

PAULO DE MARCO JÚNIOR ³³³



ESTRUTURA DE COMUNIDADE E COOCORRÊNCIA DE ESPÉCIES EM LARVAS
DE ODONATA: UMA ABORDAGEM MORFOLÓGICA

*Este exemplar corresponde a redação final
da tese defendida pelo candidato e
aprovada pela Comissão Julgadora.*

MP
Tese apresentada ao Instituto de Biologia da

Universidade Estadual de Campinas como

requisito parcial para a obtenção do grau de

Mestre em Ciências Biológicas - Ecologia

Campinas, 3/4/92

Orientador: Prof. Dr. Miguel Petrere Júnior †

1992

M333e

16372/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

"Tal ou qual verso feliz é dom do Acaso ou do Espírito,
Só os erros são nossos"

Jorge Luis Borges

Aos Meus Pais, à Tia Sunça,
Ritinha, Prica e Pregui.

INDICE

AGRADECIMENTOS	ii
SUMMARY	v
RESUMO	vii
1 INTRODUÇÃO	1
1.1 Apresentação	1
1.2 Uma ante-visão do problema	2
2 OBJETIVOS	5
3 METODOLOGIA	5
3.1 Áreas Estudadas	5
3.2 Procedimentos de campo	8
3.3 Medidas das larvas	9
4 CAPITULO 1: COMUNIDADE COMO UM CONJUNTO DE MORFOLOGIAS COOCORRENTES	12
4.1 Introdução	12
4.2 Métodos estatísticos	15
4.3 Resultados	17
4.3.1 Distribuição das espécies nas macrófitas ..	17
4.3.2 Descrição morfológica da fauna fitófila, morfologia funcional e inferências acerca da preferência de habitat	23
4.4 Discussão	35
5 CAPITULO 2: DETERMINISMO E ALEATORIEDADE NA CONSTRUÇÃO DA COMUNIDADE	44
5.1 Introdução	44
5.2 Métodos Estatísticos	45
5.3 Resultados	51
5.4 Discussão	58
5.4.1 Considerações sobre os modelos: discussão sobre as premissas	58
5.4.2 Evidências de padrões não aleatórios	61
6 CONCLUSÕES	66
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	68
8 APÊNDICE I	79

AGRADECIMENTOS

O Professor Doutor Miguel Petrere Júnior, foi muito mais que um orientador e um amigo. Mais que tudo é um formador de caráter, um idealista. A luz deste idealismo torna mais ameno e proveitoso o caminho de todos que o cercam, por esta aventura de produzir Ciência no Brasil.

Os Professores Woodruff W. Benson, Gabriela Steinhaus, membros da banca de examinação da tese, Thomas M. Lewinsohn e Ademir J. Petenate, da pré-banca, com sua paciência, interesse e críticas minimizaram as incorreções na primeira versão desta tese que, se persistem, são de minha absoluta responsabilidade.

A amizade, discussões e apoio logístico de vários professores do Departamento de Zoologia da Unicamp, foram vitais para o desenvolver da tese. Eu agradeço aos Professores João Vasconcellos-Neto, Cecília Amaral, Eloisa Morgado pelo espaço cedido, lupas e ocular micrométrica. A todos estes e mais Jyoti Patel, Paulinho Oliveira, Benedicto Amaral, Flávio M. dos Santos, Ismael Gioia, Wesley Silva, agradeço o carinho e a amizade.

O Professor Ângelo B. M. Machado teve paciência com minha ignorância, identificou minhas libélulas "vulgares" e, com sua disponibilidade para papos "odonatológicos", indicou os primeiros passos para imaginar esta tese. O outro odonatólogo, Alcimar Carvalho, deu-me as primeiras orientações para trabalhar com larvas, e foi muito importante para que minhas comunidades não fossem "assemblages" de sp's.

Marco Antônio Reis Araújo e Magda Barcelos participaram das coletas do material da Pampulha, e eu agradeço à Professora Mairiy Barbosa a possibilidade de receber esta ajuda e a sua amizade.

Eu tenho de agradecer especialmente ao amigo e Professor Rogério Parentoni Martins pelo brilho no olhar quando fala em ecologia. É desta paixão que a gente se nutre quando a bolsa atrasa. As iluminadas discussões com o Professor Thomas Lewinsonh também tiveram esta influência em mim.

Os amigos da Unicamp Wagner, Rosana Rocha, Martinho, Dulce, Rosebel, Clécio, Daniela, Fernando Tato, Paulo Moutinho, Simone, Helena "Deusa", Sérgio Lucena, Marinez, Lúcia Manzochi, Zikán, Sérgio "Akira" Seike, Júnior, Luci, Luciano, Estela, Prof. Eugênia Amaral, Christine (e tantos mais...), e os de Rio Claro, Maurício, Alexandre, Ronaldo, Prof. Antônio Camargo, Zé Flávio e Denise, me dão a sensação de participar de algo diferente. A mim parece que nós formamos uma geração com desejos comuns de mudança do modo de produzir conhecimento neste país. O que eu espero de mim e de todos vocês é construir um conhecimento ecológico mais completo, baseado na nossa capacidade de aprender e trabalhar em equipe. Observar os seus caminhos por aí são um estímulo para que eu os possa acompanhar.

Onde eu encontraria pessoas que me levassem ao campo, alimentassem e fossem assim tão amigos como o Zé Flávio & Denise? E a pequena Stella? Eu agradeço o apoio logístico, mas esta ilha de mineirismo, em plena Rio Claro, foi o que de mais valioso me deram.

E com quem eu discutiria estratégia evolutiva estável, programa de computador e fractais, "full time", além do Zikán?

Quem teria o empenho de juntar a bibliografia de fauna fitófila na Argentina sem ser o Maurício Bini?

Os Portugueses Alberto Loureiro, Dona Fátima, Tia Ani, Beto, Sérgio, Paulinho, Nelsinho e Celsinho, me recebe-

ram nesta cidade e tomaram conta de mim como um membro da família. Com certeza nunca me esquecerei de vocês.

Meus amigos Anderson, Danny, Zikán, Rosana, Pacheco, Ludmilla, Sérgio Marcus e Maria Inês, e minha família: Paulo, Nazareth, Rita e Paulinho, foram o apoio constante, amizade, e segurança que me garantiram a paz de espírito para dedicar-me ao trabalho.

Seria impossível produzir este trabalho sem paixão. Eu tenho a alegria de conviver com minha Priscila Paixão, amiga, severa crítica e inspiração. O meu amor e admiração incondicionais.

Eu agradeço ao CNPq pela bolsa de mestrado e à FAPESP pelo auxílio financeiro ao projeto.

SUMMARY

COMMUNITY STRUCTURE AND COOCCURRENCE OF LARVAL ODONATE
SPECIES: A MORPHOLOGICAL APPROACH

Studies of larval odonate species have shown the existence of feeding territories, suggesting that competition for foraging patches may be an important factor in structuring this type of community. However, field studies have failed to demonstrate competition, but have suggested that fish predation and cannibalism among larvae are important regulating factors. In this study I examine the cooccurrence patterns among larvae over several aquatic plant to evaluate the importance of these interactive processes to the explanation of the observed patterns.

Odonates on aquatic plants were sampled at the Pampulha reservoir, Belo Horizonte, Minas Gerais (*Eichhornia crassipes* near the outlets of the streams Sarandi-Ressaca and Mergulhão) and at the Horto Dam, Rio Claro, São Paulo (*Eichhornia crassipes*, *Salvinia* sp, *Eleocharis mutata*, *Egeria densa* and *Myriophyllum brasiliense*). Fourteen measures were taken of the body, head and labium on each sampled larva.

Cluster analysis showed two sets of communities associated with macrophytes of distinct architectures: submerged macrophytes *Egeria densa*, *Myriophyllum brasiliense* and the emergent *Eleocharis mutata* had *Ischnura fluviatilis*, *Micrathyria hesperis*, *Erythrodiplox* sp and *Acanthagrion* sp

as dominants whereas the floating macrophytes *Eichhornia crassipes* and *Salvinia* sp were dominated by *Myriophyllum simplex* and *Telebasis filiola*.

Morphometry data demonstrated convergence within the sets. The species characteristic of floating plants have greater longitudinal eye width and smaller anterior, medium and posterior femur length, when compared to species present in submerged and emergent macrophytes.

To test the importance of interactive processes as determinants of the morphological patterns of cooccurring species (limited similarity hypothesis), null models were built representing the expected patterns if the communities were assembled through random selection from the sampled species.

The *Egeria densa* community showed smaller morphometric distances among species than that expected by chance, suggesting convergence mechanisms in relation to possible colonizing morphologies.

Odonate larvae in *Myriophyllum brasiliense* tended to separate more than expected by chance, suggesting an effect of interspecific competition.

The consistency between two different null model constructions was an interesting way to evaluate the behavior of the statistical test, in the identification of non-random patterns, and it is suggested as an important methodological approach.

RESUMO

ESTRUTURA DE COMUNIDADE E COOCORRÊNCIA DE ESPÉCIES EM LARVAS
DE ODONATA: UMA ABORDAGEM MORFOLÓGICA

Estudos em algumas espécies de larvas de Odonata têm revelado a existência de defesa de territórios de alimentação, sugerindo que a competição por locais de forrageio é um importante mecanismo estruturador dessa comunidade. Estudos de campo têm falhado em demonstrar este efeito, mas têm chamado a atenção para predação por peixes e canibalismo entre as larvas como principais fatores reguladores. Neste estudo eu procurei descrever os padrões de coocorrência entre as larvas em diversas plantas aquáticas avaliando a importância dos processos interativos acima para a explicação dos padrões observados.

Foram amostradas plantas aquáticas na lagoa da Pampulha, Belo Horizonte, Minas Gerais (*Eichhornia crassipes* na saída do córrego Sarandi-Ressaca e na saída do córrego Mergulhão) e na represa do Horto, Rio Claro, São Paulo (*Eichhornia crassipes*, *Salvinia* sp, *Eleocharis mutata*, *Egeria densa* e *Myriophyllum brasiliense*). De cada larva coletada foram tomadas quatorze medidas do corpo, cabeça e labium.

A análise de agrupamentos revelou dois conjuntos de comunidades associadas a macrófitas de arquiteturas distintas: submersas *Egeria densa*, *Myriophyllum brasiliense* e a emersa *Eleocharis mutata* tiveram as odonatas *Ischnura*

fluviatilis, *Micrathyria hesperis*, *Erythrodiplax* sp e *Acanthagrion* sp como espécies dominantes, enquanto as flutuantes *Eichhornia crassipes* e *Salvinia* sp foram dominadas por *Miathyria simplex* e *Telebasis filiola*.

A partir dos dados de morfometria foi demonstrada a convergência morfológica dentro destes dois grupos. As duas espécies dominantes em plantas flutuantes apresentam maior largura longitudinal dos olhos e menor comprimento dos fêmures anterior, médio e posterior quando comparadas às espécies características de plantas submersas e emersas.

Para testar a importância de fenômenos interativos determinando os padrões morfológicos das espécies coocorrentes (hipótese de limite à similaridade) foram construídos modelos nulos representando os padrões esperados se as comunidades fossem construídas pela seleção ao acaso dentre as espécies amostradas.

A comunidade presente em *Egeria densa* apresentou distâncias entre suas espécies menores que a esperada pelo acaso, sugerindo mecanismos de convergência em relação às possíveis morfologias que potencialmente a colonizariam.

Em *Myriophyllum brasiliense*, as larvas de odonata tenderam a se espaçar mais que o esperado pelo acaso no espaço morfométrico, sugerindo a existência de competição inter-específica.

A consistência nos resultados de duas formas de construção dos modelos nulos indicaram a robustez das conclusões deste trabalho e é sugerida como abordagem meto-

dológica útil para avaliar o comportamento de testes estatísticos em problemas semelhantes.

ESTRUTURA DE COMUNIDADE E COOCORRÊNCIA DE ESPÉCIES EM LARVAS DE ODONATA: UMA ABORDAGEM MORFOLÓGICA

1 INTRODUÇÃO

1.1 Apresentação

Este estudo procura descrever os padrões de coocorrência de estágios larvais de espécies de Odonata e discutir os mecanismos organizadores neste tipo de comunidade. Esta é uma busca em duas mãos, onde, além de tratar dos padrões de estrutura de comunidade no primeiro plano, a cada passo é tentada uma avaliação crítica acerca das teorias e de seu uso em Ecologia de Comunidades.

Após uma introdução geral do tema, segue-se a exposição dos objetivos gerais deste trabalho e uma descrição da metodologia de coleta dos dados.

O trabalho foi escrito em dois capítulos. Cada um deles foi estruturado de forma a mobilizar um conjunto de procedimentos usualmente empregados pelos ecólogos na pesquisa de padrões nas comunidades naturais, contendo uma metodologia estatística própria, apesar de compartilharem da metodologia geral de coleta de dados.

No primeiro capítulo descrevo os padrões de coocorrência e padrões morfológicos das larvas de Odonata vivendo em várias plantas aquáticas.

No segundo capítulo eu empreguei métodos de simulação e testes de aleatorização para testar a hipótese de que as espécies são reunidas nas plantas aquáticas de forma aleatória, contra a hipótese alternativa de que fenômenos interativos determinam a coocorrência das larvas.

1.2 Uma ante-visão do problema

As larvas de Odonata são exclusivamente predadoras, atacando qualquer tipo de animal cujo tamanho permita sua subjugação e posterior ingestão (Corbet, 1962, 1980). As larvas que vivem em plantas aquáticas percebem suas presas principalmente pela visão (Corbet, 1980), mas algumas espécies podem usar mecanismos táteis (Pritchard, 1965; Corbet, 1980).

Por serem predadores generalistas com vários estágios larvais coexistindo no meio aquático, as odonatas interagem entre si por um complexo de competição-predação-carnibalismo (Benke, 1978; Morin, 1984b; Robinson & Wellborn, 1987; Wissinger, 1988).

Baker (1980, 1981a, 1981b, 1982) revelou que as larvas de Odonata selecionam locais de maior disponibilidade de alimento. Interações agressivas entre elas fazem com que poucos indivíduos permaneçam nestas áreas enquanto os outros são excluídos (Baker, 1980). Parece existir uma relação entre maior densidade de presas, maior sobrevivência e menor tempo de estágio larval (Lawton *et al.*, 1980; Baker, 1982; Wissinger, 1988; Pickup & Thompson, 1990).

A combinação destas observações evidencia o valor adaptativo do comportamento de busca e defesa de locais produtivos, sugerindo a competição por estes locais como um possível fator organizador nesta comunidade.

No entanto, experimentos de campo delineados para testar a hipótese de competição inter-específica têm falhado em demonstrar competição por exploração de recursos. Em todos os casos foi descartada a hipótese de que as ninfas, com características de predador tipo senta-e-espera, possam "morrer de fome" na natureza (Lawton et al., 1980). As interações observadas são decorrentes principalmente da predação das larvas que primeiro se estabelecem, sobre as que vêm depois (Benke, 1978; Benke et al., 1982; Morin, 1984b; Johnson et al., 1985) ou, no máximo, de competição direta por agressão ("encounter competition", Schoener, 1983), mediada, talvez, por mecanismos de espaçamento inter e intra-específico (Johnson et al., 1985; Crowley et al., 1987; McPeck & Crowley, 1987; Gribbin & Thompson, 1990). No caso da predação entre odonatas são de vital importância as relações de tamanho entre as larvas que colonizam primeiro o ambiente e as que vêm depois (Benke et al., 1982; Morin, 1984b; Johnson et al., 1985).

Outros autores (Morin, 1984a, b; Pierce, 1988; McPeck, 1990b) têm apresentado resultados de experimentos controlados no campo e laboratório evidenciando a importância da predação por peixes como mecanismo estruturador da comunidade de odonatas. A predação por peixes é considerada o principal fator determinante da distribuição de larvas em lagos, e é traduzida em diferenças de vulnerabilidade mediada por tamanho (Morin, 1984a) ou por traços comporta-

mentais (Heds, 1985; Henrikson, 1988; McPeck, 1990a, 1990b). As larvas de espécies que se movimentam mais para procurar presas são eliminadas por predação diferencial (McPeck, 1990b). Aquelas que minimizam seus movimentos na presença de predadores, apesar de diminuir sua alimentação e crescimento (Heds, 1986; Dixon & Baker, 1988), podem escapar.

