

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

Jaques Everton Zanon

**Sincronia espacial e interespecífica de microalgas em ambientes  
aquáticos**

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini

GOIÂNIA – GO

MARÇO - 2018

---

**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR  
VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES E DISSERTAÇÕES  
NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG**

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

**1. Identificação do material bibliográfico:**      Dissertação      Tese

**2. Identificação da Tese ou Dissertação:**

Nome completo do autor: Jaques Everton Zanon

Título do trabalho: Sincronia espacial e interespecífica de microalgas em ambientes aquáticos

**3. Informações de acesso ao documento:**

Concorda com a liberação total do documento  SIM      NÃO<sup>1</sup>

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.

---

<sup>1</sup> Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. A extensão deste prazo suscita justificativa junto à coordenação do curso. Os dados do documento não serão disponibilizados durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

JAIQUES EUBERTON ZANON

Jaques Everton Zanon

Ciente e de acordo:



Luis Mauricio Bini

Data: 27 / 03 / 2018

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

Jaques Everton Zanon

**Sincronia espacial e interespecífica de microalgas em ambientes  
aquáticos**

Tese apresentada à Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação de Ecologia e Evolução para obtenção do título de Doutor.

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini

GOIÂNIA – GO

MARÇO - 2018

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Zanon, Jaques Everton

Sincronia espacial e interespecífica de microalgas em ambientes aquáticos [manuscrito] / Jaques Everton Zanon. - 2018.  
xii, 102 f.: il.

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Goiânia, 2018.

Bibliografia. Anexos.

1. sincronia espacial. 2. sincronia interespecífica. 3. reservatório. 4. planície de inundação. I. Bini, Luis Mauricio, orient. II. Título.

CDU 574

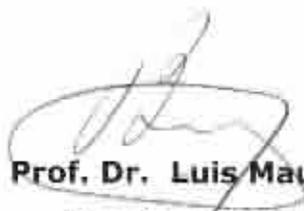


**SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL  
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS - UFG  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO - PPGEE**

**ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE TESE Nº 63**

Aos vinte dias do mês de março de 2018 (20/03/2018), às oito horas (08h), no Anfiteatro 2 do ICB 2, reuniram-se os componentes da banca examinadora: **Prof. Dr. Luis Mauricio Bini, ICB-UFG; Profa. Dra. Jascieli Carla Bortolini, ICB-UFG; Prof. Dr. João Carlos Nabout, UEG/Anápolis; Prof. Dr. Ludgero Cardoso Galli Vieira, UnB; Prof. Dr. Jean Ortega, UEM/PR;** para, em sessão pública presidida pelo (a) primeiro(a) examinador(a) citado(a), procederem à avaliação da defesa de tese intitulada: **"Sincronia espacial e interespecífica de microalgas em ambientes aquáticos"**, em nível de doutorado, área de concentração em Ecologia e Evolução, de autoria de **Jaques Everton Zanon**, discente do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pelo(a) presidente(a), que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra, a seguir, foi concedida a(o) autor(a) da tese que, em cerca de 50 minutos, procedeu à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu a(o) examinada(o), tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição, procedeu-se à avaliação da tese. Tendo-se em vista o que consta na Resolução nº 1127 de dezembro de 2012 do Conselho de Ensino, Pesquisa, Extensão e Cultura (CEPEC), que regulamenta o Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, a tese foi APROVADA, considerando-se integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de Doutor(a) em Ecologia e Evolução pela Universidade Federal de Goiás. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega da versão definitiva da tese na secretaria do programa, com as devidas correções sugeridas pela banca examinadora, no prazo de trinta dias a contar da data da defesa. Cumpridas as formalidades de pauta, às 12 h e 19 min.,

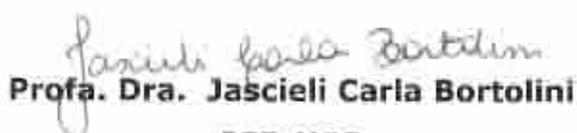
encerrou-se a sessão de defesa e, para constar, eu, Suely Ana Ribeiro, secretária executiva da Universidade Federal de Goiás - UFG, lavrei a presente ata que, após lida e aprovada, será assinada pelos membros da banca examinadora em três vias de igual teor.



**Prof. Dr. Luis Mauricio Bini**

**Presidente da banca**

**ICB-UFG**



**Profa. Dra. Jascieli Carla Bortolini**

**ICB-UFG**



**Prof. Dr. João Carlos Nabout**

**UEG/Anápolis;**



**Ludgero Cardoso Galli Vieira;**

**UnB**



**Jean Ortega**

**UEM/PR**

“Trabalhamos no escuro - nós fazemos o que podemos - nós damos o que temos. Nossa dúvida é a nossa paixão e nossa paixão é a nossa tarefa. O resto é a loucura da arte.”

Henry James

## **AGRADECIMENTOS**

Ao professor e grande amigo Dr. Luis Mauricio Bini, pela orientação, apoio e companheirismo, e por abrir mão de momentos de descanso e lazer para cumprir com os compromissos da orientação.

À minha amada esposa, por todo carinho, companheirismo e apoio durante todo o doutorado (e por aguentar os momentos estressantes no fim da tese!).

À Professora Liliana Rodrigues por gentilmente ceder os dados utilizados por parte da tese e pela exemplar orientação do mestrado.

A todos meus familiares, especialmente minha mãe, meu pai, meus irmãos, sogra e cunhado, por todo apoio e carinho.

Ao programa de pós-graduação em Ecologia e Evolução, seus coordenadores e funcionários, pela oportunidade de trabalho e apoio logístico.

À CAPES pela concessão de uma bolsa de estudos durante o período do curso de doutorado.

Ao CNPq por demais incentivos à pesquisa.

In memoriam Roberto Gobeti.

## Sumário

<b>Introdução Geral</b> .....	1
<b>Capítulo 1</b> .....	8
Hard to predict: synchrony in epiphytic biomass in a floodplain is independent of spatial proximity, environmental distance, and environmental synchrony .....	8
Abstract .....	8
Introduction .....	9
Methods .....	11
Results .....	16
Discussion .....	21
References .....	23
Supplementary Material: .....	31
<b>Capítulo 2</b> .....	40
A detecção de mecanismos relacionados com a sincronia espacial da densidade fitoplanctônica depende da resolução taxonômica .....	40
Resumo .....	40
Abstract .....	41
Introdução .....	42
Métodos .....	46
Resultados .....	51
Discussão .....	55
Referências .....	65
<b>Capítulo 3</b> .....	75
Dinâmicas de comunidades locais fitoplanctônicas são predominantemente independentes, ocasionalmente sincronizadas e raramente compensatórias .....	75
Resumo .....	75
Abstract .....	77
Introdução .....	79
Métodos .....	82
Resultados .....	85
Discussão .....	87
Referências .....	92
<b>Principais conclusões e implicações</b> .....	101

## **Introdução Geral**

As variações temporais das abundâncias de pares de populações locais, mesmo quando separadas por grandes distâncias, podem ser correlacionadas. Quando esse padrão é detectado, diz-se que existe sincronia espacial. Provavelmente, Elton & Nicholson, (1942), a estudarem as dinâmicas do lince canadense (*Lynx canadensis*), foram os primeiros ecólogos que discutiram esse padrão. Onze anos depois, Moran (1953) sugeriu que a magnitude da sincronia entre populações locais seria igual ao nível de sincronia ambiental (supondo que essas populações são igualmente influenciadas por processos dependentes da densidade). Atualmente, os termos “efeito Moran” são utilizados para transmitir esse mecanismo (i.e., quando variações ambientais explicam as dinâmicas de populações locais). A sincronia espacial também pode resultar do efeito da dispersão e da predação (Walter et al., 2017). No entanto, as evidências sugerem que o efeito Moran é, em muitos casos, o principal mecanismo sincronizador (Koenig, 2002).

O conceito de coerência temporal tem sido utilizado principalmente por ecólogos aquáticos para descrever padrões de sincronia populacional (Rusak et al., 1999) e dinâmicas sincrônicas de variáveis abióticas (Magnuson et al., 1990; Baines et al., 2000; Vogt et al., 2011). Em geral, a sincronia espacial tem sido encontrada para vários grupos de organismos, tipos de ecossistemas e para diferentes escalas espaciais e temporais (Ranta et al., 1991; Haydon & Steen, 1997; Koenig, 1999; Kendall et al., 2000; Kratz & Frost, 2000; Liebhold et al., 2004; Angeler & Johnson, 2012; Ben-Zion & Shnerb, 2012; Wimberly et al., 2012). Independentemente das variáveis utilizadas (abióticas ou populacionais), as análises de sincronia ou coerência temporal possibilitam inferir se as dinâmicas dessas variáveis são controladas, preponderantemente, por processos regionais (ou extrínsecos) ou locais (intrínsecos). Elevados valores de sincronia, considerando

grandes extensões espaciais, indicam a predominância de processos regionais (e.g., variação climática). Por outro lado, baixos valores de sincronia indicam a maior importância relativa de processos locais (e.g., fontes pontuais de nutrientes). Além de ajudar na identificação das escalas dos processos que atuam nas dinâmicas das variáveis de interesse e na avaliação dos riscos de extinção (Heino et al., 1997), as análises de sincronia também podem revelar se dados obtidos em determinados locais podem ou não ser extrapolados para maiores extensões espaciais (Rhodes & Jonzén, 2011).

Além de análises de sincronia espacial, existem também estudos experimentais (e.g., Brown & Lawson, 2010) e observacionais (e.g., Houlahan et al., 2007) que avaliam a sincronia interespecífica em comunidades locais (ver Gonzalez & Loreau, 2009 para uma revisão). Esse protocolo de análise pode evidenciar dinâmicas interespecíficas independentes (correlações próximas a zero), os efeitos da competição (dinâmica compensatória ou correlações negativas) ou de fatores ambientais que controlam similarmente as dinâmicas das espécies que constituem uma comunidade local (sincronia ou correlações positivas). As análises de sincronia interespecíficas também são utilizadas para avaliar a estabilidade de propriedades ecossistêmicas e pressupostos da teoria neutra da biodiversidade (Hubbell, 2001), especificamente, que as dinâmicas das espécies são regidas por um processo de soma zero (Micheli et al., 1999; Houlahan et al., 2007; Fowler et al., 2012; Vasseur et al., 2014; Wilcox et al., 2017).

Utilizando os arcabouços teóricos descritos acima, eu escrevi três capítulos na minha tese de doutorado. No primeiro, eu estudei a sincronia espacial da biomassa periférica na planície de inundação do Alto rio Paraná (Estados do Paraná e Mato Grosso do Sul). No segundo, eu estudei a sincronia espacial de populações fitoplanctônicas em um reservatório (Peixe Angical, Estado de Tocantins). As questões gerais que direcionaram os dois primeiros capítulos foram: (i) as dinâmicas das variáveis de interesse

são espacialmente sincronizadas (capítulos 1 e 2)? (ii) as variações nos níveis de sincronia são explicadas pelas distâncias geográficas e pelos níveis de sincronia ambiental entre pares de locais de amostragem (capítulos 1 e 2)? (iii) as dinâmicas locais da biomassa periférica são temporalmente autocorrelacionadas e correlacionadas com fatores ambientais (capítulo 1)? (iv) os níveis médios de sincronia dos táxons fitoplanctônicos são correlacionados com características táxon-específicas (abundância média, posição e amplitude do nicho? capítulo 2). No terceiro capítulo, analisei a sincronia interespecífica das comunidades fitoplanctônicas em diferentes regiões do reservatório de Peixe Angical. As seguintes questões foram avaliadas: (i) os níveis de sincronia interespecífica variam ao longo do eixo longitudinal do reservatório? (ii) as correlações entre pares de gêneros são preponderantemente nulas, positivas ou negativas?

## **Referências**

Angeler, D. G., & R. K. Johnson, 2012. Temporal scales and patterns of invertebrate biodiversity dynamics in boreal lakes recovering from acidification. *Ecological Applications* 22: 1172–1186.

Baines, S. B., K. E. Webster, T. K. Kratz, S. R. Carpenter, & J. J. Magnuson, 2000. Synchronous behavior of temperature, calcium, and chlorophyll in lakes of northern Wisconsin. *Ecology* 81: 815–825.

Ben-Zion, Y., & N. M. Shnerb, 2012. Coherence, conservation and patch-occupancy analysis. *Oikos* 121: 985–997.

Brown, B. L., & R. L. Lawson, 2010. Habitat heterogeneity and activity of an omnivorous ecosystem engineer control stream community dynamics. *Ecology* 91: 1799–1810.

Elton, B. Y. C., & M. Nicholson, 1942. The Ten-Year Cycle in Numbers of the Lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology* 11: 215–244.

Fowler, M. S., J. Laakso, V. Kaitala, L. Ruokolainen, & E. Ranta, 2012. Species dynamics alter community diversity-biomass stability relationships. *Ecology Letters* 15: 1387–1396.

Gonzalez, A., & M. Loreau, 2009. The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 393–414.

Haydon, D., & H. Steen, 1997. The effects of large and small-scale random events on the synchrony of metapopulation dynamics: a theoretical analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 264: 1375–1381.

Heino, M., V. Kaitala, E. Ranta, & J. Lindstrom, 1997. Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 264: 481–486.

Houlihan, J. E., D. J. Currie, K. Cottenie, G. S. Cumming, S. K. M. Ernest, C. S. Findlay, S. D. Fuhlendorf, U. Gaedke, P. Legendre, J. J. Magnuson, B. H. McArdle, E. H. Muldavin, D. Noble, R. Russell, R. D. Stevens, T. J. Willis, I. P. Woiod, & S. M. Wondzell, 2007a. Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 3273–3277.

Houlihan, J. E., D. J. Currie, K. Cottenie, G. S. Cumming, S. K. M. Ernest, C. S. Findlay, S. D. Fuhlendorf, U. Gaedke, P. Legendre, J. J. Magnuson, B. H. McArdle, E. H. Muldavin, D. Noble, R. Russell, R. D. Stevens, T. J. Willis, I. P. Woiod, & S. M. Wondzell, 2007b. Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities.

Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104: 3273–3277.

Hubbell, S. P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.

Kendall, B. E. B., on O. N. Bjørnstad, J. Bascompte, T. H. T. Keitt, & W. F. W. Fagan, 2000. Dispersal, Environmental Correlation, and Spatial Synchrony in Population Dynamics. *The American naturalist* 155: 628–636.

Koenig, W. W. D., 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in ecology & evolution* 14: 22–26, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10234243>.

Kratz, T. K., & T. M. Frost, 2000. The ecological organisation of lake districts: general introduction. *Freshwater Biology* 43: 297–299.

Liebhold, A., W. D. Koenig, & O. N. Bjørnstad, 2004. Spatial Synchrony in Population Dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 467–490.

Magnuson, J. J., B. J. Benson, & T. K. Kratz, 1990. Temporal coherence in the limnology of a suite of lakes in Wisconsin, U.S.A. *Freshwater Biology* 23: 145–159.

Micheli, F., K. L. Cottingham, J. Bascompte, O. N. Bjornstad, G. L. Eckert, J. M. Fischer, T. H. Keitt, B. E. Kendall, J. L. Klug, & J. A. Rusak, 1999. The Dual Nature of Community Variability. *Oikos* 85: 161.

Moran, P., 1953. The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. *Australian Journal of Zoology* 1: 291.

Ranta, E., V. Kaitala, & J. Lindstrom, 1991. Spatially autocorrelated patterns in population disturbances synchrony. *Proceedings of the Royal Society B* 266: 1851–1856.

Rhodes, J. R., & N. Jonzén, 2011. Monitoring temporal trends in spatially structured populations: how should sampling effort be allocated between space and time?. *Ecography* 34: 1040–1048.

Rusak, J. A., N. D. Yan, K. M. Somers, & D. J. McQueen, 1999. The Temporal Coherence of Zooplankton Population Abundances in Neighboring North-Temperate Lakes. *The American Naturalist* 153: 46–58.

Vasseur, D. A., J. W. Fox, A. Gonzalez, R. Adrian, B. E. Beisner, M. R. Helmus, C. Johnson, P. Kratina, C. Kremer, C. de Mazancourt, E. Miller, W. A. Nelson, M. Paterson, J. A. Rusak, J. B. Shurin, & C. F. Steiner, 2014. Synchronous dynamics of zooplankton competitors prevail in temperate lake ecosystems. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 281.

Vogt, R. J., J. a Rusak, A. Patoine, P. R. Leavitt, R. I. J. V Ogt, J. A. A. R. Usak, & A. L. P. Atoine, 2011. Differential effects of energy and mass influx on the landscape synchrony of lake ecosystems. *Ecology* 92: 1104–1114.

Walter, J. A., L. W. Sheppard, T. L. Anderson, J. H. Kastens, O. N. Bjørnstad, A. M. Liebhold, & D. C. Reuman, 2017. The geography of spatial synchrony. *Ecology Letters* 20: 801–814.

Wilcox, K. R., A. T. Tredennick, S. E. Koerner, E. Grman, L. M. Hallett, M. L. Avolio, K. J. La Pierre, G. R. Houseman, F. Isbell, D. S. Johnson, J. M. Alatalo, A. H. Baldwin, E. W. Bork, E. H. Boughton, W. D. Bowman, A. J. Britton, J. F. Cahill, S. L. Collins, G. Du, A. Eskelinen, L. Gough, A. Jentsch, C. Kern, K. Klanderud, A. K. Knapp, J. Kreyling, Y. Luo, J. R. McLaren, P. Megonigal, V. Onipchenko, J. Prevéy, J. N. Price, C. H. Robinson, O. E. Sala, M. D. Smith, N. A. Soudzilovskaia, L. Souza, D. Tilman, S. R. White, Z. Xu, L. Yahdjian, Q. Yu, P. Zhang, & Y. Zhang, 2017. Asynchrony among local

communities stabilises ecosystem function of metacommunities. *Ecology Letters* 20: 1534–1545.

Wimberly, M. C., A. Midekisa, P. Semuniguse, H. Teka, G. M. Henebry, T.-W. Chuang, & G. B. Senay, 2012. Spatial synchrony of malaria outbreaks in a highland region of Ethiopia. *Tropical medicine & international health : TM & IH* 17: 1192–1201.

## Capítulo 1

### **Hard to predict: synchrony in epiphytic biomass in a floodplain is independent of spatial proximity, environmental distance, and environmental synchrony**

#### **Abstract**

Population synchrony occurs when abundance of different local populations increase and decrease simultaneously along time. In terms of other characteristics that can be measured in ecosystems, such as biomass and nutrient contents, intrinsic and extrinsic processes have also been used to explain synchronic variation patterns. Synchrony may clarify whether regional processes are more important than local processes. This study used epiphytic biomass data (chlorophyll-a) from eight locations collected in a floodplain through 11 years. The goal was to estimate epiphytic biomass synchrony. We anticipated that high synchrony levels would be consistent with the strong impact of floods, which affect different floodplain habitats simultaneously. This is equivalent to the Moran effect. In contrast, low synchrony levels would be consistent with the hypothesis that high environmental heterogeneity of floodplains hampers synchrony. Our results indicated low synchrony and its variation was not correlated with geographic or environmental distances and neither with environmental synchrony. Also, regression models demonstrated low predictive power of local environmental variables in predicting biomass variation in the different sites. In addition, we performed a meta-analysis that confirms the generality of our findings. In conclusion, these results challenge the efficiency of epiphytic biomass as an ecological indicator, at least in floodplain systems.

**Key words:** spatial synchrony; epiphytic biomass; floodplain; meta-analysis.

## **Introduction**

Frequently, even when distributed over large spatial extents, local populations vary synchronously, which means that their abundances increase and decrease concordantly through time (Liebhold et al., 2004). This concept was originally proposed by Moran (1952) and, currently, it had been used to study the tendency of populations, communities, and ecosystem properties to vary similarly in different locations throughout time. Spatial synchrony can result from spatially correlated environmental stochasticity (Moran's effect), dispersal-related effects and trophic interactions, even though these effects are difficult to disentangle (Abbott, 2007; Walter et al., 2017). For ecosystem variables, such as biomass and nutrient concentrations, the concepts of temporal coherence, intrinsic/local and extrinsic/regional forces have also been used to describe and explain synchronic patterns (Kratz et al., 1998; Magnuson et al., 1990; Rusak et al., 1999). Temporal coherence occurs when temporal series of environmental or ecosystem variables (e.g. temperature, biomass, nutrient concentrations), from different locations, oscillate similarly (e.g. Baines et al., 2000). From this pattern, one can infer that extrinsic/regional processes (e.g. climate) are more important than intrinsic/local processes (e.g. point sources of nutrients) in controlling the dynamics of the variable of interest. Conversely, intrinsic/local processes are likely to be more important in the case of low levels of temporal coherence.

Epiphytic biomass had been found to respond predictably to different types of environmental variation, either natural or human-induced (e.g., Gaiser, 2009; DeNicola & Kelly, 2014). For example, epiphytic biomass had been shown to correlate significantly with nutrient concentrations (mainly total phosphorus and total nitrogen), flood frequency, land use, temperature, light availability and flow (Horner et al., 1990; Jacoby et al., 1991; Lohman et al., 1992; Dodds et al., 2002; McNair and Chow-Fraser, 2003; Carr et al., 2005; Mahdy et al., 2015; Huang et al., 2017; McCall et al., 2017). Gaiser

(2009) summarized, *inter alia*, the following key features that make epiphytic biomass a reliable ecological indicator: (i) wide spatial distribution and (ii) rapid response to environmental change. Because of its spatial distribution within aquatic ecosystems (land-water interface), epiphyton may be among the first to respond to external nutrient loading. Thus, epiphyton may potentially be a useful early warning of eutrophication processes (Lambert et al., 2008; Rosenberg et al., 2008). In this context, epiphytic biomass in floodplains may provide an ideal model system to study synchrony. For example, in addition to the factors mentioned above, epiphytic biomass may respond to several regional factors, including altitudinal variation (He et al., 2015) and temperature (Ren et al., 2013). Also, floodplains are characterized by high landscape heterogeneity (Tockner, 2010) and the strong environmental changes caused by floods (Junk et al., 1989; Tockner et al., 2000). One may hypothesize, for example, that seasonal floods synchronize population dynamics of several species and different ecosystem processes as they operate at regional scales (Bozelli et al., 2015; Thomaz et al., 2007).

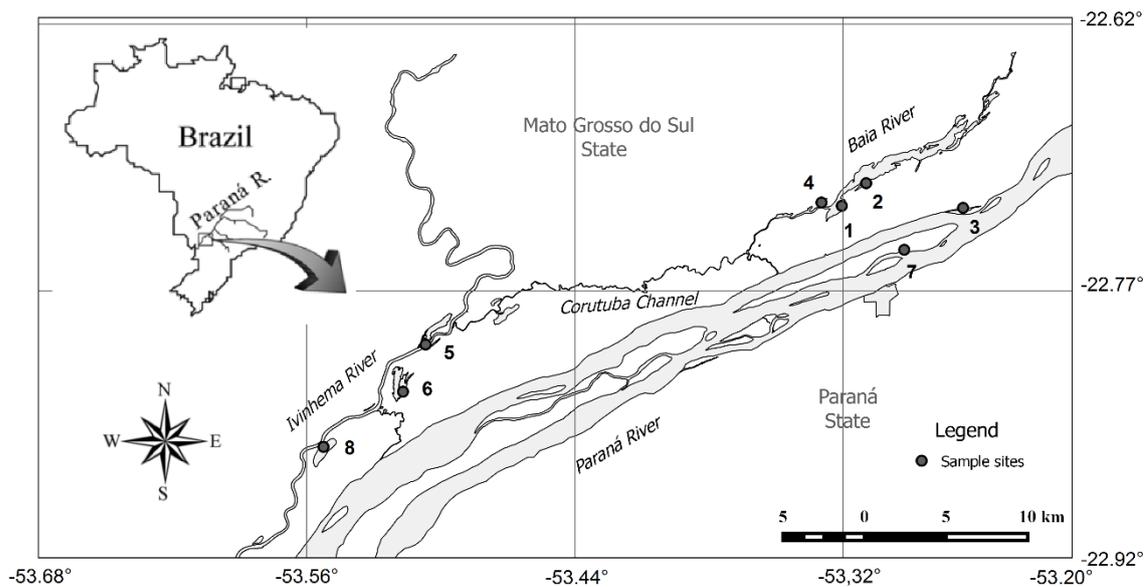
The main objective of this study was to quantify the strength of synchrony in epiphytic biomass among different habitats in the Upper Paraná River floodplain (Brazil). First, we hypothesized that high levels of synchrony would be consistent with the strong impacts of floods, affecting different habitats simultaneously. In contrast, low levels of synchrony would be consistent with the hypothesis of a higher importance of environmental heterogeneity (across space) since floodplains are considered a mosaic of habitat patches (Ward and Stanford, 1995). In other words, floods would not be sufficient to homogenize the environmental conditions at the floodplain scale and, consequently, synchronize epiphytic biomass dynamics. Second, we also modeled synchrony to explore possible mechanisms underlying its variation. We predicted a negative relationship between biomass synchrony and the following two predictors: geographic distance and

environmental distance. We also predicted a positive relationship between biomass synchrony and environmental synchrony. Third, we conducted a meta-analysis of studies on algal biomass synchrony to place our study in a broader context. Fourth, we investigate the influence of local and regional factors (nutrients, light availability and water level) on the site-specific dynamics of epiphytic biomass. If low synchrony is observed, we expect high predictive values of local environmental variables.

## **Methods**

### *Study area*

We carried out this study in the Upper Paraná River floodplain, located in the border of the states of Mato Grosso do Sul and Paraná, Brazil. In addition to the region under the influence of the main channel (Paraná River), Ivinhema and Baia rivers are two tributaries that contribute to the landscape heterogeneity of the Upper Paraná River floodplain (Padial et al., 2012). The spatial extent of our study was approximately 60 km long and we sampled eight sites that are under the influence of the hydrological regime of these three rivers (i.e. Paraná, Ivinhema and Baia; Souza-Filho et al., 2004; Fig. 1). We carried out 37 sampling campaigns from 2000 to 2010, during the months of March, May, August and November. Some months were not sampled due to logistic problems (see Fig. S1 for the sampling schedule). Our study is part of a long-term ecological research project, which started in 2000 (see [http:// www.peld.uem.br/](http://www.peld.uem.br/)). In general, this sampling frequency was similar to those of previous studies addressing algae biomass synchrony (see Table S1 in Supplementary Material).



**Fig. 1** Sampling sites monitored in the long-term ecological research program in the Upper Paraná River floodplain, Paraná, Brazil.

#### Data

Sixteen limnological variables were obtained at the subsurface of the water column (ca.50 cm). In the field, we used a Secchi disk and a YSI equipment to measure (1) water transparency, (2) water temperature and (3) dissolved oxygen concentration, respectively. Also, we measured (4) pH, (5) conductivity (Digimed portable meters) and (6) total alkalinity (Carmouze, 1994). (7) Turbidity values were obtained using a portable turbidimeter (LaMotte). Water samples were analyzed for (8) phytoplankton biomass (chlorophyll-a), (9) total nitrogen, (10) nitrate, (11) ammoniacal nitrogen, (12) total phosphorus, (13) orthophosphate, (14) organic suspended solids, (15) inorganic suspended solids, and (16) total suspended solids according to standard methods (Bergamin et al., 1978; Giné et al., 1980; Golterman et al., 1978; Mackereth et al., 1978; Wetzel and Likens, 2000).

We quantified epiphyton biomass adhered to petioles of *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth, which is one of the most ubiquitous aquatic macrophytes in the Upper Paraná

River floodplain. In the laboratory, we used a stainless-steel blade and distilled water jets to scrape the epiphyton material from the petioles into a flask. Posteriorly, the resultant volume was filtered (using Whatman GF/C filters) and analyzed for chlorophyll-*a* concentration according to Golterman et al. (1978).

