UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

MATHEUS NUNES DA SILVA

ATRIBUTOS FUNCIONAIS NÃO ESTÃO CORRELACIONADOS COM SINCRONIA EM UMA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini

GOIÂNIA – GO

FEVEREIRO – 2020

SIBI
SISTEMA DE BIBLIOTECAS UFG

PRPG
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO

UFG

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

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

O conteúdo das Teses e Dissertações disponibilizado na BDTD/UFG é de responsabilidade exclusiva do autor. Ao encaminhar o produto final, o(a) autor(a) e o(a) orientador(a) firmam o compromisso de que o trabalho não contém nenhuma violação de quaisquer direitos autorais ou outro direito de terceiros.

1. Identificação do material bibliográfico: **[X] Dissertação** **[ ] Tese**

2. Identificação da Tese ou Dissertação:

Nome completo do(a) autor(a): Matheus Nunes da Silva

Título do trabalho: Atributos funcionais não estão correlacionados com sincronia em uma comunidade fitoplanctônica

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento [X] SIM [ ] NÃO[1]

Independente da concordância com a disponibilização eletrônica, é imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.

Matheus Nunes da Silva
Assinatura do(a) autor(a)[2]

Ciente e de acordo:

Prof. Dr. Luis Mauricio Bini
Departamento de Ecologia
Instituto de Ciências Biológicas
Universidade Federal de Goiás

Assinatura do(a) orientador(a)[2] Data: 14 /04 /2020

[1] Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. Após esse período, a possível disponibilização ocorrerá apenas mediante: a) consulta ao(à) autor(a) e ao(à) orientador(a); b) novo Termo de Ciência e de Autorização (TECA) assinado e inserido no arquivo da tese ou dissertação. O documento não será disponibilizado durante o período de embargo.

Casos de embargo:

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

[2] As assinaturas devem ser originais sendo assinadas no próprio documento. Imagens coladas não serão aceitas.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

MATHEUS NUNES DA SILVA

ATRIBUTOS FUNCIONAIS NÃO ESTÃO CORRELACIONADOS COM SINCRONIA EM UMA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Luis Mauricio Bini

GOIÂNIA – GO

FEVEREIRO – 2020

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

da Silva, Matheus Nunes
Atributos funcionais não estão correlacionados com sincronia em uma comunidade fitoplanctônica [manuscrito] / Matheus Nunes da Silva. - 2020.
LXIX, 69 f.

Orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Goiânia, 2020.
Bibliografia. Apêndice.
Inclui gráfico, tabelas.

1. variabilidade. 2. intraespecífica. 3. interespecífica. 4. água doce. 5. plâncton. I. Bini, Luis Mauricio, orient. II. Título.

CDU 574

UFG

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO

Ata nº **173** da sessão de Defesa de Dissertação de **Matheus Nunes da Silva**, que confere o título de Mestre em **Ecologia e Evolução**, na área de concentração em **Ecologia e Evolução**.

Aos **vinte e oito dias do mês de fevereiro,** a partir das **14h:00min**, no **Auditório do ICB IV,** do **Instituto de Ciências Biológicas,** realizou-se a sessão pública de Defesa de Dissertação intitulada **"Atributos funcionais não estão correlacionados com sincronia em uma comunidade fitoplanctônica"**. Os trabalhos foram instalados pelo(a) Orientador, **Professor Doutor Luis Mauricio Bini, ICB/UFG,** com a participação dos demais membros da Banca Examinadora: **Professora Doutora Fernanda Melo Carneiro, UEG**, membro titular externo; **Professora Doutora Jascieli Carla Bortolini, Departamento de Botânica/ICB/UFG**, membro titular interno**.** Durante a arguição os membros da banca não fizeram sugestão de alteração do título do trabalho. A Banca Examinadora reuniu-se em sessão secreta a fim de concluir o julgamento da Dissertação, tendo sido o candidato **aprovado** pelos seus membros. Proclamados os resultados pelo(a) Professor Doutor Luis Mauricio Bini, Presidente da Banca Examinadora, foram encerrados os trabalhos e, para constar, lavrou-se a presente ata que é assinada pelos Membros da Banca Examinadora, ao(s) **vinte e oito dias do mês de fevereiro.**

TÍTULO SUGERIDO PELA BANCA

Documento assinado eletronicamente por **Luis Mauricio Bini**, **Professor do Magistério Superior**, em 28/02/2020, às 16:13, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015.

