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

Vanessa Guimarães Lopes

Preponderância da dinâmica hidrológica sobre a sincronia e padrões de diversidade beta de comunidades zooplanctônicas

> Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini Co-orientadora: Profa. Dra. Christina Wyss Castelo Branco

> > GOIÂNIA - GO 2015

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

Vanessa Guimarães Lopes

Preponderância da dinâmica hidrológica sobre a sincronia e padrões de diversidade beta de comunidades zooplanctônicas

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 Co-orientadora: Profa. Dra. Christina Wyss Castelo Branco

> Goiânia - GO 2015

Ficha catalográfica elaborada automaticamente com os dados fornecidos pelo(a) autor(a), sob orientação do Sibi/UFG.

| Guimarães Lopes, Vanessa Preponderância da dinâmica hidrológica sobre a sincronia e padrões de diversidade beta de comunidades zooplanctônicas [manuscrito] / Vanessa Guimarães Lopes 2015. vii, 95 f. |
|--|
| Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini; co-orientadora Christina Wyss Castelo Branco. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Goiânia, 2015. |
| 1. diversidade beta. 2. sincronia espacial. 3. reservatório tropical. 4. zooplâncton. I. Mauricio Bini, Luis, orient. II. Wyss Castelo Branco, Christina , co-orient. III. Título. |

Dedico esse trabalho aos meus pais, por serem tudo que eu mais admiro

AGRADECIMENTOS

Como personagem muito importante nessa caminhada agradeço ao meu orientador Prof. Luis Mauricio Bini por todas as valiosas lições e pela infinita paciência nas explicações com desenhos e modelos. Talvez você não tenha ideia do tamanho crescimento que alcancei durante esse tempo, por isso reforço que serei eternamente grata. Obrigada Querido Professor!

Agradeço profundamente a minha co-orientadora e amiga Profa. Christina Wyss Castelo Branco pela parceria de longa data, sem seus incentivos eu não teria chegado até aqui. Além da permanente disposição para discussões e sugestões ao longo de todo o processo.

À Profa. Betina Kozlowski-Suzuki pela amizade e pela enorme contribuição a minha formação e ao desenvolvimento desse trabalho, sempre com sugestões e críticas que me fazem pensar e repensar sobre tudo.

Aos professores do programa de pós-graduação em Ecologia e Evolução que direta ou indiretamente contribuíram para meu amadurecimento como pesquisadora. Em especial aos professores que fizeram parte da banca de qualificação, Rodrigo Daud e Paulo DeMarco, aprendi muito mais do que poderia esperar, muito obrigada!

Aos professores Priscilla de Carvalho, João Carlos Nabout, Ludgero G. C. Vieira, Luiz Felipe Machado Velho, Claudia Costa Bonecker e Rodrigo Daud, por concordarem em participar desta banca de avaliação e pelas valiosas sugestões que certamente engradecerão este trabalho.

Aos colegas de laboratório (LETS) de ontem e hoje, que fomentam discussões e variadas interpretações sobre diversos assuntos, científicos ou não, tornando a rotina de trabalho bem mais interessante ... Bruno Barreto, Kelly, Welma, Talita, Lorena, Fabricio, Clarissa, Dioguinho, Ricardo, Sidney, Macaxeira, David, Jesus, Luciano, Lucas, Jaques, Helen, Hauanny, Dani, Gisa, Fab Ceará e Geizi. Em especial à Fernanda Mello e Sara Spacek que me receberam com paciência quando iniciei meus trabalhos na ecologia e evolução.

Aos colegas dos demais laboratórios (Metaland, LabComp, Lieb, Comunidades, CBLab) por variadas trocas de conhecimento e produtivas conversas de corredor ... Fabão, Raísa, Fernanda Fava, Priscila Lemes, Renan, Julio Zip.

Apesar de nem sempre diretamente ligados ao processo de elaboração da tese, agradeço imensamente aos novos amigos que ganhei. O convívio social, ainda que não possa ser contabilizado no trabalho que apresento, é sem dúvida parte importante no meu aprimoramento pessoal e profissional. Para tanto agradeço alguns nomes em especial: Núbia-Lud, Karina, Renata, Paola, Thiago, Maracahipes, Daniele Goeldner, Fernanda Melo, Roger Faria, Sara Varela, Leandro Juen, Vanessinha, Danira, Frã e Daiany.

Dentro do contexto de pessoas que conhecemos e que nos modificam gerando impacto na vida pessoal e profissional, eu agradeço à Tia Ísis por fazer parecer mais fácil e agradável a rotina longe da família.

Aos meus amigos e parceiros de coleta e processamento de amostras na UNIRIO desde muito antes do início desse doutorado, Leonardo, Izidro, Clarice, Júlio, Carol, Gustavo, Adriana e Daniel.

Ao programa de pós-graduação em Ecologia e Evolução e todo o seu corpo de funcionários pela pronta ajuda, sempre que necessitei de assistência.

À CAPES pela bolsa de doutorado.

À Light S.A. pelo suporte logístico nas coletas e financiamento do projeto de monitoramento que gerou o banco de dados que utilizo.

SUMÁRIO

| APRESENTAÇÃO GERAL | 1 |
|--------------------|---|
| REFERÊNCIAS | 4 |

CAPÍTULO I

A sincronia ambiental é mais importante que a distância geográfica para predizer a sincronia espacial de populações zooplanctônicas 6

| RESUMO | 6 |
|---------------------------|----|
| ABSTRACT | 7 |
| INTRODUÇÃO | 7 |
| MÉTODOS | 10 |
| Área de estudo | 11 |
| Amostragens | 12 |
| Comunidade zooplanctônica | 12 |
| Dados ambientais | 12 |
| Análise de dados | 13 |
| RESULTADOS | 15 |
| DISCUSSÃO | 25 |
| REFERÊNCIAS | 30 |
| MATERIAL SUPLEMENTAR | 36 |

CAPÍTULO II

| Variação temporal de longo prazo da diversidade beta zooplanctônica | | |
|---|----|--|
| RESUMO | 40 | |
| ABSTRACT | 40 | |
| INTRODUÇÃO | 41 | |
| MÉTODOS | 44 | |
| Área de estudo | 44 | |
| Amostragens | 45 | |
| Medidas de diversidade beta | 46 | |
| Variáveis explanatórias | 48 | |
| Análise dos dados | 49 | |

| RESULTADOS | 50 |
|----------------------|----|
| DISCUSSÃO | 57 |
| REFERÊNCIAS | 63 |
| MATERIAL SUPLEMENTAR | 68 |

CAPÍTULO III

| Diversidade beta temporal da comunidade zooplanctônica ao longo do eix | 0 |
|--|-------------|
| longitudinal de um reservatório | 70 |
| RESUMO | 70 |
| ABSTRACT | 71 |
| INTRODUÇÃO | 71 |
| MÉTODOS | 73 |
| Área de estudo | 73 |
| Amostragens | 74 |
| Medidas de variação temporal da comunidade zooplanctônica para cada local de coleta (a | liversidade |
| beta e aninhamento) | 75 |
| Medidas de variação ambiental ao longo do tempo para cada local de coleta | 77 |
| Modelagem da diversidade beta entre os meses de coleta | 77 |
| RESULTADOS | 79 |
| DISCUSSÃO | 83 |
| REFERÊNCIAS | 88 |
| MATERIAL SUPLEMENTAR | 94 |
| CONCLUSÃO GERAL | 96 |

APRESENTAÇÃO GERAL

Os ambientes aquáticos estão sujeitos a grande variabilidade em curta escala de tempo, o que os torna modelos ideais para a investigação de padrões e processos ecológicos (Reynolds 1998, Tundisi 2003). Dentre as várias comunidades de um ecossistema aquático, a comunidade zooplanctônica é uma das mais conhecidas cientificamente. O zooplâncton constitui um grupo que reúne animais pertencentes a diferentes categorias sistemáticas e que possuem como característica comum a impossibilidade de vencer as correntes d'água, ainda que possuam algum grau de mobilidade, efetuando pequenos movimentos entre estratos verticais e horizontais da coluna d'água em resposta às interações bióticas e abióticas (Esteves 1998; Lampert & Sommer 2007).

A variabilidade ambiental pode influenciar a distribuição de muitas espécies e aumentar a estabilidade de processos ecossistêmicos (Loreau & de Mazancourt 2013). Analisar a diversidade de espécies, portanto, pode ser uma ferramenta muito útil para os ecólogos (Hamilton 2005). Tradicionalmente, a diversidade tem sido dividida em local (α) e regional (γ). Contudo, a partir de 1960, surge a ideia de medir a variação na composição de espécies ao longo de um gradiente, a diversidade beta (β) (Whittaker 1960, 1972). As medidas de diversidade beta permitem associar a variação na diversidade de espécies a um ou mais gradientes seja ambiental ou temporal (Anderson *et al.* 2011).

Ainda que seja bem conhecido que todas as comunidades ecológicas experimentem substituições temporais em suas composições (MacArthur & Wilson 1967), temos informações limitadas sobre os mecanismos subjacentes dessas substituições (Magurran & Henderson 2010). Dados de longo prazo oferecem possibilidades de melhor compreensão das mudanças de biodiversidade (Magurran *et al.* 2010) e, consequentemente, da dinâmica de populações. Diante disso, a presente tese

1

visa investigar a variabilidade espacial e temporal da comunidade zooplanctônica em um reservatório tropical, além de inferir a intensidade de alterações na estrutura dessa comunidade geradas por mudanças ambientais ao longo do tempo.

O primeiro capítulo visa examinar a sincronia espacial de populações do zooplâncton e de variáveis ambientais em um reservatório tropical (reservatório Ribeirão das Lajes, RJ). A sincronia espacial apresenta implicações importantes tanto para a persistência de populações como para a possibilidade de utilizar poucos locais de monitoramento como "sentinelas" de toda uma região de interesse. Elevada sincronia espacial pode aumentar o risco de extinção de populações locais, que respondem de forma similar às alterações ambientais. Por outro lado, essa resposta similar às variações ambientais possibilita o uso de menos locais para o monitoramento ambiental de uma dada região. O difundido padrão sincrônico em diversas populações tem incentivado os ecólogos na busca dos mecanismos subjacentes aos mesmos (Liebhold *et al.* 2004). Assim, no primeiro capítulo, são investigados os fatores que podem sincronizar as dinâmicas das populações locais, incluindo a distância geográfica entre os locais, a distância ambiental (distância Euclidiana entre os locais considerando as variáveis ambientais) e sincronia ambiental (correlação de Pearson entre os locais para as variáveis ambientais) dentro do reservatório Ribeirão das Lajes.

O segundo capítulo propõe entender a variação temporal da diversidade beta entre os locais de amostragem (i.e., variação temporal da diversidade beta espacial). Para um dado conjunto de localidades, investigar as diferenças na composição e abundância de espécies em função da heterogeneidade ambiental (produtividade e hidrologia). Os padrões espaciais são o tópico estudado em grande parte das pesquisas em diversidade beta (Magurran 2004; Soininen *et al.* 2007a; Soininen, McDonald & Hillebrand 2007b) e os reservatórios hidrelétricos podem ser considerados excelentes modelos para o estudo da diversidade beta tendo em vista a elevada heterogeneidade horizontal nas condições ambientais (Ford 1990). Segundo Chase (2010), as diferenças de composição e abundância das espécies entre locais podem ser explicadas pela variação espacial nas condições ambientais. Entretanto, os padrões de diversidade beta também podem ser formados por dispersão passiva (ou processos de transporte) (Ricklefs 2008).

O terceiro capítulo objetiva compreender a variabilidade da diversidade beta temporal. A perspectiva temporal pode nos ajudar a entender como a diversidade é afetada pelos efeitos das mudanças ambientais (Magurran 2004). A ocorrência ou não de espécies raras nas amostras, assim como as novas espécies que dispersam para a área em questão, são alguns fatores que influenciam a diversidade beta temporal (Larson & Passy 2013). Portanto, temporalmente, dois padrões podem ser observados: diversificação ou homogeneização da comunidade (Olden & Poff 2003), sem mencionar o papel das mudanças ambientais direcionando as flutuações da comunidade zooplanctônica ao longo do tempo.

Ao investigar as relações espaciais e temporais da comunidade zooplanctônica é possível inferir sobre o funcionamento do sistema. Por exemplo, assembleias mais diversas refletem habitats mais estáveis, já que mais espécies podem compensar quaisquer mudanças que ocorram no ambiente (Magurran & Henderson 2010). Ainda que seja um debate permanente dentro da ecologia, muitos trabalhos demonstram a relação positiva entre diversidade e funcionamento do ecossistema como mencionado por Schwartz *et al.* (2000). Salientando que em reservatórios, principalmente aqueles usados para o abastecimento de água, o entendimento da variabilidade temporal das comunidades pode ser um fator importante a ser considerado para fins de gestão de qualidade (Sartori *et al.* 2009).

REFERÊNCIAS

- Anderson M.J., Crist T.O., Chase J.M., Vellend M., Inouye B.D., Freestone A.L., *et al.* (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters* **14**, 19–28.
- Chase J.M. (2010) Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science (New York, N.Y.)* **328**, 1388–91.

Esteves F. de A. (1998) Fundamentos de limnologia, 2. ed. Interciência, Rio de Janeiro.

- Ford D.E. (1990) Reservoir transport processes. In: *Reservoir limnology: ecological perspectives*. (Eds K.W. Thornton, B.L. Kimmel & F.E. Payne), pp. 15–43. John Wiley & Sons, New York.
- Hamilton A.J. (2005) Species diversity or biodiversity? *Journal of environmental management* **75**, 89–92.
- Lampert W. & Sommer U. (2007) Limnoecology.
- Larson C.A. & Passy S.I. (2013) Rates of species accumulation and taxonomic diversification during phototrophic biofilm development are controlled by both nutrient supply and current velocity. *Applied and environmental microbiology* **79**, 2054–60.
- Liebhold A.M., Sork V., Peltonen M., Koenig W.D., Bjørnstad O.N., Westfall R., *et al.* (2004) Within-population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks. *Oikos* **104**, 156–164.
- Loreau M. & de Mazancourt C. (2013) Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology letters* **16 Suppl 1**, 106–15.
- MacArthur R.A. & Wilson E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Magurran A.E. (2004) Measuring Biological Diversity. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Magurran A.E., Baillie S.R., Buckland S.T., Dick J.M., Elston D.A., Scott E.M., *et al.* (2010) Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in ecology & evolution* (*Personal edition*) 25, 1–9.
- Magurran A.E. & Henderson P.A. (2010) Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **365**, 3611–20.
- Olden J.D. & Poff N.L. (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American naturalist* **162**, 442–60.
- Reynolds C.S. (1998) The state of freshwater ecology. *Freshwater Biology* **39**, 741–753.

- Ricklefs R.E. (2008) Disintegration of the ecological community. *The American naturalist* **172**, 741–750.
- Sartori L.P., Nogueira M.G., Henry R. & Moretto E.M. (2009) Zooplankton fluctuations in Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brazil): a three-year study. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* **69**, 1–18.
- Schwartz, M. W., Brigham, C. A., Hoeksema, J. D., Lyons, K. G., Mills, M. H., & van Mantgem, P. J. (2000). Linking biodiversity to ecosystem function : implications for conservation ecology. *Oecologia*, 122, 297–305.
- Soininen J., Kokocinski M., Estlander S., Kotanen J. & Heino J. (2007a) Neutrality, niches, and determinants of plankton metacommunity structure across boreal wetland ponds. *Ecoscience* 14, 146–154.
- Soininen J., McDonald R. & Hillebrand H. (2007b) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* **30**, 3–12.
- Terlizzi A., Anderson M.J., Bevilacqua S., Fraschetti S., Włodarska-Kowalczuk M. & Ellingsen K.E. (2009) Beta diversity and taxonomic sufficiency: Do higher-level taxa reflect heterogeneity in species composition? *Diversity and Distributions* 15, 450–458.
- Thomaz S.M. & Bini L.M. (1999) A expansão das macrófitas aquáticas e implicações para o manejo de reservatórios: um estudo na represa de Itaipu. In: *Ecologia de Reservatórios: Estrutura, Função e Aspectos Sociais*. (Ed. R. Henry), pp. 599–625. Fundibio, Botucatu.
- Thornton K.W. (1990) Perspectives on reservoir limnology. In: *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. (Eds K.W. Thornton, B.L. Kimmel & E.F. Payne), pp. 1– 13. John Wiley & Sons Inc, New York.
- Tundisi J.G. (2003) Água no século XXI: Enfrentando a escassez. Rima, São Carlos.
- Whittaker R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**, 213–251.
- Whittaker R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* **30**, 279–338.

Capítulo I

A sincronia ambiental é mais importante que a distância geográfica para predizer a sincronia espacial de populações zooplanctônicas

RESUMO

Diversos estudos têm demonstrado que a sincronia espacial é um padrão ubíquo, ocorrendo em diferentes regiões, tipos de ecossistemas e para diferentes grupos de organismos. A sincronia espacial apresenta implicações importantes para a persistência das populações. Outra implicação é a possibilidade de utilizar locais "sentinelas", supondo dinâmicas regionalizadas ou sincrônicas, para toda a área de interesse. Nesse contexto, o presente trabalho utiliza um conjunto de dados de longa duração (8 anos) em um reservatório tropical para quantificar o nível de sincronia entre populações locais zooplanctônicas. Esperamos alta sincronia devido à alta conectividade, bem como devido ao efeito Moran. Contudo, nossos resultados mostraram declínio da sincronia populacional mais consistente com a distância ambiental e sincronia ambiental do que distância geográfica. Além disso, nossos resultados também sugerem que as principais variáveis direcionando a sincronia populacional foram aquelas mais relacionadas às variações hidrológicas. A distância geográfica foi mais importante para os protozoários, enquanto a sincronia populacional dos outros grupos do zooplâncton foi fortemente impulsionada pela sincronia ambiental. Além disso verificou-se o decaimento da sincronia ambiental com o aumento da distância geográfica entre os pontos. Nossos resultados sugerem que a força do efeito de Moran pode ser subestimada quando simples distâncias ambientais são utilizadas. Sugere-se que novos estudos devem incluir a sincronia ambiental em vez de utilizar apenas a similaridade ambiental entre os pontos. Finalmente, apesar de significativa, a sincronia população não foi tão alta para justificar uma redução do número de pontos de amostragem.

ABSTRACT

Several studies have shown that spatial synchrony is a ubiquitous pattern, occurring in different regions, types of ecosystems and in different groups of organisms. Spatial synchrony has important implications for the persistence of populations. Another implication is the possibility of using local "sentinels" sites, assuming regionalized or synchronous dynamics over the whole area of interest. In this context, our work uses a long-term (8 years) data set to quantify the level of synchrony between local zooplankton populations in a tropical reservoir. We expect high synchrony due to high connectivity as well as due to the Moran effect. Population synchrony was negatively correlated with geographic distance. However, population synchrony declined more consistently with environmental distance and environmental synchrony than with geographic distance. Besides, our results suggested that main variables driving synchrony were those correlated with hydrological conditions. Geographic distance was more important for protozoans, while the population synchrony of the other zooplankton groups was strongly driven by environmental synchrony. Furthermore, we found a decrease of environmental synchrony with the increase of geographical distance between points. Our results suggest that the strength of the Moran's effect may be underestimated when simple environmental distances are used. We suggest that further studies should allow for environmental synchrony instead of allowing only for environmental similarity. Finally, despite significant, population synchrony was not so high to justify a reduction in the number of sampling sites.

INTRODUÇÃO

A sincronia espacial ocorre quando propriedades mensuradas em populações (e.g., abundância de uma espécie), comunidades (riqueza de espécies) ou ecossistemas (e.g., produtividade primária) variam de forma sincrônica. Diversos estudos têm demonstrado, por exemplo, que as densidades de populações locais apresentam dinâmicas temporais sincrônicas (Koenig & Knops 1998; Shanker & Sukumar 1999; Cattadori *et al.* 1999; Liebhold, Koenig & Bjørnstad 2004a). Outros estudos também demonstram que a sincronia é um padrão ubíquo, ocorrendo em diferentes regiões (temperadas e tropicais), tipos de ecossistemas (e.g., aquáticos e terrestres) e para

diferentes grupos de organismos (Moran 1953; Ranta *et al.* 1995; Bjørnstad, Ims & Lambin 1999; Ims & Andreassen 2000; Koenig 2001; Tedesco *et al.* 2004; Lansac-Tôha *et al.* 2008; Stange, Ayres & Bess 2011).