Crowley & Johnson (1982) discutem a importância das diferenças de habitat e sazonalidade apresentada por espécies da região temperada, nos padrões de coocorrência das larvas. Apenas estes autores consideraram diferenças de microhabitat, enquanto nos outros estudos foi dado enfoque à presença de espécies no lago como um todo.

Um exame das informações acima revela que as larvas de Odonata são um grupo relativamente homogêneo, no qual estudos sobre interações entre espécies estão bem desenvolvidos para a região temperada, mas que certos aspectos, tais como diferenças de microhabitat, importância de diferenças morfológicas na interação com presas e predadores, são ainda obscuros. Além disto, a importância relativa e variação espacial da competição, predação por outras odonatas, outros insetos e peixes, não estão plenamente estabelecidas.

2 OBJETIVOS

Eu estudei a comunidade de larvas presentes em plantas aquáticas com os seguintes objetivos:

a) Descrever os padrões de coocorrência das espécies de Odonata e as similaridades entre a fauna presente em plantas de arquitetura distinta.

b) Descrever os padrões morfológicos das larvas presentes em plantas, visando testar a hipótese de que larvas de espécies distintas, mas que compartilham plantas de mesma arquitetura, apresentam traços morfológicos comuns.

c) Testar a hipótese de que mecanismos interativos explicam os padrões observados de coocorrência, avaliando a importância relativa dos vários fenômenos interativos comumente aceitos.

3 METODOLOGIA

3.1 Áreas Estudadas

Coletei larvas de libélulas associadas a plantas aquáticas em dois lagos artificiais em distintos graus de eutrofia. De março a setembro de 1989 coletei na lagoa da Pampulha ($19^{\circ}55'09''$ S, $43^{\circ}56'47''$ W), Belo Horizonte, MG e de janeiro a agosto de 1991 na represa no córrego Ibitinga (sub-bacia do Rio Corumbataí, sistema Paraná-Tietê), no Horto Florestal "Navarro de Andrade", Rio Claro, SP (daqui para frente represa do Horto).

O reservatório da Pampulha foi construído em 1930, com o represamento de vários córregos. Possui 2,4 km² de área e recebe descargas de esgoto doméstico e industrial. Este reservatório sofreu intenso assoreamento e eutrofização durante as décadas de 70-80 (Giani *et al.*, 1988), principal-

mente na baía que une a entrada dos córregos Sarandi e Ressaca, o que levou ao comprometimento de um terço de sua área à época em que foram feitas as coletas.

A partir de 1986 a macrófita flutuante *Eichhornia crassipes* começou a aumentar em densidade e no período de estudo chegava a cobrir grande parte da lagoa.

A represa do Horto possui uma área aproximada de 0,4 km² sendo encontradas as macrófitas aquáticas *Egeria densa*, *Myriophyllum brasiliense*, *Eleocharis mutata*, *Eichhornia crassipes*, *Nymphaea alba* e *N. ampla*, segundo Marinis et al. (1981). No período por eles estudado, *Eichhornia crassipes* e *Egeria densa* eram as macrófitas dominantes. Já no início do presente estudo, *Myriophyllum brasiliense* e a pteridófita flutuante *Salvinia* sp dividiam com as duas espécies acima citadas a dominância visual na represa.

Coletei larvas de Odonata em *Eichhornia crassipes* na Pampulha e em *E. crassipes*, *Salvinia* sp, *Egeria densa*, *Myriophyllum brasiliense* e *Eleocharis mutata* na represa do Horto.

Na represa da Pampulha defini duas estações de coleta uma na saída do Sarandi-Ressaca (EIC-S) e outra na saída do córrego do Mergulhão (EIC-M). Fiz esta distinção, baseado na existência de um gradiente horizontal de nutrientes na lagoa (Giani et al., 1988), conferindo à EIC-S maior produtividade, e conseqüentemente, maior disponibilidade de presas (De Marco et al., em preparação).

Na represa do Horto, o agregado de *Egeria densa* (EGR) compreende a área próxima ao dique da represa, *E. crassipes* (EIC-H) e *Salvinia* sp (SAL) estão adjacentes uma a outra na área de mais fácil acesso, recebendo maior impacto antrópico. *Myriophyllum brasiliense* (MYR) e *Eleocharis mutata* (ELEO) distribuem-se no lado oposto, onde o acesso restrito as protege de ação antrópica direta. O local exato das coletas mudou de mês para mês em função do deslocamento das plantas flutuantes pelo vento e uma grande variação de cobertura em *Egeria densa* e *Myriophyllum brasiliense*.

Todas as amostras eram tomadas somente nas áreas em que a planta sob estudo formava um agregado contínuo monoespecífico. Este critério, propositalmente rígido, foi adotado para minimizar o efeito de "contaminação" da planta por larvas que não se desenvolvem realmente ali. *E. crassipes* e *Salvinia* sp do Horto foram amostradas apenas de janeiro a março de 1991, época em que a administração do local retirou as plantas flutuantes, restando poucos agregados muito misturados das duas espécies, não se adequando ao critério adotado.

3.2 Procedimentos de campo

Coletei mensalmente larvas de Odonata em cada planta aquática pelo método de "hand-net" (Macan, 1977) com o auxílio de conchas com área de 0,10 m², malha de 1 mm e cabos de 1 m. Este método consiste no mergulho da concha junto à vegetação, deslocando e coletando os organismos associados. Eram coletadas 15 conchadas aleatoriamente em cada agregado da planta em cada mês. No caso de plantas

flutuantes o método permitiria o cálculo de densidades absolutas pois são coletadas plantas inteiras em cada conchada. No entanto, as plantas enraizadas são um problema, pois as taxas de captura de larvas mudam de planta para planta devido a diferenças de entrelaçamento. Daí nenhuma comparação direta de densidades de larvas entre plantas de espécies diferentes é acurada.

Apesar disto, o método empregado parece não ter seletividade por tamanho ou espécie, e gera um impacto mínimo na planta comparado com as dragas e cilindros coletores utilizados para amostras quantitativas.

Supondo uma distribuição agregada das larvas de cada espécie de Odonata no ambiente, como é comum para diversos organismos bentônicos (Elliott, 1971), as densidades relativas seriam estimadas com vício por técnicas de coleta baseadas no método de parcelas ("Quadrats") onde várias larvas são coletadas na mesma amostra. Neste caso os indivíduos não são independentes um do outro na amostra. Pelo método empregado e tamanho da concha um pequeno número de indivíduos é coletado em cada amostra (em geral de 0 a 2), o que minimiza o efeito da agregação.

Em todos os casos as plantas foram coletadas a partir da margem da lagoa, de onde era possível amostrar quase toda a área de cobertura do agregado. As exceções foram *Myriophyllum brasiliense* (MYR), que cobria grande porção da represa do Horto, e das coletas na Pampulha (EIC-S e EIC-M) onde *Eichhornia crassipes* ocupava também áreas mais internas da lagoa.

As odonatas foram fixadas em álcool a 85%. Alguns indivíduos, coletados já nos últimos estágios de desenvolvimento, foram criados para a determinação da espécie a partir do adulto. Além disto, foram usadas as chaves de identificação de larvas de Smith & Pritchard (1956) e Needham & Westfall (1955), bem como comparações com as descrições de larvas a partir das referências compiladas por Santos (1988).

3.3 Medidas das larvas

As larvas coletadas foram medidas de acordo com a Figura 1, que também apresenta os códigos usados para referenciar cada variável neste trabalho. As medidas foram tomadas em ocular micrométrica com aumentos de 2 e 4 vezes, sendo anotados valores de até décimos de milímetro.

Defini, previamente, pontos de homologia morfológica entre as larvas de odonata (com especial atenção às famílias Libellulidae, Coenagrionidae e Aeshnidae), seguindo o sistema de marcos ["landmarks" de Strauss(1982)]. As medidas tomadas foram definidas como segmentos unindo estes pontos. Caracteres como "largura máxima" foram evitados, privilegiando medidas imediatamente interpretáveis como homologias dentro do grupo. Esta abordagem permite maior interpretabilidade e menor subjetividade na tomada das medidas, além de gerar uma matriz de dados morfológicos que melhor se aproxima das reais relações de similaridade entre os organismos estudados.

As partes segmentadas são suscetíveis à distensão diferencial após a fixação, variando com o grau de contração

e de fixação das vísceras das larvas. Desta forma, as medidas foram limitadas a partes quitinizadas e inteiras que não são sujeitas a esta fonte de erro.

Estas medidas incluem aspectos da construção geral do corpo, cabeça e estrutura do labium e foram tomadas por serem relacionadas a propriedades biológicas da espécie, tais como: estágio de desenvolvimento (largura da cabeça: Dudgeon & Wat, 1986; Banks, 1987); tamanho máximo de presa (comprimento do labium: Blois, 1985; comprimento do mentum, largura do lóbulo lateral: Pritchard, 1965; largura proximal, interna e distal do mentum e comprimento do lóbulo lateral) e tipo de habitat (comprimento do fêmur, largura dos olhos: Corbet, 1962 p. 60; Pritchard, 1966).

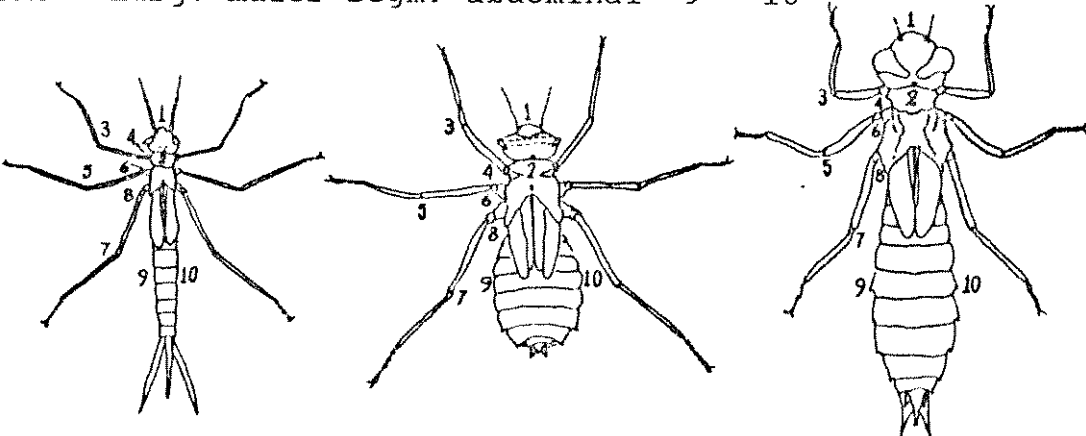
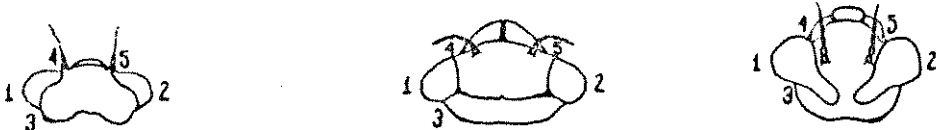
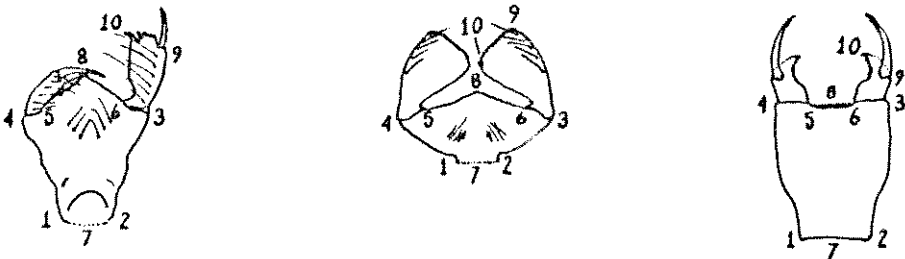
COD	MEDIDA	PONTOS DE HOMOLOGIA
Corpo		
CTC	- Comp. total da cabeça	1 - 2
CFA	- Comp. fêmur anterior	3 - 4
CFM	- Comp. fêmur médio	5 - 6
CFP	- Comp. fêmur posterior	7 - 8
LMSA	- Larg. maior segm. abdominal	9 - 10
		
Cabeça		
LC	- Larg. cabeça	1 - 2
CLO	- Comp. longitudinal olhos	3 - 4
DEO	- Distância entre os olhos	4 - 5
		
Labium modificado		
LPM	- Larg. proximal do mentum	1 - 2
LDM	- Larg. distal do mentum	3 - 4
LIM	- Larg. interna do mentum	5 - 6
CTM	- Comp. total do mentum	7 - 8
CLL	- Comp. lóbulo lateral	3 - 9
LLL	- Larg. lóbulo lateral	9 - 10
		

Figura 1. Medidas morfométricas realizadas para comparação entre espécies de larvas de Odonata

4 CAPITULO 1

COMUNIDADE COMO UM CONJUNTO DE MORFOLOGIAS COOCORRENTES

4.1 Introdução

Para investigar uma comunidade biótica inicialmente é preciso definir os seus limites, ou seja, determinar quais são as espécies que compõem a comunidade que se pretende estudar.

O grau com que o próprio conceito de comunidade, ou os de estrutura comunitária e interações inter-específicas, são operacionais, depende muito do critério usado para delimitar a comunidade. O problema da delimitação está fortemente relacionado à controvérsia acerca da importância de fenômenos interativos (como competição) para explicar os padrões observados em comunidades naturais. Por trás do conjunto de definições que vão desde comunidade *sensu lato* até taxocenose, passando pelo conceito de guilda, está a variação de um critério de delimitação, escolhido de forma a investigar um conjunto de espécies no qual, espera-se, os fenômenos interativos possam ser relevantes (Root, 1967; Connor & Simberloff, 1979; Jaksic, 1981).

Para estudar a comunidade de Odonata associada a plantas aquáticas, primeiro vou definir o critério de delimitação que vou utilizar, ressaltando algumas dificuldades e potencialidades teóricas desta análise.

Como considerar que determinada larva "vive" na macrófita? As larvas podem estar se alimentando, obtendo

refúgio, apenas subindo para obter melhor oxigenação, agarrando-se na planta para sofrer uma muda, todas estas coisas juntas ou nenhuma delas particularmente. O problema de definir a importância deste habitat para as larvas é o mesmo de definir causalidade em associações. Mas, dentre as larvas coletadas, quais estão realmente associadas às plantas e qual o significado da planta para a sobrevivência diferencial dos indivíduos entre as espécies? Qual o critério para delimitar esta, presumida, comunidade?

Considerando que incidentalmente, podem ocorrer larvas que não chegam a colonizar a planta, mas que aquelas que forrageiam na planta podem realmente interagir com outras presentes, eu defini uma classificação das larvas como segue:

a) Aquelas em que vários estágios de desenvolvimento são encontrados na planta, incluindo os primeiros estágios, serão denominadas espécies **permanentes**.

b) Aquelas em que apenas os últimos estágios são encontrados, larvas provavelmente forrageando na planta, serão denominadas espécies **periféricas**.

Com esta diferenciação eu procuro investigar que características das larvas estão associadas a seu padrão de raridade e dominância, avaliando criticamente até que ponto determinadas espécies são mantidas raras por fenômenos interativos relevantes à compreensão da estrutura da comunidade, ou são resultado apenas de fatores históricos ou acidentes de coleta.

Assim delimitada a comunidade, a investigação de seus fenômenos estruturadores passa pelo exame dos padrões de coocorrência entre as larvas.

Os estudos de distribuição, que contém informações relevantes sobre coocorrência das larvas de Odonata, são predominantemente da região Neártica (Needham, 1949; Moore, 1964; Morin, 1984a; McPeck, 1990b). Os únicos dados de presença de larvas em ambiente Neotropical, que contém informação a nível específico, são trabalhos realizados na Argentina (Poi de Neiff & Neiff, 1977, 1980, 1989; Neiff & Poi de Neiff, 1978; Poi de Neiff, 1979; Poi de Neiff & Bruquetas, 1983).

Os objetivos deste capítulo são:

i) descrever os padrões de ocorrência das larvas determinando a importância da arquitetura da planta na composição e distribuição de abundâncias de odonatas associadas;

ii) ressaltar caracteres morfológicos das larvas relevantes para a compreensão de sua ecologia;

iii) verificar se existe associação entre determinados padrões morfológicos das larvas com o tipo de planta colonizado.

