosto, de dezembro a maio o período mais úmido. A vegetação é do tipo Floresta Ombrófila Aluvial. Foram coligidas 69 espécies de Odonata, destas 48 pertencentes a Zygoptera e 21 a Anisoptera.

No interflúvio de Rondônia, as áreas amostradas estão inseridas entre as coordenadas geográficas de 9°26' e 9°36' de latitude Sul e 64°46' e 65°22' de longitude Oeste, nos distritos de Mutum-Paraná e Abunã, Porto Velho-RO (Figura 1). Os sete igarapés foram amostrados em quatro épocas: chuva, vazante, seca e enchente. O clima é equatorial úmido com temperaturas médias anuais variam entre 24° e 26°C e a precipitação entre 1.800 a 2.400 mm. A menor queda pluviométrica ocorre de junho a agosto e o período de dezembro a maio o mais úmido. A vegetação é do tipo Floresta Ombrófila Aluvial. Foram coligidas 40 espécies de Odonata, destas 24 pertencentes a Zygoptera e 16 a Anisoptera.

No interflúvio de Tapajós foram amostradas duas regiões: Floresta Nacional (Flona) de Tapajós, na parte superior do interflúvio com 600.000 ha localizados entre as coordenadas geográficas 2°45' e 4°15' de latitude Sul e 54°45' e 55°30' de longitude Oeste (Figura 1). Os 27 igarapés foram amostrados apenas uma vez, durante a estação seca. O clima é chuvoso, com índice pluviométrico superior a 2.300 mm por ano e temperatura média de 22 e 25°C. A vegetação predominante sendo de Floresta Ombrófila Densa com árvores de grande porte, variando de 25 a 50 metros de altura. A outra região amostrada fica na parte superior do interflúvio, pertencente à Bacia hidrográfica do Rio Suiá-Miçú localizada entre as coordenadas geográficas 11°50' e 13°15' de latitude Sul e 51°53' e 52°21' de longitude Oeste (Figura 1). Os quatro igarapés foram amostrados durante a estação seca, enchente e chuvosa. A região apresenta clima tropical sazonal com uma estação seca (de maio a outubro) e uma chuvosa (de novembro a abril). O clima da região é predominantemente Tropical Chuvoso (A), com precipitação média anual de cerca de 1.370 mm e temperatura máxima 32,7°C e mínima de 17,0°C. A vegetação é do tipo de Floresta Estacional Perenifólia (Ratter *et al.* 1978). Foram coligidas 77 espécies de Odonata, destas 47 pertencentes a Zygoptera e 30 a Anisoptera.

No Xingu as amostras foram realizadas na Floresta Nacional de Caxiuanã, localizada entre as coordenadas geográficas de 1°37' a 2°15' de latitude Sul e 51°15' a 51°58' de longitude Oeste (Figura 1). Os 11 igarapés foram amostrados durante a

estação seca e cada local foi amostrado por três dias consecutivos. O tipo climático para a região é *Am* (classificação de Köppen), com precipitação pluviométrica de 450mm em alguns meses, principalmente fevereiro e março. A temperatura média anual é de 26°C, com mínima de 22°C e máxima de 32°C, umidade relativa do ar em torno de 88%. A vegetação de terra firme é caracterizada como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, com dossel emergente. A Floresta Nacional (Flona) de Carajás possui uma área de aproximadamente 412 mil hectares, localizada entre as coordenadas geográficas 05°52' e 06°33' de latitude Sul e 49°53' e 50°45' de longitude Oeste (Figura 1). Os três igarapés foram amostrados uma única vez durante a estação seca. O clima da região é do tipo *Aw* com temperaturas médias de 25°C. As precipitações anuais estão entre 1.900 e 2.000 mm. A estação chuvosa começa em novembro e se estende até abril, a estação seca começa em junho e se estende até setembro. A vegetação é um grande maciço de floresta ombrófila densa e floresta semi-caducifólia. Foram coligidas 40 espécies de Odonata, destas 30 pertencentes a Zygoptera e 10 a Anisoptera.

Coleta de dados

Foram utilizados dois conjuntos de dados, um com dados das espécies amostradas em campo com coleta padronizada e outro com dados de ocorrência das espécies obtidos pelo levantamento em literatura e outros estudos realizados no bioma Amazônico. A necessidade de usar duas bases de dados está no fato de que todas as amostras do estudo foram realizadas em igarapés estreitos e inseridos dentro de floresta, por isso a maioria das espécies que são amostradas neste ambiente são as espécies pequenas e que de fato apresentariam maior probabilidade de sofrer o efeito de isolamento pelos grandes rios, deixando as espécies de áreas abertas, pouco representadas com essas metodologias. No entanto, ao usar o banco de dados de registro de espécies pode-se contemplar tanto espécies de floresta como espécies de áreas abertas.

Conjunto de dados das espécies amostradas

A metodologia de levantamento da comunidade de Odonata está baseada em um método de varredura com áreas fixas, já empregado em outros estudos com esse grupo (Ferreira-Peruquetti & De Marco 2002; Ferreira-Peruquetti & Fonseca-Gessner 2003; Juen & De Marco 2011). As amostragens consistiram na contagem visual do número de indivíduos adultos de cada espécie de Odonata, presente em 100 metros do corpo d'água de cada área, divididos em 20 segmentos de cinco metros. O tempo médio de permanência em cada ponto de amostragem foi de uma hora. Concomitantemente, mediu-se a temperatura do ar, em local sombreado, perto do corpo d'água. As coletas só foram realizadas quando havia sol e temperaturas acima de 19°C, pois alguns estudos mostram que abaixo dessa temperatura os odonatos diminuem sua atividade (De Marco & Resende 2002; May 1976; May 1991). Indivíduos de cada espécie observada foram coletados com rede entomológica para confirmação da identificação. Esses indivíduos foram acondicionados em envelopes de papel e mergulhados em acetona P.A., durante 12 horas para Zygoptera e 48 a 72 horas para Anisoptera, para sua conservação. Após a secagem, por evaporação, foram acondicionados em envelopes plásticos sobre papel cartão e depositados como material testemunho na coleção do Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese (LETS – Universidade Federal de Goiás). Para a identificação dos espécimes coletados foram utilizadas chaves sistemáticas (Belle 1988; Belle 1996; Borror 1945; Costa *et al.* 2002; Garrison 1990; Lencioni 2005; Lencioni 2006), e comparados com a coleção do LETS e em alguns casos enviados a especialista para confirmar da identificação.

Conjunto de dados das espécies registradas a partir do banco de dados

Os dados de ocorrência de Odonata são baseados em uma compilação recente de De Marco & Vianna (2005). Este banco de dados é composto por uma extensiva revisão de literatura, dados provenientes de outros grupos de pesquisadores no Brasil

(Ângelo Machado e Frederico Lencioni), informações diretas de museus (Museu Paraense Emilio Goeldi, Instituto de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal da Bahia e Universidade do Estado de Mato Grosso) e complementado com registros dos novos estudos realizados nas regiões descritas acima. No total esse banco inclui 4.371 registros sobre a distribuição de 419 espécies em áreas de interflúvio do Bioma Amazônico.

Através das coordenadas geográficas cada registro foi classificado em relação aos interflúvios. Os interflúvios correspondem aos centros de endemismo do bioma amazônico proposto por Silva et al. (2005) (Figura 1).

Pareamentos entre amostragens padronizadas em interflúvios contíguos

Foram realizados cinco conjuntos de pareamentos para testar a Teoria de Isolamento de Rios de Wallace: o primeiro pareamento entre os interflúvios Guiana e Tapajós (Guiana-Tapajós), abrangendo coletas dos dois lados do Rio Amazonas; o segundo entre os interflúvios Guiana e Xingu (Guiana-Xingu), com coletas dos dois lados do Rio Amazonas; o terceiro entre os Interflúvios Inambari e Rondônia (Inambari-Rondônia), com coletas dos dois lados do Rio Madeira; o quarto entre os interflúvios Tapajós e Xingu (Tapajós-Xingu), com coletas dos dois lados do Rio Xingu; o quinto com coletas dentro do interflúvio Tapajós na região superior mais próximo das nascentes e região inferior mais próximo da foz (Tapajós-montante-jusante).

A presença das espécies em apenas um dos interflúvios avaliados pelos pareamentos foi interpretado como um efeito de barreira exercido pelo rio, recebendo o valor 1 (um). Por outro lado, a presença da espécie nos dois lados do rio foi interpretada como se o rio não exercesse barreira, recebendo o valor 0 (zero). Levando em consideração os dados provenientes de todos os interflúvios amostrados, a presença da espécie em apenas um interflúvio foi interpretado como um efeito de barreira exercida pelo rio à dispersão da espécie, sendo codificado como 1 (um). Considerou-se a

presença das espécies em mais de um interflúvio como uma ausência de efeito de barreira pelos rios e foi codificado como 0 (zero).

Medidas morfométricas

Selecionou-se aleatoriamente espécimes de todas as espécies amostradas no estudo, para mensuração com paquímetro digital. Algumas espécies que não foram amostradas, mas que tinha a ocorrência registrada para a região amazônica e para os quais haviam exemplares depositados na coleção do LETS também foram medidas. Para aferir melhor a variabilidade entre indivíduos existente dentro de cada espécie, foram mensurados cinco indivíduos, com exceção de algumas espécies cuja abundância no estudo foi baixa. Todas as medidas foram feitas do lado esquerdo de cada indivíduo, através de cinco métricas: comprimento total, comprimento do abdômen, comprimento da asa, largura da asa, largura do tórax, e o peso usando uma balança de alta precisão.

Construção da Supertree

Utilizando o sítio “Web of Knowledge” (<http://isiknowledge.com>) foram realizadas buscas por artigos científicos que incluíssem filogenias de Odonata até a data limite de 30 de novembro de 2010. No campo “Subject Category” foram utilizadas as palavras “phylogen*” ou “systematic*”, combinadas com o nome Odonata, Anisoptera, Zygoptera e/ou das principais famílias da ordem. A busca foi limitada para o título, palavras-chave e resumos. Buscas adicionais foram feitas em literaturas especializadas como, por exemplo, na Revista Odonatologica e em trabalhos desenvolvidos pelo nosso grupo de pesquisa.

Foram encontrados 43 trabalhos que continham informações filogenéticas (Apêndice 1), não fazendo distinção das filogenias construídas com base em dados morfológicos, e moleculares. Em virtude das várias fontes de informações, decidiu-se compilar as filogenias em uma *supertree* composta. A *supertree* foi construída por meio da metodologia de representação em matriz com parcimônia (Baum & Ragan 2004). Este método compreende uma técnica indireta de compilar *supertree* na qual as árvores-fontes são codificadas em uma matriz e otimizadas pelo algoritmo de parcimônia (Bininda-Emonds *et al.* 2002). Na construção da matriz são codificados os táxons

terminais em relação aos nós informativos e não há necessidade das árvores-fonte compartilharem todos os terminais. Terminais descendentes de um mesmo nó são codificados com “1”, os outros terminais que formam a árvore analisada são codificados com “0”, as espécies que não são contempladas na árvore em questão são codificadas com “?” (Bininda-Emonds 2004).

Foram obtidas informações de 1.200 espécies e codificados 1.924 nós. Ao construir a *supertree* houve a formação de várias politomias, as quais em sua maioria refletiam as combinações encontradas em cada estudo, não formando grupos de espécies dentro dos mesmos gêneros ou agrupando indivíduos da mesma família. Segundo Bininda (informação pessoal) isso é muito comum, em estudos que abrangem muitas espécies e com pouca informação disponível sobre suas relações de parentesco, nessas condições a *supertree* não irá funcionar bem. Nestes casos, o mais adequado é construir uma *supertree* focando apenas nas espécies de interesse.

Desta forma, das 1.200 espécies citadas nas filogenias foram selecionadas apenas aquelas com registros de ocorrência para o Brasil, totalizando 174 espécies. As informações disponíveis para essas espécies foram reunidas em uma *supertree* composta, construída manualmente no programa Mesquite (Maddison & Maddison 2007). Para isso, dentre todas as filogenias encontradas foi selecionada a do Dumont *et al.* (2010) que continha o maior número de táxons possíveis e que contemplava o maior número de famílias existentes na ordem, deixando somente as espécies com ocorrência no Brasil. Subseqüentemente, foram adicionados os taxa que não estavam representados nessa filogenia, mas para os quais existia alguma informação de suas relações filogenéticas com espécies usadas nos outros 42 estudos. Nos casos em que as relações entre clados eram contraditórios daquelas encontradas em uma ou mais filogenias, o conflito de informação foi solucionado adotando as informações das filogenias que contemplavam os seguintes critérios: Filogenias com maior suporte entre os clados; Filogenias mais abrangentes, que continham maior número de táxons filogeneticamente mais próximos do táxon em questão; Filogenias mais recentes, sob a noção de que inferências convergem para a verdade com o tempo..

As espécies que foram amostradas no estudo ou registrada na literatura para a região Amazônica, cujo gênero possuía alguma espécie representada na *supertree* foram adicionadas, criando uma politomia para o gênero, assumindo-os como monofiléticos.

Ao final uma grande *supertree* foi construída contendo espécies amostradas registradas em literatura (Apêndice 2).

A distância filogenética entre as espécies foi avaliada usando a medida de distância patrística, criando uma matriz de distância filogenética. Após os cálculos, as espécies da *supertree* original e cuja incidência não havia sido amostrada ou registrada para a Amazônia foram excluídas da matriz. Todas as análises foram realizadas no programa Mesquite (Maddison & Maddison 2007).

Nosso objetivo não foi estabelecer a validade das filogenias, mas sim avaliar como as análises de padrões na evolução do tamanho do corpo e a distribuição das espécies na Bacia Amazônica podem ter sido afetadas pela estrutura filogenética. Para a padronização da nomenclatura taxonômica adotada no estudo com outros da área, seguiu-se Garrison *et al.* (2010).

Análise do sinal filogenético e filtros filogenéticos

Espécies ou outras unidades taxonômicas mais elevadas podem não representar observações independentes em análises estatísticas, como por exemplo, nas análises de regressão (Felsenstein 1985). Assim, diferentes formas de análises comparativas têm sido desenvolvidas de forma a considerar a falta de independência entre espécies decorrente de suas relações filogenéticas (autocorrelação filogenética) (Garland *et al.* 2005; Martins *et al.* 2002; Martins & Garland 1991). A presença de sinal filogenético ou inércia filogenética implica que pares de espécies são mais similares ecologicamente que o esperado pelo acaso, e essa falta de independência, entre espécies filogeneticamente próximas, gera vieses em análises ecológicas afetando a estimativa do erro Tipo I (Martins *et al.* 2002). Além disso, alguns estudos têm sugerido que incorporar a estrutura filogenética nas análises de dados permite um melhor entendimento dos processos ecológicos, comportamentais e fisiológicos envolvidos (Diniz-Filho 2001; Hansen & Martins 1996).

Para avaliar a existência de sinal filogenético (inércia filogenética) nas variáveis morfométricas e na distribuição das espécies, foi usada a análise de regressão por autovetores filogenéticos (Phylogenetic Eigenvector Regression, PVR) (Diniz-Filho *et al.* 1998; Diniz-Filho 2000). Ela não possui pressupostos de como se deram os processos evolutivos das características de interesse das espécies estudadas, e parece

apresentar resultados consistentes mesmo quando há erros nas filogenias (Diniz-Filho & Nabout 2009). Nesse método a idéia básica é calcular uma matriz de distâncias filogenéticas entre as espécies, com base em filogenia pré-estabelecida, e subseqüentemente, usar Análise de Coordenadas Principais, que extrai os autovalores e autovetores dessa matriz. Isso transforma a representação das relações entre as espécies da *supertree*, em um conjunto de vetores ortogonais, que podem ser utilizados como variáveis preditoras em uma regressão múltipla, na qual o caráter de interesse são as medidas morfométricas e a distribuição das espécies. Os valores do coeficiente de determinação (R^2) são uma estimativa do sinal filogenético, enquanto os resíduos dos modelos ajustados podem ser utilizados para os testes de hipóteses, pois representam as variações dos dados que são independentes da estrutura filogenética. O número de autovetores usados na regressão múltipla foi determinado com base no critério de parada de *Broken Stick* (Legendre & Legendre 1998).

O sinal filogenético foi avaliado para o conjunto de dados (espécies amostradas e registradas em literatura), com as Análises de Coordenadas Principais realizadas no programa R usando os pacotes *labdsv* e *vegan* (R Development Core Team, 2009).

Análise estatística

Para avaliar se existe endemismo na distribuição das espécies pelo número de interflúvios que elas ocorrem foi realizada regressão linear (Zar 2010). O número de interflúvio foi considerado como variável independente e o número de espécies encontrado em cada interflúvio como variável dependente. A análise foi realizada usando tanto o banco de dados das espécies amostradas como os dados das espécies registradas em literatura.

Para avaliar se a distribuição das espécies pelos interflúvios depende do tamanho corporal foi usado uma regressão múltipla (Zar 2010) usando como variável dependente o número de interflúvios que as espécies ocorrem, correlacionados com as variáveis morfométricas, ou caso fosse detectado a inércia filogenética, com os resíduos dos modelos ajustados da regressão múltipla. A análise foi realizada para o banco de dados das espécies amostradas e para as espécies registradas.

Para testar o efeito do tamanho corporal sobre a dispersão das espécies pelos interflúvios foi usada regressão logística. Quando a espécie ocorria em apenas um

interflúvio foi considerada a existência de barreira codificando como 1 (um), nos casos onde a espécie ocorria nos dois interflúvios (nos testes por pareamentos) ou mais interflúvios (dados dos registros das espécies), foi considerado a ausência de barreira, codificando como 0 (zero). Os dados de presença ou ausência do efeito de barreira foram correlacionados com as variáveis morfométricas, ou caso fosse detectada a inércia filogenética, com os resíduos dos modelos ajustados da regressão múltipla.

Para testar se a distribuição das espécies dentro do mesmo gênero pode ser explicada pela separação dos rios foi utilizado um teste de aleatorização, usando os conjuntos de pareamentos. Para cada pareamento foi construído uma tabela com três colunas, na primeira foi colocada o nome das espécies que ocorriam nesses interflúvios, na segunda e na terceira coluna correspondiam a uma área de interflúvio contendo a abundância da espécie em cada área. O número de substituições de espécies dentro do mesmo gênero foi contabilizado e posteriormente, a coluna de ocorrência de um dos interflúvios foi aleatorizada entre os gêneros. Os padrões observados foram simulados 10.000 vezes, calculando o intervalo de confiança não paramétrico da ocorrência aleatorizada. Valores observados acima ou abaixo dos intervalos estimados revelam um apoio à hipótese de isolamento pelos rios.

O padrão de distribuição das espécies pelos interflúvios também foi testado por aleatorização. Esse procedimento visa controlar a existência de espécies endêmicas por interflúvios apenas devido ao seu baixo número de registros. Foi criada uma tabela com duas colunas, a primeira continha o nome da espécie e na segunda o nome do interflúvio que ela ocorria, cada linha correspondia a um registro de ocorrência da espécie. Para cada espécie foi contado o número de interflúvios que ela ocorria, posteriormente, a coluna das espécies foi mantida fixa e a coluna com os interflúvios foi aleatorizado 10.000 vezes, calculando o intervalo de confiança não paramétrico dos valores estimados pela aleatorização. Caso os valores observados fiquem acima ou abaixo dos intervalos estimados, corroboraria a hipótese de isolamento pelos rios.

RESULTADOS

Padrões gerais de distribuição

Das 14 famílias com ocorrência anotadas para o Brasil, 11 foram amostradas, enquanto o banco de registros da literatura conteve 12 famílias. Nas coletas realizadas foram amostradas 190 espécies; no entanto, devido à falta de informações sobre relacionamento filogenético algumas não foram usadas no estudo, restando 141 espécies (Apêndice 3). Situação similar foi encontrada para as espécies registradas em literatura: foi obtido registro de 419 espécies distribuídas pelos oito interflúvios; no entanto, somente 254 espécies foram estudadas (Apêndice 4).

Considerando apenas os cinco interflúvios amostrados (Guiana, Inambari, Rondônia, Tapajós e Xingu), o interflúvio que teve maior número de espécies amostradas foi Tapajós com 84, seguido por Inambari com 68, Caxiuanã com 39, Rondônia com 38 e Guiana com 18. Já para as espécies registradas (considerando todos os interflúvios) Tapajós também foi o mais rico com 149, seguidos por Rondônia com 140, Guiana com 135, Inambari com 116, Xingu com 74, Belém com 72, Napo com 22 e Imeri com 20 espécies.

Das 141 espécies amostradas, 81 apresentaram distribuição restrita a apenas um interflúvio, 34 a dois interflúvios, 19 a três, quatro espécies a quatro e duas espécies a cinco interflúvios. Anisoptera apresentou maior porcentagem de restrição com 72,2% de suas espécies ocorrendo em apenas um interflúvio, para Zygoptera a porcentagem foi de 49,4% (Tabela 1). Já para as espécies registradas na literatura, 77 ocorreram em apenas um interflúvio, 56 em dois interflúvios, 47 em três, 26 em quatro, 14 em cinco, 16 em seis, 16 em sete e duas espécies em dois interflúvios. A subordem Zygoptera apresentou maior número de espécies restritas a poucos interflúvios, enquanto Anisoptera teve espécies com ocorrências em maior número de interflúvios (Tabela 1).

Para as espécies amostradas, considerando os pareamentos, Guiana-Tapajós juntos tiveram 91 espécies, destas 14 ocorreram somente em Guiana, 72 em Tapajós e cinco ocorreram nos dois interflúvios. Houve substituição de espécies dentro dos gêneros *Argia*, *Erythemis*, *Hetaerina*, *Heteragrion*, *Mecistogaster* e *Psaironeura*. O

pareamento Guiana-Xingu juntos tiveram 52 espécies, destas, 12 ocorreram somente em Guiana, 33 em Xingu e sete nos dois interflúvios. Houve substituição de espécies dentro de *Argia*, *Hetaerina* e *Psaironeura*. No pareamento Rondônia-Inambari foram coligidas 82 espécies, destas, 13 ocorrem apenas em Rondônia, 42 em Inambari e 27 nos dois interflúvios. Houve substituição de espécies dentro de *Acanthagrion*, *Epipleoneura*, *Erythrodiplax*, *Hetaerina*, *Heteragrion* e *Neoneura*. O pareamento Tapajós-Xingu juntos tiveram 97 espécies, destas, 57 ocorreram somente em Tapajós, 20 no Xingu e 20 nos dois interflúvios. Houve substituição de espécies dentro de *Acanthagrion*, *Argia*, *Diastatops*, *Epipleoneura*, *Heteragrion*, *Micrathyria*, *Mnesarete* e *Oligoclada*.

Tabela 1 - Distribuição de todas as espécies de Odonata e das subordens Anisoptera e Zygoptera amostradas e/ou registradas a partir da literatura por interflúvios Amazônicos. (spp.- espécies; Aniso- espécies de Anisoptera, Zygo- espécies de Zygoptera). Entre parênteses estão representadas as contribuições em porcentagens.

| N°interflúvios | Espécies amostradas | | | Espécies registradas | | |
|----------------|---------------------|-----------|-----------|----------------------|-----------|-----------|
| | Todas spp | Aniso | Zygo | Todas spp | Aniso | Zygo |
| 1 | 82 (58,2) | 39 (72,2) | 43 (49,4) | 77 (30,3) | 35 (26,3) | 42 (34,7) |
| 2 | 34 (24,1) | 9 (16,7) | 25 (28,7) | 56 (22,0) | 27 (20,3) | 29 (24,0) |
| 3 | 19 (13,5) | 4 (7,4) | 15 (17,2) | 47 (18,5) | 24 (18,0) | 23 (19,0) |
| 4 | 4 (2,8) | 1 (1,8) | 3 (3,4) | 26 (10,2) | 14 (10,5) | 12 (9,9) |
| 5 | 2 (1,4) | 1 (1,8) | 1 (1,1) | 14 (5,5) | 6 (4,5) | 8 (6,6) |
| 6 | | | | 16 (6,3) | 10 (7,5) | 6 (5,0) |
| 7 | | | | 16 (6,3) | 15 (11,3) | 1 (0,8) |
| 8 | | | | 2 (0,8) | 2 (1,5) | 0 |
| Total | 141 | 54 | 87 | 254 | 133 | 121 |

Autocorrelação filogenética

Variáveis morfológicas

Para as espécies amostradas, a Análise de Coordenadas Principais (PCoA) realizada com a matriz de distância filogenética da *supertree* gerou 141 eixos, dos quais os quatro primeiros foram selecionados pelo critério de *Broken Stick*, com explicação

acumulada de 85,4% da variação dos dados (Tabela 2). Os autovetores dos quatro primeiros eixos da PCoA foram então utilizados em regressões múltiplas com as variáveis morfométricas. Para as seis variáveis morfométricas analisadas os autovetores possuem efeitos estatisticamente significativos, indicando a presença de sinal filogenético. Analisando os valores de R^2 (Tabela 3), houve um maior efeito sobre a largura da asa e largura do tórax, um efeito intermediário com o peso e um menor efeito com comprimento do abdômen, comprimento da asa e comprimento total (Tabela 3). Como foi identificado o efeito de inércia filogenética nas variáveis morfométricas, todos os demais testes envolvendo essas métricas foram realizados utilizando os resíduos destas variáveis resultantes da regressão múltipla da PVR.

Tabela 2 – Autovalores, porcentagem de explicação por eixo e valores de *Broken stick* estimados para os eixos de distâncias filogenéticas usados no estudo.

| Eixos | Espécies amostradas | | | Espécies banco de dados | | |
|-------|---------------------|------------|---------------------|-------------------------|------------|---------------------|
| | Autovalor | Explicação | <i>Broken stick</i> | Autovalor | Explicação | <i>Broken stick</i> |
| 1° | 13275,8 | 61,6 | 845,8 | 25513,0 | 62,0 | 991,0 |
| 2° | 2538,9 | 11,8 | 692,8 | 4135,2 | 10,0 | 829,0 |
| 3° | 1772,3 | 8,2 | 616,3 | 2885,6 | 7,0 | 748,0 |
| 4° | 831,2 | 3,8 | 565,4 | 1849,9 | 4,5 | 694,0 |
| 5° | 410,7 | 1,9 | 527,1 | 1301,3 | 3,2 | 653,5 |
| 6° | 331,2 | 1,5 | 496,5 | 673,9 | 1,6 | 621,1 |

Para as espécies registradas em literatura, a Análise de Coordenadas Principais (PCoA) realizada com a matriz de distância filogenética da *supertree* gerou 254 eixos, dos quais os seis primeiros foram selecionados pelo critério de *Broken Stick*, cuja explicação acumulada foi de 88,35% da variação dos dados (Tabela 2). Usando os autovetores dos seis primeiros eixos da PCoA em regressões múltiplas com as variáveis morfométricas, apenas o comprimento do abdômen não mostrou efeitos estatisticamente significativos. Houve uma maior inércia filogenética sobre a largura da asa, já para peso, largura do tórax, comprimento da asa e comprimento total, houve um efeito

intermediário (Tabela 3). Assim, também se utilizou dos resíduos com excessão para o comprimento do abdômen, em que foram utilizados os dados originais da métrica.

Tabela 3 – Valores de autocorrelação filogenética representadas pelo coeficiente de determinação (R^2) das regressões múltiplas realizadas entre autovetores da análise de PVR com as variáveis morfométricas das espécies amostradas e para as espécies registradas em literatura.

| Variáveis morfométrica | Espécies amostradas | | Espécies registradas | |
|------------------------|---------------------|--------|----------------------|--------|
| | R^2 | P | R^2 | P |
| Comprimento total | 0,199 | <0,001 | 0,371 | <0,001 |
| Comprimento da asa | 0,211 | <0,001 | 0,459 | <0,001 |
| Largura da asa | 0,690 | <0,001 | 0,633 | <0,001 |
| Comprimento do abdômen | 0,220 | <0,001 | 0,009 | 0,906 |
| Largura do tórax | 0,554 | <0,001 | 0,460 | <0,001 |
| Peso | 0,443 | <0,001 | 0,484 | <0,001 |

Distribuição das espécies

Para avaliar se existe sinal filogenético na distribuição (número de interflúvio que a espécie ocorre) das espécies foram usados os mesmos autovetores gerados para o teste com as variáveis morfológicas. Não houve presença de sinal filogenético na distribuição das espécies de Odonata ou das subordens, seja utilizando os dados das espécies amostradas ou das espécies registradas em literatura (Tabela 4). Como as distâncias filogenéticas não afetaram a distribuição das espécies, para os demais testes usou-se dados da própria variável.

