



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde  
Departamento de Ciências Ambientais  
CURSO DE BACHARELADO EM GESTÃO E ANÁLISE AMBIENTAL  
Rod. Washington Luís, Km. 235 – Cx. Postal. 676  
CEP: 13565-905 – São Carlos – SP – Fone: (016) 3351-9776



PROJETO DE PESQUISA - MONOGRAFIA II

**ELUCIDANDO A COMPETIÇÃO INTRA E INTERESPECÍFICA EM NINFAS DE LIBÉLULAS  
NEOTROPICAIS**

Aluno: Frederico Zanatta de Oliveira

Orientador: Victor Satoru Saito

Co-orientadora: Gabrielle Cristina Pestana

**SÃO CARLOS - SP**

**2024**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS AMBIENTAIS  
CURSO DE BACHARELADO EM GESTÃO E ANÁLISE AMBIENTAL**

**ELUCIDANDO A COMPETIÇÃO INTRA E INTERESPECÍFICA EM NINFAS DE LIBÉLULAS  
NEOTROPICAIS**

**Nome do Aluno: Frederico Zanatta de Oliveira**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Departamento de Ciências Ambientais da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Gestão e Análise Ambiental.

Orientador: Victor Satoru Saito

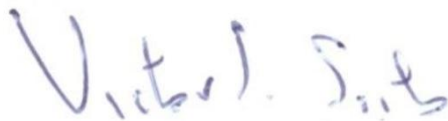
Co-orientadora: Gabrielle Cristina Pestana

**SÃO CARLOS-SP  
2024**

**ELUCIDANDO A COMPETIÇÃO INTRA E INTERESPECÍFICA EM NINFAS DE LIBÉLULAS  
NEOTROPICAIS**

**FREDERICO ZANATTA DE OLIVEIRA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado em 19 de Setembro de 2024 ao Departamento de Ciências Ambientais da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Gestão e Análise Ambiental.



.....  
Victor Satoru Saito

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço a todos que de alguma forma me ajudaram a concluir este projeto, em especial:

À minha família que me incentivou durante todas as etapas deste ciclo.

Ao meu orientador Victor Satoru Saito e à minha Co-orientadora Gabrielle Cristina Pestana que possibilitaram o meu desenvolvimento acadêmico.

Ao CNPQ e à FAPESP (2023/11942-9) pelas bolsas de Iniciação Científica que tornaram possível a execução desta pesquisa.

## **RESUMO:**

Entender os processos que estruturam as comunidades naturais é um dos objetivos máximos da ecologia. Dentre esses processos, a competição é fundamental na manutenção da biodiversidade. Segundo a teoria da Coexistência, para que duas ou mais espécies coexistam é necessário seguir o critério da invasibilidade, quando são capazes de invadir uma comunidade e aumentar sua abundância quando raras. Assim, um dos mecanismos que pode favorecer a coexistência é tornar a competição intraespecífica maior que a interespecífica, de modo que cada população se autorregule antes de excluir competitivamente a outra. No entanto, quando o critério da invasibilidade não é atendido as espécies podem co-ocorrer a longo prazo quando não possuem diferenças ecológicas (equivalentes) e as suas populações simplesmente são afetadas por processos demográficos neutros (independentes das espécies). Ninfas de libélulas são organismos que potencialmente são afetados por processos neutros, pois são generalistas oportunistas, com estratégias similares de sente-e-espere. Assim, para testar a equivalência ecológica de ninfas de libélulas foram conduzidos experimentos de competição em microcosmos em situações controladas. Nossos experimentos manipularam abundâncias totais em monoculturas e relativas em pares de espécies de Libellulidae e Coenagrionidae, com o intuito de quantificar o efeito per capita intra e interespecífico na mortalidade, na distribuição espacial, no número de emergências e de ecdises. Os resultados encontrados revelaram que há forte competição intraespecífica em comparação à interespecífica, levando a uma maior mortalidade em situações com maiores densidades intraespecíficas para ambas as espécies. Nossos cálculos dos mecanismos de coexistência sugerem uma elevada diferenciação de nicho espacial e de pequenas diferenças de fitness, levando a uma potencial estabilização na coexistência de ninfas de libélulas das duas famílias.

**Palavras-chave:** Ecologia; competição; biodiversidade; coexistência.

## **SUMÁRIO**

<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>08</b>
<b>2. OBJETIVOS</b>	<b>08</b>
<b>3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA</b>	<b>12</b>
<b>3.1. CRITÉRIO DE INVASIBILIDADE</b>	
<b>3.2. CARACTERIZAÇÃO DA ORDEM ODONATA</b>	
3.2.1. CARACTERIZAÇÃO DA FAMÍLIA LIBELLULIDAE	
3.2.2. CARACTERIZAÇÃO DA FAMÍLIA COENAGRIONIDAE	
<b>3.3. LIBÉLULAS COMO MODELOS DE ESTUDO</b>	
<b>3.4. LIBÉLULAS COMO BIOINDICADORES</b>	
<b>4. METODOLOGIA</b>	<b>12</b>
<b>4.1. LOCAL DE COLETA</b>	
<b>4.2. COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA</b>	
<b>4.3. COMPETIÇÃO INTRAESPECÍFICA</b>	
<b>4.4. ANÁLISE DE DADOS</b>	
<b>5. RESULTADOS</b>	<b>16</b>
<b>6. DISCUSSÕES</b>	<b>24</b>
<b>7. CONCLUSÕES</b>	<b>27</b>
<b>8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>27</b>
<b>APÊNDICES</b>	
<b>ANEXOS</b>	

## 1. INTRODUÇÃO

As interações ecológicas entre espécies (*i.e.* interespecífica) e dentro das espécies (*i.e.* intraespecífica) podem determinar a estrutura de uma comunidade por meio de processos como a competição por alimentos ou local de nidificação, compartilhando um predador em comum ou através de relações mutualísticas. Essas interações são consideradas como um dos principais fatores controlando o ganho, perda e manutenção da biodiversidade (Vellend, 2010; HilleRisLambers *et al.*, 2012), indicando que, de algum modo, uma espécie pode afetar outras da comunidade, seja positiva ou negativamente.

Situações nas quais uma espécie tem um efeito negativo sobre outra podem resultar na exclusão competitiva da espécie que é a pior competidora, ou seja, a espécie que apresenta menor habilidade competitiva (*i.e.* menor, fitness). Assim, a Teoria Moderna de Coexistência (Chesson, 2000) propôs que dois tipos de diferenças interespecíficas determinam a coexistência estável entre espécies: diferenças de nicho e de fitness. Os mecanismos que aumentam as diferenças de nicho são aqueles que favorecem uma maior competição intraespecífica do que interespecífica, reduzindo a sobreposição dos recursos utilizados entre as espécies e favorecendo a coexistência. As diferenças de fitness, ao contrário, desfavorecem a coexistência, pois são relacionadas a diferenças na capacidade competitiva e de reprodução, favorecendo a exclusão competitiva das espécies com menores fitness ao longo do tempo (Chesson, 2000; HilleRisLambers *et al.*, 2012, Saito *et al.*, 2018). Portanto, a coexistência entre espécies deverá ser estável quando as diferenças de nicho forem maiores que as diferenças de fitness. Por exemplo, diferentes espécies de libélulas que coexistem, mesmo tendo diferentes habilidades de forrageio (diferenças de fitness), devido a forragearem em horários do dia diferentes (diferenças de nicho) (Rudolf, 2019). Quanto maiores às diferenças nos horários de forrageio e menores as diferenças nas habilidades competitivas, mais estável é a coexistência entre estas espécies. Neste contexto, comportamentos como a agressão direta em espécies populosas são mecanismos responsáveis por reduzir o crescimento per capita, gerando uma competição

intraespecífica potencialmente mais forte do que a interespecífica e, conseqüentemente permitindo a coexistência entre espécies que compõem a comunidade.