4.2 Métodos estatísticos

As densidades relativas de cada espécie foram calculadas sobre o total de indivíduos coletados em cada comunidade durante todo o período de estudos. O índice de diversidade de SHANNON-WEAVER e de dominância de SIMPSON

foram calculados da forma usual (Magurran, 1988) com o objetivo de avaliar a concentração de indivíduos em uma espécie de Odonata.

Procedi a uma análise de agrupamentos para avaliar as similaridades entre as comunidades estudadas. O procedimento de ligação para construção do dendrograma foi o de ligação pela média das distâncias entre grupos (Pielou, 1984). As similaridades entre as faunas amostradas em cada macrófita aquática foram avaliadas usando o coeficiente de correlação Tau de Kendall. Este índice reflete a coincidência na ordem de abundância das espécies (neste estudo, Odonatas) entre duas populações (diferentes macrófitas), tendo sido sugerido como descritor da estrutura de uma comunidade tanto por suas características estatísticas (Bullock, 1971; Huhta, 1979; Ghent, 1983) quanto significado teórico (Rahel, 1990).

A matriz de dados para todas as análises morfométricas continha os logaritmos naturais das 14 variáveis morfométricas originais, para todos os indivíduos amostrados. Teoricamente, a transformação logarítmica é capaz de homogeneizar as variâncias entre grupos e combinações lineares das variáveis transformadas representam razões e produtos entre as variáveis originais, descrevendo de forma mais sucinta as relações de alometria (Jolicoeur, 1963; Ricklefs & Travis, 1980).

A análise de componentes principais é uma técnica de ordenação multivariada que permite reduzir a dimensionalidade do problema em questão, buscando eixos de variação que são combinações lineares das variáveis originais. Cada

eixo é gerado de forma a maximizar a quantidade de variância explicada sob a restrição de serem ortogonais (não correlacionados) entre si. Neste estudo esta análise foi utilizada para identificar diferenças de tamanho corporal entre as espécies dentro de cada família, e foi procedida sobre a matriz de covariância das variáveis transformadas de acordo com Morrison (1976). O tamanho corporal é usualmente identificado no primeiro eixo de uma análise como esta (Humphries *et al.*, 1981; Bookstein, 1989; Reis *et al.*, 1990; Rohlf, 1990), desde que não existam grandes variações de forma entre as espécies.

A análise de variáveis canônicas é também uma técnica estatística multivariada, usualmente relacionada à análise discriminante e à análise de variância multivariada, que objetiva identificar combinações lineares de variáveis observadas, que maximizem as diferenças entre grupos previamente assinalados (Morrison, 1976; Neff & Marcus, 1980). Estas combinações lineares resumem a variação total dos dados, reduzindo a dimensionalidade do problema, e são chamadas variáveis canônicas.

A análise de variáveis canônicas permite uma identificação visual de grupos e uma análise mais completa da importância relativa das variáveis originais na descrição das diferenças entre grupos. No entanto, não permite testes formais de hipótese. Quando estes foram necessários, utilizei uma análise de variância multivariada.

De acordo com Albrecht (1980) e Williams (1983, 1988) a análise de variáveis canônicas pode ser um método exploratório útil em problemas de sistemática e ecologia,

principalmente se alguns pressupostos, relativos ao número de amostras dentro de cada grupo em relação ao número de variáveis, e a existência de homogeneidade nas matrizes de covariância entre os grupos, são satisfeitos. Após eliminar as espécies com poucos indivíduos destas análises, e das transformações nos dados empregadas, é razoável supor que estes pressupostos se cumpram aqui.

4.3 Resultados

4.3.1 Distribuição das espécies nas macrófitas

Quatorze espécies de Odonata utilizaram as macrófitas estudadas. A Tabela 1 apresenta os dados de densidade relativa destas espécies e sua distribuição entre as macrófitas.

Na represa do Horto, outras espécies foram observadas voando no local, como *Orthemys* sp e *Miathyria marcella* (Libellulidae), *Ischnura capreola* (Coenagrionidae), ou são registrados para o local pela literatura (Ferreira et al., 1979), como *Oxyagrion terminale* (Coenagrionidae). Os Coenagrionidae citados acima devem viver em plantas aquáticas, mas permanece obscuro o local onde se criam no Horto.

Dentre as espécies de Libellulidae amostradas, encontrei apenas em *Miathyria simplex* Rambur, 1842, *Micrathyria hesperis* Ris, 1911, e *Erythrodiplex* sp todos os estágios larvais nas macrófitas estudadas. Isto sugere que apenas estas espécies passam todo o seu estágio de desenvolvimento na vegetação. Para os objetivos deste estudo estas espécies serão consideradas permanentes.

Tramea cophysa Hagen, 1867, *Brachmesia herbida* Hagen, 1867, *Perithemis mooma* Kirby, 1889, e uma espécie não identificada (NI), estavam presentes nas plantas durante curto espaço de tempo, com várias larvas já nos últimos estágios de desenvolvimento. Essas larvas serão consideradas espécies periféricas nas plantas.

Erythemis sp, e *Microthyria* sp foram muito raras, totalizando 3 indivíduos amostrados. Apesar destes gêneros conterem espécies que vivem na vegetação (Needham, 1949; Needham & Westfall, 1955), estas parecem ser muito raras nas áreas estudadas sendo coletadas apenas acidentalmente.

Tabela 1: Densidades relativas (em %) e parâmetros sintéticos das comunidades de Odonata associadas a macrófitas aquáticas. (H' - índice de diversidade de Shannon-Weaver; D - índice de dominância de Simpson;)

	MACRÓFITAS*						
	Enraizadas			Flutuantes			
	EGR	ELEO	MYR	EIC-M	EIC-S	EIC-H	SAL
Libellulidae							
<i>Miathyria simplex</i>	3.6	5.3	3.8	5.6	15.7	71.4	72.7
<i>Micrathyria hesperis</i>	17.3	36.8	21.2	16.7	7.1	0.0	9.1
<i>Erythrodiplax</i> sp	5.5	26.3	23.1	11.1	4.3	0.0	3.0
<i>Perithemis mooma</i>	0.0	0.0	1.0	5.6	2.9	0.0	0.0
Não identificado	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Brachmesia herbida</i>	0.9	0.0	0.0	11.1	10.0	0.0	0.0
<i>Tramea cophysa</i>	4.6	0.0	1.9	0.0	0.0	0.0	3.0
<i>Erythemis</i> sp	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0
<i>Micrathyria</i> sp	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Coenagrionidae							
<i>Telebasis filiola</i>	0.0	5.3	5.8	44.4	55.7	14.3	6.1
<i>Ischnura</i> sp1	1.8	10.5	6.7	5.6	0.0	14.3	0.0
<i>Ischnura</i> sp2	0.0	0.0	0.0	0.0	2.9	0.0	0.0
<i>Ischnura fluviatilis</i>	49.1	5.3	8.7	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Acanthagrion</i> sp	13.6	10.5	26.9	0.0	1.4	0.0	3.0
Número de indivíduos amostrados	110	19	104	18	70	7	33
Número de espécies	10	7	10	7	8	3	7
H'	1.601	1.658	1.869	1.629	1.434	0.796	1.043
D	0.291	0.193	0.180	0.216	0.345	0.476	0.530

* Código das Macrófitas: EGR *Egeria densa*; ELEO *Eleocharis mutata*; MYR *Myriophyllum brasiliense*; EIC-M *Eichhornia crassipes* (Mergulhão-Pampulha); EIC-S *E. crassipes* (Sarandi-Pampulha); EIC-H *E. crassipes* (Horto); SAL *Salvinia* sp.

Encontrei larvas jovens na vegetação de todos os Coenagrionidae amostrados, exceto *Ischnura* sp2. Da espécie acima citada amostréi apenas dois indivíduos em uma única coleta, possivelmente representando larvas que se preparavam para emergir. *Ischnura fluviatilis* Selys, 1876, foi dominante em *Egeria densa*, *Acanthagrion* sp em *Myriophyllum brasiliense* e *Telebasis filiola* Perty, 1834 nas plantas flutuantes (*Eichhornia crassipes* e *Salvinia* sp), sendo, com *Ischnura* sp1, consideradas espécies **permanentes**.

Ischnura fluviatilis tem coloração verde clara e comportamento de esconder-se estendendo-se na direção do maior eixo das folhas de *Egeria densa* que a torna bem camuflada nesta planta. Este comportamento e sua coloração podem significar uma vantagem na aquisição de presas e na proteção contra predadores orientados pela visão.

A análise de agrupamentos (Figura 2A) revelou dois grupos: as plantas submersas e emersas (EGR, MYR e ELEO) e as flutuantes (EIC-S, EIC-M, EIC-H e SAL). *Micrathyria hesperis*, *Ischnura fluviatilis*, *Erythrodiplax* sp e *Acanthagrion* sp dominam a comunidade de plantas submersas e emersas (Figura 2B). Dentre estas espécies, *Micrathyria hesperis* e *Erythrodiplax* sp sempre coocorrem em altas densidades, acompanhadas por *Ischnura fluviatilis* em EGR e *Acanthagrion* sp em MYR.

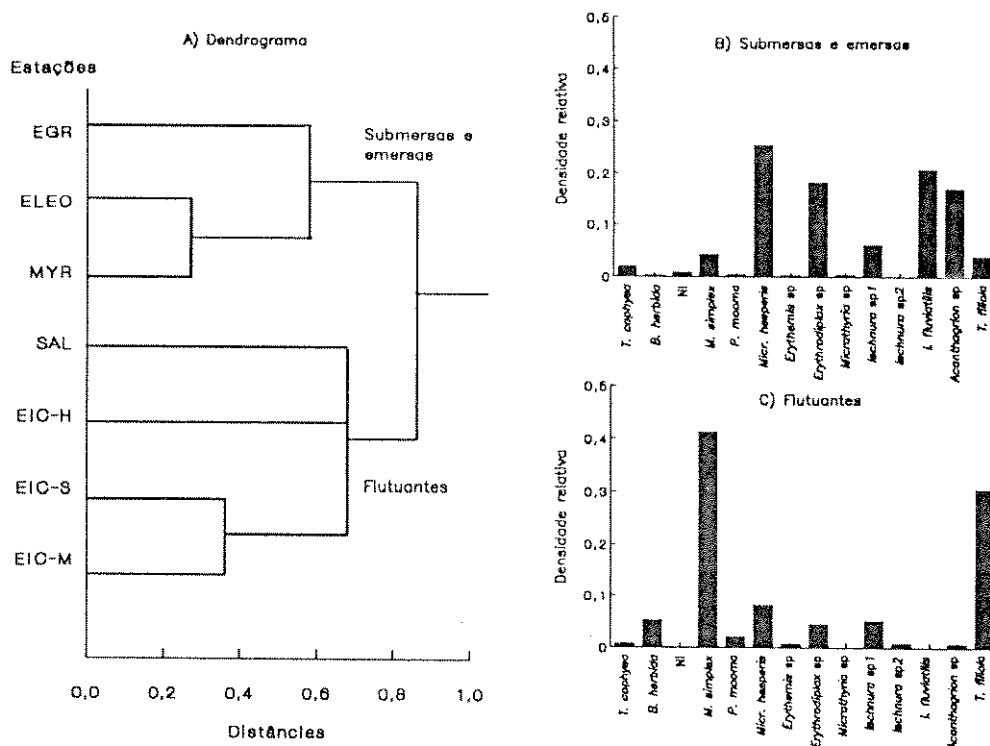


Figura 2. (A) Dendrograma para a similaridade de fauna de odonatas presentes nas macrófitas, medida pelo coeficiente de correlação de ordenamento de Kendall a partir dos dados da Tabela 1. (B) Densidades relativas (proporção do total de indivíduos em cada grupo) nas plantas submersas e emersas e (C) flutuantes. Código das Macrófitas: EGR *Egeria densa*; ELEO *Eleocharis mutata*; MYR *Myriophyllum brasiliense*; SAL *Salvinia sp.*; EIC-H *E. crassipes* (Horto); EIC-S *E. crassipes* (Sarandi-Pampulha); EIC-M *Eichhornia crassipes* (Mergulhão-Pampulha).

A principal semelhança entre a fauna associada às plantas flutuantes está na dominância de *Miathyria simplex* e *Telebasis filiola* (Figura 2C). Estas comunidades apresentam índice de dominância de SIMPSON maiores e H' menores que das plantas submersas e emersas, exceto no caso de EIC-M (Tabela 1). Neste local a distribuição dos indivíduos entre as espécies é mais uniforme que dentre as outras macrófitas flutuantes.

Dendrogramas com outros índices de similaridade (Distância Euclidiana, Porcentagem de Similaridade e índice de Jaccard) revelaram consistência em discriminar os dois grupos de plantas acima apresentados.

Brachmesia herbida e *Perithemis mooma* parecem sub-representadas na lagoa do Horto quando comparada à Lagoa da Pampulha. *Brachmesia herbida* chega a dividir a dominância da comunidade de Libellulidae na Pampulha, mas foi rara no Horto. Entretanto, na represa do Horto, *Perithemis mooma* era a libélula mais comum coando sobre as macrófitas durante o período de janeiro a junho, diminuindo após o início de temperaturas mais frias deste mês.

4.3.2 Descrição morfológica da fauna fitófila: morfologia funcional e inferências acerca da preferência de habitat

Médias e desvio padrão das 14 variáveis morfométricas medidas para cada espécie de Odonata coletada são apresentadas no Apêndice I.

Os Coenagrionidae e Libellulidae são distinguidos quanto às suas projeções na primeira variável canônica (CAN I; Figura 3). Este componente é dominado pelas variáveis largura do lóbulo lateral do labium, largura do corpo, largura interna do mentum, comprimento do lóbulo lateral e largura distal do mentum (Tabela 2). No primeiro eixo as variáveis apresentam sempre cargas positivas, o que pode ser facilmente interpretado como diferença de tamanho entre as famílias (Libellulidae maior que Coenagrionidae). Observa-se uma variação no valor das cargas das variáveis neste eixo, revelando que algumas aumentam mais rápido que outras à medida que o tamanho corporal aumenta dentro do grupo de larvas amostradas. Isto revela que também existem diferenças de forma de estruturas especializadas em cada grupo: (i) largura do maior segmento abdominal maior em Libellulidae, representando uma especialização para respiração e movimentação (Corbet, 1962); (ii) medidas do labium e mentum: forma de "colher" em Libellulidae versus "espátula" em Coenagrionidae.

Tabela 2. Correlações entre o logaritmo natural das variáveis morfométricas e as três variáveis canônicas (CAN).