#### *Data analysis*

##### *Spatial synchrony*

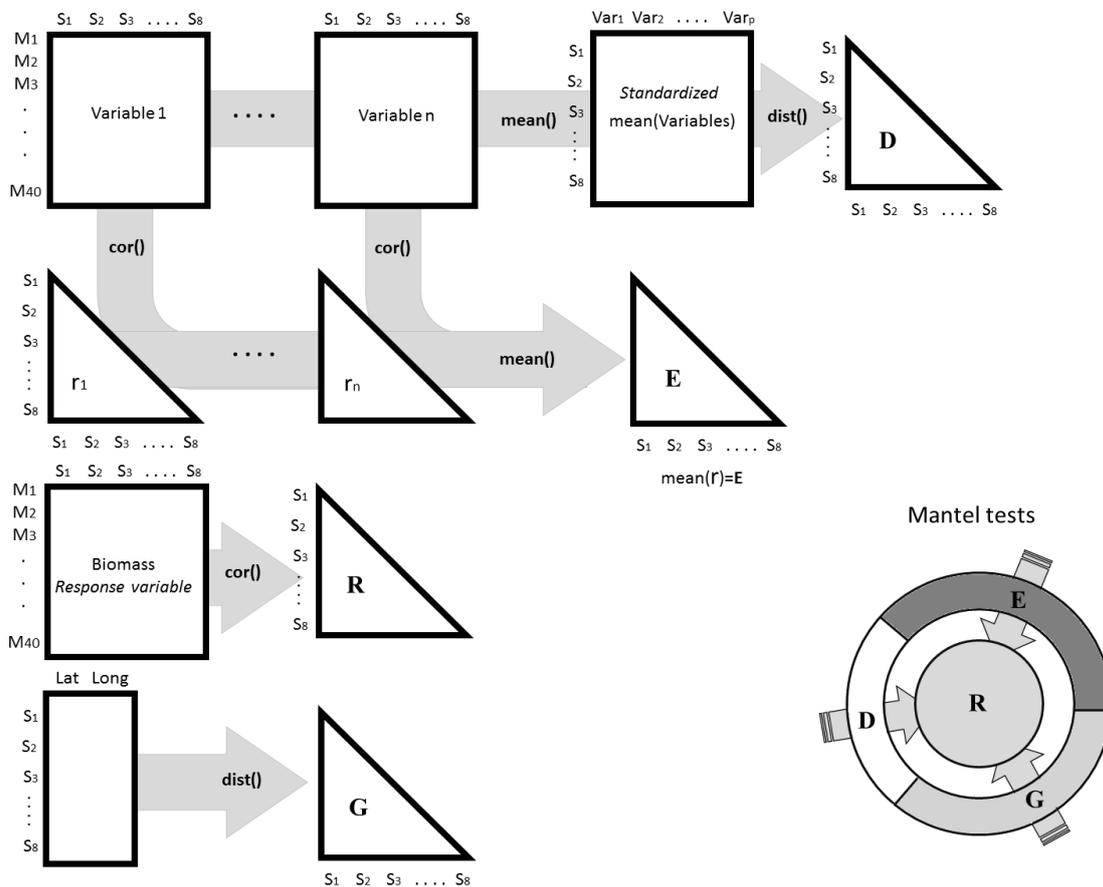
We estimated synchrony in epiphytic biomass, between pairs of sampling sites, by using the Pearson correlation coefficient. The original dataset used for this analysis was a matrix containing the values of epiphytic biomass for each sampling site (in the columns) across sampling months (in the rows). Thus, a high (positive) Pearson coefficient would indicate that epiphytic biomasses of a particular pair of sampling sites vary synchronously. Using the mean of the off-diagonal elements of the resultant **R** matrix (8 x 8), we estimated the floodplain-wide level of synchrony. To estimate a confidence interval (95%) for this mean, we used a bootstrap method described by Bjørnstad et al. (1999). These analyses were carried out using the function *mSynch* of the *ncf* package (Bjørnstad, 2013) in R software (R Core Team, 2013).

##### *Environmental synchrony*

We used the same procedures described above to estimate a matrix of environmental synchrony, separately, for each environmental variable. The corresponding elements of these matrices were averaged to yield a single matrix of environmental synchrony (**E**). We also calculated an environmental distance matrix (**D**). For this purpose, we used the environmental variables data across time to calculate the averages per sampling site. This matrix of averages (8 sampling sites x 16 variables) was then used to calculate the standardized Euclidean distance between sampling sites (8 x 8). We also calculated a

geographic distance matrix (Euclidean) between sites (**G**) based on their geographic coordinates (Fig. 2).

We used the Mantel test (Mantel, 1967) to model the relationships between the matrix **R** and matrixes **E**, **D**, and **G**. Therefore, we tested whether the values of epiphytic biomass synchrony (**R**) were more correlated to environmental synchrony (**E**), environmental distance (**D**) or geographical distance (**G**). The Mantel tests were carried out using the *ecodist* package (Goslee and Urban, 2007) in R (R Core Team, 2013), with 999 permutations.



**Fig. 2** Procedures used to obtain matrices **D**, **E**, **R**, and **G** and the respective Mantel tests. (S = sites; M = months; **G** = Geographic (Euclidean) distances; **E** = environmental synchrony; **D** = environmental distance; **R** = biomass synchrony; `mean()`, `dist()`, and `cor()` are R functions).

### *GLS models*

We used Generalized least squares (GLS) to model the temporal variation of epiphytic biomass, for each site, in function of a preselected set of environmental variables (temperature, coefficient of light attenuation, water level, total nitrogen and total phosphorus concentrations). Coefficient of attenuation was estimated as described by Padial and Thomaz (2008). These variables are commonly used to predict epiphytic biomass variation (Lambert et al., 2008; McNair and Chow-Fraser, 2003). Because our dataset has unequal time intervals we used a statistical framework, adapted from spatial statistical models, that allows for irregularly spaced data in time series (see chapter 7 in Zuur et al., 2009). We used five correlation structures: spherical, rational quadratic, exponential, Gaussian and linear. Each of these options implies a specific structure to account for autocorrelation patterns (Zuur et al., 2009). The GLS models were fitted assuming these different correlations structures and the best model was selected according to the Akaike Information criterion (AIC) (Akaike, 1974). We used the *nlme* package (Pinheiro et al., 2015) of R (R Core Team, 2013) for these analyses.

### *Meta-analysis*

To compare our results to those available in the literature, we carried out a random-effects meta-analysis. The primary studies (up to June 2015) were searched for in the Web of Knowledge (<http://thomsonreuters.com/web-of-knowledge>) and Scopus (<http://www.scopus.com>) databases. We used the following search string: “spatial synchrony” OR “temporal coherence\*” AND “ecology” AND “chlorophyll-a\*”. We identified 1724 studies with this search. We excluded the articles that (i) did not investigate patterns of spatial synchrony (or temporal coherence); (ii) did not present

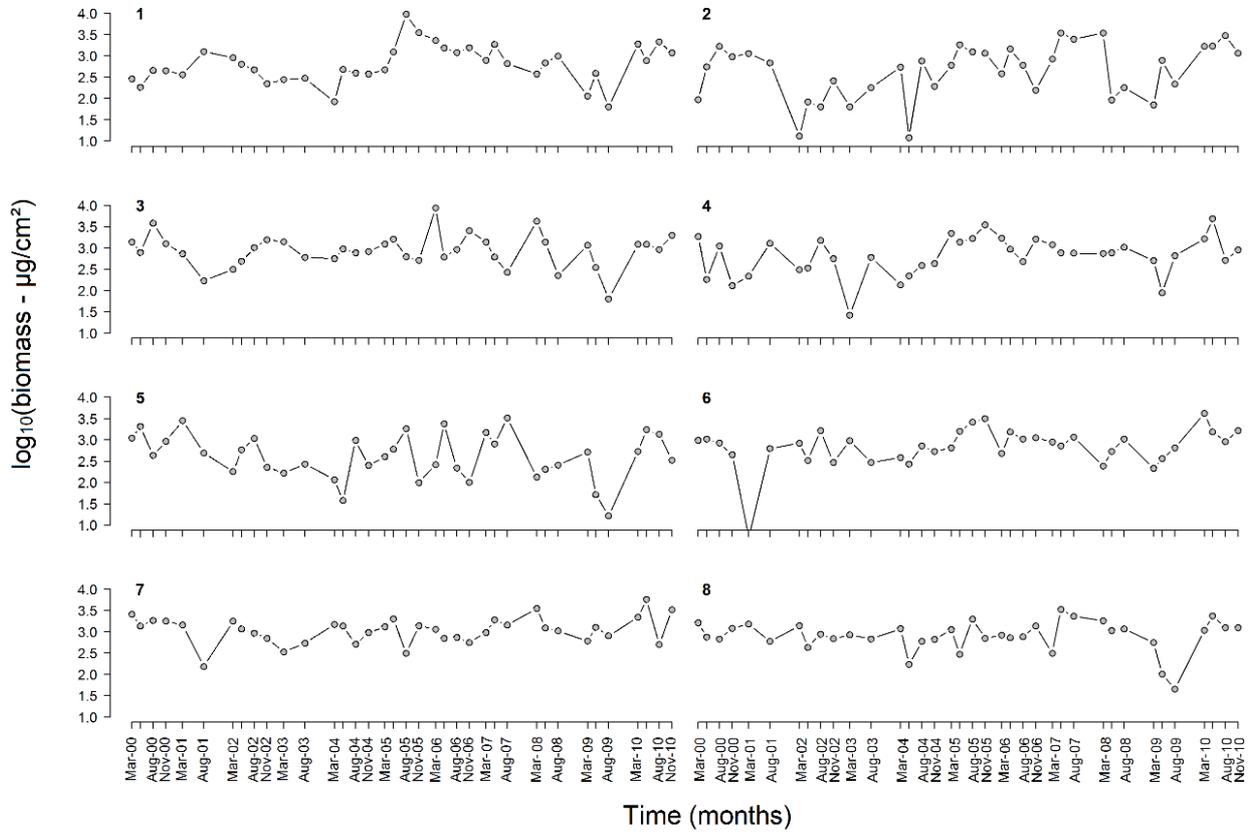
results based on chlorophyll-a data, and (iii) were carried out in marine environments. After applying these criteria, we selected 16 studies showing region-wide levels of synchrony (i.e. average correlation) for chlorophyll-a (Table S1). For eight studies, we were also able to extract the correlation values between pairs of sampling sites along with the respective geographic distances between these sites. Correlation coefficients were extracted from the main text, tables and figures (*WebPlotDigitizer v. 3.8*: Rohatgi, 2015) of the articles.

As usual in meta-analysis, we converted the correlation coefficients ( $r$ ) to the Fisher's  $z$  scale ( $z = 0.5 \times \ln(1+r/1-r)$ ). The variance of  $z$  was estimated by  $V_z = 1/n-3$  (Borenstein et al., 2009), where  $n$  is the number of temporal samples used to estimate the level of synchrony (as given by the correlation coefficient). Subsequently, we calculated a correlation coefficient (Pearson) between pairwise synchrony and geographic distance for the 8 datasets (plus our dataset).

## Results

All the variables studied, except nitrate (Pearson mean correlation ( $r_s$ ) = 0.06, CI = -0.04 to 0.22), organic suspended solids ( $r_s$  = 0.11, CI = -0.03 to 0.30), ammoniacal nitrogen ( $r_s$  = 0.06, CI = -0.06 to 0.21), and phytoplankton biomass ( $r_s$  = 0.05, CI = -0.05 to 0.15), showed significant levels of synchrony. Levels of synchrony were also highly variable. Epiphytic biomass (Figure 3) showed low synchrony ( $r_s$  = 0.21, CI = 0.06 to 0.35), whereas water temperature ( $r_s$  = 0.69, CI = 0.27 to 0.97) and inorganic suspended solids ( $r_s$  = 0.14, CI = 0.01 to 0.29) were the variables with the highest and lowest mean levels of synchrony, respectively. Water temperature, orthophosphate, pH, total phosphorus, conductivity, and nitrate synchronies were significantly related to

geographic distances (Table 1). We did not detect significant relationships between the epiphytic biomass synchrony and the explanatory matrices **E**, **D**, and **G** (Table 2).



**Fig. 3** Temporal variation (2000-2010) in the epiphytic biomass for different sites (1 to 8) in the Upper Paraná River Floodplain, Paraná, Brazil.

**Table 1:** Average synchrony and confidence interval (CI<sub>95%</sub>) for each limnological variable monitored in the Upper Paraná River Floodplain, Brazil. Mantel correlation tests, evaluating the relationship between environmental synchrony and geographic distance, are also shown. (Significant values are shown in bold)

Variable	Synchrony			Mantel*	
	Average	Lower CI <sub>95%</sub>	Upper CI <sub>95%</sub>	<i>r</i>	<i>P</i>
Water temperature	<b>0.69</b>	0.27	0.97	<b>-0.56</b>	0.009
Total nitrogen	<b>0.52</b>	0.31	0.74	-0.41	0.066
Ortho-P	<b>0.38</b>	0.16	0.59	<b>-0.55</b>	0.015
Dissolved oxygen	<b>0.29</b>	0.08	0.62	-0.37	0.092
Alkalinity	<b>0.38</b>	0.28	0.51	-0.15	0.421
pH	<b>0.32</b>	0.2	0.5	<b>-0.35</b>	0.046
Total phosphorous	<b>0.20</b>	0.01	0.36	<b>-0.47</b>	0.02
Turbidity	<b>0.23</b>	0.04	0.48	-0.3	0.152
Secchi	<b>0.23</b>	0.13	0.36	-0.12	0.558
Conductivity	<b>0.25</b>	0.15	0.37	<b>-0.4</b>	0.035
Total Suspended Solids	<b>0.17</b>	0.05	0.35	-0.22	0.29
Inorganic Suspended Solids	<b>0.14</b>	0.01	0.29	-0.25	0.236
Organic Suspended Solids	0.11	-0.03	0.3	-0.17	0.437
N ammoniacal	0.06	-0.06	0.21	-0.27	0.194
Phyto. Chlorophyll- <i>a</i>	0.05	-0.05	0.15	-0.06	0.775
Nitrate	0.06	-0.04	0.22	<b>-0.49</b>	0.011

The explanatory variables used to model the temporal variation of epiphytic biomass in each local ranged widely (see Fig. S1 in Supplementary Material). For example, total phosphorus and total nitrogen concentrations ranged from 13.5 to 313.6 µg/L (e.g. at site 4) and from 85.7 to 1000.9 µg/L (e.g. at site 7), respectively. Water temperature varied seasonally (and synchronously; see Table 1), between 16.8 and 32.3 °C. The maximum variation in the light attenuation coefficient was recorded at site 8 (0.2 to 3.4 m<sup>-1</sup>). Water level also ranged widely, from 1.6 to 6.4 m. The model without correlation structure was the best model according to the AIC values (Table 3). Thus, the use of residual correlation structure did not improve our models. According to the best models, temporal variation in epiphytic biomass was significantly related to total nitrogen at site 2 and to total phosphorous at sampling sites 5 and 6. No explanatory variable was

significantly related to the temporal variation in epiphytic biomass for the other sites (1, 3, 4, 7 and 8; Table 3).

**Table 2:** Mantel correlations ( $r_M$ ) between epiphyton synchrony and matrices **G** (geographic distances), **E** (environmental synchrony), and **D** (environmental distances).

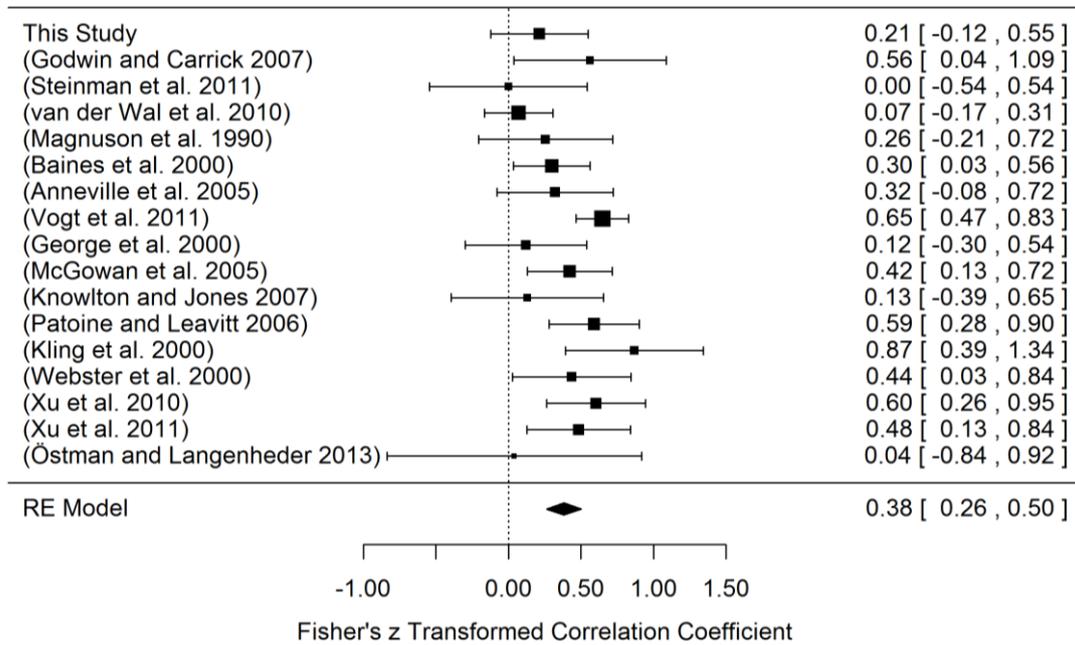
Relationship	$r_M$	$P$
<b>R~G</b>	-0.14	0.520
<b>R~E</b>	0.30	0.236
<b>R~D</b>	-0.23	0.309

**Table 3** Regression coefficients and AIC values for the GLS models (one model per sampling site: 1 to 8) explaining epiphytic biomass variation in function of limnological variables in the Upper Paraná River Floodplain. Correlation structures (CS): without correlation structure (WCS); Spherical correlation (corSpher); Linear correlation (corLin); Rational quadratic correlation (corRatio); Gaussian correlation (corGau) and Exponential correlation (corExp). Values in bold are significant.

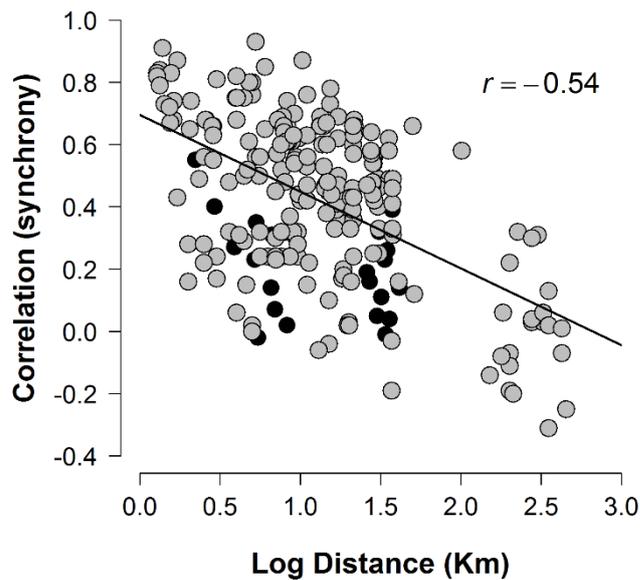
	Sites							
WCS	1	2	3	4	5	6	7	8
(Intercept)	2.803	2.640	2.939	2.807	2.611	2.831	3.043	2.903
Water temperature	0.004	0.102	0.022	-0.080	0.155	-0.097	-0.019	0.017
Attenuation coefficient	-0.061	0.253	-0.006	0.058	-0.007	0.177	0.014	0.058
Total nitrogen	0.039	<b>0.371</b>	-0.079	0.075	-0.086	0.047	0.024	-0.004
Total phosphorus	-0.081	-0.237	0.020	-0.085	<b>-0.305</b>	<b>-0.255</b>	-0.034	0.009
Water level	-0.068	-0.006	0.098	0.036	-0.118	0.079	0.057	-0.013
	AIC							
CS	1	2	3	4	5	6	7	8
WCS	75.01	87.71	66.04	76.37	78.16	73.68	53.99	64.69
corSpher	79.01	91.71	69.98	79.59	82.16	82.15	57.99	68.69
corLin	79.01	91.71	69.98	79.59	82.16	82.15	57.99	68.69
corRatio	79.01	91.71	69.46	79.52	82.15	82.15	57.99	68.69
corGaus	79.01	91.71	69.98	79.26	82.16	82.16	57.99	68.69
corExp	79.01	91.71	69.47	79.41	82.10	82.10	57.99	68.69

Region-wide levels of synchrony in algae biomass (from epiphyton or phytoplankton samples) varied strongly among studies (Table S1). The weighted mean effect size was positive and significant ( $z = 0.382 \pm 0.060$  SE;  $CI_{95\%} = 0.26$  to  $0.50$ , total  $Q = 29.58$   $P = 0.01$ ;  $k = 17$  studies) (Fig. 4). According to the  $I^2$  statistic (see Borenstein *et al.*, 2009), 46% of the observed variance among effect sizes is due to real differences

between studies. In addition, correlation results based on the 242 pairwise correlations ( $k = 9$  studies) revealed a negative relationship ( $r = -0.54$ ;  $CI_{95\%} = -0.44$  to  $-0.62$ ) between correlation coefficients (synchrony) and geographic distance (Figure 5).



**Fig. 4** Variation in the level of spatial synchrony of chlorophyll-a among different studies and random effects estimate (filled diamond). The first four studies refer to epiphytic biomass and the remaining ones correspond to phytoplankton biomass.



**Fig. 5** Pairwise correlations (synchrony) against geographic distances for the 8 datasets from the literature (gray dots) plus the dataset obtained in this study (black dots).

## **Discussion**

Mechanisms underlying synchrony can be extrinsic, such as regional processes (e.g., flooding) or intrinsic (different processes occurring with different intensities in different sites: herbivory, nutrient pulses, light limitation). The epiphytic biomass in the Upper Paraná River floodplain exhibited low spatial synchrony. This result is consistent with the view that the high spatial heterogeneity of floodplain environments (Tockner, 2010; Ward et al., 2002) softens the synchronization effects caused by floods. For instance, floodplains are characterized by high environmental heterogeneity resulting from aquatic systems with different hydrological behaviors varying from stagnant waters to those with strong unidirectional flows. Also, there is evidence that the homogenizing effects of flood pulses are not always noticeable (Mayora et al., 2013). Thus, low spatial synchrony in the Upper Paraná River floodplain implies considerable spatial differences in the patterns of temporal variation, indicating a strong effect of local conditions and, consequently, low influence of regional factors. This result is similar to those obtained in other studies, such as Steinman et al. (2011) and Godwin and Carrick (2007), who also verified low epiphytic synchrony suggesting the importance of local factors. In the same vein, Graba et al. (2013) demonstrated strong control of the local hydrological factors in epiphytic accrual.

In addition to the strong local component (low synchrony), we did not observe a significant relationship between synchrony and geographic distance, indicating that the synchrony may be lower or higher regardless of the distance between the sampling sites. Although a negative relationship is commonly expected to occur between synchrony and distance (Koenig, 2002), there are evidences that this relationship is not universal (Fölster et al., 2005). Xu et al. (2012) on the other hand, found strong and weak patterns of

synchrony for abundance and taxonomic composition of phytoplankton in two regions (mainstream and a tributary bay, respectively) of the Three-Gorges Reservoir. However, when our data were merged with other from the literature, we found a significant negative relationship between synchrony and geographic distance. Although not sufficient, this result suggests the importance of the Moran's effect.

The temporal dynamics of epiphytic biomass in the different sampling sites were not consistently predicted by our set of environmental variables. This was so despite the large variation in these variable, which would provide much scope for epiphytic biomass responses. This probably occurs because epiphytic has a fast response to local environmental variations. Also, because of its spatial distribution, epiphytic biomass may be strongly dependent on patchy processes occurring at adjacent terrestrial ecosystems (e.g. runoff and shading; Jacoby et al., 1991; Lambert et al., 2008), increasing the idiosyncrasy of epiphytic biomass dynamics. We also found low temporal autocorrelation patterns (as indicated by the results of our GLS models, where the inclusion of residual autocorrelation structures was inconsequential; see Table 3). Thus, epiphytic biomass may be hard to predict even with the use of the variable itself as a lagged explanatory variable. Epiphytic biomass may exhibit low temporal autocorrelation for various reasons (e.g. short life cycle, fast response to environment variations). The predictive power of models that include environmental explanatory variables are, therefore, likely to increase when data are gathered in timescales equivalent to the epiphyton generation time.

Some of the results aforementioned, especially low synchrony levels (despite being significant) and low relationship with geographic distance, are consistent with the literature available (see meta-analysis results). The low magnitude of synchrony has implications for biomonitoring programs since the biomass values observed in a single site would not represent reliably the dynamics of this variable in the floodplain as a whole.

In other words, the results obtained in a single site could not be spatially extrapolated (or regionalized) due to low synchrony (Urquhart et al., 1998).

Epiphytic biomass respond quickly to local changes in light (Hill, 1996; Schiller et al., 2007; Fanta et al., 2010), nutrients (Hill et al., 2000; Hoyle et al., 2015), water level (Bondar-Kunze et al., 2015), substrate (Vadeboncoeur et al., 2006), herbivory (Hillebrand, 2009), and aquatic macrophyte composition (Souza et al., 2015). Accordingly, we found that epiphytic biomass was very hard to predict. This was so independently of the type of analyses. For instance, low synchrony values indicate that the temporal dynamics of epiphytic biomass at a given site was poorly predicted by those dynamics at other sites. Also, despite the wide variation in local environmental factors, we did not find strong correlates of epiphytic biomass dynamics (GLS models). Finally, the low levels of autocorrelation suggest low capacity of past observations to predict future observations. These results challenge the efficiency of epiphytic biomass as an ecological indicator, at least in floodplain systems.

## References

- Abbott, K.C., 2007. Does the pattern of population synchrony through space reveal if the Moran effect is acting? *Oikos* 116, 903–912.
- Akaike, H., 1974. A new look at the statistical model identification. *Autom. Control. IEEE Trans.* 19, 716–723.
- Baines, S.B., Webster, K.E., Kratz, T.K., Carpenter, S.R., Magnuson, J.J., 2000. Synchronous behavior of temperature, calcium, and chlorophyll in lakes of northern Wisconsin. *Ecology* 81, 815–825.
- Bergamin, H., Reis, B.F., Zagatto, E.A.G., 1978. A new device for improving sensitivity

- and stabilization in flow injection analysis. *Anal. Chim. Acta* 97, 427–431.
- Bjørnstad, O.N., 2013. *ncf*: spatial nonparametric covariance functions.
- Bjørnstad, O.N., Ims, R. A., Lambin, X., 1999. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends Ecol. Evol.* 14, 427–432.
- Bondar-Kunze, E., Tritthart, M., Hein, T., 2015. The influence of short term water level fluctuations and desiccation stress on periphyton development at a riparian zone of a large regulated river. *Fund. Appl. Limnol.* 186, 283-296.
- Borenstein, M., Hedges, L. V., Higgins, J.P.T., Rothstein, H.R., 2009. *Introduction to Meta-Analysis*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK.
- Bozelli, R.L., Thomaz, S.M., Padial, A.A., Lopes, P.M., Bini, L.M., 2015. Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia*, 753, 233-241.
- Carmouze, Jean-Pierre, 1994. *O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas*. Edgard Blucher.
- Carr, G.M., Chambers, P.A., Morin, A., 2005. Periphyton, water quality, and land use at multiple spatial scales in Alberta rivers. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62, 1309-1319.
- DeNicola, D.M. and Kelly, M., 2014. Role of periphyton in ecological assessment of lakes. *Freshw. Sci.* 33, 619-638.
- Dodds, W.K., Smith, V.H., Lohman, K., 2002. Nitrogen and phosphorus relationships to benthic algal biomass in temperate streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 865-874.
- Fanta, S.E., Hill, W.R., B., S.T., Roberts, B.J., 2010. Applying the light : nutrient hypothesis to stream periphyton. *Freshw. Biol.* 55, 931–940.
- Fölster, J., Göransson, E., Johansson, K., Wilander, A., 2005. Synchronous variation in

- water chemistry for 80 lakes in Southern Sweden. *Environ. Monit. Assess.* 102, 389–403.
- Gaiser, E., 2009. Periphyton as an indicator of restoration in the Florida Everglades. *Ecol. Indic.* 9, S37–S45.
- Giné, M.F., Bergamin F, H., Zagatto, E.A.G., Reis, B.F., 1980. Simultaneous determination of nitrate and nitrite by flow injection analysis. *Anal. Chim. Acta* 114, 191–197.
- Godwin, C.M., Carrick, H.J., 2007. Spatio-temporal variation of periphyton biomass and accumulation in a temperate spring-fed stream. *Aquat. Ecol.* 42, 583–595.
- Golterman, H.L., Clymo, R.S., M. A. M. Ohnstadt, 1978. *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters*, 2nd ed. Blackwell, Oxford.
- Goslee, S.C., Urban, D.L., 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *J. Stat. Softw.* 22, 1–19.
- Graba, M., Sauvage, S., Moulin, F.Y., Urrea, G., Sabater, S., Sanchez-Pérez, J.M., 2013. Interaction between local hydrodynamics and algal community in epilithic biofilm. *Water Res.* 47, 2153–2163.
- He, F., Dong, X., Sun, M., Cai, Q., 2015. Altitudinal pattern of stream periphyton biomass in tributaries of the Lancang–Mekong River: An indicator of anthropogenic impact? *Quat. Int.* 380–381, 282–287.
- Hill, B.H., Herlihy, A.T., Kaufmann, P.R., Stevenson, R.J., McCormick, F.H., Johnson, C.B., 2000. Use of periphyton assemblage data as an index of biotic integrity. *J. North Am. Benthol. Soc.* 19, 50.
- Hill, W.R., 1996. Effects of Light, in: Stevenson, R. Jan, Max L. Bothwell, R.L.L. (Ed.), *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystem*. Academic Press, San Diego, pp.