Neste estudo, utilizamos avanços da teoria de coexistência para entender como os mecanismos de competição influenciam a montagem das comunidades de ninfas de libélulas neotropicais, a fim de dar um passo adiante na elaboração de estratégias de conservação e na utilização deste grupo como bioindicadores. Para isto, utilizamos duas abordagens experimentais com ninfas de duas famílias da ordem Odonata, Libellulidae e Coenagrionidae. Na primeira abordagem as ninfas foram acondicionadas em aquários com quatro composições distintas, variando na densidade total e na densidade relativa das espécies. Este delineamento, apesar de simples, possibilitou a inferência direta dos efeitos intra e interespecíficos e da densidade total, trazendo informações diretas e quantificáveis das diferenças de nicho e fitness entre os pares de espécies dentro do arcabouço teórico da Teoria Moderna de Coexistência (Siepielski et al. 2010). Já na segunda abordagem, foi quantificado a sobrevivência das ninfas em monocultura para ambas famílias de libélulas, utilizando quatro ninfas do mesmo táxon em cada aquário. Com isso, após 10 dias foi possível comparar os resultados do segundo experimento com os dados obtidos ao longo do primeiro delineamento experimental, onde foi possível verificar as diferenças na sobrevivência de Libellulidae e Coenagrionidae quando espécies raras em monoculturas e quando invadindo a população competidora.

## **2. OBJETIVO**

O presente estudo teve como objetivo quantificar a intensidade da competição intra e interespecífica em duas espécies de libélulas utilizando ninfas em experimentos controlados de mesocosmos, e dimensionar o impacto da competição no arranjo das comunidades de libélulas, identificando potenciais mecanismos biológicos e ecológicos que promovem a coexistência.

## **3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

### **3.1. Critério de invasibilidade**

Avanços da teoria de coexistência postulam que a coexistência estável pode ser mensurada através do critério de invasibilidade (Chesson 2000). Esta pedra fundamental da teoria indica que duas espécies coexistem apenas quando mutuamente são capazes de invadir uma comunidade e aumentar a sua abundância quando raras. Quando este critério não é observado, temos a indicação de que as diferenças de fitness e de nicho não permitem que uma das espécies consiga manter o seu crescimento populacional positivo na presença da outra espécie. Neste caso, as espécies apenas co-ocorrem, isto é, são capazes de habitar o mesmo local por algum tempo, sendo que quanto menores as diferenças de fitness e de nicho, mais próxima será a flutuação populacional de uma dinâmica neutra (Chesson 2000, Hubbell 2001, Siepielski et al. 2010). Dentro destes critérios, as espécies neutras são duas ou mais concorrentes ecologicamente idênticas (Hubbell 2001) que apresentam respostas demográficas iguais a fatores abióticos e bióticos (p. ex. alterações nas abundâncias relativas), sendo dependentes somente de variações na abundância total da comunidade (Hubbell 2001, McPeck e Gomulkiewicz 2005).

### **3.2. Caracterização da ordem Odonata**

Os insetos da ordem Odonata, popularmente conhecidos como libélulas, englobam mais de 5.680 espécies distribuídas em todas as regiões biogeográficas do planeta, com exceção da Antártica (Kalkman et al. 2008). Na região Neotropical são encontradas 1.760 espécies divididas em 211 gêneros e 20 famílias, ao passo que no Brasil são descritas 750 espécies, distribuídas em 15 famílias e 137 gêneros (Garrison et al. 2006, von Ellenrieder 2009).

As libélulas são insetos de desenvolvimento hemimetábolo, ou seja, possuem ciclo de vida com metamorfose incompleta, composta por fase de ovo, ninfa e adultos alados (Lenko e Papavero 1996). São considerados insetos aquáticos, pois possuem pelo menos um de seus estágios de vida com desenvolvimento no ambiente aquático (Hamada et al.

2018). Quando o estágio imaturo é o aquático, como é observado nas libélulas e libelinhas, a oviposição ocorre diretamente na água ou em ambientes próximos, fixando os ovos em objetos ou em plantas (Triplehorn et al. 2011). Os ovos variam de tamanho, coloração, morfologia e fisiologia de acordo com a espécie, sobretudo com o tipo de postura realizado, que pode ser endofítica, quando os ovos são depositados em tecidos de plantas, adquirindo aparência estreita e alongada, ou exofítica, quando são fixados na superfície da água ou nos sedimentos, resultando em ovos com formatos ovais e cilíndricos (Corbet 1999).

O termo ninfa é utilizado para representar os organismos jovens de Odonata, que tal como os ovos, possuem distinções morfológicas conforme a espécie e o tipo de ambiente aquático que colonizam. Assim como os adultos, as ninfas são hábeis na captura de insetos aquáticos, girinos, pequenos peixes, entre outros, e também há ocorrência de canibalismo (Hamada 2014). A duração deste estágio varia de acordo com a espécie e a região, onde a temperatura desempenha papel de forte influência, condicionando o crescimento, que ocorre por meio da troca do exoesqueleto, de algumas semanas até vários anos (Hamada et al. 2018). Posteriormente a este período ocorre o desenvolvimento do adulto farado, que ainda sob o exoesqueleto larval deixa de se alimentar e passa a respirar o ar atmosférico (Corbet 1999). A emergência ocorre com a locomoção do adulto farado para fora d'água, se fixando em raízes, plantas e pequenos troncos, resultando, por fim, no abandono do exoesqueleto larval (Hamada et al. 2018).

### **3.2.1. Caracterização da família Libellulidae**

A família Libellulidae é, dentre as Anisoptera, aquela com maior número de espécies, 945 divididas em 143 gêneros, distribuídas ao redor do mundo todo. Na região Neotropical ocorrem um total de 345 espécies agrupadas em 44 gêneros, enquanto no Brasil 200 espécies em 37 gêneros (Garrison et al. 2006, Paulson 2012). Tanto as ninfas quanto os indivíduos adultos possuem uma grande variedade de formas. De maneira geral as ninfas detêm um corpo robusto e colonizam diversos ecossistemas aquáticos, sendo

especialistas em ambientes temporários como poças e brejos alagados (Hamada et al. 2018).

### **3.2.2. Caracterização da família Coenagrionidae**

Coenagrionidae é uma das famílias de Odonata mais abundantes em espécies, 1.126 distribuídas em 100 gêneros. A região Neotropical compreende um total de 460 espécies divididas em 50 gêneros. No Brasil é a segunda família mais populosa com 177 espécies em 30 gêneros. Tal qual as Libellulidae, podem ser encontradas em variados ambientes aquáticos e apresentam variação na coloração, tamanho e forma, expressando a natureza polifilética do grupo que não possui definições bem resolvidas a nível de gênero (Rehn 2003, Bybee et al. 2008).

### **3.3. Odonata como modelo de estudo**

A diversidade de espécies de libélulas fornece uma grande variedade morfológica e comportamental que são de grande valia para estudos que visam compreender as dinâmicas que estruturam as comunidades animais (Saito et al. 2016). Estes insetos são excelentes modelos de estudo, por serem organismos com ninfas aquáticas e adultos terrestres alados. As ninfas da ordem Odonata são excelentes predadores com estratégias de forrageamento simples denominadas de senta-e-espera. Este tipo de estratégia favorece uma dieta generalista, dependente apenas da densidade e tamanho das presas. Na região tropical, isto deve intensificar os processos neutros, pois organismos com metabolismo acelerado devem ser menos seletivos, necessitando se alimentar com alta frequência (Saito, Perkins & Kratina, 2021). Além disso, estudos prévios apontam que as densidades intra e interespecíficas podem ter efeitos idênticos nas taxas de crescimento em pares de espécies de libélulas, sugerindo competições neutras em alguns casos (Siepielski et al. 2010).