A sincronia espacial apresenta implicações importantes para a persistência das populações. Estudos empíricos e teóricos indicam, por exemplo, que o aumento da sincronia está relacionado com o aumento da probabilidade de extinção regional (Heino *et al.* 1997; Paradis *et al.* 1999; Descamps, Strøm & Steen 2013). Quanto mais sincrônica é uma metapopulação, menor é a expectativa do tempo de persistência (Liebhold *et al.* 2004a). Nesse contexto, um processo que cause extinção de uma população local levaria todas as populações que flutuam sincronicamente ao mesmo risco de extinção.

Populações que apresentam dinâmicas assíncronas requerem um maior número de locais de monitoramento (Burrows, Moore & James 2002). Nesse contexto, outra implicação importante para os estudos de sincronia espacial é a possibilidade de diminuição do esforço de amostragem, uma vez que populações com dinâmicas sincrônicas podem ser monitoradas em poucos ambientes (Stoddard *et al.* 1998; Anneville *et al.* 2004; Rhodes & Jonzén 2011). Supondo dinâmicas regionalizadas ou sincrônicas, os dados obtidos nos locais "sentinelas" podem então ser extrapolados para toda a área de interesse (Anneville *et al.* 2004).

Em geral, a ubiquidade de padrões sincrônicos tem incentivado os ecólogos na busca dos mecanismos subjacentes aos mesmos. Por exemplo, a distância geográfica entre as populações locais é, em geral, negativamente correlacionada com a sincronia espacial, ou seja, os valores de sincronia decaem com o aumento das distâncias que separam pares de populações locais (Ranta, Veijo & Lindstroom 1999; Koenig 2002). Esse decaimento dos valores de sincronia pode ser explicado tanto em função das menores taxas de dispersão entre ambientes separados por maiores distâncias (Ranta *et* *al.* 1995; Lande *et al.* 1999; Paradis *et al.* 1999), como também pelo decaimento da similaridade ambiental em função da distância (Ranta *et al.* 1999; Koenig 2002).

Interações tróficas entre espécies também podem sincronizar as dinâmicas de populações locais (Buonaccorsi *et al.* 2001; Liebhold *et al.* 2004a). Por exemplo, em ilhas no lago Inari (Finlândia), a predação por mustelídeos seria a causa primária das dinâmicas sincrônicas de populações de pequenos roedores (Heikkila, Below & Hanski 2012). Em estudo experimental Carneiro *et al.* (2013) encontraram sincronia da biomassa de zooplâncton mais elevada em mesocosmos com a presença de peixes. No entanto, nesses trabalhos é enfatizado que outros processos, como a dispersão e as variáveis ambientais, podem também explicar os padrões de sincronia encontrados.

Fatores ambientais também apresentam efeito sincronizador nas dinâmicas das populações locais (Liebhold *et al.* 2004b). Em muitas regiões, populações espacialmente disjuntas podem apresentar variações sincrônicas determinadas pelas variações ambientais (Hudson & Cattadori 1999; Koenig 1999, 2002). Esse padrão é conhecido como efeito Moran (Moran 1953). Evidências da influência de fatores ambientais sincronizando as dinâmicas populacionais são frequentes. Por exemplo, variações hidrológicas foram provavelmente determinantes nos padrões de sincronia de populações de peixes de três bacias de drenagem na África (Tedesco *et al.* 2004). Variações na precipitação também foram os principais mecanismos sincronizadores de populações de pássaros na Inglaterra (Cattadori, Merler & Hudson 2000). No entanto, a identificação da principal causa da sincronia é muitas vezes difícil porque todos os mecanismos podem produzir assinaturas quase idênticas para sincronia entre populações (Liebhold *et al.* 2004a).

Fatores climáticos e hidrológicos têm sido reconhecidos como importantes na influência de padrões de sincronia das populações planctônicas (George, Talling & Rigg 2000; Downing *et al.* 2008; Rusak, Yan & Somers 2008; Xu *et al.* 2012). Entretanto, os

padrões de sincronia de populações planctônicas podem ser fortemente influenciados por processos locais, incluindo variações nas características limnológicas (e.g. Lansac-Tôha *et al.* 2008). Há também exemplos de estudos em um único ambiente com altos níveis de sincronia e decaimento dessa sincronia com o aumento da distância entre os locais de coleta (Seebens, Einsle & Straile 2013).

Nesse contexto, o objetivo geral deste trabalho consistiu em quantificar o nível de sincronia entre populações locais zooplanctônicas em um reservatório tropical (Ribeirão das Lajes, RJ) utilizando dados coletados em um estudo ecológico de longa duração. A existência de padrões sincrônicos pode evidenciar efeitos, em escala regional, de processos independentes da densidade sobre as dinâmicas populacionais (e.g., efeito Moran). Por outro lado, a ausência de sincronia pode sugerir que fatores locais seriam os reguladores mais importantes das dinâmicas populacionais (Kratz, Frost & Magnuson 1987). Considerando a proximidade dos pontos de coleta (i.e., todos realizados em um único sistema), espera-se encontrar elevados níveis de sincronia. Esses elevados níveis seriam explicados tanto pelas elevadas taxas de dispersão (da região de montante, em direção à região da barragem) como também pelo efeito Moran (i.e., influência de fatores independentes da densidade que atuam de forma similar nas dinâmicas das diferentes populações locais). Além disso, de acordo com a hipótese de dispersão, espera-se encontrar um decaimento da sincronia populacional com o aumento da distância entre os locais analisados, principalmente devido a heterogeneidade espacial presente no reservatório de Lajes (Soares et al. 2008).

MÉTODOS

As coletas foram realizadas no reservatório Ribeirão das Lajes (Rio de Janeiro; Figura 1), sistema construído entre 1905 e 1908, encaixado em região montanhosa (Serra do Mar) e utilizado para a produção de energia elétrica e abastecimento público. Fragmentos da Mata Atlântica cercam o sistema que pode ser classificado como monomítico quente, permanecendo estratificado na maior parte do ano e oligomesotrófico de acordo com os teores de ortofosfato e fósforo total (Branco *et al.* 2009). O reservatório Ribeirão das Lajes apresenta uma superfície (na cota máxima) de 47,8 km², volume de 450 x 106 m³ e profundidade média de 15 m (máxima = 40 m). O tempo de retenção da água é de aproximadamente 300 dias. Seis pontos de coleta foram distribuídos ao longo do eixo principal do reservatório de Ribeirão das Lajes. O ponto L1 representa a principal entrada de água e nutrientes no sistema e no outro extremo do reservatório, o ponto L6 retrata a região da barragem (Figura 1).



Figura 1. Localização dos seis pontos de coleta no reservatório de Ribeirão das Lajes, RJ/ Brasil. (L1 está localizado próximo a principal entrada de água e nutrientes no reservatório e L6 na região da barragem).

Amostragens Comunidade zooplanctônica

As amostragens foram realizadas mensalmente entre agosto de 2001 e dezembro de 2009, totalizando 510 amostras. Não foram realizadas coletadas entre julho de 2003 e outubro de 2004. Assim, a série temporal de dados foi de 85 meses. Em cada ponto, as amostras de zooplâncton foram coletadas através da filtragem de vinte litros de água de sub-superfície em rede de plâncton de 68 µm, conforme estabelecido na época pelo órgão estadual responsável pelo monitoramento de corpos de água do Estado do Rio de Janeiro (FEEMA/INEA). O material concentrado foi imediatamente fixado com formol a 4%, tamponado com tetraborato de sódio (bórax). As amostras foram processadas (contagem e identificação) em câmara de contagem de Sedgewick-Rafter com capacidade de 1ml, com auxílio de uma pipeta Hensen-Stempel de 1ml em microscópio óptico. Procedeu-se a contagem de no mínimo 3 lâminas de Sedgewick-Rafter ou até que nenhuma nova ocorrência fosse registrada. Os táxons mais frequentes foram contados até atingir um mínimo de 150 indivíduos. Para as análises, optou-se por utilizar os táxons que ocorreram em pelo menos um quarto das amostragens (23 táxons distribuídos entre protozoários principalmente tecamebas, rotíferos, cladóceros e copépodes) e assim evitar inconsistências decorrentes da grande quantidade de zeros.

Dados ambientais

A temperatura da água, o oxigênio dissolvido (O.D.) e a condutividade elétrica (cond.) foram mensuradas *in situ* utilizando uma sonda multiparamétrica (YSI-85). A

transparência da água foi determinada com o disco de Secchi e o pH com auxílio de pHmetro portátil (WTW pH 315i). As concentrações de nitrato, amônio, nitrito, fósforo total (P Total), ortofosfato (P Orto) e clorofila-*a* foram analisadas em laboratório seguindo a metodologia encontrada em APHA (2005) (Tabela S1).

Análise de dados

A sincronia populacional foi calculada com base em uma matriz de seis colunas (referente aos seis pontos de coleta), cada qual contendo a série temporal de dados de densidade (log x+1) dos táxons infragenéricos (espécies e gêneros) e grandes grupos do zooplâncton. Com base nessas matrizes, a correlação entre os pontos foi estimada para cada um dos táxons ($S_{1, \dots, S_{23}}$) e também para os grandes grupos ($S_{Protozoa}$, $S_{Rotifera}$, $S_{Cladocera}$ e $S_{Copepoda}$). Para essa tarefa utilizou-se a função mSynch (modificada para correlação de Spearman) que calculou a correlação média e o intervalo de confiança "bootstrap" (Bjørnstad et al. 1999). O mesmo procedimento foi realizado para as variáveis ambientais (**E**_{Temp.}, **E**_{DBO}), sendo essas últimas com correlação de Pearson (Buonaccorsi *et al.* 2001) A sincronia ambiental média também foi determinada (\mathbf{E}_{M}) calculando-se a média das correlações das variáveis ambientais para cada par de pontos. Também foi gerada uma matriz de distância ambiental (D), ou seja, a distância Euclidiana entre os pontos considerando os valores médios das variáveis ambientais padronizadas (Legendre & Legendre 1998). Uma matriz de distância geográfica entre os pontos (G) também foi calculada utilizando a distância Euclidiana e com base nas coordenadas geográficas (em graus decimais).

Correlações matriciais (teste de Mantel) foram realizadas com o objetivo de verificar se os níveis de sincronia populacional para os grandes grupos ($\mathbf{S}_{Protozoa}, \mathbf{S}_{Rotifera}, \mathbf{S}_{Cladocera}$ e $\mathbf{S}_{Copepoda}$) estiveram mais correlacionados com as distâncias geográficas (\mathbf{G}) ou com os níveis de sincronia ambiental ($\mathbf{E}_{Temp}, \dots, \mathbf{E}_{DBO}$). O teste de Mantel tem

recebido várias críticas, devido ao baixo poder da análise e por inflar o erro tipo I (e.g. Harmon and Glor 2010; Legendre and Fortin 2010; Guillot and Rousset 2013). No entanto, ainda é frequentemente utilizado em estudos ecológicos e evolutivos (Diniz-Filho *et al.* 2013) e, mais importante, é um dos poucos testes apropriados quando a hipótese a ser estudada deve ser formulada em termos de distâncias (e.g. distância geográfica entre populações; Legendre & Fortin 2010).

Análises de regressão múltipla com matrizes de distâncias (MRM, Lichstein 2007; Zapala and Schork 2006; Haynes et al. 2013) foram utilizadas para modelar os níveis de sincronia populacional ($S_{1, \dots}, S_{23}$) e dos grandes grupos ($S_{Protozoa}, S_{Rotifera},$ $S_{Cladocera}$ e $S_{Copepoda}$) em função das distâncias geográficas (G), ambientais (D) e níveis médios de sincronia ambiental (E_M).

Todas as análises foram realizadas no programa R (R Core Team 2013). Os testes de Mantel e MRM foram feitos utilizando as funções mantel e MRM disponíveis no pacote ecodist (Goslee & Urban 2007) e a função mSynch (Spearman) do pacote ncf (Bjørnstad 2012) foi utilizada para estimar os níveis médios de sincronia e os intervalos de confiança. A Figura 2 apresenta um esquema com o objetivo de ilustrar as análises realizadas.



Figura 2. Representação esquemática das análises realizadas. Os dados de densidade do zooplâncton (para táxons e grupos) e os dados ambientais, obtidos mensalmente (entre 08/01 e 12/09) em 6 pontos ao longo do maior eixo do reservatório (•), foram utilizados para estimar a sincronia populacional (S), a sincronia ambiental (E) e a distância ambiental (D). A sincronia ambiental média também foi calculada (E_M) [utilizando a média das correlações para cada par de amostras] e a distância geográfica (G). Análises de correlação entre matrizes (simples e múltiplo) foram utilizados para modelar a sincronia do zooplâncton.

RESULTADOS

Um total de 182 táxons zooplanctônicos foi encontrado, a maior riqueza foi vista para o grupo dos rotíferos (98 taxa), seguidos pelos protozoários (46 taxa), cladóceros e copépodos (28 e 10, respectivamente incluindo as formas náuplio e copepodito; Tabela S2). A maior densidade do zooplâncton total foi registrada em julho de 2007 no ponto 1 (14.190.000 ind.m⁻³) e o menor valor foi aferido em maio de 2006 no ponto 1 e janeiro de 2007 no ponto 6 (100 ind.m⁻³). Todos os grupos zooplanctônicos mostraram uma dinâmica similar ao longo da série temporal de estudo (Figura 3).



Figura 3. Série temporal da densidade do zooplâncton $(\log x+1)$ nos diferentes locais de coleta no Reservatório de Ribeirão das Lajes - RJ. (Agosto de 2001 a Dezembro de 2009, intervalo sem coleta de julho de 2003 a outubro de 2004). a) Protozoa; b) Rotifera; c) Cladocera; d) Copepoda.

Dentre os táxons encontrados, aqueles que ocorreram em pelo menos um quarto das amostragens ao longo do período de estudo foram: *Centropyxis aculeata*, *Difflugia* spp. (Protozoa), *Ascomorpha ecaudis*, *A. saltans*, *Collotheca* spp., *Conochilus coenobasis*, *C. unicornis*, *Hexarthra* spp., *Keratella americana*, *K. cochlearis*, *Polyarthra* sp., *Ptygura* sp., *Synchaeta* sp. (Rotifera), *Bosmina hagmanni*, *Ceriodaphnia silvestrii*, *Daphnia gessneri*, *Diaphanosoma birgei* (Cladocera), formas larvae, jovens e adultos de Copepoda Calanoida (*Notodiaptomus cearenses*) e Copepoda Cyclopoida (*Mesocyplos* sp. e *Thermocyclops* sp.).

A sincronia dos dados ambientais foram em geral, mais elevados que os níveis de sincronia populacional. Os valores mais altos de sincronia ambiental (**E**) foram registrados para temperatura, oxigênio dissolvido, nitrito, nitrato e pH, enquanto os menores valores foram registrados para P-total, ortofosfato e clorofila-*a* (Figura 4). Para

os grupos zooplanctônicos, o maior valor de sincronia média (**S**) foi registrado para Rotifera seguido por Copepoda, Cladocera e Protozoa (Figura 5). Refinando a escala taxonômica, os náuplios de Cyclopoida exibiram os valores mais elevados de sincronia média seguidos por *Collotheca* sp., *Keratella*, *Hexarthra*, *Bosmina* e náuplios de Calanoida (Figura 6). Os maiores níveis de sincronia foram estimados entre os pontos 3 e 4 (Tabela 1). O aumento da sincronia média das populações em função da densidade não foi significativo, enquanto a relação com a frequência de ocorrência se mostrou significativa ($r_s = 0.42$, n.s e $r_s = 0.79$, P=0.001, n=18 respectivamente).



Figura 4. Valores médios de sincronia (± IC) das variáveis ambientais medidas no reservatório de Ribeirão das Lajes (Piraí, RJ).



Figura 5. Valores médios de sincronia (± IC) das categorias do zooplâncton do reservatório de Ribeirão das Lajes (Piraí, RJ).



Figura 6. Valores médios de sincronia (\pm IC) dos táxons de zooplâncton do reservatório de Ribeirão das Lajes (Piraí, RJ).

| | Protozoa | Rotifera | Cladocera | Copepoda |
|-----------------|----------|----------|-----------|----------|
| ponto 1, 2 | 0.46 | 0.52 | 0.19 | 0.25 |
| ponto 1, 3 | 0.29 | 0.54 | 0.24 | 0.36 |
| ponto 1, 4 | 0.30 | 0.54 | 0.34 | 0.39 |
| ponto 1, 5 | 0.18 | 0.51 | 0.25 | 0.48 |
| ponto 1, 6 | 0.26 | 0.47 | 0.16 | 0.23 |
| ponto 2, 3 | 0.59 | 0.85 | 0.79 | 0.76 |
| ponto 2, 4 | 0.39 | 0.76 | 0.60 | 0.60 |
| ponto 2, 5 | 0.37 | 0.51 | 0.54 | 0.52 |
| ponto 2, 6 | 0.23 | 0.66 | 0.47 | 0.58 |
| ponto 3, 4 | 0.69 | 0.84 | 0.75 | 0.79 |
| ponto 3, 5 | 0.41 | 0.64 | 0.67 | 0.69 |
| ponto 3, 6 | 0.29 | 0.78 | 0.58 | 0.69 |
| ponto 4, 5 | 0.37 | 0.57 | 0.74 | 0.60 |
| ponto 4, 6 | 0.39 | 0.69 | 0.46 | 0.69 |
| ponto 5, 6 | 0.33 | 0.51 | 0.46 | 0.51 |
| Sincronia média | 0.37 | 0.63 | 0.48 | 0.54 |

Tabela 1. Valores de sincronia par a par (correlação Spearman) para cada um dos grupos zooplanctônicos entre os locais de coleta no reservatório de Ribeirão das Lajes (Piraí, RJ).

As matrizes de sincronia estimadas com as variáveis condutividade elétrica e transparência foram positivamente e significativamente correlacionadas com as matrizes de sincronia dos diferentes grupos do zooplâncton, contudo os grupos não mostraram relação com o OD, pH, nitrito, Ortofosfato e P-total (Tabela 2). Para os protozoários, a matriz de sincronia populacional foi significativamente e negativamente correlacionada com as distâncias geográficas entre os pontos. Assim, as densidades de protozoários tenderam a apresentar dinâmicas mais sincronizadas em locais geograficamente próximos (Tabela 2; Figura 7). Além disso, os protozoários também mostraram relação positiva com íon amônio e DBO. As matrizes de sincronia com os valores de temperatura da água e nitrato foram significativamente correlacionadas com a sincronia dos protozoários, cladóceros e copépodes. A sincronia da clorofila-*a* aumentou com a sincronia dos grupos zooplanctônicos, excetuando-se os cladóceros.

| | Protozoa | Rotifera | Cladocera | Copepoda |
|---------------|----------|----------|-----------|----------|
| Dist. geog. | -0.70 | -0.34 | -0.33 | -0.31 |
| Temperatura | 0.64 | 0.58 | 0.93 | 0.81 |
| O.D. | 0.55 | 0.15 | 0.38 | 0.27 |
| Cond. el. | 0.61 | 0.79 | 0.74 | 0.84 |
| pН | 0.45 | 0.38 | 0.68 | 0.65 |
| Transparência | 0.55 | 0.86 | 0.75 | 0.89 |
| Nitrato | 0.78 | 0.70 | 0.90 | 0.85 |
| Nitrito | 0.34 | 0.49 | 0.57 | 0.70 |
| Amônio | 0.79 | 0.41 | 0.57 | 0.40 |
| Ptotal | 0.30 | 0.10 | 0.31 | 0.24 |
| Ortofosfato | 0.16 | 0.14 | 0.20 | 0.31 |
| Clorofila-a | 0.64 | 0.66 | 0.58 | 0.76 |
| DBO | 0.65 | 0.48 | 0.20 | 0.20 |

Tabela 2. Resultados do teste de Mantel simples avaliando a relação entre a sincronia populacional, distância geográfica e sincronia ambiental estimada de acordo com diferentes variáveis. Valores em negrito correspondem a correlações significativas (P < 0.05).

O resultado mostrado pelo teste de Mantel foi corroborado pela correlação significativa da matriz de sincronia populacional com a distância geográfica obtida pela análise de regressão múltipla (MRM). Além dos protozoários, alguns poucos táxons também tiveram alta sincronia em distâncias pequenas (Tabela 3). Assim, para os demais táxons, a distância ambiental foi mais importante para a predição da variabilidade nos valores de sincronia populacional. Especificamente, a sincronia populacional declinou de forma mais consistente com as distâncias ambientais do que com as distâncias geográficas (Figura 7). Da mesma forma que ocorreu com a sincronia populacional, foi possível verificar o decaimento da sincronia ambiental com o aumento da distância geográfica entre os pontos (Figura 8).