Documento assinado eletronicamente por **Jascieli Carla Bortolini**, **Professora do Magistério Superior**, em 28/02/2020, às 16:14, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015.

Documento assinado eletronicamente por **Fernanda Melo Carneiro**, **Usuário Externo**, em 28/02/2020, às 16:15, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015.

A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1187149** e o código CRC **3D44B957**.

Referência: Processo nº 23070.007239/2020-34 SEI nº 1187149

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em ecologia e evolução da UFG, aos seus professores, coordenadores e funcionários pelo seu trabalho, apoio e por ter sido um ambiente acadêmico perfeito e super acolhedor.

À CAPES que me concedeu a bolsa de estudos.

Ao CNPq por incentivos a pesquisa.

Às professoras Dra. Jascieli Bortolini e Dra. Priscilla de Carvalho, e ao prof. Dr. José Alexandre Diniz pelas valiosas críticas e sugestões durante a qualificação de mestrado.

Ao Professor Dr. Luis Mauricio Bini, quero agradecê-lo imensamente não só pela excelentíssima orientação recebida, mas também por ter sido muito paciente comigo, principalmente nos meus momentos de muita ansiedade. Por ter um ótimo senso de humor para piadas e brincadeiras, ajudava a quebrar a ansiedade do momento. Por fim, acho ele um exemplo de orientador, o do tipo "paizão", que acho que todo mundo deveria ter. Eu acredito que evolui muito como pesquisador quando estava sob sua orientação.

À "sereiane", Rafaela Granzotti, não só por ter sido colega de laboratório que me ajudou em algumas partes da minha dissertação, mas também por ter sido minha "*coach*" de pós-graduação que me dava ótimas dicas em relação a minha dissertação e a outros trabalhos acadêmicos, e me acalmava quando eu surtava por coisas bobas do mestrado. Também agradeço por ter sido uma grande amiga que dividiu apartamento comigo, que me aturava, ouvia meus desabafos, me salvou de um encontro desastroso, e que dava broncas super fofas (que eu sinto tanta falta), além de ser uma ótima companhia para assistir filmes da Barbie, Disney e por fazer dueto com as músicas das Disney. Por fim, também sou grato por você ter me recebido em sua casa, em Maringá, e ter me levado naquele almoço maravilhoso com toda a sua família. Enfim, sou muito grato a você.

Aos meus colegas do Laboratório de Ecologia Aquática da UFG, Jaques Zanon, Jean Ortega, Fagner Oliveira (Fagninho), Maisa Viera, Hugo Barbosa, Rafaela Granzotti (Cinta Rifaela), a Letícia Santos (a.k.a, Cecília ou Micheli), Flávio, Maria Soria e Maria Anton, a Aline Tedesco (ou little Aline parente da Nazaré Tedesco), a Aline França, Sara Lodi, Gisele Moreira, Luiz Ribas e a Angélica Mamede (não é do laboratório, mas é anexa). Por todas as discussões de artigos, explicações estatísticas e ecológicas de coisas que eu não entendia. Pelos nossos momentos juntos de alegria, descontração e de impunidade por sermos roubados pelos macacos da UFG.

Aos amigos que fiz no programa de pós-graduação, Carol dos Santos, Igor Bione, Chris Borges, Priscila, Laura, Daisy, Maira, Victor, Raísa e adjacentes, pelas conversas divertidas, baladas, almoços e jantares na casa de vocês.