### **3.4. Odonata como bioindicadores**

Os insetos da ordem Odonata são excelentes bioindicadores da qualidade da água. A profunda relação com o ecossistema aquático, incluindo o fato de os indivíduos dessa ordem ocuparem todos os habitats de água doce e de possuírem ninfas aquáticas, sugere que estes animais sejam impactados por condições adversas, como a poluição e a contaminação por pesticidas (Takamura et al., 1991; Silva e Cols, 2010). Dessa forma, eles podem representar a saúde dos corpos d'água através de indicadores como a riqueza de espécies, abundância relativa, e a presença ou ausência de determinadas famílias. Portanto, torna-se interessante conhecer os mecanismos envolvidos na estruturação das comunidades de libélulas, para que assim, o seu potencial como bioindicador seja aproveitado, elucidando os reais impactos biológicos, que nem sempre apresentam ligação direta e absoluta com os níveis de contaminantes nos monitoramentos de qualidade da água tradicionais (Irvine et al. 2017).

## **4. METODOLOGIA**

### **4.1. Local de coleta**

As ninfas foram coletadas em dois pontos, o horto municipal (21° 59' 15.749" S 47° 52' 32.428" W) e o Parque Ecológico (21°58'26.3"S 47°52'14.4"W), na cidade de São Carlos, São Paulo, Brasil (Figura 1A). Ambos os trechos apresentam vegetação característica de transição entre Mata Atlântica e Cerrado, com impacto antrópico intermediário. Nestes trechos são encontradas diversas espécies de libélulas das famílias Coenagrionidae e Libellulidae, tais como *Telebasis carmesina* Calvert, 1909; *Argia reclusa* Selys, 1865; *Erythrodiplax fusca* Rambur, 1842; *Acanthagrion aepiolum* Tennessen, 2004. Para ambos experimentos foram utilizadas ninfas das famílias Coenagrionidae e Libellulidae, devido a maior abundância destas no local de coleta.

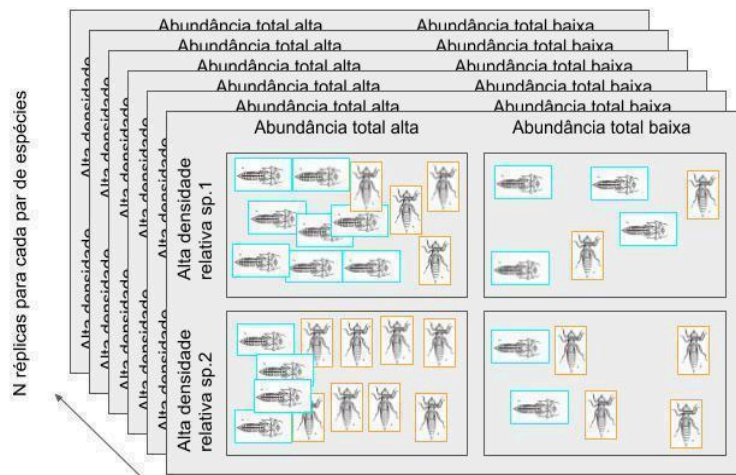
### **4.2. Competição interespecífica**

As ninfas foram coletadas a cada 2 meses, totalizando 5 blocos temporais. Para as coletas, foi utilizada uma rede D e foram avaliados dados ambientais de temperatura do ar, da água, pH da água e oxigênio dissolvido com uma sonda multiparâmetro. Após a coleta,

as ninfas foram levadas vivas para laboratório para triagem e identificação primeiramente no nível de famílias e depois de espécies, com auxílio de chaves dicotômicas visando eliminar táxons incorretos do leque de escolhas através de conjuntos de caracteres diagnósticos específicos (Hamada 2018). O experimento foi realizado em dois níveis de abundância total (12 ou 6 indivíduos) e dois níveis de densidade relativa, alternando a espécie mais abundante (Ver Figura 2; 66% de uma espécie e 33% da outra). Dessa forma, as quatro variações experimentadas foram AC (alta densidade total e maior abundância relativa de Coenagrionidae), AL (alta densidade total e maior abundância de Libellulidae), BC (baixa densidade e maior abundância de Coenagrionidae) e BL (baixa densidade e maior abundância relativa de Libellulidae). As arenas foram construídas a partir de 4 aquários de 6 litros, contendo 6 canudos pretos (Figura 1B), onde os organismos foram alimentados com ninfas de outros insetos aquáticos abundantes na coleta (Chironomidae, Plecoptera, Simuliidae) diariamente, por 10 dias (sendo 6 ninfas por caixa, independentemente das abundâncias das libélulas). As ninfas foram medidas do topo da cabeça ao final do último segmento abdominal utilizando papel milimetrado, a fim de selecionar ninfas de tamanhos semelhantes. Foram coletados dados de mortalidade, ecdise, emergência, ninfas restantes e posicionamento espacial (ninfas agarradas aos canudos) durante dez dias consecutivos.



**Figura 1.** A) Coleta das ninfas sendo realizada no Horto Municipal; B) Arenas montadas contendo as ninfas de Coenagrionidae e Libellulidae com suas respectivas abundâncias.



**Figura 2.** Desenho experimental para um par de espécies de libélulas. O esquema configura um desenho ortogonal cruzado 2x2, com dois níveis de densidades totais e alternância na densidade relativa das espécies. Isso possibilitou a separação dos efeitos das abundâncias totais e dos efeitos intra e interespecíficos.

### **4.3. Competição intraespecífica**

Complementando o experimento anterior, realizamos uma segunda abordagem experimental com foco nos efeitos intraespecíficos. As ninfas foram coletadas em um único dia com auxílio de uma rede D, e tal como o experimento anterior, os parâmetros ambientais foram estimados fazendo o uso da mesma sonda multiparâmetros. Posteriormente, o material da coleta foi levado para laboratório e após a triagem e a identificação dos táxons corretos, as ninfas tiveram suas medidas do topo da cabeça ao final do último segmento abdominal retiradas utilizando papel milimetrado, para que assim fossem dispostas em seis arenas construídas com aquários de 6 litros. Cada arena possuía 6 canudos pretos e 4 ninfas do mesmo táxon, totalizando 24 ninfas, 12 de cada família, as quais foram alimentadas com ninfas de Chironomidae (1 ninfa por ninfa a cada dia). Assim como o primeiro delineamento experimental, ao final de cada dia durante dez dias consecutivos foram recolhidos dados de mortalidade, ecdise, emergência, ninfas restantes e posicionamento espacial (ninfas agarradas aos canudos).

### **4.4. Análise de dados**

Para avaliar os efeitos da competição intra e interespecífica sobre a comunidade foram utilizadas três variáveis respostas: 1. Taxas de mortalidade finais calculadas pela fórmula:  $(n \text{ inicial} - \text{ninfas restantes}) / n \text{ inicial} * 100$ ; 2. Ecdises per capita, calculadas pela fórmula:  $(n \text{ ecdises} / n \text{ inicial})$ ; 3. Ninfas no canudo per capita, calculadas pela fórmula:  $(n \text{ ninfas no canudo} / n \text{ inicial})$ . Para isso, utilizamos os dados da primeira abordagem experimental (Competição Interespecífica). Estas variáveis foram analisadas por meio de uma ANOVA de três fatores, tendo como variáveis independentes explicativas a identidade da espécie, as abundâncias totais (baixa e alta abundância total) e as densidades relativas (alta densidade relativa de Coenagrionidae e Libellulidae) (similar a Siepielski et al 2010). Deste modo, teremos que: 1. Resultados significativos das abundâncias totais indicariam efeitos densidade-dependentes; 2. Resultados significativos das densidades relativas representariam efeitos interespecíficos distintos de intraespecíficos no crescimento ou