Tabela 4 – Coeficiente de correlação (R^2) das regressões múltiplas realizadas entre os eixos (autovetores) das distâncias filogenéticas com o número de interflúvios que as espécies ocorreram, para as espécies amostradas e para as espécies registradas em literatura. (A. vetores- autovetores; Total- relação encontrada considerando todos os eixos juntos).

| | Espécies amostradas | | | | | | Espécies registradas | | | | | |
|-----------|---------------------|-------|------------|-------|-----------|-------|----------------------|-------|------------|-------|-----------|-------|
| | Odonata | | Anisoptera | | Zygoptera | | Odonata | | Anisoptera | | Zygoptera | |
| | R^2 | P | R^2 | p | R^2 | P | R^2 | p | R^2 | p | R^2 | p |
| A.vetores | 0,078 | 0,249 | 0,019 | 0,614 | 0,072 | 0,182 | 0,026 | 0,354 | 0,100 | 0,085 | 0,022 | 0,764 |

Teste das hipóteses sobre distribuição e isolamento por rios

O efeito das variáveis morfológicas sobre a distribuição das espécies foi avaliado tanto para os conjuntos de pareamentos, quanto para todo os interflúvios. Não foram encontrados efeitos significativos para as espécies amostradas, seja quando a análise foi feita para todas as espécies, ou quando separadas em Anisoptera e Zygoptera (Tabela 6). O mesmo resultado foi evidenciado ao usar o conjunto de dados das espécies registradas em literatura (Tabela 5).

Tabela 5 – Resultados das regressões logísticas realizadas entre a barreira de rio geral (quando a espécie ocorria em apenas um interflúvio), classificados para todas as espécies e para as duas subordens Anisoptera e Zygoptera.

| Medidas morfométricas | Todas as espécies | | Anisoptera | | Zygoptera | |
|------------------------|-------------------|---------|------------|---------|-----------|---------|
| | χ^2 | P | χ^2 | P | χ^2 | P |
| Comprimento total | 1,539 | (0,215) | 0,066 | (0,797) | 2,743 | (0,098) |
| Comprimento da asa | 1,166 | (0,280) | 0,001 | (0,998) | 1,922 | (0,166) |
| Largura da asa | 1,723 | (0,189) | 0,685 | (0,408) | 1,280 | (0,258) |
| Comprimento do abdômen | 0,672 | (0,412) | 0,202 | (0,605) | 3,247 | (0,071) |
| Largura do tórax | 0,794 | (0,373) | 1,903 | (0,168) | 2,142 | (0,143) |
| Peso | 2,570 | (0,109) | 0,354 | (0,552) | 0,029 | (0,865) |

Tabela 6 – Resultados das regressões logísticas realizadas entre os pareamentos para a ordem Odonata e para Anisoptera e Zygoptera usando os dados das espécies amostradas. (Tapajós_mon_jus- Tapajós_montante_jusante; C- comprimento; L- largura).

| V. Morfométrica | Guiana-Tapajós | | Guiana-Xingu | | Inambari-Rondônia | | Tapajós-Xingu | | Tapajós_mon_jus | | Rios_padronizada | |
|-----------------------|----------------|---------|--------------|---------|-------------------|---------|---------------|---------|-----------------|---------|------------------|---------|
| Todas espécies | χ^2 | p | χ^2 | p | χ^2 | p | χ^2 | p | χ^2 | p | χ^2 | p |
| C. total | 0,820 | (0,365) | 0,522 | (0,470) | 0,336 | (0,562) | 0,037 | (0,847) | 0,536 | (0,464) | 1,484 | (0,223) |
| C. da asa | 0,598 | (0,439) | 0,165 | (0,684) | 0,025 | (0,874) | 0,034 | (0,855) | 0,475 | (0,490) | 0,962 | (0,327) |
| L. da asa | 2,201 | (0,138) | - | | 1,050 | (0,305) | 0,205 | (0,650) | 2,930 | (0,087) | 0,108 | (0,742) |
| C. do abdômen | 0,795 | (0,372) | 0,586 | (0,444) | 0,460 | (0,497) | 0,025 | (0,875) | 0,576 | (0,449) | 1,589 | (0,207) |
| L. do tórax | 0,922 | (0,337) | 0,480 | (0,826) | 1,621 | (0,203) | 0,010 | (0,921) | 1,979 | (0,160) | 0,151 | (0,697) |
| Peso | 0,465 | (0,495) | 0,098 | (0,754) | 1,626 | (0,202) | 0,013 | (0,909) | 0,846 | (0,358) | 0,003 | (0,953) |
| Anisoptera | | | | | | | | | | | | |
| Ordem | 0,130 | (0,718) | 0,880 | (0,767) | 2,635 | (0,105) | 0,416 | (0,519) | 1,369 | (0,242) | 0,358 | (0,549) |
| C. total | 0,508 | (0,476) | 0,748 | (0,387) | 2,833 | (0,092) | 0,708 | (0,400) | 0,697 | (0,404) | 0,476 | (0,490) |
| C. da asa | - | | - | | 3,249 | (0,071) | - | | 1,508 | (0,219) | 0,924 | (0,336) |
| L. da asa | 0,009 | (0,977) | 0,005 | (0,946) | 2,992 | (0,084) | 0,231 | (0,631) | 1,232 | (0,267) | 0,286 | (0,593) |
| C. do abdômen | 0,972 | (0,324) | 0,190 | (0,662) | - | | 1,662 | (0,197) | 0,175 | (0,675) | 0,281 | (0,596) |
| L. do tórax | 0,227 | (0,633) | 0,001 | (0,985) | 3,807 | (0,510) | 1,124 | (0,290) | 0,418 | (0,518) | 0,772 | (0,379) |
| Zygoptera | | | | | | | | | | | | |
| Ordem | 0,641 | (0,423) | 0,472 | (0,492) | 1,130 | (0,288) | 0,295 | (0,587) | 0,014 | (0,906) | 2,064 | (0,151) |
| C. total | 0,262 | (0,608) | 0,234 | (0,628) | 0,653 | (0,419) | 0,127 | (0,721) | 0,005 | (0,941) | 2,104 | (0,147) |
| C. da asa | 0,340 | (0,560) | 2,594 | (0,107) | 0,038 | (0,845) | 0,382 | (0,536) | 0,068 | (0,793) | 0,292 | (0,589) |
| L. da asa | 0,917 | (0,338) | 0,474 | (0,491) | 1,258 | (0,262) | 0,409 | (0,523) | 0,019 | (0,888) | 1,913 | (0,167) |
| C. do abdômen | 0,260 | (0,610) | 0,061 | (0,804) | 0,018 | (0,892) | 0,466 | (0,495) | 0,029 | (0,864) | 1,514 | (0,218) |
| L. do tórax | 0,398 | (0,528) | 0,019 | (0,889) | 0,015 | (0,901) | 0,145 | (0,904) | 0,005 | (0,982) | 2,462 | (0,117) |

Substituição de espécies dentro do mesmo gênero

Para as espécies amostradas foi avaliado se o número de substituições de espécies dentro do mesmo gênero pode ser explicado pelo efeito de rios. As substituições de espécies observadas considerando todas as espécies podem ser explicadas simplesmente pelo acaso, uma vez, que os valores de substituição observados ficaram dentro dos percentis inferiores e superiores estimados, mostrando que os rios não estão exercendo um efeito de barreira. Resultado similar foi obtido quando as análises foram realizadas para Anisoptera e Zygoptera (Tabela 7).

Tabela 7 - Resultado das aleatorizações para as espécies amostradas, testando o padrão de substituição das espécies dentro dos mesmos gêneros por pareamentos, para todas as espécies e separado para as duas subordens Anisoptera e Zygoptera. (V.O.- valor observado; P.I.- percentil inferior; P.S.- percentil superior).

| Pareamentos | | Todas espécies | | | Anisoptera | | | Zygoptera | | |
|-------------------|---------|----------------|------|------|------------|------|------|-----------|------|------|
| | | V. O. | P.I. | P.S. | V. O. | P.I. | P.S. | V. O. | P.I. | P.S. |
| Guiana_Tapajós | Gêneros | 16 | 9 | 18 | 4 | 1 | 5 | 12 | 5 | 12 |
| Inambari_Rondônia | Gêneros | 13 | 3 | 20 | 7 | 1 | 7 | 6 | 2 | 13 |
| Guiana_Xingu | Gêneros | 8 | 3 | 12 | 1 | 1 | 1 | 7 | 3 | 8 |
| Tapajos_Xingu | Gêneros | 16 | 4 | 22 | 5 | 4 | 9 | 11 | 2 | 13 |

O mesmo resultado foi encontrado quando as análises foram realizadas para as espécies registradas, considerando todas as espécies, bem como, quando foram separadas por subordens (Tabela 8).

Esses resultados mostram que o rio não está exercendo um efeito de barreira a dispersão das espécies, uma vez que o padrão de substituição das espécies está acontecendo de maneira aleatória. Não corroborando as hipóteses do trabalho, que haveria efeito e que este seria mais evidente para Zygoptera.

Tabela 8 - Resultado das aleatorizações para as espécies registradas testando o padrão de substituição das espécies dentro dos mesmos gêneros por pareamentos, para todas as espécies e separado para as duas subordens Anisoptera e Zygoptera. (V.O.- valor observado; P.I.- percentil inferior; P.S.- percentil superior).

| Pareamentos | | Todas espécies | | | Anisoptera | | | Zygoptera | | |
|-------------------|---------|----------------|------|------|------------|------|------|-----------|------|------|
| | | V. O. | P.I. | P.S. | V. O. | P.I. | P.S. | V. O. | P.I. | P.S. |
| Guiana_Tapajós | Gêneros | 50 | 14 | 58 | 28 | 4 | 32 | 22 | 8 | 25 |
| Inambari_Rondônia | Gêneros | 37 | 12 | 43 | 22 | 6 | 22 | 15 | 6 | 21 |
| Guiana_Xingu | Gêneros | 39 | 15 | 41 | 27 | 8 | 27 | 12 | 7 | 21 |
| Tapajos_Xingu | Gêneros | 32 | 16 | 37 | 22 | 6 | 22 | 10 | 7 | 15 |

Distribuição das espécies por interflúvios

Para as espécies amostradas foi avaliado se existe um padrão para a distribuição das espécies por interflúvio. Para todas as espécies, existe um padrão de distribuição de endemismo (Tabela 9), pois os valores observados para um e dois interflúvios ficaram acima do intervalo estimado pelo percentil superior, para três interflúvios a diferença não foi significativa, mas para quatro e cinco interflúvios os valores observados foram estatisticamente diferentes ficando abaixo dos intervalos estimados. Para Anisoptera as diferenças foram apenas para um interflúvio (acima do estimado), os demais ficaram entre os intervalos estimados. Em Zygoptera o padrão observado foi igual ao encontrado para a ordem Odonata (Tabela 9).

Tabela 9 - Resultados das aleatorizações para as espécies amostradas testando o padrão de distribuição das espécies por interflúvio, para todas as espécies e separado por subordens Anisoptera e Zygoptera. (V.O.- valor observado; P.I.- percentil inferior; P.S.- percentil superior).

| N. Interflúvios | Todas espécies | | | Anisoptera | | | Zygoptera | | |
|-----------------|----------------|------|------|------------|------|------|-----------|------|------|
| | V. O. | P.I. | P.S. | V. O. | P.I. | P.S. | V. O. | P.I. | P.S. |
| Um | 90 | 67 | 76 | 43 | 33 | 40 | 47 | 33 | 39 |
| Dois | 36 | 22 | 34 | 10 | 10 | 18 | 26 | 10 | 20 |
| Três | 19 | 12 | 26 | 4 | 2 | 9 | 15 | 8 | 19 |
| Quatro | 4 | 12 | 24 | 1 | 1 | 5 | 3 | 10 | 21 |
| Cinco | 2 | 10 | 20 | 1 | 0 | 2 | 1 | 8 | 17 |

Para as espécies registradas considerando todas as espécies, a distribuição das espécies pelos interflúvios não pode ser explicada pelo acaso, pois os valores observados para um, dois e três interflúvios ficaram acima do intervalo estimado pelo percentil superior, e para um número maior de interflúvios ficaram abaixo dos intervalos estimados (Tabela 10). Para Anisoptera, as espécies com distribuição em um, dois e três interflúvios ficou acima do estimado, e para cinco e oito interflúvios ficaram abaixo dos intervalos estimados, para espécies com ocorrência em quatro, seis e sete interflúvios, os valores observados estimados ficaram entre os intervalos estimados (Tabela 10). Em Zygoptera, as espécies com distribuição em um e dois interflúvios ficaram acima do estimado e para quatro, cinco, seis e sete interflúvios ficaram abaixo dos intervalos estimados, para espécies com ocorrência em três interflúvios, os valores observados ficaram entre os intervalos estimados, desta forma o acaso pode explicar o padrão encontrado (Tabela 10).

Tabela 10 - Resultados das aleatorizações para as espécies registradas testando o padrão de distribuição das espécies por interflúvio, classificados para todas as espécies e para as duas subordens Anisoptera e Zygoptera. (V.O.- valor observado; P.I- percentil inferior; P.S.- percentil superior).

| N. de interflúvios | Todas espécies | | | Anisoptera | | | Zygoptera | | |
|--------------------|----------------|------|------|------------|------|------|-----------|------|------|
| | V. O. | P.I. | P.S. | V. O. | P.I. | P.S. | V. O. | P.I. | P.S. |
| Um | 191 | 127 | 140 | 94 | 69 | 77 | 97 | 57 | 66 |
| Dois | 83 | 48 | 67 | 45 | 24 | 38 | 38 | 21 | 35 |
| Três | 65 | 39 | 59 | 34 | 17 | 30 | 31 | 19 | 35 |
| Quatro | 29 | 32 | 52 | 17 | 13 | 27 | 12 | 18 | 33 |
| Cinco | 16 | 28 | 49 | 6 | 11 | 24 | 10 | 17 | 32 |
| Seis | 17 | 29 | 49 | 11 | 11 | 25 | 6 | 15 | 29 |
| Sete | 16 | 22 | 41 | 15 | 11 | 25 | 1 | 5 | 14 |
| Oito | 2 | 21 | 33 | 2 | 16 | 25 | 0 | 0 | 4 |

Os resultados mostram que a distribuição das espécies pelos interflúvios não pode ser explicada simplesmente pelo acaso, existindo um padrão de endemismo, no entanto, esse padrão não pode ser explicado pelo efeito de rios, conforme foi demonstrado nas análises de substituição das espécies dentro dos gêneros.

A distribuição das espécies pelos interflúvios não pode ser explicada pelas variáveis morfológicas, pois as relações observadas entre o número de interflúvios que a espécie ocorre com suas características morfológicas podem ser explicadas somente pelo acaso, tanto para as espécies amostradas como para as espécies registradas (Tabela 11). O resultado foi similar tanto para a análise com todas as espécies, como quando houve a separação por subordens (Tabela 11).

Tabela 11 – Coeficiente de correlação das regressões múltiplas realizadas entre as variáveis morfológicas (resíduos da PVR) com o número de interflúvios que as espécies ocorreram, para as espécies amostradas e para as espécies registradas em literatura. (spp- todas as espécies; C- comprimento; L- largura; Morfo- variável morfométricas; Total- relação encontrada considerando todos os eixos juntos).

| | Espécies amostradas | | | | | | Espécies registradas | | | | | |
|-------|---------------------|-------|----------------|-------|----------------|-------|----------------------|-------|----------------|-------|----------------|-------|
| | Todas spp | | Anisoptera | | Zygoptera | | Todas spp | | Anisoptera | | Zygoptera | |
| | R ² | P | R ² | p | R ² | P | R ² | p | R ² | p | R ² | p |
| Morfo | 0,030 | 0,654 | 0,085 | 0,626 | 0,062 | 0,513 | 0,039 | 0,174 | 0,064 | 0,282 | 0,100 | 0,081 |

DISCUSSÃO

Padrões biogeográficos

A delimitação de áreas ou centros de endemismo é uma das mais importantes etapas de uma análise biogeográfica, permitindo reconhecer as unidades básicas da estrutura histórica na qual as biotas evoluíram (Cracraft 1988). O grupo Odonata apresentou uma porcentagem de espécies endêmicas por interflúvio muito alta, tendo espécies endêmicas em todos os centros de endemismo proposto por Silva *et al.* (2005). As taxas de endemismo encontradas para Zygoptera foram maiores do que as de Anisoptera. Altas taxas de endemismo podem ser encontradas em Odonata (Kalkman *et al.* 2008), pois as distribuições de muitas de suas espécies podem ser afetadas tanto por processos históricos (geológicos) como ecológicos, embora a composição, considerando famílias ou gêneros, é determinada predominantemente pelo primeiro fator. No entanto, esses organismos têm uma grande especificidade de habitat, e por isso a especiação e a distribuição das espécies podem ter sido promovidas em virtude da distribuição das condições ambientais para esses organismos (Kalkman *et al.* 2008), bem como, devido a fatores climatológicos (Dijkstra & Clausnitzer 2006). A seleção de habitat é fortemente dependente de características estruturais do ambiente, como por exemplo, estrutura vegetacional e quantidade de luz que entra no sistema (sombreamento) (Dijkstra & Clausnitzer 2006). Por isso, o alto padrão de endemismo encontrado neste estudo pode ser em virtude das exigências ecofisiológicas de cada espécie.

Traços bionômicas (tamanho corporal, capacidade de dispersão e termorregulação) são muito associadas ao sucesso de cada espécie em se estabelecer em um determinado ambiente. Indivíduos maiores tendem a apresentar mecanismos homeostáticos mais eficientes e maior mobilidade, e por isto, eles tendem a tolerar condições ambientais mais diversificadas, em consequência disso, possuem maiores distribuições geográficas (*range*) (Hughes *et al.* 2000; Tscharnke *et al.* 2002). As espécies de menor tamanho corporal devem ser mais sensíveis às variações ambientais por restrições ecofisiológicas (Corbet 1999; Corbet & May 2008) ou, por uma maior especialização de habitat (Batista & De Marco, não publicado). Assim, por apresentar maior exigência ecofisiológica, os representantes da sub-ordem Zygoptera teriam sua distribuição mais restrita, pois condições ambientais diferentes daquela suportada por sua amplitude de nicho representaria uma barreira natural para a sua colonização, e a

dificuldade na dispersão e imigração seriam fatores estruturantes preponderantes da distribuição dessas espécies. Além disso, por apresentar menor tamanho corporal, elas teriam maiores restrições para se dispersar apresentando maiores índices de endemismo. Já Anisoptera por serem menos especialistas de habitat, não teriam muitas restrições ambientais e por isso os índices de endemismo seriam menores do que os encontrados para Zygoptera.

Não foi encontrada relação entre a distribuição das espécies com o tamanho corporal. As variáveis morfométricas usadas no estudo como substitutos para a capacidade de dispersão são plausíveis de estarem corretas (den Boer 1970; Harrison 1980; Malmqvist 2000; McLachlan 1985; Mech & Zollner 2002; Rundle *et al.* 2007). No entanto, existe uma grande variação no tamanho corporal dentro das subordens que pode ter causado ruído nas análises. Como um exemplo, a família Pseudostigmatidae, que apesar de pertencerem a subordem Zygoptera, é constituída por espécies grandes, mas, tendo fraca capacidade de dispersão, com muitas espécies possuindo uma distribuição muito restrita (Fincke 2006). Essas espécies têm baixa resistência de voo, sendo totalmente restritas a áreas de florestas densas, raramente dispersando sobre áreas abertas, já que seu vôo é extremamente afetado pelos ventos (Fincke 2006)

Rio como barreira

A hipótese de biogeografia de vicariância (Platnick & Nelson 1978) postula que a formação de novas espécies está relacionada à formação de barreiras geográficas, que separam e isolam reprodutivamente populações antes amplamente conectadas. Essas populações alopátricas passam a sofrer adaptações e com o tempo, formam espécies diferentes completando o processo de especiação. Wallace (1852), usou esses mecanismos de isolamento para formular a Teoria de Isolamento por Rios. Segundo suas predições, populações ancestrais amplamente dispersas e relativamente uniformes, foram divididas em subpopulações após a formação do sistema fluvial amazônico tal como é conhecido hoje, evento que data aproximadamente do fim do período Terciário (Haffer 2001). As subpopulações isoladas geograficamente por um longo período de tempo deram origem a subespécies ou espécies diferentes que atualmente estão restritas a margens opostas dos rios. Alguns estudos têm encontrado padrões recorrentes na distribuição das espécies e um dos padrões melhor conhecido é a influência do sistema

hidrográfico. Porém o papel dos grandes rios amazônicos nos processos de diversificação da fauna continua a ser um tema controverso.

Haffer em seus estudos, descreve vários motivos pelos quais os rios não seriam agentes eficazes de vicariância: 1) os rios e florestas se desenvolveram juntos como um processo inter-relacionado ao invés de separadamente; 2) os rios eram mais estreitos durante os períodos secos de glaciação; 3) a distribuição de muitas espécies não é delimitada por rios; 4) a zona de contato entre táxons irmãos muitas vezes não coincidem com os rios; 5) muitas espécies cuja distribuição são delimitadas pelo rio não têm um substituto taxonômico na margem oposta; 6) meandros sinuosos dos rios muitas vezes sofrem a migração lateral do canal do rio, passando grande porção de barranco, juntamente com a vegetação inserida nesses pedaços de terra de uma margem para o lado oposto, transportando suas faunas para a outra margem; 7) muitas espécies contornam grandes rios ou hibridam com táxon irmão mais a montante. Ele questiona a eficácia até mesmo de grandes rios em isolar geneticamente as populações, sugerindo que, inicialmente os efeitos de barreiras do rio podem ser restritos a variações no nível de subespécies (Haffer 1969) argumentando que em muitos casos, a competição interespecífica é quem determina a distribuição das espécies ao invés da incapacidade de atravessar o rio, e que essas fronteiras muitas vezes coincidem com os rios na Amazônia (Simpson & Haffer 1978). Por outro lado, admite que alguns pássaros e vertebrados podem ter se originado na Amazônia central através do isolamento geográfico de populações, somente pelos isolamentos produzidos por rios (Haffer 1997a; Haffer 1997b).

Neste estudo, o padrão de substituição entre os interflúvios não apoia a hipótese de isolamento e pode ser explicado simplesmente pelo acaso. Adicionalmente, a variação morfológica das espécies e as restrições filogenéticas também não afetaram a distribuição das espécies. Mas, apesar da falta de efeito do rio, houve um alto grau de endemismo na distribuição das espécies, com pelo menos um terço das espécies ocorrendo em apenas um interflúvio.

Uma primeira explicação para esses padrões seria que as diferenças encontradas nas distribuições das espécies podem ser resultado da especificidade de cada espécie por um tipo determinado de ambiente, antes mesmo de haver a separação

das áreas pelos rios (antes da inversão do sentido de drenagem da Bacia Amazônica) que aconteceu por volta de 10 milhões de anos atrás (Hoorn & Vohof 2006; Wesselingh *et al.* 2001). Como a região era conectada, a dispersão era facilitada e a distribuição dos organismos pode ser explicada por adaptação e seleção de habitat ocorrida no passado. Assim, as diferenças encontradas podem ser reflexos das características ambientais de cada interflúvio, e não de um efeito da barreira imposta apenas pelos rios. Um resultado que corrobora essa explicação é o alto grau de endemismo encontrado, possivelmente resultado de um longo processo de adaptação, e especiação.

Por outro lado, o processo de especiação é contínuo e, desta forma, é certo que existem espécies atuais que surgiram depois dos rios já terem estabelecidos seus cursos atuais. Porque, então, não foi encontrado efeito do isolamento por rio no estudo? Para as espécies maiores e de áreas abertas como a maioria dos exemplares da subordem Anisoptera, a explicação plausível está em sua grande vagilidade e capacidade de atravessar facilmente os rios. Além disso, as larvas de muitas espécies possuem uma grande associação com macrófitas (De Marco *et al.* 1999) e, na Amazônia, é muito comum o deslocamento de grandes bancos de macrófitas sendo levados pelos rios, o que favoreceria o transporte passivo das larvas de uma margem para outra (Junk 1973). Já para as espécies menores, que são restritas a ambientes do interior de floresta, em sua maioria de Zygoptera, poderiam atravessar os rios passivamente, pela migração lateral das margens dos rios. Muitos rios amazônicos são bastante curvilíneos, sendo relativamente comum ocorrer endireitamento de algumas dessas curvas (Salo *et al.* 1986) durante o período das enchentes ou por represamento do canal principal pela grande quantidade de sedimentos carreados. Em rios menores pode haver a formação de lagos ou mudança de seus cursos (Peres *et al.* 1996). O cenário geomorfológico sugere, que de fato, os rios amazônicos são extremamente dinâmicos, com longas e complexas histórias de migrações laterais que podem afetar radicalmente a transferência de fauna pelo rio, particularmente de *taxa* localizados na borda de várzeas (Peres *et al.* 1996). Esses processos podem atuar isoladamente ou em conjunto, podendo explicar o

compartilhamento das espécies pelos interflúvios, mesmo estando separadas por grandes rios.

Apesar dos rios amazônicos serem grandes, em alguns trechos passam por estreitamentos, favorecendo a passagem das espécies de um interflúvio a outro. Com exceção da largura entre interflúvios Xingu e Guiana, que foi bem superior, em consequência do delta da foz do Rio Amazonas, a menor largura dos demais rios apresentaram média de 1.610 metros (desvio padrão 1.037), com valor mínimo de 479 metros e máximo de 3.930 metros, podendo ser transpostos por várias espécies de Odonata associadas a áreas abertas.

É também comum nesses sistemas aquáticos a existência de ilhas, que podem atuar como “*step stones*” facilitando, ainda mais, a dispersão (Ayres & Clutton-Brock 1992). Bates *et al* (2004) afirmam que rios de meandros podem favorecer maior fluxo gênico entre lados opostos do que os rios de água mais rápida, dessa forma, a existência de barreira seria mais forte para rios de águas rápidas, como os de origem Andina (Antonelli *et al.* 2010).

Os resultados desse trabalho, juntamente com outros estudos que usaram dados ecológicos e genéticos para avaliar a TIR, (Aleixo 2004; Da Silva & Patton 1998; Gascon *et al.* 1998; Gascon *et al.* 2000; Loughheed *et al.* 1999; Patton *et al.* 1994), levam a concluir que a TIR não representa uma hipótese dominante para a explicação da diversificação ou o padrão de diversidade das espécies da Amazônia. No entanto, há algumas evidências de que grandes rios, nas suas regiões mais largas, podem atuar como um impedimento ao fluxo gênico de alguns *taxa*.

Em resumo, os resultados indicam que o isolamento pelos rios não é um bom preditor para a comunidade de Odonata na Amazônia. Endler (1982) argumentou que a diversidade de habitat existente é suficiente para separar populações pela variância ecológica. Em uma extensão deste argumento, Gentry (1992) sugere que em pequena escala a heterogeneidade de habitats, poderia, por exemplo, em decorrência da periodicidade e duração dos eventos de inundações e variações edáficas locais, ser responsável por grande parte da diversidade de espécies observada nas florestas da Amazônia Ocidental. Chaves *et al.* (2007) afirma que diferenças na temperatura,

precipitação e densidade de vegetação provêm potencial para diferenciação ecológica entre as espécies, via a divergência natural de seleção de habitat. Desta forma, o alto grau de endemismo observado, pode ser devido a restrições ambientais e climáticas para as espécies. A associação entre condições ambientais e endemismo no primeiro capítulo também serve de suporte para a hipótese de que diferenças ambientais seriam melhores preditores da variação de endemismo nesse sistema.

O debate sobre quais processos podem ser mais importante na diversificação continua em parte devido a dificuldade em se testar os elementos propostos por cada teoria separadamente, bem como, a escassez de evidências que muitas vezes são espacial e/ou temporalmente conflitantes (Colinvaux *et al.* 1996). No entanto, a combinação de modelos de distribuição (modelos de nicho ecológicos) e dados filogeográficos é uma abordagem promissora (Antonelli *et al.* 2010) para avaliar as barreiras ecológicas e geológicas e seu papel em promover a diversificação (Rissler & Apodaca 2008). Como por exemplo, o trabalho de Peterson & Nyári (2007) que usam essa abordagem para avaliar a importância das oscilações climáticas do Pleistoceno na distribuição do pardal pequeno.

REFERÊNCIAS

1. Aleixo,A. (2004) Historical diversification of a *terra-firme* forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution* **58**, 1303-1317.
2. Antonelli,A., Quijada-Mascareñas,A.J., Crawford,A.J., Bates,J.M., Velazco,P.M., & Wüster,W. (2010) Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models. *Amazonia, Landscape and Species Evolution: a look into the past* (ed. by C.Hoorn and F.P.Wesselingh), pp. 386-404. Wiley-Blackwell, London UK.
3. Ayres,J.M. & Clutton-Brock,T.H. (1992) River Boundaries and Species Range Size in Amazonian Primates. *The American Naturalist* **140**, 531-537.
4. Bates,J.M., Haffer,J., & Grismer,E. (2004) Avian mitochondrial DNA sequence divergence across a headwater stream of the Rio Tapajós a major amazonian river. *Journal of Ornithology* **145**, 199-205.
5. Baum,B.R. & Ragan,M.A. (2004) The MRP Method. *Phylogenetic Supertrees. Combining information to reveal the tree of life* (ed. by O.R.P.Bininda-Emonds), pp. 17-34. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
6. Bell,G. (2001) Neutral Macroecology. *Science* **293**, 2413-2418.
7. Belle,J. (1988) A synopsis of the species of *Phyllocycla* Calvert with description of four new taxa and a key to the genera of the neotropical Gomphidae (Odonata, Gomphidae). *Tijds.v.Entomol.* **131**, 73-102.
8. Belle,J. (1996) Higher classification of the South-American Gomphidae (Odonata). *Zool.Mededel.* **70**, 298-324.
9. Bilton,D.T., Freeland,J.R., & Okamura,B. (2001) Dispersal in freshwater invertebrates. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* **32**, 159-181.