121–149.

- Hillebrand, H., 2009. Meta-analysis of grazer control of periphyton biomass across aquatic ecosystems. *J. Phycol.* 45, 798–806.
- Hoyle, G.M., Holderman, C., Anders, P.J., Shafii, B., Ashley, K.I., Hoyle, G.M., Holderman, C., Anders, P.J., Sha, B., 2015. Water quality, chlorophyll, and periphyton responses to nutrient addition in the Kootenai River, Idaho. *Freshw. Sci.* 33, 1024–1029.
- Horner, R.R., Welch, E.B., Seeley, M.R., Jacoby, J.M., 1990. Responses of periphyton to changes in current velocity, suspended sediment and phosphorus concentration. *Freshwater Biol.* 24, 215-232.
- Huang, W., Liu, X., Peng, W., Wu, L., Yano, S., Zhang, J., Zhao, F., 2017. Periphyton and ecosystem metabolism as indicators of river ecosystem response to environmental flow restoration in a flow-reduced river. *Ecol. Indic. in press.*
- Jacoby, J.M., Bouchard, D.D., Patmont, C.R., 1991. Response of periphyton to nutrient enrichment in Lake Chelan, WA. *Lake. Reserv. Manag.* 7, 33-43.
- Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E., 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106, 110–127.
- Koenig, W.W.D., 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* 3, 283–288.
- Kratz, T.K., Soranno, P.A., Baines, S.B., Benson, B.J., Magnuson, J.J., 1998. Interannual synchronous dynamics in north temperate lakes in Northern Wisconsin USA, in: George, D.G. (Ed.), *Management of Lakes and Reservoirs during Global Climate Change*. Kluwer Academic, Amsterdam, pp. 273–287.
- Lambert, D., Cattaneo, A., Carignan, R., 2008. Periphyton as an early indicator of

- perturbation in recreational lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65, 258–265.
- Liebhold, A., Koenig, W.D., Bjørnstad, O.N., 2004. Spatial Synchrony in Population Dynamics. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 467-490.
- Lohman, K., Jones, J.R., Perkins, B.D., 1992. Effects of nutrient enrichment and flood frequency on periphyton biomass in northern Ozark streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 1198-1205.
- McNair, S.A., Chow-Fraser, P., 2003. Change in biomass of benthic and planktonic algae along a disturbance gradient for 24 Great Lakes coastal wetlands. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60, 676-689.
- Mackereth, F.J.H., Heron, J., Talling, J.F., 1978. Water analysis: Some revised methods for limnologists. Freshwater Biological Association.
- Mahdy, A., Hilt, S., Filiz, N., Beklioğlu, M., Hejzlar, J., Özkundakci, D., Papastergiadou, E., Scharfenberger, U., Šorf, M., Stefanidis, K., Tuvikene, L., 2015. Effects of water temperature on summer periphyton biomass in shallow lakes: a pan-European mesocosm experiment. *Aquat. Sci.* 77, 499-510.
- Magnuson, J.J., Benson, B.J., Kratz, T.K., 1990. Temporal coherence in the limnology of a suite of lakes in Wisconsin, U.S.A. *Freshw. Biol.* 23, 145–159.
- Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27, 209–220.
- Mayora, G., Devercelli, M., Giri, F., 2013. Spatial variability of chlorophyll-a and abiotic variables in a river–floodplain system during different hydrological phases. *Hydrobiologia* 717, 51–63.
- McCall, S.J., Hale, M.S., Smith, J.T., Read, D.S., Bowes, M.J., 2017. Impacts of phosphorus concentration and light intensity on river periphyton biomass and

- community structure. *Hydrobiologia* 792, 315-330.
- Moran, P., 1952. The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. I Structure and prediction. *Aust. J. Zool.* 1, 163–173.
- Padial, A.A., Siqueira, T., Heino, J., Vieira, L.C.G.G., Bonecker, C.C., Lansac-Tôha, F.A., Rodrigues, L.C., Takeda, A.M., Train, S., Velho, L.F.M.M., Bini, L.M., 2012. Relationships between multiple biological groups and classification schemes in a Neotropical floodplain. *Ecol. Indic.* 13, 55–65.
- Padial, A.A., Thomaz, S.M., 2008. Prediction of the light attenuation coefficient through the Secchi disk depth: empirical modeling in two large Neotropical ecosystems. *Limnology*, 9, 143-151.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., 2015. *nlme*: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- R Core Team, 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Ren, Z., Jiang, Z., Cai, Q., 2013. Longitudinal patterns of periphyton biomass in Qinghai-Tibetan Plateau streams: An indicator of pasture degradation? *Quat. Int.* 313–314, 92–99.
- Rohatgi, A., 2015. WebPlotDigitizer.
- Rosenberger, E.E., Hampton, S.E., Fradkin, S.C., Kennedy, B.P., 2008. Effects of shoreline development on the nearshore environment in large deep oligotrophic lakes. *Freshwater Biol.* 53, 1673-1691.
- Rusak, J. A., Yan, N.D., Somers, K.M., Mcqueen, D.J., 1999. The temporal coherence of zooplankton population abundances in neighboring north-temperate lakes. *Am. Nat.* 153, 46–58.
- Schiller, D. Von, Martí, E., Riera, J.L., Sabater, F., 2007. Effects of nutrients and light on

- periphyton biomass and nitrogen uptake in Mediterranean streams with contrasting land uses. *Freshw. Biol.* 52, 891–906.
- Souza-Filho, E.E., Rocha, P.C., Comunello, E., Stevaux, J.C., 2004. Effects of the Porto Primavera Dam on physical environment of the downstream floodplain, in: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.A. (Eds.), *The Upper Paraná River and Its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 55–74.
- Souza, M.L., Pellegrini, B.G., Ferragut, C., 2015. Periphytic algal community structure in relation to seasonal variation and macrophyte richness in a shallow tropical reservoir. *Hydrobiologia* 755, 183–196.
- Steinman, A.D., Ogdahl, M.E., Wessell, K., Biddanda, B., Kendall, S., Nold, S., 2011. Periphyton response to simulated nonpoint source pollution: Local over regional control. *Aquat. Ecol.* 45, 439–454.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Bozelli, R.L., 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579, 1–13.
- Tockner, K., 2010. River flood plains are model ecosystems to test general hydrogeomorphic and ecological concepts. *River Res. Appl.* 86, 76–86.
- Tockner, K., Malard, F., Ward, J., 2000. An extension of the flood pulse concept. *Hydrol. Process.* 14, 2861–2883.
- Urquhart, N.S., Paulsen, S.G., Larsen, D.P., 1998. Monitoring for policy-relevant regional trends over Time. *Ecol. Appl.* 8, 246–257.
- Vadeboncoeur, Y., Kalff, J., Christoffersen, K., Jeppesen, E., 2006. Substratum as a driver of variation in periphyton chlorophyll and productivity in lakes. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25, 379–392.

- Walter, J.A., Sheppard, L.W., Anderson, T.L., Kastens, J.H., Bjørnstad, O.N., Liebhold, A.M., Reuman, D.C., 2017. The geography of spatial synchrony. *Ecol. Lett.* 20, 801-814.
- Ward, J. V., Stanford, J.A., 1995. Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regul. Rivers Res. Manag.* 11, 105–119.
- Ward, J. V., Tockner, K., Arscott, D.B., Claret, C., 2002. Riverine landscape diversity. *Freshw. Biol.* 47, 517–539.
- Ward, J. V., Stanford, J., 1995. The serial discontinuity concept: extending the model to floodplain rivers. *Rivers Res. Manag.* 10, 159–168.
- Wetzel, R.G., Likens, G.E., 2000. *Limnological analyses*, 3rd ed. Springer, New York.
- Xu, Y., Cai, Q., Shao, M., Han, X., 2012. Patterns of asynchrony for phytoplankton fluctuations from reservoir mainstream to a tributary bay in a giant dendritic reservoir (Three Gorges Reservoir, China). *Aquat. Sci.* 74, 287–300.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, NY.

### Supplementary Material:

**Table S1:** Studies used to obtain the global effect size for chlorophyll-*a*. ( $r$  = mean synchrony;  $n$  = number of temporal samples in each study)

Study	Year	$r$	Number of sites	$n$
This study*	2015	0.21	8	37
(Godwin and Carrick 2007)*	2008	0.51	5	17
(Steinman <i>et al.</i> 2011)*	2011	0.00	3	16
(van der Wal <i>et al.</i> 2010)*	2010	0.07	7	72
(Magnuson <i>et al.</i> 1990)	1990	0.25	7	21
(Baines <i>et al.</i> 2000)	2000	0.29	7	58
(Anneville <i>et al.</i> 2005)	2005	0.31	4	27
(Vogt <i>et al.</i> 2011)	2011	0.57	6	120
(George <i>et al.</i> 2000)	2000	0.12	5	25
(McGowan <i>et al.</i> 2005)	2005	0.40	6	48
(Knowlton and Jones 2007)	2007	0.13	4	17
(Patoine and Leavitt 2006)**	2006	0.53	7	43
(Kling <i>et al.</i> 2000)	2000	0.70	10	20
(Webster <i>et al.</i> 2000)	2000	0.41	4	26
(Xu <i>et al.</i> 2010)	2010	0.54	26	36
(Xu <i>et al.</i> 2011)	2011	0.45	2	33
(Östman and Langenheder 2013)	2013	0.04	16	8

\* epiphytic biomass

\*\* sediment biomass

**Table S2:** Original data from all studies with pairwise values of synchrony available. ( $r$  = synchrony value reported in the study;  $n$  = number of temporal samples in each study)

study id	Study	Pairwise	$r$	$n$	$z$	Var( $z$ )	distance (Km)
1	This study	Pairwise1	0.40	37	0.42	0.029	1.92
1	This study	Pairwise2	0.02	37	0.02	0.029	7.25
1	This study	Pairwise3	0.55	37	0.62	0.029	1.23
1	This study	Pairwise4	0.16	37	0.16	0.029	26.04
1	This study	Pairwise5	0.56	37	0.63	0.029	28.18
1	This study	Pairwise6	-0.02	37	-0.02	0.029	4.45
1	This study	Pairwise7	0.26	37	0.27	0.029	33.74
1	This study	Pairwise8	0.07	37	0.07	0.029	5.95
1	This study	Pairwise9	0.27	37	0.28	0.029	2.88
1	This study	Pairwise10	0.42	37	0.45	0.029	27.81
1	This study	Pairwise11	0.32	37	0.33	0.029	30.00
1	This study	Pairwise12	0.35	37	0.37	0.029	4.33
1	This study	Pairwise13	0.32	37	0.33	0.029	35.58
1	This study	Pairwise14	0.26	37	0.27	0.029	8.47
1	This study	Pairwise15	-0.01	37	-0.01	0.029	33.01
1	This study	Pairwise16	0.04	37	0.04	0.029	35.00
1	This study	Pairwise17	0.23	37	0.23	0.029	4.21
1	This study	Pairwise18	0.14	37	0.14	0.029	40.46

**Table S2:** Original data from all studies with pairwise values of synchrony available. ( $r$  = synchrony value reported in the study;  $n$  = number of temporal samples in each study)

study id	Study	Pairwise	$r$	$n$	$z$	Var( $z$ )	distance (Km)
1	This study	Pairwise19	0.19	37	0.19	0.029	24.94
1	This study	Pairwise20	0.56	37	0.63	0.029	27.12
1	This study	Pairwise21	0.14	37	0.14	0.029	5.59
1	This study	Pairwise22	0.23	37	0.23	0.029	32.70
1	This study	Pairwise23	0.30	37	0.31	0.029	2.94
1	This study	Pairwise24	0.05	37	0.05	0.029	29.09
1	This study	Pairwise25	0.30	37	0.31	0.029	8.33
1	This study	Pairwise26	0.11	37	0.11	0.029	30.98
1	This study	Pairwise27	0.31	37	0.32	0.029	5.65
1	This study	Pairwise28	0.39	37	0.41	0.029	36.39
2	Godwin and Carrick (2007)	Pairwise1	0.81	17	1.12	0.071	2.00
2	Godwin and Carrick (2007)	Pairwise2	0.76	17	1.01	0.071	4.00
2	Godwin and Carrick (2007)	Pairwise3	0.42	17	0.44	0.071	9.00
2	Godwin and Carrick (2007)	Pairwise4	-0.04	17	-0.04	0.071	14.00
2	Godwin and Carrick (2007)	Pairwise5	0.68	17	0.82	0.071	3.00
2	Godwin and Carrick (2007)	Pairwise6	0.32	17	0.33	0.071	7.00
2	Godwin and Carrick (2007)	Pairwise7	-0.06	17	-0.06	0.071	12
2	Godwin and Carrick (2007)	Pairwise8	0.65	17	0.77	0.071	5.00
2	Godwin and Carrick (2007)	Pairwise9	0.15	17	0.15	0.071	10
2	Godwin and Carrick (2007)	Pairwise10	0.30	17	0.31	0.071	6
3	Steinman et al. (2011)	Pairwise1	-0.19	16	-0.19	0.077	36.00
3	Steinman et al. (2011)	Pairwise2	0.16	16	0.16	0.077	40.00
3	Steinman et al. (2011)	Pairwise3	0.02	16	0.02	0.077	4.00
4	Baines et al. (2000)	Pairwise1	0.32	58	0.33	0.018	8.60
4	Baines et al. (2000)	Pairwise2	0.32	58	0.33	0.018	8.00
4	Baines et al. (2000)	Pairwise3	0.24	58	0.24	0.018	6.60
4	Baines et al. (2000)	Pairwise4	0.56	58	0.63	0.018	4.30
4	Baines et al. (2000)	Pairwise5	0.24	58	0.24	0.018	5.30
4	Baines et al. (2000)	Pairwise6	0.56	58	0.63	0.018	1.50
4	Baines et al. (2000)	Pairwise7	0.28	58	0.29	0.018	1.00
4	Baines et al. (2000)	Pairwise8	0.24	58	0.24	0.018	2.00
4	Baines et al. (2000)	Pairwise9	0.24	58	0.24	0.018	8.60
4	Baines et al. (2000)	Pairwise10	0.32	58	0.33	0.018	4.60
4	Baines et al. (2000)	Pairwise11	0.28	58	0.29	0.018	8.60
4	Baines et al. (2000)	Pairwise12	0.28	58	0.29	0.018	1.50
4	Baines et al. (2000)	Pairwise13	0.24	58	0.24	0.018	7.60
4	Baines et al. (2000)	Pairwise14	0.24	58	0.24	0.018	4.60
4	Baines et al. (2000)	Pairwise15	0.24	58	0.24	0.018	6.00
4	Baines et al. (2000)	Pairwise16	0.52	58	0.58	0.018	6.60
4	Baines et al. (2000)	Pairwise17	0.48	58	0.52	0.018	2.60
4	Baines et al. (2000)	Pairwise18	0.56	58	0.63	0.018	4.60

**Table S2:** Original data from all studies with pairwise values of synchrony available. ( $r$  = synchrony value reported in the study;  $n$  = number of temporal samples in each study)

study id	Study	Pairwise	$r$	$n$	$z$	Var( $z$ )	distance (Km)
4	Baines et al. (2000)	Pairwise19	0.32	58	0.33	0.018	6.60
4	Baines et al. (2000)	Pairwise20	0.80	58	1.10	0.018	4.00
4	Baines et al. (2000)	Pairwise21	0.32	58	0.33	0.018	2.60
5	Xu et al. (2010)	Pairwise1	0.84	36	1.22	0.030	0.33
5	Xu et al. (2010)	Pairwise2	0.87	36	1.33	0.030	0.71
5	Xu et al. (2010)	Pairwise3	0.61	36	0.71	0.030	3.77
5	Xu et al. (2010)	Pairwise4	0.44	36	0.47	0.030	8.70
5	Xu et al. (2010)	Pairwise5	0.53	36	0.59	0.030	12.97
5	Xu et al. (2010)	Pairwise6	0.37	36	0.39	0.030	15.97
5	Xu et al. (2010)	Pairwise7	0.36	36	0.38	0.030	15.94
5	Xu et al. (2010)	Pairwise8	0.43	36	0.46	0.030	16.04
5	Xu et al. (2010)	Pairwise9	0.20	36	0.20	0.030	17.51
5	Xu et al. (2010)	Pairwise10	0.03	36	0.03	0.030	19.04
5	Xu et al. (2010)	Pairwise11	0.91	36	1.53	0.030	0.38
5	Xu et al. (2010)	Pairwise12	0.75	36	0.97	0.030	3.44
5	Xu et al. (2010)	Pairwise13	0.56	36	0.63	0.030	8.37
5	Xu et al. (2010)	Pairwise14	0.60	36	0.69	0.030	12.64
5	Xu et al. (2010)	Pairwise15	0.41	36	0.44	0.030	15.64
5	Xu et al. (2010)	Pairwise16	0.45	36	0.48	0.030	15.61
5	Xu et al. (2010)	Pairwise17	0.39	36	0.41	0.030	15.71
5	Xu et al. (2010)	Pairwise18	0.17	36	0.17	0.030	17.18
5	Xu et al. (2010)	Pairwise19	0.02	36	0.02	0.030	18.71
5	Xu et al. (2010)	Pairwise20	0.80	36	1.10	0.030	3.82
5	Xu et al. (2010)	Pairwise21	0.62	36	0.73	0.030	8.75
5	Xu et al. (2010)	Pairwise22	0.66	36	0.79	0.030	13.02
5	Xu et al. (2010)	Pairwise23	0.45	36	0.48	0.030	16.02
5	Xu et al. (2010)	Pairwise24	0.41	36	0.44	0.030	15.99
5	Xu et al. (2010)	Pairwise25	0.45	36	0.48	0.030	16.09
5	Xu et al. (2010)	Pairwise26	0.18	36	0.18	0.030	17.56
5	Xu et al. (2010)	Pairwise27	0.02	36	0.02	0.030	19.09
5	Xu et al. (2010)	Pairwise28	0.85	36	1.26	0.030	5.00
5	Xu et al. (2010)	Pairwise29	0.87	36	1.33	0.030	9.27
5	Xu et al. (2010)	Pairwise30	0.69	36	0.85	0.030	12.27
5	Xu et al. (2010)	Pairwise31	0.66	36	0.79	0.030	12.23
5	Xu et al. (2010)	Pairwise32	0.66	36	0.79	0.030	12.29
5	Xu et al. (2010)	Pairwise33	0.48	36	0.52	0.030	13.80
5	Xu et al. (2010)	Pairwise34	0.33	36	0.34	0.030	15.31
5	Xu et al. (2010)	Pairwise35	0.93	36	1.66	0.030	4.27
5	Xu et al. (2010)	Pairwise36	0.74	36	0.95	0.030	7.27
5	Xu et al. (2010)	Pairwise37	0.66	36	0.79	0.030	7.23
5	Xu et al. (2010)	Pairwise38	0.66	36	0.79	0.030	7.29

**Table S2:** Original data from all studies with pairwise values of synchrony available. ( $r$  = synchrony value reported in the study;  $n$  = number of temporal samples in each study)

study id	Study	Pairwise	$r$	$n$	$z$	Var( $z$ )	distance (Km)
5	Xu et al. (2010)	Pairwise39	0.44	36	0.47	0.030	8.80
5	Xu et al. (2010)	Pairwise40	0.22	36	0.22	0.030	10.31
5	Xu et al. (2010)	Pairwise41	0.82	36	1.16	0.030	3.00
5	Xu et al. (2010)	Pairwise42	0.75	36	0.97	0.030	2.96
5	Xu et al. (2010)	Pairwise43	0.75	36	0.97	0.030	3.02
5	Xu et al. (2010)	Pairwise44	0.50	36	0.55	0.030	4.53
5	Xu et al. (2010)	Pairwise45	0.23	36	0.23	0.030	6.04
5	Xu et al. (2010)	Pairwise46	0.83	36	1.19	0.030	0.28
5	Xu et al. (2010)	Pairwise47	0.83	36	1.19	0.030	0.56
5	Xu et al. (2010)	Pairwise48	0.55	36	0.62	0.030	1.86
5	Xu et al. (2010)	Pairwise49	0.29	36	0.30	0.030	3.44
5	Xu et al. (2010)	Pairwise50	0.82	36	1.16	0.030	0.28
5	Xu et al. (2010)	Pairwise51	0.68	36	0.83	0.030	1.58
5	Xu et al. (2010)	Pairwise52	0.31	36	0.32	0.030	3.16
5	Xu et al. (2010)	Pairwise53	0.66	36	0.79	0.030	1.86
5	Xu et al. (2010)	Pairwise54	0.50	36	0.55	0.030	3.44
5	Xu et al. (2010)	Pairwise55	0.68	36	0.83	0.030	1.56
5	Xu et al. (2010)	Pairwise56	0.66	36	0.79	0.030	1.82
5	Xu et al. (2010)	Pairwise57	0.52	36	0.58	0.030	3.68
5	Xu et al. (2010)	Pairwise58	0.63	36	0.74	0.030	10.02
5	Xu et al. (2010)	Pairwise59	0.53	36	0.59	0.030	9.96
5	Xu et al. (2010)	Pairwise60	0.76	36	1.00	0.030	9.97
5	Xu et al. (2010)	Pairwise61	0.50	36	0.55	0.030	16.15
5	Xu et al. (2010)	Pairwise62	0.62	36	0.73	0.030	16.17
5	Xu et al. (2010)	Pairwise63	0.33	36	0.34	0.030	29.69
5	Xu et al. (2010)	Pairwise64	0.40	36	0.42	0.030	29.45
5	Xu et al. (2010)	Pairwise65	0.49	36	0.54	0.030	29.39
5	Xu et al. (2010)	Pairwise66	0.31	36	0.32	0.030	36.51
5	Xu et al. (2010)	Pairwise67	0.41	36	0.44	0.030	36.40
5	Xu et al. (2010)	Pairwise68	0.33	36	0.34	0.030	36.41
5	Xu et al. (2010)	Pairwise69	0.63	36	0.74	0.030	1.86
5	Xu et al. (2010)	Pairwise70	0.55	36	0.62	0.030	8.20
5	Xu et al. (2010)	Pairwise71	0.54	36	0.60	0.030	8.14
5	Xu et al. (2010)	Pairwise72	0.70	36	0.87	0.030	8.15
5	Xu et al. (2010)	Pairwise73	0.73	36	0.93	0.030	14.33
5	Xu et al. (2010)	Pairwise74	0.78	36	1.05	0.030	14.35
5	Xu et al. (2010)	Pairwise75	0.42	36	0.45	0.030	27.87
5	Xu et al. (2010)	Pairwise76	0.57	36	0.65	0.030	27.63
5	Xu et al. (2010)	Pairwise77	0.54	36	0.60	0.030	27.57
5	Xu et al. (2010)	Pairwise78	0.49	36	0.54	0.030	34.69
5	Xu et al. (2010)	Pairwise79	0.62	36	0.73	0.030	34.58

**Table S2:** Original data from all studies with pairwise values of synchrony available. ( $r$  = synchrony value reported in the study;  $n$  = number of temporal samples in each study)

5	Xu et al. (2010)	Pairwise80	0.58	36	0.66	0.030	34.59
5	Xu et al. (2010)	Pairwise81	0.56	36	0.63	0.030	10.06
5	Xu et al. (2010)	Pairwise82	0.42	36	0.45	0.030	10.00
5	Xu et al. (2010)	Pairwise83	0.47	36	0.51	0.030	10.01
5	Xu et al. (2010)	Pairwise84	0.69	36	0.85	0.030	16.19
5	Xu et al. (2010)	Pairwise85	0.47	36	0.51	0.030	16.21
5	Xu et al. (2010)	Pairwise86	0.25	36	0.26	0.030	29.73
5	Xu et al. (2010)	Pairwise87	0.47	36	0.51	0.030	29.49
5	Xu et al. (2010)	Pairwise88	0.46	36	0.50	0.030	29.43
5	Xu et al. (2010)	Pairwise89	0.49	36	0.54	0.030	36.55
5	Xu et al. (2010)	Pairwise90	0.41	36	0.44	0.030	36.44
5	Xu et al. (2010)	Pairwise91	0.46	36	0.50	0.030	36.45
5	Xu et al. (2010)	Pairwise92	0.74	36	0.95	0.030	0.63
5	Xu et al. (2010)	Pairwise93	0.49	36	0.54	0.030	1.34
5	Xu et al. (2010)	Pairwise94	0.69	36	0.85	0.030	6.79
5	Xu et al. (2010)	Pairwise95	0.65	36	0.78	0.030	6.85
5	Xu et al. (2010)	Pairwise96	0.36	36	0.38	0.030	20.34
5	Xu et al. (2010)	Pairwise97	0.46	36	0.50	0.030	20.12
5	Xu et al. (2010)	Pairwise98	0.60	36	0.69	0.030	20.25
5	Xu et al. (2010)	Pairwise99	0.54	36	0.60	0.030	27.31
5	Xu et al. (2010)	Pairwise100	0.47	36	0.51	0.030	27.11
5	Xu et al. (2010)	Pairwise101	0.48	36	0.52	0.030	27.22
5	Xu et al. (2010)	Pairwise102	0.43	36	0.46	0.030	0.71
5	Xu et al. (2010)	Pairwise103	0.57	36	0.65	0.030	6.16
5	Xu et al. (2010)	Pairwise104	0.68	36	0.83	0.030	6.22
5	Xu et al. (2010)	Pairwise105	0.16	36	0.16	0.030	19.71
5	Xu et al. (2010)	Pairwise106	0.33	36	0.34	0.030	19.49
5	Xu et al. (2010)	Pairwise107	0.43	36	0.46	0.030	19.62
5	Xu et al. (2010)	Pairwise108	0.57	36	0.65	0.030	26.68
5	Xu et al. (2010)	Pairwise109	0.58	36	0.66	0.030	26.48
5	Xu et al. (2010)	Pairwise110	0.64	36	0.76	0.030	26.59
5	Xu et al. (2010)	Pairwise111	0.66	36	0.79	0.030	6.87
5	Xu et al. (2010)	Pairwise112	0.64	36	0.76	0.030	6.93
5	Xu et al. (2010)	Pairwise113	0.24	36	0.24	0.030	20.42
5	Xu et al. (2010)	Pairwise114	0.39	36	0.41	0.030	20.20
5	Xu et al. (2010)	Pairwise115	0.43	36	0.46	0.030	20.33
5	Xu et al. (2010)	Pairwise116	0.25	36	0.26	0.030	27.39
5	Xu et al. (2010)	Pairwise117	0.48	36	0.52	0.030	27.19
5	Xu et al. (2010)	Pairwise118	0.44	36	0.47	0.030	27.30
5	Xu et al. (2010)	Pairwise119	0.79	36	1.07	0.030	0.33
5	Xu et al. (2010)	Pairwise120	0.45	36	0.48	0.030	13.87
5	Xu et al. (2010)	Pairwise121	0.60	36	0.69	0.030	13.64

**Table S2:** Original data from all studies with pairwise values of synchrony available. ( $r$  = synchrony value reported in the study;  $n$  = number of temporal samples in each study)

5	Xu et al. (2010)	Pairwise122	0.67	36	0.81	0.030	13.55
5	Xu et al. (2010)	Pairwise123	0.66	36	0.79	0.030	20.79
5	Xu et al. (2010)	Pairwise124	0.68	36	0.83	0.030	20.60
5	Xu et al. (2010)	Pairwise125	0.66	36	0.79	0.030	20.70
5	Xu et al. (2010)	Pairwise126	0.38	36	0.40	0.030	13.54
5	Xu et al. (2010)	Pairwise127	0.47	36	0.51	0.030	13.31
5	Xu et al. (2010)	Pairwise128	0.46	36	0.50	0.030	13.22
5	Xu et al. (2010)	Pairwise129	0.63	36	0.74	0.030	20.46
5	Xu et al. (2010)	Pairwise130	0.66	36	0.79	0.030	20.27
5	Xu et al. (2010)	Pairwise131	0.57	36	0.65	0.030	20.37
5	Xu et al. (2010)	Pairwise132	0.73	36	0.93	0.030	0.42
5	Xu et al. (2010)	Pairwise133	0.65	36	0.78	0.030	1.04
5	Xu et al. (2010)	Pairwise134	0.61	36	0.71	0.030	7.83
5	Xu et al. (2010)	Pairwise135	0.37	36	0.39	0.030	7.61
5	Xu et al. (2010)	Pairwise136	0.48	36	0.52	0.030	7.00
5	Xu et al. (2010)	Pairwise137	0.68	36	0.83	0.030	0.62
5	Xu et al. (2010)	Pairwise138	0.61	36	0.71	0.030	7.41
5	Xu et al. (2010)	Pairwise139	0.61	36	0.71	0.030	7.19
5	Xu et al. (2010)	Pairwise140	0.60	36	0.69	0.030	6.58
5	Xu et al. (2010)	Pairwise141	0.63	36	0.74	0.030	8.03
5	Xu et al. (2010)	Pairwise142	0.44	36	0.47	0.030	14.60
5	Xu et al. (2010)	Pairwise143	0.48	36	0.52	0.030	13.77
5	Xu et al. (2010)	Pairwise144	0.67	36	0.81	0.030	0.55
5	Xu et al. (2010)	Pairwise145	0.74	36	0.95	0.030	1.08
5	Xu et al. (2010)	Pairwise146	0.72	36	0.91	0.030	0.53
6	Xu et al. (2011)	Pairwise1	0.45	33	0.48	0.033	6.00
7	Knowlton and Jones (2007)	Pairwise1	0.16	17	0.16	0.071	1.00
7	Knowlton and Jones (2007)	Pairwise2	0.22	17	0.22	0.071	1.50
7	Knowlton and Jones (2007)	Pairwise3	0.15	17	0.15	0.071	3.60
7	Knowlton and Jones (2007)	Pairwise4	0.17	17	0.17	0.071	2.00
7	Knowlton and Jones (2007)	Pairwise5	0.00	17	0.00	0.071	4.00
7	Knowlton and Jones (2007)	Pairwise6	0.06	17	0.06	0.071	3.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise1	0.47	72	0.51	0.015	25.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise2	0.32	72	0.33	0.015	225.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise3	0.31	72	0.32	0.015	300.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise4	-0.19	72	-0.19	0.015	200.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise5	0.03	72	0.03	0.015	275.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise6	0.03	72	0.03	0.015	325.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise7	0.22	72	0.22	0.015	200.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise8	0.30	72	0.31	0.015	275.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise9	-0.07	72	-0.07	0.015	200.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise10	0.04	72	0.04	0.015	275.00

**Table S2:** Original data from all studies with pairwise values of synchrony available. ( $r$  = synchrony value reported in the study;  $n$  = number of temporal samples in each study)

8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise11	0.06	72	0.06	0.015	325.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise12	0.58	72	0.66	0.015	100.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise13	-0.31	72	-0.32	0.015	350.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise14	0.13	72	0.13	0.015	350.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise15	0.02	72	0.02	0.015	350.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise16	-0.25	72	-0.26	0.015	450.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise17	-0.07	72	-0.07	0.015	425.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise18	0.01	72	0.01	0.015	425.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise19	-0.14	72	-0.14	0.015	150.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise20	-0.11	72	-0.11	0.015	200.00
8	van der Wal et al. (2010)	Pairwise21	0.12	72	0.12	0.015	50.00
9	Anneville et al. (2005)	Pairwise1	0.66	27	0.79	0.042	49.00
9	Anneville et al. (2005)	Pairwise2	-0.03	27	-0.03	0.042	36.00
9	Anneville et al. (2005)	Pairwise3	-0.20	27	-0.20	0.042	211.00
9	Anneville et al. (2005)	Pairwise4	0.10	27	0.10	0.042	14.00
9	Anneville et al. (2005)	Pairwise5	-0.08	27	-0.08	0.042	178.00
9	Anneville et al. (2005)	Pairwise6	0.06	27	0.06	0.042	182.00

### Meta-analysis References

Anneville, O., S. Gammeter, & D. Straile, 2005. Phosphorus decrease and climate variability: Mediators of synchrony in phytoplankton changes among European peri-alpine lakes. *Freshwater Biology* 50: 1731–1746.