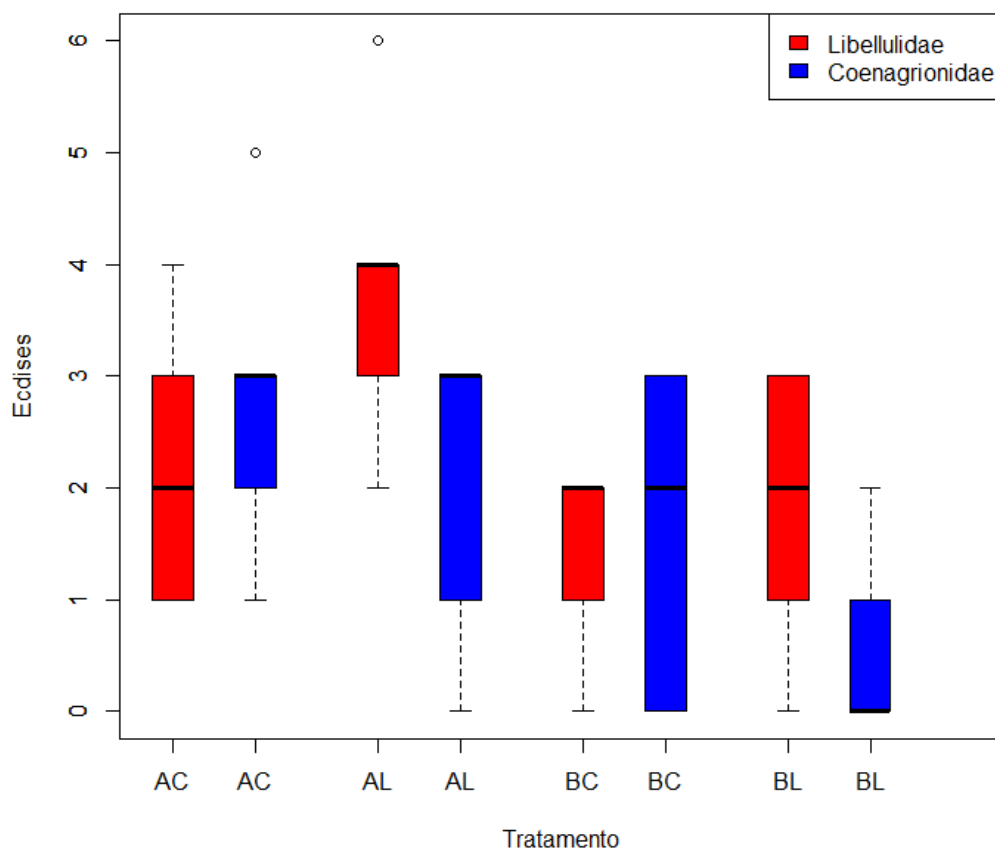
mortalidade das espécies; 3. Para a inferência de neutralidade na competição, deveríamos encontrar efeitos significativos das abundâncias totais, mas não das densidades relativas, indicando efeitos de adensamento independentes das espécies (Siepielski et al 2010).

Com o intuito de analisar a sensibilidade das espécies a competição ( $S_i$ ), isto é, a taxa de crescimento per capita ao invadir uma população estável de um competidor ( $\mu_i, invading$ ) comparada a taxa alcançada crescendo em monocultura ( $\mu_i, alone$ ) (Narwani, et al. 2013) foi utilizada a equação:  $(S_i) = \frac{\mu_i, invading - \mu_i, alone}{\mu_i, alone}$ . Posto isso, compreende-se que a sensibilidade de qualquer espécie, e, portanto, sua taxa de crescimento quando invasora pode ser explicada através do conjunto formado pelo tamanho das diferenças de nicho e o tamanho das diferenças de fitness ou desigualdade competitiva em relação às outras espécies (Chesson, et al. 2000). Sendo assim, foram aplicados índices definidos por (Carroll, et al. 2011) para quantificar as diferenças de nicho (ND) e de fitness (RFD) através das equações:  $ND = 1 - \sqrt{(S_1 S_2)}$  e  $RFD = \sqrt{(S_1 / S_2)}$ , onde resultados que apontassem grandes diferenças de nicho entre as espécies pertencentes a comunidade, indicariam redução a sensibilidade a competição para ambas, enquanto grandes diferenças de fitness demonstrariam que as espécies são afetadas de forma assimétrica pela competição, o que levaria a uma divergência nas sensibilidades.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Ecdises

As ninfas de Coenagrionidae realizaram 35 ecdises nas cinco rodadas de experimento (Figura 3), sendo 14 ecdises na AC, 10 na AL, 8 na BC, e 3 na BL. Já as ninfas de Libellulidae realizaram 46 ecdises ao longo de todo experimento (Figura 3), sendo 11 ecdises na AC, 19 na AL, 9 na BL e 7 na BC. A Anova de três fatores, com a espécie correspondente, a espécie dominante e a densidade total como variáveis independentes não indicou efeitos significativos (Tabela 1, Figura 3).



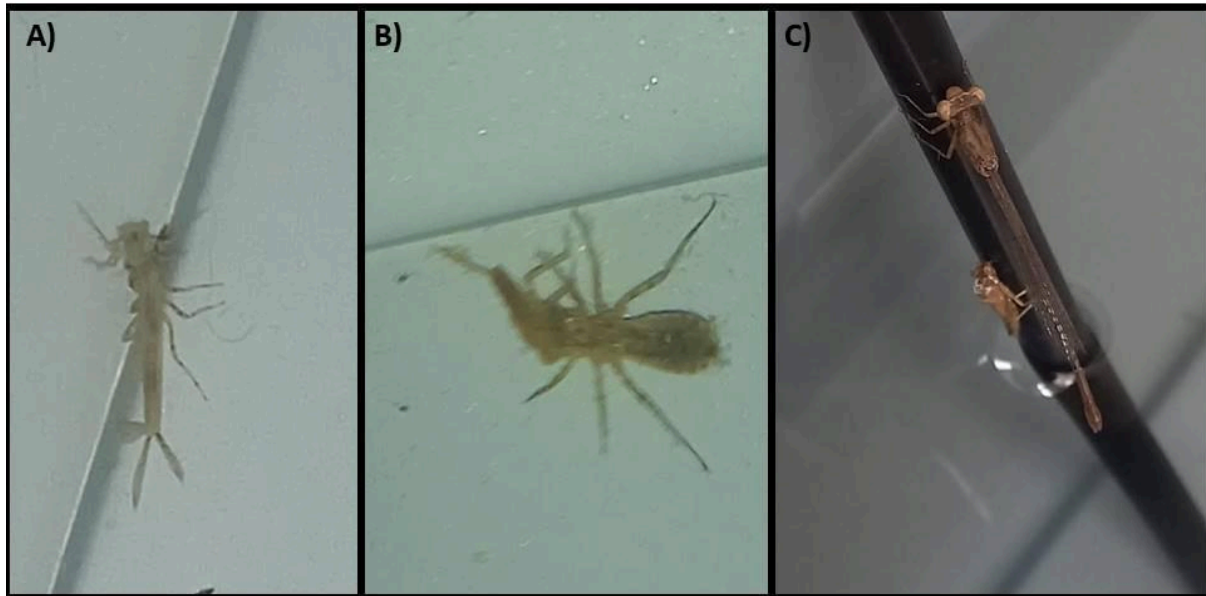
**Figura 3.** Número de ecdises realizadas pelas ninfas de Coenagrionidae e Libellulidae ao longo dos cinco blocos temporais em relação aos quatro tipos de tratamento (AC: Alta densidade com dominância de Coenagrionidae; AL: Alta densidade com dominância de Libellulidae; BC: Baixa densidade com dominância de Coenagrionidae e BL: Baixa densidade com dominância de Libellulidae).