Os modelos múltiplos (MRM) que utilizaram a sincronia média ambiental e a distância geográfica revelaram maior efeito ambiental sobre a sincronia populacional dos grupos e grande parte dos táxons zooplanctônicos. Os coeficientes parciais padronizados mostram a maior importância relativa das variáveis ambientais para

explicar a sincronia populacional dos táxons estudados (Tabela 4). O poder de explicação dos modelos múltiplos que utilizaram a sincronia ambiental foi, em geral, superior aos modelos que utilizaram a distância ambiental (Tabelas 3 e 4).

| | Coef. (amb.) | Р | Coef. (geog.) | Р | R ² adj | Р |
|-------------------------|--------------|-------|---------------|-------|--------------------|-------|
| PROTOZOA | -0.40 | 0.091 | -0.55 | 0.004 | 0.54 | 0.006 |
| Centropyxis aculeata | 0.17 | 0.668 | -0.31 | 0.263 | -0.06 | 0.640 |
| <i>Difflugia</i> spp. | -0.76 | 0.018 | -0.25 | 0.023 | 0.73 | 0.015 |
| ROTIFERA | -0.77 | 0.035 | -0.08 | 0.645 | 0.57 | 0.027 |
| Ascomorpha ecaudis | -0.87 | 0.007 | -0.09 | 0.466 | 0.77 | 0.007 |
| Ascomorpha saltans | -0.67 | 0.031 | -0.27 | 0.086 | 0.58 | 0.015 |
| Collotheca spp. | -0.85 | 0.042 | -0.06 | 0.705 | 0.71 | 0.036 |
| Conochilus coenobasis | -0.83 | 0.043 | -0.08 | 0.486 | 0.69 | 0.039 |
| Conochilus unicornis | -0.87 | 0.020 | -0.02 | 0.935 | 0.74 | 0.023 |
| Hexarthra spp. | -0.83 | 0.006 | -0.18 | 0.098 | 0.79 | 0.004 |
| Keratella americana | -0.75 | 0.002 | -0.33 | 0.002 | 0.81 | 0.002 |
| Keratella cochlearis | -0.81 | 0.029 | -0.14 | 0.328 | 0.69 | 0.020 |
| Polyarthra sp. | -0.79 | 0.059 | -0.13 | 0.410 | 0.65 | 0.053 |
| Ptygura sp. | -0.85 | 0.005 | -0.22 | 0.007 | 0.87 | 0.005 |
| Synchaeta sp. | 0.02 | 0.944 | -0.57 | 0.058 | 0.20 | 0.162 |
| CLADOCERA | -0.64 | 0.098 | -0.25 | 0.139 | 0.50 | 0.074 |
| Bosmina hagmanni | -0.23 | 0.585 | -0.61 | 0.002 | 0.44 | 0.032 |
| Ceriodaphnia silvestrii | -0.29 | 0.399 | -0.56 | 0.004 | 0.41 | 0.054 |
| Daphnia gessneri | -0.22 | 0.532 | -0.34 | 0.202 | 0.08 | 0.287 |
| Diaphanosoma birgei | -0.65 | 0.139 | -0.15 | 0.400 | 0.42 | 0.130 |
| COPEPODA | -0.81 | 0.027 | -0.09 | 0.554 | 0.66 | 0.033 |
| Nauplii Calanoida | -0.88 | 0.005 | -0.07 | 0.475 | 0.80 | 0.004 |
| Nauplii Cyclopoida | -0.75 | 0.014 | -0.24 | 0.058 | 0.69 | 0.005 |
| Copepodite Calanoida | -0.42 | 0.072 | -0.63 | 0.004 | 0.70 | 0.004 |
| Copepodite Cyclopoida | -0.76 | 0.077 | -0.13 | 0.356 | 0.59 | 0.063 |
| Notodiaptomus cearensis | -0.79 | 0.035 | -0.19 | 0.136 | 0.72 | 0.022 |
| Cyclopidae* | 0.16 | 0.692 | -0.31 | 0.290 | -0.06 | 0.684 |
| DENS. TOTAL | -0.74 | 0.009 | -0.11 | 0.533 | 0.55 | 0.003 |

Tabela 3: Resultado da Regressão múltipla com matrizes de distâncias (MRM) entre as matrizes de sincronia populacional e as matrizes de distâncias ambientais e geográficas. (coeficientes padronizados)

DENS. TOTAL-0.74* Gêneros Thermocyclops e Mesocyclops.

Tabela 4: Resultados da Regressão múltipla com matrizes de distâncias (MRM) entre as matrizes de sincronia populacional e as matrizes de sincronia ambiental média e distância geográfica. (Coeficientes padronizados)

| | Coef. | | Coef. | | | |
|-------------------------|--------|-------|---------|-------|--------------------|-------|
| | (amb.) | Р | (geog.) | Р | R ² adj | Р |
| PROTOZOA | 0.55 | 0.061 | -0.28 | 0.279 | 0.54 | 0.006 |
| Centropyxis aculeata | -0.58 | 0.251 | -0.67 | 0.055 | 0.10 | 0.299 |
| <i>Difflugia</i> spp. | 1.13 | 0.005 | 0.33 | 0.050 | 0.83 | 0.005 |
| ROTIFERA | 0.99 | 0.020 | 0.39 | 0.073 | 0.50 | 0.021 |
| Ascomorpha ecaudis | 1.11 | 0.026 | 0.45 | 0.059 | 0.67 | 0.022 |
| Ascomorpha saltans | 1.06 | 0.012 | 0.29 | 0.113 | 0.73 | 0.004 |
| Collotheca spp. | 1.22 | 0.009 | 0.56 | 0.013 | 0.79 | 0.009 |
| Conochilus coenobasis | 1.14 | 0.107 | 0.48 | 0.092 | 0.69 | 0.103 |
| Conochilus unicornis | 1.19 | 0.023 | 0.57 | 0.028 | 0.72 | 0.027 |
| Hexarthra spp. | 1.18 | 0.014 | 0.42 | 0.034 | 0.84 | 0.014 |
| Keratella americana | 1.10 | 0.005 | 0.23 | 0.094 | 0.89 | 0.005 |
| Keratella cochlearis | 1.11 | 0.042 | 0.41 | 0.072 | 0.69 | 0.040 |
| Polyarthra sp. | 1.18 | 0.012 | 0.49 | 0.029 | 0.78 | 0.012 |
| Ptygura sp. | 1.07 | 0.049 | 0.29 | 0.121 | 0.74 | 0.041 |
| Synchaeta sp. | 0.23 | 0.659 | -0.39 | 0.196 | 0.23 | 0.126 |
| CLADOCERA | 1.15 | 0.014 | 0.38 | 0.048 | 0.80 | 0.013 |
| Bosmina hagmanni | 0.74 | 0.030 | -0.15 | 0.425 | 0.69 | 0.002 |
| Ceriodaphnia silvestrii | 0.68 | 0.069 | -0.15 | 0.492 | 0.57 | 0.010 |
| Daphnia gessneri | 0.64 | 0.142 | 0.06 | 0.828 | 0.26 | 0.073 |
| Diaphanosoma birgei | 0.92 | 0.154 | 0.31 | 0.199 | 0.46 | 0.150 |
| COPEPODA | 1.25 | 0.001 | 0.57 | 0.006 | 0.84 | 0.001 |
| Nauplii Calanoida | 1.25 | 0.004 | 0.55 | 0.011 | 0.85 | 0.003 |
| Nauplii Cyclopoida | 1.22 | 0.003 | 0.40 | 0.006 | 0.92 | 0.004 |
| Copepodite Calanoida | 0.77 | 0.005 | -0.20 | 0.147 | 0.84 | 0.004 |
| Copepodite Cyclopoida | 1.19 | 0.011 | 0.50 | 0.014 | 0.78 | 0.012 |
| Notodiaptomus cearensis | 1.12 | 0.017 | 0.37 | 0.080 | 0.75 | 0.012 |
| Cyclopidae* | 0.33 | 0.604 | -0.02 | 0.951 | -0.03 | 0.564 |
| DENS. TOTAL | 1.08 | 0.006 | 0.44 | 0.026 | 0.61 | 0.003 |

* Gêneros Thermocyclops e Mesocyclops.



Figura 7. Relação entre as matrizes de sincronia e as distâncias euclidianas ambientais e geográficas para os grupos zooplanctônicos.



Figura 8: Relação entre a sincronia média ambiental e a distância geográfica.

DISCUSSÃO

Utilizando uma série temporal de oito anos, o presente trabalho indica que, para diferentes resoluções taxonômicas utilizadas nesse trabalho, resultados significativos de sincronia foram recorrentes. A sincronia de populações zooplanctônicas tem sido detectada em diferentes tipos de ecossistemas, tanto temperados (Rusak *et al.* 1999, 2002) como tropicais (Caliman *et al.* 2010). Os resultados obtidos no presente estudo e para vários outros grupos de organismos (de insetos até mamíferos: Moran 1953a b; Ranta *et al.* 1995; Koenig & Knops 1998; Hudson & Cattadori 1999; Shanker & Sukumar 1999; Koenig 2001; Lansac-Tôha *et al.* 2008; Stange *et al.* 2011) e diferentes escalas espaciais (Koenig & Knops 2013; Seebens *et al.* 2013), sugerem fortemente que, assim como a sincronia ambiental (Koenig 2002), a sincronia populacional é um fenômeno ubíquo. No presente trabalho, os valores de sincronia para os táxons infragenéricos mostram relação positiva e significativa com a frequência de ocorrência, mostrando que apesar do cuidado em não utilizar espécies raras nas análises, os valores

de sincronia ainda se mostraram dependentes da ocorrência das espécies, assim como foi encontrado por Lodi *et al.* (2014) em outro reservatório tropical.

A sincronia populacional pode ser em geral, causada por diferentes processos (Moran 1953; Paradis *et al.* 2000; Koenig 2002). Uma possível causa é a dispersão que pode levar à sincronia em ambientes com populações espacialmente próximas o suficiente para permitir constante troca de indivíduos. A distribuição horizontal do zooplâncton lacustre é dirigida principalmente pelo transporte passivo por correntes de água induzidas pelo vento (Seebens *et al.* 2013). Em reservatórios, o fluxo de água dos ecossistemas lóticos à montante pode ser o principal fator que determina a distribuição horizontal do zooplâncton (Marzolf 1990), homogeneizando as populações e gerando altos valores de sincronia (Lansac-Tôha *et al.* 2008). Principalmente pelas correntes de água (Blukacz *et al.* 2009). Esse cenário parece verossímil para o grupo dos rotíferos e náuplios que apresentaram os valores mais elevados de sincronia média e tamanho relativamente menor comparado aos demais grupos zooplanctônicos.

Para o grupo dos protozoários, os resultados desse trabalho mostraram valor mais baixo de sincronia média. Apesar de também possuírem pequeno tamanho, a dinâmica dos protozoários encontrados no sistema estudado está fortemente associada a ecossistemas com características lóticas. Portanto, os protozoários analisados no presente estudo atuam como um grupo pseudoplanctônico (Lansac-Tôha *et al.* 2008; Velho *et al.* 2013). Assim é possível inferir que apesar da forte influência do transporte horizontal em gerar dinâmicas mais sincrônicas, também é importante levar em consideração a compartimentalização de sistemas como os reservatórios gerando dinâmicas menos sincrônicas. Reservatórios apresentam diferentes regiões longitudinais, com características limnológicas e hidrológicas particulares (Thornton 1990), o que pode reduzir a sincronia na dinâmica das populações aquáticas (Xu et al 2012).

Os resultados desse estudo também indicam que tanto a similaridade da dinâmica limnológica (indicada pela matriz de sincronia ambiental) e/ou a similaridade entre os locais considerando os valores médios das variáveis limnológicas (matriz de distância ambiental) foram importantes determinantes da sincronia populacional. Por outro lado, a maior parte das matrizes de sincronia populacional não apresentou relação significativa com a distância geográfica. Somado a isso, os níveis de sincronia média ambiental decaíram com o aumento da distância geográfica. Essa combinação de resultados (i.e., maior importância da similaridade ambiental entre as diferentes regiões do reservatório do que a distância geográfica), é uma forte evidência de que a sincronia das populações zooplanctônicas foi intensamente influenciada pela sincronia ambiental. Nesse contexto, a inferência sobre a importância do efeito Moran pode ser mantida em concordância com o crescente número de estudos que aponta para a importância do efeito Moran na sincronia populacional (Hudson & Cattadori 1999; Ranta *et al.* 1999; Lundberg *et al.* 2000; Koenig 2002; Lima-Ribeiro *et al.* 2007; Lansac-Tôha *et al.* 2008; Fox *et al.* 2011; Koenig & Knops 2013; Lodi *et al.* 2014).

Diferentes variáveis limnológicas (relacionadas com processos dependentes e independentes da densidade) podem influenciar as taxas demográficas das populações zooplanctônicas. Embora seja difícil estabelecer a importância relativa das diferentes variáveis mensuradas na determinação dos padrões de sincronia, os resultados do teste de Mantel sugerem que as principais variáveis (i.e., aquelas com correlações matriciais médias maiores que 0,6) foram nitrato, transparência, condutividade elétrica, temperatura e clorofila-*a*. Em maior ou menor escala, essas variáveis estão correlacionadas com as condições meteorológicas. Por exemplo, a precipitação pode

aumentar as taxas de escoamento superficial e as concentrações de íons, estimulando o crescimento do fitoplâncton e aumento dos teores de nitrato. Variáveis fortemente influenciadas pelas condições meteorológicas também foram reportadas como aquelas de maior importância na sincronização de diversos organismos aquáticos (Magnuson, Benson & Kratz 1990; Grenouillet *et al.* 2001; Anneville *et al.* 2004; Rusak *et al.* 2008).

Alguns trabalhos mostraram que variáveis com associação mais direta ao componente biológico do sistema possuem menor poder de predição para a sincronia espacial de populações (Kratz *et al.* 1997; Baines, Webster & Kratz 2000; Rusak *et al.* 2008; Caliman *et al.* 2010). Contudo, os resultados desse estudo mostram que a matriz de sincronia ambiental baseada em clorofila-*a* foi significativamente correlacionada com a matriz de sincronia para protozoários, rotíferos e copépodes no reservatório de Lajes. Por ser um ambiente com baixa biomassa fitoplanctônica (Soares *et al.* 2008), a dinâmica dessa variável reserva um importante papel no sistema e consequentemente afeta a dinâmica do zooplâncton.

Enquanto estudos anteriores de sincronia foram desenvolvidos em sistemas discretos (e.g., diferentes lagos), um único ambiente como no caso desse reservatório pode também ser considerado um excelente sistema para entender sincronia ecológica devido a sua heterogeneidade espacial. O presente trabalho está dentre os poucos a demonstrar que os padrões de sincronia espacial para a comunidade zooplanctônica foram melhor previstos pela sincronia ambiental do que pela distância ambiental (ver Haynes *et al.* 2013). Além da similaridade nos valores médios das condições ambientais, quanto maior o relacionamento entre as séries temporais dos fatores ambientais, maior a força da sincronia populacional. Para esse ambiente em particular, os níveis de sincronia dentro da área de monitoramento indicam que padrões temporais de variação são similares independentemente do local amostrado. No entanto, os valores
de sincronia não foram tão elevados a ponto de justificar a redução no número de pontos de monitoramento (Rhodes & Jonzén 2011).

A importância da dinâmica ambiental regionalizada sincronizando as dinâmicas populacionais tem sido frequentemente sugerida (Haynes *et al.* 2013), inclusive em diversos estudos realizados em ecossistemas aquáticos (Cottenie *et al.* 2003; Kent *et al.* 2007; Seebens *et al.* 2013). No entanto, surpreendentemente poucos estudos, em particular com populações planctônicas (e.g., George *et al.* 2000), demonstraram uma associação entre matrizes de sincronia populacional e ambiental. Uma promissora direção para trabalhos futuros consistiria então em compartilhar os dados existentes (utilizados em estudos prévios sobre sincronia populacional) com o objetivo de quantificar a importância relativa dos principais agentes sincronizadores utilizando um protocolo analítico padronizado, tal qual aquele utilizado por Haynes *et al.* (2013) e no presente estudo. Esse é um convite aberto para os interessados.

REFERÊNCIAS

- Anneville O., Souissi S., Gammeter S. & Straile D. (2004) Seasonal and inter-annual scales of variability in phytoplankton assemblages: comparison of phytoplankton dynamics in three peri-alpine lakes over a period of 28 years. *Freshwater Biology* **49**, 98–115.
- APHA (2005) *Standard methods for the examination of water and wasterwater.* Washington.
- Baines S.B., Webster K.E. & Kratz T.K. (2000) Synchronous behavior of temperature, calcium, and chlorophyll in lakes of northern Wisconsin. *Ecology* **81**, 815–825.
- Bjørnstad O.N. (2012) ncf: spatial nonparametric covariance functions. R package version 1.1-4. http://CRAN.R-project.org/package=ncf.
- Bjørnstad O.N., Ims R. a. & Lambin X. (1999) Spatial population dynamics : analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends in ecology & evolution* **14**, 427–432.
- Branco C.W.C., Kozlowsky-Suzuki B., Sousa-Filho I.F., Guarino A.W.S. & Rocha R.J. (2009) Impact of climate on the vertical water column structure of Lajes Reservoir (Brazil): A tropical reservoir case. *Lakes & Reservoirs: Research & Management* 14, 175–191.
- Buonaccorsi J.P., Elkinton J.S., Evans S.R. & Liebhold A.M. (2001) Measuring and testing for spatial synchrony. *Ecology* **82**, 1668–1679.
- Burrows M.T., Moore J.J. & James B. (2002) Spatial synchrony of population changes in rocky shore communities in Shetland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **240**, 39–48.
- Caliman A., Carneiro L.S., Santangelo J.M., Guariento R.D., Pires A.P.F., Suhett a L., *et al.* (2010) Temporal coherence among tropical coastal lagoons : a search for patterns and mechanisms. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* **70**, 803–814.
- Carneiro L.S., Caliman A., Guariento R.D., Rocha A.D.M., Quesado L.B., Fonte S., *et al.* (2013) Effects of food web structure and resource subsidies on the patterns and mechanisms of temporal coherence in a tropical coastal lagoon : an experimental mesocosm approach. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25, 315–325.
- Cattadori I.M., Hudson P.J., Merler S. & Rizzoli A. (1999) Synchrony, scale and temporal dynamics of rock partridge (Alectoris graeca saxatilis) populations in the Dolomites. *Journal of Animal Ecology* **68**, 540–549.
- Cattadori I.M., Merler S. & Hudson P.J. (2000) Searching for mechanisms of synchrony in spatially structured gamebird populations. *Journal of Animal Ecology* **69**, 620–638.

- Cottenie K., Michels E., Nuytten N. & Meester L. De (2003) Zooplankton metacommunity structure: Regional vs. local process in highly interconnected ponds. *Ecology* **84**, 991–1000.
- Descamps S., Strøm H. & Steen H. (2013) Decline of an arctic top predator: synchrony in colony size fluctuations, risk of extinction and the subpolar gyre. *Oecologia* **173**, 1271–82.
- Diniz-Filho J.A.F., Soares T.N., Lima J.S., Dobrovolski R., Landeiro V.L., de Campos Telles M.P., *et al.* (2013) Mantel test in population genetics. *Genetics and molecular biology* **36**, 475–485.
- Downing A.L., Brown B.L., Perrin E.M., Keitt T.H. & Leibold M.A. (2008) Environmental fluctuations induce scale-dependent compensation and increase stability in plankton ecosystems. *Ecology* **89**, 3204–3214.
- Fox J.W., Vasseur D.A., Hausch S. & Roberts J. (2011) Phase locking, the Moran effect and distance decay of synchrony: experimental tests in a model system. *Ecology letters* **14**, 163–168.
- George D.G., Talling J.F. & Rigg E. (2000) Factors influencing the temporal coherence of five lakes in the English Lake District. *Freshwater Biology* **43**, 449–461.
- Goslee S.C. & Urban D.L. (2007) The ecodist Package for Dissimilarity-based Analysis of Ecological Data. *Journal Of Statistical Software* **22**, 1–19.
- Grenouillet G., Hugueny B., Carrel G.A., Olivier J.M. & Pont D. (2001) Large-scale synchrony and inter-annual variability in roach recruitment in the Rhône River : the relative role of climatic factors and density-dependent processes. *Freshwater Biology* **46**, 11–26.
- Guillot G. & Rousset F. (2012) Dismantling the Mantel tests. *Methods in Ecology and Evolution* **4**, 336–344.
- Harmon L.J. & Glor R.E. (2010) Poor statistical performance of the Mantel test in phylogenetic comparative analyses. *Evolution; international journal of organic evolution* **64**, 2173–2178.
- Haynes K.J., Bjørnstad O.N., Allstadt A.J. & Liebhold A.M. (2013) Geographical variation in the spatial synchrony of a forest-defoliating insect: isolation of environmental and spatial drivers. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 280, 1–8.
- Heikkila J., Below A. & Hanski I. (2012) Synchronous dynamics of microtine rodent populations on islands in Lake Inari in northern Fennoscandia: evidence for regulation by mustelid predators. *Oikos* **70**, 245–252.
- Heino M., Kaitala V., Ranta E. & Lindstrom J. (1997) Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proc. R. Soc. Lond. B* **264**, 481–486.