Variáveis ^a	CAN I	CAN II	CAN III
LMSA	0.355	0.072	0.045
CFA	0.221	0.129	0.486
CFM	0.214	0.108	0.511
CFP	0.189	0.079	0.593
LC	0.161	-0.040	0.300
DEO	0.140	0.187	0.272
CLO	0.148	-0.374	0.398
CTC	0.141	-0.046	0.345
LDM	0.324	-0.074	0.423
LIM	0.348	-0.053	0.416
LPM	0.228	-0.175	0.466
CLL	0.327	-0.049	0.394
LLL	0.630	0.131	0.240
CTM	0.217	-0.064	0.285
Correlação canônica	0.991	0.932	0.818
Qui-quadrado ^b	1612.083	888.374	520.837
gl	140	117	96

^a Código das variáveis: LMSA: Larg. do maior segm. abdominal; CFA: Compr. do fêmur anterior; CFM: Compr. fêmur médio; CFP: Compr. fêmur post.; LC: Larg. cabeça; DEO: Distância entre olhos; CLO: Compr. longit. olhos; CTC: Compr. total cabeça; LDM: Larg. distal mentum; LIM: Larg. interna mentum; LPM: Larg. prox. mentum; CLL: Compr. lob. lateral; LLL: Larg. lob.lateral; CTM: Compr. total mentum

^b Todos os valores foram significativos a nível de $p < 0.001$

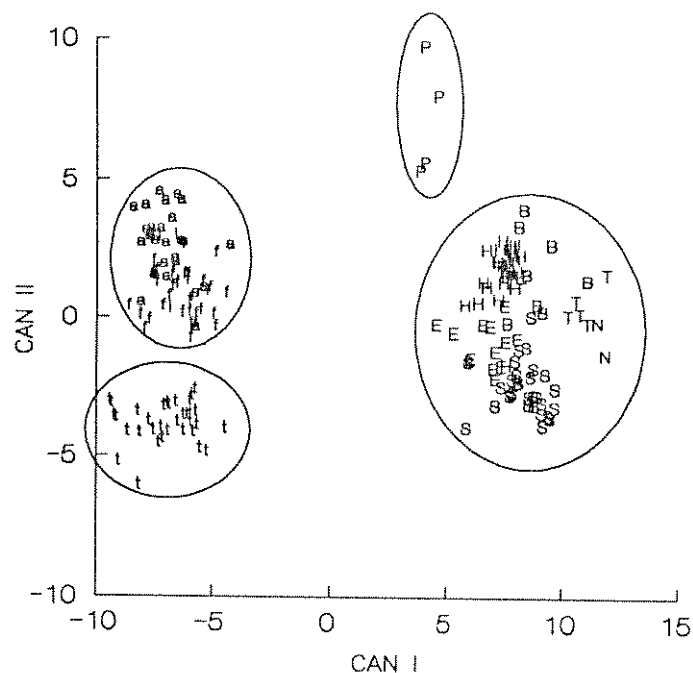


Figura 3. Posição dos indivíduos amostrados no espaço definido pelas duas primeiras variáveis canônicas. As letras minúsculas indicam Coenagrionidae e maiúsculas Libellulidae: (i) *Ischnura* sp1; (t) *Telebasis filiola*; (f) *Ischnura fluviatilis*; (a) *Acanthagrion* sp; (S) *Miathyria simplex*; (B) *Brachmesia herbida*; (P) *Perithemis mooma*; (H) *Micrathyria hesperis*; (E) *Erythrodiplax* sp; (N) NI e (T) *Tamea cophysa*.

A segunda variável canônica é essencialmente dominada pelo comprimento do olho. Na Figura 3 é possível discriminar alguns grupos, através deste eixo:

i) *Telebasis filiola* (t) apresenta olhos grandes em relação aos outros Coenagrionidae, formando um grupo à parte.

ii) Dentre os outros Coenagrionidae nota-se que *Ischnura fluviatilis* (f) tende a valores menores que *Acanthagrion* sp (a) neste componente, porém apresentando grande sobreposição.

iii) *Perithemis mooma* (P) apresenta olhos pequenos em relação aos demais Libellulidae, apresentando valores altos de CAN II.

iv) No grupo formado pelos demais Libellulidae, é possível identificar uma seqüência com as espécies *Miathyria simplex* (S), *Erythrodiplex* sp (E) e *Micrathyria hesperis* (H) em relação a CAN II. *Miathyria simplex* apresenta olhos grandes e esteve, junto com *Telebasis filiola*, associada às plantas flutuantes. Ainda dentro do grupo de Libellulidae observa-se que *Tramea cophysa* (T) e a espécie não identificada (N) têm valores altos no primeiro componente (CAN I), o que as revela como sendo as maiores larvas presentes nas comunidades estudadas.

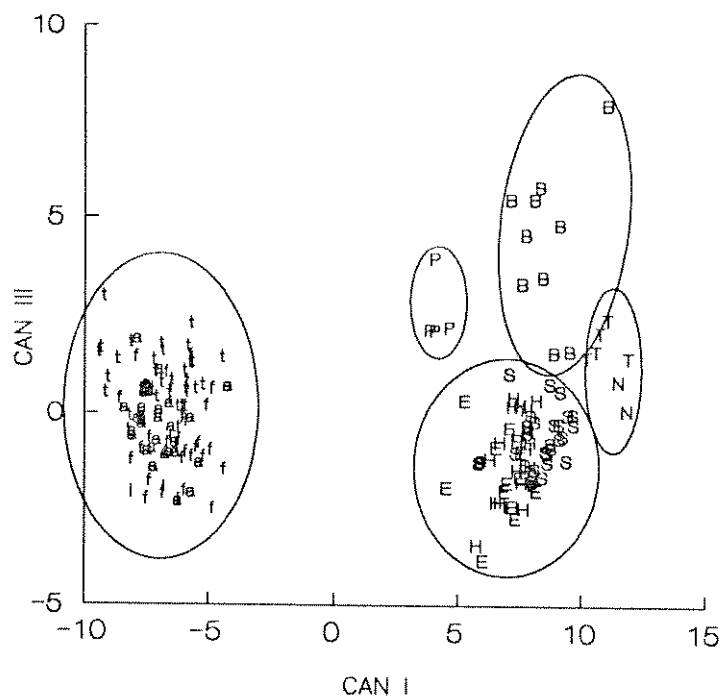


Figura 4. Posição dos indivíduos amostrados no espaço definido pelas variáveis canônicas I e III. (i) *Ischnura* sp1; (t) *Telebasis filiola*; (f) *Ischnura fluviatilis*; (a) *Acanthagrion* sp; (S) *Miathyria simplex*; (B) *Brachmesia herbida*; (P) *Perithemis mooma*; (H) *Microthyria hesperis*; (E) *Erythrodiplax* sp; (N) NI e (T) *Tamea cophysa*.

As medidas dos fêmures, largura proximal do mentum e largura do corpo dominam a terceira variável canônica. Na Figura 4 observa-se que *Brachmesia herbida* (B) e *Perithemis mooma* (P) apresentam altos valores neste eixo, enquanto as demais espécies se aglomeram mais ou menos indistintamente, dentro de cada família.

A partir desta descrição morfológica exploratória, eu verifiquei se as espécies de Odonata associadas aos dois grupos de plantas, gerados pela análise de agrupamentos, apresentam traços morfológicos convergentes. Para isto procedi a uma análise de variância multivariada tendo o tipo de macrófita onde a espécie foi dominante (flutuantes versus submersas e emersas) como um fator e a família (Libellulidae versus Coenagrionidae), como um bloco para a análise. O fator arquitetura de planta contrasta as espécies *Telebasis filiola* e *Miathyria simplex*, características de plantas flutuantes, contra *Micrathyria hesperis*, *Ischnura fluviatilis*, *Erythrodiplox* sp, *Ischnura* sp1 e *Acanthagrion* sp, dominantes em submersas e emersas. O número de indivíduos medidos nestas espécies foi bastante homogêneo, variando de 25 a 39.

A hipótese nula testada é de que as vetores de médias das 14 variáveis transformadas são iguais para as comunidades de Odonata presentes aos dois tipos de arquitetura de planta. Rejeitar esta hipótese equivale a considerar que cada tipo de arquitetura de macrófita mantém uma comunidade de Odonata com traços morfológicos distintos, e já que cada comunidade contém várias espécies, que há convergência morfológica dentro de cada conjunto de espécies de Odonata.

A análise revelou que as espécies características de macrófitas de arquitetura diferente apresentam formas similares, apesar de pertencerem a famílias distintas (λ de Wilks= 0.198; F = 44.63; gl = 14, 154; $p < 0.001$).

Para interpretar mais facilmente o resultado acima, procedi a uma análise de variáveis canônicas com os grupos determinados pelos mesmos fatores usados para a análise de variância multivariada. O primeiro eixo separou Libellulidae de Coenagrionidae com base no tamanho corporal (valores positivos para todas as variáveis) e diferenças de forma na largura do maior segmento abdominal e do lóbulo lateral (Tabela 3). O eixo canônico referente à distinção entre a fauna de flutuantes e a fauna de submersas e emersas é diretamente relacionado com o comprimento do olho e largura proximal do mentum. Na Figura 5 observa-se que *Telebasis filiola* e *Miathyria simplex* têm altos valores neste eixo, significando comprimento de olho e largura proximal do mentum maior que nas outras espécies, sujeita às diferenças de forma da família a qual pertencem. Esta característica do segundo eixo é muito útil para determinar a convergência nas espécies, pois leva em consideração as restrições de forma determinadas filogeneticamente, e é consequência da independência dos eixos no espaço canônico.

Tabela 3. Correlações entre o logarítmo natural das variáveis morfométricas e as duas variáveis canônicas (CAN).

Variáveis ^a	Libellulidae	Telebasis e Miathyria
	vs Coenagrionidae	vs Outros
LMSA	0.352	0.016
CFA	0.174	-0.022
CFM	0.170	0.019
CFP	0.144	0.072
LC	0.151	0.130
DEO	0.102	-0.153
CLO	0.133	0.523
CTC	0.125	0.160
LDM	0.312	0.177
LIM	0.334	0.125
LPM	0.215	0.360
CLL	0.313	0.154
LLL	0.565	-0.101
CTM	0.213	0.147
Correlação canônica	0.989	0.892
Qui-quadrado ^b	871.071	255.296
gl	28	13

^a Código das variáveis: LMSA: Larg. do maior segm. abdominal; CFA: Compr. do fêmur anterior; CFM: Compr. fêmur médio; CFP: Compr. fêmur post.; LC: Larg. cabeça; DEO: Distância entre olhos; CLO: Compr. longit. olhos; CTC: Compr. total cabeça; LDM: Larg. distal mentum; LIM: Larg. interna mentum; LPM: Larg. prox. mentum; CLL: Compr. lob. lateral; LLL: Larg. lob.lateral; CTM: Compr. total mentum

^b Todos os valores foram significativos a nível de $p < 0.001$

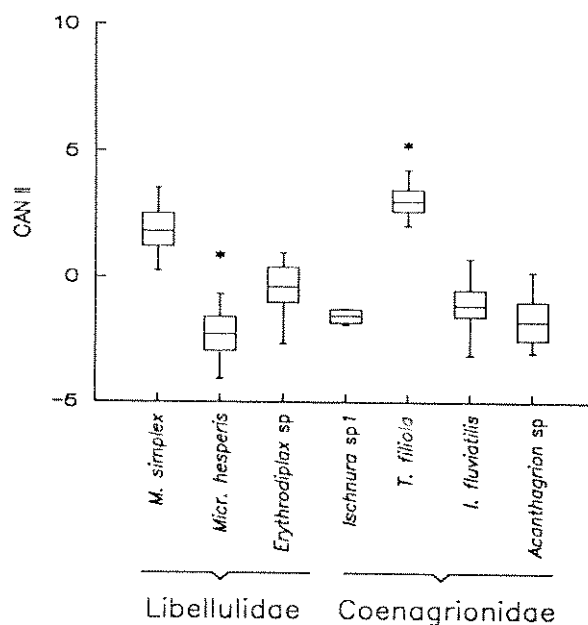


Figura 5. Box-plot da variável canônica referente à distinção entre espécies características de plantas flutuantes e fauna de plantas submersas e emersas. O traço horizontal em cada caixa representa a mediana, os limites da caixa o 1º e 3º quartis, os traços verticais representam o limite para identificação de "outliers", representados com asteriscos.

Usando o primeiro componente da análise de componente principais como uma medida multivariada do tamanho de cada espécie, restrito à forma geral de corpo de cada família (Tabela 4), eu as ordenei gerando a Figura 6. Observe que os Coenagrionidae apresentam maior sobreposição entre si que os Libellulidae.

As cargas no componente de tamanho são muito mais uniformes em Libellulidae que em Coenagrionidae, revelando menor variação de forma entre as espécies. Em Coenagrionidae, as diferenças (principalmente a alta carga dada à variável CLO) é claramente resultado das diferenças de forma entre *Telebasis filiola* e as outras espécies.

Entre os Libellulidae nota-se que um grupo das três espécies maiores (*Brachmesia herbida*, NI e *Tramea cophysa*) é afastado das outras espécies, sendo caracterizado por espécies **periféricas**. As outras espécies (*Micrathyria hesperis*, *Perithemis mooma*, *Miathyria simplex* e *Erythrodiplax* sp) tem bastante sobreposição de tamanho.

Tabela 4. Coeficientes e correlações do logaritmo natural das variáveis morfométricas no primeiro eixo gerado pela Análise de Componentes Principais sobre os indivíduos da família Libellulidae e Coenagrionidae.

Variáveis ^a	Libellulidae		Coenagrionidae	
	Coef.	Corr. ^b	Coef.	Corr. ^b
LMSA	0.325	0.924	0.140	0.634
CFA	0.327	0.939	0.131	0.748
CFM	0.307	0.957	0.138	0.778
CFP	0.329	0.947	0.162	0.891
LC	0.279	0.947	0.176	0.958
DEO	0.344	0.881	0.070	0.326
CLO	0.315	0.803	0.277	0.795
CTC	0.285	0.850	0.159	0.845
LDM	0.304	0.977	0.167	0.960
LIM	0.324	0.954	0.170	0.915
LPM	0.333	0.876	0.184	0.806
CLL	0.333	0.969	0.179	0.894
LLL	0.330	0.943	0.108	0.507
CTM	0.316	0.907	0.167	0.924
% variação explicada	83.865		62.141	

^a Código das variáveis: LMSA: Larg. do maior segm. abdominal; CFA: Compr. do fêmur anterior; CFM: Compr. fêmur médio; CFP: Compr. fêmur post.; LC: Larg. cabeça; DEO: Distância entre olhos; CLO: Compr. longit. olhos; CTC: Compr. total cabeça; LDM: Larg. distal mentum; LIM: Larg. interna mentum; LPM: Larg. prox. mentum; CLL: Compr. lob. lateral; LLL: Larg. lob.lateral; CTM: Compr. total mentum

^b Todas as correlações foram significativas a nível de $p < 0.001$

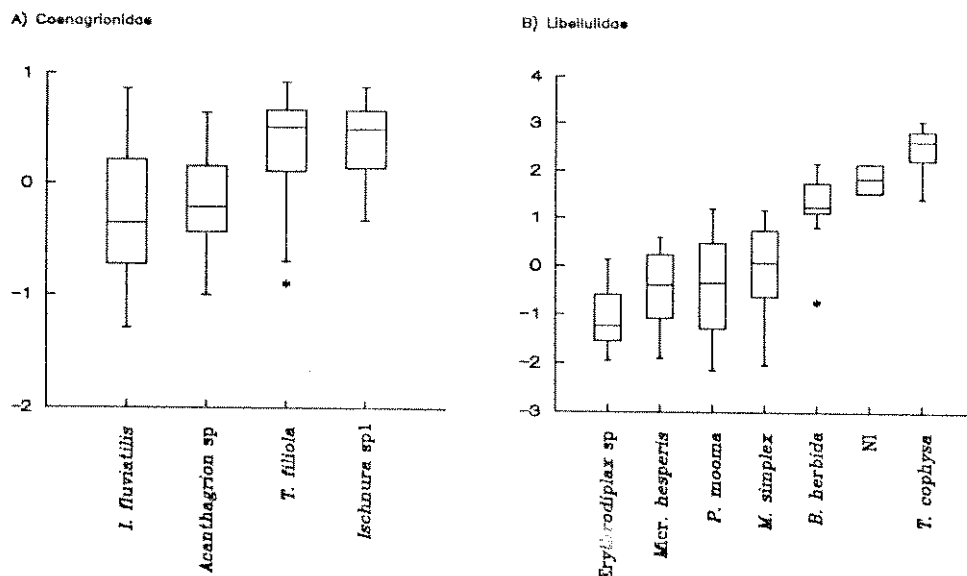


Figura 6. Box-plot do primeiro componente principal para cada espécie de larva coletada, (A) Coenagrionidae e (B) Libellulidae. O traço horizontal em cada caixa representa a mediana, os limites da caixa o 1º e 3º quartis, os traços verticais representam o limite para identificação de "outliers", representados com asteriscos.

4.4 Discussão

Os padrões de distribuição e densidade relativa das larvas nas plantas aquáticas permitem algumas considerações sobre os "limites" da comunidade, e possíveis fatores que determinam a presença de uma larva em dada planta. Vou fazer considerações sobre algumas espécies de larvas encontradas, antes de tentar situar o problema em um contexto mais geral.