Tabela 1. Anova de três fatores para as ecdises per capita de libélulas nos experimentos de laboratório

	Graus de liberdade	Valor de F	Valor de P
espécie	1	2,0559	0,1613
densidade	1	0,1612	0,6907
dominância	1	1,1875	0,284
espécie:densidade	1	0,0296	0,8645
espécie:dominância	1	0,1612	0,6907
densidade:dominância	1	0,9507	0,3369
espécie:densidade:dominância	1	0,0296	0,8645
resíduos	32		

## 5.2. Emergências

Ao longo das cinco rodadas de experimento, somente três ninfas de Coenagrionidae emergiram, sendo 2 ninfas na AL e uma ninfa na BC (Figura 4C), portanto não realizamos análises estatísticas com esses dados.

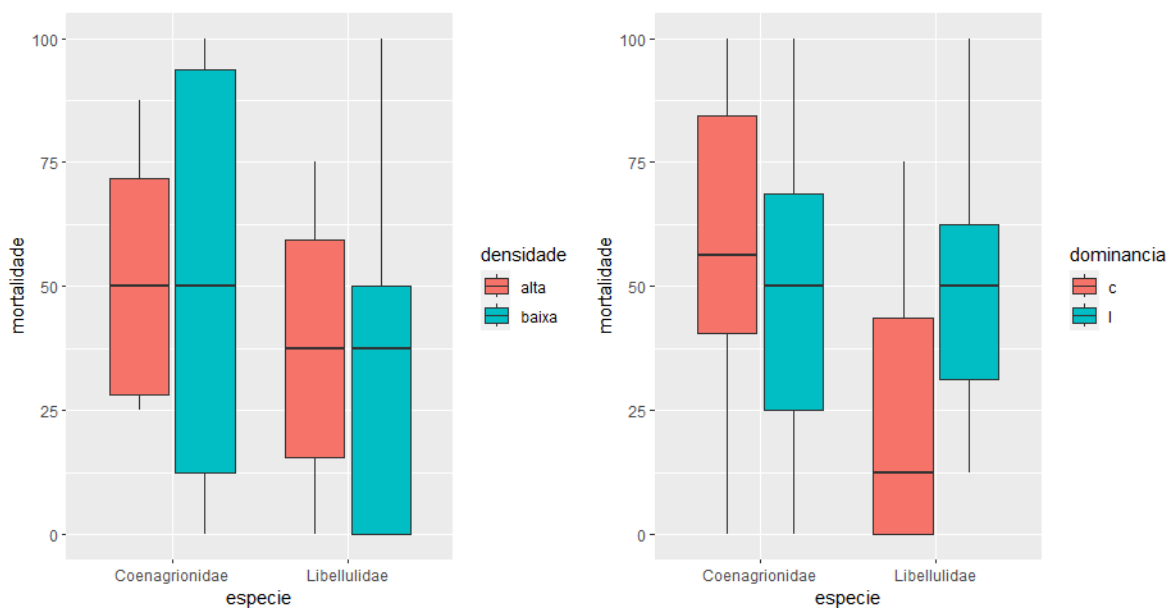


**Figura 4.** A) Ninfa de Coenagrionidae predando outra ninfa não-identificada; B) Ninfa de Libellulidae predando outra ninfa não-identificada; C) Emergência de um adulto da família Coenagrionidae.

### 5.3. Mortalidade

Durante as cinco rodadas de experimento foram encontradas 10 ninfas de Libellulidae mortas, sendo 5 na AL, 4 na BL, e 1 na AC. Já para as ninfas de Coenagrionidae foram registradas 14 ninfas mortas, sendo 7 na AC, 4 na BC, 2 na BL e 1 na AL. A Anova de três fatores, com a espécie correspondente, a espécie dominante e a densidade total como variáveis independentes indicou marginalmente que a mortalidade variou conforme a espécie em interação com a dominância (Tabela 2, Figura 5). Neste caso, a taxa de mortalidade foi maior para as ninfas de Libellulidae nos tratamentos com dominância de Libellulidae (Figura 5), representando efeitos intra e interespecíficos distintos.

Especificamente, a taxa de mortalidade total de Coenagrionidae em tratamentos com dominância de Coenagrionidae foi marginalmente maior em relação à taxa de mortalidade de Libellulidae em tratamentos com dominância de Coenagrionidae (Figura 5; Tukey ad hoc,  $p = 0,08$ ), independentemente da abundância.



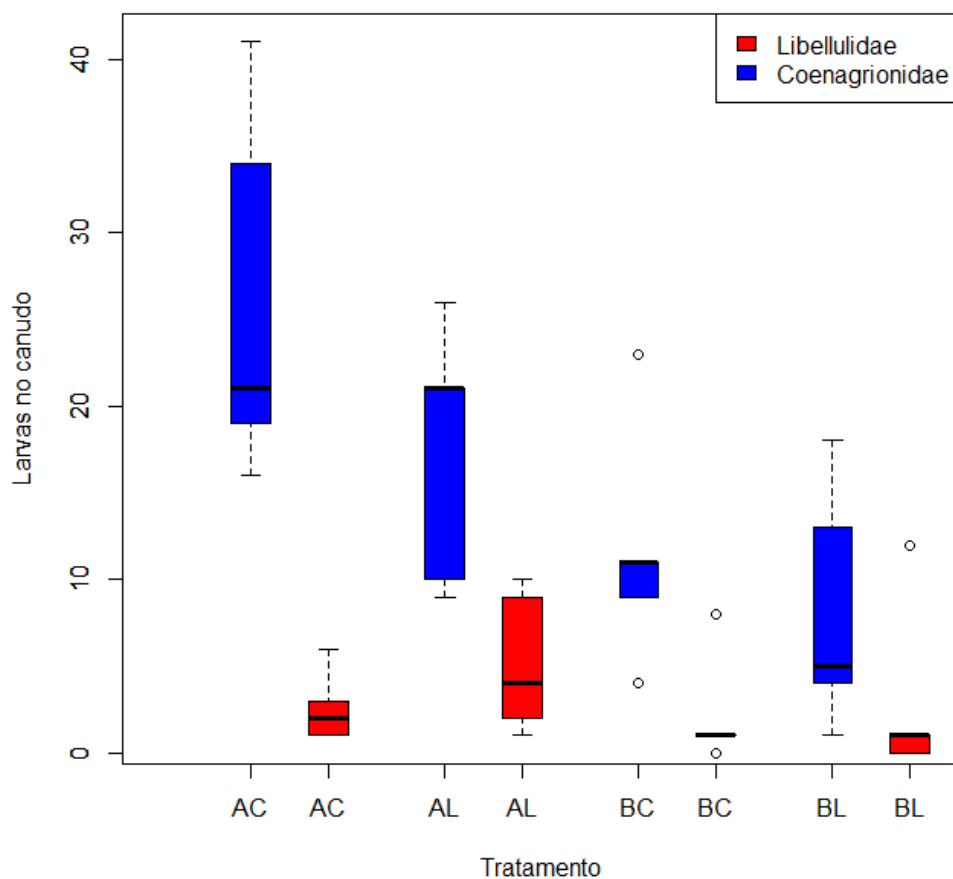
**Figura 5.** Taxas de mortalidade de ninfas de Coenagrionidae e Libellulidae em relação aos tratamentos de alta e baixa mortalidade (painel a esquerda) e de alternância de espécie em maior densidade (painel a direita).