- Hudson P.J. & Cattadori I.M. (1999) The Moran effect : a cause of population synchrony. *Trends in ecology & evolution* **14**, 1–2.
- Ims R. a & Andreassen H.P. (2000) Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds. *Nature* **408**, 194–6.
- Kent A.D., Yannarell A.C., Rusak J.A., Triplett E.W. & McMahon K.D. (2007) Synchrony in aquatic microbial community dynamics. *The ISME journal* **1**, 38–47.
- Koenig W.D. (2002) Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* **25**, 283–288.
- Koenig W.D. (2001) Spatial autocorrelation and local disappearances in wintering north american birds. *Ecology* **82**, 2636–2644.
- Koenig W.D. (1999) Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 22–26.
- Koenig W.D. & Knops J.M.H. (2013) Large-scale spatial synchrony and crosssynchrony in acorn production by two California oaks. *Ecology* **94**, 83–93.
- Koenig W.D. & Knops J.M.H. (1998) Testing for spatial autocorrelation in ecological studies. *Ecography* **21**, 423–429.
- Kratz T.K., Frost T.M. & Magnuson J.J. (1987) Inferences from spatial and temporal variability in ecosystems: long-term zooplankton data from lakes. *American Naturalist* **129**, 830–846.
- Kratz T.K., Webster K.E., Bowser C.J., Magnuson J.J. & Benson B.J. (1997) The influence of landscape position on lakes in northern Wisconsin. *Freshwater Biology* 37, 209–217.
- Lande R., Engen S., Sæther B. & Saether B.-E. (1999) Spatial scale of population synchrony: Environmental correlation versus dispersal and density regulation. *The American naturalist* **154**, 271–281.
- Lansac-Tôha F.A., Bini L.M., Velho L.F.M., Bonecker C.C., Takahashi E.M. & Vieira L.C.G. (2008) Temporal coherence of zooplankton abundance in a tropical reservoir. *Hydrobiologia* **614**, 387–399.
- Legendre P. & Fortin M.-J. (2010) Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Molecular ecology resources* **10**, 831–44.

Legendre P. & Legendre L. (1998) Numerical Ecology. Elsevier, Amsterdan.

Lichstein J.W. (2007) Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology* **188**, 117–131.

- Liebhold A.M., Koenig W.D. & Bjørnstad O.N. (2004a) Spatial synchrony in population dynamics*. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**, 467–490.
- Liebhold A.M., Sork V., Peltonen M., Koenig W.D., Bjørnstad O.N., Westfall R., *et al.* (2004b) Within-population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks. *Oikos* **104**, 156–164.
- Lima-Ribeiro M.D.S., Moura I.O. De, Pinto M.P., Nabout J.C., Melo T.L. De, Costa S.S., *et al.* (2007) Evidências do efeito Moran na sincronia populacional: uma demonstração em microcosmo experimental. *Neotropical Entomology* **36**, 662–669.
- Lodi S., Velho L.F.M., Carvalho P. & Bini L.M. (2014) Patterns of zooplankton population synchrony in a tropical reservoir. *Journal of Plankton Research* **0**, 1–12.
- Lundberg P., Ranta E., Ripa J. & Kaitala V. (2000) Population variability in space and time. *Trends in ecology & evolution* **15**, 460–464.
- 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. *Freshwater Biology* **23**, 145–159.
- Marzolf G.R. (1990) Reservoirs as environments for zooplankton. In: *Reservoir limnology: ecological perspectives*. (Eds K. Thornton, B.L. Kimmel & F.E. Payne), pp. 195–208. Wiley Interscience Publication, New York.
- Moran P.A.P. (1953) The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. Synchronization and meteorology. *Australian Journal of Zoology* **1**, 291–298.
- Paradis E., Baillie S.R., Sutherland W.J. & Gregory R.D. (1999) Dispersal and spatial scale affect synchrony in spatial population dynamics. *Ecology Letters* **2**, 114–120.
- Paradis E., Baillie S.R., Sutherland W.J. & Gregory R.D. (2000) Spatioa synchrony in populations of birds: Effects of habitat, population trend, and spatial scale. *Ecology* 81, 2112–2125.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/.
- Ranta E., Kaitala V., Lindstrom J. & Linden H. (1995) Synchrony in Population Dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **262**, 113–118.
- Ranta E., Veijo K. & Lindstroom J. (1999) Spatially autocorrelated disturbances and patterns in population synchrony. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **266**, 1851–1856.
- Rhodes J.R. & Jonzén N. (2011) Monitoring temporal trends in spatially structured populations: how should sampling effort be allocated between space and time? *Ecography* **34**, 1040–1048.

- Rocha M.I.A., Branco C.W.C., Sampaio G.F., Gomara G.F. & De Filippo R. (2002) Spatial and temporal variation of limnological features Microcystis aeruginosa and zooplankton in an eutrophic reservoir (Funil Reservoir, Rio de Janeiro). Acta Limnologica Brasiliensia 14, 73–86.
- Rusak J.A., Yan N.D. & Somers K.M. (2008) Regional climatic drivers of synchronous zooplankton dynamics in north-temperate lakes 1. *Canadian Journal of Fisheries* and Aquatic Sciences 65, 878–889.
- Rusak J.A., Yan N.D., Somers K.M., Cottingham K.L., Micheli F., Carpenter S.R., *et al.* (2002) Temporal, spatial, and taxonomic patterns of crustacean zooplankton variability in unmanipulated north-temperate lakes. *Limnology and Oceanography* 47, 613–625.
- 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. *The American naturalist* **153**, 46–58.
- Seebens H., Einsle U. & Straile D. (2013) Deviations from synchrony: spatio-temporal variability of zooplankton community dynamics in a large lake. *Journal of Plankton Research* **35**, 22–32.
- Shanker K. & Sukumar R. (1999) Synchrony in small mammal populations of montane forest patches in southern India. *Journal of Animal Ecology* **68**, 50–59.
- Soares M.C.S., Marinho M.M., Huszar V.L.M., Branco C.W.C. & Azevedo S.M.F.O. (2008) The effects of water retention time and watershed features on the limnology of two tropical reservoirs in Brazil. *Lakes & Reservoirs: Research & Management* 13, 257–269.
- Stange E.E., Ayres M.P. & Bess J. a. (2011) Concordant population dynamics of Lepidoptera herbivores in a forest ecosystem. *Ecography* **34**, 772–779.
- Stoddard J.L., Driscoll C.T., Kahl J.S. & Kellogg J.H. (1998) Can site-specific trends be extrapolated to a region? An acidification example for the Northeast. *Ecological Applications* **8**, 288–299.
- Tedesco P. a., Hugueny B., Paugy D. & Fermon Y. (2004) Spatial synchrony in population dynamics of West African fishes: a demonstration of an intraspecific and interspecific Moran effect. *Journal of Animal Ecology* **73**, 693–705.
- Velho L.F.M., Lansac-Tôha F.M., Buosi P.R.B., Meira B.R. De, Cabral A.F. & Lansac-Tôha F.A. (2013) Structure of planktonic ciliates community (Protist, Ciliophora) from an urban lake of southern Brazil. Acta Scientiarum. Biological Sciences 35, 531–539.
- Xu J., Wen Z., Gong Z., Zhang M., Xie P. & Hansson L.-A. (2012) Seasonal trophic niche shift and cascading effect of a generalist predator fish. *PloS one* **7**, 1–9.
- Zapala M.A. & Schork N.J. (2006) Multivariate regression analysis of distance matrices for testing associations between gene expression patterns and related variables.

Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **103**, 19430–19435.

MATERIAL SUPLEMENTAR

| Variável | Unidade | Método | APHA 2005 | | | |
|-----------------------------|-----------------------|------------------------------------|------------------------|--|--|--|
| Temperatura da água | °C | Sonda (YSI 85) | | | | |
| Oxigênio dissolvido | mg.L ⁻¹ O2 | Sonda (YSI 85) | | | | |
| Condutividade elétrica | µS.cm ⁻¹ | Sonda (YSI 85) | | | | |
| pH | | WTW pH 315i | | | | |
| Transparência da água | m | Disco de Secchi | | | | |
| Nitrato N-NO ₃ | $\mu g.L^{-1} N$ | Espectrofotômetro | 4500-NO ₃ E | | | |
| Nitrito N-NO ₂₋ | $\mu g.L^{-1} N$ | Espectrofotômetro | 4500-NO ₂ B | | | |
| Amônio N- $\mathrm{NH_4}^+$ | $\mu g.L^{-1} N$ | Espectrofotômetro | 4500-NH ₃ F | | | |
| Ortofosfato | $\mu g.L^{-1} P$ | Espectrofotômetro | 4500-P F | | | |
| Fósforo Total | $\mu g.L^{-1} P$ | Espectrofotômetro | 4500-P B e F | | | |
| Clorofila - <i>a</i> | $\mu g.L^{-1}$ | Espectrofotômetro | 10200 H | | | |
| DBO | $mg.L^{-1}O2$ | Diluição e incubação por 5 dias | 5210 B | | | |

Tabela S1. Variáveis analisadas e seus respectivos métodos (APHA 2005).

Tabela S2. Lista dos táxons zooplanctônicos que ocorreram nas amostragens do Reservatório de Ribeirão das Lajes (Piraí, RJ) entre agosto de 2001 e dezembro de 2009.

PROTOZOA Arcellidae Arcella conica Arcella cf. costata Arcella dentata Arcella cf. discoides Arcella cf. gibbosa Arcella hemisphaerica Arcella vulgaris Arcella spp. Centropyxidae Centropyxis aculeata Centropyxis aculeata var. oblonga Centropyxis cf. aerophila Centropyxis cf. constricta Centropyxis cf. ecornis Centropyxis gibba Centropyxis cf. hirsuta Centropyxis cf. marsupiformis Centropyxi s cf. minuta Centropyxis platystoma Centropyxis stellata Centropyxis sp. Colpodidae Colpoda sp. Didiniidae Didinium sp. Difflugiidae Cucurbitell a sp. Difflugia angulostoma Difflugia corona Difflugia gramen Difflugia cf. lobostoma Difflugia lobostoma var. multilobata Brachionus falcatus Difflugia oblonga Difflugia pseudogramen Difflugia turbeculata Difflugia urceolata Difflugia spp. Protocucurbitella sp.

Euglyphidae Euglypha cf. turbeculata Euglypha sp. Lesquereusiidae Lesquereusia modesta Leusqueresia spiralis Lesquereusia sp. Operculariidae Opercularia sp. Trichodinidae Tricodina sp. Vorticellidae Vorticella sp. Zoothamnium sp. Heliozoário Peritricha Peritricha (colonial) **ROTIFERA** Gastropodidae Ascomorpha agilis Ascomorpha ecaudis Ascomorpha saltans Ascomorpha spp. Gastropus sp. Asplanchnidae Asplanchna sp. **Brachionidae** Brachionus angularis Brachionus bidentata Brachionus calicyflorus Brachionus caudatus Brachionus dolabratus Brachionus gillardi Brachionus cf. havanaensis Brachionus patulus Brachionus plicatilis Brachionus quadridentatus Brachionus sp.

Notomatidae Cephalodella sp. Collothecidae Collotheca mutabilis Collotheca ornata Collotheca sp. Conochilidae Conochilus coenobasis Conochilus natans Conochilus unicornis Conochilus sp. Euchlanidae Dipleuchlanis sp. Euchlanis dilatata *Euchlanis* cf meneta Euchlanis oropha Euchlanis cf. proxima Euchlanis spp. Epiphanidae *Epiphanes* sp. Filinidae Filinia cf. longiseta limnetica Filinia opoliensis Filinia pejleri Filinia spp. Hexarthridae *Hexarthra* spp Flosculariidae Lacinularia sp. Lecanidae *Lecane* cf. *aquila* Lecane bulla Lecane cornuta Lecane curvicornis Lecane elsa

Lecane thienemanni Lecane sp. Colurellidae Lepadella patella Lepadella sp. Trichotriidae Macrochaetus cf. altamirai braziliensis Macrochaetus cf. longipes Macrochaetus cf. sericus Macrochaetus sp. Trichotria tetractis Notomatidae Monommata cf. arndti Monommata sp. Notomata sp. **Synchaetidae** Polyarthra spp. **Proalidae** Ptygura sp. **Philodinidae** Rotaria sp. Scaridiidae Scaridium longicaudum Flosculariidae Sinantherina semibullata Sinantherina spinosa Sinantherina sp. **Synchaetidae** Synchaeta sp Synchaeta cf. stylata Testudinellidae *Testudinella patina* f. *trilobata* Testudinella sp. **Trichocercidae** Trichocerca bicristata

Trichocerca capucina Trichocerca cf. chattoni Trichocerca cylindrica Trichocerca cf. cylindrica chattoni Trichocerca insgnis Trichocerca pusilla Trichocerca similis Trichocerca stylata Trichocerca sp. Bdelloidea

CLADOCERA Chydoridae

Acroperus harpae Alona cf. cambouei Alona guttata Alona sp. Chydorus sp. Disparalona sp.

Bosminidae

Bosmina hagmanni Bosmina longirostris Bosmina sp. Bosminopsis deitersi Daphiniidae

Ceriodaphnia cornuta Ceriodaphnia paradoxa Ceriodaphnia richardi Ceriodaphnia silvestrii Ceriodaphnia sp. Daphnia gessneri

Scapholeberis armata Scapholeberis sp.

Sididae

Diaphanosoma birgei Diaphanosoma fluviatile Diaphanosoma spinulosum Diaphanosoma sp.

Ilyocryptidae Ilyocryptus spinifer

Macrothricidae Macrothrix laticornis Macrothrix paulensis Macrothrix spinosa Moinidae

Moina minuta Moina sp.

COPEPODA

Naúplio Calanoida Náuplio Cyclopoida Naúplio Harpacticoida Copepodito Calanoida Copepodito Cyclopoida Copepodito Harpacticoida Diaptomidae Notodiaptomus cearensis Cyclopidae Mesocyclops sp. Thermocyclops sp. Copépodo Harpacticoida

Capítulo II

Variação temporal de longo prazo da diversidade beta zooplanctônica

RESUMO

A diversidade beta tem sido modelada em função de diferentes variáveis explanatórias. Dentre os diferentes padrões existentes, é esperado que a diversidade beta aumente com a heterogeneidade ambiental, produtividade e nível de isolamento entre as comunidades locais. Usando uma série temporal de longo-prazo de comunidades zooplanctônica (6 locais e 62 meses) em um reservatório, nós testamos se a diversidade beta (variação na estrutura da comunidade entre os seis locais) estaria correlacionada com a heterogeneidade ambiental (variação ambiental entre os 6 locais de coleta num dado mês), teor médio de clorofila-a (como uma variável substituta de produtividade) e nível hidrológico médio. Os resultados de um modelo linear generalizado indicaram uma tendência temporal de declínio da diversidade beta, bem como uma relação negativa com o nível hidrológico. O declínio temporal da diversidade beta é consistente com o padrão de homogeneização biótica que tem sido observado em diferentes escalas espaciais e tipos de ecossistemas ao redor do mundo. A relação negativa entre diversidade beta e nível hidrológico, por sua vez, sugere a importância de processos de dispersão passiva que também tendem a homogeneizar as comunidades locais.

ABSTRACT

Beta diversity has been modeled according to different explanatory variables. Among the different patterns, an increase in beta diversity is expected to occur with an increase in environmental heterogeneity, productivity and level of isolation between local communities. Using a long-term time series of zooplankton communities (6 sites and 62 months) in a reservoir, we tested whether beta diversity (variation in community structure among the six sites) would be correlated with environmental heterogeneity (environmental variation between 6 sampling sites in a given month), average concentrations of chlorophyll-a (as a productivity surrogate) and average water level. The results of a generalized linear model indicated a temporal decline in beta diversity and a negative relationship with the water level. The temporal decline of beta diversity is consistent with the pattern of biotic homogenization that has been observed in different spatial scales and types of ecosystems around the world. The negative relationship between beta diversity and water level, in turn, suggests the importance of passive dispersal processes, which also tend to homogenize the local communities.

INTRODUÇÃO

Os motivos pelos quais a biodiversidade varia espacial e temporalmente sempre intrigou os ecólogos de comunidades. A busca pelos mecanismos subjacentes dessas variações tem sido motivada tanto por questões teóricas quanto práticas. Do ponto de vista teórico, a questão "o que determina a variação da biodiversidade?" tem sido considerada uma das mais desafiadoras (Pennisi 2005; Siqueira *et al.* 2014). Do ponto de vista prático, a relação entre biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas, com implicações diretas para o bem-estar humano (e.g., ciclagem de nutrientes, polinização, produção de biomassa, purificação da água e resistência a espécies invasoras) tem sido demonstrada, por estudos de meta-análise, para além de qualquer dúvida razoável (Duffy 2009; Cardinale *et al.* 2012).

De acordo com dados obtidos no banco de dados *Web of Science* em 03/11/2014, os números de registros com os parâmetros de busca "TOPIC: (biodiversity) AND TOPIC: (spatial) Refined by: RESEARCH AREAS: (ENVIRONMENTAL SCIENCES ECOLOGY)" e "TOPIC: (biodiversity) AND TOPIC: (temporal) Refined by: RESEARCH AREAS: (ENVIRONMENTAL SCIENCES ECOLOGY)" são iguais a 5952 e 1981, respectivamente. Assim, análises espaciais sobre biodiversidade tendem a ser muito mais frequentes que análises temporais (Magurran *et al.* 2010). As análises temporais sobre diversidade beta (mudanças na composição de espécies entre as comunidades locais em uma determinada área) são ainda mais raras. De fato, os

41

números de registros utilizando os parâmetros de busca citados acima e mudando apenas a palavra "biodiversity" por "beta diversity" foram iguais a 795 e 168, respectivamente. Provavelmente, a carência de análises temporais sobre diversidade beta pode ser explicada pela maior dificuldade na obtenção de dados de composições de espécies em diferentes locais ao longo do tempo. Em termos práticos, a carência de dados espaciais e temporais de composições de comunidades limita sobremaneira o entendimento e a proposição de soluções para o crescente problema de homogeneização biótica. Embora os termos homogeneização biótica tenham sido utilizados para descrever o processo de substituição das biotas locais por espécies exóticas (usualmente em função de atividades humanas; ver (Mckinney & Lockwood 1999), a homogeneização biótica pode ocorrer também considerando apenas espécies nativas (Olden & Poff 2003; Olden & Rooney 2006). Por exemplo, para um dado conjunto de localidades (em uma área idealmente, mas não necessariamente, delimitada por critérios naturais; e.g., bacia hidrográfica), a redução da diversidade beta ao longo do tempo pode ser causada por extinções locais e o aumento da ocorrência de algumas poucas espécies nativas com determinados traços (ver Tabela 3 em Mckinney & Lockwood, 1999). Em geral, coadunando com o conceito tradicional de homogeneização biótica, as mudanças ambientais antropogênicas podem ser as principais responsáveis por essas alterações. No entanto, de acordo com (Magurran et al., 2010) "As all communities experience temporal turnover, one of the biggest challenges is distinguishing change that can be attributed to external factors, such as anthropogenic activities, from underlying natural change".

Em geral, a lista dos principais fatores e processos, não excludentes, que poderiam predizer a variação na diversidade beta inclui a heterogeneidade ambiental, a extensão espacial e a produtividade. Um determinado conjunto de locais pode apresentar maior diversidade beta, quando comparado com outros conjuntos de locais, porque esse conjunto apresenta maior heterogeneidade ambiental. As diferentes condições ambientais podem alterar as taxas demográficas das espécies diferentemente, aumentando as magnitudes de mudanças nas composições de espécies. Em casos extremos de diferenças ambientais (e.g., comunidades planctônicas em lagos com e sem plantas submersas), poucas localidades somente podem ser responsáveis por grande parte da diversidade beta total (Legendre & De Cáceres 2013). Conjuntos de locais amostrados em maiores extensões espaciais podem apresentar maior diversidade beta tanto em função da maior heterogeneidade ambiental como também em função das menores taxas de dispersão entre locais separados por maiores distâncias geográficas. Finalmente, conjuntos de locais mais produtivos podem apresentar maior diversidade beta porque mecanismos estocásticos de montagem de comunidades tendem a ser mais importantes que mecanismos determinísticos (Chase 2010).