A larva de *Perithemis mooma* foi classificada como **periférica**, e, apesar da alta densidade de adultos no Horto, teve poucas larvas coletadas nas plantas. O gênero é encontrado associado a detritos (Poi de Neiff & Neiff, 1989) e no fundo de lagos (Robinson & Wellborn, 1987). É, portanto, uma espécie de fundo encontrada esporadicamente em plantas. *Perithemis tenera*, uma congênere de *Perithemis mooma* da região Neártica, é uma espécie de fundo, mas que se diferencia de outras coocorrentes por ter olhos pequenos lateralmente colocados (Robinson & Wellborn, 1987), característica comum a *Perithemis mooma*. Esta disposição dos olhos foi associada ao hábito dessas larvas não se enterrarem no sedimento, como é comum com outros gêneros de Libellulidae de fundo (*Libellula*, *Orthemys*) que têm olhos pequenos frontais (Corbet, 1962; Pritchard, 1966).

Brachmesia herbida, a espécie NI e *Tramea cophysa*, também classificadas como **periféricas**, pertencem ao grupo das larvas maiores. *Brachmesia herbida* se diferenciou morfológicamente das demais larvas presentes, mas *Tramea cophysa* e NI mantêm-se na amplitude de projeção das outras

larvas consideradas **permanentes**, apenas diferenciando-se pelo tamanho.

A pergunta que segue necessariamente é: que condições podem permitir que espécies periféricas invadam a comunidade? A resposta a esta pergunta pode evidenciar a existência de processos interativos controlando o número e a composição das espécies nas plantas. Esta questão pode inserir-se em uma outra, mais ampla: que fatores regem padrões de dominância e raridade local das espécies?

Uma escola de ecólogos (Damuth, 1981, 1987; Peters & Wassenberg, 1983; Duarte et al., 1987; Peters, 1987; Blackburn et al., 1990) que defende uma abordagem de modelos empíricos, usualmente expressos através de regressões, sugere uma relação de alometria negativa entre densidade local e tamanho de corpo. Sob este ponto de vista espécies "grandes" são naturalmente raras. Das espécies de Libellulidae classificadas como **periféricas**, apenas *Perithemis mooma* pertence ao grupo de tamanho intermediário.

Sob este aspecto a raridade de *Tramea cophysa*, por exemplo, não seria uma evidência de ser esta uma espécie **periférica**, não propriamente adaptada a viver na vegetação, mas um padrão esperado dada a disponibilidade de presas, requerimentos energéticos e mecanismos de controle densidade-dependente como competição e predação diferencial em organismos maiores.

Neste ponto, podemos estabelecer duas hipóteses concorrentes: (i) as espécies **periféricas** são raras por serem competitivamente inferiores às **permanentes** em explorar as presas em dada macrófita; ou (ii) sua raridade é decor-

rente de processos que geram uma relação inversa entre densidade e tamanho do corpo (como por exemplo predação diferencial em organismos maiores).

Sob a primeira hipótese, pode-se esperar que em condições de maior disponibilidade de presas estas espécies periféricas possam invadir a comunidade, o que não é predito pela segunda hipótese.

Brachmesia herbida e *Perithemis mooma* foram mais comuns na lagoa da Pampulha que é altamente produtiva (De Marco **et al**, em preparação), em adiantado estado de eutrofização à época das coletas. Como elas também estavam presentes no Horto — o que descarta a possibilidade de diferenças de distribuição geográfica — isto é uma evidência de que com o aumento de presas a comunidade pode crescer, incluindo estas espécies periféricas.

O mesmo não ocorre com *Tramea cophysa*, que foi rara na Pampulha, obtendo maior densidade em *Egeria densa*, no Horto. Buskirk (1988) considera *Tramea lacerata*, presente na região Neártica, como de hábito fitófilo. Outras informações sobre espécies do gênero, se restringem à presença em *Egeria najas* de uma espécie de *Tramea*, não identificada (Poi de Neiff, 1979), em vários anos seguidos. Morin (1984a), encontra altos coeficientes de correlação entre tamanho de corpo e densidade em larvas de odonata, incluindo *Tramea lacerata*. Por conseguinte, a hipótese de relação inversa entre a densidade local e o tamanho parece mais provável na explicação da raridade de *Tramea cophysa*.

As espécies **permanentes** amostradas, sobretudo os Coenagrionidae, estavam associadas a plantas ou arquitetura

de planta específicas. Basicamente temos, *Telebasis filiola* e *Miathyria simplex* (I) associadas às plantas flutuantes, e *Micrathyria hesperis*, *Ischnura fluviatilis*, *Erythrodiplax* sp e *Acanthagrion* sp (II) associados às plantas submersas e à emersa.

O primeiro passo lógico para compreender os mecanismos que regem esta associação é determinar o quão comum são, em outros lagos, as associações aqui observadas.

À luz dos resultados do presente estudo, a presença de *Telebasis* sp nas plantas flutuantes *Pistia stratiotes* e *E. crassipes* (Poi de Neiff & Neiff, 1977; Neiff & Poi de Neiff, 1978) e de *T. willinkii* e *Miathyria marcella* em *E. crassipes* (Poi de Neiff & Neiff, 1980; Poi de Neiff & Bruquetas, 1983), sustentam fortemente a generalidade da associação I, aqui revelada. Não existe nenhum dado disponível acerca das espécies da associação II.

As associações encontradas sugerem a existência de pressões que determinam que espécies coocorrem em cada planta particular, principalmente ao se revelarem convergências entre os grupos que co-habitam macrófitas de arquitetura semelhante. O segundo passo a empreender é determinar qual o conjunto de mecanismos conhecidos que podem levar à preferência de habitat e à convergência de caracteres.

Duas hipóteses simples podem ser enunciadas para explicar a distinção da comunidade de macrófitas flutuantes da de submersas e emersas:

A) Preferência de Habitat Independente da Densidade.

Se as larvas com comportamento de maior mobilidade forem mais suscetíveis à predação como sugerem os dados, principalmente, de Coenagrionidae (Heads, 1985; Henrikson, 1988; McPeck, 1990a, b), a sobrevivência destas espécies diminuiria em plantas menos entrelaçadas, onde o acesso de predadores não é vedado. Estas larvas teriam, no entanto, um sucesso maior em plantas onde a pressão de predação fosse menor, por conseguirem adquirir mais presas. As evidências em Libellulidae são que o tamanho das larvas é mais importante para determinar a vulnerabilidade à predação (Crowder & Cooper, 1982), mas leva a um raciocínio essencialmente idêntico. As larvas que habitam macrófitas flutuantes, com menor grau de entrelaçamento, seriam mais suscetíveis à pressão de predação, enquanto que as larvas de plantas submersas e emersas esta pressão seria diminuída.

B) Preferência de Habitat Dependente da Densidade

Os mecanismos de interação entre as larvas (competição e predação) determinam a sobrevivência diferencial das espécies em habitats diferentes. O mecanismo mais simples é, talvez, aquele onde a eficiência competitiva da larva depende da planta. A(s) espécie(s) menos eficiente(s) em explorar as presas em uma dada arquitetura de planta seria(m) excluída(s) competitivamente, em favor de outra(s) mais eficiente(s). Como resultado, apenas as espécies compatíveis morfológica e comportamentalmente poderiam utilizar a mesma planta. Este mecanismo já era reconhecido por MacArthur (1964, 1969) e é baseado nele que são discuti-

das as hipóteses de limite à similaridade entre espécies coocorrentes (Hutchinson, 1959; Abrams, 1983)

A Figura 7 resume as principais características das duas hipóteses acima e serve de pano de fundo para as predições que discuto a seguir.

Assumindo correta a hipótese de Preferência Independente da Densidade, certas predições seguem por dedução simples, e podem ser verificadas logicamente através de modelos de simulação igualmente simples. As espécies deveriam ter atributos morfológicos ou comportamentais que se traduzissem em maior sobrevivência no tipo de estrutura de macrófitas que atualmente ocupam.

Seja uma comunidade sob esta hipótese (Planta 1; Figura 7) e assumase que a função de adaptabilidade ("fitness") que melhor descreve a sobrevivência diferencial de cada espécie, tem um máximo absoluto para cada planta. Isto equivale a assumir que para cada arquitetura de planta particular, há apenas um tipo de combinação morfológica nas larvas que obtém o máximo de sobrevivência. Decorre que, na ausência de competição, as espécies presentes em cada tipo de planta convergem morfolologicamente (Planta 1; setas convergentes) para este máximo de adaptabilidade, que representa o tipo de organismo (teórico) que obtém maior sobrevivência neste microhabitat. Restrições filogenéticas (Gould & Lewontin, 1979) seriam a inércia que determina o quanto as espécies podem convergir.

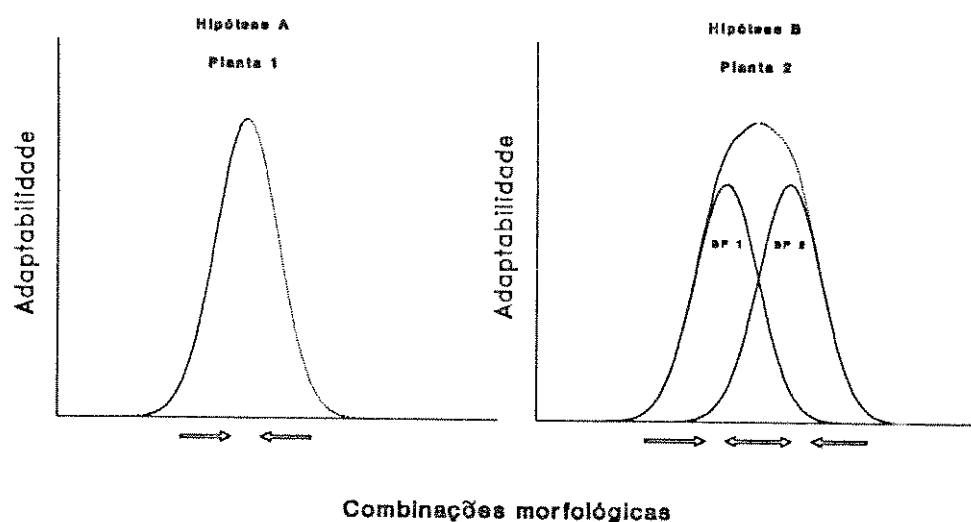


Figura 7. Modelo descritivo das situações esperadas sob as hipóteses A (Independente de Densidade) e B (Dependente da Densidade) para a preferência de habitat entre as espécies de Odonata. As setas indicam a direção do desvio de caracteres de forma a aumentar a adaptabilidade sob cada hipótese.

Assumindo verdadeira a segunda hipótese, deduz-se que as espécies presentes em cada planta apresentam características morfológicas e comportamentais que aumentam sua sobrevivência diferencial em relação a outras que foram *excluídas* por competição e/ou por predação diferencial. Assumindo novamente uma função de adaptabilidade com apenas um máximo por planta, espera-se que aqui também as espécies tenham morfologias convergentes (Planta 2; setas externas convergentes). Esta convergência é determinada pela existência de uma morfologia ótima para explorar presas em cada planta, e pode ser identificada quando se compara a fauna de uma planta com a de outra. Mas, contrastando com a hipótese anterior, comparações de morfologias de larvas de espécies diferentes na mesma planta revelam que as distâncias no espaço morfométrico entre elas são maiores que um mínimo (Planta 2; setas internas divergentes), abaixo do qual a competição levaria a eliminação de uma delas. Esta predição é testada no segundo capítulo deste trabalho.

A consequência do raciocínio acima é que, apesar de ser didaticamente útil separar as hipóteses, construindo-as como fatores independentes, tal construção carece de poder preditivo. Nada há, seja na natureza ou nos modelos teóricos que visam descrevê-la, que exija que as duas hipóteses concorram independentemente. Além disto, eu sugeri acima que podem prever coisas bastante parecidas (convergência morfológica).

Tanto quando observamos a versão multivariada de tamanho corporal (Figura 6) quanto as posições das espécies de Coenagrionidae no espaço canônico, revela-se maior sobreposição morfológica entre as espécies desta família em

relação aos Libellulidae. Particularmente, *Ischnura fluviatilis* e *Acanthagrion* sp têm grande sobreposição, mas são dominantes em plantas distintas.

O modelo expresso pela Figura 7 também permite interpretar estas diferenças como consequência de eficiência diferencial destas espécies nas plantas. Sob este aspecto, a coloração e comportamento de *Ischnura fluviatilis* deve garantir sua vantagem em *Egeria densa*.

5 CAPITULO 2

DETERMINISMO E ALEATORIEDADE NA CONSTRUÇÃO DA COMUNIDADE

5.1 Introdução

Connor & Simberloff (1979) e Strong et al. (1979) argumentam que, na identificação e procura de mecanismos organizadores de uma comunidade, é preciso primeiro testar a hipótese "logicamente prioritária" de que o padrão pode ser gerado pelo acaso. Este "acaso" merece uma definição especial por não conotar um sentido muito usual. O acaso seria expresso pelo conjunto de padrões esperados se não houvesse interação entre as espécies, uma premissa básica da teoria de comunidades (Roughgarden, 1983).

Esta linha de argumentação gerou muito calor (Strong, et al., 1984), mas também alguma luz. A necessidade de se submeter as evidências acerca de padrões interativos, a um escrutínio quantitativo e a testes estatísticos é hoje amplamente aceita (Ricklefs et al., 1981; Roth, 1981; Sinclair et al., 1985; Tonkyn & Cole, 1986; Mac Nally, 1988; Willig & Moulton, 1989; Juliano & Lawton, 1990).

No capítulo anterior, eu discuti o padrão de coocorrência das espécies no contexto da seleção de habitat, concluindo que diferenças na distância no espaço morfométrico, entre espécies que coocorrem, devem esclarecer que tipo de mecanismo determina os padrões de uso de habitat e convergência morfológica das larvas de Odonata.

O objetivo deste capítulo é testar a hipótese de que as comunidades de Odonata presentes em plantas são construídas pela seleção ao caso entre as espécies que podem colonizar a lagoa contra a hipótese de que as espécies que compõem dada comunidade apresentam características morfológicas determinadas por interações entre suas espécies.

5.2 Métodos Estatísticos

Neste trabalho eu sigo o protocolo de análise de estrutura em comunidades descrito por Ricklefs e colaboradores (Ricklefs & Travis, 1980; Ricklefs *et al.*, 1981; Travis & Ricklefs, 1983) incluindo testes por aleatorização como em Juliano & Lawton (1990). Basicamente, este protocolo inclui:

- a) O cálculo de medidas de estrutura das comunidades amostradas;
- b) A construção de modelos aleatorizados destas comunidades, que representem o padrão esperado se as espécies que compõem a comunidade em questão são escolhidas aleatoriamente do conjunto total de espécies amostradas;
- c) O cálculo das mesmas medidas de estrutura para cada comunidade simulada;
- d) O cálculo da probabilidade de um valor igual ou maior que o obtido para a comunidade real assumindo que o modelo nulo, representado pelas comunidades simuladas, seja verdadeiro.

Várias medidas são tradicionalmente usadas para descrever a estrutura de uma comunidade. As mais familiares ao leitor devem ser as medidas de diversidade, uniformidade, além dos modelos de distribuição de abundância. Todas estas podem ser usadas dentro deste protocolo, desde que hipóteses acerca do caráter medido possam ser enunciadas claramente.

Todas as análises morfológicas referem-se à distribuição dos indivíduos e espécies dentro do espaço morfológico definido pelos logaritmos naturais das 14 medidas morfométricas tomadas.

Na comunidade real e em cada comunidade aleatória foi calculada a distância euclidiana entre o centróide de cada espécie e sua vizinha mais próxima. A maioria das medidas de estrutura usadas são derivadas desta medida básica do empacotamento das espécies no espaço morfométrico. As seguintes medidas de estrutura da comunidade serão adotadas neste estudo, com considerações sobre seu cálculo e interpretação:

MD -- Média da distância entre o centróide de cada espécie e sua vizinha mais próxima no espaço morfométrico. A MD reflete o empacotamento das espécies no espaço morfológico, onde valores elevados sugerem a existência de mecanismos interativos de desvio de caracteres.

DPMD -- Desvio padrão da distância entre o centróide de cada espécie e sua vizinha mais próxima, dentro de cada comunidade. Valores baixos de DPMD refletem maior regularidade no espaçamento entre as espécies.