**Tabela 2.** Anova de três fatores para as taxas de mortalidade de libélulas nos experimentos de laboratório.

	Graus de liberdade	Valor de F	Valor de P
espécie	1	2,67	0,11
densidade	1	0,02	0,90
dominância	1	0,78	0,39
espécie:densidade	1	0,02	0,90
<b>espécie:dominância</b>	<b>1</b>	<b>3,56</b>	<b>0,07</b>
densidade:dominância	1	1,91	0,18
espécie:densidade:dominância	1	0,78	0,39
resíduos	32		

#### 5.4. Distribuição espacial

Foram realizadas observações diárias ao longo do experimento. Destas, foram encontradas 317 vezes ninfas de Coenagrionidae refugiadas nos canudos (Figura 6). Em relação às ninfas de Libellulidae, foram registradas 64 vezes refugiadas nos canudos. A Anova de três fatores, com a espécie correspondente, a espécie dominante e a densidade total como variáveis independentes revelou que o refúgio de ninfas nos canudos variou conforme a espécie (Tabela 3, Figura 6). Neste cenário, Coenagrionidae sempre utilizou com mais frequência os refúgios, enquanto Libellulidae ocupou o fundo dos microcosmos, indicando uma diferenciação de nicho espacial entre as espécies.



**Figura 6.** Número de ninfas de Coenagrionidae e Libellulidae registradas sobre os canudos ao longo dos cinco blocos temporais em relação aos quatro tipos de tratamento (AC: Alta densidade com dominância de Coenagrionidae; AL: Alta densidade com dominância de Libellulidae; BC: Baixa densidade com dominância de Coenagrionidae e BL: Baixa densidade com dominância de Libellulidae).

Tabela 3. Anova de três fatores para ninfas no canudo per capita nos experimentos de laboratório.

	Graus de liberdade	Valor de F	Valor de P
espécie	1	25,8667	<0,0001 ***
densidade	1	0,003	0,9564
dominância	1	0,6846	0,4141
espécie:densidade	1	0,2465	0,623
espécie:dominância	1	1,3935	0,2465
densidade:dominância	1	0,0147	0,9042
espécie:densidade:dominância	1	0,0537	0,8183
resíduos	32		

### 5.5. Sensibilidade

Cada táxon foi isolado da espécie competidora em três grupos de quatro indivíduos (Tabela 4), desta forma foi possível calcular a sobrevivência das espécies em monoculturas e posteriormente a sensibilidade à competição para as duas famílias de Odonata (Tabela 5).

Tabela 4. Sobrevivência em monocultura (1 rodada, 3 quartetos de ninfas por táxon).

táxon	restantes (n inicial=4)	sobrevivência
Libellulidae	3	0,75
Coenagrionidae	2	0,5
Libellulidae	4	1
Coenagrionidae	3	0,75
Libellulidae	2	0,5
Coenagrionidae	3	0,75

Tabela 5. Sobrevivência como espécie invasora (5 rodadas, 1 quarteto de ninfas invadindo a população de n inicial= 8 da espécie competidora).

táxon	restantes (n inicial= 4)	sobrevivência
Libellulidae	1	0,25
Libellulidae	2	0,5
Libellulidae	4	1
Libellulidae	3	0,75
Libellulidae	3	0,75
Coenagrionidae	2	0,5
Coenagrionidae	3	0,75
Coenagrionidae	3	0,75
Coenagrionidae	2	0,5

coenagrionidae	1	0,25
----------------	---	------

A partir destes dados, foi possível calcular sobrevivência média em monocultura e como espécie invasora, assim como posteriormente a sensibilidade para ambas famílias de Odonata, através dos seguintes cálculos:

$$\text{Sobrevivência média Libellulidae monocultura} = \frac{(0,5+0,75+1,0)}{3}$$

$$\text{Sobrevivência média Libellulidae invasora} = \frac{(0,25+0,5+1,0+0,75+0,75)}{5}$$

$$\text{Sobrevivência média Coenagrionidae monocultura} = \frac{(0,5+0,75+0,75)}{3}$$

$$\text{Sobrevivência média Coenagrionidae invasora} = \frac{(0,5+0,75+0,75+0,5+0,25)}{5}$$

$$\text{Sensibilidade Libellulidae} = \frac{(0,75 - 0,65)}{0,75}$$

$$\text{Sensibilidade Coenagrionidae} = \frac{(0,666666667 - 0,55)}{0,55}$$

Os resultados encontrados demonstram que a família Libellulidae obteve maior taxa de sobrevivência média em comparação à família Coenagrionidae, seja no tratamento de monocultura ou invadindo a população competidora. No entanto, para ambas famílias, a maior taxa de sobrevivência média foi encontrada em monocultura (Tabela 6).

Tabela 6. Sobrevivência média em monocultura, como espécie invasora e sensibilidade para ambas famílias.

Táxon	Sobrevivência média em monocultura	Sobrevivência média como invasora	Sensibilidade
Coenagrionidae	0,666666667	0,55	0,175
Libellulidae	0,75	0,65	0,133333333

## 5.6. Diferenças de nicho (ND) e fitness (RFD)

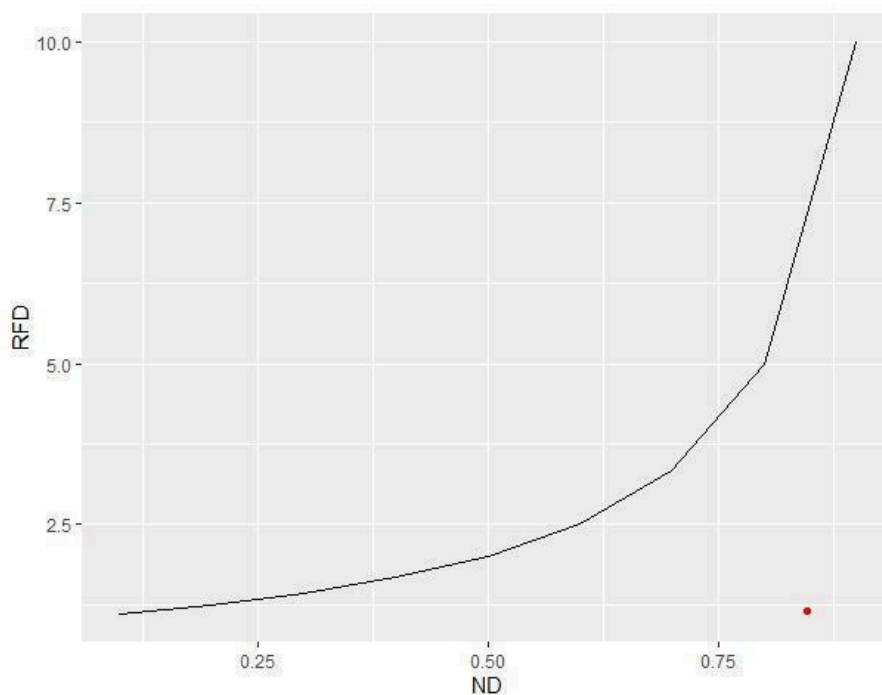
Os valores de sensibilidade evidenciam que neste cenário ambas as espécies possuem um nível de impacto moderado e equivalente sobre a taxa de sobrevivência da outra (Figura 7). O baixo valor de RFD demonstra que suas sensibilidades não apresentam grande variabilidade, enquanto o valor moderado de ND aponta para uma sensibilidade a competição moderada entre as espécies, o que indica uma taxa positiva de sobrevivência como espécies invasoras, e subseqüentemente a potencial coexistência (Narwani, et al. 2013).

$$ND = 1 - \sqrt{(0,175 \times 0,1333333333)}$$

$$RFD = \sqrt{(0,175 \div 0,1333333333)}$$

Tabela 7. Diferenças de nicho (ND) e fitness (RFD) entre Coenagrionidae e Libellulidae.

ND	0,8472474768
RFD	1,145643924



**Figura 7.** A curva representada é dada pela fórmula:  $RFD = 1/(1-ND)$ , onde a direita ocorre a coexistência e a esquerda a exclusão competitiva. O ponto indicado na figura representa os valores correspondentes para os experimentos com Libellulidae e Coenagrionidae.