Baines, S., K. Webster, T. Kratz, S. R. Carpenter, & J. J. Magnuson, 2000. Synchronous behavior of temperature, calcium, and chlorophyll in lakes of northern Wisconsin. *Ecology* 81: 815–825, [http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0815:SBOTCA\]2.0.CO;2](http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658(2000)081[0815:SBOTCA]2.0.CO;2).

George, D., J. Talling, & E. Rigg, 2000. Factors influencing the temporal coherence of five lakes in the English Lake District. *Freshwater Biology* 43: 449–461, <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2427.2000.00566.x/full>.

Godwin, C. M., & H. J. Carrick, 2007. Spatio-temporal variation of periphyton biomass and accumulation in a temperate spring-fed stream. *Aquatic Ecology* 42: 583–595, <http://link.springer.com/10.1007/s10452-007-9133-z>.

Kling, G. W., G. W. Kipphut, M. M. Miller, W. J. O'Brien, & W. J. O. Brien, 2000. Integration of lakes and streams in a landscape perspective: the importance of material processing on spatial patterns and temporal coherence. *Freshwater Biology* 43: 477–497, <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2427.2000.00515.x>.

Knowlton, M. F., & J. R. Jones, 2007. Temporal Coherence of Water Quality Variables in a Suite of Missouri Reservoirs. *Lake and Reservoir Management*, 49–58.

Magnuson, J. J., B. J. Benson, & T. K. Kratz, 1990. Temporal coherence in the limnology

of a suite of lakes in Wisconsin, U.S.A. *Freshwater Biology* 23: 145–159, <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2427.1990.tb00259.x>.

McGowan, S., A. Patoine, M. D. Graham, & P. Leavitt, 2005. Intrinsic and extrinsic controls on lake phytoplankton synchrony as illustrated by algal pigments. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen* 29: 794–798, <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Intrinsic+and+extrinsic+controls+on+lake+phytoplankton+synchrony+as+illustrated+by+algal+pigments#0>.

Östman, Ö., & S. Langenheder, 2013. Weak seasonality and synchrony among bacterial communities in small pools. *Aquatic Microbial Ecology* 69: 223–229.

Patoine, A., & P. R. Leavitt, 2006. Century-long synchrony of fossil algae in a chain of Canadian prairie lakes. *Ecology* 87: 1710–1721.

Steinman, A. D., M. E. Ogdahl, K. Wessell, B. Biddanda, S. Kendall, & S. Nold, 2011. Periphyton response to simulated nonpoint source pollution: Local over regional control. *Aquatic Ecology* 45: 439–454.

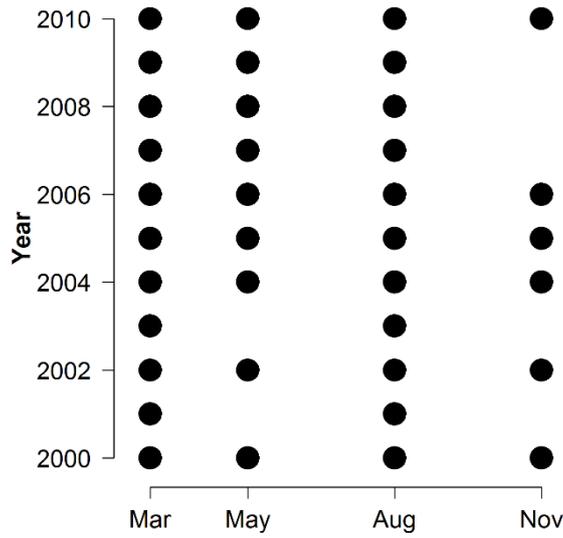
van der Wal, D., Annette Wielemaker-van den Dool, & P. M. J. Herman, 2010. Spatial synchrony in intertidal benthic algal biomass in temperate coastal and estuarine ecosystems. *Ecosystems* 13: 338–351, <http://link.springer.com/10.1007/s10021-010-9322-9>.

Vogt, R. J., J. a Rusak, A. Patoine, P. R. Leavitt, R. I. J. V Ogt, J. A. A. R. Usak, & A. L. P. Atoine, 2011. Differential effects of energy and mass influx on the landscape synchrony of lake ecosystems. *Ecology* 92: 1104–1114, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21661571>.

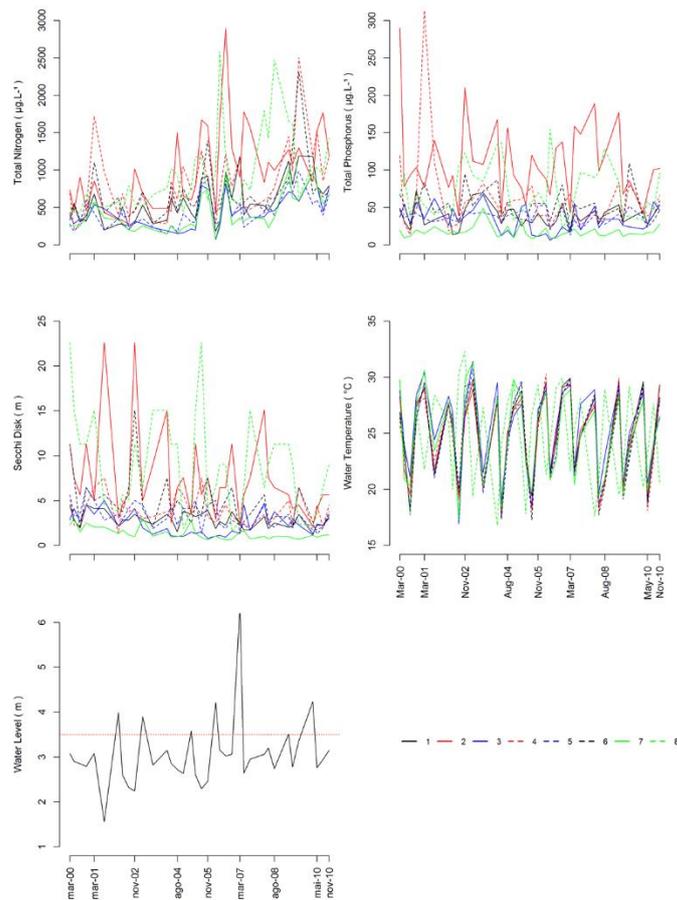
Webster, K. E., P. a. Soranno, S. B. Baines, T. K. Kratz, C. J. Bowser, P. J. Dillon, P. Campbell, E. J. Fee, & R. E. Hecky, 2000. Structuring features of lake districts: Landscape controls on lake chemical responses to drought. *Freshwater Biology* 43: 499–515.

Xu, Y., Q. Cai, L. Ye, & M. Shao, 2011. Asynchrony of spring phytoplankton response to temperature driver within a spatial heterogeneity bay of Three-Gorges Reservoir, China. *Limnologica* 41: 174–180.

Xu, Y., M. Shao, M. Cao, S. Zhou, & Q. Cai, 2010. Using temporal coherence to determine the responses of water clarity to hydrological processes in a giant subtropical canyon-shaped reservoir (China). *Quaternary International Elsevier Ltd and INQUA* 226: 151–159, <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2009.08.013>.



**Fig. S1.** Sampling schedule of the study analyzing the synchrony of epiphytic biomass in the Upper Paraná River floodplain. Eight sites were studied (see Fig. 1).



**Fig. S2.** Temporal variation of a selected set of environmental variables in the Upper Paraná River floodplain.

## Capítulo 2

### **A detecção de mecanismos relacionados com a sincronia espacial da densidade fitoplanctônica depende da resolução taxonômica**

#### **Resumo**

A sincronia espacial ocorre quando as dinâmicas temporais das populações, observadas em diferentes localidades, oscilam de forma coerente. Flutuações correlacionadas de fatores ambientais que determinam as dinâmicas das populações (efeito Moran), dispersão e interações tróficas são, em teoria, os três principais mecanismos que sincronizam as dinâmicas das populações locais. Nós utilizamos dados obtidos em um reservatório hidroelétrico neotropical para estimar os níveis de sincronia espacial da biomassa, densidade total da comunidade, densidades de gêneros e de classes do fitoplâncton. Nós testamos as hipóteses que: (i) os níveis de sincronia seriam suficientemente elevados para indicar o efeito de processos regionais no controle da dinâmica fitoplanctônica; (ii) o efeito Moran, em comparação com processos de dispersão passiva, seria o principal mecanismo sincronizador dessas populações; e (iii) gêneros especialistas por ser mais sensíveis às oscilações ambientais deveriam apresentar maiores valores médios de sincronia do que gêneros generalistas. Nós também realizamos uma análise exploratória para verificar quais regiões do reservatório mais contribuíram para a sincronia. Os baixos valores médios de sincronia espacial indicaram, para as diferentes métricas consideradas, a predominância de fatores locais controlando as dinâmicas das populações locais do fitoplâncton. As matrizes de sincronia ambiental e distância geográfica não foram significativamente correlacionadas com as matrizes de sincronia de gêneros; por outro lado, as matrizes de sincronia das classes mais abundantes no reservatório (e.g., Cyanophyceae, Bacillariophyceae e Chlorophyceae) foram significativamente correlacionadas com a matriz de sincronia ambiental. Esses resultados indicam que a detecção do efeito Moran depende da resolução taxonômica. Nossos resultados indicaram que gêneros mais especialistas apresentaram, em média, dinâmicas mais sincronizadas que gêneros generalistas. Finalmente, a região à jusante da barragem do reservatório foi a que mais contribuiu para a sincronia.

## **Abstract**

The spatial synchrony occurs when the temporal dynamics of local populations vary coherently. Correlated environmental variations (Moran effect), dispersion, and trophic interactions are theoretically the main mechanisms underlying population synchrony. Using phytoplankton data of a hydroelectric reservoir, we estimated spatial synchrony levels for total biomass, total community density, densities of genera and densities of phytoplankton classes. We tested the hypotheses that: (i) the levels of synchrony would be high enough to indicate the effect of regional processes on the control of phytoplankton dynamics; (ii) the Moran effect, as compared to passive dispersion processes, would be the main synchronizing mechanism; and (iii) the level of synchrony should increase with environmental specialization. We also conducted an exploratory analysis identify the regions of the reservoir that contributed most to synchrony. We found low levels of synchrony, regardless of the type of variable, indicating that local factors were more important in controlling the dynamics of the local phytoplankton populations. Environmental synchrony and geographical distance were not significantly correlated with the synchrony matrices derived from genera data; on the other hand, synchrony matrices derived from the most abundant classes in the reservoir (e.g., Cyanophyceae, Bacillariophyceae and Chlorophyceae) were significantly correlated with environmental synchrony. These results indicate that the detection of the Moran effect depends on the taxonomic resolution. Our results indicated that specialist genera were more synchronized dynamics than generalist genera. Finally, the region downstream of the reservoir dam contributed most to the synchrony.

## **Introdução**

As abundâncias de populações locais ou de variáveis agregadas (e.g., biomassa ou abundância total de uma comunidade biológica) frequentemente exibem um padrão conhecido como sincronia espacial (Liebhold et al., 2004). Esse padrão ocorre quando as séries temporais das variáveis de interesse, obtidas em diferentes localidades, são correlacionadas, coerentes ou sincrônicas (considerando um horizonte temporal igual a zero). Os níveis de sincronia podem auxiliar no entendimento dos processos que causam as dinâmicas populacionais. Por exemplo, elevados valores de sincronia espacial, considerando populações locais distribuídas em grandes extensões espaciais, indicam a preponderância de processos regionais controlando suas dinâmicas temporais (Rusak et al., 1999, 2008). A dinâmica temporal observada numa população local pode ser extrapolada para uma região maior quando os níveis de sincronia são elevados e, portanto, essa capacidade de extrapolação possibilita otimizar programas de monitoramento (Rhodes & Jonzén, 2011). Além disso, riscos de extinção populacional aumentam com a sincronia, provavelmente porque a força do efeito resgate é reduzida quando a sincronia é elevada (Brown & Kodric-Brown, 1977; Earn et al., 2000; Ben-Zion & Shnerb, 2012). Em contraste, baixos valores de sincronia indicam a preponderância de processos locais ou que forças regionais não são suficientemente fortes para sincronizar as dinâmicas populacionais (Drever, 2006; Cavanaugh et al., 2013). Em termos práticos, baixos valores de sincronia sugerem que programas de monitoramento ecológico e estudos de longa duração devem ser realizados em um maior número de locais de coleta (Stoddard et al., 1998).

Elton (1924) foi um dos primeiros cientistas a reconhecer que o padrão de sincronia espacial poderia ser explicado, isoladamente ou não, por (i) variações de fatores ambientais que afetam as taxas demográficas das populações e que também variam sincronicamente (efeito Moran), (ii) dispersão ou (iii) interações bióticas (Ranta *et al.*,

2006). Se populações locais isoladas apresentarem elevada sincronia, a causa principal da sincronia, muito provavelmente, seria o efeito Moran (Moran, 1953). Um dos resultados mais convincentes do efeito Moran foi apresentado por Grenfell *et al.* (1998). Esses autores demonstraram que populações locais de ovelhas em duas ilhas localizadas no Atlântico Norte (Reino Unido) apresentaram elevada sincronia (correlação de Pearson entre as séries temporais igual a 0,685;  $IC_{95\%} = 0,447-0,838$ ). Em função do isolamento, o efeito sincronizador da dispersão pode ser descartado. Além dos estudo de Grenfell *et al.* (1998), vários outros, com enfoque em diferentes grupos de organismos e tipos de ecossistemas, indicaram que o efeito Moran foi o principal agente sincronizador das dinâmicas das populações (Myers, 1998; Cattaneo *et al.*, 2003; Phelps *et al.*, 2008; Koenig & Knops, 2013). A dispersão, como um agente de sincronia espacial, tem sido estudada por meio de simulações (Münkemüller & Johst, 2008) e experimentos (Fontaine & Gonzalez, 2005). Fox *et al.* (2013), em um experimento de microcosmos com ciliados, demonstraram que mesmo baixas taxas de dispersão foram suficientes para gerar elevados níveis de sincronia populacional (correlação entre as séries  $> 0,7$ ). A predação também pode sincronizar populações de presas. Essa hipótese assume a ação de um predador especialista, percorrendo grandes distâncias em um breve período de tempo, e que as maiores taxas de predação ocorrem em locais com maiores densidades de presas (Ranta *et al.*, 2006). Com a ação da predação, ocorreria um aumento da similaridade entre os locais em termos de densidade populacional da presa (Ims & Andreassen, 2005). A atribuição de uma causa específica para padrões de sincronia espacial não é, no entanto, trivial uma vez que diferentes mecanismos geram resultados similares (Liebhold *et al.*, 2004; Defriez & Reuman, 2017a). Por exemplo, o decaimento da sincronia com o aumento da distância geográfica é um padrão que pode ser explicado tanto pelo efeito Moran como pelo efeito da dispersão (Goldwyn & Hastings, 2011).

Recentemente, novas hipóteses relacionadas com as variações dos níveis de sincronia foram testadas. Por exemplo, (Pandit et al., 2013) testaram (e corroboraram) a hipótese que a sincronia populacional de espécies especialistas deveria aumentar com o aumento de flutuações ambientais. Em outro estudo, Pandit *et al.* (2016) conjecturaram que a sincronia ambiental é mais importante para sincronizar populações de espécies habitat especialistas, quando comparadas com espécies generalistas, uma vez que esse último grupo é menos sensível às variações ambientais. Apesar desses estudos, análises que objetivam modelar a variação do nível de sincronia entre táxons (Pandit *et al.* 2013; 2016) ou comparar os níveis médios de sincronia entre diferentes resoluções taxonômicas ainda são raras (e. g. Vogt et al., 2011). Além disso, apenas recentemente aspectos detalhados da “geografia” da sincronia, além do simples decaimento dos valores com o aumento das distâncias geográficas, foram investigados (Defriez & Rauman, 2017a,b). Por exemplo, vários métodos empregados nos estudos de redes ecológicas apresentam o potencial de revelar, no mínimo, a importância relativa das populações locais para os padrões de sincronia em um determinado sistema (Walter et al., 2017). Nesse contexto, Gouveia et al., (2016) desenvolveram um método para estimar a intensidade local de sincronia espacial. Eles demonstraram que populações de roedores na República Checa apresentam a tendência típica de declínio da sincronia populacional com o aumento da distância geográfica e valores de sincronia local menores em áreas florestadas (provavelmente porque, nessas áreas, os efeitos sincronizadores de várias ambientais são mais fracos).

Reservatórios e populações fitoplanctônicas oferecem um desafio e, ao mesmo tempo, uma oportunidade interessante para investigar diferentes temas sobre sincronia populacional. Por um lado, fenômenos de transportes formam diferentes regiões ao longo do corpo central de um reservatório (regiões lacustre, transição e fluvial). Essas regiões

apresentam diferentes características ambientais (Thornton et al., 1990) e, portanto, baixos valores de sincronia, entre regiões, seriam esperados (principalmente se assumirmos também dinâmicas ambientais espacialmente não correlacionadas; i.e., baixa coerência temporal ou sincronia ambiental). Por outro lado, a conectividade hidrológica pode também aumentar a sincronia populacional em função do processo de homogeneização ambiental e dispersão passiva (e.g. Anderson *et al.*, no prelo). Já a comunidade fitoplanctônica, em função da elevada diversidade taxonômica – funcional e por responder rapidamente às variações ambientais, possibilita o teste de hipóteses relacionadas com a variação dos níveis de sincronia populacional entre táxons.

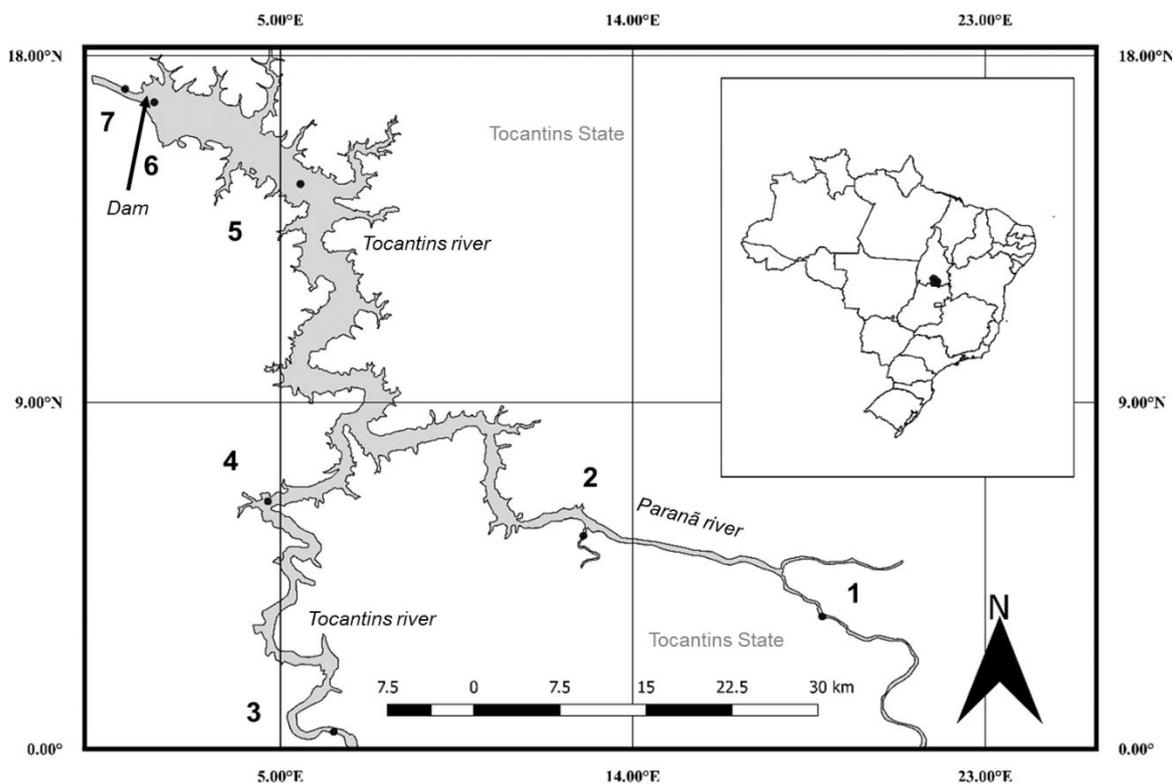
Nós testamos três hipóteses relacionadas com a sincronia de táxons fitoplanctônicos em um reservatório da região norte do Brasil (reservatório de Peixe Angical, Estado de Tocantins). Primeiro, avaliamos se processos locais ou regionais predominaram no controle das dinâmicas das populações fitoplanctônicas. Baixos valores de sincronia seriam consistentes com a hipótese de predomínio de processos locais (e.g., variações espaciais nos teores de nutrientes). Por outro lado, elevados valores de sincronia seriam consistentes com a hipótese de predomínio de processos regionais (e.g. clima, variações hidrológicas) controlando as dinâmicas das populações fitoplanctônicas em diferentes locais no reservatório (Rusak et al., 1999). Considerando que todos os pontos estão localizados em um único reservatório, nós predizemos que os níveis de sincronia seriam elevados e, portanto, processos regionais seriam mais importantes para explicar as dinâmicas das populações fitoplanctônicas. Segundo, nós testamos se as matrizes de sincronia para densidades de gêneros, densidades das principais classes do fitoplâncton, densidade total e clorofila-*a* foram correlacionadas com as matrizes de sincronia ambiental e distância geográfica. Fortes relações entre as matrizes de sincronia do fitoplâncton e a matriz de sincronia ambiental seriam consistentes com a hipótese que o

ambiente é o principal agente sincronizador. Por outro lado, fortes relações entre as matrizes de sincronia do fitoplâncton e a matriz de distância geográfica indicariam que a dispersão passiva seria o principal agente sincronizador. Terceiro, nós testamos a hipótese que táxons especialistas deveriam apresentar dinâmicas populacionais mais sincronizadas do que táxons generalistas (Pandit et al., 2016). Finalmente, nós realizamos uma análise exploratória para identificar as regiões do reservatório que mais contribuem para a sincronia.

## **Métodos**

### *Local de Estudo*

O presente estudo foi realizado no reservatório de Peixe Angical (Estado de Tocantins, Figura 1). Construído em 2006, esse reservatório apresenta uma área inundada de 294 km<sup>2</sup> e ocupa a quarta posição ao longo de uma cascata de reservatórios no rio Tocantins, à jusante dos reservatórios de Serra da Mesa, Cana Brava e São Salvador. O clima da região é caracterizado como tropical de estação seca (Aw) (Peel et al., 2007). O regime de chuvas é sazonal, com cheias variando entre outubro até abril e secas de maio até setembro.



**Figura 1.** Locais de coleta dos dados biticos e abiticos no Reservatrio de Peixe Angical, Brasil.

#### *Obteno dos dados*

Os dados foram obtidos por um programa de monitoramento em sete locais de coleta (Figura 1). Dois pontos de coleta foram distribudos em cada um dos dois principais tributrios (pontos 1 a 4) inundados que contribuem para a formao do reservatrio (rios Paran e Tocantins). Dois outros pontos (5 e 6) foram alocados no corpo central do reservatrio, sendo um mais  montante e outro mais  jusante, j prximo da barragem do reservatrio. Finalmente, o stimo ponto foi localizado  jusante da barragem. As seguintes variveis limnolgicas foram obtidas logo abaixo da superfcie da coluna da gua (aproximadamente 50 cm) e de acordo com os mtodos descritos em APHA (2005): temperatura da gua, pH, oxignio dissolvido, turbidez, material suspenso orgnico,

material suspenso inorgânico, clorofila-a, fósforo total, nitrogênio total Kjeldahl, nitrito, nitrato, amônio, cor e dinâmica bioquímica de oxigênio (DBO).

As amostras de fitoplâncton foram coletadas diretamente com frascos e preservadas em solução de lugol acético. Vinte e cinco (25) meses foram amostrados nos sete pontos de coleta ( $n$  total = 175 amostras). As campanhas de coleta foram realizadas nos meses de maio, julho, setembro e dezembro dos anos de 2004, 2005 e 2007; maio e agosto de 2006; fevereiro, maio e novembro de 2008; maio e novembro de 2009; maio de 2010, setembro de 2011; março e setembro de 2012 e 2013. As amostras foram analisadas por microscopia invertida (Carl Zeiss – modelo Axiovert 135) com aumento de 400x, com sedimentação prévia de 10 ml da amostra. A densidade do fitoplâncton (indivíduos/ml, considerando células, cenóbios, colônias ou filamentos) foi estimada seguindo métodos descritos em Utermöhl (1958) e Lund et al., (1958). Nós utilizamos dois enquadramentos taxonômicos: gêneros e classes taxonômicas.