10. Bininda-Emonds,O.R.P. (2004) The Evolution of Supertrees. *Tree* **19**, 315-322.
11. Bininda-Emonds,O.R.P., Gittleman,J.L., & Steel,M.A. (2002) The (Super) Tree of Life: Procedures, Problems, and Prospects. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* **33**, 265-289.
12. Borror,D.J. (1945) A key to the New World genera of Libellulidae (Odonata). *Annals of Entomological Society of America* **38**, 168-194.
13. Bush,M.B. (1994) Amazonian speciation: a necessarily complex model. *J.Biogeogr.* **21**, 5-17.
14. Chaves,J.A., Pollinger,J.P., Smith,T.B., & LeBuhn,G. (2007) The role of geography and ecology in shaping the phylogeography of the speckled hummingbird (*Adelomyia melanogenys*) in Ecuador. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **43**, 795-807.
15. Colinvaux,P.A., De Oliveira,P.E., Moreno,J.E., Miller,M.C., & Bush,M.B. (1996) A Long Pollen Record from Lowland Amazonia: Forest and Cooling in Glacial Times. *Science* **274**, 85-88.
16. Corbet,P.S. (1999) *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*, 1st edn, p. - 829. Comstock Publ. Assoc., Ithaca, NY.
17. 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.
18. Costa,J.M., Lourenço,A.N., & Vieira,L.P. (2002) Chave de identificação para imagos dos gêneros de Libellulidae citados para o Brasil - comentários sobre os gêneros (Odonata: Anisoptera). *Entomología y Vectores* **9**, 477-504.
19. Cracraft,J. (1988) Deep-History Biogeography: Retrieving the Historical Pattern of Evolving Continental Biotas. *Systematic Zoology* **37**, 221-236.
20. Da Silva,M.N.F. & Patton,J.L. (1998) Molecular phylogeography and the evolution and conservation of Amazonian mammals. *Molecular Ecology* **7**, 475-486.

21. De Marco,P.Jr., Latini,A.O., & Reis,A.P. (1999) Environmental determination of dragonfly assemblage in aquaculture ponds. *Aquacult.Res.* **30**, 357-364.
22. De Marco,P.Jr. & Resende,D.C. (2002) Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica* **31**, 129-138.
23. De Marco,P.Jr. & Vianna,D.M. (2005) Distribuição do esforço de coleta de Odonata no Brasil: subsídios para escolha de áreas prioritárias para levantamentos faunísticos. *Lundiana* **6**, 13-26.
24. den Boer,P.J. (1970) On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *Oecologia (Berlin)* **4**, 1-28.
25. Dieckmann,U. & Doebeli,M. (1999) On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* **400**, 354-357.
26. Dijkstra,K.D.B. & Clausnitzer,V. (2006) Thoughts from Africa: how can forest influence species composition, diversity and speciation in tropical Odonata? *Forest and Dragonflies. Fourth WDA International Symposium of Odonatology* (ed. by A.Cordero-Rivera), pp. 127-151. Pensoft Publishers, Sofia, Moscow.
27. Diniz-Filho,J.A.F. (2000) *Métodos Filogenéticos Comparativos*, 1 edn, pp. 13-162. Holos Editora.
28. Diniz-Filho,J.A.F. (2001) Phylogenetic autocorrelation under distinct evolutionary process. *Evolution* **55**, 1104-1109.
29. Diniz-Filho,J.A.F., De Sant'ana,C.E.R., & Bini,L.M. (1998) An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* **52**, 1247-1262.
30. Diniz-Filho,J.A.F. & Nabout,J.C. (2009) Modeling body size evolution in Felidae under alternative phylogenetic hypotheses. *Genetics and Molecular Biology* **32**, 170-176.
31. Dumont,H.J., Vierstraete,A., & Vanfleteren,J.R. (2010) A molecular phylogeny of the Odonata (Insecta). *Systematic Entomology* **35**, 6-18.

32. Endler, J.A. (1973) Gene flow and population differentiation. *Science* **179**, 243-250.
33. Endler, J.A. (1982) Problems in distinguishing historical from ecological factors in Biogeography. *American Zoologist* **22**, 441-452.
34. Felsenstein, J. (1985) Confidence limites on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolutionary Anthropology* **39**, 783-791.
35. Ferreira-Peruquetti, P. & De Marco, P.Jr. (2002) Efeito da alteração ambiental sobre comunidades de Odonata em riachos de Mata Atlântica de Minas Gerais, Brasil. *Revta bras.Zool.* **19**, 317-327.
36. Ferreira-Peruquetti, P. & Fonseca-Gessner, A.A. (2003) Comunidade de Odonata (Insecta) em áreas naturais de Cerrado e monocultura no nordeste do Estado de São Paulo, Brasil: relação entre o uso do solo e a riqueza faunística. *Revta bras.Zool.* **20**, 219-224.
37. Fincke, O.M. (2006) Use of Forest and Tree Species, and Dispersal by giant Damselflies (Pseudostigmatidae): Their Prospects in Fragmented Forest. *Forest and Dragonflies. Fourth WDA Internacional Symposium of Odonatology* (ed. by A.Cordero-Rivera), pp. 103-125. Pensolft Publishers, Bulgaria.
38. Garland, T.Jr., Bennett, A.F., & Rezende, E.L. (2005) Phylogenetic approaches in comparative physiology. *The Journal of Experimental Biology* **208**, 3015-3035.
39. Garrison, R.W. (1990) A synopsis of the genus *Hetaerina* with descriptions of four new species (Odonata: Calopterigidae). *Transactions of American Entomological Society* **116**, 175-259.
40. Garrison, R. W. A Synonymic list of the New World Odonata. 12-15-2010.
41. Gascon, C., Loughheed, S.C., & Bogart, J.P. (1998) Patterns of Genetic Population Differentiation in Four Species of Amazonian Frogs: A Test of the Riverine Barrier Hypothesis. *Biotropica* **30**, 104-119.
42. Gascon, C., Malcolm, J.R., Patton, J.L., Silva, M.N.F., Bogart, J.P., Loughheed, S.C., Peres, C.A., Neckel, S., & Boag, P.T. (2000) Riverine barriers and the geographic

- distribuion of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **97**, 13672-113677.
43. Gentry,A.H. (1992) Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* **63**, 19-28.
 44. Haffer,J. (1969) Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science* **165**, 131-137.
 45. Haffer,J. (1997a) Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation* **6**, 451-476.
 46. Haffer,J. (1997b) Contact Zones between Birds of Southern Amazonia. *Ornithological Monographs* **48**, 281-305.
 47. Haffer,J. (2001) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Diversidade biológica e cultural da Amazônia* (ed. by I.C.G.Vieira, J.M.C.Silva, D.C.Oren, and M.A.D'Incao), pp. 45-118. Belém - PR.
 48. Hall,J.P.W. & Harvey,D.J. (2002) The Phylogeography of Amazonia Revisited: New Evidence from Riodinid Butterflies. *Evolution* **56**, 1489-1497.
 49. Hansen,T.F. & Martins,E.P. (1996) Translating between microevolutionary process and macroevolutionary patterns: the correlation structure of interspecific data. *Evolution* **50**, 1404-1417.
 50. Harrison,R.G. (1980) Dispersal and polymorphism in insects. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **11**, 95-118.
 51. Hayes,F.E. & Sewlal,J.N. (2004) The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *J.Biogeogr.* **31**, 1809-1818.
 52. Heiser,M. & Schmitt,T. (2010) Do different dispersal capacities influence the biogeography of the western Palearctic dragonflies (Odonata)? *Biol J Linn Soc* **99**, 177-195.
 53. Hoorn,C. & Vohof,H. (2006) Neogene Amazonia: Introduction to the special issue. *Journal of South American Earth Sciences* **2**, 1-4.

54. Hughes,T.P., Baird,A.H., Dinsdale,E.A., Moltschaniwskyj,N.A., Pratchett,M.S., Tanner,J.E., & Willis,B.L. (2000) Supply-side ecology works both ways: The link between benthic adults, fecundity, and larval recruits. *Ecology* **81**, 2241-2249.
55. Juen, L. and De Marco, P. Jr. Odonate beta diversity in terra-firme forest streams in Central Amazonia: On the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity* . 2011.
56. Juliano,S.A. (1983) Body Size, Dispersal Ability, and Range Size in North American Species of *Brachinus*. *The Coleopterists Bulletin* **37**, 232-238.
57. Junk,W.J. (1973) Investigations on the ecology and production-biology of the "floating meadows" (Paspalo-Echinochloetum) on the middle Amazon. II. The aquatic fauna in the root-zone of floating vegetation. *Amazoniana* **4**, 9-102.
58. Kalkman,V.J., Clausnitzer,V., Dijkstra,K.D.B., Orr,A.G., Paulson,D.R., & Van Tol,J. (2008) Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia* **595**, 351-363.
59. Legendre,P. & Legendre,L. (1998) *Numerical Ecology*, 2nd edn, pp. 1-853. Elsevier Science BV, Amsterdam.
60. Lencioni,F.A.A. (2005) *Damselflies of Brazil, an illustrated identification guide: I - The non-Coenagrionidae families*, 1 edn, p. -324. All Print Editora, São Paulo, Brazil.
61. Lencioni,F.A.A. (2006) *Damselflies of Brazil, an illustrated identification guide: II - Coenagrionidae families* All Print Editora, São Paulo, Brazil.
62. Loughheed,S.C., Gascon,C., Jones,D.A., Bogart,J.P., & Boag,P.T. (1999) Ridges and rivers: a test of competing hypotheses of Amazonian diversification using a dart-poison frog (*Epipedobates femoralis*). *The Royal Society* **266**, 1829-1835.
63. Maddison, W. P. and Maddison, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. (2.0). 2007. 1-11-2010.

64. Malmqvist,B. (2000) How does wing length relate to distribution patterns of stoneflies (Plecoptera) and mayflies (Ephemeroptera)? *Biological Conservation* **93**, 271-276.
65. Martins,E.P., Diniz-Filho,J.A.F., & Housworth,E.A. (2002) Adaptive constraints and the phylogenetic comparative method: a computer simulation test. *Evolution* **56**, 1-13.
66. Martins,E.P. & Garland,T. (1991) Phylogenetic Analyses of the Correlated Evolution of Continuous Characters - A Simulation Study. *Evolution* **45**, 534-557.
67. May,M.L. (1976) Thermoregulation in adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecol.Monogr.* **46**, 1-32.
68. May,M.L. (1991) Thermal adaptations of dragonflies, revisited. *Adv.Odonat.* **5**, 71-88.
69. McLachlan,A. (1985) The Relationship between Habitat Predictability and Wing Length in Midges (Chironomidae). *Oikos* **44**, 391-397.
70. Mech,S.G. & Zollner,P.A. (2002) Using body size to predict perceptual range. *Oikos* **98**, 47-52.
71. Mendonça,F.P., Magnusson,W.E., & Zuanon,J. (2005) Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia* **4**, 751-764.
72. Moritz,C., Patton,J.L., Schneider,C.J., & Smith,T.B. (2000) Diversification of Rainforest Faunas: An Integrated Molecular Approach. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* **31**, 533-563.
73. Olson,D.M., Dinerstein,E., Wikramanayake,E.D., Burgess,N.D., Powell,G.V.N., Underwood,E.C., D'Amico,J.A., Itoua,I., Strand,H.E., Morrison,J.C., Loucks,C.J., Allnutt,T.F., Ricketts,T.H., Kura,Y., Lamoreux,J.F., Wettengel,W.W., Hedao,P., & Kassem,K.R. (2001) Terrestrial ecoregions of the worlds: A new map of life on Earth. *BioScience* **51**, 933-938.

74. Orr, M.R. & Smith, T.B. (1988) Ecology and speciation. *Tree* **13**, 502-506.
75. Patton, J.L., Silva, M.N.F., & Malcolm, J.R. (1994) Gene genealogy and differentiation among arboreal spiny rats (Rodentia: Echimyidae) of the Amazon basin: a test of the riverine barrier hypothesis. *Evolution* **48**, 1314-1323.
76. Paulson, D.R. (2006) The importance of forest to Neotropical Dragonflies. *Forest and Dragonflies. Fourth WDA International Symposium of Odonatology*, (ed. by A.Cordero-Rivera), pp. 79-101. Pensoft Publishers, Bulgaria.
77. Peres, C.A. (1993) Structure and spatial organization of an Amazonian terra firme forest primate community. *Journal of Tropical Ecology* **9**, 259-276.
78. Peres, C.A., Patton, J.L., & Dasilva, M.N.F. (1996) Riverine barriers and gene flow in Amazonian saddle-back tamarins. *Folia Primatologica* **67**, 113-124.
79. Peterson, A.T. & Nyári, Á.S. (2007) Ecological niche conservatism and Pleistocene refugia in the thrush-like mourner, *Schiffornis* sp., in the Neotropics. *Evolution* **62**, 173-183.
80. Platnick, N.I. & Nelson, G. (1978) A Method of Analysis for Historical. *Systematic Biology* **27**, 1-16.
81. Porzecanski, A.L. & Cracraft, J. (2005) Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *J.Biogeogr.* **32**, 261-275.
82. Ratter, J.A., Askew, G.P., Montgomery, R.F., & Gifford, D.R. (1978) Observations on Vegetation of Northeastern Mato-Grosso .2. Forests and Soils of Rio-Suia-Missu Area. *Proc.R.Soc.Lond.B* **203**, 191-208.
83. Remsen, J.V.J. & Parker, T.A. (1983) Contribution of river-created habitats to bird species richness in Amazonia. *Biotropica* **15**, 223-231.
84. Ribeiro, J.E.L.S., Hopkins, M.J.G., Vicentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A.S., Brito, J.M., Souza, M.A., Martins, L.H., Lohmann, L.G., Assunção, P.A.C.L., Pereira, E.C., Silva, C.F., Mesquita, M.R., & Procópio, L.C. (1999) *Flora da*

Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central, 1 edn, p. -800. INPA, Manaus.

85. Rissler,L.J. & Apodaca,J.J. (2008) Adding More Ecology into Species Delimitation: Ecological Niche Models and Phylogeography Help Define Cryptic Species in the Black Salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Systematic Biology* **56**, 924-942.
86. Rundle,S.D., Bilton,D.T., Abbott,J.C., & Foggo,A. (2007) Range size in North American Enallagma damselflies correlates with wing size. *Freshw.Biol.* **52**, 471-477.
87. Salo,J., Kalliola,R., Hakkinen,I., Makinen,Y., Nielma,P., Puhakka,M., & Coley,P.D. (1986) River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* **322**, 254-258.
88. Silsby,J. (2001) *Dragonflies of the world*, 1^a edn, p. -216. Smithsonian Institution Press, Washington.
89. Silva,J.M.C., Rylands,A.B., & Fonseca,G.A.B. (2005) The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. *Conservation Biology* **19**, 689-694.
90. Simpson,B.B. & Haffer,J. (1978) Speciation patterns in the Amazonian Forest biota. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* **9**, 497-518.
91. Tschardt,T., Steffan-Dewenter,I., Kruess,A., & Thies,C. (2002) Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecol.Appl.* **12**, 354-363.
92. Tuomisto,H., Ruokolainen,K., & Yli-Halla,M. (2003) Dispersal,Environment,and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. *Science* **299**, 244.
93. Vallinoto,M., Sequeira,F., Sodr ,D., Bernardi,J.A.R., Sampaio,I., & Schneider,H. (2010) Phylogeny and biogeography of the *Rhinella marina* species complex (Amphibia, Bufonidae) revisited: implications for Neotropical diversification hypotheses. *Zoologica Scripta* **39**, 128-140.

94. Wallace,A.R. (1852) On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* **20**, 107-110.
95. Wesselingh,F.P., Räsänen,M.E., Vonhof,H.B., Kaamdorp,R., Renema,W., Romero Pittman,L., & Gingras,M. (2001) Lake Pebas: a palaeoecological reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. *Cainozoic Research* **1**, 35-81.
96. Wiens,J.J. (2004) Speciation and ecology revisited: Phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* **58**, 193-197.
97. Zar,J.H. (2010) *Biostatistical Analysis*, 5th edn, pp. 1-944. Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

APÊNDICES

Apêndice 1 – Filogênias utilizadas para a construção da supertree.

1. Almeida, M. C. Relacionamento filogenético para as espécies de *Diastatops* e *Zenithoptera* (Odonata: Palpopleurinae) e suas implicações sobre a compreensão da distribuição geográfica destas. 1-52. 2007. Universidade Federal de Viçosa - Departamento de Biologia Geral.
2. Artiss, T. (2001) Structure and function of male genitalia in *Libellula*, *Ladona* and *Plathemis* (Anisoptera : Libellulidae). *Odonatologica* 30, 13-27.
3. Artiss, T., Schultz, T.R., Polhemus, D.A., & Simon, C. (2001) Molecular phylogenetic analysis of the dragonfly genera *Libellula*, *Ladona*, and *Plathemis* (Odonata : Libellulidae) based on mitochondrial cytochrome oxidase I and 16S rRNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18, 348-361.
4. Baskinger, G.M., Ware, J.L., Kornell, D.D., May, M.L., & Kjer, K.M. (2008) A phylogeny of *Celithemis* inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequence data and morphology (Anisoptera : Libellulidae.) *Odonatologica* 37, 101-109.
5. Bybee, S.M., Ogden, T.H., Branham, M.A., & Whiting, M.F. (2008) Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. *Cladistics* 24, 477-514.
6. Caesar, R.M. & Wenzel, J.W. (2009) A phylogenetic test of classical species groups in *Argia* (Odonata: Coenagrionidae). *Entomologica Americana* 115, 97-108.
7. Carle, F.L., Kjer, K.M., & May, M.L. (2008) Evolution of Odonata, with Special Reference to Coengrionoidea (Zygoptera). *Arthropod Systematics & Phylogeny* 66, 37-44.

8. Chippindale,P.T., Davé,V.K., Whitmore,D.H., & Robinson,J.V. (1999) Phylogenetic Relationships of North American Damselflies of the Genus *Ischnura* (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) Based on Sequences of Three Mitochondrial Genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **11**, 110-121.
9. Dias, C. A. R. Filogenia e Evolução da Família Coenagrionidae (Odonata: Zygoptera) Baseadas em Caracteres Moleculares. 1-30. 2009. Universidade Federal de Viçosa - Departamento de Biologia Geral.
10. Dumont,H.J., Vanfleteren,J.R., De Jonckheere,J.F., & Weekers,P.H.H. (2005) Phylogenetic Relationships, Divergence Time Estimation, and Global Biogeographic Patterns of Calopterygoid Damselflies (Odonata, Zygoptera) Inferred from Ribosomal DNA Sequences. *Systematic Biology* **54**, 347-362.
11. Dumont,H.J., Vierstraete,A., & Vanfleteren,J.R. (2007) A revised molecular phylogeny of the Calopteryginae (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* **36**, 365-372.
12. Dumont,H.J., Vierstraete,A., & Vanfleteren,J.R. (2010) A molecular phylogeny of the Odonata (Insecta). *Systematic Entomology* **35**, 6-18.
13. Fleck,G., Brenk,M., & Misof,B. (2008) Larval and molecular characters help to solve phylogenetic puzzles in the highly diverse dragonfly family Libellulidae (Insecta : Odonata : Anisoptera): The Tetrathemistinae are a polyphyletic group. *Organisms Diversity & Evolution* **8**, 1-16.
14. Fleck,G., Ullrich,B., Brenk,M., Wallnisch,C., Orland,M., Bleidissel,S., & Misof,B. (2008) A phylogeny of anisopterous dragonflies (Insecta, Odonata) using mtRNA genes and mixed nucleotide. Doublet models. *J Zool Syst Evol Res* **46**, 310-322.
15. Furieri, K. S. Biologia da conservação do gênero *Leptagrion* e uma proposta para o manejo de *Leptagrion acutum* (Coenagrionidae: Odonata). 1-128. 2008. Universidade Federal de Viçosa - Programa de Pós-graduação em Entomologia.
16. Groeneveld,L.F., Clausnitzer,V., & Hadrys,H. (2007) Convergent evolution of gigantism in damselflies of Africa and South America? Evidence from nuclear and

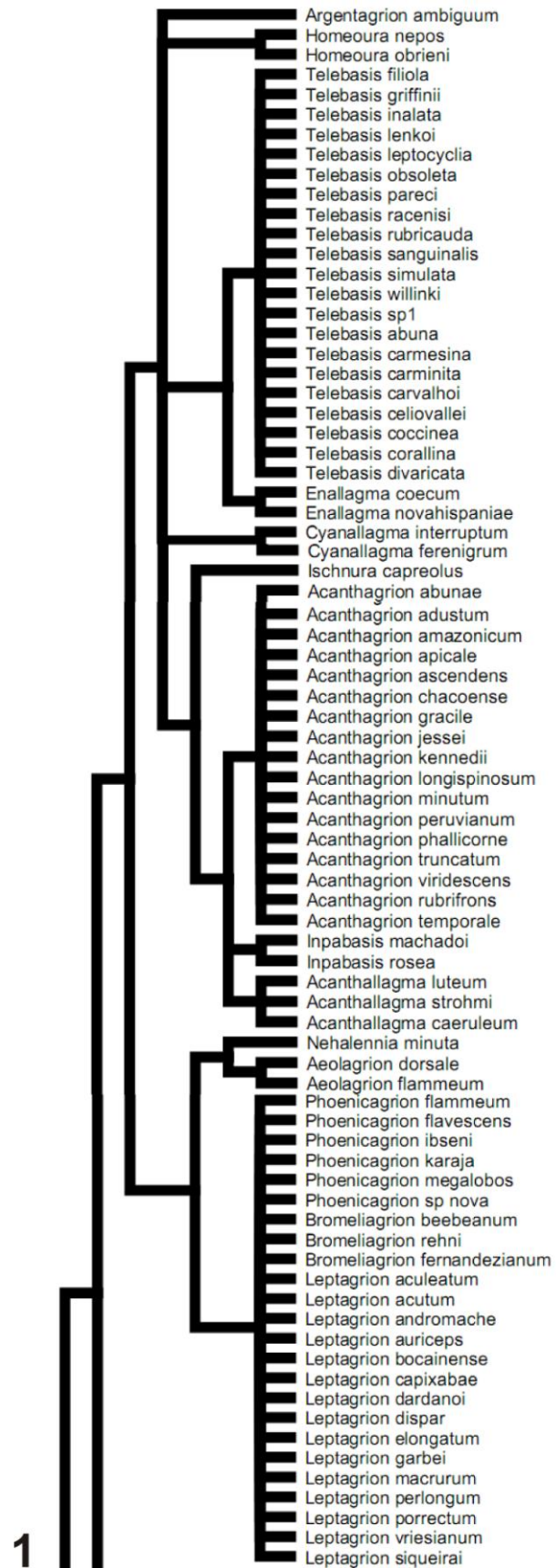
- mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **42**, 339-346.
17. Hasegawa,E. & Kasuya,E. (2006) Phylogenetic analysis of the insect order Odonata using 28S and 16S rDNA sequences: a comparison between data sets with different evolutionary rates. *Entomological Science* **9**, 55-66.
 18. Hovmoller,R. & Johansson,F. (2004) A phylogenetic perspective on larval spine morphology in Leucorrhinia (Odonata : Libellulidae) based on ITS1, 5.8S, and ITS2 rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **30**, 653-662.
 19. Hovmoller,R., Pape,T., & Kallersjo,M. (2002) The Palaeoptera problem: Basal pterygote phylogeny inferred from 18S and 28S rDNA sequences. *Cladistics-The International Journal of the Willi Hennig Society* **18**, 313-323.
 20. Johansson,F., Soderquist,M., & Bokma,F. (2009) Insect wing shape evolution: independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biol.J.Linn.Soc.* **97**, 362-372.
 21. Kambhampati,S. & Charlton,R.E. (1999) Phylogenetic relationship among *Libellula*, *Ladona* and *Plathemis* (Odonata : Libellulidae) based on DNA sequence of mitochondrial 16S rRNA gene. *Systematic Entomology* **24**, 37-49.
 22. Letsch,H.O., Greve,C., Kück,C., Fleck,G., Stocsits,R.R., & Misof,B. (2009) Simultaneous alignment and folding of 28S rRNA sequences uncovers phylogenetic signal in structure variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **53**, 758-771.
 23. May,M.L. (2002) Phylogeny and taxonomy of the damselfly genus *Enallagma* and related taxa (Odonata: Zygoptera. *Systematic Entomology* **27**, 387-408.
 24. McPeck,M.A. & Brown,J.M. (2000) Building a regional species pool: Diversification of the *Enallagma* Damselflies in eastern North America. *Ecology* **81**, 904-920.

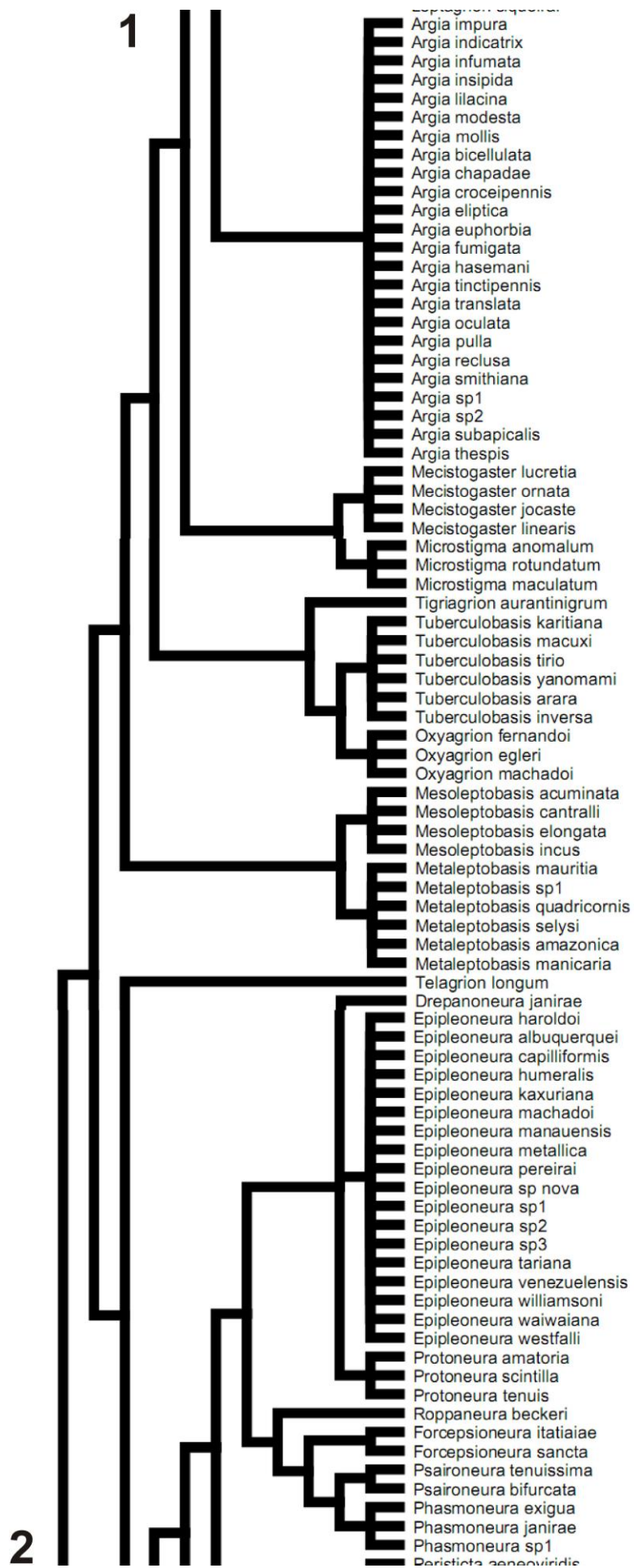
25. Misof,B., Anderson,C.L., & Hadrys,H. (2000) A Phylogeny of the Damselfly Genus *Calopteryx* (Odonata) Using Mitochondrial 16S rDNA Markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **15**, 5-14.
26. Misof,B. & Fleck,G. (2003) Comparative analysis of mt LSU rRNA secondary structures of Odonates: structural variability and phylogenetic signal. *Insect Molecular Biology* **12**, 535-547.
27. Misof,B., Rickert,A.M., Buckley,T.R., Fleck,G., & Sauer,K.P. (2001) Phylogenetic signal and its decay in mitochondrial SSU and LSU rRNA gene fragments of Anisoptera. *Molecular Biology and Evolution* **18**, 27-37.
28. O'Grady,E.W. & May,M.L. (2003) A phylogenetic reassessment of the subfamilies of Coenagrionidae (Odonata: Coenagrionidae). *J.Natur.Hist.* **37**, 2807-2834.
29. Pessacq,P. (2008) Phylogeny of Neotropical Protoneuridae (Odonata: Zygoptera) and a preliminary study of their relationship with related families. *Systematic Entomology* **33**, 511-528.
30. Pilgrim,E.M. & Von Dohlen,C.D. (2008) Phylogeny of the Sympetrinae (Odonata : Libellulidae): further evidence of the homoplasious nature of wing venation. *Systematic Entomology* **33**, 159-174.
31. Pujol-Luz, J. R. Relacionamento filogenético entre as espécies neotropical de Palpopleurini sensu Montgomery, 1940 (Odonata, Libellulidae). 1-102. 1995. Universidade de São Paulo.
32. Rehn,A.C. (2003) Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology* **28**, 181-239.
33. Resende, D. C. Filogênia de Libellulidae (Anisoptera:Odonata) efeitos do tamanho corporal e da termorregulação sobre a evolução do comportamento. 01-93. 2005. Universidade Federal de Viçosa.
34. Samraoui,B., Weekers,P.H.H., & Dumont,H.J. (2002) The *Enallagma* of the western and central Palaearctic (Zygoptera : Coenagrionidae). *Odonatologica* **31**, 371-381.