## 6. DISCUSSÃO

Diversos processos são determinantes para a coexistência entre as espécies integrantes de uma comunidade, dentre os quais a competição desponta como um dos mais estudados (Mayfield & Levine 2010). Deste modo, o objetivo deste trabalho foi traçar paralelos entre as duas famílias de Odonata através de dados quantitativos visando mensurar a intensidade da competição e identificar possíveis mecanismos que promovam a coexistência em comunidades de libélulas neotropicais. Os resultados observados sugerem que a forte competição intraespecífica eleva a mortalidade nas populações de ambos os táxons e que isso ocorre porque as espécies possuem alta diferenciação de nicho espacial, no uso de refúgios e microhabitats, aumentando potencialmente os encontros intraespecíficos em comparação aos interespecíficos. De acordo com os cálculos de sensibilidade, essas diferenças foram mais que suficientes para sugerir uma coexistência estável entre as duas populações. Ainda que de forma simplificada, considerando o complexo ciclo de vida das libélulas, nosso estudo demonstra de forma inédita como a manutenção da diversidade de libélulas tropicais pode ocorrer, mesmo que as ninfas sejam sempre predadoras generalistas.

Durante o estágio larval, o desenvolvimento das ninfas ocorre através da ecdise, isto é, o processo de substituição do exoesqueleto, que compreende de 8 a 17 estádios para a ordem Odonata (Hamada 2014). Este recurso evolutivo pode influenciar a coexistência entre as espécies à medida que suas taxas variam conforme a densidade total e abundância relativa de indivíduos pertencentes a comunidade. Assim, os resultados encontrados nos nossos experimentos apontam que tanto as ninfas de Libellulidae quanto as ninfas de Coenagrionidae realizaram mais ecdise em tratamentos de alta densidade total com dominância de suas próprias famílias. Contudo, não observamos efeitos da densidade total e da dominância nas taxas de ecdise. Para explicar esses resultados, foi elaborada a hipótese de que um aumento na taxa de ecdise corresponderia a uma aceleração do crescimento individual a fim de evitar o canibalismo. Considerando que as ninfas maiores tenderiam a predação as ninfas menores e que o canibalismo pode ser dependente da densidade e da disponibilidade de alimentos, o crescimento corporal pode ser um mecanismo para maximizar as chances de sobrevivência, reduzindo o efeito da predação

(Figura 4A e 4B; Van Buskirk, 1989; Fincke, 1994). Dessa forma, para ninfas de libélulas, o canibalismo atua como mecanismo regulatório nas taxas de ecdise, à medida que o predador acelera seu desenvolvimento e aumenta a sua massa e taxa de crescimento (De Block & Stoks, 2004). No entanto, outros estudos realizados previamente não encontraram relação entre a densidade e a taxa de crescimento em ninfas de Odonata (Banks & Thompson, 1987; Lambert, 1994).

Após a passagem por todos os instares e a metamorfose completa, os adultos farados se locomovem para fora d'água, iniciando o processo de emergência. Esta etapa está diretamente ligada com a qualidade do habitat e a composição das comunidades (Werner & McPeck, 1994), entretanto a pequena amostragem de apenas três emergências ao longo dos experimentos inviabilizou a realização de análises estatísticas. A baixa taxa de emergência pode estar relacionada ao tamanho das ninfas, que no início dos experimentos ainda estavam em estágios iniciais do seu desenvolvimento, devido à ausência de caracteres diagnósticos do ínstar final (o qual precede a emergência da ninfa), como o início da expansão das asas e início da melanização nas bainhas das asas (Okude, Fukatsu & Futahashi, 2021).

As taxas de mortalidade também estão associadas às características biológicas e ecológicas presentes nas comunidades animais. Variações de temperatura (McCauley et al. 2015) e densidade populacional (Cardoso-Leite et al. 2014), por exemplo, são responsáveis por alterar os níveis de sobrevivência em ninfas de Odonata. Apesar disso, não foi observado nenhum efeito da densidade total na taxa de mortalidade (Fig. 5, painel à esquerda). Nossos resultados indicam variações nas taxas de mortalidade para espécie em interação com dominância (Tabela 2, Fig. 5), o que resultou em maiores taxas de mortalidade para a família com dominância nos respectivos tratamentos, representando efeitos intra e interespecíficos distintos. Assim, é observado que a competição intraespecífica é mais forte que a interespecífica para as duas famílias analisadas, um mecanismo central para a coexistência estável em pares de espécies (Chesson 2000), mas quase nunca demonstrado empiricamente para insetos e grupos tropicais.

Finalmente, os resultados aparentam contradizer a hipótese mais aceita de que os insetos da ordem Odonata possuem uma competição densidade-dependente. Estudos prévios apontam que as densidades intra e interespecíficas podem ter efeitos idênticos nas taxas de crescimento em pares de espécies de libélulas, sugerindo competições neutras em alguns casos (Siepielski et al. 2010). Uma possível explicação está na possibilidade de que o espaço conferido às ninfas pelos aquários de 6 litros tenha sido pequeno até mesmo para os tratamentos de menor densidade (seis indivíduos), o que poderia ocultar o real efeito da densidade total na mortalidade, já que a densidade pode ter se tornado igualmente alta para todos os tratamentos. Como indicado anteriormente, é possível que os organismos tenham investido em ecdises para evitar a mortalidade via canibalismo, diminuindo o efeito da densidade total na mortalidade.

Os dados encontrados também sinalizam que pode haver uma diferença forte de nicho espacial entre as duas famílias. No entanto, novamente para ambas famílias, a tendência foi de se abrigar mais vezes nos canudos nos tratamentos de alta densidade quando a própria espécie era mais abundante. O uso de diferentes microhabitats deve ter atuado como um mecanismo de separação de nicho espacial, diminuindo a competição interespecífica, mas aumentando a intraespecífica, concordando com os dados de ecdises e mortalidade. Essa separação em microescala pode explicar porque diversas espécies aparentemente generalistas e similares entre si, co-ocorrem frequentemente em riachos neotropicais (e.g. Saito et al. 2016).

Já os valores de sensibilidade evidenciam que neste cenário ambas as espécies possuem pequenas diferenças de fitness, resultando em um nível de impacto moderado e equivalente sobre a taxa de sobrevivência da outra. O baixo valor de RFD demonstra que suas sensibilidades não apresentam grande variabilidade, enquanto o valor moderado de ND aponta para uma sensibilidade a competição moderada entre as espécies, o que indica uma taxa positiva de sobrevivência como espécies invasoras, e subsequentemente a coexistência (Narwani, et al. 2013). Tais resultados reforçam a hipótese levantada nos parágrafos anteriores de que a aparente coexistência estável entre as espécies de libélulas

neotropicais pode estar baseada em uma diferenciação de nicho espacial e por consequência em uma competição intraespecífica mais forte que a interespecífica.

## 7. CONCLUSÕES

Em virtude dos resultados encontrados no presente trabalho, concluiu-se que os efeitos interespecíficos são distintos dos intraespecíficos nas taxas de mortalidade, números de ecdises e distribuição espacial, sugerindo que a mecanismos baseados nos nichos das espécies podem determinar os padrões de biodiversidade tropical, contrariando as expectativas de neutralidade (Saito et al, 2021; Saito, Perkins & Kratina, 2021), onde dinâmicas densidade-dependentes independentes das espécies deveriam ser as responsáveis pela co-ocorrência das duas famílias, evidenciando uma equivalência ecológica. No entanto, considerando o complexo ciclo de vida das libélulas e a sua alta diversidade de espécies e estratégias de vida, ainda são necessários mais estudos utilizando diferentes abordagens para uma mais completa compreensão dos padrões de diversidade das comunidades neotropicais.

## 8. REFERÊNCIAS

HILLERISLAMBERS, Janneke et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 43, p. 227- 248, 2012.

TILMAN, David. **Resource competition and community structure**. Princeton university press, 1982.