### *Sincronia espacial*

Nós utilizamos o coeficiente de correlação de Spearman entre as séries temporais dos locais de coleta para a estimativa da sincronia espacial (Buonaccorsi et al., 2001). Essas análises foram realizadas para a(s) (i) densidade total do fitoplâncton para cada mês, (ii) biomassa fitoplanctônica (concentração de clorofila-a), (iii) densidades de 12 classes taxonômicas e (iv) densidades dos 38 gêneros fitoplanctônicos mais frequentes (i.e., que ocorreram em mais que 20% de todas as amostras; ver resultados). As seguintes classes foram analisadas: Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Chrysophyceae, Cryptophyceae, Cyanophyceae, Dinophyceae, Euglenophyceae, Oodogoniophyceae, Synurophyceae, Trebouxiophyceae, Xanthophyceae e Zygnemaphyceae. Esse

agrupamento é análogo a um agrupamento funcional uma vez que as classes diferem em importantes características funcionais como, por exemplo, tamanho, mobilidade e formas de obtenção de energia e carbono (fototrófico e mixotrófico) (Litchman *et al.*, 2007). Para cada estimativa de sincronia média, nós calculamos um intervalo de confiança (95%) utilizando o método de *bootstrap* (Bjørnstad *et al.*, 1999). Nós utilizamos a função *mSynch* do pacote *ncf* (Bjørnstad, 2013) para calcular os valores médios de sincronia espacial e seus respectivos intervalos de confiança.

### *Sincronia ambiental*

Nós calculamos uma matriz de sincronia (correlação de Spearman), entre os pares de locais de coleta, para cada uma das variáveis ambientais. Posteriormente, nós utilizamos os valores médios, considerando os elementos correspondentes de cada uma das 14 matrizes de sincronia, para calcular uma única matriz de sincronia ambiental (**E**).

### *Modelos de regressão matricial*

Nós utilizamos modelos de regressão matricial (Lichstein, 2007) para explorar as causas da “geografia da sincronia” (Walter *et al.*, 2017). Nesses modelos, as variáveis respostas foram as matrizes de sincronia biológica (i.e., para densidade total, clorofila-a, densidades das classes e densidades dos gêneros mais frequentes). As matrizes **E** e **G**, contendo as distâncias geográficas entre os pontos de coleta, foram as matrizes explanatórias. Especificamente, para cada matriz **S** de sincronia biológica, nós testamos o modelo  $\mathbf{S} \sim \mathbf{E} + \mathbf{G}$  utilizando a função *MRM* do pacote *ecodist* (Goslee & Urban 2007).

### *Modelos de sincronia média: análise entre gêneros*

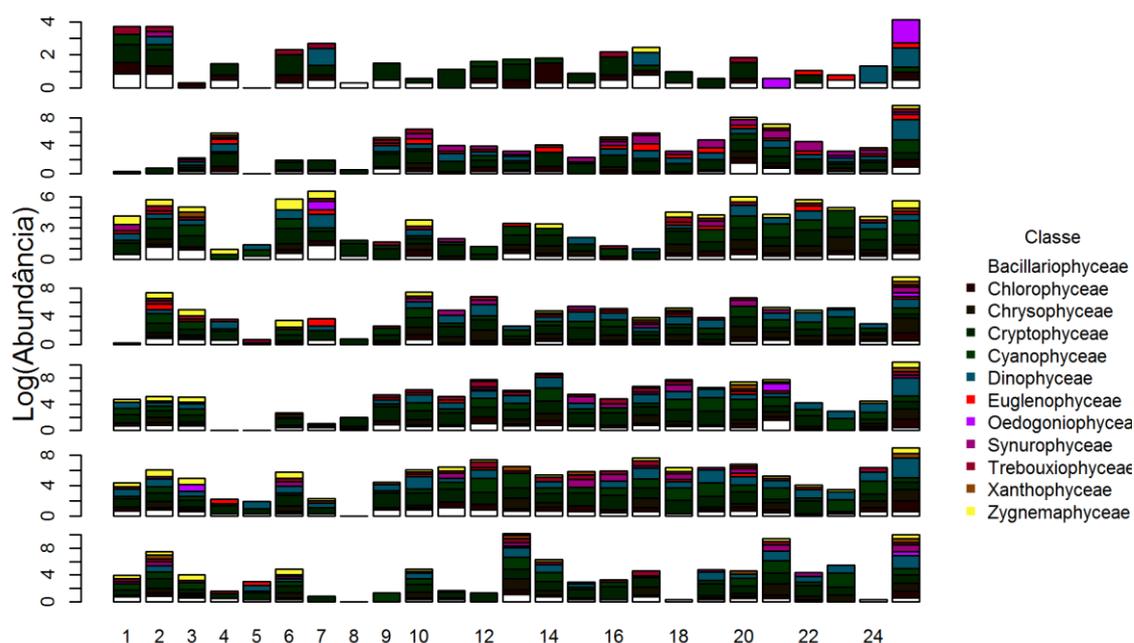
Os valores de sincronia média (i.e., média dos coeficientes de correlação de Spearman fora da diagonal principal de uma dada matriz de sincronia), para os diferentes gêneros, foram modelados em função da abundância média (previamente log-transformada), posição do nicho (PN) e amplitude do nicho (AN). Para tanto, nós utilizamos uma regressão múltipla. Nós empregamos uma técnica multivariada conhecida como *Outlying Mean Index* (OMI; Dolédec *et al.* 2000; Thuiller *et al.* 2004) para calcular PN e AN para cada gênero. Em nossa análise, gêneros com maiores valores de PN ocorreram em condições ambientais mais particulares (i.e., maior distância entre as condições ambientais médias onde o gênero é encontrado e as condições ambientais médias da área de estudo). Por outro lado, gêneros com maiores valores de AN são aqueles que ocorreram em diferentes condições ambientais. Nós utilizamos a função *niche* do pacote *ade4* (Dray & Dufour, 2007) para calcular as métricas do nicho dos 38 gêneros mais frequentes (ver resultados).

### *Geografia da sincronia espacial*

Para explorar a geografia da sincronia espacial, nós utilizamos uma medida de centralidade denominada “*betweenness*” (White & Borgatti 1994; Newman 2010). Em nosso estudo, os locais de coleta foram os vértices e as intensidades de ligação foram estimadas de acordo com os valores de sincronia dos 38 gêneros analisados. Os locais com maiores valores de centralidade são considerados *hubs* de sincronia (Walter *et al.*, 2017). Nós utilizamos o pacote *igraph* para realizar essa análise (Csardi & Tamas Nepusz 2006).

## Resultados

Nós identificamos 152 gêneros distribuídos em 12 classes taxonômicas. Cyanophyceae foi a classe mais abundante, representando de 35% a 70% da abundância total nos locais estudados, exceto no local 1 (ponto mais distante da barragem, onde representou 10% da abundância total). Chlorophyceae, Bacillariophyceae e Crysophyceae também foram classes abundantes no reservatório de Peixe Angical. Os pontos de monitoramento localizados no corpo central do reservatório (5, 6) apresentaram os maiores valores de densidade (Figura 2).

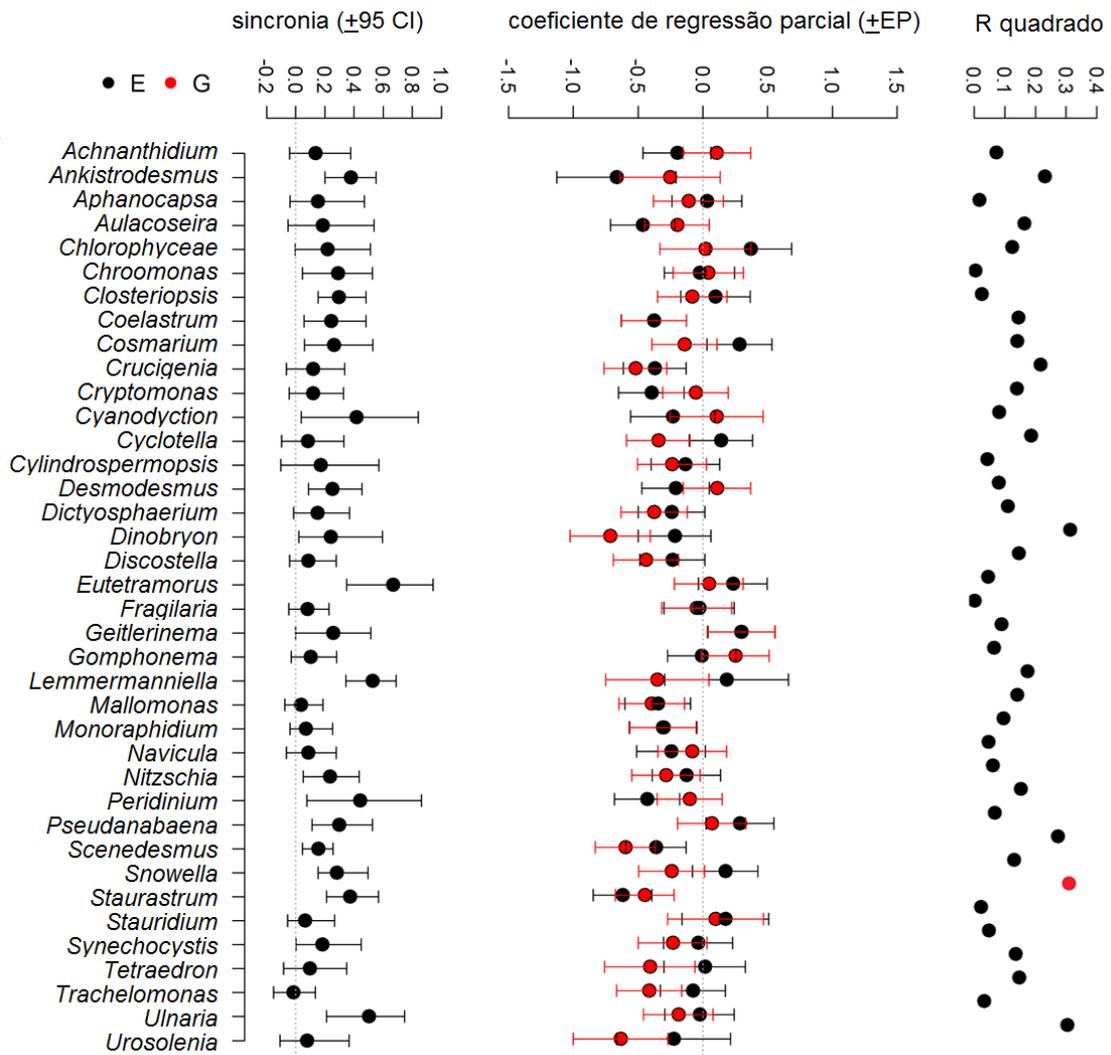


**Figura 2.** Abundância total e contribuição de cada classe estudada ao longo do tempo em cada local.

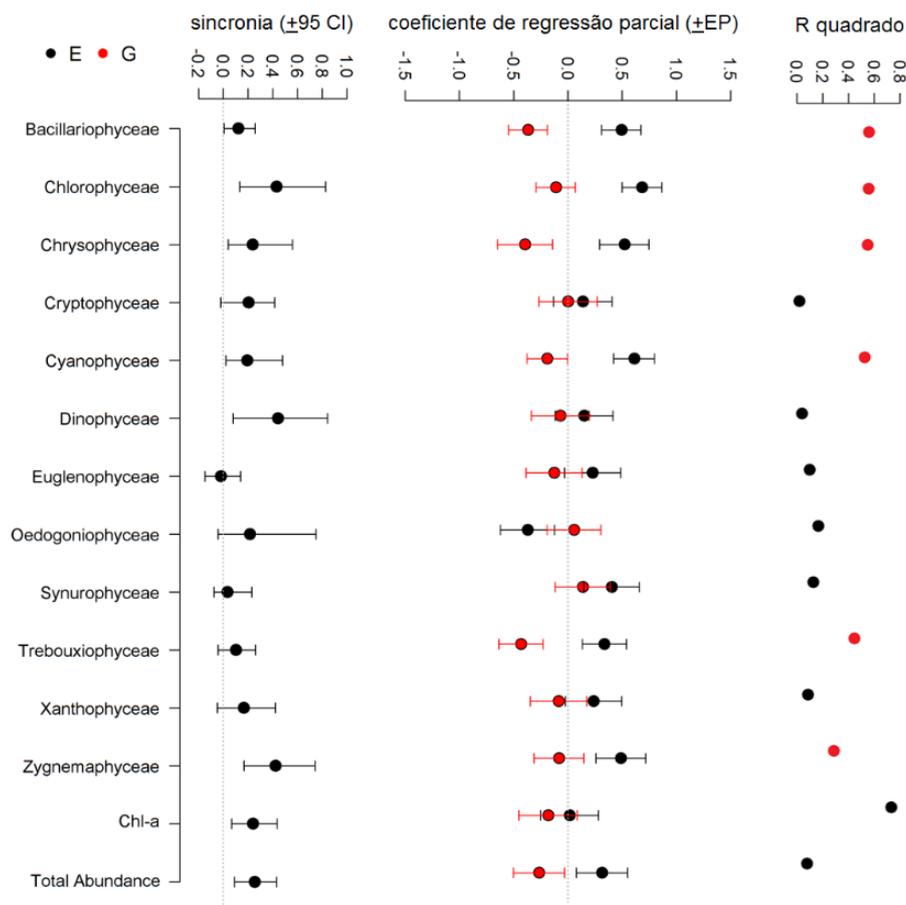
Trinta e oito gêneros ocorreram em no mínimo 20% das amostras (Figura S1). Dentre esses, 19 gêneros apresentaram dinâmicas espacialmente sincronizadas e, para

esses casos, os valores médios de sincronia (Figura 3) variaram entre 0,15 (para *Scenedesmus*) e 0,67 (*Eutetramorus*). No entanto, os valores de sincronia espacial foram significativamente correlacionados com as matrizes explanatórias **E** e **G** somente para *Staurastrum* (Figura 3).

Os valores médios de sincronia para densidade total do fitoplâncton e clorofila-a foram significativos (Figura 4), assim como aqueles estimados para as classes Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Chrysophyceae, Cyanophyceae, Dinophyceae e Zygnemaphyceae (Figura 4; ver Figura S2 para as séries temporais dos valores de densidade total, clorofila-a e densidades das classes analisadas). Os modelos de regressão matricial foram significativos para Bacillariophyceae ( $R^2 = 0,559$ ;  $P = 0,005$ ), Chlorophyceae ( $R^2 = 0,554$ ;  $P = 0,003$ ), Chrysophyceae ( $R^2 = 0,465$ ;  $P = 0,001$ ), Cyanophyceae ( $R^2 = 0,524$ ;  $P = 0,002$ ), e Trebouxiophyceae ( $R^2 = 0,444$ ;  $P = 0,001$ ). De acordo com os coeficientes de regressão parciais padronizados desses modelos, em geral, os valores de sincronia declinaram com a distância geográfica (matriz **G**) e, principalmente, aumentaram com a sincronia ambiental (matriz **E**; Figura S3). O modelo de Zygnemaphyceae também foi significativo ( $R^2 = 0,285$ ;  $P = 0,036$ ); no entanto, os coeficientes de regressão parciais padronizados não foram significativos. Os modelos de regressão matricial não foram significativos para as demais classes, clorofila-a e densidade total (Figura 4).



**Figura 3.** Sincronia média ( $\pm$  Intervalo de confiança a 95%) para os 38 gêneros selecionados para análise no reservatório de Peixe Angical (TO) – painel da esquerda. Os coeficientes de regressão parciais padronizados associados com as matrizes explanatórias (**E** = sincronia ambiental; **G** = distância geográfica), derivados de modelos de regressão matricial, são apresentados no painel do meio. Os coeficientes de determinação dos modelos estão apresentados no painel da direita (modelos significativos são indicados com símbolo vermelho nesse painel).



**Figura 4.** Sincronia média ( $\pm$  Intervalo de confiança a 95%) para 12 classes taxonômicas, clorofila-a e densidade total do fitoplâncton no reservatório de Peixe Angical (TO) – painel da esquerda. Os coeficientes de regressão parciais padronizados associados com as matrizes explanatórias (**E** = sincronia ambiental; **G** = distância geográfica), derivados de modelos de regressão matricial, são apresentados no painel do meio. Os coeficientes de determinação ( $R^2$ ) dos modelos estão apresentados no painel da direita. Os valores de  $R^2$  significativos estão em vermelho.

#### Análise entre gêneros

De acordo com o modelo de regressão múltipla, apenas a posição do nicho foi significativa e positivamente correlacionada com os níveis médios de sincronia dos gêneros. Assim, os gêneros com requerimentos ambientais mais específicos tenderam a apresentar maiores valores médios de sincronia (Tabela 2).

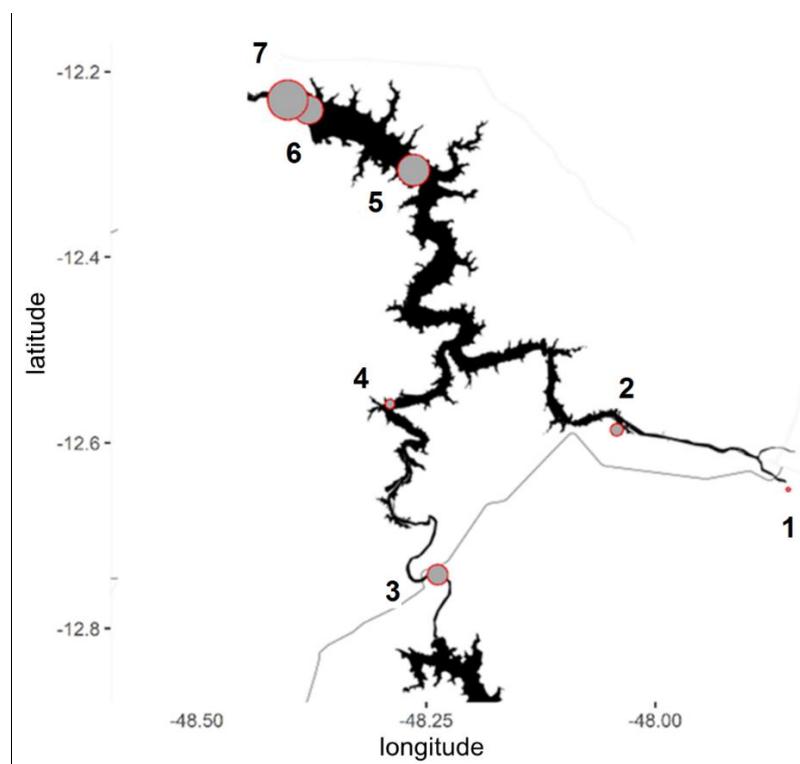
**Tabela 2.** Modelo de regressão múltipla avaliando a relação entre nível médio de sincronia, métricas do nicho (posição de nicho (PN) e amplitude de nicho (AN)) e densidade total de cada gênero.  $R^2 = 0,133$ ;  $F = 2,738$ ,  $P = 0,048$ .

Coeficiente	EP	t	P
-------------	----	---	---

(Intercepto)	-0,225	0,189	-1,19	0,242
PN	<b>0,233</b>	0,088	2,66	0,012
AN	0,104	0,062	1,68	0,102
log <sub>10</sub> (densidade)	0,060	0,046	1,31	0,200

### Geografia da sincronia

Os pontos localizados à jusante da barragem e no corpo central do reservatório apresentaram maiores valores de centralidade; por outro lado, aqueles localizados nos tributários foram os que apresentaram os menores valores (Figura 7).



**Figura 5:** Centralidade (*Betweenness*) média de cada ponto de coleta.

### Discussão

As populações fitoplanctônicas no reservatório Peixe Angical apresentaram diferentes níveis de sincronia. Em geral, a expectativa de que variáveis agregadas (i.e., clorofila-a, densidade das classes ou densidade total) apresentariam maiores valores

médios de sincronia do que os gêneros (Vogt et al., 2011) não foi respaldada por nossos resultados (média das médias da sincronia “variáveis agregadas” =  $0,217 \pm 0,14$  DP; média das médias da sincronia “gêneros” =  $0,218 \pm 0,15$  DP). No entanto, apenas as matrizes de sincronia das classes taxonômicas do fitoplâncton foram significativamente correlacionadas com as matrizes exploratórias (distância geográfica e, principalmente, sincronia ambiental). Nós também detectamos uma relação positiva e significativa entre níveis de sincronia e posição do nicho. Finalmente, os locais de coleta mais próximos da barragem foram os que mais contribuíram para a sincronia. As implicações desses resultados são discutidas abaixo.

#### *Sincronia espacial de gêneros*

Considerando que analisamos os níveis de sincronia do fitoplâncton em um único sistema que apresenta também elevada conectividade hidrológica, poder-se-ia esperar elevados níveis de sincronia (e.g. Anderson *et al.*, no prelo). Na extensão espacial do nosso estudo (i.e., < 100 km), por exemplo, variações hidrológicas e climatológicas ocorrem em escala regional, ou seja, ocorrem similarmente no reservatório como um todo. Portanto, assumindo a importância de processos extrínsecos (Rusak et al., 1999), essas variações seriam suficientes para sincronizar as dinâmicas das populações fitoplanctônicas (George *et al.* 2000; Kent *et al.* 2007; Seebens *et al.* 2013). No entanto, nós estimamos valores de sincronia variados. Dentre os gêneros com elevados valores de sincronia, podemos destacar *Cyanodictyon*, uma cianobactéria colonial mucilagínosa, comumente encontrada em reservatórios de águas quentes (Reynolds et al., 2002). Variações da densidade de espécies de *Cyanodictyon*, em geral, apresentam forte associação com temperatura (Recknagel *et al.*, 2015), uma variável que tende a apresentar

elevados níveis de sincronia (Vogt et al., 2011). O gênero de Chlorophyceae *Eutetramorus* apresentou o maior valor de sincronia em nosso estudo. Em geral, esse táxon também é abundante em reservatórios e, provavelmente, apresenta fortes interações com cianobactérias que também tendem a ser dominantes nesses ambientes (Huszar et al., 2000; Lins et al., 2016). A presença de mucilagem é uma característica desses táxons (Reynolds, 2007). Especulamos que esse seja um traço importante para predizer os níveis de sincronia de táxons fitoplanctônicos uma vez que sua presença influencia a capacidade de flutuação e dispersão dos táxons (Naselli-Flores et al., 2007).

A cianobactéria *Lemmermanniella* foi o segundo gênero com dinâmicas mais sincronizadas. Muito pouco se sabe sobre a diversidade e distribuição desses organismos. No entanto, as dinâmicas populacionais de táxons de tamanho pequeno, como *Lemmermanniella*, são fortemente relacionadas com temperatura. Como consequência do aquecimento global, o crescimento populacional desses táxons fitoplanctônicos pode afetar o funcionamento tanto de sistemas oceânicos (Morán et al., 2010) como de águas continentais (Carrick & Schelske, 1997; Zohary et al., 2017). *Peridinium* foi o quarto táxon com maior nível médio de sincronia. Pertencente a classe Dinophyceae, esse táxon é considerado ruderal, ou seja, bastante tolerante a distúrbios (Marazzi et al., 2016). Além disso, *Peridinium* é um táxon heterotrófico e capaz de se locomover em busca de locais mais favoráveis, características que favorecem a persistência no ambiente (Salmaso & Tolotti, 2010). Esses traços (capacidade de locomoção ativa e mixotrofia) também podem ser úteis para explicar os resultados de sincronia encontrados para esse gênero.

No entanto, para metade dos gêneros analisados, os valores médios de sincronia não foram significativos. Resultados similares foram observados por Xu et al. (2012, 2011) para a comunidade fitoplanctônica no reservatório de Três Gargantas (China). Depreende-se desses resultados que muitos dos gêneros estudados exibiram diferentes

respostas aos controles regionais do sistema (e.g., variações hidrológicas ou climatológicas que ocorrem na escala do reservatório). Como corolário, a preponderância de processos intrínsecos ou locais-específicos pode ser enfatizada para o sistema que investigamos (Rusak et al., 1999; Hessen et al., 2006).

Nós também avaliamos dois possíveis mecanismos que poderiam explicar a variação da sincronia para cada gênero. Primeiro, as correlações entre as séries temporais de variáveis ambientais, determinantes da sincronia populacional, podem ser mais fortes para certos pares de locais do que para outros. Segundo, locais geograficamente próximos podem apresentar maiores níveis de sincronia populacional porque as taxas de dispersão entre esses locais são maiores (Ranta *et al.*, 1995; ver Anderson *et al.*, no prelo para um exemplo recente). No entanto, os nossos modelos de regressão matricial não apoiam nenhum dos mecanismos. De acordo com Walter et al., (2017), as variações espaciais dos processos dependentes da densidade (Cattadori *et al.*, 1999; Liebhold *et al.*, 2006) e dos fatores que limitam o crescimento populacional são outros mecanismos que poderiam explicar a variação dos níveis de sincronia populacional. No entanto, não temos dados suficientes para testar a importância desses mecanismos. Além disso, mesmo se a sincronia ambiental é elevada (como em nosso estudo, já que a sincronia ambiental média, considerando todas as variáveis, foi igual a 0,57), os níveis de sincronia populacional podem ser baixos quando as populações locais apresentam diferentes estruturas de dependência da densidade (Hugueny, 2006; Liebhold *et al.*, 2006; Loreau & de Mazancourt, 2008).

Poucos estudos anteriores testaram as relações entre os níveis médios de sincronia e variáveis táxon-específicas. Por exemplo, Hanski & Woiwod, (1993) demonstraram que os níveis médios de sincronia foram mais elevados para espécies de mariposas e afídeos com dinâmicas temporais mais variáveis. A densidade também tem sido utilizada como

uma variável explanatória da sincronia. A explicação é que espécies mais raras são mais afetadas por ruídos de amostragem e estocasticidade local do que as espécies mais abundantes e, portanto, suas populações são menos sincronizadas em maiores escalas espaciais (Paradis et al., 1999). No estudo de Hanski & Woiwod, (1993), no entanto, a densidade local não foi significativamente correlacionada com a sincronia das espécies de mariposas, similarmente ao que encontramos para o reservatório de Peixe Angical. Por outro lado, na nossa área de estudo, os níveis médios de sincronia de gêneros zooplanctônicos foram positivamente correlacionados com a densidade (Lodi et al., 2014). Koenig, (1998), Burrows et al., (2002) e Tedesco & Hugueny, (2006) também testaram as relações entre diferentes traços e os níveis médios de sincronia. Koenig, (1998) demonstrou que espécies migradoras de aves da Califórnia (EUA) apresentaram maiores níveis de sincronia populacional do que espécies residentes e que relações entre sincronia e outros traços (tamanho do corpo, tamanho da ninhada e dieta) não foram significativas. Os resultados de Burrows et al., (2002), por outro lado, indicaram que os níveis de sincronia não foram correlacionados com a capacidade de dispersão de espécies de costões rochosos. Já Tedesco & Hugueny, (2006), em um estudo com peixes da África Ocidental, encontraram relações positivas entre sincronia e traços reprodutivos (fecundidade e índice gonadossomático). Além dessas relações, eles também encontraram relações negativas entre sincronia e tamanho do ovo e sincronia e duração do período reprodutivo. Esses autores argumentam que, de acordo com o teorema de Moran, a sincronia espacial deveria ser independente de características demográficas das espécies e, portanto, é pouco provável que exista um padrão geral de relação entre essas características e a sincronia espacial induzida por variáveis ambientais. Eles também inferiram que as relações entre sincronia e traços podem variar em função dos táxons e sistemas analisados. No nosso estudo, a posição do nicho foi a principal variável, dentre

as testadas, que explicaram a variação dos níveis médios de sincronia entre gêneros. Assim, os resultados indicam que gêneros com requerimentos ambientais mais específicos (i.e., mais diferentes em relação às condições ambientais médias na área de estudo) tenderam a apresentar maiores valores médios de sincronia. Interessantemente, nossos resultados respaldam a predição de Pandit et al., (2013, 2016): táxons especialistas, que respondem mais fortemente às variações ambientais (Pandit et al., 2009), deveriam apresentar maiores valores de sincronia com o aumento da flutuação ambiental. No entanto, sugerimos que essa relação seja testada em outros sistemas e táxons, para fins de generalização e para melhor a compreensão dos mecanismos envolvidos.

#### *Sincronia espacial de variáveis agregadas*

Os valores médios de sincronia espacial foram similares quando as análises foram realizadas para densidades de gêneros, classes do fitoplâncton, densidade total e teor de clorofila-*a*. Esses resultados não coadunam, portanto, com a expectativa de que os níveis de sincronia deveriam ser maiores para variáveis agregadas do que para os táxons constituintes (Vasseur & Gaedke, 2007; Vogt *et al.*, 2011). Por outro lado, os modelos de regressão matricial para essas variáveis agregadas mostraram, em geral, relações mais claras com as matrizes de sincronia ambiental e distância geográfica, como será discutido abaixo.