$D = DPMD - MD$ -- Valores medianamente baixos de DPMD e medianamente altos de MD podem não ser estatisticamente significativos, mas geram um padrão bastante distante do acaso, principalmente se DPMD e MD forem correlacionados (Juliano & Lawton, 1990). O cálculo de D permite avaliar se a combinação das duas medidas pode gerar um padrão não aleatório. Pela sua construção, caso MD ou DPMD sejam significativamente diferentes da aleatoriedade, D também o será. Assim, apenas no caso de MD e DPMD não significativos é que D pode nos revelar algo sobre a comunidade.

DIS -- Medida da dispersão da comunidade no espaço morfométrico expressa pelo determinante da matriz de covariância morfológica elevado a um sobre o mínimo entre o número de variáveis e de objetos medidos para cada comunidade. A restrição na potência do determinante resulta de que o número de dimensões independentes da matriz é igual ao menor valor entre variáveis e objetos. Esta medida relaciona-se com o hipervolume do espaço morfológico ocupado pela comunidade (Mardia *et al.*, 1979) e permitirá avaliar o grau de especialização nas comunidades. As comunidades morfológicamente mais especializadas ocuparão um espaço morfométrico menor que aquelas que apresentarem muitos padrões morfológicos diferentes.

Para testar hipóteses tão amplas quanto a da influência de mecanismos de interação entre espécies em um espaço tão grande quanto aquele gerado pelas 14 espécies e 14 variáveis morfométricas medidas, são possíveis várias abordagens válidas, e a construção de vários testes distintos. Neste trabalho eu procurei construir dois entre os possíveis modelos de testes por aleatorização, buscando,

através de sua confrontação, também avaliar o quão conservativos são estes testes em identificar padrões não aleatórios nos dados.

Os dois testes que passo a descrever diferem na forma de construir a distribuição de referência para o julgamento das evidências em favor da hipótese nula, através de mudanças na constituição do conjunto de espécies que servem de base às simulações e nas probabilidades de selecionar cada espécie. Os dois testes representam portanto formas distintas de responder à mesma pergunta:

TESTE I. A matriz que serve de universo para as amostragens é a matriz das médias de cada variável por espécie. Esta matriz descreve a distribuição do centróide de cada espécie no espaço morfológico e foi adotada nos outros estudos endereçados à mesma questão (Ricklefs & Travis, 1980; Dillon, 1981; Ricklefs et al., 1981; Travis & Ricklefs, 1983; Juliano & Lawton, 1990). A probabilidade de pertencer à comunidade aleatória é igual para cada espécie. O número de espécies "amostradas" é igual ao da comunidade real que estará sendo testada. Esta é uma abordagem mais tipológica já que a variação morfológica dos indivíduos ao redor do centróide da espécie é desconsiderada.

TESTE II. A matriz que serve de universo para as simulações é a matriz morfométrica por indivíduo amostrado. Neste procedimento são selecionados indivíduos ao acaso para compor a comunidade simulada, com probabilidade de ocorrência de uma espécie igual à sua densidade relativa, estimada sobre todas as coletas e plantas amostradas. O número de indivíduos selecionados é igual ao da comunidade amostrada

("real"), permitindo que se avalie o efeito do número de amostras (indivíduos) na percepção dos padrões. Este teste pretende criar uma situação mais realista, avaliando até que ponto os fenômenos interativos poderiam estar expressos nos padrões de abundância e raridade observados.

A matriz usada como base para as simulações tinha como colunas os logaritmos naturais das variáveis morfométricas e como linhas os centróides das espécies por comunidade (TESTE I) ou os indivíduos de cada espécie amostrada (TESTE II).

O primeiro passo para construir uma comunidade aleatória é escolher uma linha ao acaso na matriz. Esta linha é copiada para dentro da comunidade aleatória. Este procedimento é repetido até a comunidade aleatória conter tantas espécies quanto a comunidade real que se deseja comparar. Através deste procedimento, a ocorrência de uma espécie na comunidade simulada é independente das outras já presentes nesta comunidade.

De cada comunidade aleatória são agora tomadas as medidas de estrutura discutidas anteriormente. Após isto todo este processo é repetido até que tenham sido construídas 500 comunidades aleatórias.

Para testar se os padrões observados nas comunidades reais diferem das geradas sob o modelo nulo foram realizados testes por aleatorização (Edgington, 1980; Manly, 1991). Para cada medida de estrutura é calculado o número de comunidades aleatórias com valores iguais ou maiores que o da comunidade real. Esta é uma estimativa da probabili-

dade de valores iguais ou maiores que o da comunidade real serem observados sob o modelo nulo.

Esta probabilidade, ou nível de significância, foi interpretada como uma medida da evidência contra a hipótese nula de acordo com Manly (1991). Valores desta probabilidade menores que 0.05 são considerados evidência de que as comunidades reais têm valores maiores que o esperado pelo acaso. Valores maiores que 0.95 são evidência de que as comunidades reais apresentam valores menores que o esperado pelo acaso, para a medida de estrutura em questão. Tomados em conjunto, estes limites determinam uma área de rejeição de 10%, que foi escolhida devido à controvérsia acerca do poder deste tipo de teste em estudos semelhantes a este (Toft & Shea, 1983; Colwell & Winkler, 1984; Gilpin & Diamond, 1984).

Para controlar os efeitos do total de espécies para a formação do modelo nulo, em cada um dos testes acima eu fiz dois tipos de simulação, com diferentes universos de espécies:

i) Usando apenas a comunidade do Horto (P^H). Tendo sido o local mais estudado, permite uma avaliação dos fenômenos interativos em escala geográfica local.

ii) Usando todas as comunidades (P^T), Pampulha e Horto. Inclui apenas uma espécie a mais (*Ischnura* sp2), mas apresenta maior variação morfológica intrínseca, pelas diferenças de padrões morfológicos das espécies em uma escala geográfica regional.

Eu usei as projeções das espécies no primeiro eixo da análise de componentes principais, procedida no Capítulo 1 (Tabela 4), como uma descrição de padrões morfológicos das espécies, para ajudar na interpretação dos testes por aleatorização aqui empregados.

5.3 Resultados

Os resultados dos testes por aleatorização sob o TESTE I (baseado na aleatorização dos centróides das espécies) estão apresentados na Tabela 5. Os principais desvios da aleatoriedade observados nas comunidades, sob este modelo, são discutidos a seguir.

Em *Myriophyllum brasiliense* (MYR), a distância entre as espécies foi maior do que a esperada sob o modelo nulo, quando todas as espécies amostradas são agrupadas para a construção das comunidades aleatórias ($MD=0.928$; $P^T=0.020$), mas não foi significativo quando apenas as espécies do Horto foram utilizadas ($P^H=0.392$).

Em *Egeria densa* (EGR), a distância foi sempre menor que a esperada, caracterizando uma comunidade de espécies mais similares morfológicamente, quaisquer que sejam os conjuntos de espécies usados para a construção da hipótese nula ($MD=0.528$; $P^T=1.000$; $P^H=0.994$). Esta comunidade foi a que apresentou a menor MD, apesar de conter 9 espécies.

A comunidade presente em MYR apresentou valores de DPMD significativamente maiores que nas comunidades aleatorizadas a partir de todas as espécies (Tabela 5). Este resultado é o oposto ao esperado caso as espécies tendessem

a se espaçar regularmente no espaço morfométrico. *Salvinia* sp (SAL) também apresentou valores altos, atingindo um $P=0.072$, o que revela algum efeito, mas sempre quando comparadas ao modelo de agrupamento aleatório de todas as espécies (P^T).

A medida composta de estrutura D, apenas revelou desvios não expressos em MD e DPMD para *Eichhornia crassipes* no Mergulhão (EIC-M). Neste caso, valores de MD medianamente altos e de DPMD medianamente baixos foram responsáveis pela não aleatoriedade (Tabela 5).

A medida de dispersão das espécies no espaço morfométrico (DIS) apresentou alguns resultados desconcertantes. *E. crassipes* no Horto (EIC-H), que contém o menor número de espécies apresentou o maior valor de DIS, enquanto MYR e EGR apresentaram dispersões pequenas, comparado ao seu número de espécies (Tabela 5).

As comunidades de plantas flutuantes apresentaram valores maiores de DIS comparadas as espécies submersas e emersas. Apenas *E. crassipes* no Sarandi (EIC-S), apresentou valores comparáveis a essas últimas.

Tabela 5. Medidas de estrutura nas comunidades de odonatas estudadas e comparações com comunidades aleatorizadas pelo TESTE I (valores sem parênteses). Os valores entre parênteses são as probabilidades de valores iguais ou maiores que o observado nas comunidades reais usando todas as espécies (P^T) ou apenas as do Horto (P^H).

Macrófita	MD	DPMD	D	DIS
EIC-H	1.600	1.062	0.538	0.5002
P^T	(0.476)	(0.198)	(0.694)	(0.348)
P^H	(0.568)	(0.244)	(0.726)	(0.436)
EIC-M	0.915	0.084	0.830	0.0846
P^T	(0.314)	(0.896)	(0.016)	(0.000)
EIC-S	0.799	0.291	0.508	0.0373
P^T	(0.588)	(0.584)	(0.418)	(0.730)
SAL	1.209	0.792	0.417	0.1405
P^T	(0.110)	(0.072)	(0.624)	(0.000)
P^H	(0.326)	(0.172)	(0.750)	(0.018)
EGR	0.528	0.299	0.228	0.0260
P^T	(1.000)	(0.346)	(0.972)	(0.130)
P^H	(0.994)	(0.714)	(0.932)	(0.702)
ELEO	0.735	0.386	0.349	0.0404
P^T	(0.764)	(0.372)	(0.810)	(0.630)
P^H	(0.892)	(0.524)	(0.816)	(0.854)
MYR	0.928	0.538	0.390	0.0213
P^T	(0.020)	(0.016)	(0.774)	(0.506)
P^H	(0.392)	(0.270)	(0.666)	(0.892)

Apesar disto, somente EIC-M e SAL tiveram valores de DIS significativamente maiores que o esperado nas comunidades aleatorizadas. O valor de DIS em SAL é significativo mesmo quando apenas as espécies presentes no Horto são utilizadas.

O efeito de acrescentar uma espécie, que apenas ocorreu na Pampulha, e usar os dados deste local para calcular os centróides, foi sempre de diminuir a MD, DPMD e DIS nas comunidades aleatorizadas. Isto é claramente notado na Tabela 5, com o diminuição da probabilidade P^T em comparação a P^H .

Considerando o TESTE II (baseado na aleatorização dos indivíduos amostrados), os efeitos observados em EGR (distâncias menores entre espécies) e MYR (Distâncias maiores entre as espécies), são consistentemente revelados por MD (Tabela 6). Além disto, sob o TESTE II SAL apresentou um MD maior que o esperado.

As espécies de odonata presentes em MYR apresentaram DPMD maiores no espaço morfométrico (Tabela 6), como havia sido observado sob o TESTE I. Efeitos significativos de mesma direção foram encontrados em EIC-H e SAL. EIC-M apresentou DPMD menores que nos modelo de comunidade aleatorizada, revelando uma consistência com o efeito sugerido sob o TESTE I, na medida composta de estrutura D.

Valores de D menores que sob a hipótese nula foram observados em EGR como resultado dos baixos valores de MD nesta comunidade (Tabela 6).

Tabela 6. Medidas de estrutura nas comunidades de odonatas estudadas e comparações com comunidades aleatorizadas pelo TESTE II (valores sem parênteses). Os valores entre parênteses são as probabilidades de valores iguais ou maiores que o observado nas comunidades reais usando todas as espécies (P^T) ou apenas as do Horto (P^H).

Macrófita	MD	DPMD	D	DIS
EIC-H	1.600	1.062	0.538	0.0309
P^T	(0.132)	(0.094)	(0.690)	(0.820)
P^H	(0.174)	(0.134)	(0.518)	(0.722)
EIC-M	0.915	0.084	0.830	0.0319
P^T	(0.666)	(0.968)	(0.154)	(0.104)
EIC-S	0.799	0.291	0.508	0.0172
P^T	(0.198)	(0.462)	(0.180)	(0.102)
SAL	1.209	0.792	0.417	0.0039
P^T	(0.034)	(0.034)	(0.732)	(0.960)
P^H	(0.056)	(0.144)	(0.518)	(0.772)
EGR	0.528	0.299	0.228	0.0096
P^T	(0.998)	(0.484)	(0.974)	(1.000)
P^H	(0.978)	(0.598)	(0.844)	(0.816)
ELEO	0.735	0.386	0.349	0.0171
P^T	(0.922)	(0.486)	(0.906)	(0.800)
P^H	(0.840)	(0.540)	(0.784)	(0.460)
MYR	0.928	0.538	0.390	0.0129
P^T	(0.034)	(0.064)	(0.658)	(0.632)
P^H	(0.132)	(0.290)	(0.414)	(0.038)

EGR e SAL apresentaram DIS menores que o esperado pelo acaso (Tabela 6). Em EGR este resultado é decorrente da convergência apresentada pela comunidade de Odonatas presentes nesta planta, revelada em todos os testes feitos.

Uma dispersão maior que a esperada sob o TESTE II, foi observada em MYR, consistente com as maiores distâncias no espaço morfométrico entre as espécies de Odonata deste local.

A Figura 8 mostra a distribuição das espécies no eixo de tamanho da análise de componentes principais, apresentando apenas as espécies em *Egeria densa* e *Myriophyllum brasiliense*.

É evidente a existência de grupos de mesmo tamanho em *Egeria densa* e uma maior distinção das espécies em *Myriophyllum brasiliense*. Observa-se uma alta sobreposição entre *Miathyria simplex* e *Micrathyria hesperis*, entre *Tramea cophysa* e a espécie não identificada, e entre *Ischnura fluviatilis* e *Acanthagrion* sp, na comunidade de *E. densa*. As outras espécies são muito raras e não devem determinar fortemente os padrões de interação ali observados.

Em *Myriophyllum brasiliense* as diferenças de tamanho são especialmente importantes nos Libellulidae, enquanto os Coenagrionidae se sobrepõe largamente. Esta comunidade também apresenta uma espécie de Libellulidae a menos que em *E. densa*.

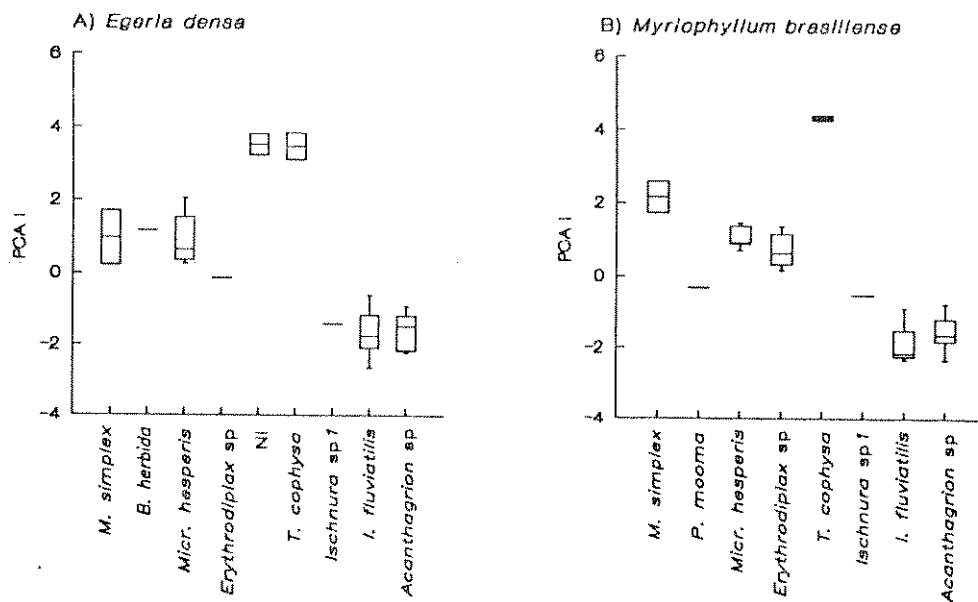


Figura 8. Box-plot dos escores no primeiro eixo da análise de componentes principais dos indivíduos amostrados em A) *Egeria densa* e B) *Myriophyllum brasiliense*. O traço horizontal em cada caixa representa a mediana, os limites da caixa o 1º e 3º quartis, os traços verticais representam o limite para identificação de "outliers", representados com asteriscos.