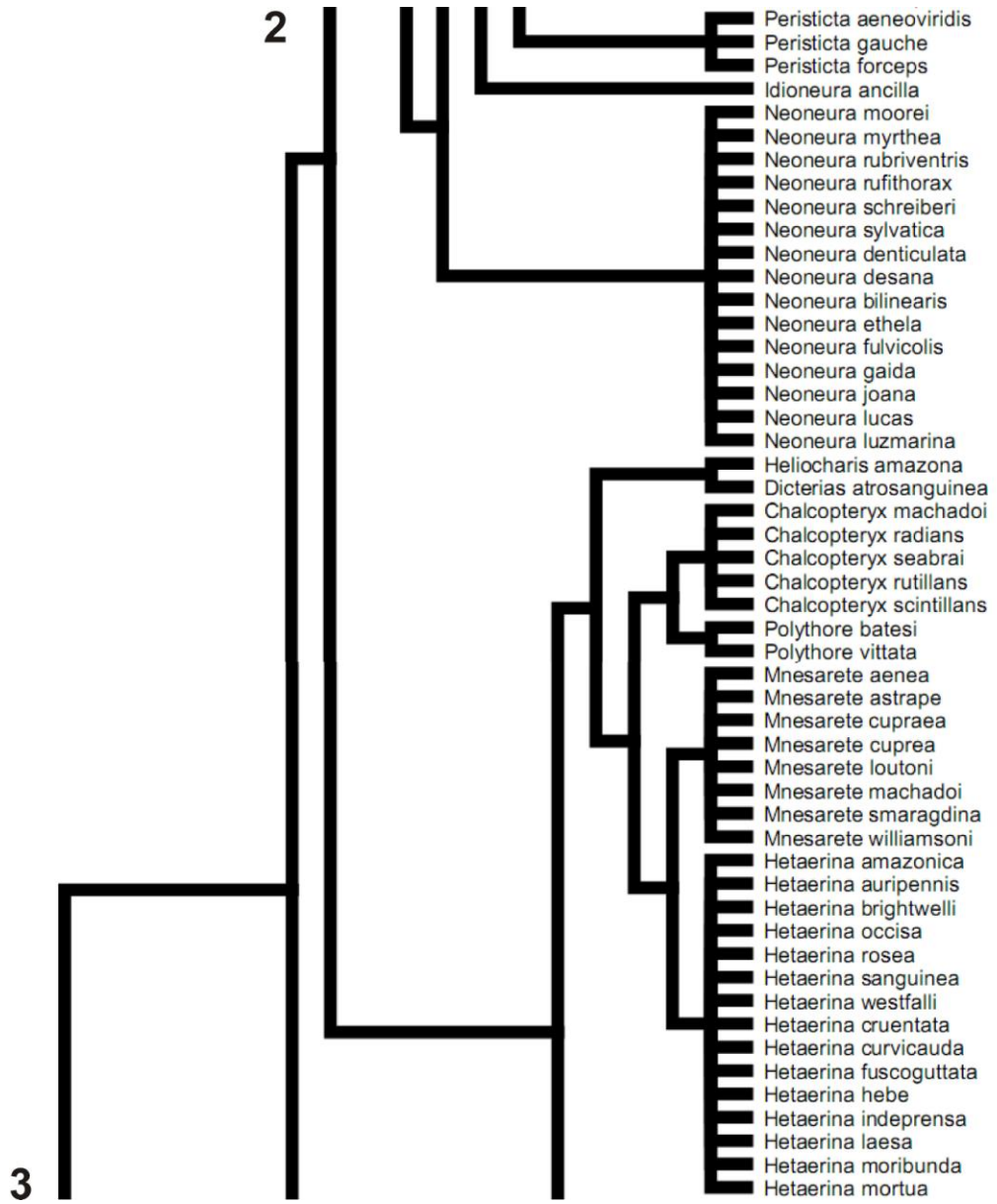
35. Samraoui,B., Weekers,P.H.H., & Dumont,H.J. (2003) Two taxa within the North African *Lestes virens* complex (Zygoptera : Lestidae). *Odonatologica* **32**, 131-142.
36. Saux,C., Simon,C., & Spicer,G.S. (2003) Phylogeny of the dragonfly and damselfly order Odonata as inferred by mitochondrial 12S ribosomal RNA sequences. *Ann.Entomol.Soc.Amer.* **96**, 693-699.
37. Van de Koken, A. F. Estudos Evolutivos baseados em Hipóteses Filogenéticas Moleculares em Odonata: Evolução do Comportamento de Pouso em Zygoptera e Tempos de Divergência em Libellulidae (Anisoptera). 1-96. 2011. Universidade Federal de Viçosa - Programa de Pós-graduação em Entomologia.
38. Von Ellendrieder,N. (2002) A phylogenetic analysis of the extant Aeshnidae (Odonata: Anisoptera). *Systematic Entomology* **27**, 437-467.
39. Ware,J.L., Ho,S.Y.W., & Kjer,K. (2008) Divergence dates of libelluloid dragonflies (Odonata: Anisoptera) estimated from rRNA using paired-site substitution models. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **47**, 426-432.
40. Ware,J.L., May,M., & Kjer,K. (2007) Phylogeny of the higher Libelluloidea (Anisoptera: Odonata): An exploration of the most speciose superfamily of Dragonflies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **45**, 289-310.
41. Weekers,P.H.H., De Jonckheere,J.F., & Dumont,H.J. (2001) Phylogenetic relationships inferred from ribosomal ITS sequences and biogeographic patterns in representatives of the genus *Calopteryx* (Insecta : Odonata) of the West Mediterranean and adjacent West European zone. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **20**, 89-99.
42. Weekers,P.H.H. & Dumont,H.J. (2004) A molecular study of the relationship between the coenagrionid genera *Erythromma* and *Cercion*, with the creation of *Paracercion* gen. nov for the East Asiatic "*Cercion*" (Zygoptera : Coenagrionidae). *Odonatologica* **33**, 181-188.

43. Westman,A., Johansson,F., & Nilsson,A.N. (2000) The phylogeny of the genus *Leucorrhinia* and the evolution of larval spines (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* **29**, 129-136.

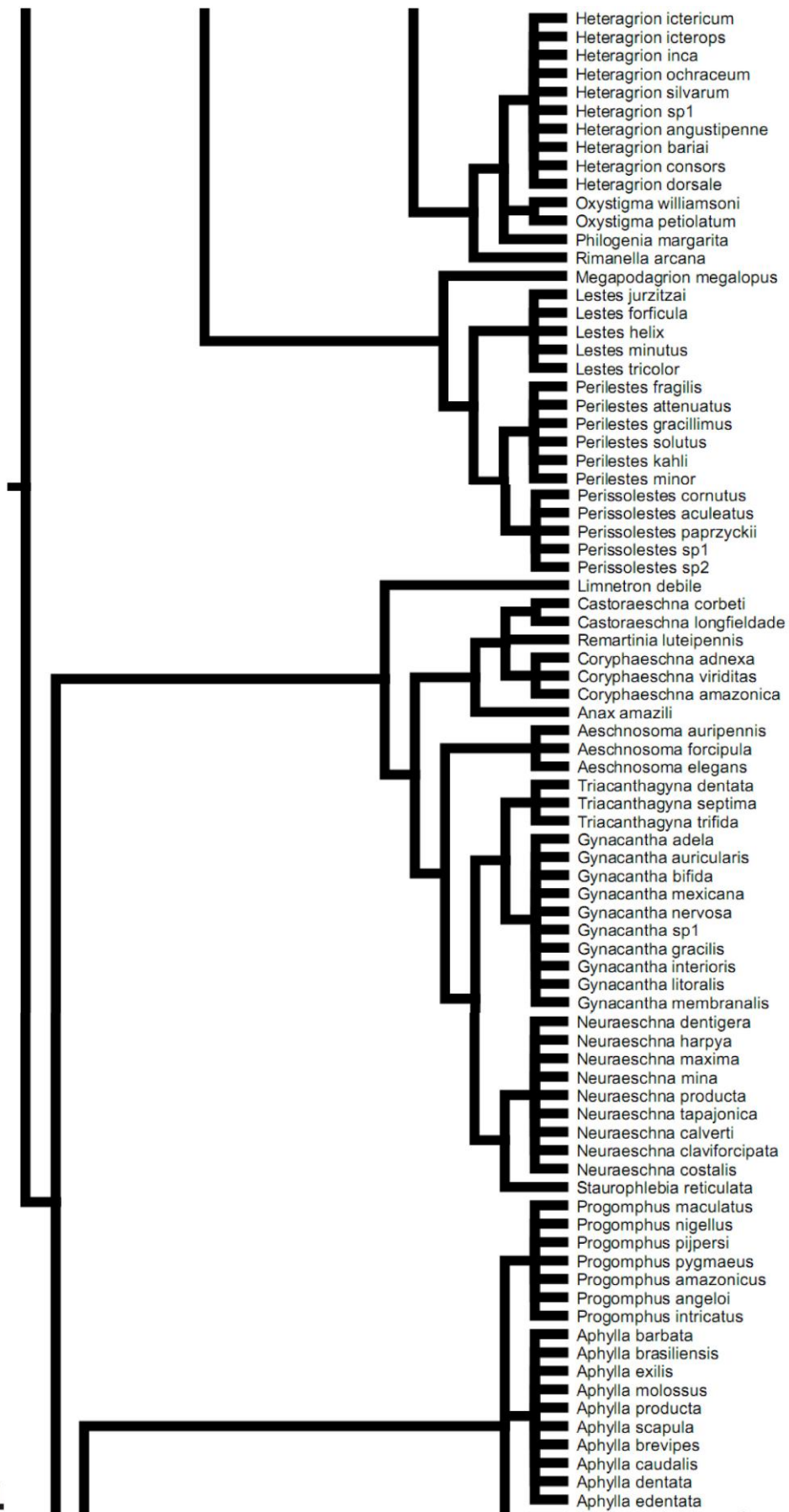
Apêndice 2 – Supertree da Ordem Odonata, contendo dados das 43 filogenias utilizadas.





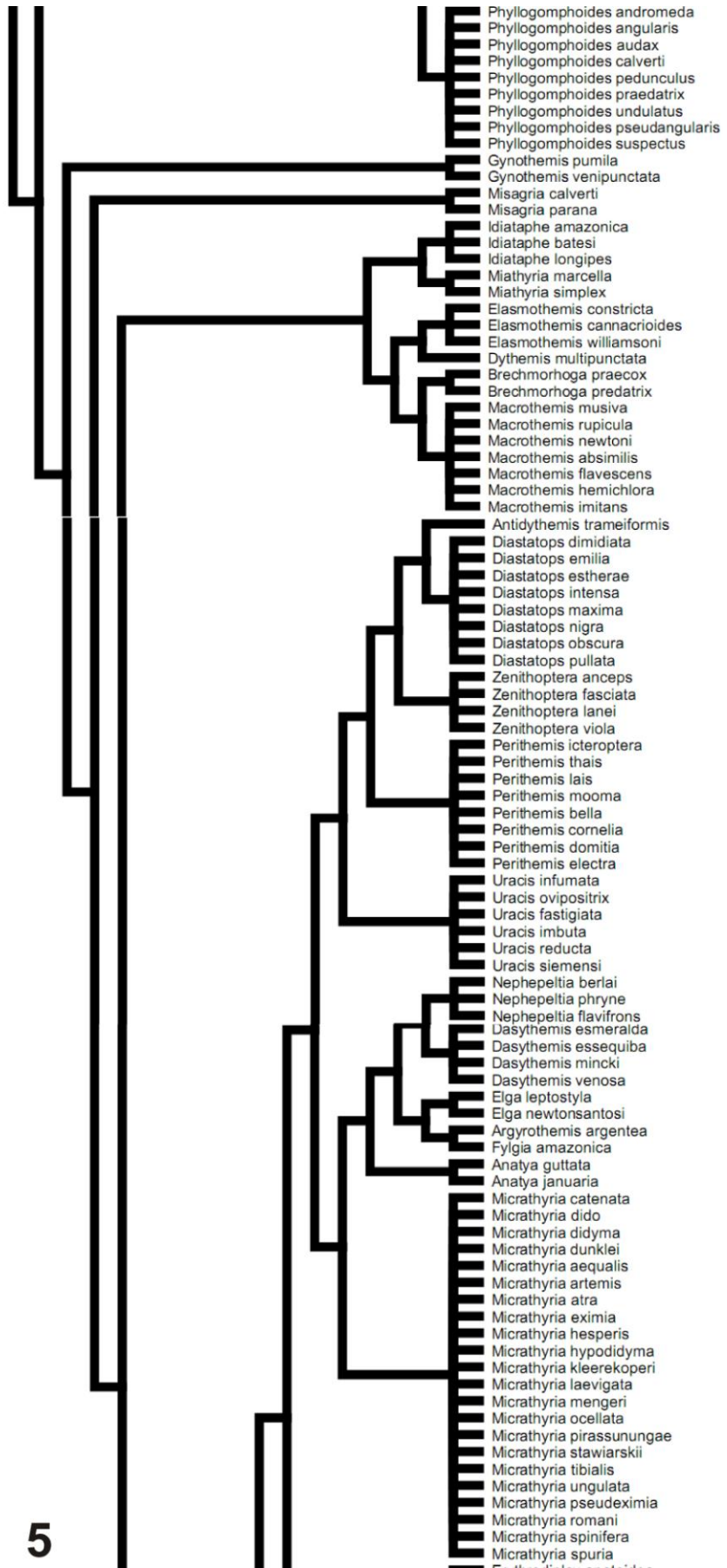


3



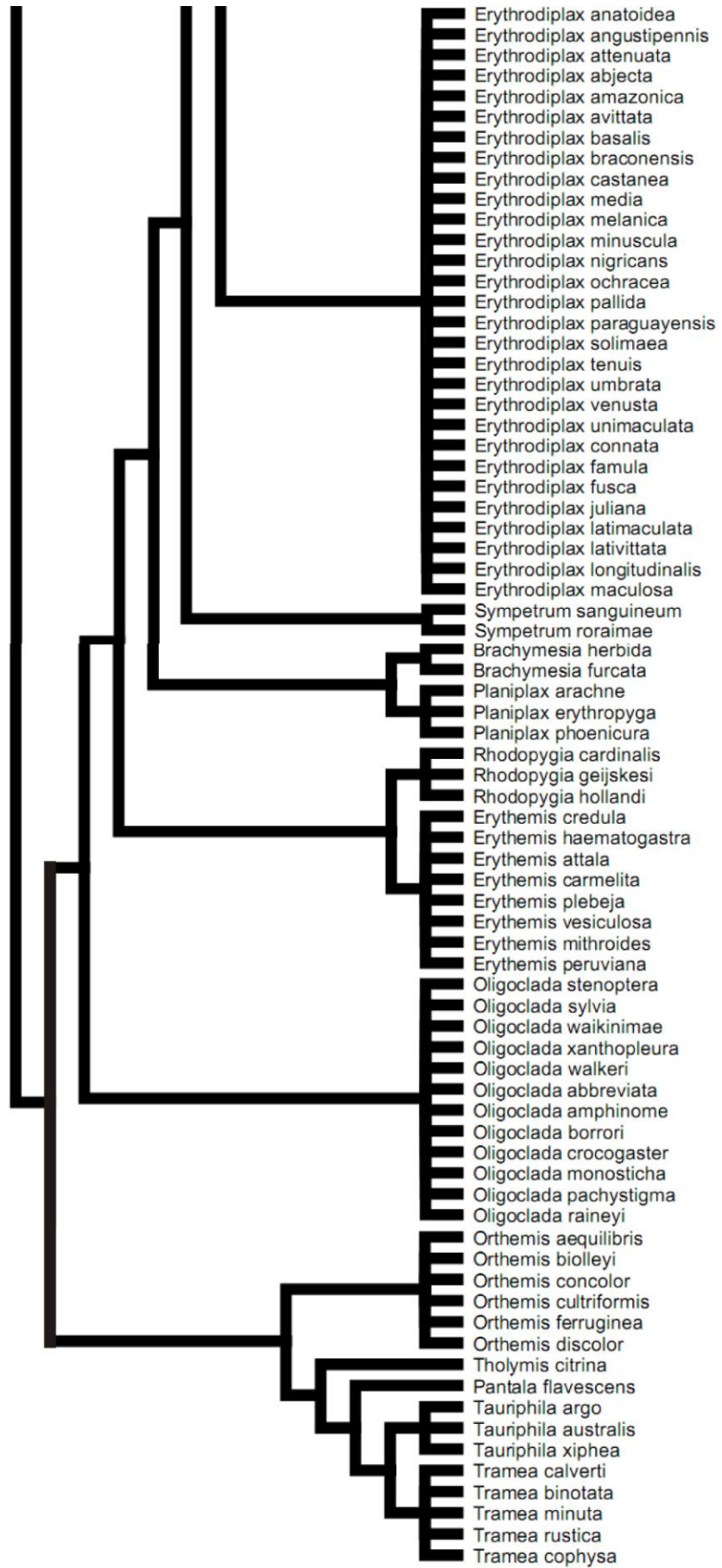
4

4



5

5



Apêndice 3 – Espécies de Odonata amostradas separadas por interflúvio.

| Espécie | Guiana | Inambari | Rondônia | Tapajós | Xingu |
|------------------------------------|---------------|-----------------|-----------------|----------------|--------------|
| 1 <i>Gynacantha auricularis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 2 <i>Gynacantha nervosa</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 3 <i>Gynacantha</i> sp1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 4 <i>Triacanthagyna septima</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 5 <i>Hetaerina amazonica</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 6 <i>Hetaerina curvicauda</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 7 <i>Hetaerina indepressa</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 8 <i>Hetaerina laesa</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 9 <i>Hetaerina moribunda</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 10 <i>Hetaerina rosea</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 11 <i>Hetaerina sanguinea</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 12 <i>Hetaerina westfalli</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 13 <i>Mnesarete aenea</i> | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 |
| 14 <i>Mnesarete cupraea</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 15 <i>Mnesarete machadoi</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 16 <i>Mnesarete smaragdina</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 17 <i>Acanthagrion apicale</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 18 <i>Acanthagrion ascendens</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 19 <i>Acanthagrion phallicorne</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 20 <i>Aeolagrion dorsale</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 21 <i>Aeolagrion flammeum</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 22 <i>Argia croceipennis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 23 <i>Argia eliptica</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 24 <i>Argia euphorbia</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 25 <i>Argia hasemani</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 26 <i>Argia indicatrix</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 27 <i>Argia infumata</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 28 <i>Argia lilacina</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 29 <i>Argia mollis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 30 <i>Argia oculata</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 31 <i>Argia reclusa</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 32 <i>Argia smithiana</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 33 <i>Argia</i> sp2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |

| | | | | | | |
|----|------------------------------------|---|---|---|---|---|
| 34 | <i>Argia subapicalis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 35 | <i>Argia thespis</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 36 | <i>Argia tinctipennis</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 37 | <i>Argia fumigata</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 38 | <i>Argia</i> sp1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 39 | <i>Cyanallagma ferenigrum</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 40 | <i>Ischnura capreolus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 41 | <i>Mesoleptobasis acuminata</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 42 | <i>Metaleptobasis amazonica</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 43 | <i>Metaleptobasis manicaria</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 44 | <i>Metaleptobasis selysi</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 45 | <i>Metaleptobasis</i> sp1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 46 | <i>Phoenicagrion</i> sp nova | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 47 | <i>Telebasis racenisi</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 48 | <i>Tigriagrion aurantinigrum</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 49 | <i>Dictérias atrosanguinea</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 50 | <i>Heliocharis amazona</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 51 | <i>Progomphus maculatus</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 52 | <i>Argyrothemis argentea</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 53 | <i>Dasythemis esmeralda</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 54 | <i>Diastatops emilia</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 55 | <i>Diastatops obscura</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 56 | <i>Elasmothermis cannacrioides</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 57 | <i>Elga leptostyla</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 58 | <i>Erythemis attala</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 59 | <i>Erythemis credula</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 60 | <i>Erythemis haematogastra</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 61 | <i>Erythemis plebeja</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 62 | <i>Erythemis vesiculosa</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 63 | <i>Erythrodiplax amazonica</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 64 | <i>Erythrodiplax attenuata</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 65 | <i>Erythrodiplax basalis</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 66 | <i>Erythrodiplax famula</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 67 | <i>Erythrodiplax fusca</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 68 | <i>Erythrodiplax juliana</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 69 | <i>Erythrodiplax latimaculata</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 70 | <i>Erythrodiplax maculosa</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |

| | | | | | | |
|-----|----------------------------------|---|---|---|---|---|
| 71 | <i>Erythrodiplax nigricans</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 72 | <i>Erythrodiplax umbrata</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 73 | <i>Fylgia amazonica</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 74 | <i>Macrothemis imitans</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 75 | <i>Miathyria simplex</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 76 | <i>Micrathyria aequalis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 77 | <i>Micrathyria artemis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 78 | <i>Micrathyria romani</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 79 | <i>Micrathyria spinifera</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 80 | <i>Micrathyria stawiarskii</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 81 | <i>Oligoclada abbreviata</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 82 | <i>Oligoclada amphinome</i> | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| 83 | <i>Oligoclada stenoptera</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 84 | <i>Oligoclada sylvia</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 85 | <i>Oligoclada walkeri</i> | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 |
| 86 | <i>Oligoclada xanthopleura</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 87 | <i>Orthemis cultriformis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 88 | <i>Orthemis discolor</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 89 | <i>Orthemis aequilibris</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 90 | <i>Perithemis cornelia</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 91 | <i>Perithemis icteroptera</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 92 | <i>Perithemis lais</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 93 | <i>Perithemis thais</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 94 | <i>Tholymis citrina</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 95 | <i>Uracis fastigiata</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 96 | <i>Uracis imbuta</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 97 | <i>Uracis ovipositrix</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 98 | <i>Uracis reducta</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 99 | <i>Zenithoptera fasciata</i> | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 100 | <i>Zenithoptera lanei</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 101 | <i>Heteragrion bariai</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 102 | <i>Heteragrion icterops</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 103 | <i>Heteragrion silvarum</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 104 | <i>Heteragrion sp nova</i> | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 105 | <i>Heteragrion angustipernne</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 106 | <i>Oxystigma williamsoni</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 107 | <i>Perilestes attenuatus</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |

| | | | | | | |
|-----|-----------------------------------|---|---|---|---|---|
| 108 | <i>Perilestes minor</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 109 | <i>Perilestes solutus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 110 | <i>Perissolestes aculeatus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 111 | <i>Perissolestes romulus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 112 | <i>Chalcopteryx radians</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 113 | <i>Chalcopteryx rutillans</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 114 | <i>Polythore vittata</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 115 | <i>Drepanoneura janirae</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 116 | <i>Epipleoneura albuquerquei</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 117 | <i>Epipleoneura capilliformis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 118 | <i>Epipleoneura haroldoi</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 119 | <i>Epipleoneura machadoi</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 120 | <i>Epipleoneura metallica</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 121 | <i>Epipleoneura sp1</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 122 | <i>Epipleoneura spatulata</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 123 | <i>Epipleoneura tariana</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 124 | <i>Epipleoneura venezuelensis</i> | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 125 | <i>Epipleoneura westfalli</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 126 | <i>Epipleoneura williamsoni</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 127 | <i>Neoneura luzmarina</i> | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 |
| 128 | <i>Neoneura rubriventris</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 129 | <i>Neoneura sylvatica</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 130 | <i>Phasmoneura exigua</i> | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| 131 | <i>Phasmoneura janirae</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 132 | <i>Phasmoneura sp1</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 133 | <i>Protoneura scintilla</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 134 | <i>Protoneura tenuis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 135 | <i>Psaironeura bifurcata</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 136 | <i>Psaironeura tenuissima</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 137 | <i>Mecistogaster linearis</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 138 | <i>Mecistogaster lucretia</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 139 | <i>Mecistogaster ornata</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 140 | <i>Microstigma anomalum</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 141 | <i>Microstigma maculatum</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |

Apêndice 4 – Espécies de Odonata registradas no banco dados, com ocorrência separada por interflúvio.