Como uma variável indicadora da biomassa fitoplanctônica e do processo de eutrofização, a análise da sincronia da clorofila-*a* é de suma importância. Portanto, nós realizamos, nesse parágrafo, uma discussão pormenorizada para essa variável. O nível médio de sincronia que nós estimamos para clorofila-*a* ( $r = 0,25$ ) foi, em geral, maior que

aqueles estimados por Kratz et al., (1998), mas similares aos estimados por Baines et al., (2000), para lagos temperados em Wisconsin (EUA; valores médios de sincronia iguais a 0,07 e 0,29, respectivamente). Webster et al., (2000) estimaram valores médios de sincronia iguais a 0,457, 0,468, 0,257 e 0,69, para quatro conjuntos de lagos no Canadá e EUA (ver Tabela 3 de Webster *et al.*, 2000). Coeficientes médios de sincronia menores que 0,4 foram observados por George et al., (2000a) e Arnott et al., (2003). Finalmente, como uma última comparação, Xu et al., (2009) estimaram que a sincronia dos teores de clorofila-*a* em um tributário inundado do Reservatório de Três Gargantas (China) foi igual a 0,349. Depreende-se desses resultados que a dinâmica da clorofila-*a*, para vários tipos de sistemas aquáticos (lagos naturais ou reservatórios), extensões espaciais e climas (regiões temperadas ou tropicais), tende a ser marcadamente local-específica. Assim, a análise comparativa que realizamos aqui, indicando baixos valores de sincronia, sugere fortemente que tendências temporais da concentração de clorofila-*a*, observadas em determinadas localidades (e.g., em locais “sentinelas”), não devem ser extrapoladas para o sistema de interesse como um todo (Stoddard et al., 1998; Urquhart et al., 1998; Rhodes & Jonzén, 2011). Em geral, essa análise comparativa também sugere que os níveis de sincronia de clorofila-*a* para águas continentais tendem a ser similares àqueles estimados para águas costeiras, mas bem menores do que aqueles estimados nos sistemas oceânicos abertos. Nesses sistemas, a dinâmica da temperatura da água superficial do mar tende a apresentar um efeito sincronizador determinante (Defriez & Reuman, 2017a).

As matrizes de sincronia para clorofila-*a*, densidade total e para densidade das classes Euglenophyceae, Oedogoniophyceae, Synurophyceae, Xanthophyceae e Zygnemaphyceae, em geral, com menores densidades no reservatório de Peixe Angical, não foram correlacionadas com as matrizes exploratórias (sincronia ambiental e distância geográfica). Por outro lado, as matrizes de sincronia para as classes Bacillariophyceae,

Chlorophyceae, Chrysophyceae, e Cyanophyceae foram significativamente correlacionadas com as duas ou pelo menos uma das matrizes exploratórias (sincronia ambiental e distância geográfica). Esses resultados indicam que a importância dos mecanismos relacionados com a variação da sincronia populacional (sincronia ambiental e dispersão) variou em função dos grupos de algas. Nós destacamos os resultados para Cyanophyceae, uma vez que esse grupo de algas está relacionado com sérios problemas de qualidade da água (e.g., potencial produção de cianotoxinas; Carmichael et al., 2001; Downing et al., 2001; Paerl, 2017) e também por ser o grupo mais abundante no reservatório de Peixe Angical (ver Figura 2). A matriz de sincronia para Cyanophyceae, como conjecturado, foi positivamente correlacionada com a matriz de sincronia ambiental. Assim, os níveis de sincronia ambiental entre certos pares de locais, considerando variáveis que são importantes para explicar a variação da densidade dessas algas, podem ser mais elevados que em outros (Walter et al., 2017). Nós não buscamos isolar a principal variável ambiental sincronizadora (e. g. ver Xu et al., 2009; Defriez & Reuman, 2017a, 2017b); para tanto, o número de locais de monitoramento deveria ser muito maior do que temos disponível. No entanto, as variáveis que utilizamos para especificar a matriz de sincronia ambiental, tais como, fósforo total, nitrogênio total e temperatura da água têm sido consideradas importantes variáveis explanatórias da dinâmica populacional de cianobactérias (Downing *et al.*, 2001; Smith & Schindler, 2009; Wagner & Adrian, 2009; Beaulieu *et al.*, 2013). De forma geral, o modelo de regressão matricial enfatiza, com certa segurança ( $R^2 = 52\%$ ), que o monitoramento da densidade de cianobactérias, pelo menos para o sistema investigado, é eficiente. Especificamente, além de estar claramente relacionado com problemas de qualidade da água (Paerl, 2017), os níveis de sincronia desse grupo variaram de forma previsível.

Relações significativas com sincronia ambiental e distância geográfica foram obtidas apenas para a matriz de sincronia de Bacillariophyceae. Essa combinação de resultados evidencia a importância dos dois principais mecanismos que podem gerar variação espacial na sincronia biológica: estruturas espaciais do efeito Moran e dispersão (assumindo que a dispersão passiva das populações é mais intensa entre locais geograficamente próximos). Os níveis de sincronia de Crysophyceae também foram relacionados apenas com a matriz de distância geográfica, um resultado consistente com a hipótese de dispersão. No entanto, os níveis de sincronia de Chlorophyceae e Bacillariophyceae, além daqueles de Cyanophyceae, foram relacionados, principalmente, com a matriz de sincronia ambiental. Assim, as dinâmicas dos grupos de algas mais abundantes no reservatório de Peixe Angical tendem a ser mais similares em função da similaridade da dinâmica ambiental do que da proximidade geográfica. Esse padrão geral não mudou quando os modelos de regressão matricial foram testados utilizando a matriz de distância geográfica via curso de água (ao invés da simples distância geográfica; resultados não apresentados). Esses resultados reforçam a importância do efeito Moran e contrastam com aqueles recentemente descritos por Anderson *et al.* (no prelo).

### *Geografia da sincronia*

A região de jusante do reservatório apresentou o maior valor de centralidade devido ao maior número de relações sincrônicas com outras regiões do reservatório e, portanto, pode ser considerada um ‘hub’ de sincronia (Walter *et al.*, 2017). Em outras palavras, essa região foi, em média, aquela que melhor representou as variações populacionais que ocorreram em outros trechos do reservatório de Peixe Angical. Esse resultado apresenta uma implicação prática importante. Considerando que o

financiamento para programas de monitoramento e estudos ecológicos de longa duração é escasso, estratégias de otimização de recursos, inclusive para garantir a manutenção desses programas, são necessárias. De fato, de acordo com Nisbet, (2007), programas de monitoramento são classificados como “Ciência Cinderela” (“unloved and poorly paid”).

Assim, o uso da centralidade pode ser útil para selecionar locais de monitoramento que representem da melhor maneira possível as variações populacionais e ambientais que ocorrem no ambiente de interesse como um todo. No entanto, nós reconhecemos que vários outros aspectos relacionados com os objetivos do programa de monitoramento devem ser considerados antes da utilização dessa métrica para selecionar locais de amostragem (Rhodes & Jonzén, 2011; Smith et al., 2017).

## **Conclusões**

Mesmo considerando que todos os locais de coleta estavam em apenas um ambiente, com elevados níveis de conectividade hidrológica e com extensão espacial relativamente reduzida, os nossos resultados (i.e., baixos níveis de sincronia) indicaram a predominância de processos locais. Em geral, gêneros com requerimentos ambientais mais específicos apresentaram os maiores níveis médios de sincronia. As matrizes de sincronia de gêneros não foram relacionadas com as matrizes exploratórias (sincronia ambiental e distância geográfica). As matrizes de sincronia das classes de algas mais abundantes no reservatório foram, no entanto, relacionadas, principalmente, com a sincronia ambiental. Em conjunto, esses resultados indicam que a detecção do efeito Moran pode ser dependente da resolução taxonômica. De acordo com a medida de centralidade, as dinâmicas temporais das populações fitoplanctônicas foram melhor representadas por aquelas dinâmicas observadas na região lacustre do reservatório de Peixe Angical. Em geral, a medida de centralidade apresenta o potencial de selecionar

locais de monitoramento “representativos” das dinâmicas de variáveis ecológicas em maiores extensões espaciais.

## **Referências**

APHA, 2005. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. APHA (American Public Health Association), Washington D.C.

Arnott, S., B. Keller, & P. Dillon, 2003. Using temporal coherence to determine the response to climate change in Boreal Shield lakes. *Environmental Monitoring and Assessment* 33: 365–388.

Baines, S. B., K. E. Webster, T. K. Kratz, S. R. Carpenter, & J. J. Magnuson, 2000. Synchronous behavior of temperature, calcium, and chlorophyll in lakes of northern Wisconsin. *Ecology* 81: 815–825.

Beaulieu, M., F. Pick, & I. Gregory-Eaves, 2013. Nutrients and water temperature are significant predictors of cyanobacterial biomass in a 1147 lakes data set. *Limnology and Oceanography* 58: 1736–1746.

Ben-Zion, Y., & N. M. Shnerb, 2012. Coherence, conservation and patch-occupancy analysis. *Oikos* 121: 985–997.

Bjørnstad, O., R. Ims, & X. Lambin, 1999. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 427–432.

Bjørnstad, O. N., 2013. ncf: spatial nonparametric covariance functions. <http://CRAN.R-project.org/package=ncf>.

- Brown, J. H., & A. Kodric-Brown, 1977. Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. *Ecology* 58: 445–449.
- Buonaccorsi, J. P., J. S. Elkinton, S. R. Evans, & A. M. Liebhold, 2001. Measuring and testing for spatial synchrony. *Ecology* 82: 1668–1679.
- Burrows, M. T., J. J. Moore, & B. James, 2002. Spatial synchrony of population changes in rocky shore communities in Shetland. *Marine Ecology Progress Series* 240: 39–48.
- Carmichael, W. W., S. M. F. O. Azevedo, J. S. An, R. J. R. Molica, E. M. Jochimsen, S. Lau, K. L. Rinehart, G. R. Shaw, & G. K. Eaglesham, 2001. Human Fatalities from Cyanobacteria: Chemical and Biological Evidence for Cyanotoxins. *Environmental Health Perspectives* 109: 663.
- Carrick, H. J., & C. L. Schelske, 1997. Have we overlooked the importance of small phytoplankton in productive waters?. *Limnology and Oceanography* 42: 1613–1621.
- Cattadori, I. M., P. J. Hudson, S. Merler, & A. Rizzoli, 1999. Synchrony, scale and temporal dynamics of rock partridge (*Alectoris graeca saxatilis*) populations in the Dolomites. *Journal of Animal Ecology* 68: 540–549.
- Cattanéo, F., B. Hugueny, & N. Lamouroux, 2003. Synchrony in brown trout, *Salmo trutta*, population dynamics: a “Moran effect” on early-life stages. *Oikos* 1: 43–54.
- Cavanaugh, K. C., B. E. Kendall, D. A. Siegel, D. C. Reed, F. Alberto, & J. Assis, 2013. Synchrony in dynamics of California giant kelp forests is driven by a combination of local recruitment and regional environmental controls. *Ecology* 94: 1–33.
- Csardi, G., & Tamas Nepusz, 2006. The igraph software package for complex network research. , <http://igraph.org>.
- Defriez, E. J., & D. C. Reuman, 2017a. A global geography of synchrony for marine

phytoplankton. *Global Ecology and Biogeography* 26: 867–877.

Defriez, E. J., & D. C. Reuman, 2017b. A global geography of synchrony for terrestrial vegetation. *Global Ecology and Biogeography*.

Dolédec, S., D. Chessel, & C. Gimaret-Carpentier, 2000. Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology* 81: 2914–2927.

Downing, J. A., S. B. Watson, & E. McCauley, 2001. Predicting Cyanobacteria dominance in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 1905–1908.

Dray, S., & A. Dufour, 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software* 22.

Drever, M. C., 2006. Spatial synchrony of prairie ducks: Roles of wetland abundance, distance, and agricultural cover. *Oecologia* 147: 725–733.

Earn, D. J., S. A. Levin, & P. Rohani, 2000. Coherence and conservation. *Science* 290: 1360–1364.

Elton, C. S., 1924. Periodic Fluctuations in the Numbers of Animals: Their Causes and Effects. *Journal of Experimental Biology* 2: 119–163.

Fontaine, C., & A. Gonzalez, 2005. Population synchrony induced by resource fluctuations and dispersal in an aquatic microcosm. *Ecology* 86: 1463–1471.

Fox, J. W., G. Legault, D. A. Vasseur, & J. A. Einarson, 2013. Nonlinear effect of dispersal rate on spatial synchrony of predator-prey cycles. *PLoS ONE*.

George, D. G., J. F. Talling, & E. Rigg, 2000a. Factors influencing the temporal coherence of five lakes in the English Lake District. *Freshwater Biology* 43: 449–461.

George, D. G., J. F. Talling, E. Rigg, & T. F. Hose, 2000b. Factors influencing the temporal coherence of five lakes in the English Lake District. *Freshwater Biology* 43:

449–461.

Goldwyn, E. E., & A. Hastings, 2011. The roles of the Moran effect and dispersal in synchronizing oscillating populations. *Journal of theoretical biology Elsevier* 289: 237–246.

Goslee, S. C., & D. L. Urban, 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal Of Statistical Software* 22: 1–19.

Gouveia, A. R., O. N. Bjørnstad, & E. Tkadlec, 2016. Dissecting geographic variation in population synchrony using the common vole in central Europe as a test bed. *Ecology and Evolution* 6: 212–218.

Grenfell, B., K. Wilson, & B. Finkenstädt, 1998. Noise and determinism in synchronized sheep dynamics. *Nature* 394: 1993–1996.

Hanski, I., & I. Woiwod, 1993. Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations. *Journal of Animal Ecology* 62: 656–668.

Hessen, D. O., B. A. Faafeng, V. H. Smith, V. Bakkestuen, & B. Walseng, 2006. Extrinsic and intrinsic controls of zooplankton diversity in lakes. *Ecology* 87: 433–443.

Hugueny, B., 2006. Spatial synchrony in population fluctuations: extending the Moran theorem to cope with spatially heterogeneous dynamics. *Oikos* 1: 3–14.

Huszar, V. L. M., L. H. S. Silva, M. Marinho, P. Domingos, & C. L. Sant’Anna, 2000. Cyanoprokaryote assemblages in eight productive tropical Brazilian waters. *Hydrobiologia* 424: 67–77.

Ims, R. A., & H. P. Andreassen, 2005. Density-dependent dispersal and spatial population dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 913–918.

Kent, A. D., A. C. Yannarell, J. a Rusak, E. W. Triplett, & K. D. McMahon, 2007.

- Synchrony in aquatic microbial community dynamics. *The ISME journal* 1: 38–47.
- Koenig, W. D., 1998. Spatial autocorrelation in California land birds. *Conservation Biology* 12: 612–620.
- Koenig, W. D., & J. M. H. Knops, 2013. Large-scale spatial synchrony and cross-synchrony in acorn production by two California oaks. *Ecology* 94: 83–93.
- Kratz, T. K., P. A. Soranno, S. B. Baines, B. J. Benson, & J. J. Magnuson, 1998. Interannual synchronous dynamics in north temperate lakes in Northern Wisconsin USA. In George, D. G. (ed), *Management of lakes and reservoirs during global climate change*. Kluwer Academic, Amsterdam: 273–287.
- Lichstein, J. W., 2007. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology* 188: 117–131.
- Liebhold, A., W. D. Koenig, & O. N. Bjørnstad, 2004. Spatial Synchrony in Population Dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 467–490.
- Liebhold, A. M., D. M. Johnson, & O. N. Bjørnstad, 2006. Geographic variation in density-dependent dynamics impacts the synchronizing effect of dispersal and regional stochasticity. *Population Ecology* 48: 131–138.
- Lins, R. P. M., L. G. Barbosa, A. Minillo, & B. S. O. De Ceballos, 2016. Cyanobacteria in a eutrophicated reservoir in a semi-arid region in Brazil: dominance and microcystin events of blooms. *Revista Brasileira de Botanica Springer International Publishing* 39: 583–591.
- Litchman, E., C. A. Klausmeier, O. M. Schofield, & P. G. Falkowski, 2007. The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters* 10: 1170–1181.

Lodi, S., L. Felipe, M. Velho, P. Carv, L. M. Bini, L. F. M. Velho, & P. Carvalho, 2014. Patterns of zooplankton population synchrony in a tropical reservoir. *Journal of Plankton Research* 36: 966–977.

Loreau, M., & C. de Mazancourt, 2008. Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *The American naturalist* 172: E48-66.

Lund, J. W. G., C. Kipling, E. D. Cren, & T. F. House, 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia Springer Netherlands* 11: 143–170.

Marazzi, L., E. E. Gaiser, V. J. Jones, F. A. C. Tobias, & A. W. Mackay, 2016. Algal richness and life-history strategies are influenced by hydrology and phosphorus in two major subtropical wetlands. *Freshwater Biology*.

Moran, P., 1953. The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. *Australian Journal of Zoology* 1: 291–298.

Morán, X. A. G., Á. López-Urrutia, A. Calvo-Díaz, & W. K. W. LI, 2010. Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean. *Global Change Biology* 16: 1137–1144.

Münkemüller, T., & K. Johst, 2008. Spatial synchrony through density-independent versus density-dependent dispersal. *Journal of Biological Dynamics* 2: 31–39.

Myers, J. H., 1998. Synchrony in outbreaks of forest Lepidoptera: A possible example of the Moran effect. *Ecology* 79: 1111–1117.

Naselli-Flores, L., J. Padisák, & M. Albay, 2007. Shape and size in phytoplankton ecology: Do they matter?. *Hydrobiologia* 578: 157–161.

- Nisbet, E., 2007. Earth monitoring: Cinderella science. *Nature* 450: 789–790.
- Paerl, H. W., 2017. Controlling cyanobacterial harmful blooms in freshwater ecosystems. *Microbial Biotechnology* 10: 1106–1110.
- Pandit, S. N., K. Cottenie, E. C. Enders, & J. Kolasa, 2016. The role of local and regional processes on population synchrony along the gradients of habitat specialization. *Ecosphere* 7: e01217.
- Pandit, S. N., J. Kolasa, & K. Cottenie, 2009. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology* 90: 2253–2262.
- Pandit, S. N., J. Kolasa, & K. Cottenie, 2013. Population synchrony decreases with richness and increases with environmental fluctuations in an experimental metacommunity. *Oecologia* 171: 237–247.
- Paradis, E., S. R. Baillie, W. J. W. J. Sutherland, R. D. R. D. Gregory, & R. Baillie, 1999. Dispersal and spatial scale affect synchrony in spatial population dynamics. *Ecology Letters* 2: 114–120.
- Peel, M. C., B. L. Finlayson, & T. A. McMahon, 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *HESSD Earth Syst. Sci. Discuss* 4: 439–473.
- Phelps, Q. Q. E., B. B. D. S. Graeb, D. W. D. Willis, & C. C. Recruitment, 2008. Influence of the Moran Effect on Spatiotemporal Synchrony in Common Carp Recruitment. *Transactions of the American ...* 137: 1701–1708.
- Ranta, E., V. Kaitala, J. Lindstrom, & H. Linden, 1995. Synchrony in Population Dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 262: 113–118.
- Ranta, E., P. Lundberg, & V. Kaitala, 2006. *Ecology of Populations*. Cambridge

University Press, New York.

Recknagel, F., C. W. C. Branco, H. Cao, V. L. M. Huszar, & Izidro F. Sousa-Filho, 2015. Modelling and forecasting the heterogeneous distribution of picocyanobacteria in the tropical Lajes Reservoir (Brazil) by evolutionary computation. *Hydrobiologia* 749: 53–67.

Reynolds, C. S., 2007. Variability in the provision and function of mucilage in phytoplankton: Facultative responses to the environment. *Hydrobiologia* 578: 37–45.

Reynolds, C. S., V. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores, & S. Melo, 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24: 417–428.

Rhodes, J. R., & N. Jonzén, 2011. Monitoring temporal trends in spatially structured populations: how should sampling effort be allocated between space and time?. *Ecography* 34: 1040–1048.

Rusak, J. A., N. D. Yan, & K. M. Somers, 2008. Regional climatic drivers of synchronous zooplankton dynamics in north-temperate lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 878–889.

Rusak, J. A., N. D. Yan, K. M. Somers, & D. J. McQueen, 1999. The Temporal Coherence of Zooplankton Population Abundances in Neighboring North-Temperate Lakes. *The American Naturalist* 153: 46–58.

Salmaso, N., & M. Tolotti, 2010. Other Phytoflagellates and Groups of Lesser Importance In Likens, G. E. (ed), *Plankton of Inland Waters*. Academic Press: 165–174.

Seebens, H., U. Einsle, & D. Straile, 2013. Deviations from synchrony : spatio- temporal variability of zooplankton community dynamics in a large lake. 35: 22–32.

Smith, A. N. H., M. J. Anderson, & M. D. M. Pawley, 2017. Could ecologists be more random? Straightforward alternatives to haphazard spatial sampling. *Ecography* 40.

Smith, V. H., & D. W. Schindler, 2009. Eutrophication science: where do we go from here?. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 201–207.

Stoddard, J. L., C. T. Driscoll, J. S. Kahl, & J. H. Kellogg, 1998. Can site-specific trends be extrapolated to a region? An acidification example for the northeast. *Ecological Applications* 8: 288–299.

Tedesco, P., & B. Hugueny, 2006. Life history strategies affect climate based spatial synchrony in population dynamics of West African freshwater fishes. *Oikos* 1: 117–127.

Thornton, K. W., B. L. Kimmel, & F. E. Payne, 1990. *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. Wiley.

Urquhart, N. S., S. G. Paulsen, & D. P. Larsen, 1998. Monitoring for Policy-Relevant Regional Trends over Time. *Ecological Applications* 8: 246–257.

Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. int. Ver. theor. angew. Limnol.* 9: 1–38.

Vasseur, D. A., & U. Gaedke, 2007. Spectral analysis unmask synchronous and compensatory dynamics in plankton communities. *Ecology* 88: 2058–2071.

Vogt, R. J., J. a Rusak, A. Patoine, P. R. Leavitt, R. I. J. V Ogt, J. A. A. R. Usak, & A. L. P. Atoine, 2011. Differential effects of energy and mass influx on the landscape synchrony of lake ecosystems. *Ecology* 92: 1104–1114.

Wagner, C., & R. Adrian, 2009. Cyanobacteria dominance: Quantifying the effects of climate change. *Limnology and Oceanography* 54: 2460–2468.

Walter, J. A., L. W. Sheppard, T. L. Anderson, J. H. Kastens, O. N. Bjørnstad, A. M.

Liebhold, & D. C. Reuman, 2017. The geography of spatial synchrony. *Ecology Letters* 20: 801–814.

Webster, K. E., P. a. Soranno, S. B. Baines, T. K. Kratz, C. J. Bowser, P. J. Dillon, P. Campbell, E. J. Fee, & R. E. Hecky, 2000. Structuring features of lake districts: Landscape controls on lake chemical responses to drought. *Freshwater Biology* 43: 499–515.

White, D. R., & S. P. Borgatti, 1994. Betweenness centrality measures for directed graphs. *Social Networks* 16: 335–346.

Xu, Y., Q. Cai, M. Shao, & X. Han, 2012. Patterns of asynchrony for phytoplankton fluctuations from reservoir mainstream to a tributary bay in a giant dendritic reservoir (Three Gorges Reservoir, China). *Aquatic Sciences* 74: 287–300.

Xu, Y., Q. Cai, L. Ye, & M. Shao, 2011. Asynchrony of spring phytoplankton response to temperature driver within a spatial heterogeneity bay of Three-Gorges Reservoir, China. *Limnologica* 41: 174–180.

Xu, Y. Y., L. Wang, Q. H. Cai, & L. Ye, 2009. Temporal coherence of chlorophyll a during a spring phytoplankton bloom in Xiangxi bay of three-gorges reservoir, China. *International Review of Hydrobiology* 94: 656–672.

Zohary, T., T. Fishbein, M. Shlichter, & L. Naselli-flores, 2017. Larger cell or colony size in winter , smaller in summer – a pattern shared by many species of Lake Kinneret phytoplankton. *Inland Waters Taylor & Francis* 7: 1–31.

## Capítulo 3

### **Dinâmicas de comunidades locais fitoplanctônicas são predominantemente independentes, ocasionalmente sincronizadas e raramente compensatórias**

#### **Resumo**

Respostas diferentes e similares de táxons em relação às variações ambientais podem explicar porque as dinâmicas temporais de pares táxons de uma comunidade local podem ser independentes e sincrônicas, respectivamente. Fortes interações competitivas poderiam explicar relações negativas entre as densidades dos táxons ao longo do tempo (dinâmicas compensatórias). Nós utilizamos analisamos dados de comunidades locais fitoplanctônicas em um reservatório para quantificar se a comunidade como um todo apresentavam tendências para dinâmicas independentes, sincronizadas ou compensatórias. Conjecturamos que as comunidades locais nos trechos de montante do reservatório apresentariam dinâmicas mais sincronizadas uma vez que as características ambientais nesses trechos tendem a ser mais restritivas para o fitoplâncton. Assim, as densidades de diferentes táxons aumentariam quando essas restrições fossem reduzidas, causando padrões sincrônicos. Nos trechos lênticos do reservatório, mais propícios para o crescimento do fitoplâncton, por outro lado, esperávamos o predomínio de dinâmicas assíncronas. Nossos resultados corroboraram nossa hipótese de predomínio de dinâmicas sincronizadas nos trechos de montante do reservatório. No entanto, quando as análises foram realizadas entre pares de gêneros, nós observamos um predomínio geral

de dinâmicas independentes. Nossos resultados corroboram aqueles obtidos em outros estudos observacionais ao indicarem que a dinâmica compensatória é rara na natureza. Uma análise não exaustiva da literatura também revela que a detecção da dinâmica compensatória depende da frequência de amostragem, tipo de análise e de várias condições ambientais. No entanto, considerando os nossos resultados e aqueles obtidos em outras análises empíricas, nós somos da opinião que a ideia de dinâmica compensatória parece ser mais uma daquelas ideias que resistem na literatura ecológica, independentemente de evidências sugerindo que as mesmas deveriam ser refutadas.

## **Abstract**

Different and similar responses to environmental variations may explain why the temporal dynamics of paired taxa in a local community may be independent and synchronous, respectively. In addition, strong competitive interactions could explain negative relationships between populations (compensatory dynamics). We used data from local phytoplankton communities in a reservoir to quantify whether these communities exhibited independent, synchronized or compensatory dynamics. We conjectured that the local communities in the upstream stretches of the reservoir would exhibit synchronized dynamics since the environmental characteristics in these stretches tend to be more restrictive for phytoplankton growth. Thus, the densities of different taxa would increase when these restrictions were reduced, causing synchronic patterns. In the lentic stretches of the reservoir, more favorable for phytoplankton growth, on the other hand, we expected the predominance of asynchronous dynamics. Our results corroborate our hypothesis of synchronized dynamics in the upstream stretches of the reservoir. However, when the analyzes were performed between pairs of genera, we observed a general predominance of independent dynamics. Our results are in line with those obtained in other observational studies indicating that compensatory dynamics are rare in nature. A non-exhaustive literature review also reveals that the detection of compensatory dynamics depends on sampling frequency, type of analysis and various environmental conditions. However, considering our results and those obtained in other empirical analyzes, we believe that the idea of compensatory dynamics seems to be one

of those ideas that resist in the ecological literature, regardless of evidence suggesting that they should be refuted.

## **Introdução**

Séries temporais são imprescindíveis para estudar as dinâmicas espaço-temporais de populações e comunidades ecológicas (Lange, 2005). A variabilidade temporal da densidade total de uma comunidade depende de interações bióticas e das respostas das espécies (que compõem essa comunidade) em relação às variações ambientais. Em outras palavras, essa variabilidade depende se as espécies variam sincronicamente ou não (Grman et al., 2010; Wilcox et al., 2017; Hillebrand et al., 2018).

Dois componentes da variabilidade devem ser avaliados em estudos sobre dinâmica compensatória (Micheli et al., 1999): (i) a variabilidade de propriedades agregadas como, por exemplo, a abundância (ou biomassa) total da comunidade e (ii) a variabilidade das densidades populacionais das espécies constituintes (Tilman, 1996). Assim, a chamada variabilidade composicional descreve as variações nas abundâncias das espécies presentes na comunidade e algumas comunidades variam mais que as outras dependendo dos fatores ambientais locais ou regionais. Essa distinção entre esses dois componentes de variabilidade permite a elaboração de quatro cenários: estase, dinâmica sincrônica, dinâmica assíncrona e dinâmica compensatória. Esses cenários podem ser visualizados nas extremidades de um espaço bidimensional (Micheli et al., 1999). Um padrão de estase ocorre quando uma comunidade local exibe baixos valores de variabilidade composicional (no eixo X) e variabilidade agregada (no eixo Y). Quando a variabilidade agregada é alta e a variabilidade composicional permanece baixa, um padrão de dinâmica sincrônica emerge. Por outro lado, se os dois componentes são elevados, um padrão de dinâmica assíncrona pode ser inferido. Finalmente, a dinâmica compensatória ocorre quando as dinâmicas das espécies constituintes são negativamente correlacionadas ao longo do tempo (ver Figura 1 em Micheli et al. (1999)).