Dependendo do tipo de delineamento amostral e do sistema investigado, os prováveis mecanismos que predizem a diversidade beta podem ser investigados de forma mais específica. Supondo a análise de dados de comunidades (espécies x locais) obtidos no mesmo conjunto de locais e ao longo do tempo, por exemplo, o efeito da extensão espacial *per se* seria anulado (já que as distâncias entre os locais seriam mantidas nas diferentes campanhas de coleta). Ainda nesse contexto, reservatórios hidrelétricos podem ser considerados excelentes modelos para o estudo da diversidade beta tendo em vista a elevada heterogeneidade das condições ambientais, principalmente ao longo do eixo longitudinal, promovida por fenômenos de transporte (Ford, 1990). Assim, diferentes regiões podem ser encontradas nesses sistemas: fluvial, intermediária e lacustre. Relativamente, a região fluvial é caracterizada pelo menor tempo de residência da água. Em geral, os valores de turbidez são maiores e a produtividade primária é menor em função da limitação por luz. A região lacustre, por outro lado, tende a apresentar maior tempo de residência. A produtividade primária

também tende a ser baixa, no entanto, em função da limitação por nutrientes. Finalmente, valores intermediários de vazão, tempo de residência da água, transparência da água e disponibilidade de nutrientes, bem como maiores taxas de produtividade primária, são esperados, em geral, na região de transição (Kimmel, Lind & Paulson 1990). Essa é uma descrição idealizada das regiões em um reservatório e os limites dessas regiões podem não ser tão claros dependendo das condições hidrológicas. A elevada heterogeneidade ambiental de reservatórios também ocorre lateralmente, por exemplo, quando o corpo central do reservatório é comparado com seus braços laterais.

Nesse estudo, nós utilizamos uma longa série temporal de dados sobre a comunidade zooplanctônica obtida em um reservatório para testar, primeiro, a hipótese de que a diversidade beta é positivamente relacionada com a heterogeneidade ambiental e produtividade. Em geral, considerando a elevada heterogeneidade espacial em reservatórios (longitudinal e lateralmente), nós também predizemos que a diversidade beta seria temporalmente elevada. No entanto, em reservatórios, os níveis de conectividade e similaridade ambiental entre os locais podem variar em função de variações hidrológicas. Assim, como uma terceira predição, esperamos uma redução da diversidade beta durante períodos de maior nível hidrológico médio. Essa predição é justificada considerando que durante esses períodos há um aumento da vazão, causando tanto a redução da heterogeneidade ambiental, como também um aumento das taxas de dispersão passiva.

MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado no reservatório de Ribeirão das Lajes, localizado no Estado do Rio de Janeiro (Brasil). O reservatório Ribeirão das Lajes apresenta uma superfície (na

cota máxima) de 47,8 km², volume de 450 x 106 m³ e profundidade média de 15 m (máxima = 40 m). O tempo de retenção da água é de aproximadamente 300 dias. Construído em 1905, os usos desse reservatório consistem na produção de energia elétrica e abastecimento da água. Os níveis de água do reservatório podem variar marcadamente (máximo de 8 m) e, em geral, estão correlacionados com a variação da precipitação. Os menores e maiores níveis de água são, em geral, registrados em novembro (início da estação chuvosa) e abril (final da estação chuvosa), respectivamente. Nas regiões mais profundas, o reservatório está termicamente estratificado durante a maior parte do ano, havendo mistura da coluna da água (parcial ou completa) apenas durantes os meses de inverno (junho, julho e agosto, Branco et al., 2009).

Amostragens

Entre novembro de 2004 e dezembro de 2009, amostragens mensais, totalizando 62 meses, foram realizadas em 6 locais de coleta distribuídos no reservatório Ribeirão das Lajes, o ponto L1 é a região de principal entrada de água e nutrientes no reservatório e o ponto L6 está localizado na região da barragem (Figura 1). As amostras de zooplâncton (rotíferos, cladóceros, copepodes e protozoários) foram coletadas filtrando-se vinte litros de água em uma rede de plâncton com de 68 µm de abertura de malha (Rocha *et al.* 2002), seguindo as normas estabelecidas para o monitramento do corpo d'água pela FEEMA/INEA. As amostras foram fixadas em solução de formaldeído (4%) e tamponadas com tetraborato de sódio (bórax). As densidades dos táxons (indivíduos/m³; até o nível de espécies, em geral) foram estimadas por contagens em câmaras de Sedgwick-Rafter com capacidade de 1ml em microscópio óptico, com auxílio de uma pipeta Hensen-Stempel de 1ml. Foram realizadas contagem de 3 lâminas de Sedgwick-

Rafter, ou até que não fossem encontradas novas ocorrências. Os táxons mais frequentes foram contados até atingir um mínimo de 150 indivíduos.

As variáveis oxigênio dissolvido, temperatura e condutividade elétrica foram obtidas no momento da coleta usando uma sonda multiparamétrica (YSI-85) e o pH utilizando o pHmetro portátil (WTW pH 315i). Os valores de transparência da água foram obtidos com um disco de Secchi. Amostras de água foram coletadas para a análise das concentrações de clorofila-*a*. Para tanto, os métodos descritos em APHA (2005) foram utilizados.



Figura 1. Área de estudo (Reservatório de Ribeirão das Lajes, (Piraí, RJ) mostrando a localização dos pontos de coleta. (L1 está localizado próximo a principal entrada de água e nutrientes no sistema e L6 na região da barragem).

Medidas de diversidade beta

Seis medidas de diversidade beta foram calculadas considerando que diferentes abordagens ressaltam diferentes propriedades dos dados (Anderson *et al.* 2011). Assim, utilizando dados de densidade e para cada mês de amostragem, uma matriz de

dissimilaridade entre os locais de coleta com base no coeficiente de Bray-Curtis foi calculada (Legendre & Legendre 2012). A média de cada matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis (βBC) foi então a primeira medida utilizada para representar a diversidade beta em um dado mês. A segunda medida de diversidade beta (dBC) foi calculada como a média das dissimilaridades (utilizando Bray-Curtis) entre os locais de coleta e o centroide do grupo no espaço multivariado formado por seis locais de coleta em um dado mês (Anderson, Ellingsen & McArdle 2006). Utilizando dados de presença e ausência, duas outras medidas foram calculadas com base nos coeficientes de Sørensen (βSØR) e Simpson (βSIM) que leva em consideração múltiplos locais de coleta (ver equação 5 e 6 em Baselga 2010). De acordo com Baselga (2007), a variação do coeficiente de Sørensen para múltiplo locais apresenta as vantagens de evitar: "(i) a perda de informação do número de espécies compartilhadas entre três ou mais locais e (ii) a falta de independência entre pares de similaridades devido a repetição de cada local em vários pares" (ver também Diserud & Ødegaard, 2007). Além disso, βSIM apresenta a vantagem de ser independente da riqueza de espécies. A quinta medida (BRC) foi calculada utilizando a medida modificada de Raup-Crick (Chase et al. 2011). Esse índice calcula a dissimilaridade entre as amostras usando uma abordagem de modelos nulos e é independente da riqueza de espécies (Raup & Crick 1979; Chase et al. 2011). A principal mudança do coeficiente de Raup-Crick, proposta por Chase et al. (2011) e utilizada no presente estudo, consiste em re-escalonar esse coeficiente para que varie entre -1,0 e 1,0 de tal forma que: um valor igual a 0,0 representa a igualdade entre a dissimilaridade observada e a expectativa nula; um valor igual a 1 indica que a dissimilaridade observada é maior que o valor esperado em qualquer uma das simulações (i.e., comunidades completamente mais diferentes entre sim do que esperado ao acaso); e um valor igual a -1,0 indica que as comunidades são completamente mais similares que o esperado ao acaso. As características do modelo nulo utilizado são dadas

detalhadamente por Chase et al. (2011). Basicamente, considerando o número de espécies que é compartilhado entre duas localidades, contendo suas respectivas riquezas, o modelo nulo tem o objetivo de estimar a probabilidade de observar esse número de espécies compartilhadas considerando repetidas amostras aleatórias de espécies (com riquezas iguais àquelas observadas) de um conjunto conhecido de espécies. Por último, o método descrito em Legendre & De Cáceres (2013) foi utilizado para calcular a diversidade beta total (BD total) e avaliar a contribuição de cada local para a diversidade beta. Considerando cada matriz de abundância de espécies em um dado mês de coleta (espécies nas colunas e locais nas linhas), o primeiro passo desse método consistiu em aplicar a transformação de Hellinger. Posteriormente, com os valores transformados, os desvios-quadráticos em relação as respectivas médias das abundâncias das espécies são calculados. A soma desses desvios-quadráticos (SQ_{total}) dividida por *n*-1 (i.e., a variância da matriz de dados de abundância de espécies) é uma medida de diversidade beta total. A contribuição relativa de um determinado local de coleta *i* para a biodiversidade total (LCBD_{*i*}) é dada então pela razão entre a soma dos desvios-quadráticos para esse local (SQi) e a soma dos desvios-quadráticos total (SQ_{total}). A significância dos valores de LCBD_i foram testados utilizando os procedimentos de Monte Carlo descritos em Legendre & Cáceres (2013).

Variáveis explanatórias

A heterogeneidade ambiental (dC Amb), em um dado mês de coleta, com base nas variáveis temperatura da água, oxigênio dissolvido, condutividade elétrica e transparência da água foi estimada com o método proposto por Anderson et al. (2006). Para tanto, a distância Euclidiana padronizada foi utilizada. Assim, quanto maiores os valores de dC Amb, maiores foram as diferenças ambientais entre os locais de coleta. A média dos teores de clorofila-a foi utilizada como variável substituta de produtividade em um dado mês de coleta. Os valores médios mensais de nível hidrológico, utilizados para caracterizar a variabilidade temporal das condições hidrológicas do reservatório, foram obtidas da estação de monitoramento hidrológico da Light Energia S.A.

Análise dos dados

Modelos de mínimos quadrados generalizados (GLS) foram utilizados para modelar a variabilidade temporal da diversidade beta no reservatório. A estrutura autoregressiva denominada simetria composta foi incorporada ao modelo já que dados obtidos ao longo do tempo não são independentes (Zuur *et al.* 2009). Essa estrutura define que a correlação serial dos resíduos é a mesma seja qual for horizonte temporal. Embora simplista, esse procedimento é útil para séries temporais curtas e é melhor que considerar as observações independentes (Pinheiro & Bates 2000). O modelo estimado considerou as variáveis explanatórias que expressavam nossas hipóteses iniciais (dC Amb, clorofila-a e nível hidrológico).

Todas as análises foram implementadas no programa R (R Core Team 2013). As medidas de diversidade beta foram calculadas utilizando as funções *betadisper*, do pacote *vegan* (Oksanen *et al.* 2013), e *betamulti*, do pacote *betapart* (Baselga *et al.* 2013). A função *betadisper* também foi utilizada para estimar dC Amb. O índice modificado de Raup-Crick foi calculado utilizando a rotina disponibilizada no material suplementar do trabalho de Chase et al. (2011). A função *beta.div* disponível no material suplementar do trabalho de Legendre & De Cáceres (2013) foi utilizada para calcular a contribuição relativa dos locais de coleta para a diversidade beta (em cada mês). Os modelos de diversidade beta foram estimados utilizando a função *gls* do

pacote *nlme* (Pinheiro, Bates & Revelle 2014). A Figura 2 apresenta um esquema com o objetivo de ilustrar as análises realizadas.



Figura 2. Representação esquemática das análises realizadas. Os dados ambientais e de composição do zooplâncton, obtidos mensalmente (entre 11/04 e 12/09) em 6 pontos ao longo do maior eixo do reservatório (•), foram utilizados para estimar, em cada mês, (1) a diversidade beta espacial, as contribuições dos locais para a diversidade beta e (2) a variação ambiental [utilizando coeficientes de variação (CV) ou distâncias para os centroides (dC)] e a clorofila-*a* (3). O nível hidrológico médio em cada mês de coleta (4) também foi registrado. (5) Um modelo de mínimos quadrados generalizados (GLS) foi utilizado para modelar a variação temporal da diversidade beta.

RESULTADOS

Foram identificados 169 táxons, compreendidos em 40 famílias dentro dos quatro grupos do zooplâncton (Protozoa, Rotifera, Cladocera e Copepoda). Com relação a abundância, os protozoários dominaram com 65% dos indivíduos encontrados. A análise da densidade ao longo do tempo de estudo mostrou que essa dominância dos protozoários foram eventos pontuais e os demais grupos também mostraram elevados valores ao longo do tempo, principalmente os rotíferos (Figura 3). A riqueza do zooplâncton foi dominada pelos rotíferos com mais de 50% de todos os táxons encontrados. A análise da distribuição da densidade e riqueza entre os grandes grupos do zooplâncton revela uma acentuada diferença entre o primeiro ponto de coleta (localizado na zona fluvial do reservatório) e os demais pontos de coleta. Especificamente, no primeiro ponto de coleta houve uma dominância de protozoários. Nos demais pontos, houve um aumento da contribuição relativa de rotíferos (Figuras 3 e 4).



Figura 3. Dinâmica temporal da densidade dos grupos zooplanctônicos em cada ponto de coleta no Reservatório de Ribeirão das Lajes.



Figura 4. Dinâmica temporal da riqueza dos grupos zooplanctônicos em cada ponto de coleta no Reservatório de Ribeirão das Lajes.

O nível hidrológico variou de forma claramente sazonal durante o período de estudo, com valores de autocorrelação temporal positivos e negativos para os primeiros horizontes temporais e para o sexto horizonte temporal, respectivamente (Figura 5 e Tabela S1). O teor de clorofila-a apresentou autocorrelação temporal significativa e positiva principalmente para os dois primeiros horizontes temporais. Por outro lado, a heterogeneidade ambiental (dC Amb) variou de forma aperiódica e nenhuma dependência temporal foi detectada (Figura 5 e Tabela S1).



Figura 5. Variação temporal das variáveis explanatórias utilizadas nesse estudo.

As diferentes medidas de diversidade beta (média da matriz de Bray-Curtis, coeficiente de Sørensen e Simpson para múltiplas amostras, distância média para o centroide, BD total e coeficiente de Raup-Crick) foram fortemente correlacionadas entre si (Tabela 1; Figura 6 e Figura S1). Em geral, padrões sazonais não foram identificados e as séries temporais indicam uma tendência de decréscimo da diversidade beta entre novembro de 2004 e julho de 2008. Após esse último mês, os valores de diversidade beta aumentaram e foram similares àqueles mensurados no início do estudo (Figura 6). Embora com tendência temporal similar ao que foi encontrado para as outras medidas, aquela de Raup-Crick indicou que em praticamente todos os meses as localidades foram mais similares em termos de composição de espécies (i.e., baixa diversidade beta) do que o esperado ao acaso (Figura 6). Ao longo do tempo, o primeiro ponto de coleta (região fluvial do reservatório) foi o que apresentou as maiores contribuições para a diversidade beta total (Figura 7).

Considerando as fortes correlações entre as medidas de diversidade beta (Tabela 1), somente dBC foi modelada em função das variáveis explanatórias. A diversidade beta não foi significativamente relacionada com heterogeneidade ambiental ou biomassa fitoplanctônica, mas diminuiu significativamente com o aumento do nível hidrológico e, de forma geral, ao longo do tempo (Tabela 2). A hipótese de normalidade dos resíduos do modelo que gerou esses padrões não foi rejeitada (teste de Shapiro-Wilks = 0.98; P = 0.8472; Figura S2).

| | βBC | βSØR | βSIM | dBC | βRC | BD total |
|----------|------|------|------|------|------|----------|
| βBC | 1 | | | | | |
| βSØR | 0.95 | 1 | | | | |
| βSIM | 0.74 | 0.87 | 1 | | | |
| dBC | 0.99 | 0.95 | 0.74 | 1 | | |
| βRC | 0.84 | 0.79 | 0.68 | 0.82 | 1 | |
| BD total | 0.89 | 0.81 | 0.64 | 0.87 | 0.79 | 1 |

Tabela 1. Valores de correlação de Pearson entre os índices de diversidade beta calculados para o zooplâncton do Reservatório de Ribeirão das Lajes.

Tabela 2. Resultados do modelo GLS para a diversidade beta do zooplâncton (dBC) no Reservatório de Ribeirão das Lajes. Os coeficientes de regressão parciais padronizados estão apresentados e, portanto, os mesmos são comparáveis.

| | Coeficiente | Erro-Padrão | t | Р |
|------------------------------------|-------------|-------------|-------|--------|
| Nível | -0.24 | 0.111 | -2.17 | 0.0345 |
| Clorofila-a | -0.16 | 0.108 | -1.48 | 0.1456 |
| Heterogeneidade ambiental (dC Amb) | 0.08 | 0.111 | 0.76 | 0.4515 |
| Tempo | -0.53 | 0.110 | -4.79 | 0.0000 |



Figura 6. Variação temporal da diversidade beta da comunidade zooplanctônica no reservatório de Ribeirão das Lajes considerando a distância média para o centroide (dBC) e a diversidade beta de Raup-Crick (β RC – valor médio). A linha tracejada horizontal indica o valor esperado ao acaso. Ver material suplementar (Figura S1) para as séries temporais de outras medidas de diversidade beta.



Figura 7. Contribuição local para a diversidade beta (LCBD) da comunidade zooplanctônica do Reservatório de Ribeirão das Lajes.

DISCUSSÃO

É importante destacar que o delineamento do nosso estudo permitiu avaliar como as dissimilaridades entre os mesmos 6 locais de coleta variaram ao longo de 62 meses. Imaginando um diagrama de ordenação produzido com esses dados, poderíamos ter então escores dos locais similares num dado mês (i.e., mês com baixa diversidade beta) e, em outros meses, escores dos locais mais diferentes entre si. Essa variação temporal (contração e expansão dos locais de coleta no espaço multidimensional formado pelos táxons registrados) foi então o foco do presente estudo. Muitos dos estudos anteriores que buscaram determinar a importância relativa de determinantes da diversidade beta foram realizados somente ao longo do espaço (e.g., Heino et al., 2013; Astorga et al., 2014; Bini et al., 2014). Especificamente, nesses estudos a diversidade beta foi mensurada em diferentes conjuntos de locais considerando regiões geográficas delimitadas por diferentes critérios (e.g., ecoregiões no estudo de Bini et al., 2014) ou para uma dada célula focal considerando células adjacentes e utilizando dados de

extensões de ocorrência (McKnight *et al.* 2007; Buckley & Jetz 2008; Melo, Rangel & Diniz-Filho 2009). Para o primeiro conjunto de estudos (i.e., que avaliam a diversidade beta em diferentes regiões), um fator de confusão importante é a esperada relação entre extensão espacial (uma vez que essa propriedade varia dependendo das distâncias geográficas entre os pontos de uma determinada região) e heterogeneidade ambiental. Para o segundo conjunto de estudos (i.e., que mapearam a diversidade beta) vários senões podem ser apontados, tais como, arbitrariedade do tamanho da célula e a própria natureza dos dados de extensões de ocorrência (déficit de Wallace; Lomolino, 2004). Por outro lado, nosso delineamento (ver também Langenheder et al., 2012), apresenta, minimamente, a vantagem de eliminar o efeito da extensão espacial uma vez que as distâncias geográficas entre os locais foram mantidas constantes ao longo do tempo (mas não necessariamente o nível de conectividade espacial – ver abaixo).

Os dados obtidos com nosso delineamento apresentavam, portanto, um grande potencial para investigar os principais determinantes da diversidade beta. A natureza, no entanto, não entrega (ou, pelo menos nesse estudo, não entregou) seus segredos facilmente. De fato, nossos resultados demonstraram que algumas das variáveis explanatórias consideradas importantes, em outros estudos, para modelar a variação temporal da diversidade beta não foram significativas.

A heterogeneidade ambiental, por exemplo, tem sido frequentemente aventada como um importante determinante da diversidade beta (Heino et al. *in press*; Heino, Melo, & Bini, 2015 e suas referências). Assim, era esperado que durante períodos de maior dissimilaridade ambiental (i.e., maiores distâncias entre os locais no espaço ambiental) ocorresse um aumento da diversidade beta. Colocado de outra forma, "uma relação positiva entre diversidade beta e heterogeneidade ambiental seria esperada porque um aumento da última resultaria num aumento na variedade de condições ambientais as quais diferentes espécies estão adaptadas, resultando então numa maior variação da composição de espécies entre os locais" (Heino *et al.* 2015). No entanto, mesmo que a variação espacial nas condições ambientais tenha sido elevada e tenha variado conspicuamente ao longo do tempo (e.g., Figura 5), essa relação não foi encontrada. Assim, a hipótese de que a baixa heterogeneidade espacial (e baixa variação temporal dessa quantidade) seria a explicação para a ausência da relação esperada também pode ser descartada. Podemos ponderar ainda sobre a falta de alguma variável importante para a heterogeneidade ambiental, mesmo que tenham sido utilizadas variáveis que sabidamente influenciam a comunidade zooplanctônica para compor a medida de heterogeneidade ambiental.