| Espécie | Belém | Guiana | Imeri | Inambari | Napo | Rondônia | Tapajós | Xingu |
|------------------------------------|-------|--------|-------|----------|------|----------|---------|-------|
| 1 <i>Aeschnosoma forcipula</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2 <i>Coryphaeschna adnexa</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 3 <i>Gynacantha auricularis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 4 <i>Gynacantha bifida</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 5 <i>Gynacantha gracilis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 6 <i>Gynacantha interioris</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 7 <i>Gynacantha litoralis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 8 <i>Gynacantha mexicana</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 9 <i>Gynacantha nervosa</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 10 <i>Gynacantha sp1</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 11 <i>Remartinia luteipennis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 12 <i>Staurophlebia reticulata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 13 <i>Triacanthagyna dentata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 14 <i>Triacanthagyna septima</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 15 <i>Hetaerina amazonica</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 16 <i>Hetaerina auripennis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 17 <i>Hetaerina brightwelli</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 18 <i>Hetaerina cruentata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 19 <i>Hetaerina curvicauda</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 20 <i>Hetaerina indepressa</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 21 <i>Hetaerina laesa</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 22 <i>Hetaerina moribunda</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 23 <i>Hetaerina rosea</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 24 <i>Hetaerina sanguinea</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 25 <i>Hetaerina westfalli</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 26 <i>Mnesarete aenea</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 27 <i>Mnesarete cupraea</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 28 <i>Mnesarete machadoi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 29 <i>Mnesarete smaragdina</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 30 <i>Acanthagrion abunae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 31 <i>Acanthagrion adustum</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 32 <i>Acanthagrion apicale</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 33 <i>Acanthagrion ascendens</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 34 <i>Acanthagrion chacoense</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 35 <i>Acanthagrion gracile</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 36 <i>Acanthagrion jessei</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |

| | | | | | | | | | |
|----|------------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 37 | <i>Acanthagrion minutum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 38 | <i>Acanthagrion phallicorne</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 39 | <i>Acanthagrion truncatum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 40 | <i>Aeolagrion dorsale</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 41 | <i>Aeolagrion flammeum</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 42 | <i>Argia croceipennis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 43 | <i>Argia elliptica</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 44 | <i>Argia euphorbia</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 45 | <i>Argia hasemani</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 46 | <i>Argia indicatrix</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 47 | <i>Argia infumata</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 48 | <i>Argia lilacina</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 49 | <i>Argia mollis</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 50 | <i>Argia oculata</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 51 | <i>Argia reclusa</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 52 | <i>Argia smithiana</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 53 | <i>Argia sp nova</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 54 | <i>Argia subapicalis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 55 | <i>Argia thespis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 56 | <i>Argia tinctipennis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 57 | <i>Argia fumigata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 58 | <i>Argia sp1</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 59 | <i>Cyanallagma ferenigrum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 60 | <i>Heteragrion silvarum</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 61 | <i>Homeoura nepos</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 62 | <i>Ischnura capreolus</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 63 | <i>Mesoleptobasis acuminata</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 64 | <i>Metaleptobasis amazonica</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 65 | <i>Metaleptobasis manicaria</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 66 | <i>Metaleptobasis quadricornis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 67 | <i>Metaleptobasis selysi</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 68 | <i>Metaleptobasis sp1</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 69 | <i>Oxyagrion fernandoi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 70 | <i>Phoenicagrion flammeum</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 71 | <i>Phoenicagrion sp nova</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 72 | <i>Telebasis carmesina</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 73 | <i>Telebasis carminita</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 74 | <i>Telebasis coccinea</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 75 | <i>Telebasis corallina</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | |
|-----|------------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 76 | <i>Telebasis griffinii</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 77 | <i>Telebasis racenisi</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 78 | <i>Telebasis rubricauda</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 79 | <i>Telebasis simulata</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 80 | <i>Telebasis sp_nova</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 81 | <i>Tigriagrion aurantinigrum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 82 | <i>Dictyerias atosanguinea</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 83 | <i>Heliocharis amazona</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 84 | <i>Aphylla producta</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 85 | <i>Neuraeschna harpya</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 86 | <i>Neuraeschna mina</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 87 | <i>Phyllogomphoides audax</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 88 | <i>Progomphus intricatus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 89 | <i>Progomphus maculatus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 90 | <i>Lestes forficula</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 91 | <i>Lestes minutus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 92 | <i>Anatya guttata</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 93 | <i>Antidrythemis trameiformis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 94 | <i>Argyrothemis argentea</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 95 | <i>Brachymesia furcata</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 96 | <i>Brachymesia herbida</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 97 | <i>Dasythemis esmeralda</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 98 | <i>Diastatops dimidiata</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 99 | <i>Diastatops emilia</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 100 | <i>Diastatops estherae</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 101 | <i>Diastatops intensa</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 102 | <i>Diastatops maxima</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 103 | <i>Diastatops nigra</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 104 | <i>Diastatops obscura</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 105 | <i>Diastatops pullata</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 106 | <i>Dythemis multipunctata</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 107 | <i>Elasmothermis cannaecioides</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 108 | <i>Elasmothermis williamsoni</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 109 | <i>Elga leptostyla</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 110 | <i>Erythemis attala</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 111 | <i>Erythemis carmelita</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 112 | <i>Erythemis credula</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 113 | <i>Erythemis haematogastra</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 114 | <i>Erythemis mithroides</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | |
|-----|-------------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 115 | <i>Erythemis peruviana</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | |
| 116 | <i>Erythemis plebeja</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | |
| 117 | <i>Erythemis vesiculosa</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | |
| 118 | <i>Erythrodiplax amazonica</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 119 | <i>Erythrodiplax angustipennis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 120 | <i>Erythrodiplax attenuata</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 121 | <i>Erythrodiplax avittata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 122 | <i>Erythrodiplax basalis</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 123 | <i>Erythrodiplax castanea</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 124 | <i>Erythrodiplax famula</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 125 | <i>Erythrodiplax fusca</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 126 | <i>Erythrodiplax juliana</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 127 | <i>Erythrodiplax latimaculata</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 128 | <i>Erythrodiplax lativittata</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 129 | <i>Erythrodiplax longitudinalis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 130 | <i>Erythrodiplax maculosa</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 131 | <i>Erythrodiplax melanica</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 132 | <i>Erythrodiplax nigricans</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 133 | <i>Erythrodiplax ochracea</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 134 | <i>Erythrodiplax paraguayensis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 135 | <i>Erythrodiplax umbrata</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 136 | <i>Erythrodiplax unimaculata</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 137 | <i>Erythrodiplax venusta</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 138 | <i>Fylgia amazonica</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 139 | <i>Gynothemis pumila</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 140 | <i>Idiataphe amazonica</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 141 | <i>Idiataphe longipes</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 142 | <i>Macrothemis absimilis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 143 | <i>Macrothemis hemichlora</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 144 | <i>Macrothemis imitans</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 145 | <i>Miathyria marcella</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 146 | <i>Miathyria simplex</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 147 | <i>Micrathyria aequalis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 148 | <i>Micrathyria artemis</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 149 | <i>Micrathyria catenata</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 150 | <i>Micrathyria eximia</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 151 | <i>Micrathyria hesperis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 152 | <i>Micrathyria kleerekoperi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 153 | <i>Micrathyria mengeri</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | |
|-----|----------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|
| 154 | <i>Micrathyria ocellata</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 155 | <i>Micrathyria pirassunungae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 156 | <i>Micrathyria pseudeximia</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 157 | <i>Micrathyria romani</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 158 | <i>Micrathyria spinifera</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 159 | <i>Micrathyria spuria</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 160 | <i>Micrathyria stawiarskii</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 161 | <i>Micrathyria unguolata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 162 | <i>Misagria calverti</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 163 | <i>Misagria parana</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 164 | <i>Nephepeltia berlai</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 165 | <i>Nephepeltia flavifrons</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 166 | <i>Oligoclada abbreviata</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 167 | <i>Oligoclada amphinome</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 168 | <i>Oligoclada pachystigma</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 169 | <i>Oligoclada stenoptera</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 170 | <i>Oligoclada sylvia</i> | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 171 | <i>Oligoclada walkeri</i> | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 172 | <i>Oligoclada xanthopleura</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 173 | <i>Orthemis concolor</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 174 | <i>Orthemis cultriformis</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 175 | <i>Orthemis discolor</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 176 | <i>Orthemis aequilibris</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 177 | <i>Pantala flavescens</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 178 | <i>Perithemis bella</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 179 | <i>Perithemis cornelia</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 180 | <i>Perithemis electra</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 181 | <i>Perithemis icteropectera</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 182 | <i>Perithemis lais</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 183 | <i>Perithemis mooma</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 184 | <i>Perithemis thais</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 185 | <i>Planiplax arachne</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 186 | <i>Planiplax phoenicura</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 187 | <i>Rhodopygia cardinalis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 188 | <i>Rhodopygia geijskesi</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 189 | <i>Tholymis citrina</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 190 | <i>Tramea binotata</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 191 | <i>Tramea calverti</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 192 | <i>Tramea cophysa</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |

| | | | | | | | | | |
|-----|-----------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 193 | <i>Tramea minuta</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 194 | <i>Tramea rustica</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 195 | <i>Uracis fastigiata</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 196 | <i>Uracis imbuta</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 197 | <i>Uracis infumata</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 198 | <i>Uracis oviposatrix</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 199 | <i>Uracis reducta</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 200 | <i>Uracis siemensii</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 201 | <i>Zenithoptera anceps</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 202 | <i>Zenithoptera fasciata</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 203 | <i>Zenithoptera lanei</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 204 | <i>Zenithoptera viola</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 205 | <i>Heteragrion angustipernne</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 206 | <i>Heteragrion bariaii</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 207 | <i>Heteragrion consors</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 208 | <i>Heteragrion ictericum</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 209 | <i>Heteragrion icterops</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 210 | <i>Heteragrion sp_nova</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 211 | <i>Oxystigma petiolatum</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 212 | <i>Oxystigma williamsoni</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 213 | <i>Perilestes attenuatus</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 214 | <i>Perilestes minor</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 215 | <i>Perilestes solutus</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 216 | <i>Perissolestes aculeatus</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 217 | <i>Perissolestes romulus</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 218 | <i>Chalcopteryx radians</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 219 | <i>Chalcopteryx rutilans</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 220 | <i>Polythore vittata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 221 | <i>Acanthagrion temporale</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 222 | <i>Drepanoneura janirae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 223 | <i>Epipleoneura albuquerquei</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 224 | <i>Epipleoneura capilliformis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 225 | <i>Epipleoneura haroldoi</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 226 | <i>Epipleoneura kaxuriana</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 227 | <i>Epipleoneura machadoi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 228 | <i>Epipleoneura manauensis</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 229 | <i>Epipleoneura metallica</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 230 | <i>Epipleoneura sp nova</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 231 | <i>Epipleoneura sp1</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |

| | | | | | | | | | |
|-----|-----------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 232 | <i>Epipleoneura spatulata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 233 | <i>Epipleoneura tariana</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 234 | <i>Epipleoneura venezuelensis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 235 | <i>Epipleoneura westfalli</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 236 | <i>Epipleoneura williamsoni</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 237 | <i>Neoneura denticulata</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 238 | <i>Neoneura gaida</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 239 | <i>Neoneura lucas</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 240 | <i>Neoneura luzmarina</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 241 | <i>Neoneura rubriventris</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 242 | <i>Neoneura sylvatica</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 243 | <i>Phasmoneura exigua</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 244 | <i>Phasmoneura janirae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 245 | <i>Phasmoneura</i> sp1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 246 | <i>Protoneura scintilla</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 247 | <i>Protoneura tenuis</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 248 | <i>Psaironeura bifurcata</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 249 | <i>Psaironeura tenuissima</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 250 | <i>Mecistogaster linearis</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 251 | <i>Mecistogaster lucretia</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 252 | <i>Mecistogaster ornata</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 253 | <i>Microstigma anomalum</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 254 | <i>Microstigma maculatum</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |

CAPÍTULO 3

LIMITAÇÕES À DISPERSÃO MOLDANDO A SIMILARIDADE EM COMUNIDADE DE ODONATA DE RIACHOS AMAZÔNICOS

Autores: Leandro Juen¹

Paulo De Marco Júnior²

Endereço:

¹ Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Goiás, 74.001-970 Goiânia, Goiás, Brasil

e-mail: leandrojuen@yahoo.com.br

² Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Goiás, 74.001-970 Goiânia, Goiás, Brasil

e-mail: pdemarco@icb.ufg.br

RESUMO

Considerando as teorias sobre limitação à dispersão e explicações neutras e baseadas no nicho para explicar a similaridade entre comunidades, quantificamos a importância relativa dos fatores espaciais e ambientais para explicar a variação na composição das comunidades de adultos de Odonata na Bacia Amazônica, testamos as predições de que (i) por serem organismos alados o efeito do ambiente vai ser maior do que o geográfico; (ii) O efeito do espaço será maior para Zygoptera do que para Anisoptera, devido seu menor tamanho corporal; (iii) O mesmo é esperado para a taxa de declínio da similaridade que deverá ser bem mais rápido para Zygoptera; (iv) A similaridade inicial deverá ser maior para Anisoptera em consequência da maior capacidade de dispersão. Foram amostrados 92 igarapés distribuídos em cinco grandes

interflúvios amazônicos. Os resultados indicam que as características ambientais e geográficas são importantes na determinação dos padrões de diversidade beta entre os locais estudados, mas revelam que sua importância relativa varia consideravelmente entre as duas subordens. A similaridade inicial variou significativamente entre os organismos com diferente capacidade de dispersão. Para a subordem Zygoptera a similaridade inicial foi bem maior (SI: 0,369; 95% IC: 0,353 – 0,385) do que para Anisoptera que possui maior capacidade de dispersão (SI: 0,164; 95% IC: 0,134 – 0,197). Já para a distância geográfica necessária para atingir a metade da similaridade inicial (*halving distance*), os resultados foram inversos, os organismos com maior capacidade de dispersão (Anisoptera HD: 2.286,16; 95% IC: 1.073,56 – 3.975,04) apresentaram os maiores valores (Zygoptera HD: 412,29; 95% IC: 384,08 – 440,80). Os requerimentos ecológicos e a capacidade de dispersão das espécies podem explicar o efeito do ambiente e do espaço na diversidade beta. As variações encontradas entre as subordens podem ser devido às diferentes respostas entre as espécies de acordo com a variação no tamanho corporal. As espécies de menor tamanho corporal devem ser mais sensíveis às variações ambientais por restrições ecofisiológicas. Por outro lado, organismos grandes que tenham boa capacidade de dispersão e menor restrição das características ambientais tendem a apresentar maiores distribuições e menores relações com variáveis ambientais e/ou geográficas.

INTRODUÇÃO

Explicar os padrões de variação na composição das espécies é um dos principais desafios para os estudos ecológicos (Gravel et al. 2006). Apesar de compartilharem um *pool* regional de espécies comuns, locais inseridos em uma mesma região, mostram variação substancial na riqueza e na composição de espécies (McCauley et al. 2008). Esse grau de mudança ou substituição na composição de espécies entre locais é conhecido como diversidade beta (Whittaker 1972), existindo duas abordagens principais para explicar sua variação: uma baseada em mecanismos puramente ambientais (Teoria do Nicho) e a outra em fatores espaciais (Teoria Neutra) (Gravel et al. 2006). De acordo com a Teoria do Nicho, cada espécie tem um conjunto de condições bióticas e abióticas que determinam os limites dentro dos quais as espécies podem persistir. Assim, o principal fator que afetaria a distribuição das espécies seriam os fatores ambientais e, assim, locais com características ambientais similares apresentariam menor diversidade beta.

Por outro lado, a Teoria Neutra, proposta por Hubbell (2001), está baseada nos pressupostos de que todos os organismos de todas as espécies apresentem aptidões idênticas (taxas de nascimento, morte, dispersão e especiação), e desta forma, teriam a mesma probabilidade de chegar e de ter sucesso nos ambientes, e que cada comunidade local estaria saturada não havendo mudanças no número total de indivíduos dentro da comunidade ao longo do tempo, assim a entrada de novos indivíduos na comunidade ocorreria apenas em função de eventos de mortalidade ou emigração. Como todas as espécies possuem propriedades ecológicas idênticas, o principal agente estruturador da similaridade faunística em uma escala de tempo ecológica, seria a dispersão mediada pela distância geográfica entre essas comunidades. Locais mais próximos teriam maiores chances de serem colonizados por indivíduos das mesmas espécies existentes

nas comunidades circunvizinhas. A consequência mais clara é que locais mais próximos teriam maior compartilhamento de espécies.

Cada um dos modelos tem limitações que têm sido amplamente discutidas (Chesson 2000; Hubbell 2005; Chave et al. 2002; Chave 2004; Tilman 2004; Chase 2005; Gaston and Chown 2005; Gravel et al. 2006). No entanto, alguns autores sugerem que a Teoria Neutra e do Nicho são dois extremos finais de um *continuum* que estrutura a comunidade e não é determinado por nenhum dos dois processos isolados (Leibold and McPeck 2006), ou até mesmo que não existe um antagonismo entre esses modelos, pois o foco de ambas são processos complementares que controlam a dinâmica da comunidade (Adler et al. 2007). A hipótese do *continuum* (Gravel et al. 2006) propõe que a junção das duas teorias forma um gradiente lógico que vai da competição à exclusão competitiva. Resultados empíricos têm sustentado essa proposta (Cottenie 2005).

O debate entre essas teorias, no entanto, permitiu reforçar o papel das restrições geradas por diferenças na capacidade de dispersão sobre os padrões gerais observados em comunidades naturais. Esses efeitos, mesmo sendo há muito tempo reconhecidos, ganharam novas abordagens analíticas e teóricas que permitem avaliar melhor até que ponto a adaptação a condições locais ou a capacidade de dispersão (ou mesmo a interação entre esses fatores) determinam a diversidade beta em escalas espaciais mais amplas. Nesse sentido, Soininen *et al* (2007) argumentam que diferenças de similaridade entre as comunidades ecológicas podem ser explicadas no mínimo por três mecanismos: i) A similaridade decai com a distância por causa da diminuição da similaridade nas características ambientais (ambiente espacialmente estruturado) e, como as espécies diferem em suas habilidades e performance sob condições ambientais diferentes (nichos), isso criaria um gradiente de distribuição (Nekola and White 1999; Tuomisto et al. 2003); ii) A configuração espacial e a natureza da paisagem ditam as taxas de dispersão dos organismos entre os locais; iii) A similaridade entre comunidades decai com a distância mesmo que os ambientes sejam completamente homogêneo,

devido à dispersão dos organismos serem limitadas (Hubbell 2001). Soininen *et al* (2007) enfatiza que a taxa de decaimento em muitas comunidades é, provavelmente, controlado conjuntamente, por processos baseados em nicho, configuração espacial e neutralidade, não sendo mutuamente exclusivos (Tuomisto et al. 2003; Cottenie 2005).

Soininen *et al* (2007), em uma meta-análise recente usa dois parâmetros para avaliar a similaridade entre comunidades, a similaridade inicial e a distância geográfica necessária para atingir a metade da similaridade inicial (*halving distance*), afirmando que esses parâmetros devem apresentar variação previsível de acordo com as características dos organismos. A similaridade inicial é diretamente relacionada com o intercepto de uma relação. A distância geográfica e a *halving distance* são diretamente associada à inclinação da reta que representa o declínio médio da similaridade com o aumento da distância. Uma predição é que a taxa de declínio da similaridade deve ser maior para organismos com baixa capacidade de dispersão, resultando em um rápido decaimento da similaridade com o aumento da distância geográfica entre os locais (Soininen et al. 2007). Por outro lado, a similaridade inicial aumentará com o tamanho corporal, uma vez que organismos menores são especialmente sensíveis a variação da escala fina do ambiente. A alta capacidade de dispersão pode ter um efeito homogeneizador nos padrões da comunidade (Cadotte 2006), no mínimo para as espécies que apresentam baixa especialização de habitat. Alta similaridade indica baixa diversidade beta, já a distância geográfica necessária para atingir a metade da similaridade inicial (*halving distance*) reflete a variação da diversidade beta dependente da escala, *halving distances* pequenas indicam *turnover* na composição da espécie fortemente dependente da escala geográfica (Soininen et al. 2007).

Os insetos da Ordem Odonata incluem espécies nas quais a habilidade de voo aumenta com o tamanho corporal, determinando diretamente a capacidade de percorrer grandes distâncias (Conrad et al. 1999; Michiels and Dhondt 1989; Grabow and Ruppell 1995; May 1981). No entanto, o tamanho corporal não é distribuído uniformemente entre os dois grupos taxonômicos mais amplos; espécies da subordem Anisoptera são

em geral maiores do que os de Zygoptera, e é esperado que eles apresentem maior capacidade de dispersão (Corbet 1999; Silsby 2001). A capacidade de dispersão é também indiretamente relacionada à habilidade de termorregulação, porque ambas estão relacionadas ao tamanho corporal. Espécies de Odonata maiores são geralmente endotérmicas e podem manter o voo por longos períodos (Corbet 1999). Em contraste, espécies ectotérmicas ou necessitam da incidência direta da luz (espécies heliotérmicas) ou de trocas de calor por convecção (espécies conformadoras) para manter sua atividade (Heinrich and Casey 1978; May 1991; Heinrich 1993). Espécies heliotérmicas são preditas de serem maiores do que as espécies conformadoras, sendo as últimas mais suscetíveis às variações de temperatura do ambiente (Corbet 1999; De Marco and Resende 2004). Em geral, as espécies de Zygoptera são mais frequentemente conformadoras quando comparadas com Anisoptera que, quase sempre são heliotérmicas e endotérmicas. É importante observar que esses traços (tamanho corporal, capacidade de dispersão e termorregulação) também estão associados a outras características importantes para o sucesso reprodutivo de cada espécie, e.g., a agressividade na defesa de territórios (De Marco and Resende 2004) e escolha de habitats. Em verdade, as espécies de Odonata presentes em riachos de cabeceira de sistemas florestais tropicais tendem a ser de pequeno tamanho corporal e, conseqüentemente, com maior dependência da temperatura local (que varia pouco dentro de florestas maduras), e baixa capacidade de dispersão (Batista and De Marco, *no prelo*; Juen and De Marco 2011)

Indivíduos maiores tendem a apresentar mecanismos homeostáticos mais eficientes e maior mobilidade, e por isto, eles tendem a tolerar condições ambientais mais diversificadas, em conseqüência disso, possuem maior distribuição geográfica (Hughes et al. 2000; Tschardt et al. 2002). As espécies de menor tamanho corporal devem ser mais sensíveis às variações ambientais por restrições ecofisiológicas (Corbet and May 2008; Corbet 1999) ou por uma maior especialização de habitat (Batista & De Marco, *no prelo*). Assim, caso o espaço seja o principal agente estruturador da

comunidade, espera-se que seja mais evidente para Zygoptera, devido sua menor vagilidade, e pouco expressivo para Anisoptera.

Os traços das espécies são importantes fatores atuantes em suas distribuições, bem como, na determinação da ponderação entre os fatores relacionados a nicho e a neutro (Thompson and Townsend 2006; Tilman 2004). É possível, no entanto, que as respostas às restrições ambientais (ligadas à teoria do nicho) e às limitações de dispersão (ligadas à teoria neutra) não funcionem de forma independente. Assim, espécies muito especializadas teriam uma pequena proporção dos habitats considerados disponíveis em relação aos recursos necessários à sua persistência e, conseqüentemente, teriam dificuldades na dispersão e na escolha de locais. Portanto, grupos com nichos mais restritos teriam uma limitação espacial à dispersão causada por uma barreira ambiental que limita a colonização de novas áreas. Evidentemente, que esse argumento está baseado em uma distribuição uniforme dos tipos de habitat no ambiente. De Marco (1998) sugere que espécies consideradas *fliers* e que colonizam áreas abertas não devem ser consideradas generalistas, mas na verdade são especializadas em um recurso que representa uma grande proporção dos habitats disponíveis.

Nós usamos dados de um conjunto de igarapés da Bacia Amazônica para quantificar a importância relativa dos fatores espaciais (distância entre igarapés) e ambientais (e.g. pH, condutividade, oxigênio dissolvido, largura do canal) para explicar a variação na composição das comunidades de adultos Odonata. As predições testadas foram: i) por serem organismos alados e devido às exigências ecofisiológicas da ordem, o efeito do ambiente será maior do que o efeito do espaço; ii) Zygoptera são em geral organismos menores, possuindo menor capacidade de dispersão do que Anisoptera, por isso o esperado é que o espaço tenha maior influência relativa na sua distribuição; iii) A taxa de declínio da similaridade de composição entre os igarapés deverá ser maior para Zygoptera do que para Anisoptera, devido sua menor capacidade de dispersão o que resultará em um rápido decaimento da similaridade conforme aumenta a distância; iv) a similaridade inicial será maior para os organismos com maior capacidade de dispersão

(Anisoptera), por outro lado, a distância geográfica necessária para atingir a metade da similaridade inicial (*halving distance*) será menor para Zygoptera, por possuir menor capacidade de dispersão.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido em igarapés de cinco interflúvios amazônicos, Guiana, Inambari, Rondônia, Tapajós e Xingu (Figura 1). No Interflúvio Guiana as amostras se deram em 24 igarapés na Reserva Florestal Adolpho Ducke, próximo à cidade de Manaus – AM. No município de Porto Velho – RO foram amostrados 16 córregos na margem esquerda do Rio Madeira, pertencentes ao Interflúvio de Inambari e sete igarapés na margem direita, pertencentes ao Interflúvio Rondônia. No Interflúvio Tapajós foram amostrados 27 igarapés próximos da foz do Rio Tapajós, dentro da Floresta Nacional de Tapajós, nos municípios de Santarém e Belterra- PA. Neste interflúvio, em sua parte superior, houve ainda, amostragem de quatro igarapés, no município de Querência – MT. No Interflúvio do Xingu foram amostrados 11 igarapés na porção inferior do Rio Anapú, entre os rios Tocantins e Xingu, Floresta Nacional de Caxiuanã que está situada nos municípios de Melgaço e Portel – PA e três na Floresta Nacional de Carajás, localizada no sudeste do estado do Pará, nos municípios de Parauapebas, Canaã dos Carajás e Água Azul do Norte. Descrição mais detalhada da área de estudo pode ser encontrada no capítulo 2.

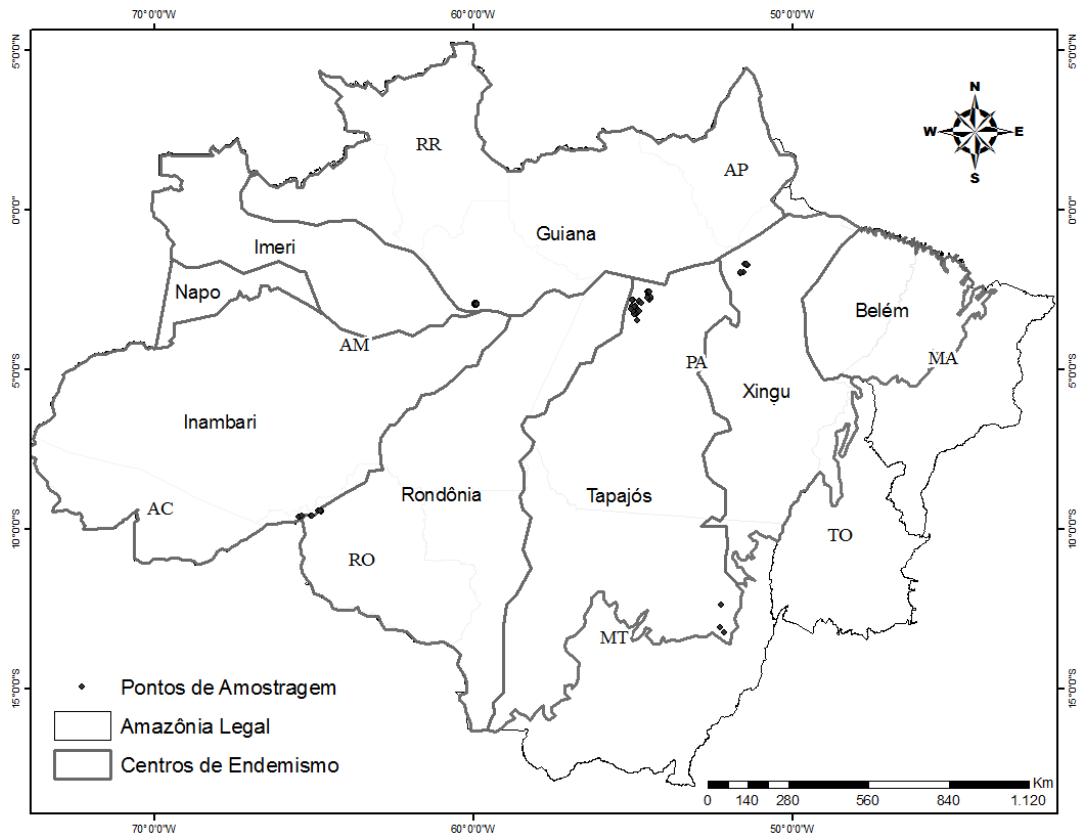


Figura 1 – Bacia Amazônica separada por interflúvios dos principais rios, que correspondem às oito regiões de endemismo, segundo a classificação de Silva *et al.* (2005). Os pontos preenchidos representam localidades onde foram realizadas coletas de Odonata, na Bacia Amazônica.

Coleta de dados em campo

A metodologia do levantamento da comunidade de Odonata está baseada em um método de varredura com áreas fixas, já empregado em outros estudos com esse grupo (Juen and De Marco 2011; Ferreira-Peruquetti and Fonseca-Gessner 2003; Ferreira-Peruquetti and De Marco 2002). As amostragens consistiram na contagem visual do número de indivíduos adultos de cada espécie de Odonata, presente em 100 metros do corpo d'água de cada área, divididos em 20 segmentos de cinco metros. O tempo médio de permanência em cada ponto de amostragem foi de uma hora. Concomitantemente, foi tomada a medida da temperatura do ar em local sombreado perto do corpo d'água. As coletas só foram realizadas quando havia sol e temperaturas acima de 19°C, pois alguns estudos mostram que abaixo dessa temperatura Odonata

diminuem suas atividades (De Marco and Resende 2002; May 1976; May 1991). Indivíduos de cada espécie observada foram coletados com rede entomológica para confirmação da identificação. Esses indivíduos foram acondicionados em envelopes de papel e mergulhados em acetona P.A., durante 12 horas para Zygoptera e 48 a 72 horas para Anisoptera, para sua conservação. Após a secagem, por evaporação, foram acondicionados em envelopes plásticos sobre papel cartão e depositados como material testemunho na coleção do Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese (LETS – Universidade Federal de Goiás). Para a identificação dos espécimes coletados, foram utilizadas chaves sistemáticas (Garrison 1990; Belle 1988; Borror 1945; Belle 1996; Lencioni 2005; Costa et al. 2002; Lencioni 2006), e comparados com a coleção do LETS e em alguns casos enviados a especialista para confirmar da identificação.

Variáveis ambientais

Em cada igarapé foi medida a largura média do canal (m) através de cinco medidas equidistantes (20m) ao longo do transecto determinado com auxílio de uma trena de 50m. A profundidade média do canal (m) foi calculada, nos mesmos locais onde a largura foi conferida a partir de três sondagens, uma no centro e em cada margem do canal usando uma fita métrica (Apêndice 1). As temperaturas da água e do ar (na sombra) foram medidas com termômetro digital (Multidigital ®). Os dados de pH, turbidez, condutividade elétrica, oxigênio dissolvido (OD), foram mensurados com uma sonda multi-parâmetro portátil (Horiba) (Apêndice 1).

As características físicas do ambiente foram avaliadas usando o procedimento descrito no Índice de Integridade de Habitat do ambiente (IIH) (Nessimian et al. 2008). Este protocolo é constituído por doze itens que descrevem as condições ambientais, entre os quais o padrão de uso da terra adjacente à vegetação ribeirinha; largura da mata ciliar e seu estado de preservação; estado da mata ciliar dentro de uma faixa de 10m; descrição das condições do canal quanto ao tipo de sedimento e presença de dispositivos de retenção; estrutura e desgaste dos barrancos marginais do rio; caracterização do leito

do rio quanto ao substrato, vegetação aquática, detritos e disposição das áreas de corredeiras, poções e meandros. Cada item é composto de quatro a seis alternativas ordenadas de forma a representar sistemas cada vez mais íntegros. Para que cada item (pergunta, p_i) tenha peso igual na análise, os valores observados (a_o) foram padronizados dividindo pelo valor máximo possível para o item (a_m – equação 1). O índice final é a média desses valores em relação ao número de variáveis amostradas (n - equação 2).

$$p_i = \frac{a_o}{a_m} \quad \text{Equação 1}$$

$$IIIH = \frac{\sum_{i=1}^n p_i}{n} \quad \text{Equação 2}$$

O valor obtido varia de 0 – 1 e quanto maior o valor total obtido mais conservado é o ambiente.