PIMENTEL, David et al. Economic and environmental benefits of biodiversity. **BioScience**, v. 47, n. 11, p. 747-757, 1997.

KELLERT, Stephen R.; WILSON, Edward O. (Ed.). **The biophilia hypothesis**. Island press, 1995.

KALKMAN, Vincent J. et al. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. **Freshwater animal diversity assessment**, p. 351-363, 2008.

DUDGEON, A. D. M. The ecology of rivers and streams in tropical Asia. In: **Cushing CE, Cummins KW & Minshall GW (eds.), Ecosystems of the World 22: River and Stream Ecosystems**, 1994.

DAINESE, Matteo et al. A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. **Science advances**, v. 5, n. 10, p. eaax0121, 2019.

COSTANZA, Robert et al. Changes in the global value of ecosystem services. **Global environmental change**, v. 26, p. 152-158, 2014.

VELLEND, Mark. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly review of biology**, v. 85, n. 2, p. 183-206, 2010.

CHESSON, Peter. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 31, n. 1, p. 343-366, 2000.

SAITO, Victor S. et al. Ecological versatility and the assembly of multiple competitors: cautionary notes for assembly inferences. **Ecology**, v. 99, n. 5, p. 1173-1183, 2018.

RUDOLF, Volker HW. The role of seasonal timing and phenological shifts for species coexistence. **Ecology letters**, v. 22, n. 8, p. 1324-1338, 2019.

AMARASEKARE, Priyanga. **Competition and coexistence in animal communities**. Oxford University Press, 2013.

HUBBELL, Stephen P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32). In: **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)**. Princeton University Press, 2011.

SIEPIELSKI, Adam M. et al. Experimental evidence for neutral community dynamics governing an insect assemblage. **Ecology**, v. 91, n. 3, p. 847-857, 2010.

SIEPIELSKI, Adam M. et al. Insect Species Coexistence and Conservation Amidst Global Change. In: **Imperiled: The Encyclopedia of Conservation**. Elsevier, 2022. p. 370-377.

MCPEEK, Mark A.; GOMULKIEWICZ, Richard. Assembling and depleting species richness in metacommunities. **Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities**. The University of Chicago Press, Chicago, p. 355-373, 2005.

SIQUEIRA, Tadeu et al. Community size can affect the signals of ecological drift and niche selection on biodiversity. **Ecology**, v. 101, n. 6, p. e03014, 2020.

SAITO, Victor S.; PERKINS, Daniel M.; KRATINA, Pavel. A metabolic perspective of stochastic community assembly. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 36, n. 4, p. 280-283, 2021.

NARWANI, Anita et al. Experimental evidence that evolutionary relatedness does not affect the ecological mechanisms of coexistence in freshwater green algae. **Ecology Letters**, v. 16, n. 11, p. 1373-1381, 2013.

GUISLAIN, Alexis; BEISNER, Beatrix E.; KÖHLER, Jan. Variation in species light acquisition traits under fluctuating light regimes: implications for non-equilibrium coexistence. **Oikos**, v. 128, n. 5, p. 716-728, 2019.

GALLEGO, Irene; VENAIL, Patrick; IBELINGS, Bas W. Size differences predict niche and relative fitness differences between phytoplankton species but not their coexistence. **The ISME journal**, v. 13, n. 5, p. 1133-1143, 2019.

VERESOGLOU, Stavros D.; RILLIG, Matthias C.; JOHNSON, David. Responsiveness of plants to mycorrhiza regulates coexistence. **Journal of Ecology**, v. 106, n. 5, p. 1864-1875, 2018.

WANG, Tong et al. Trait convergence and niche differentiation of two exotic invasive free floating plant species in China under shifted water nutrient stoichiometric regimes. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 26, p. 35779-35786, 2019.

SONG, Xiaoyang et al. Conspecific negative density dependence in rainy season enhanced seedling diversity across habitats in a tropical forest. **Oecologia**, v. 193, p. 949-957, 2020.

GUO, Yaoxin et al. Coexistence of three common species in a temperate mixed forest: Linking seedling microhabitats and functional traits. **Forest Ecology and Management**, v. 465, p. 118057, 2020.

KRAFT, Nathan JB; GODOY, Oscar; LEVINE, Jonathan M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 3, p. 797-802, 2015.

VASSEUR, David A. et al. Eco-evolutionary dynamics enable coexistence via neighbor dependent selection. **The American Naturalist**, v. 178, n. 5, p. E96-E109, 2011.

RUDOLF, Volker HW. Nonlinear effects of phenological shifts link interannual variation to species interactions. **Journal of Animal Ecology**, v. 87, n. 5, p. 1395-1406, 2018.

HAMADA, Neusa et al. **Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia**. Manaus: Editora do INPA, 2014., 2014.

SAITO, Victor S. et al. Phylogenetic clustering among aggressive competitors: evidence from odonate assemblages along a riverine gradient. **Oecologia**, v. 182, p. 219-229, 2016.

LENKO, Karol; PAPAVERO, Nelson. Insetos no folclore. 1997.

PESTANA, Gabrielle Cristina et al. Sexual ornamentation triggers rival aggressiveness in the Neotropical damselfly *Hetaerina longipes* (Odonata: Calopterygidae). **Odonatologica**, v. 47, n. 1/2, p. 121-132, 2018.

CEZÁRIO, Rodrigo Roucourt; GUILLERMO-FERREIRA, Rhainer. *Heteragrion/gorbi*/sp. nov.(Odonata: Heteragrionidae) from southeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 4965, n. 1, p. zootaxa. 4965.1. 3-zootaxa. 4965.1. 3, 2021.

HAMADA, Neusa; THORP, James H.; ROGERS, D. Christopher (Ed.). **Thorp and Covich's freshwater invertebrates: Volume 3: Keys to neotropical Hexapoda**. Academic press, 2018.

SAITO, Victor S. et al. Stochastic colonisation dynamics can be a major driver of temporal  $\beta$  diversity in Atlantic Forest coastal stream communities. **Freshwater Biology**, v. 66, n. 8, p. 1560-1570, 2021.

DE PAIVA SILVA, Daniel; DE MARCO, Paulo; RESENDE, Daniela Chaves. Adult odonate abundance and community assemblage measures as indicators of stream ecological integrity: a case study. **Ecological indicators**, v. 10, n. 3, p. 744-752, 2010.

WATSON, J. A. L.; ARTHINGTON, A. H.; CONRICK, D. L. Effect of sewage effluent on dragonflies (Odonata) of Bulimba Creek, Brisbane. **Marine and Freshwater Research**, v. 33, n. 3, p. 517-528, 1982.

NASIRIAN, Hassan; IRVINE, K. N. Odonata larvae as a bioindicator of metal contamination in aquatic environments: application to ecologically important wetlands in Iran. **Environmental monitoring and assessment**, v. 189, p. 1-18, 2017.

NARWANI, Anita et al. Experimental evidence that evolutionary relatedness does not affect the ecological mechanisms of coexistence in freshwater green algae. **Ecology letters**, v. 16, n. 11, p. 1373-1381, 2013.

MAYFIELD, Margaret M.; LEVINE, Jonathan M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology letters**, v. 13, n. 9, p. 1085-1093, 2010.

MCCAULEY, Shannon J. et al. Effects of experimental warming on survival, phenology, and morphology of an aquatic insect (*Odonata*). **Ecological Entomology**, v. 40, n. 3, p. 211-220, 2015.

CARDOSO-LEITE, Ricardo et al. The effect of conspecific density on emergence of *Lestes bipupillatus calvert*, 1909 (*Odonata: lestidae*). **Psyche: A journal of Entomology**, v. 2014, n. 1, p. 650427, 2014.

DE BLOCK, M.; STOKS, R. Life history responses depend on timing of cannibalism in a damselfly. **Freshwater Biology**, v. 49, n. 6, p. 775-786, 2004.