A produtividade também tem sido considerada um importante mecanismo que explicaria a variação na diversidade beta. De acordo com Chase (2010), em ambientes mais produtivos, a maior diversidade beta resultaria do aumento da importância de processos estocásticos de montagem de comunidades quando comparados aos processos determinísticos. Basicamente, a predição assume que em ambientes produtivos diferentes espécies podem colonizar um ambiente (baixo filtro ambiental ocasionado por elevada produtividade) e também um importante papel de efeitos de prioridade (composição inicial de espécies influencia composição final). Nesse contexto, a deriva ecológica seria um exemplo de processos estocásticos: "mudanças aleatórias nas abundâncias relativas das espécies em função de eventos de nascimento e morte que ocorrem numa comunidade e são independentes das identidades das espécies" (ver Vellend et al. 2014). Já a "seleção de espécies" (i.e., variação de nichos entre localidades que favorecem diferentes grupos de espécies) seria um exemplo típico de processos determinísticos (Leibold et al. 2004). A despeito da solidez dos argumentos que justificariam uma relação positiva entre diversidade beta e produtividade e de evidências derivadas de estudos experimentais (Chase 2010) e observacionais (Langenheder et al., 2012; Bini et al., 2014), nós não encontramos essa relação.

59

Provavelmente, a variação da biomassa fitoplanctônica no Reservatório Ribeirão de Lajes (0,78 μ g/L a 5,03 μ g/L) não foi suficiente para gerar a relação esperada.

Várias evidências têm demonstrado a importância da hidrologia sobre padrões ecológicos gerais e, especialmente, sobre a variação da diversidade de organismos aquáticos (Poff & Zimmerman 2010; McGarvey 2014). A importância da hidrologia para explicar a variação do funcionamento e da diversidade de ecossistemas é tal que até mesmo novos periódicos (Ecohydrology & Hydrobiology e Ecohydrology), inteiramente dedicados ao tema, foram criados (Zalewski & Harper 2001; Smettem 2008). Em reservatórios, os impactos da variação hidrológica sobre a biodiversidade têm sido estudados tanto a jusante (Ellis & Jones 2013) como a montante das barragens (e.g., para estudos específicos com a comunidade zooplanctônica, ver Marzolf, 1990; Seda & Devetter, 2000). Esperávamos uma relação negativa entre nível hidrológico e diversidade beta porque durante os períodos de maior nível hidrológico, o maior influxo de água no reservatório pode acarretar, simultaneamente, um aumento da conectividade hidrológica e das taxas de dispersão passiva entre pontos de jusante e montante, bem como um aumento da similaridade ambiental entre esses pontos. De acordo com esses dois mecanismos, seria esperado uma redução da diversidade beta. Interessantemente, essa foi a única relação significativa detectada no presente estudo, reforçando a importância das condições hidrológicas sobre padrões de biodiversidade.

A homogeneização de composições de espécies em função da hidrologia também tem sido observada em ambientes de planície de inundação (Thomaz *et al.* 2007). Nesses estudos, essa inferência é feita comparando, em geral, os valores de diversidade beta durante períodos de seca e cheia. No entanto, tanto quanto sabemos, o nosso é o primeiro estudo a avaliar explicitamente a covariação temporal entre diversidade beta e nível hidrológico. A elevada dispersão permite que organismos habitem locais em condições sub ótimas, o que de certa forma homogeneíza a comunidade (Pulliam 1988; Leibold *et al.* 2004; Heino *et al.* 2013). Portanto, o efeito de massa deve ser levado em conta principalmente em trabalhos de menor escala espacial e com alto nível de conectividade. A heterogeneidade ambiental (dC Amb) não foi significativamente correlacionada com o nível hidrológico (correlação de Pearson cruzada após diferenciação das séries temporais = 0.059; P = 0.1280), reforçando a provável importância do efeito de massa.

As tecamebas foram dominantes dentre os protozoários encontrados nesse estudo. Ao longo do tempo, as comunidades de tecamebas que ocorreram principalmente no primeiro ponto de coleta (uma vez que esses organismos são característicos do plâncton de ambientes predominantemente lóticos; ver (Velho, Lansac-tôha & Bini 1999) foram as mais diferenciadas e as que mais contribuíram para o aumento da diversidade beta do reservatório (ver resultados de LCBD - índice de originalidade da comunidade zooplanctônica em cada local).

Nossa hipótese de que elevados valores de diversidade beta seriam encontrados durante o período de estudo, por exemplo, em função da formação de diferentes zonas ao longo do maior eixo do reservatório (i.e, fluvial, intermediária e lacustre), não foi confirmada. Ao contrário, a diversidade beta de Raup-Crick (modificada por Chase et al., 2011) indicou que as composições foram recorrentemente mais similares do que o esperado ao acaso. De acordo com Chase et al. (2011), esse resultado indicaria que as comunidades zooplanctônicas no Reservatório de Ribeirão das Lajes foram montadas, preponderantemente, por processos determinísticos quando comparados aos estocásticos. Inferir processos a partir de padrões é sempre contestável (Vallend et al., 2014). No entanto, considerando os baixos teores de biomassa fitoplanctônica no reservatório (média = $2,4 \mu g/L$), em conjunto com as evidências experimentais de Chase (2010), inferimos que a baixa produtividade é um mecanismo (determinístico) de montagem de comunidades no reservatório que não pode ser descartado. Essa inferência

assume que filtros ambientais (baixa produtividade, no presente estudo) impedem que um grupo de espécies do conjunto regional persista nas localidades, resultando em comunidades mais determinísticas (Chase & Myers 2011). Além disso, a conectividade hidrológica entre os pontos de coleta pode ter contribuído para a baixa diversidade beta no reservatório (ver resultado do modelo GLS que mostrou uma relação negativa entre diversidade beta e nível hidrológico médio (ver também Chase & Forbes 2002; Cottenie *et al.* 2003; Akasaka & Takamura 2012). Finalmente, a própria variação hidrológica pode ser um importante processo que restringe o conjunto de espécies que pode ocorrer no reservatório.

Nós também detectamos uma tendência de declínio da diversidade beta ao longo do período estudado. Esse resultado indica, primeiro, que a noção de estabilização de reservatórios após suas formações é ilusória, mesmo no reservatório estudado com mais de cem anos de formação. Os processos locais que conferem dinâmica aos reservatórios podem ser atenuados com o tempo (e.g., decomposição da biomassa vegetal inundada e aumento da abundância de espécies favorecidas em ambientes lacustres). No entanto, é pouco provável que outros processos (regionais) que interferem na dinâmica do reservatório estabilizem ao longo do tempo (e.g., uso e ocupação do solo da bacia hidrográfica). Segundo, vários cenários (envolvendo balanços de extinção e invasão) poderiam explicar o processo de homogeneização biótica que nós detectamos. A identificação do cenário mais provável, dentre aqueles listados por Olden & Poff (2003), não foi o objetivo do presente estudo. No entanto, nosso resultado coaduna com aqueles obtidos em vários ecossistemas aquáticos ao redor do mundo ao demonstrar um declínio da diversidade beta (e.g., Beisner et al., 2003; Olden & Poff, 2004; Havel et al., 2005).

Concluindo, nossos resultados demonstraram que variações hidrológicas foram mais importantes que a heterogeneidade ambiental ou produtividade para predizer a

62

dinâmica da diversidade beta. O efeito da (baixa) produtividade determinando baixos valores de diversidade beta ao longo do tempo não pode ser, no entanto, descartado. Nós também detectamos um processo de homogeneização biótica (i.e., redução da diversidade beta). Em geral, nossos resultados sugerem que a ideia de estabilidade em reservatórios é ilusória.

REFERÊNCIAS

- Akasaka M. & Takamura N. (2012) Hydrologic connection between ponds positively affects macrophyte α and γ diversity but negatively affects β diversity. *Ecology* **93**, 967–973.
- Anderson M.J., Crist T.O., Chase J.M., Vellend M., Inouye B.D., Freestone A.L., *et al.* (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters* **14**, 19–28.
- Anderson M.J., Ellingsen K.E. & McArdle B.H. (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters* **9**, 683–93.
- APHA (2005) Standard methods for the examination of water and wasterwater. Washington.
- Astorga A., Death R., Death F., Paavola R., Chakraborty M. & Muotka T. (2014) Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: the case of New Zealand stream invertebrates. *Ecology and evolution* **4**, 2693–702.
- Baselga A. (2007) Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Soininen et al. 2007. *Ecography* **30**, 838–841.
- Baselga A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* **19**, 134–143.
- Baselga A., Orme D., Villeger S., Bortoli J. De & Leprieur F. (2013) betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.3. http://CRAN.R-project.org/package=betapart.
- Beisner B., Haydon D. & Cuddington K. (2003) Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**, 376–382.
- Bini L.M., Landeiro V.L., Padial A., Siqueira T. & Heino J. (2014) Nutrient enrichment is related to two facets of beta diversity of stream invertebrates across the continental US. *Ecology*, 140210090637007.
- Branco C.W.C. (1991) *The plankton community and the water quality in Paranoá Lake, Brasília, DF, Brazil.* Universidade Federal de Brasília.

- Branco C.W.C., Kozlowsky-Suzuki B., Sousa-Filho I.F., Guarino A.W.S. & Rocha R.J. (2009) Impact of climate on the vertical water column structure of Lajes Reservoir (Brazil): A tropical reservoir case. *Lakes & Reservoirs: Research & Management* 14, 175–191.
- Buckley L.B. & Jetz W. (2008) Linking global turnover of species and environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**, 17836–17841.
- Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perrings C., Venail P., *et al.* (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* **486**, 59–67.
- Chase J.M. (2010) Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science (New York, N.Y.)* **328**, 1388–91.
- Chase J.M., Kraft N.J.B., Smith K.G., Vellend M. & Inouye B.D. (2011) Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α-diversity. *Ecosphere* **2**, 1–11.
- Chase J.M. & Myers J.A. (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **366**, 2351–63.
- Chase M. & Forbes E. (2002) The role of habitat connectivity and landscape geometry in experimental zooplankton metacommunities. *Oikos* **96**, 433–440.
- Cottenie K., Michels E., Nuytten N. & Meester L. De (2003) Zooplankton metacommunity structure: Regional vs. local process in highly interconnected ponds. *Ecology* **84**, 991–1000.
- Diserud O.H. & Ødegaard F. (2007) A multiple-site similarity measure. *Biology letters* **3**, 20–22.
- Duffy J.E. (2009) Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* **7**, 437–444.
- Ellis L.E. & Jones N.E. (2013) Longitudinal trends in regulated rivers: a review and synthesis within the context of the serial discontinuity concept. *Environmental Reviews* **21**, 136–148.
- Havel J.E., Shurin J.B. & Jones J.R. (2005) Environmental limits to a rapidly spreading exotic cladoceran. *Ecoscience* **12**, 376–385.
- Heino J., Grönroos M., Ilmonen J., Karhu T., Niva M. & Paasivirta L. (2013) Environmental heterogeneity and β diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. *Freshwater Science* **32**, 142–154.
- Heino J., Melo A.S. & Bini L.M. (2015) Reconceptualising the beta diversityenvironmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology* **60**, 223–235.
- Heino J., Melo A.S., Siqueira T., Soininen J., Valanko S. & Bini L.M. (2014) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, n/a–n/a.
- Kimmel B.L., Lind O.T. & Paulson L.J. (1990) Reservoir primary production. In: *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. (Eds J. Wiley & Sons), pp. 133– 193. New York.
- Langenheder S., Berga M., Östman Ö. & Székely A.J. (2012) Temporal variation of βdiversity and assembly mechanisms in a bacterial metacommunity. *The ISME journal* **6**, 1107–14.
- Legendre P. & De Cáceres M. (2013) Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology letters* **16**, 951–63.
- Legendre P. & Legendre L.F. (2012) Numerical ecology, Third. Elsevier.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**, 601–613.
- Lomolino M. V. (2004) Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature. In: *Conservation biogeography*. pp. 293–296.
- Magurran A.E., Baillie S.R., Buckland S.T., Dick J.M., Elston D.A., Scott E.M., et al. (2010) Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in ecology & evolution* (*Personal edition*) 25, 1–9.
- Marzolf G.R. (1990) Reservoirs as environments for zooplankton. In: *Reservoir limnology: ecological perspectives*. (Eds K. Thornton, B.L. Kimmel & F.E. Payne), pp. 195–208. Wiley Interscience Publication, New York.
- McGarvey D.J. (2014) Moving beyond species-discharge relationships to a flowmediated, macroecological theory of fish species richness. *Freshwater Science* **33**, 18–31.
- Mckinney M.L. & Lockwood J.L. (1999) Biotic homogenization : a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in ecology & evolution* **14**, 450–453.
- McKnight M.W., White P.S., McDonald R.I., Lamoreux J.F., Sechrest W., Ridgely R.S., *et al.* (2007) Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS biology* **5**, e272.
- Melo A.S., Rangel T.F.L.V.B. & Diniz-Filho J.A.F. (2009) Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography* 32, 226– 236.

- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., *et al.* (2013) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-9. http://CRAN.R-project.org/package=vegan.
- Olden J.D. & Poff N.L. (2004) Ecological processes driving biotic homogenization: Testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology* **85**, 1867–1875.
- Olden J.D. & Poff N.L. (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American naturalist* **162**, 442–60.
- Olden J.D. & Rooney T.P. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* **15**, 113–120.
- Pennisi E. (2005) How Did Cooperative Behavior Evolve? Science 309, 93.
- Pinheiro J., Bates D. & Revelle M.W. (2014) Package "nlme."
- Pinheiro J.C. & Bates D.M. (2000) Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. Springer.
- Poff N.L. & Zimmerman J.K.H. (2010) Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows. *Freshwater Biology* **55**, 194–205.
- Pulliam H.R. (1988) Source, sinks and population regulation. *The American naturalist* **132**, 652–661.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/.
- Raup D.M. & Crick R.E. (1979) Measurement of faunal similarity in paleontology. *Journal of Paleontology* **53**, 1213–1227.
- Rocha M.I.A., Branco C.W.C., Sampaio G.F., Gomara G.F. & De Filippo R. (2002) Spatial and temporal variation of limnological features Microcystis aeruginosa and zooplankton in an eutrophic reservoir (Funil Reservoir, Rio de Janeiro). *Acta Limnologica Brasiliensia* 14, 73–86.
- Seda J. & Devetter M. (2000) Zooplankton community structure along a trophic gradient in a canyon-shaped dam reservoir. *Journal of Plankton Research* 22, 1829–1840.
- Siqueira T., Bini L.M., Thomaz S.M. & Fontaneto D. (2014) Biodiversity analyses: are aquatic ecologists doing any better and differently than terrestrial ecologists? *Hydrobiologia*.
- Smettem K.R. (2008) Welcome address for the new "Ecohydrology"journal. *Ecohydrology* **1**, 1–2.

- Thomaz S.M., Dibble E.D., Evangelista L.R., Higutti J. & Bini L.M. (2007) Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* **53**, 358–367.
- Velho L.F.M., Lansac-tôha F.A. & Bini L.M. (1999) Spatial and temporal variation in densities of testate amoebae in the plankton of the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Hydrobiologia* 411, 103–113.
- Vellend M., Srivastava D.S., Anderson K.M., Brown C.D., Jankowski J.E., Kleynhans E.J., *et al.* (2014) Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos* 123, 1420–1430.
- Zalewski M. & Harper D.M. (2001) A "sequential wetland" as a primary tool for the restoration of Naivasha. *Ecohydrology: Science and the Sustainable Management of Tropical Waters, IHP-V Technical Documents in Hydrology* **48**, 21.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Savelieve A.A. & Smith G.M. (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. In: *Statistics for Biology and Health*. (Eds M. Gail, K. Krickeberg, J.M. Samet, A. Tsiatis & W. Wong), pp. 143–158.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Análise de autocorrelação temporal para as variáveis explanatórias utilizadas no presente estudo.

| Variável | Horizonte | Autocorrelação | Q de Box & Ljung | Р |
|-------------|-----------|----------------|------------------|--------|
| Nível | 1 | 0.86 | 48.15 | 0.0000 |
| | 2 | 0.56 | 68.82 | 0.0000 |
| | 3 | 0.21 | 71.74 | 0.0000 |
| | 4 | -0.11 | 72.56 | 0.0000 |
| | 5 | -0.33 | 80.14 | 0.0000 |
| | 6 | -0.44 | 93.63 | 0.0000 |
| | 7 | -0.43 | 106.83 | 0.0000 |
| | 8 | -0.31 | 114.01 | 0.0000 |
| | 9 | -0.13 | 115.21 | 0.0000 |
| | 10 | 0.07 | 115.56 | 0.0000 |
| | 11 | 0.21 | 118.87 | 0.0000 |
| | 12 | 0.24 | 123.55 | 0.0000 |
| | 1 | 0.04 | 0.125 | 0 7007 |
| dC Amb | 1 | 0.04 | 0.125 | 0.7237 |
| | 2 | 0.15 | 1.703 | 0.4268 |
| | 3 | 0.08 | 2.155 | 0.5409 |
| | 4 | -0.06 | 2.397 | 0.0032 |
| | 5 | -0.08 | 2.842 | 0.7243 |
| | 0 7 | -0.16 | 4.552 | 0.6024 |
| | / 0 | 0.06 | 4.851 | 0.0/81 |
| | ð 0 | -0.03 | 4.934 | 0.7040 |
| | 9 | -0.02 | 4.930 | 0.0301 |
| | 10 | 0.00 | 4.930 | 0.8940 |
| | 11 | -0.10 | 7.032 | 0.7949 |
| | 12 | -0.04 | 1.209 | 0.6455 |
| Clorofila-a | 1 | 0.60 | 23.73 | 0.0000 |
| | 2 | 0.30 | 29.57 | 0.0000 |
| | 3 | 0.15 | 31.18 | 0.0000 |
| | 4 | 0.09 | 31.75 | 0.0000 |
| | 5 | -0.12 | 32.77 | 0.0000 |
| | 6 | -0.22 | 36.15 | 0.0000 |
| | 7 | -0.12 | 37.12 | 0.0000 |
| | 8 | -0.11 | 38.07 | 0.0000 |
| | 9 | -0.16 | 40.05 | 0.0000 |
| | 10 | -0.13 | 41.33 | 0.0000 |
| | 11 | -0.06 | 41.58 | 0.0000 |
| | 12 | -0.02 | 41.63 | 0.0000 |



Figura S1. Variação temporal da diversidade beta da comunidade zooplanctônica no reservatório de Ribeirão das Lajes. Média da matriz de dissimilaridade Bray-Curtis (β BC); Sørensen para múltiplos locais (β SØR); Simpson para múltiplos locais (β SIM); Diversidade beta total (BD total).



Figura S2. Distribuição dos resíduos do modelo GLS para a variável dBC.

Capítulo III

Diversidade beta temporal da comunidade zooplanctônica ao longo do eixo longitudinal de um reservatório

RESUMO

A variação na composição de espécies ao longo do tempo, ou seja, a diversidade beta temporal tem sido cada vez mais estudada. O que permite estudar diferentes questões em ecologia de comunidades, tais como, estabilidade, resiliência, resistência e persistência. Os reservatórios podem ser considerados bons sistemas para testar hipóteses relacionadas a magnitude da variabilidade temporal da diversidade, devido principalmente à variação espacial e temporal das suas características limnológicas e hidrológicas. Diante disso, o presente estudo objetivou analisar a diversidade beta temporal nos diferentes trechos do eixo longitudinal de um reservatório tropical, assim como relacionar essa variabilidade com a variação ambiental e hidrológica em cada uma das diferentes regiões do reservatório (lótica, transição e lêntica). Para representar a diversidade beta temporal em cada local dentro do reservatório, várias medidas foram empregadas, considerando as discussões sobre quais medidas seriam mais adequadas. Utilizando dados de presença e ausência ($\beta S \emptyset R$ e $\beta S IM$, para múltiplas amostras e para os pares de meses), aninhamento (βNES), a medida de aninhamento (NODF) e uma medida baseada no índice de Raup-Crick (βRC). A partir dos dados de densidade foram estimadas as distâncias entre os meses de coleta e os centroides dos grupos como outra medida de diversidade beta (dBC). As diferentes medidas de diversidade beta foram fortemente correlacionadas entre si e os pares de meses mais distantes tenderam a apresentar maiores mudanças na composição de espécies. Além disso, foi visto que os valores de diversidade beta e a variabilidade ambiental foram conspicuamente maiores na região fluvial do reservatório. Corroborado pela maior taxa de acumulação de espécies para essa região, foi possível inferir que a maior parte dos táxons que contribuem para a diversidade regional do reservatório devem dispersar ao longo da região fluvial do reservatório.