Variáveis espaciais

Como foi usado uma matriz de dados brutos para as análises (Legendre et al. 2005; Tuomisto and Ruokolainen 2006), uma série de variáveis espaciais, foram criadas com as análises de coordenadas principais de matrizes de vizinhança (PCNM) (Borcard and Legendre 2002; Borcard et al. 2004; Diniz-Filho and Bini 2005; Dray et al. 2006; Griffith and Peres-Neto 2006). Nessa análise, as coordenadas geográficas são primeiramente usadas para criar uma matriz de distâncias entre os locais amostrados (igarapés). De acordo com os procedimentos descritos por Griffith & Peres-Neto (2006), a variação espacial total é decomposta em um conjunto finito de variáveis (filtros ou autovetores) espaciais explanatórias, cada qual correspondendo a uma escala, ou estrutura espacial específica (Nabout et al. 2009). Assim, esta decomposição possibilita a análise espacial em todas as escalas que podem ser descritas pela configuração espacial dos locais de amostragem (Borcard et al. 2004). Todos autovetores com coeficientes I de Moran maiores que 0,1 foram incluídos na matriz de

preditores espaciais. Esta análise foi realizada no software Spatial Analysis in Macroecology v. 4.0, SAM (Rangel et al. 2010). Os escores dessa análise (PCNM), derivados da matriz das coordenadas geográficas, foram utilizados para representar as variáveis espaciais nas análises de redundâncias, em todas as análises, e de acordo com o critério acima, três filtros foram selecionados.

Análise Estatística

Para cada igarapé foi determinada a abundância relativa de cada espécie somando todos os segmentos de cada transecto. Para aqueles igarapés que foram realizados mais de uma amostragem foi calculada a abundância média para cada espécie. As análises se deram entre os diferentes igarapés, que foram considerados réplicas para as hipóteses desse estudo.

Análise de correspondência

Para visualização da estrutura e similaridade da composição de espécies entre os igarapés foi usado uma análise de correspondência com remoção do efeito do arco (DCA) (Hill and Gauch, Jr. 1980), usando os dados de incidência das espécies.

Partição da variância

Para quantificar a importância dos componentes ambientais e espaciais na estruturação da comunidade de Odonata foi usado Análises de Redundâncias Parciais (pRDA) (Legendre and Legendre 1998). Para essas análises, as variáveis respostas foram as matrizes de densidades e de incidência (presença/ausência) e as variáveis explanatórias incluíram os conjuntos de variáveis ambientais (Ambiente) e espaciais (Espaço). A porcentagem de variação total das variáveis respostas foram atribuídas a diferentes componentes da variação: [a] variação atribuída unicamente às variáveis

ambientais; [b] variação conjunta explicada pelo espaço e ambiente (variabilidade na estrutura da comunidade que pode ser explicada pela variação ambiental espacialmente estruturada); [c] variação atribuída unicamente às variáveis espaciais; ; [d] variação residual (total da variação não explicada por nenhuma das frações anteriores). Os resultados da análise de partição da variância foram dados pelas frações ajustadas da variação. A significância do teste foi avaliada por teste de permutação usando 999 randomizações (Peres-Neto et al. 2006). As análises foram realizadas para todas as espécies e separados por subordem, buscando avaliar o efeito exercido dentro de cada subordem. Todos os testes foram feitos no programa R, usando o pacote VEGAN e a função Varpart (R program, www.r-project.org) (R Development Core Team 2010).

A matriz de similaridade faunística foi criada com base nos dados de abundância das espécies. Os dados de densidade foram transformados usando a transformação de Hellinger, sendo indicada por preservar as distâncias entre as unidades amostrais em Análises de Redundâncias e também porque os dados apresentam muitos valores iguais a zero. Todas as variáveis ambientais exceto o pH, passaram por transformação logarítmica antes da análise.

Mantel Parcial

Para avaliar o efeito do ambiente e do espaço sobre a variação da diversidade beta utilizou-se de análise complementar um Mantel parcial (Manly 1994). O teste de Mantel parcial correlaciona uma matriz resposta a uma explicativa, condicionadas por uma terceira matriz explanatória (Legendre and Legendre 1998), sendo válido quando o objetivo do estudo é o teste de hipóteses sobre as causas da variação da diversidade beta entre grupos de sítios (Legendre et al. 2005).

A matriz de distância ambiental (Ambiente) foi criada usando as variáveis IIIH, pH, condutividade, temperatura do ar, oxigênio dissolvido, largura e profundidade. Para a de distância espacial (Espaço) foram usados os filtros espaciais gerados nas análises

de PCNM. Para a criação da matriz de distância ambiental, as médias das variáveis ambientais foram padronizadas. A medida de distância utilizada foi a distância euclidiana. A matriz de similaridade faunística foi criada com base nos dados de incidência e de abundância das espécies. O método de distância utilizado foi o índice quantitativo de Sørensen.

A matriz de diversidade beta foi primeiramente correlacionada à matriz ambiental, condicionada pela matriz espacial, e em seguida a matriz de diversidade beta foi correlacionada à matriz espacial, condicionada pela matriz ambiental. Os testes foram realizados utilizando o método de correlação de Pearson e os níveis de significância foram obtidos utilizando 10000 permutações. Todas as análises foram desenvolvidas com auxílio do programa R (R Development Core Team 2010).

Índice de Decaimento

Para avaliar a variação da composição da comunidade foi usada a abordagem de distância de decaimento da similaridade de Soininen *et al.* (2007). A similaridade de composição entre os locais foi mensurada pelo índice de Sørensen. Usando regressão log-linear, foi avaliado o efeito da distância geográfica (km) sobre a similaridade de composição de espécies. A relação da distância de decaimento foi descrita usando a similaridade inicial e a distância espacial necessária para atingir a metade da similaridade inicial (*halving distance*). Foi usada como similaridade inicial o valor da similaridade de composição de espécie a uma distância de um quilômetro. Essa maneira de operacionalizar a análise do decaimento da similaridade foi utilizada por Soininen *et al.* (2007) e permite analisar dados de diversas fontes com diferentes métodos. Os parâmetros α e β gerados pela regressão log-linear (Zar 2010) foram usados para estimar a similaridade inicial a 1km, $y = \alpha^{\beta x}$ e a distância geográfica necessária para atingir a metade da similaridade (*halving distance*), $x = ((\log 1/2)/\beta) + 1$. Os intervalos de confiança foram calculados usando o procedimento de *Bootstrap*.

RESULTADOS

Padrões gerais

Foram amostrados 3.272 indivíduos, distribuídos em 151 espécies, 52 gêneros e 11 famílias. A subordem Zygoptera foi a mais abundante com 2.836 indivíduos e a mais diversa com 92 espécies, 28 gêneros e oito famílias. Para Anisoptera a abundância foi de 436 indivíduos, distribuídos em 59 espécies, 24 gêneros e três famílias (Apêndice 2). Em Anisoptera a família mais diversa foi Libellulidae (52 espécies e 422 indivíduos), seguida por Aeshnidae (quatro espécies e 10 indivíduos) e Gomphidae (três espécies e quatro indivíduos). Para Zygoptera a família mais diversa foi Coenagrionidae (34 espécies e 768 indivíduos), seguidas por Protoneuridae (24 espécies e 542 indivíduos) e Calopterygidae (13 espécies e 729 indivíduos).

A ordenação dos igarapés amostrados com base na composição de espécies mostra que os igarapés da mesma região ficaram ordenados mais próximos (Figura 2). Os igarapés da Reserva Ducke foram os que apresentaram maior agrupamento entre as unidades amostrais. A região de Tapajós também apresentou alto agrupamento, conforme a análise de ordenação. As amostras das regiões de Inambari, Rondônia e Caxiuanã foram as que ficaram mais dispersas pela ordenação, mostrando uma menor similaridade na composição de fauna. Como o número de amostras realizadas na região do Xingu e de Carajás foi menor, não foi possível detectar um padrão claro na similaridade entre as amostras, embora os três igarapés amostrados em Carajás ficassem ordenados próximos (Figura 2).

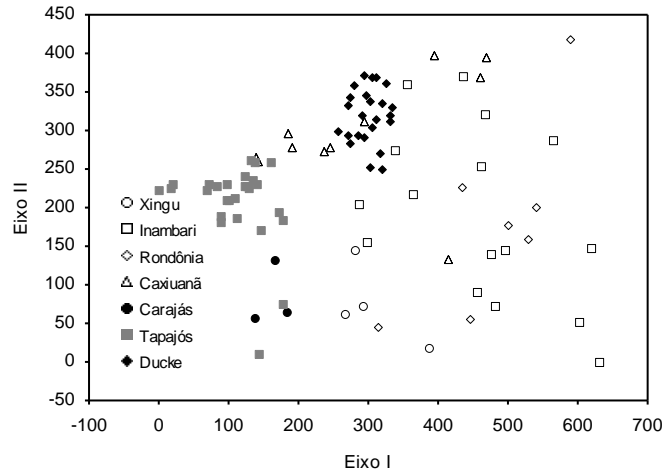


Figura 2 – Ordenação da análise de correspondência destendenciada (DCA), a partir dos dados de incidência das espécies de Odonata.

A variação da matriz de comunidade com dados de densidade assim como a matriz com dados de incidência apresentou efeitos estatisticamente significativos, seja por variáveis ambientais ou espaciais. No que diz respeito às subordens, as porcentagens de explicação foram menores considerando-se Anisoptera em comparação com Zygoptera. Mesmo havendo efeito significativo sobre a variação das comunidades, os efeitos isolados do ambiente e do espaço ou a interação entre esses dois fatores, foram baixos, com uma grande parte da variação na comunidade permanecendo sem explicação (Tabela 1).

Tabela 1 – Partição da variância (RDA) da densidade e incidência para todas as espécies de Odonata e pelas separadas por subordens. (Ambiente representa o efeito atribuído unicamente às variáveis ambientais; Espaço é o efeito que pode ser atribuído unicamente às variáveis espaciais; Interação é o efeito atribuído a interação do espaço e ambiente; Variação residual é a variação que não é explicada).

| | Abundância | | Binário | |
|-------------------|----------------|--------|----------------|--------|
| | R ² | P | R ² | P |
| Todas espécies | | | | |
| Ambiente | 0,082 | <0,001 | 0,064 | <0,001 |
| Interação | 0,096 | | 0,083 | |
| Espaço | 0,081 | <0,001 | 0,058 | <0,001 |
| Variação residual | 0,741 | | 0,795 | |
| Anisoptera | | | | |
| Ambiente | 0,028 | 0,042 | 0,020 | 0,084 |
| Interação | 0,019 | | 0,019 | |
| Espaço | 0,008 | 0,102 | 0,007 | 0,119 |
| Variação residual | 0,945 | | 0,954 | |
| Zygoptera | | | | |
| Ambiente | 0,086 | <0,001 | 0,072 | <0,001 |
| Interação | 0,103 | | 0,093 | |
| Espaço | 0,087 | <0,001 | 0,064 | <0,001 |
| Variação residual | 0,724 | | 0,771 | |

A variação da diversidade beta foi afetada pelo ambiente e pelo espaço (Tabela 2). Avaliando esses efeitos separados por subordens, o efeito do ambiente foi maior para Zygoptera do que para Anisoptera (Tabela 2), além disso, não houve efeito do espaço sobre a matriz de Anisoptera. Quando o efeito foi avaliado, separado por famílias, pequenas diferenças foram observadas entre a diversidade beta calculada com dados de incidência e de abundância. Para os dados de incidência o ambiente não afetou a distribuição de Libellulidae e de Coenagrionidae, já para os dados de abundância, a ausência de efeito do ambiente sobre Coenagrionidae se manteve e o espaço não afetou a similaridade de Libellulidae. Como esperado, a matriz de distância ambiental mostrou-se espacialmente estruturada (Tabela 2).

Tabela 2 – Efeito das variáveis ambientais e espacial (Mantel Parcial) sobre a diversidade beta estimada com dados de incidência e de abundância para todas as espécies de Odonata e separados por subordem e famílias.

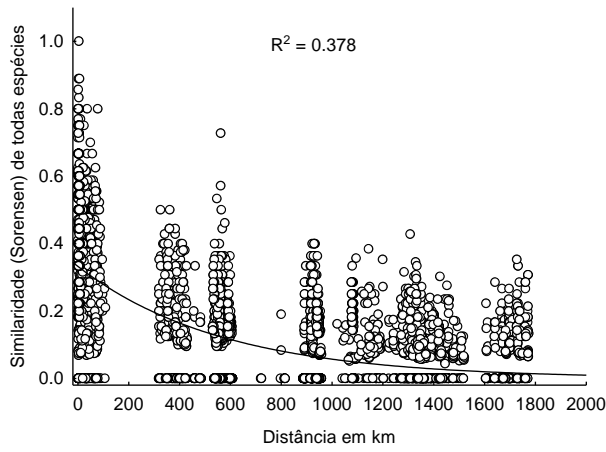
| | | Beta abundância | | Beta binário | |
|----------------|----------|-----------------|----------------|----------------|--------|
| | | R ² | R ² | R ² | P |
| Todas espécies | Ambiente | 0,268 | <0,001 | 0,235 | <0,001 |
| | Espaço | 0,364 | <0,001 | 0,401 | <0,001 |
| Anisoptera | Ambiente | 0,131 | 0,001 | 0,16 | 0,031 |
| | Espaço | 0,057 | 0,166 | 0,072 | 0,083 |
| Zygoptera | Ambiente | 0,259 | <0,001 | 0,237 | <0,001 |
| | Espaço | 0,373 | <0,001 | 0,394 | <0,001 |
| Libellulidae | Ambiente | 0,121 | 0,004 | 0,064 | 0,095 |
| | Espaço | 0,073 | 0,056 | 0,133 | 0,005 |
| Calopterygidae | Ambiente | 0,227 | <0,001 | 0,214 | <0,001 |
| | Espaço | 0,322 | <0,001 | 0,338 | <0,001 |
| Coenagrionidae | Ambiente | 0,041 | 0,098 | 0,014 | 0,339 |
| | Espaço | 0,246 | <0,001 | 0,301 | <0,001 |
| Protoneuridae | Ambiente | 0,187 | <0,001 | 0,164 | <0,001 |
| | Espaço | 0,118 | 0,004 | 0,212 | <0,001 |
| Espaço | Ambiente | 0,454 | <0,001 | | |

O decaimento da similaridade variou entre as subordens, bem como entre famílias. A relação entre o espaço e o decaimento de similaridade de Zygoptera ($R^2 = 0,378$) foi bem maior do que em Anisoptera ($R^2 = 0,030$) (Figura 3B e C) e similar ao de Odonata (Fig 3A), além de apresentar uma taxa de decaimento bem mais abrupta (Tabela 3). Para as famílias as maiores relações foram observadas em Protoneuridae ($R^2 = 0,358$) e Calopterygidae ($R^2 = 0,284$) (Figura 4D e B, respectivamente), apresentando também as maiores taxas de decaimento (Tabela 3). Os Libellulidae que apresentam maior capacidade de dispersão tiveram menor relação com o espaço ($R^2 = 0,017$) e menor inclinação da reta do ajuste, mostrando menor decaimento na similaridade de composição.

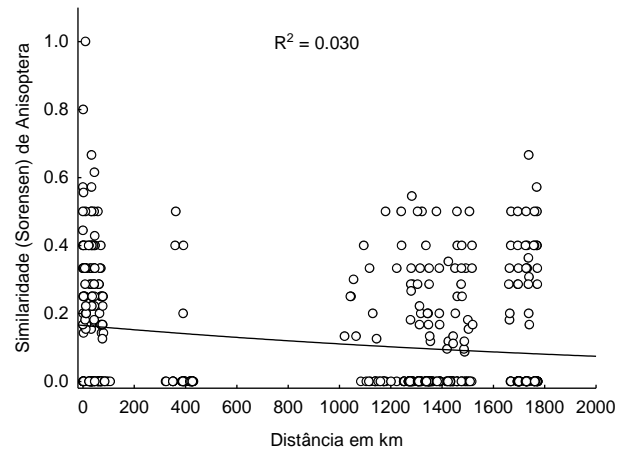
Tabela 3 – Relação do efeito do espaço sobre a composição de espécies de Odonata. Parâmetros da regressão log-linear. min: mínimo; max: máximo.

| | α | α min. | α max | B | β min | β max | R^2 |
|----------------|----------|---------------|--------------|----------|-------------|-------------|-------|
| Todas as | | | | | | | |
| espécies | 0,333 | 0,324 | 0,342 | -0,00176 | -0,00185 | -0,00167 | 0,378 |
| Anisoptera | 0,165 | 0,138 | 0,191 | -0,00040 | -0,00059 | -0,00021 | 0,031 |
| Zygoptera | 0,370 | 0,360 | 0,380 | -0,00169 | -0,00177 | -0,00160 | 0,387 |
| Libellulidae | 0,115 | 0,096 | 0,135 | -0,00052 | -0,00073 | -0,00030 | 0,017 |
| Calopterygidae | 0,608 | 0,581 | 0,634 | -0,00210 | -0,00229 | -0,00191 | 0,284 |
| Coenagrionidae | 0,302 | 0,284 | 0,320 | -0,00184 | -0,00206 | -0,00162 | 0,137 |
| Protoneuridae | 0,649 | 0,605 | 0,693 | -0,01545 | -0,01811 | -0,01279 | 0,358 |

A)



B)



C)

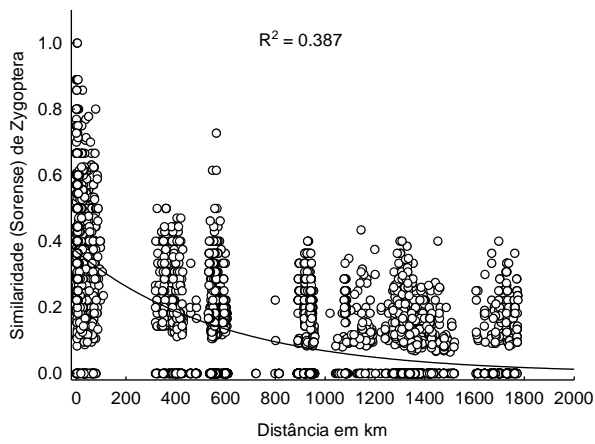


Figura 3 – Distância geográfica e sua relação com a similaridade de composição de espécies de Odonata entre igarapés A) para todas as espécies; B) Anisoptera e C) Zygoptera.

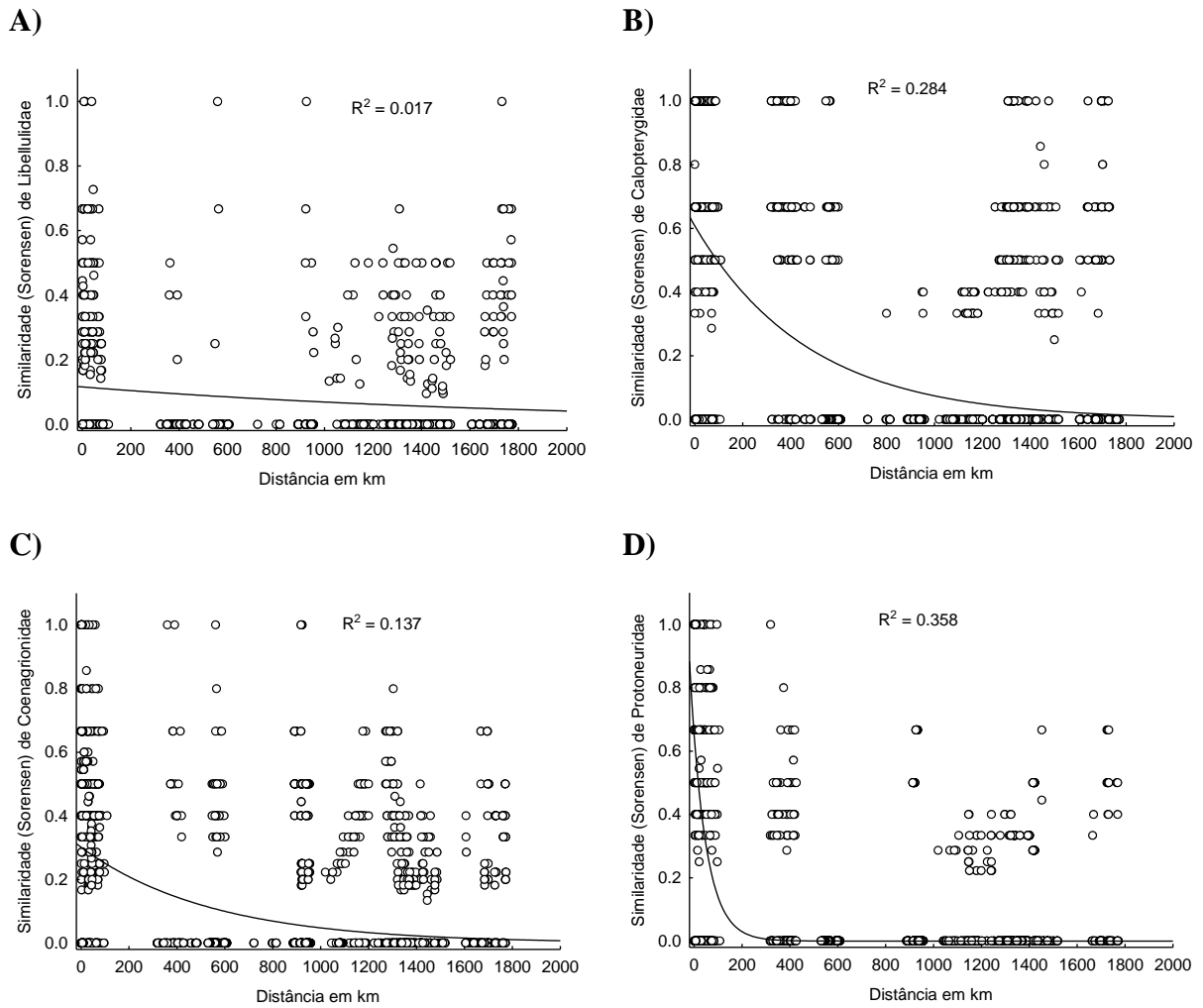


Figura 4 – Distância geográfica e sua relação com a similaridade de composição de espécies de Odonata entre igarapés para A) Libellulidae; B) Calopterygidae; C) Coenagrionidae e D) Protoneuridae.

A similaridade inicial (Figura 5A) variou significativamente entre os *taxa* com diferentes capacidade de dispersão. Para subordem Zygoptera a similaridade inicial foi bem maior (SI: 0,369; 95% IC: 0,353 – 0,385), do que para Anisoptera (SI: 0,164; 95% IC: 0,134 – 0,197) que geralmente possuem maior capacidade de dispersão com base na variação de seu tamanho corporal. Resultado similar foi encontrado quando as espécies foram separadas por famílias, com Protoneuridae e Calopterygidae apresentando as maiores similaridades, sendo estatisticamente diferentes de Coenagrionidae e de Libellulidae (Figura 5C). Libellulidae foi a família que teve a menor similaridade inicial

(SI: 0,116; 95% IC: 0,090 – 0,144) e é o grupo com maior capacidade de dispersão (Figura 5C). Já para a distância espacial necessária para atingir a metade da similaridade (*halving distance*), os resultados foram inversos, os organismos com maior capacidade de dispersão apresentaram maior valores, tanto nas subordens (Figura 5B) como para as famílias (Figura 5D).

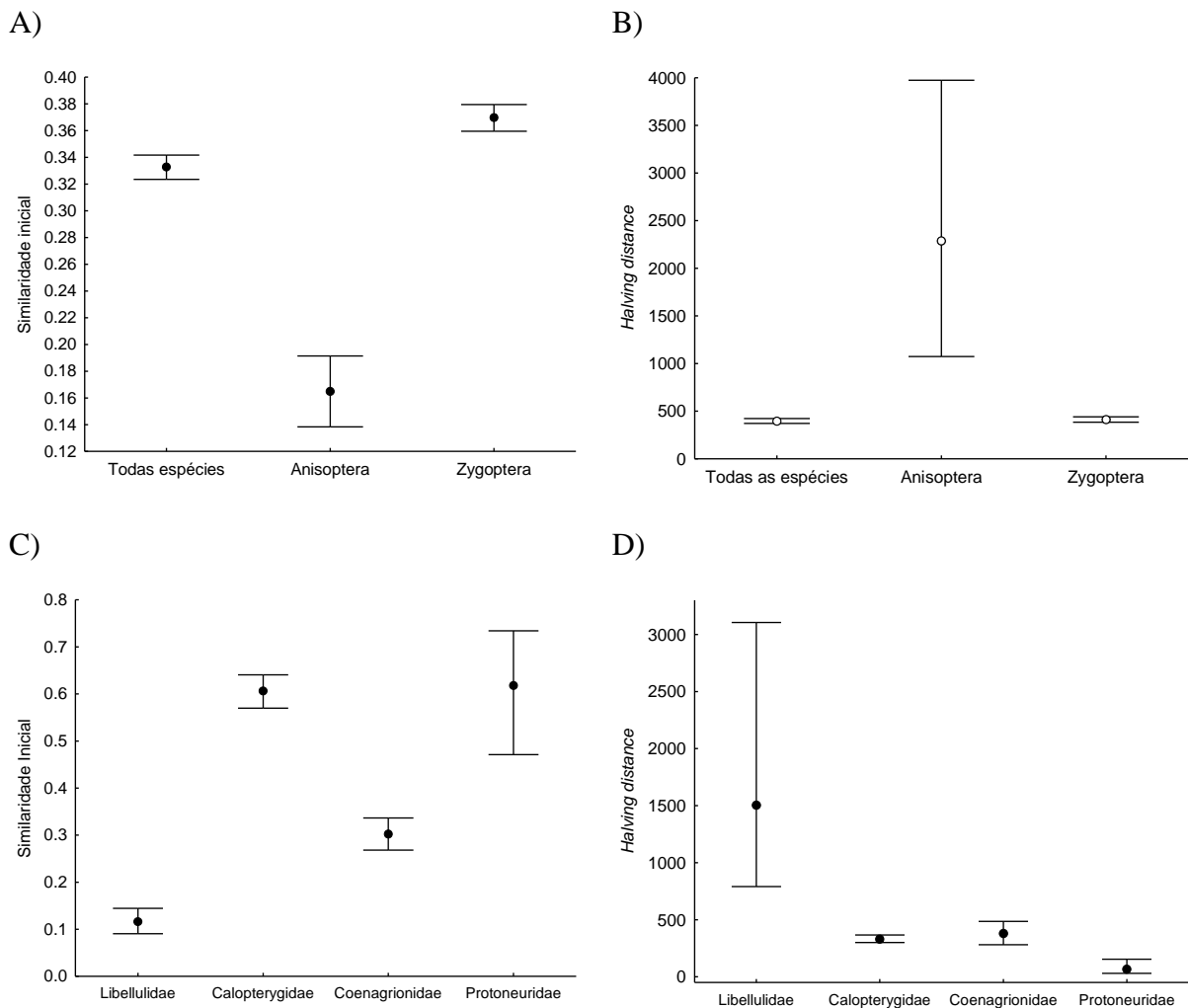


Figura 5 – Similaridade de composição inicial para A) todas as espécies e separadas por subordens; C) por família. Distância geográfica necessária para atingir a metade da similaridade (*Halving distance*), para B) todas as espécies e separadas por subordens; e D) por família.

DISCUSSÃO

Tanto características ambientais quanto distância espacial são importantes na determinação dos padrões de diversidade beta entre os locais estudados, mas revelam que sua importância relativa varia consideravelmente entre os grupos taxonômicos. A hipótese de que o efeito do ambiente seria maior do que o espaço devido às restrições ecofisiológicas do grupo, não foi corroborada, uma vez que o efeito do espaço foi praticamente igual ao do ambiente (RDA) ou até mesmo maior quando avaliado o efeito sobre a variação da diversidade beta (Mantel parcial), dependendo da análise utilizada. No entanto, como foi previsto pela segunda hipótese, os efeitos sobre os padrões de diversidade beta não são uniformes entre as ordens, os padrões sempre foram mais acentuados em Zygoptera.

MacArthur & Levins (1964) avaliaram a especificidade das espécies com base na forma que usavam os recursos, estabelecendo que quanto maior a especificidade maior é o nível de dependência pelo recurso, a espécie somente poderá ser encontrada onde o recurso ocorrer e sua abundância é determinada pela densidade do recurso. Essa especialização afeta diretamente a forma como o organismo percebe a heterogeneidade ambiental. MacArthur & Levins (1964) estabeleceram duas categorias, classificando as espécies em grão fino e de grão grosso. As espécies grão fino são aquelas generalistas que não fazem distinção por um recurso específico, usam os recursos conforme sua disponibilidade no ambiente. Já as espécies grão grosso, discriminam e selecionam somente um recurso, sendo potencialmente especialista de habitat, só podendo ocorrer onde o habitat propicia condições específicas para sua sobrevivência. Essa diferenciação na forma de perceber o ambiente poderia explicar a diferenciação nos padrões encontrados entre Anisoptera e Zygoptera.