5.4 Discussão

5.4.1 Considerações sobre os modelos: discussão sobre as premissas

O desenvolvimento de modelos teóricos realistas em Ecologia de Comunidades deve ser acompanhado de uma rigorosa, e por vezes cética, crítica acerca de suas premissas e limitações, para que controvérsias devidas à falta de clareza de conceitos (Peters, 1976, 1978, 1988) e premissas inadequadas (Diamond & Gilpin, 1982; Roughgarden, 1983; Gilpin & Diamond, 1984) não obscureçam os padrões apresentados pelas comunidades naturais.

Uma das principais premissas para os modelos aqui testados é de que as similaridades morfológicas mapeiam as relações ecológicas entre as espécies. Isto equivale a dizer que há uma relação monotônica entre a distância dos centróides das espécies no espaço morfométrico e os coeficientes de interação entre estas espécies.

Embutida nesta premissa está a de que as espécies que são base do estudo usam o habitat de forma semelhante e estão efetivamente coocorrendo.

O que não é levado em conta é que estas distâncias podem refletir também as relações filogenéticas entre as espécies, complicando a identificação dos fatores ecológicos.

As características do grupo estudado, predadores generalistas com suscetíveis à predação dependente do tama-

nho, reforça a tese de que estas premissas são plausíveis nas comunidades estudadas. A distância entre os centróides das espécies é primariamente determinada por diferenças de tamanho, para depois ser afetada por variação de forma. Um peso maior ao tamanho é plenamente justificável no grupo pois é ele que determina o conjunto de presas potenciais (Blois, 1985), e a direção de relações de predação e canibalismo entre as larvas (Crowley *et al.*, 1987; Robinson & Wellborn, 1987; Wissinger, 1988).

Uma segunda premissa refere-se à própria construção das comunidades aleatórias. Elas devem representar o conjunto de padrões possíveis esperados sob a hipótese de que as espécies não interagem. Mais claramente, deve ser possível que espécies que não coocorrem realmente, por terem sofrido processos de interação no passado, "colonizem" as comunidades aleatórias. Existem várias razões amostrais que tornam esta premissa suspeita de não se cumprir. As espécies fracas competitivamente, que foram eliminadas, devem ser raras ou inexistentes localmente, apesar de presentes regionalmente (Ricklefs, 1987), e podem não ser detectadas nas amostras.

Esta questão, da determinação das espécies que irão compor o modelo nulo, é foco da maior parte das controvérsias geradas na aplicação desta abordagem em temas de biogeografia insular (Simberloff, 1978; Connor & Simberloff, 1979, 1984; Grant & Abbott, 1980; Diamond & Gilpin, 1982; Gilpin & Diamond, 1984).

Neste estudo eu trato de identificar padrões de coocorrência em uma escala espacial muito pequena

(macrófitas dentro de um lago) se comparada aos estudos faunísticos em arquipélagos. Isto permite maior controle sobre o conjunto de espécies que potencialmente podem colonizar as comunidades. Além disto, a delimitação mais fechada da comunidade garante que as espécies realmente ocupam o mesmo habitat e podem interagir, evitando que interações relevantes sejam mascaradas em um conjunto de relações não esperadas de ocorrer (Connor & Simberloff, 1979).

O terceiro ponto, que é também consequência dos anteriores, é a eficiência do teste estatístico em rejeitar a hipótese nula, caso ela seja falsa. Muitos autores (Toft & Shea, 1983; Colwell & Winkler, 1984; Gilpin & Diamond, 1984) relatam que modelos nulos em ecologia tem poder muito pequeno sendo muito suscetíveis ao erro tipo II (probabilidade de aceitar a hipótese nula sendo ela falsa).

Não existe muito a fazer neste ponto. A eficiência do teste em detectar comunidades não aleatórias é menos dependente do teste em si, do que da construção da comunidade aleatória. A construção de comunidades teóricas onde se determina a existência de processos interativos, e depois, a aplicação da técnica dos modelos nulos, parece ser uma interessante proposta para se avaliar o poder destes testes (Colwell & Winkler, 1984), mas que não foi suficientemente explorada.

5.4.2 Evidências de padrões não aleatórios

Para o teste de aleatoriedade usando todos os locais, sob o TESTE I, são apresentados 28 resultados na

Tabela 5, dos quais 7 foram significativos. Devido apenas ao acaso seriam esperados 3 resultados significativos, sugerindo a existência de padrões à este nível da análise. Para o teste com apenas espécies do Horto foram 20 resultados, dos quais 2 significativos, exatamente o esperado pelo acaso.

Sob o TESTE II, são apresentados também 28 testes para todos os locais com 8 significativos. Para o teste com apenas espécies do Horto, dos 20 testes, novamente 2 resultados foram significativos.

Se estivéssemos apenas interpretando padrões ocorrentes no Horto, eu consideraria que os dados não apresentam evidências de padrões morfológicos não aleatórios. No entanto, considerando os testes em conjunto, concluo que os padrões morfológicos das comunidades estudadas são revelados em comparações regionais, e não em comparações locais. Dado que virtualmente todas as espécies foram encontradas nos dois locais, a evidência sugere que as mesmas espécies possam apresentar mecanismos interativos dependendo das condições do ambiente (produtividade, pressão de predadores).

Apesar disto, todos estes testes foram consistentes na identificação de desvios da aleatoriedade nas comunidades de Odonatas associadas a *Egeria densa* e *Myriophyllum brasiliense*. Cabe agora, estabelecer as conseqüências deste fato para a compreensão dos fenômenos organizadores nestas comunidades.

A comunidade de *Egeria densa* apresentou espécies mais próximas, ocupando um espaço mais reduzido que o espe-

rado. Dentre as quatro espécies dominantes nesta comunidade, estão três pares muito similares: os Coenagrionidae *Ischnura fluviatilis* e *Acanthagrion* sp, os Libellulidae *Micrathyrina hesperis* e *Erythrodiplax* sp e, por fim, *Tramea cophysa* e NI (Figura 8).

Em *Myriophyllum brasiliense* as espécies apresentaram maior distância entre si do que nas comunidades aleatórias e ocuparam um espaço morfométrico maior. Estes padrões são condizentes com as hipóteses de limite à similaridade através de competição. As mesmas espécies dominantes de *Egeria densa* são aqui encontradas, porém com maior importância dos Libellulidae e dominância de *Acanthagrion* sp (Tabela 1; Capítulo 1). Esta comunidade obtém maior índice de diversidade (H') e a menor dominância (D de SIMPSON) entre todas as macrófitas estudadas.

Assumindo a hipótese de competição gerando maiores distâncias entre os centróides das espécies, espera-se que algum recurso seja limitante em *Myriophyllum brasiliense* (no caso de competição por exploração), ou, mais possivelmente, esta planta favoreça a competição por encontro e/ou predação entre as larvas maiores sobre as menores.

A principal característica que diferencia *Egeria densa* e *Myriophyllum brasiliense* é que esta última parece mais aberta, enquanto a primeira forma conjuntos compactos. Nos dois locais foram observados Belostomatídeos, possíveis predadores das larvas, mas não é possível estabelecer se há maior quantidade de peixes na macrófita menos entrelaçada.

A presença de Libellulidae maiores (*Tramea cophysa*, *Brachmesia herbida* e NI), mais vulneráveis à

predação, em maior densidade em *Egeria densa*, pode suportar a idéia de que esta macrófita, bem mais compacta, serve de proteção para as larvas.

Assumindo isto como premissa, pode-se esperar que a predação diferencial possa estar gerando maiores distâncias entre as espécies de acordo com a teoria de busca de espaço livre de predador (Jeffries & Lawton, 1984) como foi sugerido por Juliano & Lawton (1990) para a comunidade de coleópteros Dytiscidae predadores.

Neste estudo, Juliano & Lawton (1990) encontraram apenas uma comunidade com desvio da aleatoriedade na direção predita pela teoria da Competição. No entanto, sua forma de interpretar os resultados desconsiderou desvios na direção oposta, ou seja, convergência morfológica. Uma breve re-análise de seus resultados revela que, de 9 testes, 5 apresentaram evidência de convergência morfológica entre os Dytiscidae. À luz dos resultados do presente trabalho, onde também foi revelada convergência na fauna de *Egeria densa*, sugere-se que maior atenção seja colocada na construção da hipótese alternativa para o modelo nulo. Também podemos considerar que, construindo a hipótese alternativa de forma a incluir a possibilidade de convergência, poderemos estabelecer a importância relativa dos dois processos na determinação dos padrões morfológicos das comunidades naturais. No presente momento, apenas os dados do presente estudo e de Juliano & Lawton (1990) reúnem informação suficiente para esta análise.

Juliano & Lawton (1990) argumentam que os modelos nulos devem ser usados de forma a ordenar as comunidades,

identificando em quais delas fenômenos interativos devem estar ocorrendo, para uma posterior investigação experimental. Seguindo esta recomendação, as comunidades de odonatas presentes em *Egeria densa* e *Myriophyllum brasiliense* devem ser investigadas comparativamente de forma a estabelecer qual o papel da arquitetura destas plantas na determinação de diferenças na estrutura de suas comunidades associadas.

O TESTE II, levando em conta as variações dentro de cada espécie, foi menos conservativo em revelar padrões não aleatórios nos dados. Além dos efeitos observados nos testes sob o TESTE I, no TESTE II revelaram-se desvios da aleatoriedade na medida de estrutura DIS em EGR e MYR, e as distâncias maiores de MD e diferenças de DPMD em EIC-H, EIC-M e SAL.

Em SAL, os valores de MD maiores que o esperado, em conjunto com a menor dispersão no espaço morfométrico, poderiam ser considerados como um paradoxo. Como as espécies podem distanciar-se no espaço morfométrico por mecanismos interativos, sem aumentar o espaço total ocupado pela comunidade? Este paradoxo é facilmente resolvido se observamos que SAL apresenta um menor número de espécies que as comunidades de plantas submersas, e uma maior concentração de indivíduos em *Miathyria simplex* (Tabela 1, Capítulo 1). Este resultado pode evidenciar a existência de mecanismos de exclusão de espécies nesta comunidade.

O procedimento de produção de comunidades aleatórias no TESTE II é preferível ao atualmente em uso em diversos trabalhos (Ricklefs & Travis, 1980; Ricklefs et al., 1981; Travis & Ricklefs, 1983; Juliano & Lawton, 1990) pois

leva em consideração a variação dentro da espécie na identificação de padrões não esperados em comunidades construídas sorteando espécies ao acaso. No mínimo, deve-se contrapor os dois testes, verificando a consistência com que rejeitam a hipótese nula, até que se desenvolvam modelos aleatorizados que levem em conta a variação entre e dentro das espécies na construção do modelo nulo.

6 CONCLUSÕES

-- Das características morfológicas medidas nas larvas de Odonata, a largura do labium, a largura do corpo, o comprimento dos fêmures anterior, médio e posterior e a largura dos olhos foram mais importantes em revelar semelhanças entre as espécies, além de serem mais associados com o tipo de habitat ocupado por elas.

-- *Miathyria simplex* (Libellulidae) e *Telebasis filiola* (Coenagrionidae), compartilham das plantas flutuantes onde são dominantes e apresentam traços morfológicos convergentes quanto à largura dos olhos e largura proximal do mento.

-- *Ischnura fluviatilis*, *Acanthagrion* sp (Coenagrionidae), *Micrathyria hesperis* e *Erythrodiplex* sp (Libellulidae) foram dominantes nas plantas submersas e na emersa. Comparativamente às larvas das plantas flutuantes, têm largura dos olhos e largura proximal do mento menores.

-- As comunidades de larvas de Odonata presentes nas macrófitas *Egeria densa* e *Myriophyllum brasiliense* apresentaram-se significativamente diferentes de "comunidades aleatórias" construídas para testar a hipótese de existência de um limite à similaridade entre espécies coocorrentes.

-- *Egeria densa*, uma planta submersa mais entrelaçada, apresentou uma comunidade onde as larvas tendem a ser mais parecidas entre si que o esperado pelo acaso.

-- *Myriophyllum brasiliense*, relativamente mais aberta, têm espécies que apresentam limite à similaridade como predito pela hipótese de competição.

-- O teste por aleatorização que leva em consideração as abundâncias das espécies (simulação por indivíduo) foi consistente como o de uso corrente em ecologia de comunidades (simulação por centróide das espécies), em revelar desvios significativos nas comunidades discutidas acima. No entanto, este modelo foi menos conservativo, distinguindo padrões em outras comunidades que estavam próximas do limite de significância no teste sob aleatorização por centróide das espécies.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMS, P. 1983. The theory of limiting similarity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 14:359-376.
- ALBRECHT, G. H. 1980. Multivariate analysis and the study of form, with special reference to canonical variate analysis. **American Zoologist**, 20:679-693.
- BAKER, R. L. 1980. Use of space in relation to feeding areas by zygopteran nymphs in captivity. **Canadian Journal of Zoology**, 58:1060-1065.
- . 1981a. Use of space in relation to areas of food concentration by nymphs of *Lestes disjunctus* (Lestidae, Odonata) in captivity. **Canadian Journal of Zoology**, 59:134-135.
- . 1981b. Behavioural interactions and use of feeding areas by nymphs of *Coenagrion resolutum* (Coenagrionidae: Odonata). **Oecologia**, 49:353-358.
- . 1982. Effects of food abundance on growth, survival, and use of space by nymphs of *Coenagrion resolutum* (Zygoptera). **Oikos**, 38:47-51.
- BANKS, M. J. 1987. Regulation of damselfly populations: the effects of larval density on larval survival, development rate and size in the field. **Freshwater Biology**, 17:357-365.
- BENKE, A. C. 1978. Interactions among coexisting predators - a field experiment with dragonfly larvae. **Journal of Animal Ecology**, 47:335-350.
- BENKE, A. C., CROWLEY, P. H. & JOHNSON, D. M. 1982. Interactions among coexisting larval Odonata: an *in situ* experiment using small exclosures. **Hydrobiologia**, 94:121-130.
- BLACKBURN, T. M., HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D. 1990. Species number, population density and body size

- relationships in natural communities. **Journal of Animal Ecology**, **59**:335-345.
- BLOIS, C. 1985. The larval diet of three anisopteran (Odonata) species. **Freshwater Biology**, **15**:505-514.
- BOOKSTEIN, F. L. 1989. "Size and shape": a comment on semantics. **Systematic Zoology**, **38**:173-180.
- BULLOCK, J. A. 1971. The investigation of samples containing many species. II, sample comparison. **Biological Journal of the Linnean Society**, **3**:23-53.
- BUSKIRK, J. V. 1988. Interactive effects of dragonfly predation in experimental pond communities. **Ecology**, **69**(3):857-867.
- COLWELL, R. K. & WINKLER, D. W. 1984. A null model for null models in biogeography. pp. 344-359 In D. R., Strong, Jr., S., Simberloff, L. G., Abele & A. B., Thistle, Eds. **Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence**. 1ª Edição. Princeton University Press, Princeton.
- CONNOR, E. F. & SIMBERLOFF, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition. **Ecology**, **60**(6):1132-1140.
- . 1984. Neutral models of species' co-occurrence patterns. pp. 316-331 In D. R., Strong, Jr., D., Simberloff, L. G., Abele & A. B., Thistle, Eds. **Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence**. 1ª Edição. Princeton University Press, Princenton.
- CORBET, P. S. 1962. **A Biology of Dragonflies**. Witherby, London. 247p.
- . 1980. Biology of Odonata. **Annual Review of Entomology**, **25**:189-217.