ABSTRACT

The species composition variation over time or temporal beta diversity has been increasingly studied. This allows studying different issues in community ecology, such as stability, resilience, resistance and persistence. The reservoirs can be considered good systems to test hypotheses concerning the magnitude of temporal diversity, mainly due to spatial and temporal variability of their limnological and hydrological characteristics. Therefore, this study aimed to analyze the temporal beta diversity in different parts of the longitudinal axis of a tropical reservoir, relate this variability to environmental and hydrological variability in each of the different regions of the reservoir (lotic, transition and lentic). To represent the temporal beta diversity at each location within the reservoir, various measures were employed, considering the discussions on what measures would be more appropriate. Using data of presence and absence ($\beta S \emptyset R$ and βSIM for multiple samples and for pairwise samples), nestedness (βNES), the measure of nestedness (NODF) and a measure based on Raup-Crick index (BRC). Using the density data, the distances among sampling months and the group centroid was another measure of beta diversity (dBC). The different beta diversity measures were strongly correlated with each other and more distant pair of months tended to have larger changes in species composition. Moreover, it was seen that the beta diversity and environmental variability values were conspicuously higher in the lotic region. Corroborated by larger species accumulation rate for that region, it was possible to infer that most of the taxa that contribute to the regional diversity of the reservoir should disperse along the lotic reservoir region.

INTRODUÇÃO

A diversidade beta temporal pode ser definida como a mudança na composição de espécies ao longo do tempo (Korhonen, Soininen & Hillebrand 2010; Magurran & Henderson 2010; Melo *et al.* 2011; Jones *et al.* 2012; McGill *et al.* 2014; Dornelas *et al.* 2014; Huttunen *et al.* 2014). Avaliar tendências temporais da diversidade beta permite estudar diferentes questões em ecologia de comunidades, tais como, estabilidade (Scarsbrook 2002; Zamora, Verdu & Galante 2007), resiliência (Ives *et al.* 2003), resistência (Pimm 1984) e persistência (Connell & Sousa 1983). Por exemplo, Moreno

& Halffter (2001) mostraram que a alta diversidade beta temporal pode ser consequência de habitats não estáveis ou de período de amostragem insuficiente. Ambientes degradados, sujeitos a fortes perturbações ou com assembleias extremamente móveis também revelaram altos níveis de diversidade beta temporal (Romanuk & Kolasa 2001).

A intensidade de mudança na composição entre tempos em uma determinada localidade <u>também</u> pode estar relacionada com erros de amostragem, mudanças ambientais (que favorecem diferentes táxons; Hatosy *et al.* 2013) ou deriva ecológica (Martiny *et al.* 2006: mudanças aleatórias em taxas demográficas afetando composições de espécies). Por exemplo, a mudança temporal nas composições para (réplicas de) comunidades que inicialmente eram idênticas (em termos de composição e características ambientais) seria uma forte evidência que demonstraria a importância da deriva ecológica (Vellend *et al.* 2013). Introduções de espécies e extinções locais, se ou não ocasionadas por ações antrópicas, também podem determinar a magnitude da diversidade beta temporal (McGill *et al.* 2014).

A variabilidade espacial e temporal das características limnológicas e hidrológicas em reservatórios faz com que esses sistemas sejam ideias para testar hipóteses relacionadas com a magnitude da diversidade beta temporal (Ford 1990; Kimmel, Lind & Paulson 1990; Capítulo II). Nesse estudo, coletamos dados de composição e abundância de espécies zooplanctônicas por um período de aproximadamente 5 anos (62 meses de coleta) e em 6 locais distribuídos ao longo do maior eixo de um reservatório. Considerando a estrutura desse conjunto de dados, as seguintes questões foram propostas: (i) Em qual região do reservatório (i.e., trechos mais próximos ou distantes da barragem) a diversidade beta temporal é maior? (ii) A diversidade beta é relacionada com as distâncias cronológicas e ambientais entre meses de coleta? Quando comparadas com regiões lacustres, a variação ambiental ao longo do tempo (limnológica e hidrológica) tende a ser maior em regiões fluviais de reservatórios em função de suas menores dimensões (ver Sabo *et al.* 2010). Assim, para a primeira questão, predizemos que a maior diversidade beta deveria ocorrer na região fluvial do reservatório uma vez que diferentes condições ambientais podem favorecer diferentes composições de espécies ao longo do tempo. Para a segunda questão, esperamos que as variações da diversidade beta entre pares de meses seriam correlacionadas principalmente com as distâncias ambientais uma vez que horizontes temporais de um mês (ou mais) seriam suficientes para que as comunidades compostas por organismos de pequeno porte, como o zooplâncton tropical, respondessem às variações ambientais (De Bie *et al.* 2012; Padial *et al.* 2014). Por outro lado, apenas relações positivas e significativas entre diversidade beta e distância no tempo indicariam padrões de autocorrelação temporal.

MÉTODOS

Área de estudo

O reservatório de Ribeirão das Lajes foi construído em 1905 para a produção de energia e abastecimento de água de alguns municípios do estado do Rio de Janeiro. De acordo com as concentrações de nutrientes e clorofila-a esse ambiente pode ser classificado como oligo-mesotrófico (Guarino *et al.* 2005). O reservatório Ribeirão das Lajes apresenta uma superfície (na cota máxima) de 47,8 km², volume de 450 x 106 m³ e profundidade média de 15 m (máxima = 40 m). O tempo de retenção da água é de aproximadamente 300 dias. O nível do reservatório é mantido artificialmente, mas segue os padrões de chuva, com o mais alto nível alcançado no final da estação chuvosa

(abril), e o nível mínimo no início (novembro), sendo a diferença entre os níveis máximo e mínimo de água de aproximadamente 8 metros. A zona lacustre do reservatório é estratificada termicamente durante a maior parte do ano, podendo haver mistura parcial ou completa nos meses de inverno (junho, julho e agosto) (Branco *et al.* 2009).

Amostragens

Amostras de subsuperfície para análises limnológicas e da comunidade zooplanctônica foram obtidas em 6 locais de coleta, ao longo do maior eixo do reservatório, sendo o L1 a região de aporte do maior volume de água e nutrientes para o sistema e o L6 representa a região da barragem (Figura 1). Foram realizadas 62 campanhas mensais de coleta entre novembro de 2004 e dezembro de 2009 (62 meses).

A comunidade zooplanctônica foi amostrada por filtragem de vinte litros de água em rede de plâncton de 68 µm e imediatamente fixada com formaldeído 4% tamponado com tetraborato de sódio (bórax) (Rocha *et al.* 2002). A contagem dos organismos por microscopia foi realizada em laboratório, com o auxílio da câmara de contagem de Sedgewick-Rafter com capacidade de 1ml em microscópio óptico, com auxílio de uma pipeta Hensen-Stempel de 1ml. O procedimento de análise quantitativa compreende a contagem de no mínimo de 3 lâminas de Sedgewick-Rafter ou até que nenhuma nova ocorrência fosse vista. Os táxons mais frequentes foram contabilizados até atingir 150 indivíduos. A identificação foi realizada, sempre que possível, até o nível de espécie ou inferior seguindo a literatura especializada.

As variáveis ambientais oxigênio dissolvido, temperatura e condutividade foram medidas usando uma sonda multi-paramétrica (YSI-85), a transparência da água através

74

do disco de Secchi e o pH utilizando o pHmetro portátil (WTW pH 315i). Os teores de nutrientes (nitrato, nitrito, fósforo total, ortofosfato), clorofila-*a* e DBO foram determinados de acordo com metodologias descritas em American Public Health Association (APHA 2005).



Figura 1. Área de estudo (Reservatório de Ribeirão das Lajes, Piraí, RJ) mostrando a localização dos pontos de coleta. (L1 está localizado próximo a principal entrada de água e nutrientes no sistema e L6 na região da barragem).

Medidas de variação temporal da comunidade zooplanctônica para cada local de coleta (diversidade beta e aninhamento)

Diferentes medidas de diversidade beta temporal foram calculadas para cada local de coleta considerando as várias discussões sobre quais medidas são as mais adequadas (ver Baselga *et al.* 2013 e suas referências). Assim, utilizando dados de presença e ausência de espécies, a versão para múltiplas amostras do coeficiente de Sørensen (β SØR) foi a primeira medida estimada (ver equação 5 em Baselga 2010). Essa medida

foi então particionada nos componentes relacionados com a diversidade beta (β SIM) e com o aninhamento (β NES) (ver, respectivamente, equações 6 e 7 em Baselga, 2010). A medida de aninhamento baseada na sobreposição e preenchimento decrescente (NODF) também foi calculada (Almeida-Neto *et al.* 2008) para fins comparativos considerando as discussões relacionadas com a adequabilidade de NODF e β NES em mensurar aninhamento (Ulrich & Almeida-Neto 2012). Elevados valores de NODF (ou β NES) indicariam um declínio da riqueza de espécies ao longo dos meses já que a ordem cronológica das matrizes (i.e., meses nas linhas) não foi alterada.

A medida de diversidade beta proposta por Raup & Crick (1979) e modificada por Chase *et al.* (2011) também foi utilizada nesse estudo (β RC). A modificação de Chase *et al.* (2011) consistiu em redimensionar a medida original de Raup e Crick para variar entre -1,0 e 1,0 e assim: "A value of 0 represents no difference in the observed (dis)similarity from the null expectation; a value of 1 indicates observed dissimilarity higher than the expected in any of the simulations (communities completely more different from each other than expected by chance), and vice versa for a value of - 1 (communities completely less different [more similar] than expected by chance)". O modelo nulo é utilizado para discernir se as diferenças entre as composições de espécies resultam de diferenças na riqueza ou de processos que levam as comunidades a serem mais, ou menos, dissimilares que o esperado ao acaso. A média da matriz de Raup e Crick foi então calculada para cada local de coleta.

Os dados de densidades de espécies foram transformados em logaritmos após a adição de uma constante (log y_{ij} +1; onde y_{ij} é a densidade da espécie *j* na amostra *i*). Posteriormente, uma Análise de Coordenadas Principais, com base numa matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis, foi utilizada para calcular as distâncias entre os meses de coleta e os centroides dos grupos (definidos pelos locais de coleta). As médias dessas distâncias (dBC) foram então estimadas para representar a última medida de diversidade beta temporal utilizada nesse estudo (Anderson 2006; Anderson, Ellingsen & McArdle 2006). Comparativamente, quanto maior a dispersão dos meses de coleta em torno do centroide, maior a variação na estrutura da comunidade.

Medidas de variação ambiental ao longo do tempo para cada local de coleta

Com os dados limnológicos previamente transformados em logaritmos, a análise de dispersão multivariada baseada em matrizes de distâncias (Anderson 2006; Anderson *et al.* 2006) também foi utilizada para estimar a variação ambiental ao longo do tempo em cada local. Para tanto, essa análise foi feita utilizando a distância Euclidiana padronizada. Para cada variável ambiental, um coeficiente de variação foi estimado. Os diferentes coeficientes foram então sumarizados calculando-se a média por local.

Modelagem da diversidade beta entre os meses de coleta

Para cada um dos seis locais de coleta, uma matriz de dissimilaridade entre os meses amostrados (com 62 linhas x 62 colunas) foi calculada utilizando o coeficiente de Bray-Curtis (Legendre & Legendre 2012). As demais medidas de diversidade beta citadas anteriormente (i.e Sørensen, Simpson e Raup-Crick) também foram calculadas. Matrizes de distâncias ambientais (considerando as variáveis oxigênio dissolvido, temperatura, condutividade, transparência da água, nitrato, fósforo total, Ortofosfato e clorofila-*a*) e hidrológicas (com base nas variáveis precipitação média, nível médio, vazão de entrada e vazão de saída) entre pares de meses também foram calculadas utilizando a distância Euclidiana padronizada. As matrizes de diversidade beta baseadas no coeficiente de Bray-Curtis (bem como aquelas baseadas em outras medidas) foram então modeladas em função de matrizes de distâncias ambientais, hidrológicas e de defasagem temporal (ver Collins 2000). Para tanto, análises de regressão baseadas em matrizes de distância foram utilizadas (Lichstein 2007). Os testes de significância dos coeficientes de regressão padronizados associados com cada uma dessas matrizes explanatórias foram baseados em 1000 permutações.

As análises foram realizadas no programa R (R Core Team 2013), utilizando os pacotes indicados na Tabela 1. A Figura 2 apresenta um esquema com o objetivo de ilustrar as análises realizadas.

| Método | Pacote | Função | Referência |
|-----------------------------------|----------|------------|--|
| βSØR, βSIM e βNES | betapart | beta.multi | Baselga & Orme (2012) |
| NODF | RInSp | NODF | Zaccarelli, Bolnick & Mancinelli (2013) |
| NODF | vegan | nestedtemp | Oksanen et al. (2013) |
| βRC | | | Chase <i>et al.</i> (2011) |
| distância de Bray-Curtis | vegan | vegdist | Oksanen et al. (2013) |
| Distâncias Médias para Centróides | vegan | betadisper | Oksanen et al. (2013) |
| Regressão múltipla com distâncias | ecodist | MRM | Goslee & Urban (2007)) |

Tabela 1: Pacotes e respectivas referências dos pacotes utilizados para realizar as análises no programa R (R Core Team 2013).



Figura 2. Representação esquemática das análises realizadas. Painel esquerdo: Dados ambientais e de composição do zooplâncton, obtidos mensalmente (entre 11/04 e 12/09) em 6 pontos ao longo do maior eixo do reservatório (•), foram utilizados para estimar a diversidade beta temporal (coeficientes para múltiplas amostras ou distâncias médias para os centroides). A variação ambiental foi estimada utilizando coeficientes de variação ou distâncias para os centroides. Análises de correlação de Spearman foram então realizadas entre diversidade beta e variabilidade ambiental. Os resultados dessas estimativas e análises são apresentados nas Figuras 3 e 4 e Tabelas 2 e 3. Painel direito: Para cada ponto de coleta, matrizes de diversidade beta (β), distâncias limnológicas (L), hidrológicas (H) e de defasagem temporal (D) foram calculadas entre pares de meses. Posteriormente, para cada ponto, regressões múltiplas baseadas em matrizes de distância foram realizadas para modelar β em função de L, H e D. Os resultados estão apresentados na Tabela 4.

RESULTADOS

As diferentes medidas de diversidade beta foram fortemente correlacionadas entre si (Tabela 2) e indicaram que as dinâmicas das comunidades zooplanctônicas foram causadas, principalmente, pelas mudanças temporais nas composições de espécies, com baixas contribuições do aninhamento (Figura 3). Em geral, a diversidade beta temporal foi maior na região fluvial do reservatório (local 1). No entanto, βRC foi a medida que melhor detectou essa diferença entre os pontos. Similarmente, a região fluvial do

reservatório apresentou o menor nível de aninhamento, como demonstrado, principalmente, pela medida NODF (Figura 3). Para diferentes medidas (distância para o centroide ou coeficiente de variação médio), o local 1 também apresentou a maior variabilidade ambiental ao longo do tempo (Figura 4). No entanto, independentemente dos métodos utilizados, a diversidade beta não foi significativamente correlacionada com a variabilidade ambiental (Tabela 3).

Independentemente da medida de diversidade beta (entre pares de meses) e para os diferentes locais de coleta, a principal matriz explanatória foi aquela representando a defasagem temporal (Tabela 4). Assim, pares de meses sucessivos e separados por maiores horizontes temporais tenderam a apresentar menores e maiores mudanças na composição de espécies, respectivamente. As matrizes de distâncias ambientais e hidrológicas não foram, em geral, significativamente correlacionadas com as matrizes de diversidade beta temporal. Além disso, os coeficientes de determinação foram reduzidos e grandes variações foram encontradas (Tabela 4). É importante destacar também os elevados valores de intercepto das relações entre diversidade beta e defasagem temporal (Figura 5, ver também Material Suplementar Figuras S1 a S3), além da redução da dissimilaridade na composição conforme avançamos ao longo do eixo principal do reservatório (Figura 6).

Tabela 2. Correlações de Pearson entre as medidas de diversidade beta temporal calculadas para o zooplâncton do Reservatório de Ribeirão das Lajes (n = 6).

| | dBC | βRC | βSOR | βSIM | βNES | NODF |
|------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| dBC | 1 | | | | | |
| βSOR | 0.97 | 1 | | | | |
| βRC | 0.98 | 0.97 | 1 | | | |
| βSIM | 0.98 | 0.97 | 0.94 | 1 | | |
| βNES | -0.77 | -0.74 | -0.68 | -0.87 | 1 | |
| NODF | -0.89 | -0.87 | -0.8 | -0.96 | 0.95 | 1 |



Figura 3. Diversidade beta e aninhamento temporal da comunidade zooplanctônica em cada ponto de coleta (1 a 6) no Reservatório de Ribeirão das Lajes.



Figura 4. Variabilidade ambiental em cada ponto de coleta (1 a 6) no Reservatório de Ribeirão das Lajes.

Tabela 3. Coeficientes de correlação de Spearman entre variabilidade ambiental e medidas de diversidade beta. Nenhum coeficiente de correlação foi significativo. Resultados similares (não apresentados) foram obtidos quando os coeficientes de variação foram calculados separadamente para cada variável ambiental (n=6).

| | Medidas de diversidade beta | | | | | |
|--------------------------------|-----------------------------|------|------|------|-------|-------|
| Medidas de variação ambiental | dBC | ßRC | βSOR | ßSIM | ßNES | NODF |
| Coeficiente Variação Médio | 0.26 | 0.23 | 0.21 | 0.51 | -0.33 | -0.31 |
| Distância Média para Centroide | 0.60 | 0.55 | 0.58 | 0.68 | -0.33 | -0.54 |

Tabela 4. Resultados das análises de regressão múltipla com base em matrizes de distâncias de Bray-Curtis. Os resultados para outras medidas de diversidade beta (não apresentados) foram praticamente os mesmos.

| Local | ambiente | Р | hidrologia | Р | tempo | Р | R ² adj | Р |
|-------|----------|-------|------------|-------|-------|-------|--------------------|-------|
| | | | | | | | | |
| L1 | 0.13 | 0.039 | -0.05 | 0.277 | 0.14 | 0.003 | 0.04 | 0.002 |
| L2 | -0.08 | 0.347 | 0.02 | 0.756 | 0.29 | 0.001 | 0.08 | 0.004 |
| L3 | 0.01 | 0.918 | 0.11 | 0.063 | 0.27 | 0.001 | 0.09 | 0.001 |
| L4 | 0.13 | 0.076 | 0.10 | 0.094 | 0.28 | 0.001 | 0.12 | 0.001 |
| L5 | -0.06 | 0.460 | 0.00 | 0.993 | 0.29 | 0.001 | 0.08 | 0.006 |
| L6 | 0.07 | 0.409 | 0.10 | 0.115 | 0.07 | 0.206 | 0.02 | 0.158 |



Figura 5. Relação entre as matrizes de distância de Bray-Curtis e de defasagem temporal em cada local de amostragem da comunidade zooplanctônica no reservatório Ribeirão das Lajes (1 a 6).



Figura 6. Variação do intercepto da relação entre a medida de dissimilaridade de Sørensen e a defasagem temporal para cada um dos locais amostrados (1 a 6) no reservatório Ribeirão das Lajes.

DISCUSSÃO

Nós encontramos elevados valores de correlação entre as medidas de diversidade beta (seja quando a correlação foi estimada utilizando os valores de diversidade beta para locais ou pares de meses). Esses resultados sugerem que, a despeito de discussões recentes (e.g. Baselga 2013), é pouco provável que, pelo menos nesse estudo, inferências e interpretações ecológicas mudem de acordo com a escolha de uma medida em particular. Em geral, essa afirmação também foi corroborada considerando que as análises que buscaram encontrar variáveis correlacionadas com a diversidade beta geraram resultados congruentes.

A diversidade beta temporal da comunidade zooplanctônica no Reservatório de Lajes foi primariamente causada pelo processo de substituição de espécies, ou seja, baixos valores de aninhamento foram registrados. Considerando que mantivemos a ordem cronológica das coletas para as estimativas, elevados valores de aninhamento indicariam reduções da riqueza local de espécies ao longo do tempo. Ausências de tendências na riqueza local de espécies, associadas com mudanças nas composições de espécies ao longo do tempo foram encontradas em outros estudos recentes (Dornelas *et al.* 2014; Vellend *et al.* 2013), coadunando com os resultados que obtivemos (ver também Figura 4 no capítulo II). Em geral, esse resultado é surpreendente uma vez que reservatórios, independentemente se localizados em regiões temperadas ou tropicais, estão sujeitos a constantes impactos que, usualmente, estão associados com reduções na biodiversidade (e.g., eutrofização, introdução de espécies exóticas, variações abruptas do nível hidrológico; Work & Gophen 1999; Matsumura-Tundisi & Tundisi 2005). Provavelmente, a entrada constante de propágulos advindos de ecossistemas aquáticos a montante do reservatório (especialmente via curso de água) previna que reduções da riqueza de espécies ocorram de forma similar ao que tem sido registrado em lagos naturais (Beisner *et al.* 2006).