Uma vez que as espécies de Zygoptera, em geral, são menores, se movendo pouco, elas provavelmente percebem o ambiente como um grão grosso, desta forma,

ela seria restrita a manchas onde este recurso está disponível. Já os Anisoptera, que são maiores ou que se movem mais, são menos especialistas e percebem o ambiente como um grão fino, por isso as espécies teriam menos restrições para sua distribuição pelo ambiente, e em consequência disso, a estrutura da comunidade não apresentariam fortes relações com o ambiente e com espaço. Generalistas de habitat também dispersam por maiores distâncias e são mais prováveis de colonizar novos habitats do que especialistas de habitat, por terem menor limitação ambiental (McCauley 2007) e nichos mais amplos. Indivíduos maiores tendem a apresentar mecanismos homeostáticos mais eficientes e maior mobilidade e, por isto, eles tendem a tolerar condições ambientais mais diversificadas e a alcançar regiões mais distantes de suas regiões de origem (Hughes et al. 2000; Tschardt et al. 2002), assim, não seria esperado que espécimes com tais características apresentassem relações muito específicas com o ambiente e com o espaço. Jablonski & Roy (2003) afirmam que espécies com distribuição ampla podem ter maior capacidade de dispersão e tolerâncias ambientais igualmente amplas.

Nas análises no nível de família as predições gerais do efeito relativo do ambiente e espaço foram corroboradas. Famílias com menor tamanho corporal como Coenagrionidae e Protoneuridae apresentaram maior efeito do espaço e o grupo de maior tamanho corporal dentro de Zygoptera (Calopterygidae), apresentou um aumento da contribuição relativa do ambiente. Muitas espécies de Coenagrionidae e Protoneuridae amostradas têm claramente uma grande restrição à dispersão pelo seu pequeno tamanho corporal. No entanto, é possível perceber que parte dessa restrição em espécies como *Psaironeura tenuissima* (Protoneuridae) ou *Argia infumata* (Coenagrionidae) podem também advir de sua íntima seleção de habitat, ocorrendo em riachos com grande sombreamento por florestas. Em grupos como esse, com grande associação à floresta, a relação entre restrição à dispersão e seleção de habitat podem estar inter-relacionadas e dificilmente poderiam ser isoladas.

O ponto que foge às predições é o encontro de um grande efeito de espaço para Libellulidae. A maior parte das espécies do grupo conhecidas são espécies de áreas

abertas com grande capacidade de dispersão e não deveriam estar limitadas pelo espaço. No entanto, o grupo das espécies que ocorrem nos riachos de primeira ordem em sistemas amazônicos deve ser considerado um grupo à parte e com características bem especiais. Espécies dos gêneros *Fylgia*, *Perithemis*, *Oligoclada* e *Micrathyria* que foram comuns nesse estudo (Apêndice 2) são usualmente de pequeno tamanho corporal, possivelmente como uma adaptação à vida dentro de sistemas sombreados de florestas primárias (Kinvig and Samways 2000; Samways and Taylor 2004; Samways et al. 2005; Ward and Mill 2005). Outra questão que surge é porque houve maior efeito do ambiente se Libellulidae (um dos grupos mais freqüentes) foi principalmente controlada pelo espaço? A explicação mais clara é que a adição de Aeshnidae e Gomphidae, grupos com tamanho corporal muito maior e reconhecida alta capacidade de dispersão (mesmo para as espécies encontradas dentro de florestas tropicais), altera fortemente o resultado final dessas análises.

Uma porção da variabilidade na estrutura das comunidades de Odonata foi explicada puramente pelas variáveis ambientais. Isso resulta do fato que diferentes espécies têm diferentes requerimentos ecológicos para manterem abundância populacional maior do que zero (McPeck 2008). Embora alguns indivíduos de certas espécies possam ser encontrados em locais onde eles podem não manter uma população persistente, a distribuição das espécies no ambiente é determinada principalmente pela distribuição de habitats adequados para manter populações viáveis (Pulliam and Danielson 1991). Fatores abióticos locais, como a temperatura e química da água, bem como, os fatores bióticos, tais como abundância de recurso alimentar, predadores e parasitas, afetam sinergeticamente a sobrevivência, crescimento e fecundidade individual em locais particulares. Nesses locais, condições ecológicas próprias permitem que a espécie tenha uma combinação adequada de sobrevivência, crescimento e fecundidade para manter uma população fonte. No entanto, é possível que um subconjunto desses mesmos fatores impossibilite as espécies de manterem uma população fonte estável (McPeck 2008). Nesse sentido, os fatores que limitam a

abundância local podem também ser aqueles que modelam a distribuição da espécie nas paisagens, em uma escala geográfica imediatamente superior.

Apesar de muitos dos fatores ambientais avaliados serem ligados a características de dentro dos corpos d'água, a escolha de hábitat pelos adultos pode ser um fator limitante na distribuição (Schindler et al. 2003). No entanto, essas escolhas devem estar intimamente ligadas ao conjunto de processos que atuam na fase larval aquática: adultos selecionam locais onde larvas têm maior sucesso de desenvolvimento, de forma que adultos com escolhas ruins acabam sendo selecionados negativamente na fase larval (Schenk et al. 2004). Esses limites ecológicos são provavelmente formados por um conjunto de requerimentos físicos, químicos, algumas características estruturais do habitat e algumas interações entre espécies, portanto, incluindo variáveis que atuam nos adultos e nas larvas.

Parte da estrutura foi, também, explicada puramente pela posição geográfica dos igarapés, evidenciando que existe uma estruturação espacial das comunidades (autocorrelação espacial). A existência de estruturação espacial pode ser devido a processos ecológicos dependentes do espaço, sendo o mais óbvio a dispersão, mas podendo existir outras possibilidades ligadas à predação e reprodução, sem relação com as variáveis ambientais (Borcard et al. 2011; Dray et al. 2006). O efeito da matriz geográfica demonstra que igarapés mais próximos geograficamente, como por exemplo, ambientes localizadas na mesma sub-bacia, possuem maior similaridade na estrutura das comunidades, possivelmente ocasionada pela capacidade de colonização e de dispersão da fauna.

Muitos estudos recentes descrevem padrões de distribuição baseadas no modelo neutro melhor do que nas distribuições baseadas na Teoria de Nicho (Mcgill et al. 2006; Volkov et al. 2003). Vieira (2008), trabalhando com a comunidade zooplanctônica na planície de inundação do Rio Araguaia, Heino *et al.* (2010) com comunidade de diatomáceas e Baselga *et al.* (2007) com Coleoptera, também encontraram influência das variáveis ambientais e espaciais. Já Sattler *et al.* (2010)

trabalhando com três comunidades distintas aranhas, abelhas e pássaros, encontraram influência apenas das variáveis ambientais, divergindo de Heino *et al.* (2003), que trabalharam com diversidade de macroinvertebrados, encontraram influência apenas das variáveis espaciais. No entanto, Juen & De Marco (2011) analisando Odonata em uma escala menor (10 km), não encontraram efeito do espaço ou do ambiente, o que sugere que a escala geográfica têm um grande efeito na compreensão desses fenômenos

Padrões da ocorrência e abundância das espécies de insetos aquáticos devem ser resultado tanto do arranjo espacial dos córregos quanto de suas condições ecológicas (Thompson and Townsend 2006; Heino and Mykrä 2008). McCauley *et al.* (2008) verificou que as condições de hábitat tiveram efeitos maiores sobre a similaridade das comunidades de larvas de Odonata do que a distância entre lagos. Este padrão parece variar de acordo com o nível de perturbação do hábitat. A diversidade em sistemas que sofrem poucos distúrbios parece ser mais determinada por características do hábitat, ao passo que ambientes mais perturbados são mais frequentemente afetados pela dispersão (McCauley et al. 2008).

Uma explicação para as diferenças observadas entre o estudo de McCauley *et al.* (2008) e o presente estudo é que as espécies presentes nos lagos são principalmente Anisoptera com grande capacidade de dispersão, para as quais o efeito do espaço não era esperado. Nesse sentido, o presente estudo é o primeiro de metacomunidades de Odonata com predomínio de espécies de Zygoptera, com menor tamanho corporal e mais associado à florestas. O encontro de uma maior proporção do efeito do espaço, em relação a estudos anteriores é resultado direto da composição de espécies estudada e revela a importância de relacionar as predições dessas teorias às características bionômicas dos grupos estudados. “Odonata”, não é simplesmente “Odonata”, mas um conjunto de espécies que evoluíram sobre restrições filogenéticas e que representam pelo menos dois grandes ramos de adaptações em sua história evolutiva (Corbet 1980).

Apesar do efeito do ambiente e do espaço, uma grande parte da estrutura da comunidade permaneceu sem explicação. Uma boa quantidade dessa variância é devido

a outras fontes de variabilidade, como variáveis ambientais não medidas ou estruturas espaciais que foram perdidas por exigir funções mais complexas para serem descritas (Borcard et al. 2011). Podendo estar associada a eventos estocásticos de distúrbios ou dispersão, interação com outras espécies. Esclarecer quais fatores determinam a estrutura da comunidade é possível para comunidades individuais, mas é bastante difícil transferir seu entendimento para outras comunidade devido ao contingente de condições locais (Simberloff 2004).

A hipótese de que a taxa de declínio da similaridade seria mais acentuada para Zygoptera do que para Anisoptera foi corroborada. Segundo Nekola & White (1999), existem duas causas biológicas para explicar o decaimento da similaridade; a primeira sendo resultado de simples decréscimos da similaridade ambiental com a distância e a substituição das espécies, devido a diferentes capacidades fisiológicas existentes entre elas, e segunda, é que a configuração geográfica influencia a dispersão das espécies. A variação entre paisagens ocorre porque cada paisagem apresenta variados tipos de resistência ao movimento dos organismos como, o alargamento dos rios desfavorecendo espécies associadas a áreas sombreadas (De Marco e Batista, dados não publicados), montanhas, etc. A variação na distância de decaimento entre grupos de espécies é devido a diferenças na capacidade de dispersão, em essência, as espécies não percebem a configuração espacial de habitat da mesma forma, a resistência e o tempo necessário para a dispersão é bem maior para aquelas espécies com menor capacidade de dispersão (Nekola and White 1999).

As espécies de menor tamanho corporal devem ser mais sensíveis às variações ambientais por restrições ecofisiológicas (Corbet and May 2008; Corbet 1999) ou por uma maior especialização de hábitat (Batista & De Marco, dados não publicados). Assim, Zygoptera por apresentar maior exigência ecofisiológica, teriam sua distribuição mais restrita, pois condições ambientais diferentes daquelas suportada por sua amplitude de nicho representariam uma barreira natural para a sua colonização, e a dificuldade na dispersão e imigração seriam fatores estruturantes da distribuição dessas espécies.

Assim, os Zygoptera, por terem nichos mais restritos, teriam uma dificuldade extra de se dispersar por não conseguirem colonizar ambientes com características ambientais diferentes. Por isso, o decaimento de sua similaridade seria maior. Já Anisoptera por serem menos especialistas de hábitat, não sofreriam o efeito da restrição ambiental, apresentando menor decaimento da similaridade. Dexter (2010) estudando o decaimento da similaridade de composição em aves, comparando comunidades de florestas úmidas e de florestas secas, encontrou que a variação observada pode ser explicada baseada na habilidade de dispersão dos grupos.

Ao contrário da predição da quarta hipótese do trabalho, a similaridade inicial foi maior para Zygoptera do que para Anisoptera. De acordo com os resultados encontrados no estudo, juntamente com o arcabouço teórico apresentado ao longo da discussão, em ambientes muito conectados e contínuos, organismos muito especializados podem apresentar uma alta similaridade inicial, até mesmo para aquelas espécies que apresentam baixa capacidade de dispersão. Uma vez que locais próximos tendem a ter as características ambientais similares, em virtude da estruturação espacial e como o sistema é estável e contínuo, as espécies conseguem se dispersar pelo ambiente nos quais encontram condições favoráveis necessárias para sua persistência. O processo seria mais lento, mas, devido à estabilidade do sistema, mesmo migrando pequenas distâncias seria possível que elas conseguissem dispersar por todo esse ambiente que apresentam condições ambientais favoráveis. Por outro lado, organismos grandes que tenham boa capacidade de dispersão e menor restrição das características ambientais podem apresentar uma baixa similaridade inicial, se a sua distribuição no ambiente é rara gerando altas taxas de *turnover*, o que culminaria em baixa similaridade de composição. Essa parece ser a principal explicação para os padrões encontrados em Anisóptera, que são raros nesse sistema.

Os resultados do decaimento da similaridade e similaridade inicial quando analisado separados por família seguiu o mesmo padrão encontrado para as respectivas subordens, exceto para a família Coenagrionidae, que quando comparada com as outras

famílias da subordem, apresentou baixo decaimento de similaridade, menor similaridade inicial e maior distância espacial para atingir a metade da similaridade (*halving distance*). A família Coenagrionidae juntamente com Libellulidae são as maiores famílias da ordem Odonata e ambas incluem espécies com grande capacidade migratória (Kalkman et al. 2008), o que poderia explicar os resultados diferentes dos demais encontrados para as outras famílias da subordem Zygoptera.

Thieltges *et al* (2009) afirmam que é esperado que o decaimento da similaridade e a similaridade inicial apresentem variações entre comunidades ou entre grupos de organismos, devido a três fatores não excludentes: Com o aumento da distância entre comunidades a similaridade dos parâmetros ambientais é provável que decresça, como as espécies diferem em suas preferências ambientais, cria-se um gradiente de distribuição das espécies (Nekola and White 1999; Tuomisto et al. 2003; Heino and Mykrä 2008; Gilbert and Lechowicz 2004); a taxa de dispersão das espécies dependem da configuração da paisagem, a similaridade de composição faunística decresce bem mais rápido em paisagem heterogêneas que podem apresentar maior quantidade de barreira potencial do que em paisagem homogêneas (Heino and Mykrä 2008; Garcillán and Ezcurra 2003); Mesmo em ambiente com condições ambientais totalmente homogêneas o decaimento da similaridade pode ser observado em organismos que tem capacidade de dispersão limitada (Hubbell 2001).

Nós demonstramos nesse estudo que limitações espaciais são importantes para determinar a composição das comunidades de Zygoptera em sistemas amazônicos, mesmo quando diferentes metodologias analíticas são utilizadas. Maiores limitações à dispersão devem levar tanto a uma menor distribuição geográfica (McKinney 1997) quanto a maior suscetibilidade ao efeito das mudanças climáticas globais (Watling and Donnelly 2007). Espécies com baixa capacidade de dispersão e distribuição pequena dificilmente conseguiriam se dispersar para áreas desfavoráveis à medida que o clima muda (Jablonski 2008). Se considerarmos a frequência de endemismos entre esses grupos (Capítulo 1 e 2), Zygoptera e as famílias com espécies de menor tamanho

corporal (Coenagrionidae e Protoneuridae) devem ser consideradas como focos prioritários para estratégias de conservação ou como “*surrogates*” para escolha de áreas prioritárias pensando na conservação desse grupo e assumindo a pequena quantidade de informação biogeográfica existente na Amazônia, para esse e outros grupos de invertebrados.

REFERÊNCIAS

- Adler, P. B., Lambers, J. H. R. and Levine, J. M. 2007. A niche for neutrality. - *Ecol Letters* 10: 95-104.
- Baselga, A. and Jimenez-Valverde, A. 2007. Environmental and geographical determinants of beta diversity of leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) in the Iberian Peninsula. - *Ecol. Entomol.* 32: 312-318.
- Belle, J. 1988. A synopsis of the species of *Phyllocycla* Calvert with description of four new taxa and a key to the genera of the neotropical Gomphidae (Odonata, Gomphidae). - *Tijds. v. Entomol.* 131: 73-102.
- Belle, J. 1996. Higher classification of the South-American Gomphidae (Odonata). - *Zool. Mededel.* 70: 298-324.
- Borcard, D. and Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. - *Ecological Modelling* 153: 51-68.
- Borcard, D. et al. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. - *Ecology* 85: 1826-1832.
- Borcard, D., Legendre, P. and Drapeau, P. 2011. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. - *Ecology* 73: 1045-1055.
- Borror, D. J. 1945. A key to the New World genera of Libellulidae (Odonata). - *Annals of Entomological Society of America* 38: 168-194.
- Cadotte, M. W. 2006. Dispersal and species diversity: A meta-analysis. - *Amer. Natur.* 167: 913-924.

- Chase, J. M. 2005. Towards a really unified theory for metacommunities. - *Func. ecol* 19: 182-186.
- Chave, J. 2004. Neutral theory ad community ecology. - *Ecol Letters* 7: 241-253.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C. and Levin, S. A. 2002. Comparing classical Community Models: Theoretical consequences for Patterns of Diversity. - *The American Naturalist* 159: 23.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 343-366.
- Conrad, K. F. et al. 1999. Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape. - *Ecography* 22: 524-531.
- Corbet, P. S. 1980. Biology of Odonata. - *Annu. Rev. Ent.* 25: 189-217.
- Corbet, P. S. 1999. Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. - Comstock Publ. Assoc.
- Corbet, P. S. and May, M. L. 2008. Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. - *International Journal of Odonatology* 11: 155-171.
- Costa, J. M., Lourenço, A. N. and Vieira, L. P. 2002. Chave de identificação para imagos dos gêneros de Libellulidae citados para o Brasil - comentários sobre os gêneros (Odonata: Anisoptera). - *Entomología y Vectores* 9: 477-504.
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. - *Ecol Letters* 8: 1175-1182.
- 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. and Resende, D. C. 2002. Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. - *Odonatologica* 31: 129-138.
- De Marco, P. Jr. and Resende, D. C. 2004. Cues for territory choice in two tropical dragonflies. - *Neotropical Entomology* 33: 397-401.
- Dexter, K. G. 2010. The influence of dispersal on macroecological patterns of Lesser Antillean birds. - *J. Biogeogr.* 37: 2137-2147.
- Diniz-Filho, J. A. F. and Bini, L. M. 2005. Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector based spatial filters. - *Global Ecology and Biogeography* 14: 177-185.
- Dray, S., Legendre, P. and Peres-Neto, P. R. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). - *Ecological Modelling* 196: 483-493.
- Ferreira-Peruquetti, P. and De Marco, P. Jr. 2002. Efeito da alteração ambiental sobre comunidades de Odonata em riachos de Mata Atlântica de Minas Gerais, Brasil. - *Revta bras. Zool.* 19: 317-327.
- Ferreira-Peruquetti, P. and Fonseca-Gessner, A. A. 2003. Comunidade de Odonata (Insecta) em áreas naturais de Cerrado e monocultura no nordeste do Estado de São Paulo, Brasil: relação entre o uso do solo e a riqueza faunística. - *Revta bras. Zool.* 20: 219-224.
- Garcillán, P. P. and Ezcurra, E. 2003. Biogeographic regions and Beta-diversity of woody dryland legumes in the Baja California peninsula. - *Journal of Vegetation Science* 14: 859-868.
- Garrison, R. W. 1990. A synopsis of the genus *Hetaerina* with descriptions of four new species (Odonata: Calopterigidae). - *Transactions of American Entomological Society* 116: 175-259.

- Gaston, K. J. and Chown, S. L. 2005. Neutrality and the niche. - *Func. ecol* 19: 1-6.
- Gilbert, B. and Lechowicz, M. J. 2004. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. - *Proc. Nat. Acad. Sci.* 101: 7651-7656.
- Grabow, K. and Ruppell, G. 1995. Wing loading in relation to size and flight characteristics of European Odonata. - *Odonatologica* 24: 175-186.
- Gravel, D. et al. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. - *Ecol Letters* 9: 399-409.
- Griffith, D. A. and Peres-Neto, P. R. 2006. Spatial Modeling in Ecology: The Flexibility of Eigenfunction Spatial Analyses. - *Ecology* 87: 2603-2613.
- Heino, J. et al. 2010. Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? - *Oikos* 119: 129-137.
- Heino, J., Muotka, T. and Paavola, R. 2003. Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. - *J. Anim. Ecol.* 72: 425-434.
- Heino, J. and Mykrä, H. 2008. Control of stream insect assemblages: roles of spatial configuration and local environmental factors. - *Ecol. Entomol.* 33: 614-622.
- Heinrich, B. 1993. *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation.* - Harvard University Press.
- Heinrich, B. and Casey, T. M. 1978. Heat transfer in dragonflies: 'fliers' and 'perchers'. - *J. Exp. Biol.* 74: 17-36.
- Hill, M. G. and Gauch, H. G., Jr. 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. - *Plant Ecology* 42: 47-58.

- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of Biodiversity and Biogeography. - Princeton University Press.
- Hubbell, S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. - *Func. ecol* 19: 166-172.
- Hughes, T. P. et al. 2000. Supply-side ecology works both ways: The link between benthic adults, fecundity, and larval recruits. - *Ecology* 81: 2241-2249.
- Jablonski, D. 2008. Species Selection: Theory and Data. - *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39: 501-524.
- Jablonski, D. and Roy, K. 2003. Geographic range and speciation in fossil and living molluscs. - *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 401-406.
- Juen, L. and De Marco, P. Jr. Odonate beta diversity in terra-firme forest streams in Central Amazonia: On the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. *Insect Conservation and Diversity* . 2011.
- Kalkman, V. J. et al. 2008. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. - *Hydrobiologia* 595: 351-363.
- Kinzig, R. G. and Samways, M. J. 2000. Conserving dragonflies (Odonata) along streams running through commercial forestry. - *Odonatologica* 29: 195-208.
- Legendre, P., Borcard, D. and Peres-Neto, P. R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. - *Ecol. Monogr.* 75: 435-450.
- Legendre, P. and Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. - Elsevier Science BV.
- Leibold, M. A. and McPeck, M. A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. - *Ecology* 87: 1399-1410.

- Lencioni, F. A. A. 2005. Damselflies of Brazil, an illustrated identification guide: I - The non-Coenagrionidae families. - All Print Editora.
- Lencioni, F. A. A. 2006. Damselflies of Brazil, an illustrated identification guide: II - Coenagrionidae families. - All Print Editora.
- MacArthur, R. and Levins, R. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. - Proc. Nat. Acad. Sci. 51: 1207-1210.
- Manly, B. F. J. 1994. Multivariate Statistical Methods: A Primer. - Chapman and Hall.
- May, M. L. 1976. Thermoregulation in adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). - Ecol. Monogr. 46: 1-32.
- May, M. L. 1981. Allometric analysis of body and wing dimensions of male anisoptera. - Odonatologica 10: 279-291.
- May, M. L. 1991. Thermal adaptations of dragonflies, revisited. - Adv. Odonat. 5: 71-88.
- McCauley, S. J. 2007. The role of local and regional processes in structuring larval dragonfly distributions across habitat gradients. - Oikos 116: 121-133.
- McCauley, S. J. et al. 2008. Metacommunity patterns in larval odonates. - Oecologia 158: 329-342.
- McGill, B. J., Maurer, B. A. and Weiser, M. D. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. - Ecology 87: 1411-1423.
- McKinney, M. L. 1997. Extinction Vulnerability and Selectivity: Combining Ecological and Paleontological Views. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 28: 495-516.

- McPeck, M. A. 2008. Ecological factors limiting the distributions and abundances of Odonata. - In: Córdoba-Aguilar, A. (ed.), *Dragonflies & Damselflies. Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, pp. 51-62.
- Michiels, N. K. and Dhondt, A. A. 1989. Effects of emergence characteristics on longevity and maturation in the dragonfly *Sympetrum danae* (Anisoptera: Libellulidae). - *Hydrobiologia* 171: 149-158.
- Nabout, J. C. et al. 2009. No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. - *Acta Oecologica* 35: 720-726.
- Nekola, J. C. and White, P. S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. - *J. Biogeogr.* 26: 867-878.
- Nessimian, J. L. et al. 2008. Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. - *Hydrobiologia* 614: 117-131.
- Peres-Neto, P. R. et al. 2006. Variation Partitioning of species Data Matrices Estimation and Comparison of Fractions. - *Ecology* 87: 2614-2625.
- Pulliam, H. R. and Danielson, B. J. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. - *The American Naturalist* 137: 51-66.
- R Development Core Team . *R: A language and environment for statistical computing*. 2010. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.
- Rangel, T. F., Diniz-Filho, J. A. F. and Bini, L. M. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. - *Ecography* 33: 46-50.
- Samways, M. J. and Taylor, S. 2004. Impacts of invasive alien plants on Red-Listed South African dragonflies (Odonata). - *South African Journal of Science* 100: 78-80.
- Samways, M. J., Taylor, S. and Tarboton, W. 2005. Extinction reprieve following alien removal. - *Conserv Biol* 19: 1329-1330.

- Sattler, T. D. et al. 2010. Spider, bee, and bird communities in cities are shaped by environmental control and high stochasticity. - *Ecology* 91: 3343-3353.
- Schenk, K., Suhling, F. and Martens, A. 2004. Egg distribution, mate-guarding intensity and offspring characteristics in dragonflies (Odonata). - *Anim. Behav.* 68: 599-606.
- Schindler, M., Fesll, C. and Chovanecl, A. 2003. Dragonfly associations (Insecta: Odonata) in relation to habitat variables: a multivariate approach. - *Hydrobiologia* 497: 169-180.
- SilSBY, J. 2001. *Dragonflies of the world*. - Smithsonian Institution Press.
- Silva, J. M. C., Rylands, A. B. and Fonseca, G. A. B. 2005. The fate of the Amazonian areas of endemism. - *Conserv Biol* 19: 689-694.
- Simberloff, D. 2004. *Community Ecology: Is it time to move on?* - *The American Naturalist* 163: 787-799.
- Soininen, J., McDonald, R. and Hillebrand, H. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. - *Ecography* 30: 3-12.
- Thieltges, D. W. et al. 2009. Distance decay of similarity among parasite communities of three marine invertebrate hosts. - *Oecologia* 160: 163-173.
- Thompson, R. and Townsend, C. 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. - *J. Anim. Ecol.* 75: 476-484.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. - *PNAS* 101: 10854-10861.
- Tscharntke, T. et al. 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. - *Ecol. Applic.* 12: 354-363.

- Tuomisto, H. and Ruokolainen, K. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. - *Ecology* 87: 2697-2708.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. and Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. - *Science* 299: 244.
- Vieira, L. C. G. 2008. Padrões ecológicos da comunidade zooplancônica na planície de inundação do Rio Araguaia. Ph.D. Thesis, Universidade Federal de Goiás.
- Volkov, I. et al. 2003. Neutral theory and relative species abundance in ecology. - *Nature* 424: 1035-1037.
- Ward, L. and Mill, P. J. 2005. Habitat factors influencing the presence of adult *Calopteryx splendens* (Odonata : Zygoptera). - *Eur. J. Entomol.* 102: 47-51.
- Watling, J. I. and Donnelly, M. A. 2007. Multivariate correlates of extinction proneness in a naturally fragmented landscape. - *Diversity and Distributions* 13: 372-378.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. - *Taxon* 21: 213-251.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. - Pearson Prentice Hall.