- CROWDER, L. B. & COOPER, W. E. 1982. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology*, **63**(6):1802-1813.
- CROWLEY, P. H. & JOHNSON, D. M. 1982. Habitat and seasonality as niche axes in an odonate community. *Ecology*, **63**(4):1064-1077.
- CROWLEY, P. H., DILLON, P. M., JOHNSON, D. M. & WATSON, C. N. 1987. Intraspecific interference among larvae in a semivoltine dragonfly population. *Oecologia*, **71**:447-456.
- DAMUTH, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, **290**:699-700.
- . 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy use. *Biological Journal of the Linnean Society*, **31**:193-246.
- DIAMOND, J. M. & GILPIN, M. E. 1982. Examination of the "null" model of Connor and Simberloff for species co-occurrences on islands. *Oecologia*, **52**:64-74.
- DILLON, R. T., Jr. 1981. Patterns in the morphology and distribution of gastropods in Oneida Lake, New York, detected using computer-generated null hypotheses. *The American Naturalist*, **118**:83-101.
- DIXON, S. M. & BAKER, R. L. 1988. Effects of size on predation risk, behavioural response to fish, and cost of reduced feeding in larval *Ischnura verticalis* (Coenagrionidae: Odonata). *Oecologia*, **76**:200-205.
- DUARTE, C. M., AGUSTI, S. & PETERS, H. 1987. An upper limit to the abundance of aquatic organisms. *Oecologia*, **74**:272-276.
- DUDGEON, D. & WAT, C. Y. M. 1986. Life cycle and diet of *Zygonyx iris insignis* (Insecta: Odonata: Anisoptera) in Hong Kong running waters. *Journal of Tropical Ecology*, **2**:73-85.

- EDGINGTON, E. S. 1980. **Randomization Tests**. Statistics: Textbooks and Monographs, Volume 31. Marcel Dekker, Inc, NY. 287p.
- ELLIOTT, J. M. 1971. **Some Methods for the Statistical Analysis of Benthic Invertebrates**. Freshwater Biological Association, London. 148p.
- FERREIRA, A., KIAUTA, B. & ZAHA, A. 1979. Male germ cell chromosomes of thirty-two brazilian dragonflies. *Odonatologica*, 8:5-22.
- GHENT, A. W. 1983. Tau as an index of similarity in community comparisons: an approach permitting the hypothesis of unequal species abundances. *Canadian Journal of Zoology*, 61:687-690.
- GIANI, A., PINTO-COELHO, R. M., OLIVEIRA, S. J. M. & PELLI, A. 1988. Ciclo sazonal de parâmetros físico-químicos da água e distribuição horizontal de nitrogênio e fósforo no reservatório da Pampulha (Belo Horizonte, MG, Brasil). *Ciência e Cultura*, 40:69-77.
- GILPIN, M. E. & DIAMOND, J. M. 1984. Are species co-occurrences on island non-random, and are null hypothesis useful in community ecology? pp. 297-315 In D. R., Strong, Jr., D., Simberloff, L. G., Abele & A. B., Thistle, Eds. **Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence**. 1ª Edição. Princeton University Press, Princenton.
- GOULD, S. J. & LEWONTIN, R. C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of Royal Society of London B*, 205:581-598.
- GRANT, P. R. & ABBOTT, I. 1980. Interespecific competition, island biogeography and null hypothesis. *Evolution*, 34(2):332-341.
- GRIBBIN, S. D. & THOMPSON, D. J. 1990. Asymetric intraespecific competition among larvae of the

- damselfly *Ischnura elegans* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Ecological Entomology*, 15:37-42.
- HEADS, P. A. 1985. The effect of invertebrate and vertebrate predators on the foraging movements of *Ischnura elegans* larvae (Odonata: Zygoptera). *Freshwater Biology*, 15:559-571.
- . 1986. The costs of reduced feeding due to predator avoidance: potential effects on growth and fitness in *Ischnura elegans* larvae (Odonata: Zygoptera). *Ecological Entomology*, 11:369-377.
- HENRIKSON, BRITT-I. 1988. The absence of antipredator behaviour in the larvae of *Leucorrhinia dubia* (Odonata) and the consequences for their distribution. *Oikos*, 51:179-183.
- HUHTA, V. 1979. Evaluation of different similarity indices as measure of succession in arthropod communities of the forest floor after clear-cutting. *Oecologia*, 41:11-23.
- HUMPHRIES, J. M., BOOKSTEIN, F. L., CHERNOFF, B., SMITH, G. R., ELDER, R. L. & POSS, S. G. 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Systematic Zoology*, 30:291-308.
- HUTCHINSON, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals. *The American Naturalist*, 93:145-159.
- JAKSIC, F. M. 1981. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos*, 37:397-400.
- JEFFRIES, M. J. & LAWTON, J. H. 1984. Enemy-free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society*, 23:269-286.
- JOHNSON, D. M., CROWLEY, P. H., BOHANAN, R. E., WATSON, C. N. & MARTIN, T. H. 1985. Competition among larval dragonflies: a field enclosure experiment. *Ecology*, 66(1):119-128.

- JOLICOEUR, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, 19:497-499.
- JULIANO, S. A. & LAWTON, J. H. 1990. The relationship between competition and morphology. I. Morphological patterns among co-occurring dytiscid beetle. *Journal of Animal Ecology*, 59:403-419.
- LAWTON, J. H., THOMPSON, B. A. & THOMPSON, D. J. 1980. The effects of prey density on survival and growth of damselfly larvae. *Ecological Entomology*, 5:39-51.
- MACAN, T. T. 1977. The fauna in the vegetation of a moorland fishpond as revealed by different methods of collecting. *Hydrobiologia*, 55:3-15.
- MACARTHUR, R. & LEVINS, R. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of National Academic Sciences of U.S.A.*, 51:1207-1210.
- MACARTHUR, R. H. 1969. Species packing, or what competition minimises. *Proceedings of National Academic Sciences of U.S.A.*, 64:1369-1375.
- MAC NALLY, R. C. 1988. On the statistical significance of the hutchinsonian size-ratio parameter. *Ecology*, 69(6):1974-1982.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Cambridge University Press, London. 179p.
- MANLY, B. F. J. 1991. *Randomization and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman and Hall, London. 281p.
- MARDIA, K. V., KENT, J. T. & BIBBY, J. M. 1979. *Multivariate Analysis*. Academic Press, London. 521p.
- MARINIS, G., CESAR, O. & SCHLITTLER, F. H. M. 1981. Aspectos da sucessão na represa do Horto Florestal "Navarro de Andrade", Rio Claro, São Paulo, Brasil. *Sep. Garcia de Orta, Série Botanica*, 5:5-8.

- MCPEEK, M. A. 1990a. Behavioral differences between *Enallagma* species (Odonata) influencing differential vulnerability to predators. *Ecology*, 71(5):1714-1726.
- . 1990b. Determination of species composition in the *Enallagma* damselfly assemblages of permanent lakes. *Ecology*, 71(1):83-98.
- MCPEEK, M. A. & CROWLEY, P. H. 1987. The effects of density and relative size on the aggressive behaviour, movement and feeding of damselfly larvae (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, 35:1051-1061.
- MOORE, N. W. 1964. Intra- and Inter-specific competition among dragonflies (Odonata). *Journal of Animal Ecology*, 33:49-71.
- MORIN, P. J. 1984a. The impact of fish exclusion on the abundance and species composition of larval odonates: results of short-term experiments in a North Carolina farm pond. *Ecology*, 65:53-60.
- . 1984b. Odonate guild composition: experiments with colonization history and fish predation. *Ecology*, 65:1866-1873.
- MORRISON, D. F. 1976. *Multivariate Statistical Methods*. McGraw-Hill Kogakusha, Ltd., Tokyo. 415p.
- NEEDHAM, J. G. 1949. The ditch at Archbold biological station and the dragonflies resident in it. *Ecology*, 30(4):450-460.
- NEEDHAM, J. G. & WESTFALL, M. J., Jr. 1955. *A Manual of Dragonflies of North America*. University of California Press, Berkeley. 615p.
- NEFF, N. & MARCUS, L. F. 1980. *A Survey of Multivariate Methods for Systematics*. privately published, New York. p.
- NEIFF, J. J. & POI DE NEIFF, A. 1978. Estudios sucesionales en los camalotales chaqueños y su fauna

- asociada. I. Etapa seral *Pistia stratiotes* - *Eichhornia crassipes*. *Physis*, 37:29-39.
- PETERS, R. H. 1976. Tautology in evolution and ecology. *The American Naturalist*, 110:1-12.
- . 1978. Predictable problems with tautology in evolution and ecology. *The American Naturalist*, 112:759-762.
- . 1987. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University press, Cambridge. 329p.
- . 1988. Some general problems for ecology illustrated by food web theory. *Ecology*, 69(6):1673-1676.
- PETERS, R. H. & WASSENBERG, K. 1983. The effect of body size on animal abundance. *Oecologia*, 60:89-96.
- PICKUP, J. & THOMPSON, D. J. 1990. The effects of temperature and prey density on the development rates and growth of damselfly larvae (Odonata: Zygoptera). *Ecological Entomology*, 15:187-200.
- PIELOU, E. C. 1984. *The Interpretation of Ecological Data. A Primer on Classification and Ordination*. John Wiley & Sons, New York. 263p.
- PIERCE, C. L. 1988. Predator avoidance, microhabitat shift, and risk-sensitive foraging in larval dragonflies. *Oecologia*, 77:81-90.
- POI DE NEIFF, A. 1979. Invertebrados acuáticos relacionados a *Egeria naia*s (Planch) con especial referencia a los organismos fitófagos. *Ecosur*, 6:101-109.
- POI DE NEIFF, A. & BRUQUETAS, I. 1983. Fauna fitófila de *Eichhornia crassipes* en ambientes leníticos afectados por las crecidas del Río Paraná. *Ecosur*, 10:127-137.
- POI DE NEIFF, A. & NEIFF, J. J. 1977. El pleuston de *Pistia stratiotes* de la laguna Barranqueras (Chaco, Argentina). *Ecosur*, 4:69-101.

- . 1980. Los camalotes de *Eichhornia crassipes* en aguas lóaticas del Paraná y su fauna asociada. *Ecosur*, 7:185-199.
- . 1989. Dry weight loss and colonization by invertebrates of *Eichhornia crassipes* litter under aerobic conditions. *Tropical Ecology*, 30:175-182.
- PRITCHARD, G. 1965. Prey capture by dragonfly larva. *Canadian Journal of Zoology*, 43:271-289.
- . 1966. On the morphology of the compound eyes of dragonflies (Odonata: Anisoptera), with special reference to their role in prey capture. *Proceedings of Royal entomological Society of London (A)*, 41:1-8.
- RAHEL, F. J. 1990. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *The American Naturalist*, 136:328-344.
- REIS, S. F., PESSOA, L. M. & STRAUSS, R. E. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. *Revista Brasileira de Genética*, 13:509-520.
- RICKLEFS, R. E. 1987. Community diversity: relative role of local and regional processes. *Science*, 235:167-171.
- RICKLEFS, R. E. & TRAVIS, J. 1980. A morphological approach to the study of avian communities. *The Auk*, 97:321-338.
- RICKLEFS, R. E., COCHRAN, D. & PIANKA, E. R. 1981. A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. *Ecology*, 62(6):1474-1483.
- ROBINSON, J. V. & WELLBORN, G. A. 1987. Mutual predation in assembled communities of odonate species. *Ecology*, 68(4):921-927.
- ROHLF, F. J. 1990. Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21:299-316.

- ROOT, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37:317-350.
- ROTH, V. L. 1981. Constancy of size ratios of sympatric species. *The American Naturalist*, 118:394-404.
- ROUGHGARDEN, J. 1983. Competition and theory in community ecology. *The American Naturalist*, 122:583-601.
- SANTOS, N. D. 1988. Catálogo bibliográfico de ninfas de Odonatos neotropicais. *Acta Amazonica*, 18:265-350.
- SCHOENER, T. W. 1983. Field experiments on interespecific competition. *The American Naturalist*, 122:240-285.
- SIMBERLOFF, D. 1978. Using island biogeography distributions to determine if colonization is stochastic. *The American Naturalist*, 112:713-726.
- SINCLAIR, D. F., MOSIMANN, J. E. & MEETER, D. A. 1985. Tests for character displacement. *Biometrics*, 41:835-846.
- SMITH, R. F. & PRITCHARD, A. E. 1956. Odonata. pp. 106-153 In R. L. Usinger, Ed. *Aquatic Insects of California*. 1ª Edição. University of California Press, Berkeley.
- STRAUSS, R. E. & BOOKSTEIN, F. L. 1982. The truss: body form reconstructions in morphometrics. *Systematic Zoology*, 31:113-135.
- STRONG, D. R., SYSKA, L. A. & SIMBERLOFF, D. S. 1979. Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 33(3):897-913.
- STRONG, D. R., Jr., SIMBERLOFF, D., ABELE, L. G. & THISTLE, A. B. (Eds.). 1984. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton. 613p.
- TOFT, C. A. & SHEA, P. J. 1983. Detecting community wide patterns: estimating power strengthens statistical inference. *The American Naturalist*, 122:618-625.

- TONKYN, D. W. & COLE, B. J. 1986. The statistical analysis of size-ratios. *The American Naturalist*, 128:66-81.
- TRAVIS, J. & RICKLEFS, R. E. 1983. A morphological comparison of island and mainland assemblages of neotropical birds. *Oikos*, 41(3):434-441.
- WILLIAMS, B. K. 1983. Some observations on the use of discriminant analysis in ecology. *Ecology*, 64(5):1283-1291.
- WILLIAMS, B. K. & TITUS, K. 1988. Assessment of sampling stability in ecological applications of discriminant analysis. *Ecology*, 69(4):1275-1285.
- WILLIG, M. R. & MOULTON, M. P. 1989. The role of stochastic and deterministic processes in structuring neotropical bat communities. *Journal of Mammalogy*, 70:323-329.
- WISSINGER, S. A. 1988. Effects of food availability on larval development and inter-instar predation among larvae of *Libellula lydia* and *Libellula luctuosa* (Odonata: Anisoptera). *Canadian Journal of Zoology*, 66:543-549.

APÊNDICE I. (continuação) Média, desvio padrão (dp) e número de larvas de Odonata medidas (n) de 14 variáveis morfológicas, coletados na Lagoa da Pampulha (Belo Horizonte, MG) e Represa do Horto (Rio Claro, SP).

	LMSA	CFA	CFM	CFP	LC	DEO	CLO	CTC	LDM	LIM	LPM	CLL	LLL	CTM
<i>Ischnura sp1</i>														
média	1.16	1.51	2.17	2.54	2.16	1.69	0.62	1.39	1.30	0.88	0.47	0.75	0.26	1.51
dp	0.270	0.403	0.668	0.707	0.589	0.501	0.119	0.354	0.272	0.198	0.102	0.149	0.072	0.390
n	6	6	6	6	13	6	6	6	10	6	6	6	6	6
<i>Ischnura sp2</i>														
média	1.40	1.77	2.23	2.81	2.85	1.08	0.85	1.46	1.65	1.14	0.52	0.81	0.31	1.73
dp	0.136	0.218	0.653	0.490	0.109	0.000	0.000	0.000	0.054	0.082	0.027	0.000	0.000	0.163
n	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Ischnura fluviatilis</i>														
média	1.22	1.34	1.82	2.30	2.33	1.53	0.59	1.35	1.36	0.80	0.47	0.73	0.25	1.43
dp	0.276	0.225	0.356	0.500	0.532	0.302	0.154	0.301	0.253	0.139	0.114	0.158	0.047	0.294
n	34	33	33	33	63	33	33	33	34	33	33	33	33	33
<i>Telebasis filiola</i>														
média	1.29	1.42	1.92	2.50	2.51	1.20	0.98	1.54	1.59	0.94	0.60	0.83	0.21	1.67
dp	0.247	0.246	0.246	0.339	0.409	0.174	0.171	0.248	0.230	0.134	0.108	0.126	0.046	0.247
n	38	45	44	44	48	42	42	42	52	47	47	47	47	47
<i>Acanthagrion sp</i>														
média	1.23	1.56	2.06	2.47	2.19	1.51	0.52	1.33	1.35	0.75	0.45	0.70	0.25	1.51
dp	0.347	0.241	0.271	0.369	0.512	0.290	0.123	0.206	0.218	0.109	0.080	0.131	0.034	0.315
n	31	31	31	31	46	31	31	31	36	31	31	31	31	31

^a Código das variáveis: LMSA: Larg. do maior segm. abdominal; CFA: Compr. do fêmur anterior; CFM: Compr. fêmur médio; CFP: Compr. fêmur post.; LC: Larg. cabeça; DEO: Distância entre olhos; CLO: Compr. longit. olhos; CTC: Compr. total cabeça; LDM: Larg. distal mentum; LIM: Larg. interna mentum; LPM: Larg. prox. mentum; CLL: Compr. lob. lateral; LLL: Larg. lob.lateral; CTM: Compr. total mentum