A dinâmica assíncrona pode ocorrer quando as espécies respondem de maneira diferenciada a perturbações ou oscilações ambientais (Barry et al. 1995; de Mazancourt

et al. 2013; Loreau & de Mazancourt 2013). Por outro lado, a dinâmica sincrônica ocorre quando as espécies de uma comunidade local respondem de maneira similar a perturbações e oscilações ambientais (Guo & Brown 1997; Loreau & de Mazancourt 2008). A dinâmica compensatória ocorreria em função de interações negativas entre espécies, reduzindo a variabilidade agregada (ver Figura 1 em Brown et al. 2016). A dinâmica compensatória seria o principal mecanismo relacionado com a estabilidade dos ecossistemas (Gonzalez & Loreau, 2009). Além dessa implicação clássica em ecologia de ecossistema, a dinâmica compensatória também deveria ser o resultado observado considerando teorias que postulam os efeitos de fortes interações competitivas e que as dinâmicas das comunidades são regidas por um processo neutro de soma-zero (Houlihan et al., 2007). Em outras palavras, para os três arcabouços teóricos (estabilidade de ecossistemas, dominância da competição interespecífica nos padrões de distribuição da abundância e teoria neutra), a covariação entre as espécies deveria ser negativa (o aumento de abundância de uma espécie deveria ser compensando pelo declínio da abundância de outra espécie). O padrão de estase parece pouco frequente na natureza, mas de acordo com Micheli et al. (1999) ele ocorreria, por exemplo, em função de fortes interações competitivas, principalmente em um ambiente estável.

A detecção da dinâmica compensatória pode depender do estado trófico do ecossistema (Jochimsen et al., 2013), de variações do pH (Klug et al., 2000), dos grupos funcionais analisados (Vinebrooke et al., 2003), escalas temporais (Gonzalez & Loreau, 2009) e da heterogeneidade (espacial) de habitats (Brown & Lawson, 2010). Além disso, estudos teóricos mostram que o aumento da autocorrelação temporal de variáveis ambientais também pode reduzir a intensidade da dinâmica compensatória (Gonzalez & Loreau 2007). Em resumo, empiria e teoria sugerem que comunidades locais num mesmo

ecossistema, podem apresentar diferentes dinâmicas (i.e., compensatórias, independentes ou sincrônicas).

Diferentes ecossistemas aquáticos, em geral, e reservatórios, em particular, são estruturados espacialmente em relação às condições ambientais médias e em relação a magnitude de variação temporal dessas condições. Em função de processos de transporte (Thornton et al., 1990), por exemplo, as seguintes regiões podem ser formadas longitudinalmente em reservatórios: fluvial, transição e lacustre. A região fluvial é caracterizada por elevados valores de turbidez e correnteza que limitam sobremaneira o crescimento das populações fitoplanctônicas. Na região lacustre, as limitações causadas por turbidez e velocidade da água são minimizadas; no entanto, em teoria, a limitação, nessa região, ocorreria principalmente em função da menor disponibilidade de nutrientes (uma vez que os reservatórios atuam como “armadilhas” de nutrientes; ver Kennedy & Walker 1990; Teodoru & Wehrli 2005; Ammar et al. 2015). Finalmente, é esperado que o crescimento fitoplanctônico seja maior nas regiões de transição dos reservatórios (já que a disponibilidade de nutrientes é maior e os valores de turbidez e velocidade da água são intermediários; Kimmel et al. (1990). Portanto, poder-se-ia esperar que as comunidades locais fitoplanctônicas, ao longo do eixo longitudinal de um reservatório, exibissem diferentes dinâmicas em termos de variação agregada e composicional.

Nesse trabalho, nós caracterizamos a dinâmica da comunidade fitoplanctônica em um reservatório considerando os quatro cenários descritos por Micheli et al. (1999). Como um primeiro objetivo geral, nós analisamos se as dinâmicas das comunidades locais do fitoplâncton no reservatório de Peixe Angical (cidade de Peixes, Estado do Tocantins) eram sincronizadas, independentes ou assíncronas (indicando dinâmicas compensatórias). Segundo, conjecturamos que diferentes cenários melhor descreveriam a dinâmica da comunidade fitoplanctônica, dependendo da posição geográfica da

comunidade local ao longo do gradiente longitudinal descrito acima. Em função das fortes variações hidrológicas (que dependem do regime de operação do reservatório e de variações hidrológicas/climáticas) e limnológicas que caracterizam um reservatório, é possível descartar, de antemão e com certa segurança, o cenário de estase. Esperamos que o cenário de dinâmica assíncrona (elevadas variabilidades agregada e composicional) caracterize melhor a região lacustre do reservatório porque, nessa região, as espécies apresentariam diferentes respostas em relação a variação ambiental ao longo do tempo. Por outro lado, esperamos que as reduções das fortes limitações ambientais (i.e., elevada turbidez e elevado fluxo de água) que ocorrem de tempos em tempos na região fluvial sejam benéficas para um maior número de espécies da comunidade fitoplanctônica. Assim, um cenário de dinâmica sincrônica (elevada variabilidade agregada e, comparativamente, menor variabilidade composicional ou covariância positiva) caracterizaria melhor essa região.

## **Métodos**

### *Local de Estudo*

O presente estudo foi realizado com dados de um programa de monitoramento realizado no reservatório de Peixe Angical (Estado de Tocantins, Fig. 1). Construído em 2006, esse reservatório apresenta uma área inundada de 294 km<sup>2</sup> e ocupa a quarta posição numa cascata de reservatórios no rio Tocantins, a jusante dos reservatórios de Serra da Mesa, Cana Brava e São Salvador. O clima da região é caracterizado como tropical de estação seca (Aw) (Peel et al., 2007). O período de chuvas ocorre entre outubro e abril e o de estiagem entre maio e setembro (Mérona et al., 2010).

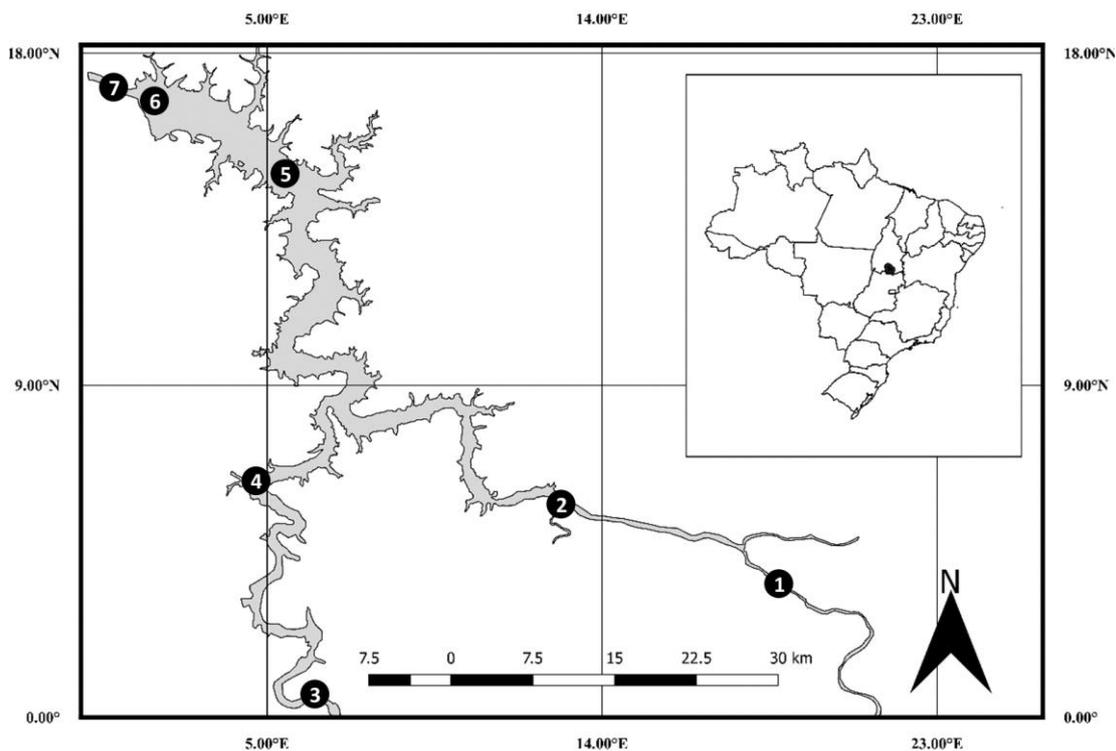


Figura 1. Locais de amostragem dos dados bióticos e abióticos no Reservatório de Peixe Angical, Brasil.

#### *Obtenção dos dados*

Os dados foram obtidos em sete locais de coleta (Figura 1). Dois pontos de coleta foram distribuídos em cada um dos dois principais tributários inundados que contribuem para a formação do reservatório (rio Paranã e o próprio rio Tocantins). Dois outros pontos foram alocados no corpo central do reservatório, sendo um mais a montante e outro mais a jusante, já próximo da barragem do reservatório. Finalmente, o sétimo ponto foi localizado a jusante da barragem.

As amostras de fitoplâncton foram coletadas diretamente com frascos e preservadas em solução de Lugol acético. Ao todo, 25 meses foram amostrados nos sete pontos de coleta ( $n$  total = 175 amostras). As campanhas de coleta foram realizadas nos

meses de maio, julho, setembro e dezembro dos anos de 2004, 2005 e 2007; maio e agosto de 2006; fevereiro, maio e novembro de 2008; maio e novembro de 2009; maio de 2010, setembro de 2011; março e setembro de 2012 e 2013. As amostras foram analisadas por microscopia invertida (Carl Zeiss – modelo Axiovert 135) com aumento de 400x, com sedimentação prévia de 10 ml da amostra. A densidade do fitoplâncton (indivíduos/ml, considerando células, cenóbios, colônias ou filamentos) foi estimada seguindo métodos descritos em Utermöhl (1958) e (Lund et al., 1958).

*Análise dos dados: Variabilidade agregada, composicional e ambiental*

Nós utilizamos métricas de variabilidade agregada (abundância total) e composicional (Dinâmicas dos gêneros) para caracterizar as dinâmicas das comunidades locais do fitoplâncton no reservatório de Peixe Angical. Nós utilizamos o coeficiente de variação (CV) da abundância total da comunidade para cada local de coleta para quantificar a variabilidade agregada (Gaston & McArdle 1994). Para quantificar a magnitude da dinâmica compensatória (ou, em geral, de variabilidade composicional) nós calculamos uma medida conhecida como razão de variância (VR - ver Schluter 1984; Fischer et al. 2001 e suas referências). Um valor de  $VR < 1$  indica que a soma das covariâncias entre as espécies é negativa (consistente com a hipótese de dinâmica compensatória). Valores de VR maiores que 1,0, por outro lado, indicam dinâmicas interespecíficas sincrônicas. Dinâmicas interespecíficas independentes são indicadas por valores de VR iguais a 1,0.

Nós utilizamos um procedimento de randomização (com 1000 iterações) para testar a significância estatística dos valores de VR (Hallett et al., 2014). Nesse procedimento, cada comunidade nula é criada selecionando aleatoriamente os pontos

iniciais das séries temporais das espécies. Assim, as abundâncias das espécies variam independentemente, mas a estrutura de autocorrelação da série temporal de cada espécie é mantida. Nós utilizamos esse procedimento porque a simples aleatorização das séries temporais das espécies (como realizado por Fischer et al. 2001; Vinebrooke et al. 2003), de fato, elimina as dependências que existirem entre suas dinâmicas, mas também elimina a estrutura de autocorrelação temporal. Esse procedimento cria um modelo nulo viciado que, de acordo com Gonzalez and Loreau (2009), aumenta a chance de detectar dinâmicas compensatórias espúrias. Nós utilizamos o pacote do R *codyn* (Hallett et al., 2016) para calcular essa métrica.

Para a comunidade fitoplanctônica total e para as classes taxonômicas mais abundantes no reservatório de Peixe Angical (Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Cyanophyceae e Zygnemaphyceae) nós também calculamos coeficientes de correlação de Spearman entre pares de gêneros. Os resultados foram apresentados em histogramas de frequências.

## **Resultados**

As comunidades locais do corpo central e a jusante do reservatório, como tendência, foram caracterizadas por elevadas variações agregadas e composicionais. Embora maiores que 1,0, os valores de VR para esses pontos (4, 5, 6 e 7) não foram maiores que aqueles esperados pelas expectativas nulas de dinâmicas independentes (Fig. 2). Nos trechos superiores do reservatório (1, 2, 3), essas comunidades ainda exibiram elevados valores de variabilidade agregada (> 70%), mas a variabilidade composicional foi menor (i.e., dinâmicas entre pares de gêneros mais sincronizadas). Especificamente, valores de VR (> 1,0) estatisticamente significativos foram encontrados somente para esses pontos (i.e., no trecho superior do reservatório; Fig. 2a). Em geral, os resultados de

análises de correlações (Spearman) entre as densidades de pares de gêneros também indicaram o predomínio de relações positivas em relação a relações negativas. No entanto, valores próximos a zero foram os mais frequentes (Fig. 3).

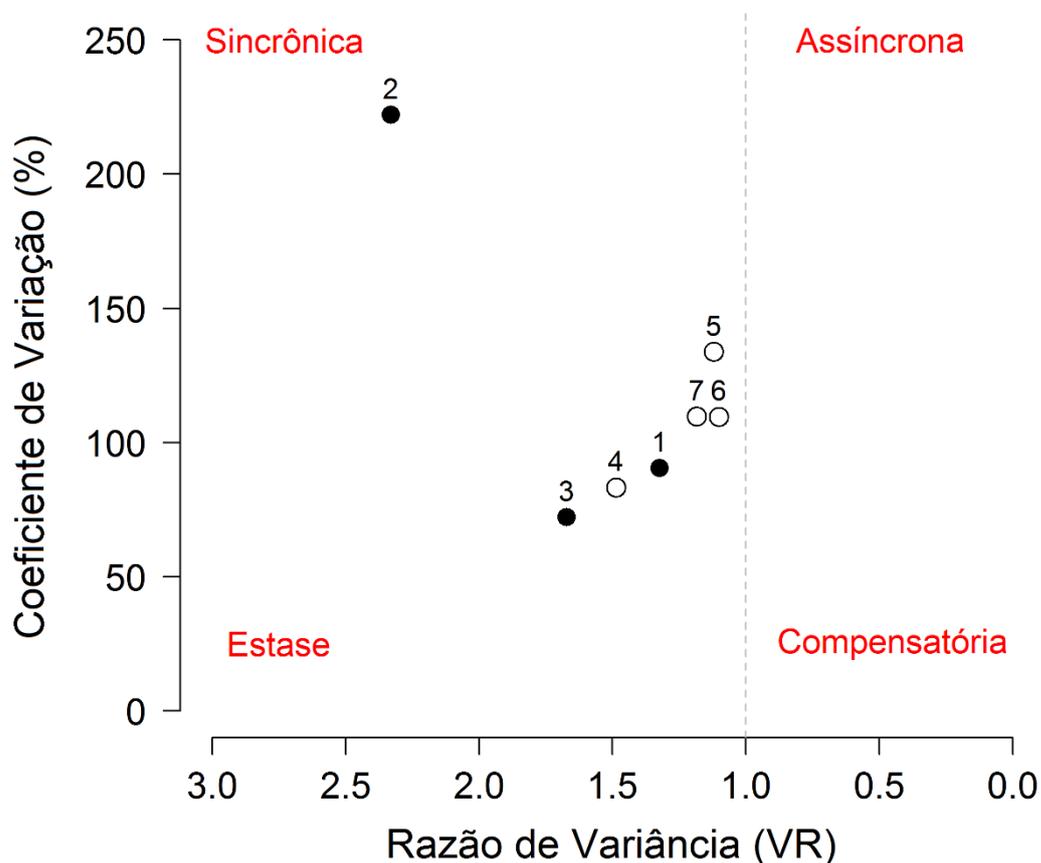


Figura 2. Variabilidade composicional (razão de variância) e variabilidade agregada (coeficiente de variação) em cada local monitorado no reservatório de Peixe Angical (TO – Brasil). Notar que o eixo de razão de variância (VR) de cada figura está invertido para facilitar a interpretação em relação ao arcabouço proposto por Micheli et al. (1999). Valores de VR iguais, menores e maiores que 1,0 indicam dinâmicas independentes, assíncronas e sincronizadas, respectivamente. Círculos pretos são significativos e brancos não significativos.

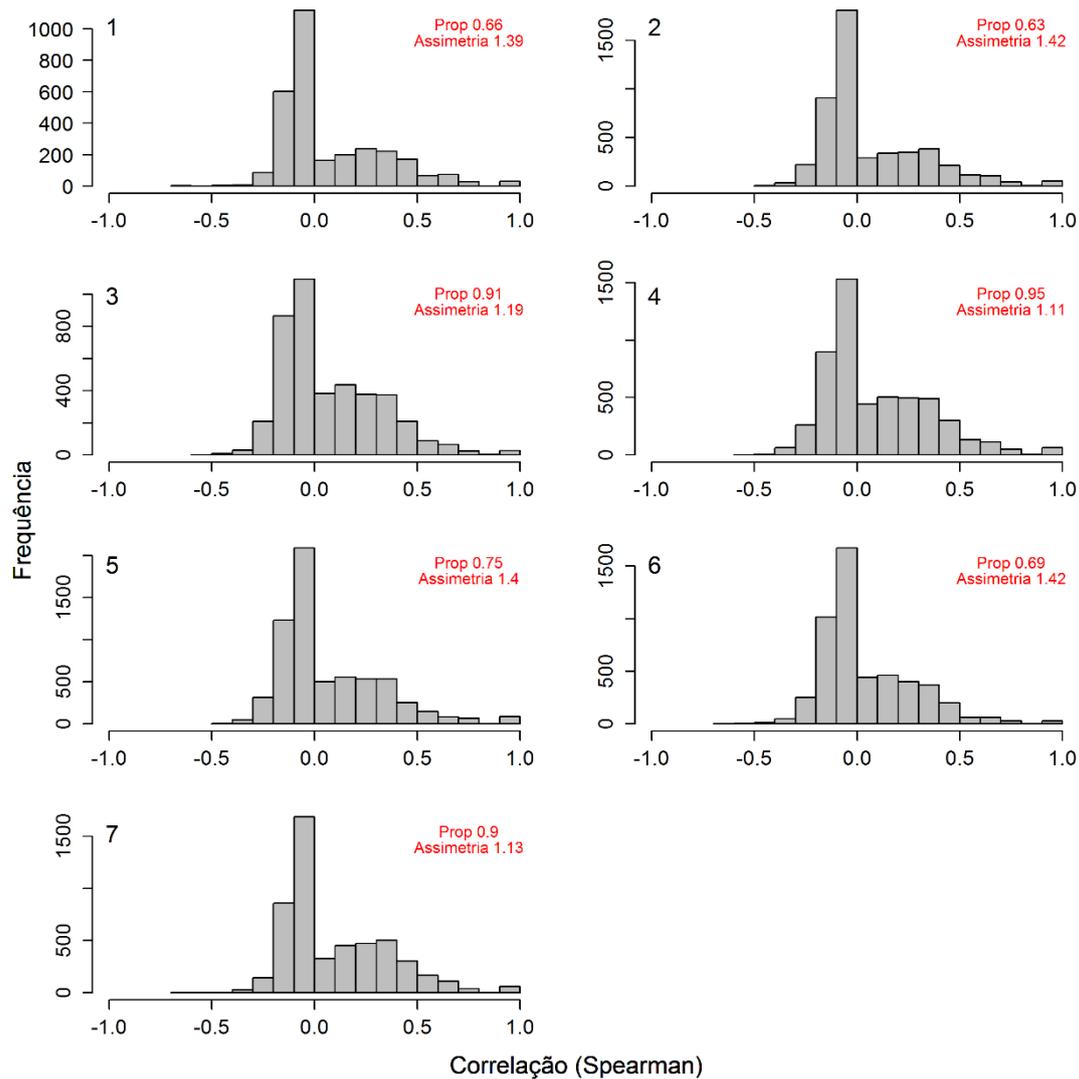


Figura 2. Correlações de Spearman entre as densidades de pares de gêneros fitoplanctônicas no reservatório de Peixe Angical. Os dados foram obtidos ao longo de 25 meses entre 2004 e 2013 e em sete locais de coleta (1, 2,...,7; ver Figura 1). As proporções entre os números de correlações positivas e negativas também são apresentadas, além da estatística de assimetria.

## Discussão

Nós não podemos descartar que as comunidades fitoplanctônicas no reservatório de Peixe Angical não exibam dinâmica compensatória em escalas temporais específicas (Gonzalez & Loreau, 2009) ou que essa dinâmica seja detectada com outros métodos de análise (e.g., análises espectrais; Vasseur and Gaedke 2007; Brown et al. 2016). Além

disso, alterações espaciais (como testadas em nosso estudo) e temporais de fatores ambientais que limitam o crescimento das populações podem restringir a ocorrência da dinâmica compensatória para certos locais e períodos (Vasseur et al., 2005; Jochimsen et al., 2013). Nós concordamos com Gonzalez and Loreau (2009) que ainda necessitamos de melhores métodos para detectar a dinâmica compensatória em sistemas com elevada riqueza de espécies (como no caso do reservatório de Peixe Angical, onde a riqueza de gêneros variou entre 78 e 114 espécies). Concordamos também com Brown et al. (2016) que estudos eficientes (para detectar a dinâmica compensatória) “provavelmente requerirão dados experimentais ou observacionais em escalas temporais adequadas e analisados com metodologias adequadas”. Vasseur et al.(2014), ao discutirem a raridade da dinâmica compensatória em populações zooplancônicas de lagos temperados, argumentaram que a hipótese mais verossímil está relacionada com o fato que interações competitivas intensas (que causariam dinâmicas compensatórias) ocorrem apenas durante um período muito curto do ciclo sazonal. Portanto, de acordo com esses autores, a detecção da dinâmica compensatória requereria amostragens mais frequentes que aquelas realizadas na maioria dos lagos que eles estudaram.

Por outro lado, análises empíricas de dezenas de conjuntos de dados indicam que, de fato, a dinâmica compensatória é rara em ecossistemas terrestres e aquáticos (Houlahan et al. 2007; Vasseur et al. 2014). Assim, nossos resultados, aqueles obtidos nessas análises empíricas e os próprios trabalhos que descrevem as condições particulares necessárias para a detecção da dinâmica compensatória (Vasseur et al. 2014; Brown et al. 2016) apontam para uma direção. Especificamente, ao invés de considerar que essa dinâmica é prevalente, mas que, ao mesmo tempo, depende de condições locais particulares, do período de análise, das escalas temporais analisadas e dos métodos utilizados, nos parece mais parcimonioso considerar que a dinâmica compensatória é, de fato, rara na natureza.

Em geral, a análise da literatura recente sugere que a dinâmica compensatória é mais uma daquelas ideias em ecologia que podem ser classificadas como zumbis (Moles & Ollerton, 2016) ou John McClane (o policial do filme *Die hard*).

De acordo com (Houlahan et al., 2007), as implicações da raridade da dinâmica compensatória para a teoria ecológica são importantes. A ideia de estabilidade de variáveis agregadas (e.g. produção da biomassa total) em ecologia de ecossistemas (ver Gonzalez and Loreau 2009 para um artigo de revisão) deveria ser amplamente revista dada a raridade da dinâmica compensatória. Em termos de ecologia de comunidades, essa raridade também sugere que um pressuposto fundamental da teoria neutra (Hubbell, 2001), ou seja, que a dinâmica de uma determinada comunidade é regida por um processo de soma-zero, é pouco provável de ser atendido em sistemas naturais. O mesmo pode ser inferido para teorias que assumem um papel crucial da competição interespecífica no controle das variações populacionais ao longo do tempo. Nossos resultados coadunam com aqueles obtidos por Houlahan et al. (2007) ao indicarem que correlações positivas entre as dinâmicas dos gêneros fitoplanctônicos no reservatório de Peixe Angical são mais frequentes que correlações negativas. Assim, as ideias citadas acima (i.e., estabilidade, neutralidade e interações competitivas) não são, muito provavelmente, aplicáveis em nosso estudo. Ao contrário, considerando a abordagem proposta por Micheli et al. (1999), o padrão sincrônico (predominância de correlações positivas entre as dinâmicas temporais das densidades) pode ocorrer quando (i) os táxons respondem similarmente às mudanças temporais (sazonais ou de longo prazo) de fatores abióticos ou (ii) quando há interações positivas entre esses táxons. Assim, inferimos que as dinâmicas das comunidades fitoplanctônicas, em diferentes locais do reservatório de Peixe Angical, foram controladas preponderantemente por variações ambientais abióticas.

Em um estudo realizado no Lago de Constança, Jochimsen et al. (2013) especularam que as reduções dos teores de fósforo foram responsáveis pelo término da dinâmica compensatória entre grupos fitoplanctônicos. Nesse contexto, as condições oligotróficas do reservatório de Peixe Angical poderiam explicar porque a dinâmica compensatória não foi encontrada nesse sistema (além do predomínio de relações positivas entre pares de gêneros). Uma vez que o reservatório de Peixe Angical ocupa uma posição mais a jusante na cascata de reservatório do rio Tocantins, o estado de oligotrofia pode, por sua vez, ser explicado, pela retenção de nutrientes nos reservatórios de montante. Assim, não podemos descartar a hipótese que o eventual aumento do estado trófico do reservatório não induza dinâmicas compensatórias. Para as condições ambientais vigentes, no entanto, nossos resultados indicam que as dinâmicas das comunidades fitoplanctônicas locais são, em geral, sincronizadas. Concluindo, em consonância com outras análises realizadas com dados observacionais (e. g. Houlihan et al. 2007; Vasseur et al. 2014; Tredennick et al. 2017), esses resultados sugerem que variações ambientais, ao invés de interações competitivas, são as principais responsáveis pelas dinâmicas positivamente correlacionadas das comunidades fitoplanctônicas locais.

Embora a literatura frequentemente discuta as possíveis causas de dinâmicas correlacionadas, sejam negativas (e.g. competição) ou positivas (respostas similares dos táxons em relação às variações ambientais), a discussão sobre dinâmicas independentes tende a ser lacônica. É curioso, no entanto, que esse resultado, pelo menos em nosso estudo (e especulamos que também em outras avaliações de dados observacionais; e.g., Houlihan et al. 2007; Vasseur et al. 2014), é o mais frequente. Poder-se-ia argumentar que a frequência de dinâmicas correlacionadas (positiva ou negativamente) aumentaria no caso de análises realizadas dentro das classes fitoplanctônicas. De fato, estudos de simulação (ver Gonzalez and Loreau 2009) e a teoria neutra sugerem maior propensão a

dinâmica compensatória e a dinâmica sincronizada, respectivamente, com o aumento da similaridade funcional entre os táxons. No entanto, mesmo quando as análises foram realizadas separadamente para as classes do fitoplâncton (que tendem a representar grupos morfológicos funcionais homogêneos em termos taxonômicos, principalmente Cyanophyceae e Bacillariophyceae; Kruk et al. 2010), os nossos resultados indicaram que dinâmicas independentes ainda foram mais frequentes que sincronizadas e, principalmente, compensatórias (Fig. S1-S4). De acordo com Micheli et al. (1999), a elevada frequência de dinâmicas independentes (assíncronas) pode resultar de respostas idiossincráticas das espécies em relação aos fatores abióticos. Diante desses resultados, é difícil não assumir uma visão Gleasoniana (Gleason, 1926) das comunidades.

Em geral, nossa expectativa que os trechos superiores (tributários) do reservatório de Peixe Angical apresentariam comunidades com dinâmicas mais sincronizadas, quando comparados com os trechos lênticos, foi corroborada. Ademais, nossos resultados apoiam nossa expectativa de predomínio de elevada variabilidade agregada. Em termos da abordagem proposta por Micheli et al. (1999), as comunidades fitoplanctônicas analisadas nos trechos superiores do reservatório tenderam a apresentar baixa variabilidade composicional (dinâmicas sincrônicas) e elevada variabilidade agregada. Nos trechos próximos da barragem, essas comunidades tenderam a apresentar elevadas variabilidades composicional (dinâmicas assíncronas ou independentes) e agregada. No entanto, análises das relações entre pares de gêneros (para a comunidade total ou para cada classe separadamente) indicam o predomínio geral de dinâmicas independentes. Esses resultados sugerem, respectivamente, que: (i) respostas similares às variações ambientais podem explicar os casos de sincronia quando as análises foram realizadas para a comunidade com um todo; (ii) fortes interações competitivas são pouco prováveis de explicar as dinâmicas dos táxons analisados; (iii) as respostas da maior parte dos gêneros

às variações ambientais tendem a ser idiossincráticas. Em conjunto, eles também apontam que as predições (ou pressupostos) de diferentes arcabouços teóricos em ecologia não são corroboradas (ou atendidos) em sistemas naturais.