APÊNDICES

Apêndice 1 – Variáveis físico-químicas registradas em cada igarapé durante as coletas. (IIH- índice de integridade de hábitat; Cond.- condutividade; T°C_ar- temperatura do ar; OD- oxigênio dissolvido; Larg.- largura; Prof.- profundidade).

| Bacia | Local | IIH | pH | Cond. | T°C_ar | OD | Larg. | Prof. |
|----------|--------|-------|-------|-------|--------|--------|-------|-------|
| Xingu | CRL | 0.740 | 4.800 | 0.567 | 27.333 | 7.673 | 3.532 | 0.770 |
| Xingu | RIBT1 | 0.640 | 5.203 | 1.100 | 31.467 | 4.930 | 1.253 | 0.310 |
| Xingu | RIPB | 0.650 | 5.157 | 0.433 | 32.900 | 8.827 | 5.063 | 0.900 |
| Xingu | RISU2 | 0.670 | 5.163 | 0.567 | 31.933 | 8.367 | 7.937 | 1.105 |
| Inambari | T1C11 | 0.903 | 4.625 | 0.060 | 27.000 | 10.600 | 1.155 | 0.153 |
| Inambari | T1C13 | 0.903 | 4.750 | 0.020 | 31.000 | 13.100 | 1.260 | 0.540 |
| Inambari | T1C21 | 0.723 | 5.083 | 0.032 | 26.633 | 15.117 | 1.225 | 0.325 |
| Inambari | T1C31 | 0.671 | 5.400 | 0.006 | 29.000 | 12.650 | 4.400 | 0.744 |
| Inambari | T3C12 | 0.840 | 4.770 | 0.060 | 29.000 | 12.600 | 2.440 | 0.338 |
| Inambari | T3C14 | 0.924 | 4.740 | 0.040 | 30.000 | 9.700 | 1.133 | 0.120 |
| Rondônia | T4C11 | 0.896 | 6.950 | 0.070 | 30.000 | 12.500 | 2.740 | 0.437 |
| Rondônia | T4C21 | 0.773 | 5.312 | 0.074 | 27.560 | 17.965 | 5.888 | 1.006 |
| Inambari | T5M11 | 0.979 | 5.100 | 0.080 | 25.800 | 0.800 | 1.520 | 0.211 |
| Inambari | T5M12 | 0.979 | 4.750 | 0.070 | 28.700 | 12.700 | 1.700 | 0.450 |
| Inambari | T5M21 | 0.979 | 5.170 | 0.080 | 26.700 | 6.500 | 1.820 | 0.820 |
| Inambari | T7M11 | 0.932 | 6.187 | 0.102 | 26.580 | 15.666 | 2.290 | 0.221 |
| Inambari | T7M21 | 0.967 | 6.669 | 0.267 | 25.680 | 18.609 | 1.843 | 0.185 |
| Rondônia | T8M11 | 0.796 | 5.395 | 0.130 | 27.800 | 17.150 | 2.460 | 0.356 |
| Inambari | T9A11 | 0.889 | 6.800 | 0.080 | 29.900 | 18.300 | 1.240 | 0.116 |
| Inambari | T9A21 | 0.889 | 5.500 | 0.070 | 23.000 | 19.000 | 3.640 | 0.290 |
| Rondônia | T10A11 | 0.879 | 5.400 | 0.075 | 26.000 | 15.900 | 3.943 | 0.387 |
| Rondônia | T10A12 | 0.879 | 4.820 | 0.050 | 28.600 | 18.900 | 1.810 | 0.425 |
| Rondônia | T10A13 | 0.847 | 4.550 | 0.050 | 28.200 | 9.800 | 3.267 | 0.466 |
| Inambari | T11A11 | 0.816 | 5.174 | 0.076 | 29.217 | 13.870 | 2.464 | 1.376 |
| Inambari | T11A21 | 0.924 | 4.333 | 0.093 | 26.767 | 7.533 | 1.850 | 0.670 |
| Inambari | T11A31 | 0.772 | 5.354 | 0.074 | 28.051 | 15.663 | 8.025 | 1.629 |

| | | | | | | | | |
|----------|-------------------------|-------|-------|--------|--------|--------|-------|-------|
| Rondônia | T12A11 | 0.840 | 5.370 | 0.075 | 27.225 | 19.088 | 5.900 | 0.560 |
| caxiuanã | Igarapé A | 0.900 | 4.693 | 17.800 | 27.967 | 4.133 | 3.200 | 0.379 |
| Caxiuanã | Igarapé B | 0.900 | 4.693 | 17.800 | 28.533 | 4.133 | 3.400 | 0.460 |
| Caxiuanã | Igarapé C | 0.900 | 4.800 | 17.700 | 27.300 | 3.567 | 1.850 | 0.178 |
| Caxiuanã | Igarapé Campina | 0.717 | 7.290 | 15.867 | 27.000 | 10.100 | 1.350 | 0.121 |
| Caxiuanã | Igarapé G | 0.817 | 4.567 | 17.500 | 26.267 | 4.400 | 4.833 | 0.296 |
| Caxiuanã | Igarapé I | 0.900 | 4.813 | 17.400 | 28.567 | 3.567 | 4.600 | 0.146 |
| Caxiuanã | Igarapé Jacaré | 0.900 | 6.670 | 16.000 | 27.000 | 9.730 | 1.500 | 0.178 |
| Caxiuanã | Igarapé Marajá | 0.900 | 6.780 | 16.500 | 27.300 | 11.600 | 1.200 | 0.187 |
| Caxiuanã | P2L7 | 0.817 | 5.250 | 34.000 | 29.400 | 6.367 | 3.820 | 0.094 |
| Caxiuanã | P6M1000L11 | 0.979 | 5.227 | 36.867 | 26.467 | 5.600 | 5.350 | 0.498 |
| Caxiuanã | P6M1000L3 | 0.979 | 5.347 | 15.433 | 26.333 | 4.833 | 5.100 | 0.594 |
| Carajás | Igarapé Bahia II | 0.900 | 5.710 | 63.400 | 26.000 | 6.550 | 0.890 | 0.510 |
| Carajás | Igarapé do Alemão I | 0.858 | 7.380 | 44.200 | 27.000 | 6.300 | 0.850 | 0.250 |
| Carajás | Igarapé do Alemão II | 0.983 | 7.000 | 30.700 | 29.000 | 5.980 | 2.200 | 0.580 |
| Tapajós | 112-1 | 0.685 | 4.090 | 13.000 | 28.200 | 7.100 | 1.923 | 0.105 |
| Tapajós | 157-2 | 0.965 | 1.480 | 27.000 | 27.100 | 5.800 | 1.886 | 0.116 |
| Tapajós | 157-3 | 0.938 | 2.480 | 19.000 | 28.000 | 6.700 | 3.418 | 0.310 |
| Tapajós | 165-1 | 0.813 | 6.300 | 22.000 | 25.100 | 5.400 | 4.400 | 0.155 |
| Tapajós | 165-2 | 0.900 | 5.930 | 23.000 | 27.400 | 6.630 | 3.136 | 0.224 |
| Tapajós | 165-3 | 0.889 | 4.120 | 20.000 | 28.600 | 6.700 | 3.191 | 0.317 |
| Tapajós | 199-2 | 0.810 | 4.990 | 13.640 | 27.400 | 4.900 | 5.482 | 0.472 |
| Tapajós | 199-3 | 0.812 | 4.860 | 15.200 | 26.700 | 6.291 | 3.818 | 0.264 |
| Tapajós | 236-2 | 0.847 | 4.201 | 21.000 | 26.500 | 7.040 | 2.164 | 0.145 |
| Tapajós | 260-3X | 0.868 | 4.600 | 20.600 | 29.000 | 5.040 | 4.255 | 0.145 |
| Tapajós | 261-1 | 0.813 | 3.250 | 10.000 | 26.400 | 7.400 | 4.245 | 0.187 |
| Tapajós | 261-2X | 0.896 | 3.540 | 12.000 | 26.800 | 4.400 | 7.355 | 0.145 |
| Tapajós | 307-2 | 0.921 | 4.880 | 15.160 | 29.300 | 5.440 | 6.014 | 0.869 |
| Tapajós | 307-3 | 0.972 | 4.800 | 16.040 | 26.900 | 6.700 | 3.818 | 0.264 |
| Tapajós | 357-2 | 0.751 | 4.740 | 18.000 | 26.800 | 6.100 | 1.882 | 0.119 |
| Tapajós | 357-6 | 0.708 | 3.530 | 14.000 | 34.000 | 7.300 | 2.166 | 0.326 |
| Tapajós | 363-3 | 0.889 | 5.500 | 15.000 | 25.900 | 6.700 | 4.332 | 0.214 |
| Tapajós | 399-1 | 0.889 | 4.610 | 14.630 | 26.100 | 6.830 | 4.277 | 0.337 |
| Tapajós | E20 Ramal Iga. Vermelho | 0.986 | 4.820 | 16.000 | 27.800 | 6.450 | 2.761 | 0.183 |
| Tapajós | E21 | 0.603 | 4.201 | 15.000 | 29.400 | 6.630 | 2.923 | 0.367 |

| | | | | | | | | |
|---------|------|-------|-------|--------|--------|-------|-------|-------|
| Tapajós | E26 | 0.678 | 4.350 | 23.000 | 27.200 | 5.700 | 2.868 | 0.142 |
| Tapajós | E32 | 0.693 | 2.110 | 21.000 | 32.800 | 7.540 | 1.225 | 0.204 |
| Tapajós | E33 | 0.814 | 4.000 | 18.000 | 29.100 | 5.550 | 2.368 | 0.433 |
| Tapajós | E38 | 0.622 | 4.650 | 15.500 | 26.800 | 6.110 | 4.414 | 0.196 |
| Tapajós | E4 | 0.883 | 2.560 | 17.000 | 26.500 | 7.300 | 2.964 | 0.131 |
| Tapajós | E6 | 0.617 | 4.940 | 14.510 | 30.200 | 6.291 | 8.700 | 0.305 |
| Tapajós | E8 | 0.946 | 3.900 | 21.000 | 29.500 | 6.200 | 5.444 | 0.338 |
| Ducke | AC12 | 0.924 | 4.470 | 3.500 | 28.000 | 8.600 | 1.900 | 0.240 |
| Ducke | AC14 | 0.939 | 4.850 | 2.990 | 30.000 | 5.430 | 1.260 | 0.190 |
| Ducke | AC22 | 0.909 | 4.540 | 2.990 | 29.000 | 7.070 | 2.530 | 0.200 |
| Ducke | AC23 | 0.917 | 4.690 | 3.600 | 31.000 | 6.200 | 2.400 | 0.350 |
| Ducke | AC31 | 0.970 | 4.030 | 5.600 | 29.000 | 9.420 | 2.920 | 0.600 |
| Ducke | AC33 | 1.000 | 4.850 | 2.990 | 29.500 | 7.020 | 5.110 | 0.590 |
| Ducke | BO11 | 0.955 | 4.060 | 5.300 | 29.500 | 6.600 | 2.440 | 0.390 |
| Ducke | BO12 | 1.000 | 4.330 | 2.990 | 33.000 | 6.510 | 2.760 | 0.340 |
| Ducke | BO13 | 0.955 | 4.070 | 7.900 | 31.000 | 5.830 | 2.850 | 0.280 |
| Ducke | BO21 | 0.894 | 4.620 | 4.800 | 32.000 | 5.680 | 3.220 | 0.460 |
| Ducke | BO22 | 1.000 | 4.200 | 5.600 | 32.000 | 7.010 | 3.010 | 0.500 |
| Ducke | BO31 | 1.000 | 4.770 | 2.990 | 30.000 | 6.440 | 5.330 | 0.650 |
| Ducke | IP11 | 1.000 | 4.730 | 2.990 | 32.000 | 7.230 | 1.680 | 0.200 |
| Ducke | IP12 | 0.917 | 4.660 | 2.990 | 29.500 | 6.840 | 1.570 | 0.140 |
| Ducke | IP13 | 0.944 | 4.720 | 2.990 | 30.000 | 6.770 | 0.810 | 0.080 |
| Ducke | IP14 | 1.000 | 4.680 | 2.990 | 31.000 | 7.210 | 3.330 | 0.150 |
| Ducke | IP21 | 1.000 | 4.630 | 2.990 | 32.000 | 7.400 | 3.250 | 0.380 |
| Ducke | TI12 | 1.000 | 4.710 | 2.990 | 32.000 | 5.590 | 1.020 | 0.130 |
| Ducke | TI14 | 0.909 | 4.420 | 2.990 | 28.500 | 6.970 | 1.060 | 0.100 |
| Ducke | TI21 | 0.939 | 4.420 | 2.990 | 30.000 | 7.590 | 2.350 | 0.340 |
| Ducke | TI22 | 1.000 | 4.430 | 2.990 | 29.000 | 7.550 | 2.410 | 0.210 |
| Ducke | TI31 | 1.000 | 4.420 | 2.990 | 33.500 | 7.120 | 3.450 | 0.480 |
| Ducke | TI33 | 1.000 | 4.570 | 2.990 | 33.000 | 7.590 | 5.190 | 0.560 |
| Ducke | UB22 | 1.000 | 4.600 | 2.990 | 30.000 | 7.010 | 2.060 | 0.110 |

Apêndice 2 – Espécies de Odonata amostradas separadas por interflúvio. (Sub-subordem; A- Anisoptera; Z- Zygoptera).

| Sub. | Família | Espécies | Abundância |
|------|----------------|---------------------------------|------------|
| 1 Z | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion apicale</i> | 94 |
| 2 Z | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion ascendens</i> | 4 |
| 3 Z | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion kennedii</i> | 1 |
| 4 Z | Coenagrionidae | <i>Acanthagrion phallicorne</i> | 34 |
| 5 Z | Coenagrionidae | <i>Aeolagrion dorsale</i> | 2 |
| 6 Z | Coenagrionidae | <i>Aeolagrion flammeum</i> | 5 |
| 7 A | Libellulidae | <i>Anatya guttata</i> | 1 |
| 8 Z | Coenagrionidae | <i>Argia croceipennis</i> | 6 |
| 9 Z | Coenagrionidae | <i>Argia eliptica</i> | 63 |
| 10 Z | Coenagrionidae | <i>Argia euphorbia</i> | 39 |
| 11 Z | Coenagrionidae | <i>Argia fumigata</i> | 5 |
| 12 Z | Coenagrionidae | <i>Argia hasemani</i> | 8 |
| 13 Z | Coenagrionidae | <i>Argia indicatrix</i> | 4 |
| 14 Z | Coenagrionidae | <i>Argia infumata</i> | 79 |
| 15 Z | Coenagrionidae | <i>Argia lilacina</i> | 15 |
| 16 Z | Coenagrionidae | <i>Argia mollis</i> | 2 |
| 17 Z | Coenagrionidae | <i>Argia oculata</i> | 26 |
| 18 Z | Coenagrionidae | <i>Argia reclusa</i> | 12 |
| 19 Z | Coenagrionidae | <i>Argia smithiana</i> | 1 |
| 20 Z | Coenagrionidae | <i>Argia sp1</i> | 27 |
| 21 Z | Coenagrionidae | <i>Argia sp2</i> | 1 |
| 22 Z | Coenagrionidae | <i>Argia subapicalis</i> | 1 |
| 23 Z | Coenagrionidae | <i>Argia thespis</i> | 128 |
| 24 Z | Coenagrionidae | <i>Argia tinctipennis</i> | 155 |
| 25 A | Libellulidae | <i>Argyrothemis argentea</i> | 8 |
| 26 Z | Polythoridae | <i>Chalcolpterix radians</i> | 65 |
| 27 Z | Polythoridae | <i>Chalcolpterix rutilans</i> | 266 |
| 28 Z | Coenagrionidae | <i>Cyanallagma ferenigrum</i> | 1 |
| 29 A | Libellulidae | <i>Dasythemis esmeralda</i> | 3 |
| 30 A | Gomphidae | <i>Diaphlebia angustipennis</i> | 2 |
| 31 A | Libellulidae | <i>Diastatops emilia</i> | 4 |

| | | | | |
|----|---|---------------|-----------------------------------|-----|
| 32 | A | Libellulidae | <i>Diastatops obscura</i> | 4 |
| 33 | Z | Dicteriadidae | <i>Dicterias atrosanguinea</i> | 57 |
| 34 | Z | Protoneuridae | <i>Drepanoneura janirae</i> | 4 |
| 35 | A | Libellulidae | <i>Elasmothemis cannacrioides</i> | 2 |
| 36 | A | Libellulidae | <i>Elga leptostyla</i> | 1 |
| 37 | Z | Protoneuridae | <i>Epipleoneura albuquerquei</i> | 2 |
| 38 | Z | Protoneuridae | <i>Epipleoneura capilliformis</i> | 82 |
| 39 | Z | Protoneuridae | <i>Epipleoneura haroldoi</i> | 51 |
| 40 | Z | Protoneuridae | <i>Epipleoneura machadoi</i> | 3 |
| 41 | Z | Protoneuridae | <i>Epipleoneura metallica</i> | 113 |
| 42 | Z | Protoneuridae | <i>Epipleoneura pereirai</i> | 4 |
| 43 | Z | Protoneuridae | <i>Epipleoneura sp1</i> | 12 |
| 44 | Z | Protoneuridae | <i>Epipleoneura spatulata</i> | 4 |
| 45 | Z | Protoneuridae | <i>Epipleoneura tariana</i> | 56 |
| 46 | Z | Protoneuridae | <i>Epipleoneura venezuelensis</i> | 6 |
| 47 | Z | Protoneuridae | <i>Epipleoneura westfalli</i> | 13 |
| 48 | Z | Protoneuridae | <i>Epipleoneura williansoni</i> | 33 |
| 49 | A | Libellulidae | <i>Erythemis attala</i> | 1 |
| 50 | A | Libellulidae | <i>Erythemis credula</i> | 1 |
| 51 | A | Libellulidae | <i>Erythemis haematogastra</i> | 3 |
| 52 | A | Libellulidae | <i>Erythemis plebeja</i> | 3 |
| 53 | A | Libellulidae | <i>Erythemis vesiculosa</i> | 3 |
| 54 | A | Libellulidae | <i>Erythrodiplax amazonica</i> | 3 |
| 55 | A | Libellulidae | <i>Erythrodiplax anatoidea</i> | 3 |
| 56 | A | Libellulidae | <i>Erythrodiplax attenuata</i> | 1 |
| 57 | A | Libellulidae | <i>Erythrodiplax basalis</i> | 21 |
| 58 | A | Libellulidae | <i>Erythrodiplax famula</i> | 1 |
| 59 | A | Libellulidae | <i>Erythrodiplax fusca</i> | 19 |
| 60 | A | Libellulidae | <i>Erythrodiplax juliana</i> | 1 |
| 61 | A | Libellulidae | <i>Erythrodiplax latimaculata</i> | 1 |
| 62 | A | Libellulidae | <i>Erythrodiplax maculosa</i> | 8 |
| 63 | A | Libellulidae | <i>Erythrodiplax nigricans</i> | 2 |
| 64 | A | Libellulidae | <i>Erythrodiplax umbrata</i> | 4 |
| 65 | A | Libellulidae | <i>Fylgia amazonica</i> | 49 |
| 66 | Z | Protoneuridae | <i>Gen.Nov.sp.nov</i> | 15 |

| | | | | |
|-----|---|--------------------|----------------------------------|-----|
| 67 | A | Aeshnidae | <i>Gynacantha auricularis</i> | 2 |
| 68 | A | Aeshnidae | <i>Gynacantha nervosa</i> | 4 |
| 69 | A | Aeshnidae | <i>Gynacantha spl</i> | 2 |
| 70 | Z | Dicteriadiidae | <i>Heliocharis amazona</i> | 14 |
| 71 | Z | Calopterygidae | <i>Hetaerina amazonica</i> | 20 |
| 72 | Z | Calopterygidae | <i>Hetaerina curvicauda</i> | 111 |
| 73 | Z | Calopterygidae | <i>Hetaerina hebe</i> | 1 |
| 74 | Z | Calopterygidae | <i>Hetaerina indepressa</i> | 134 |
| 75 | Z | Calopterygidae | <i>Hetaerina laesa</i> | 10 |
| 76 | Z | Calopterygidae | <i>Hetaerina moribunda</i> | 26 |
| 77 | Z | Calopterygidae | <i>Hetaerina rosea</i> | 1 |
| 78 | Z | Calopterygidae | <i>Hetaerina sanguinea</i> | 1 |
| 79 | Z | Calopterygidae | <i>Hetaerina westfalli</i> | 41 |
| 80 | Z | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion angustipernne</i> | 8 |
| 81 | Z | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion bariai</i> | 92 |
| 82 | Z | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion ictericum</i> | 147 |
| 83 | Z | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion icterops</i> | 8 |
| 84 | Z | Megapodagrionidae | <i>Heteragrion silvarum</i> | 14 |
| 85 | Z | Coenagrionidae | <i>Ischnura capreolus</i> | 1 |
| 86 | A | Libellulidae | <i>Macrothemis imitans</i> | 1 |
| 87 | Z | Pseudoestigmatidae | <i>Mecistogaster lineares</i> | 14 |
| 88 | Z | Pseudoestigmatidae | <i>Mecistogaster lucretia</i> | 2 |
| 89 | Z | Pseudoestigmatidae | <i>Mecistogaster ornata</i> | 4 |
| 90 | Z | Coenagrionidae | <i>Mesoleptobasis acuminata</i> | 1 |
| 91 | Z | Coenagrionidae | <i>Metaleptobasis amazonica</i> | 25 |
| 92 | Z | Coenagrionidae | <i>Metaleptobasis manicaria</i> | 4 |
| 93 | Z | Coenagrionidae | <i>Metaleptobasis selysi</i> | 3 |
| 94 | Z | Coenagrionidae | <i>Metaleptobasis spl</i> | 3 |
| 95 | A | Libellulidae | <i>Miathyria simplex</i> | 1 |
| 96 | A | Libellulidae | <i>Micrathyria aequalis</i> | 1 |
| 97 | A | Libellulidae | <i>Micrathyria artemis</i> | 1 |
| 98 | A | Libellulidae | <i>Micrathyria romani</i> | 3 |
| 99 | A | Libellulidae | <i>Micrathyria spinifera</i> | 2 |
| 100 | A | Libellulidae | <i>Micrathyria stawiarskii</i> | 1 |
| 101 | Z | Pseudoestigmatidae | <i>Microstigma anomalum</i> | 7 |

| | | | | |
|-----|---|--------------------|--------------------------------|-----|
| 102 | Z | Pseudoestigmatidae | <i>Microstigma maculatum</i> | 1 |
| 103 | Z | Calopterygidae | <i>Mnesarete aenea</i> | 295 |
| 104 | Z | Calopterygidae | <i>Mnesarete cupraea</i> | 38 |
| 105 | Z | Calopterygidae | <i>Mnesarete machadoi</i> | 1 |
| 106 | Z | Calopterygidae | <i>Mnesarete smaragdina</i> | 50 |
| 107 | Z | Protoneuridae | <i>Neoneura luzmarina</i> | 28 |
| 108 | Z | Protoneuridae | <i>Neoneura rubriventris</i> | 2 |
| 109 | Z | Protoneuridae | <i>Neoneura sylvatica</i> | 2 |
| 110 | A | Libellulidae | <i>Oligoclada abbreviata</i> | 5 |
| 111 | A | Libellulidae | <i>Oligoclada amphinome</i> | 3 |
| 112 | A | Libellulidae | <i>Oligoclada stenoptera</i> | 11 |
| 113 | A | Libellulidae | <i>Oligoclada sylvia</i> | 1 |
| 114 | A | Libellulidae | <i>Oligoclada walkeri</i> | 27 |
| 115 | A | Libellulidae | <i>Oligoclada xanthopleura</i> | 1 |
| 116 | A | Libellulidae | <i>Orthemis aequilibris</i> | 2 |
| 117 | A | Libellulidae | <i>Orthemis cultriformis</i> | 4 |
| 118 | A | Libellulidae | <i>Orthemis discolor</i> | 3 |
| 119 | Z | Megapodagrionidae | <i>Oxystigma williamsoni</i> | 73 |
| 120 | Z | Perilestidae | <i>Perilestes attenuatus</i> | 2 |
| 121 | Z | Perilestidae | <i>Perilestes minor</i> | 2 |
| 122 | Z | Perilestidae | <i>Perilestes solutos</i> | 2 |
| 123 | Z | Perilestidae | <i>Perissolestes aculeatus</i> | 2 |
| 124 | Z | Perilestidae | <i>Perissolestes romulus</i> | 16 |
| 125 | A | Libellulidae | <i>Perithemis cornelia</i> | 44 |
| 126 | A | Libellulidae | <i>Perithemis icteroptera</i> | 10 |
| 127 | A | Libellulidae | <i>Perithemis lais</i> | 102 |
| 128 | A | Libellulidae | <i>Perithemis thais</i> | 10 |
| 129 | Z | Protoneuridae | <i>Phasmoneura exigua</i> | 23 |
| 130 | Z | Protoneuridae | <i>Phasmoneura janirae</i> | 1 |
| 131 | Z | Protoneuridae | <i>Phasmoneura sp1</i> | 3 |
| 132 | Z | Coenagrionidae | <i>Phoenicagrion sp nov</i> | 1 |
| 133 | A | Gomphidae | <i>Phyllocycla bartica</i> | 1 |
| 134 | Z | Polythoridae | <i>Polythore vittata</i> | 1 |
| 135 | A | Gomphidae | <i>Progomphus maculatus</i> | 1 |
| 136 | Z | Protoneuridae | <i>Protoneura scintilla</i> | 15 |

| | | | | |
|-----|---|----------------|---------------------------------|----|
| 137 | Z | Protoneuridae | <i>Protoneura tenuis</i> | 32 |
| 138 | Z | Protoneuridae | <i>Psaironeura bifurcata</i> | 1 |
| 139 | Z | Protoneuridae | <i>Psaironeura tenuissima</i> | 37 |
| 140 | Z | Coenagrionidae | <i>Telebasis racenisi</i> | 14 |
| 141 | Z | Coenagrionidae | <i>Telebasis sp nova</i> | 1 |
| 142 | A | Libellulidae | <i>Tholymis citrina</i> | 3 |
| 143 | Z | Coenagrionidae | <i>Tigriagrion auratinigrum</i> | 2 |
| 144 | A | Aeshnidae | <i>Triacanthagyna septima</i> | 2 |
| 145 | A | Libellulidae | <i>Uracis fastigiata</i> | 22 |
| 146 | A | Libellulidae | <i>Uracis imbuta</i> | 4 |
| 147 | A | Libellulidae | <i>Uracis ovipositrix</i> | 1 |
| 148 | A | Libellulidae | <i>Uracis reducta</i> | 1 |
| 149 | A | Libellulidae | <i>Zenithoptera lanei</i> | 5 |
| 150 | A | Libellulidae | <i>Zenithoptera fasciata</i> | 5 |
| 151 | A | Libellulidae | <i>Zonophora calippus</i> | 1 |

CONCLUSÃO GERAL

No Primeiro capítulo foi mostrado que o número de espécies endêmicas foi linearmente correlacionado com o tamanho da área do interflúvio. Padrões gerais de endemismo mostram semelhanças consistentes com aqueles registrados para vertebrados, especialmente, a similaridade entre os interflúvios de Rondônia e Inambari. A distância geográfica não foi um bom preditor para a distribuição de Odonata, mas a similaridade ambiental é um bom indicador da proporção de espécies compartilhadas. A baixa capacidade de dispersão do grupo (Zygoptera) apresentou padrões mais claros de distribuição e uma baixa proporção de compartilhamento de espécies entre diferentes interflúvios. A similaridade ambiental pode ser considerada um fator determinante na distribuição de Odonata, possivelmente devido à especificidade evoluída durante a longa história de alguns clados nesse sistema. A baixa capacidade de dispersão do grupo (Zygoptera) retém mais informações biogeográficas sobre os possíveis fatores históricos que determinam a distribuição corrente. A maior vagilidade de algumas espécies (Anisoptera), para os quais o transporte das larvas em bancos de macrófitas, a mudança lateral dos cursos dos rios e a inversão do sistema de drenagem da bacia podem ser explicações para a falta do efeito de isolamento pelos rios, especialmente para Anisoptera.

No segundo capítulo, foi encontrado um alto grau de endemismo entre os interflúvios. Existe sinal filogenético nas variáveis morfométricas, mas não na distribuição das espécies. O rio não está exercendo um efeito de barreira a distribuição das espécies, uma vez que as substituições das espécies observadas entre os interflúvios podem ser explicadas simplesmente pelo acaso. Possivelmente, a maior capacidade de dispersão das espécies (Anisoptera), a migração lateral do canal dos rios, bancos de macrófitas e rios com muitos meandros promoveriam a dispersão entre as margens, diluindo o efeito de barreira. O alto grau de endemismo pode ser devido a distribuição

das espécies serem afetadas por processos históricos (geológicos) e ecológicos, além disso, esses organismos têm uma grande especificidade de habitat, e por isso a especiação e a distribuição das espécies podem ter sido promovidas em virtude da distribuição das condições ambientais para esses organismos. Desta forma, o alto grau de endemismo observado, pode ser devido a restrições ambientais e climáticas para as espécies. A associação entre condições ambientais e endemismo no primeiro capítulo também serve de suporte para a hipótese de que diferenças ambientais seriam melhores preditores da variação de endemismo nesse sistema.

No terceiro capítulo, os resultados indicaram que as características ambientais e geográficas são importantes na determinação dos padrões de diversidade beta entre os locais estudados, mas revelaram que sua importância relativa variou consideravelmente entre as duas subordens. O mesmo foi verificado para a similaridade inicial, sendo bem maior para Zygoptera do que para Anisoptera, que possui maior capacidade de dispersão. Já para a distância geográfica necessária para atingir a metade da similaridade (*halving distance*), os resultados foram inversos, os organismos com maior capacidade de dispersão apresentaram as maiores distâncias. Os requerimentos ecológicos e a capacidade de dispersão das espécies podem explicar o efeito do ambiente e do espaço na estrutura da comunidade. As variações encontradas entre as subordens podem ser devido às diferentes respostas entre as espécies, de acordo com a variação no tamanho corporal. As espécies de menor tamanho corporal devem ser mais sensíveis às variações ambientais por restrições ecofisiológicas. Por outro lado, organismos grandes, que tenham boa capacidade de dispersão e menor restrição das características ambientais, tendem a apresentar maiores distribuições e menores relações com as variáveis ambientais e/ou geográficas.

Em resumo, a distribuição das espécies Amazônicas tem maior efeito das variáveis ambientais do que a barreiras geográficas (grandes rios), conforme foi verificado no capítulo um e dois, e isso pode ser explicado devido a grande exigências ecofisiológicas de cada espécie, tendo sua distribuição restrita a ambientes que

apresentem condições ambientais que atendem a sua amplitude de nicho ambiental. O efeito do ambiente e da distância geográfica sobre a distribuição das espécies exerce pressões diferentes, sendo maior para aquelas espécies com menor tamanho corporal e possivelmente menor capacidade de dispersão. Espécies com baixa capacidade de dispersão e distribuição pequena dificilmente conseguiriam se dispersar para áreas desfavoráveis à medida que o clima muda. Se considerarmos a frequência de endemismos entre esses grupos (Capítulo 1 e 2), Zygoptera e as famílias com espécies de menor tamanho corporal (Coenagrionidae e Protoneuridae) devem ser consideradas como focos prioritários para estratégias de conservação ou como “*surrogates*” para escolha de áreas prioritárias pensando na conservação desse grupo e assumindo a pequena quantidade de informação biogeográfica existente na Amazônia, para esse e outros grupos de invertebrados.