Os valores de diversidade beta do zooplâncton e a variabilidade ambiental foram conspicuamente maiores na região fluvial do reservatório (local 1) quando comparada com as demais regiões (locais 2 a 6). Três mecanismos relacionados podem explicar esses resultados. Primeiro, é razoável supor que a variabilidade do fluxo de água é maior na região fluvial (embora não tenhamos dados hidrológicos para cada região do reservatório). A maior diversidade beta na região fluvial do reservatório derivaria então da maior variabilidade temporal do fluxo nessa região, conforme demonstrado experimentalmente por Larson & Passy (2013). Possivelmente especulando além do que os dados indicaram, esses autores inferiram que: "Our investigation revealed that the rates of species accumulation too increased with temporal heterogeneity in flow, which creates new niches throughout community development and promotes coexistence of

species with diverse adaptations and requirements." Segundo, a variabilidade hidrológica também pode estar relacionada com variabilidade das características limnológicas (ver Figura 4). Assim, a maior diversidade beta na região fluvial do reservatório também poderia ser explicada pela maior variabilidade temporal das características limnológicas (Tabela 4). Um crescente número de estudos tem testado a relação entre diversidade beta e heterogeneidade ambiental, sobretudo, quando essas quantidades são mensuradas espacialmente (Bini et al. 2014; Astorga et al. 2014; Heino et al. 2014; Heino, Melo & Bini 2015). De acordo com Bini et al. (2014), "This relationship is expected because more heterogeneous conditions in a region provide more niche opportunities, leading to greater variation in species composition between sites...". Terceiro, e provavelmente mais importante, a maior parte dos táxons que contribuem para a diversidade regional do reservatório devem dispersar ao longo da região fluvial do reservatório. A maior taxa de acumulação de espécies para essa região (ver Material Suplementar: Figura S4) é uma forte evidência para essa interpretação, bem como a redução da riqueza de espécies ao longo do maior eixo do reservatório (125, 114, 86, 83, 84 e 76 táxons para os locais 1, 2, 3, 4, 5 e 6, respectivamente). Baixas taxas de dispersão aérea do zooplâncton (ver Gray & Arnott 2012) também são resultados importantes nesse contexto. Mesmo apresentando condições hidrológicas desfavoráveis ao desenvolvimento de comunidades euplanctônicas (Marzolf 1990), a região fluvial é a principal "porta de entrada" para o reservatório e, temporalmente, diferentes composições podem ser detectadas (explicando, portanto, a maior diversidade beta nessa região).

É importante destacar, no entanto, que relações monotônicas não foram detectadas (ver Tabela 3) e que os padrões descritos acima foram fortemente dependentes dos resultados obtidos na região fluvial do reservatório. Além disso, nas outras regiões (locais 2 a 6), não encontramos evidências de que diferenças ambientais

entre os meses estão positivamente relacionadas com os valores de diversidade beta. Assim, para essas regiões, a hipótese de aumento da diversidade beta em função do aumento das diferenças ambientais pode ser descartada. Apenas a matriz de defasagem temporal foi significativa e positivamente correlacionada com a matriz de diversidade beta para a maior parte das regiões analisadas. Mudanças nos métodos de coleta ou de determinação taxonômica podem, por exemplo, explicar tendências em estudos de biodiversidade (Straile, Jochimsen & Kümmerlin 2013). Para o nosso estudo, essa explicação também é pouco crível, uma vez que o mesmo grupo de pesquisadores foi responsável pelas coletas e processamento das amostras. Estatisticamente, a interpretação básica da correlação entre diversidade beta e defasagem temporal é que meses cronologicamente mais próximos tendem a apresentar comunidades mais similares que pares de meses selecionados ao acaso (i.e., a matriz de diversidade beta é temporalmente autocorrelacionada). De acordo com Collins et al. (2000), correlações significativas entre diversidade beta e defasagem temporal indicam "mudanças direcionais" da comunidade. Por outro lado, resultados não significativos implicariam que a comunidade é estável e "flutua estocasticamente" ao longo do tempo e relações negativas implicariam que a comunidade é "instável e passaria por um processo de convergência". Por outro lado, do ponto de vista ecológico e independentemente da inferência proposta por Collins et al. (2000), para a presença de autocorrelação temporal, acreditamos que as interpretações para esse resultado são incertas (e.g. ausência de variáveis explanatórias importantes para estruturar as comunidades ou deriva ecológica; Hatosy et al. 2013).

Aleatoriedade, neutralidade, imprevisibilidade e estocasticidade, ou seus respectivos antônimos, são conceitos recorrentemente utilizados em estudos de ecologia de comunidades, em geral, e em estudos sobre diversidade beta, em particular (Vellend *et al.* 2013). Conforme sugerido por Brownstein *et al.* (2012), ao invés de examinar se

as comunidades são ou não estocásticas, deveríamos medir o nível de estocasticidade das dinâmicas das comunidades ecológicas (ver também Vellend et al., 2013). Embora originalmente desenvolvida para o espaço, a abordagem proposta por Brownstein et al. (2012) pode ser facilmente adaptada para o tempo: (i) teoricamente, para um horizonte temporal igual a zero, a dissimilaridade deveria ser nula; (ii) menores valores de dissimilaridade para pequenos horizontes temporais seriam esperados tendo em vista as mudanças nas composições de espécies; (iii) no entanto, elevados interceptos indicam, teoricamente, mudanças nas comunidades mesmo para horizontes temporais iguais a zero ("efeito pepita" na literatura de geoestatística; ver Legendre & Fortin 1989). Além de derivar de erros de amostragem, um intercepto maior que zero pode ser interpretado como uma medida de estocasticidade ("variância na composição de espécies verdadeiramente inexplicável" de acordo com Vellend et al., 2013). Utilizando essa abordagem, observamos um decréscimo dos valores de intercepto ao longo do maior eixo do reservatório (Figura 6). É importante destacar que esse padrão também é condizente com a nossa primeira hipótese e que, embora menos estocásticas, as variações da diversidade beta das comunidades nos trechos mais próximos da barragem independeram das distâncias ambientais entre meses.

O aumento da diversidade beta em função do aumento dos horizontes temporais também é um padrão que coaduna com aqueles obtidos por Dornelas *et al.* (2014), para diversas comunidades biológicas ao redor do mundo, ou por Rittenhouse *et al.* (2010), para aves da América do Norte. De acordo com Dornelas *et al.* (2014), a homogeneização biótica é um processo que poderia explicar esse padrão. Para análises das mudanças de comunidades planctônicas em reservatórios, no entanto, é importante e oportuno adaptar o conceito da "síndrome de mudança da referência", desenvolvido por Pauly (1995) para problemas de pesca. Em particular, qual era a comunidade planctônica antes da formação do reservatório? A resposta para essa pergunta pode ser dada considerando estudos desenvolvidos antes e após a formação de reservatórios ou, de modo menos ideal, em ambientes lóticos com amostras planctônicas. Amostras do plâncton obtidas em ambientes lóticos apresentam, em geral, elevadas densidades de protozoários e menores densidades de microcrustáceos ou rotíferos. Após a formação do reservatório, no entanto, as densidades de protozoários tendem a declinar e as de microcrustáceos e rotíferos a aumentar (e.g., Lodi *et al.* 2014). A "correta" referência para reservatórios, considerando o registro das principais mudanças nas comunidades, seria, portanto, aquela encontrada antes da formação desses ambientes. Assim, as mudanças de composição encontradas nesse e em outros estudos são certamente subestimadas.

Os resultados obtidos considerando as análises baseadas em índices de diversidade beta para múltiplas amostras enfatizam os efeitos das variações ambientais (provavelmente, variações hidrológicas) sobre as dinâmicas das comunidades planctônicas (ver também capítulo II). Por outro lado, as análises realizadas entre pares de meses enfatizam a baixa previsibilidade da diversidade beta temporal (para resultados similares, mas baseados na diversidade beta espacial, ver Heino *et al.* 2015). Conjuntamente, esses resultados indicam que estudos sobre a diversidade beta de comunidades planctônicas em reservatórios podem ser úteis para o monitoramento de mudanças hidrológicas em bacias hidrográficas; no entanto, é pouco provável que auxiliem a antecipar os efeitos de pequenas mudanças na qualidade da água, especialmente após um longo período de formação do reservatório.

REFERÊNCIAS

Almeida-Neto M., Guimarães P., Guimarães P.R.J., Loyola R.D. & Ulrich W. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117, 1227–1239.

- Anderson M.J. (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62, 245–53.
- Anderson M.J., Ellingsen K.E. & McArdle B.H. (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters* **9**, 683–93.
- APHA (2005) *Standard methods for the examination of water and wasterwater.* Washington.
- Astorga A., Death R., Death F., Paavola R., Chakraborty M. & Muotka T. (2014) Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: the case of New Zealand stream invertebrates. *Ecology and evolution* 4, 2693–702.
- Baselga A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* **19**, 134–143.
- Baselga A. (2013) Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution* **4**, 552–557.
- Baselga A. & Orme C.D.L. (2012) betapart : an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* **3**, 808–812.
- Baselga A., Orme D., Villeger S., Bortoli J. De & Leprieur F. (2013) betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.3. http://CRAN.R-project.org/package=betapart.
- Beisner B.E., Peres-Neto P.R., Lindström E.S., Barnett A.J. & Longhi M.L. (2006) The role of environmental and spatial processes in structurin lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87, 2985–2991.
- De Bie T., De Meester L., Brendonck L., Martens K., Goddeeris B., Ercken D., *et al.* (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology letters* **15**, 740–7.
- Bini L.M., Landeiro V.L., Padial A., Siqueira T. & Heino J. (2014) Nutrient enrichment is related to two facets of beta diversity of stream invertebrates across the continental US. *Ecology*, 140210090637007.
- Branco C.W.C., Kozlowsky-Suzuki B., Sousa-Filho I.F., Guarino A.W.S. & Rocha R.J. (2009) Impact of climate on the vertical water column structure of Lajes Reservoir (Brazil): A tropical reservoir case. *Lakes & Reservoirs: Research & Management* 14, 175–191.
- Brownstein G., Steel J.B., Porter S., Gray A., Wilson C., Wilson P.G., *et al.* (2012) Chance in plant communities: A new approach to its measurement using the nugget from spatial autocorrelation. *Journal of Ecology* **100**, 987–996.
- Chase J.M., Kraft N.J.B., Smith K.G., Vellend M. & Inouye B.D. (2011) Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α-diversity. *Ecosphere* **2**, 1–11.

- Collins S. (2000) Disturbance Frequency and Community Stability in Native Tallgrass Prairie. *The American naturalist* **155**, 311–325.
- Connell J.H. & Sousa W.P. (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *The American naturalist* **121**, 789–824.
- Dornelas M., Gotelli N.J., McGill B., Shimaszu H., Moyes F., Sievers C., *et al.* (2014) Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. *Science* **344**, 296–299.
- Ford D.E. (1990) Reservoir transport processes. In: *Reservoir limnology: ecological perspectives*. (Eds K.W. Thornton, B.L. Kimmel & F.E. Payne), pp. 15–43. John Wiley & Sons, New York.
- Goslee S.C. & Urban D.L. (2007) The ecodist Package for Dissimilarity-based Analysis of Ecological Data. *Journal Of Statistical Software* **22**, 1–19.
- Gray D.K. & Arnott S.E. (2012) The role of dispersal levels, Allee effects and community resistance as zooplankton communities respond to environmental change. *Journal of Applied Ecology* **49**, 1216–1224.
- Guarino A.W.S., Branco C.W.C., Diniz G.P. & Rocha R. (2005) Limnological Characteristics of an Old Tropical Reservoir (Ribeirão das Lajes Reservoir, RJ, Brazil). Acta Limnologica Brasiliensia 17, 129–141.
- Hatosy S.M., Martiny J.B.H., Sachdeva R., Steele J., Fuhrman J.A. & Martiny A.C. (2013) Beta diversity of marine bacteria depends on temporal scale. *Ecology* **94**, 1898–1904.
- Heino J., Melo A.S. & Bini L.M. (2015) Reconceptualising the beta diversityenvironmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology* **60**, 223–235.
- Heino J., Melo A.S., Siqueira T., Soininen J., Valanko S. & Bini L.M. (2014) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* **60**, 845-869.
- Huttunen K.-L., Mykrä H., Huusko A., Mäki-Petäys A., Vehanen T. & Muotka T. (2014) Testing for temporal coherence across spatial extents: the roles of climate and local factors in regulating stream macroinvertebrate community dynamics. *Ecography* 37, 599–608.
- Ives A.R., Dennis B., Cottingham K.L. & Carpenter S.R. (2003) Estimating community stability and ecological interactions from time-series data. *Ecological Monographs* 73, 301–330.
- Jones S.E., Cadkin T. a, Newton R.J. & McMahon K.D. (2012) Spatial and temporal scales of aquatic bacterial beta diversity. *Frontiers in microbiology* **3**, 318.

- Kimmel B.L., Lind O.T. & Paulson L.J. (1990) Reservoir primary production. In: *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. (Eds J. Wiley & Sons), pp. 133– 193. New York.
- Korhonen J.J., Soininen J. & Hillebrand H. (2010) A quantitative analysis of temporal turnover in aquatic species assemblages across ecosystems. *Ecology* **91**, 508–17.
- Larson C.A. & Passy S.I. (2013) Rates of species accumulation and taxonomic diversification during phototrophic biofilm development are controlled by both nutrient supply and current velocity. *Applied and environmental microbiology* **79**, 2054–60.
- Legendre P. & Fortin M.J. (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* **80**, 107–138.
- Legendre P. & Legendre L.F. (2012) Numerical ecology, Third. Elsevier.
- Lichstein J.W. (2007) Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology* **188**, 117–131.
- Lodi S., Velho L.F.M., Carvalho P. & Bini L.M. (2014) Patterns of zooplankton population synchrony in a tropical reservoir. *Journal of Plankton Research* **0**, 1–12.
- Magurran A.E. & Henderson P.A. (2010) Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **365**, 3611–20.
- Martiny J.B.H., Bohannan B.J.M., Brown J.H., Colwell R.K., Fuhrman J. a, Green J.L., *et al.* (2006) Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature reviews. Microbiology* **4**, 102–112.
- Marzolf G.R. (1990) Reservoirs as environments for zooplankton. In: *Reservoir limnology: ecological perspectives*. (Eds K. Thornton, B.L. Kimmel & F.E. Payne), pp. 195–208. Wiley Interscience Publication, New York.
- Matsumura-Tundisi T. & Tundisi J.G. (2005) Plankton richness in a eutrophic reservoir (Barra Bonita Reservoir, SP, Brazil). *Hydrobiologia* **542**, 367–378.
- McGill B.J., Dornelas M., Gotelli N.J. & Magurran A.E. (2014) Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution* **30**, 104–113.
- Melo A.S., Schneck F., Hepp L.U., Simões N.R., Siqueira T. & Bini L.M. (2011) Focusing on variation : methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia* **23**, 318–331.
- Moreno C.E. & Halffter G. (2001) Spatial and temporal analysis of α , β and γ diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* **10**, 367–382.

- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., *et al.* (2013) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-9. http://CRAN.R-project.org/package=vegan.
- Padial A. a, Ceschin F., Declerck S. a J., De Meester L., Bonecker C.C., Lansac-Tôha F. a, *et al.* (2014) Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. *PloS one* 9, e111227.
- Pauly D. (1995) Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)* **10**, 430.
- Pimm S.L. (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature* **307**, 321–326.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/.
- Raup D.M. & Crick R.E. (1979) Measurement of faunal similarity in paleontology. *Journal of Paleontology* **53**, 1213–1227.
- Rittenhouse C.D., Pidgeon A.M., Albright T.P., Culbert P.D., Clayton M.K., Flather C.H., *et al.* (2010) Conservation of forest birds: evidence of a shifting baseline in community structure. *PloS one* **5**, e11938.
- Rocha M.I.A., Branco C.W.C., Sampaio G.F., Gomara G.F. & De Filippo R. (2002) Spatial and temporal variation of limnological features Microcystis aeruginosa and zooplankton in an eutrophic reservoir (Funil Reservoir, Rio de Janeiro). *Acta Limnologica Brasiliensia* 14, 73–86.
- Romanuk T.N. & Kolasa J. (2001) Simplifying the complexity of temporal diversity dynamics : A differentiation approach. *Ecoscience* **8**, 259–263.
- Sabo J.L., Sinha T., Bowling L.C., Schoups G.H.W., Wallender W.W., Campana M.E., et al. (2010) Reclaiming freshwater sustainability in the Cadillac Desert. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 107, 21263–21270.
- Scarsbrook M.R. (2002) Persistence and stability of lotic invertebrate communities in New Zealand. *Freshwater Biology* **47**, 417–431.
- Straile D., Jochimsen M.C. & Kümmerlin R. (2013) The use of long-term monitoring data for studies of planktonic diversity: a cautionary tale from two Swiss lakes. *Freshwater Biology*, n/a–n/a.
- Ulrich W. & Almeida-Neto M. (2012) On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography* **35**, 865–871.
- Vellend, M., Baeten, L., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Beauséjour, R., Brown, C. D., et.al. (2013). Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 110(48), 19456–9. doi:10.1073/pnas.1312779110

- Work K. & Gophen M. (1999) Environmental variability and the population dynamics of the exotic Daphnia lumholtzi and native zooplankton in Lake Texoma , U. S. A . *Hydrobiologia* **405**, 11–23.
- Zaccarelli N., Bolnick D.I. & Mancinelli G. (2013) RInSp: An r package for the analysis of individual specialization in resource use. *Methods in Ecology and Evolution* **4**, 1018–1023.
- Zamora J., Verdu J. & Galante E. (2007) Species richness in Mediterranean agroecosystems: Spatial and temporal analysis for biodiversity conservation. *Biological Conservation* **134**, 113–121.

MATERIAL SUPLEMENTAR



Figura S1. Relação entre as matrizes de distância de Raup-Crick e de defasagem temporal em cada local de amostragem da comunidade zooplanctônica no reservatório Ribeirão das Lajes (1 a 6).



Figura S2. Relação entre as matrizes de distância de Sørensen e de defasagem temporal em cada local de amostragem da comunidade zooplanctônica no reservatório Ribeirão das Lajes (1 a 6).



Figura S3. Relação entre as matrizes de distância de Simpson e de defasagem temporal em cada local de amostragem da comunidade zooplanctônica no reservatório Ribeirão das Lajes (1 a 6).



Figura S4. Taxa de acumulação de espécies para os locais amostrados no reservatório Ribeirão das Lajes (1 a 6).

CONCLUSÃO GERAL

Avaliando conjuntamente os resultados obtidos para as análises realizadas em cada capítulo, a seguinte síntese pode ser feita. Dentro do contexto espacial foi visto que as dinâmicas das populações zooplanctônicas estiveram sincronizadas entre os locais de estudo. Apesar desse padrão ser esperado devido a conectividade entre os locais, a distância geográfica não foi o preditor mais importante para a sincronia espacial. Especificamente, a sincronia das variáveis ambientais se revelou como principal processo direcionador da sincronia espacial das comunidades zooplanctônicas no reservatório de Lajes. Dentre as variáveis ambientais mais importantes nesse processo estiveram aquelas mais relacionadas às condições hidrológicas do reservatório (ver Capítulo I). A diversidade beta espacial mostrou um padrão de declínio ao longo do tempo. Além disso, os preditores que teoricamente influenciam significativamente a diversidade beta (heterogeneidade ambiental e produtividade) não se mostraram importantes no presente estudo (ver Capítulo II). A dinâmica espacial e temporal da diversidade beta esteve fortemente ligada às variações hidrológicas do reservatório, que através do efeito de massa, provavelmente, aumentam o transporte passivo dentro do reservatório e reduzem a diversidade beta. Dentro da compartimentalização horizontal do reservatório, a zona fluvial foi aquela que mais contribuiu para a diversidade beta do zooplâncton. A maior taxa de acumulação de espécies nessa região revela o papel de "porta de entrada" das espécies para o reservatório. As comunidades das demais regiões do reservatório são mais similares entre si e diferentes daquelas encontradas na região fluvial, provavelmente em virtude da menor variabilidade temporal nas características limnológicas e hidrológicas no restante do reservatório (ver Capítulo III).