## **Referências**

Ammar, R., V. Kazpard, M. Wazne, A. G. El Samrani, N. Amacha, Z. Saad, & L. Chou, 2015. Reservoir sediments: a sink or source of chemicals at the surface water-groundwater interface. *Environmental Monitoring and Assessment* 187:.

Barry, J. P., C. H. Baxter, R. D. Sagarin, & S. E. Gilman, 1995. Climate-Related, Long-Term Faunal Changes in a California Rocky Intertidal Community. *Science* 267: 672–675.

Brown, B. L., A. L. Downing, & M. A. Leibold, 2016. Compensatory dynamics stabilize aggregate community properties in response to multiple types of perturbations. *Ecology* 97: 2021–2033.

Brown, B. L., & R. L. Lawson, 2010. Habitat heterogeneity and activity of an omnivorous ecosystem engineer control stream community dynamics. *Ecology* 91: 1799–1810.

de Mazancourt, C., F. Isbell, A. Larocque, F. Berendse, E. De Luca, J. B. Grace, B. Haegeman, H. Wayne Polley, C. Roscher, B. Schmid, D. Tilman, J. van Ruijven, A. Weigelt, B. J. Wilsey, & M. Loreau, 2013. Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecology Letters* 16: 617–625.

Fischer, J. M., T. M. Frost, & A. R. Ives, 2001. Compensatory Dynamics in Zooplankton Community Responses to Acidification: Measurement and Mechanisms. *Ecological Applications* 11: 1060.

Gaston, K. J., & B. H. McArdle, 1994. The Temporal Variability of Animal Abundances: Measures, Methods and Patterns. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 345: 335–358.

- Gleason, H. A., 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club.* , 7–26.
- Gonzalez, A., & M. Loreau, 2009. The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 393–414.
- Grman, E., J. A. Lau, D. R. Schoolmaster, & K. L. Gross, 2010. Mechanisms contributing to stability in ecosystem function depend on the environmental context. *Ecology Letters* 13: 1400–1410.
- Guo, Q., & J. H. Brown, 1997. Interactions between winter and summer annuals in the Chihuahuan Desert. *Oecologia* 111: 123–128.
- Hallett, L. M., J. S. Hsu, E. E. Cleland, S. L. Collins, T. L. Dickson, E. C. Farrer, L. A. Gherardi, K. L. Gross, R. J. Hobbs, L. Turnbull, & K. N. Suding, 2014. Biotic mechanisms of community stability shift along a precipitation gradient. *Ecology* 95: 1693–1700.
- Hallett, L. M., S. K. Jones, A. A. M. MacDonald, M. B. Jones, D. F. B. Flynn, J. Ripplinger, P. Slaughter, C. Gries, & S. L. Collins, 2016. *codyn*: An R package of community dynamics metrics. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1146–1151.
- Hillebrand, H., B. Blasius, E. T. Borer, J. M. Chase, J. A. Downing, B. K. Eriksson, C. T. Filstrup, W. S. Harpole, D. Hodapp, S. Larsen, A. M. Lewandowska, E. W. Seabloom, D. B. Van de Waal, & A. B. Ryabov, 2018. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology* 55: 169–184.
- Houlihan, J. E., D. J. Currie, K. Cottenie, G. S. Cumming, S. K. M. Ernest, C. S. Findlay, S. D. Fuhlendorf, U. Gaedke, P. Legendre, J. J. Magnuson, B. H. McArdle, E. H. Muldavin, D. Noble, R. Russell, R. D. Stevens, T. J. Willis, I. P. Woivod, & S. M.

- Wondzell, 2007. Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 3273–3277.
- Hubbell, S. P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Jochimsen, M. C., R. Kümmerlin, & D. Straile, 2013. Compensatory dynamics and the stability of phytoplankton biomass during four decades of eutrophication and oligotrophication. *Ecology Letters* 16: 81–89.
- Kennedy, R. H., & W. W. Walker, 1990. Reservoir nutrient dynamics. *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives* 109–132.
- Kimmel, B. L., O. T. Lind, & L. J. Paulson, 1990. Reservoir primary production In Thornton, K. W., B. L. Kimmel, & F. E. Payne (eds), *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. Wiley, New York: 133–194.
- Klug, J. L., J. M. Fischer, A. R. Ives, & B. Dennis, 2000. Compensatory dynamics in planktonic community responses to pH perturbations. *Ecology* 81: 387–398.
- Kruk, C., V. L. M. Huszar, E. T. H. M. Peeters, S. Bonilla, L. Costa, M. L. Rling, C. S. Reynolds, M. Scheffer, & M. Lüring, 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology* 55: 614–627.
- Lange, H., 2005. *Time-series Analysis in Ecology*.
- Loreau, M., & C. de Mazancourt, 2008. Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *The American naturalist* 172: E48–66.
- Loreau, M., & C. de Mazancourt, 2013. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology letters* 16: 106–115.
- Lund, J. W. G., C. Kipling, E. D. Cren, & T. F. House, 1958. The inverted microscope

method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* Springer Netherlands 11: 143–170.

Mérona, B. de, A. A. Juras, G. M. dos Santos, & I. H. A. Cintra, 2010. Os peixes e a pesca no Baixo Rio Tocantins Vinte anos depois da UHE Tucuruí.

Micheli, F., K. L. Cottingham, J. Bascompte, O. N. Bjornstad, G. L. Eckert, J. M. Fischer, T. H. Keitt, B. E. Kendall, J. L. Klug, & J. A. Rusak, 1999. The Dual Nature of Community Variability. *Oikos* 85: 161.

Moles, A. T., & J. Ollerton, 2016. Is the notion that species interactions are stronger and more specialized in the tropics a zombie idea?. *Biotropica* 48: 141–145.

Peel, M. C., B. L. Finlayson, & T. A. McMahon, 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *HESSD Earth Syst. Sci. Discuss* 4: 439–473.

Schluter, D., 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology* 65: 998–1005.

Teodoru, C., & B. Wehrli, 2005. Retention of sediments and nutrients in the Iron Gate I Reservoir on the Danube River. *Biogeochemistry* 76: 539–565.

Thornton, K. W., Bruce L. Kimmel, & F. E. Payne, 1990. *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. Wiley.

Tilman, D., 1996. Biodiversity: Population Versus Ecosystem Stability. *Ecology* 77: 350–363.

Tredennick, A. T., P. B. Adler, & F. R. Adler, 2017. The relationship between species richness and ecosystem variability is shaped by the mechanism of coexistence. *Ecology Letters* 20: 958–968.

Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. int. Ver. theor. angew. Limnol.* 9: 1–38.

Vasseur, D. A., J. W. Fox, A. Gonzalez, R. Adrian, B. E. Beisner, M. R. Helmus, C.

Johnson, P. Kratina, C. Kremer, C. de Mazancourt, E. Miller, W. A. Nelson, M. Paterson, J. A. Rusak, J. B. Shurin, & C. F. Steiner, 2014a. Synchronous dynamics of zooplankton competitors prevail in temperate lake ecosystems. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 281: 20140633.

Vasseur, D. A., J. W. Fox, A. Gonzalez, R. Adrian, B. E. Beisner, M. R. Helmus, C. Johnson, P. Kratina, C. Kremer, C. de Mazancourt, E. Miller, W. A. Nelson, M. Paterson, J. A. Rusak, J. B. Shurin, & C. F. Steiner, 2014b. Synchronous dynamics of zooplankton competitors prevail in temperate lake ecosystems. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 281.

Vasseur, D. A., & U. Gaedke, 2007. Spectral analysis unmasks synchronous and compensatory dynamics in plankton communities. *Ecology* 88: 2058–2071.

Vasseur, D. A., U. Gaedke, & K. S. McCann, 2005. A seasonal alternation of coherent and compensatory dynamics occurs in phytoplankton. *Oikos* 110: 507–514.

Vinebrooke, R. D., D. W. Schindler, D. L. Findlay, M. A. Turner, M. Paterson, & K. H. Mills, 2003. Trophic dependence of ecosystem resistance and species compensation in experimentally acidified Lake 302s (Canada). *Ecosystems* 6: 101–113.

Wilcox, K. R., A. T. Tredennick, S. E. Koerner, E. Grman, L. M. Hallett, M. L. Avolio, K. J. La Pierre, G. R. Houseman, F. Isbell, D. S. Johnson, J. M. Alatalo, A. H. Baldwin, E. W. Bork, E. H. Boughton, W. D. Bowman, A. J. Britton, J. F. Cahill, S. L. Collins, G. Du, A. Eskelinen, L. Gough, A. Jentsch, C. Kern, K. Klanderud, A. K. Knapp, J. Kreyling, Y. Luo, J. R. McLaren, P. Megonigal, V. Onipchenko, J. Prevéy, J. N. Price, C. H. Robinson, O. E. Sala, M. D. Smith, N. A. Soudzilovskaia, L. Souza, D. Tilman, S. R. White, Z. Xu, L. Yahdjian, Q. Yu, P. Zhang, & Y. Zhang, 2017. Asynchrony among local communities stabilises ecosystem function of metacommunities. *Ecology Letters* 20: 1534–1545.

## Material Suplementar

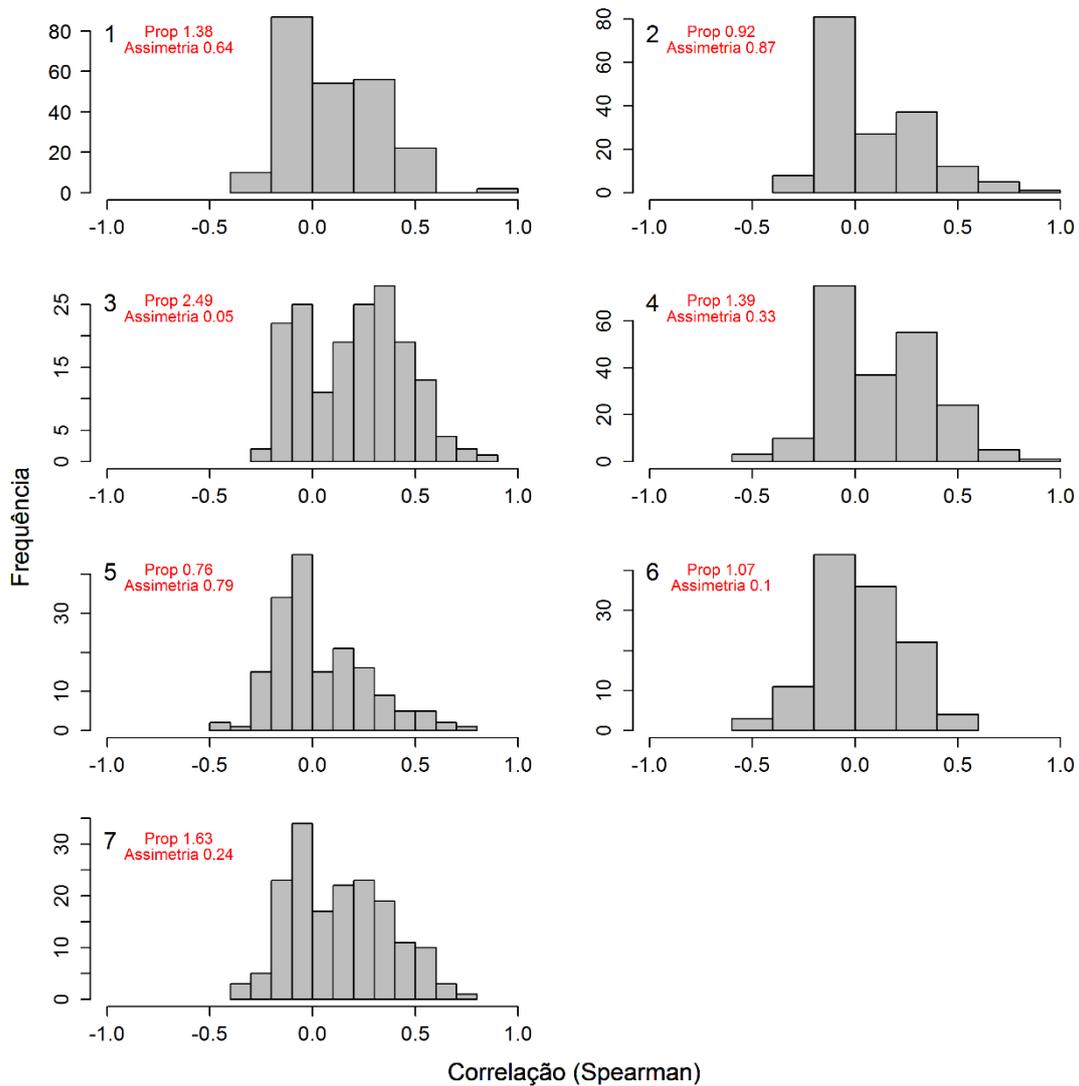


Figura S1. Correlações de Spearman entre as densidades de pares de gêneros da classe Bacilariophyceae no reservatório de Peixe Angical. Os dados foram obtidos ao longo de 25 meses entre 2004 e 2013 e em sete locais de coleta (1, 2,...,7; ver Figura 1). As proporções entre os números de correlações positivas e negativas também são apresentadas, além da estatística de assimetria.

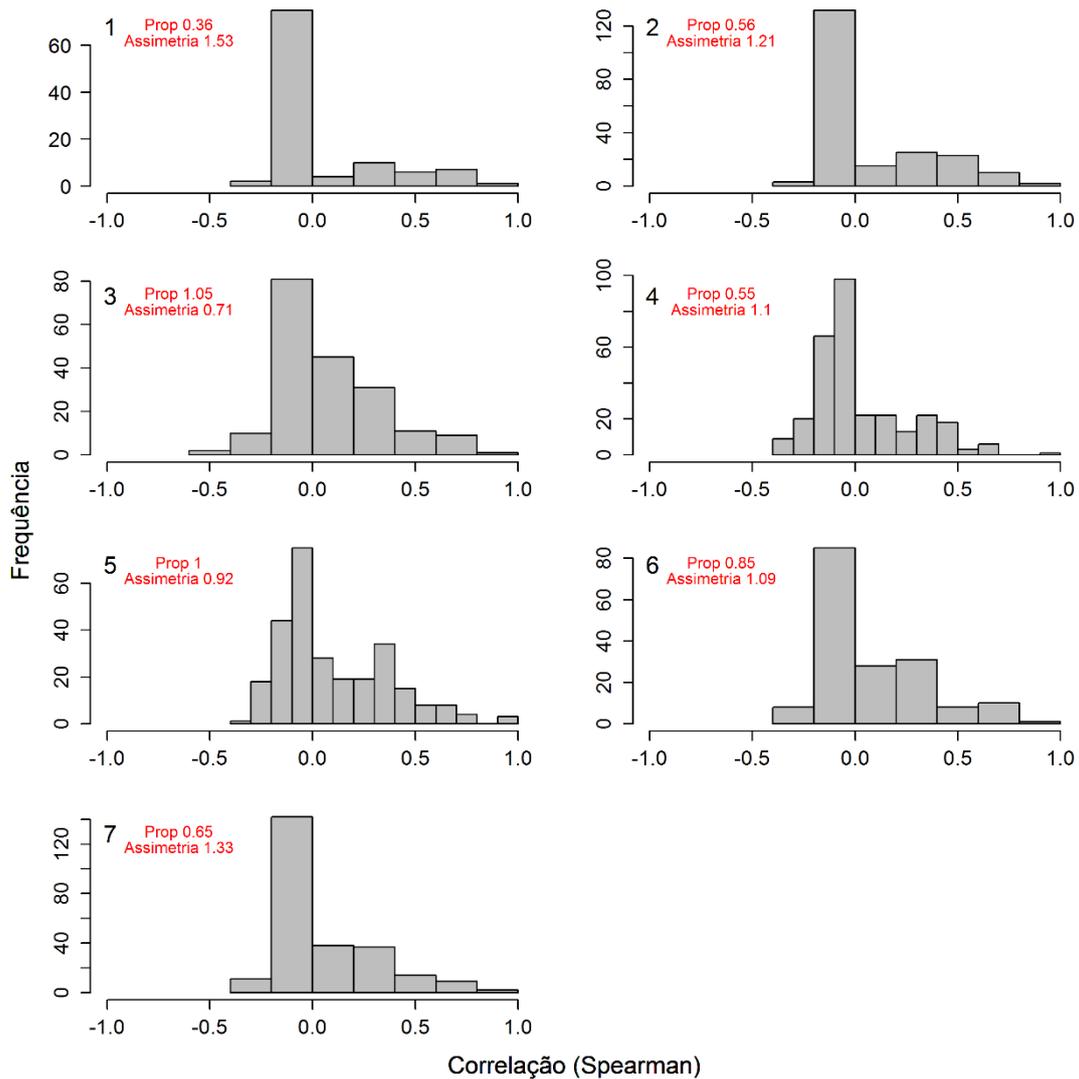


Figura S2. Correlações de Spearman entre as densidades de pares de gêneros da classe Cyanophyceae no reservatório de Peixe Angical. Os dados foram obtidos ao longo de 25 meses entre 2004 e 2013 e em sete locais de coleta (1, 2,...,7; ver Figura 1). As proporções entre os números de correlações positivas e negativas também são apresentadas, além da estatística de assimetria.

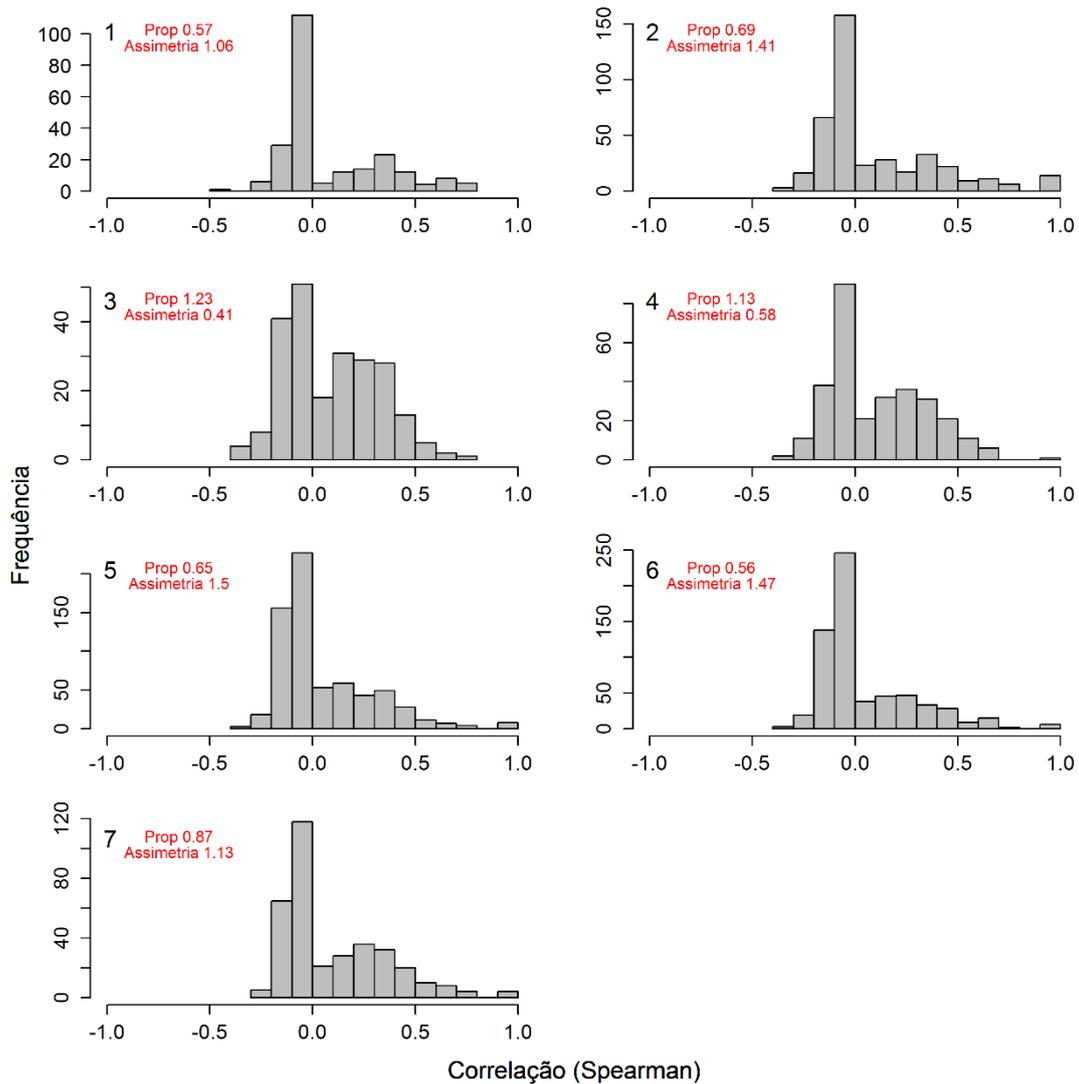


Figura S3. Correlações de Spearman entre as densidades de pares de gêneros da classe Chlorophyceae no reservatório de Peixe Angical. Os dados foram obtidos ao longo de 25 meses entre 2004 e 2013 e em sete locais de coleta (1, 2,...,7; ver Figura 1). As proporções entre os números de correlações positivas e negativas também são apresentadas, além da estatística de assimetria.

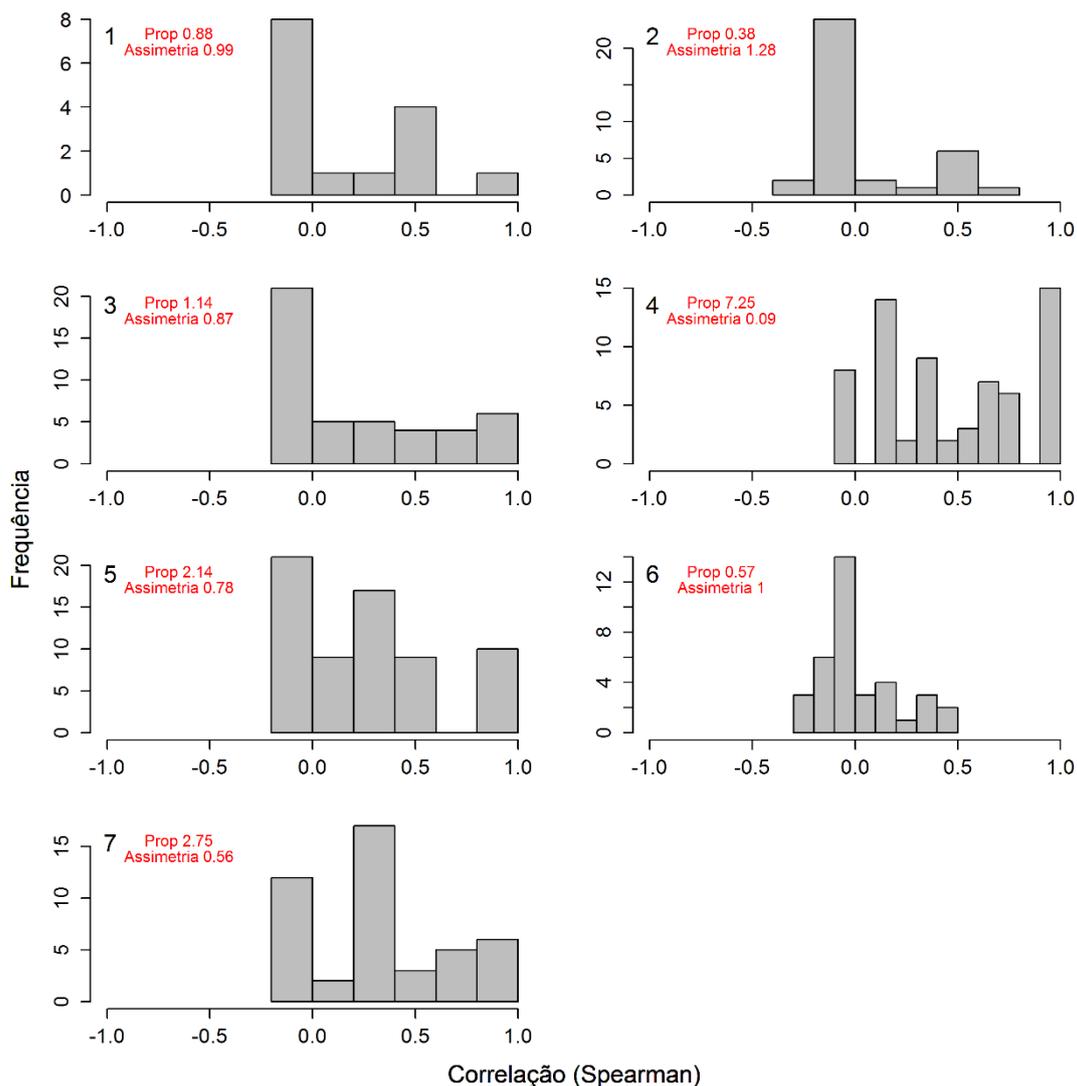


Figura S4. Correlações de Spearman entre as densidades de pares de gêneros da classe Zygnemaphyceae no reservatório de Peixe Angical. Os dados foram obtidos ao longo de 25 meses entre 2004 e 2013 e em sete locais de coleta (1, 2,...,7; ver Figura 1). As proporções entre os números de correlações positivas e negativas também são apresentadas, além da estatística de assimetria.

## **Principais conclusões e implicações**

### **Capítulo 1**

Em geral, as dinâmicas locais da biomassa perifítica na planície de inundação do Alto rio Paraná não foram significativamente correlacionadas: (i) com as dinâmicas da própria biomassa perifítica observadas em outros locais (i.e., baixa sincronia espacial); (ii) com os valores observados da biomassa perifítica obtidos em tempos anteriores (i.e. baixa autocorrelação temporal), (iii) com os níveis de sincronia ambiental e (iv) com as distâncias geográficas entre locais de coleta. Esses resultados são surpreendentes uma vez que a biomassa perifítica é considerada um indicador ecológico em diferentes sistemas aquáticos. Os resultados obtidos nesse estudo sugerem que temos uma baixa capacidade de predição da biomassa perifítica. Portanto, a visão generalizada de que essa variável é um indicador ecológico confiável deve ser reavaliada.

### **Capítulo 2**

Os baixos valores médios de sincronia espacial no reservatório de Peixe Angical indicam, para as diferentes métricas consideradas, a predominância de fatores locais controlando as dinâmicas das populações locais fitoplânctônicas. As matrizes de sincronia ambiental e distância geográfica não foram significativamente correlacionadas com as matrizes de sincronia de gêneros; por outro lado, as matrizes de sincronia das classes mais abundantes no reservatório (e.g., Cyanophyceae, Bacillariophyceae e Chlorophyceae) foram significativamente correlacionadas com a matriz de sincronia ambiental. Esses resultados indicam que a detecção do efeito Moran depende da

resolução taxonômica. Em média, gêneros especialistas apresentaram dinâmicas mais sincronizadas que gêneros generalistas.

### **Capítulo 3**

Provavelmente em função de condições abióticas mais restritivas para o crescimento do fitoplâncton, o trecho superior do reservatório de Peixe Angical apresentou dinâmicas interespecíficas sincronizadas. Por outro lado, as comunidades locais de trechos mais próximos da barragem apresentaram dinâmicas independentes. Esses resultados podem indicar que avaliações realizadas para uma comunidade local não são suficientes. Para as diferentes regiões do reservatório, no entanto, elevados valores de variação agregada foram observados. Em geral, embora exista o predomínio de relações positivas entre as densidades de pares de gêneros fitoplanctônicos, os valores de correlação foram baixos, indicando dinâmicas independentes. Em conjunto, esses resultados sugerem que a dinâmica compensatória é um fenômeno raro. Ademais eles também indicam que um pressuposto fundamental da teoria neutra (dinâmica de soma zero) é raramente atendido. Mesmo diante de evidências contrárias, uma análise não exaustiva da literatura sugere que dinâmicas compensatórias e suas implicações (e.g., importância de interações competitivas controlando as dinâmicas das comunidades e estabilidade de propriedades ecossistêmicas) são comuns em sistemas naturais. De acordo com essa literatura, a detecção da dinâmica compensatória é dependente de vários fatores ambientais (e.g., estado trófico, nível trófico, pH, etc.) e metodológicos (e.g., análises estatísticas utilizadas e frequência das amostragens). A alternativa mais simples (i.e., raridade da dinâmica compensatória) é considerada em poucos estudos.