Às "meninas de maringá", Carol Mendes, Atsler, Natália Lacerda, a Maju, Rafaela Rauber e Matheus Buzo por me receberem em Maringá, durante as disciplinas, e por me terem sido umas ótimas anfitriãs e companhias durante minha estadia pela cidade.

Ao Professore Dr. Sidney Thomaz e às Dras. Luzia Rodrigues, Liliana Rodrigues e Susicley Jati por terem me recebido como aluno durantes as disciplinas que assisti na UEM.

Às minhas "*coachs*" de pós-graduação, Thais Melo Xavier, por ter me encorajado a tentar o mestrado na UFG, e a Marta Schorn, Karina Tondato e Patrícia Ereio por terem me incentivado nessa decisão, além de terem sido ótimas companheiras de conversa durante o meu PIBIC na UFMT.

Às professoras Dra. Nídia Menegazzo, por ter despertado em mim a vontade de querer trabalhar com limnologia, após uma viagem à campo, e a Dra. Simoni Loverde, por ter me aceitado como estagiário em seu laboratório de limnologia, pela paciência, e excelente orientação durante o meu estágio como aluno PIBIC.

Aos meus familiares e amigos mais próximos de Rondonópolis, Gabriela (a Gáh), Geovani (Gê), Samara (Sá), Lívia, Shayana Oliveira (Shay), Paola Toder, Tamara Magno, Ana Laura, Vinicius (Vinão), Luiz Guilherme (Lug), Victoria (Vic), Luana Gonçalves, Diellen Tamara e Maristela, por me chamarem para tomar um terés gelado, jogar um truco totalmente roubado e tendencioso, me atualizar das fofocas pesadíssimas porém super interessantes, ou para fazer literalmente nada toda as vezes que chego em Rondonópolis.

Aos meus familiares, especialmente a minha mãe, Maria Inês Nunes de Sousa, ao meu pai, Vanderlino Pereira da Silva, e o meu irmão, Geovani Cardoso, por todo apoio e carinho que depositaram em mim durante essa fase importante da minha vida. Pois, primeiramente, sem o apoio deles nada disso seria possível.

Por fim, agradecimentos mais que especiais vão para minha mãe e para minhas primas Maria Clara Nunes e Gabriela Nunes, que vivem mandando fotos e vídeos das minhas cachorras, isso ajuda muito diminuir a saudades que sinto delas.

SUMÁRIO

Resumo geral 8
General abstract 10
Introdução geral 11

Capítulo 1: Uso de atributos funcionais do fitoplâncton para distinguir processos causadores das covariâncias interespecíficas 14
Resumo 14
Abstract 15
Introdução 16
Métodos 21
Resultados 27
Discussão 30
Referências 35
Material suplementar 41

Capítulo 2: O gradiente de especialização não prediz a sincronia espacial de táxons fitoplanctônicos 44
Resumo 44
Abstract 45
Introdução 46
Métodos 47
Resultados 51
Discussão 54
Referências 57
Material suplementar 57

Conclusões principais 68

Resumo geral

As abundâncias de diferentes espécies em uma comunidade local podem apresentar variações correlacionadas ao longo do tempo. Similarmente, as abundâncias de diferentes populações locais de uma determinada espécie podem apresentar variações sincrônicas. O estudo desses padrões, conhecidos como sincronia interespecífica e sincronia populacional, respectivamente, podem indicar a importância relativa de interações interespecíficas, filtros ambientais (em diferentes escalas espaciais) e processos de dispersão sobre as dinâmicas temporais de populações e comunidades. Além disso, estudos tem buscado testar se os níveis de sincronia (interespecífica e populacional) estão relacionados com atributos funcionais. Por exemplo, espécies funcionalmente similares deveriam apresentar dinâmicas correlacionadas sob o efeito de um forte filtro ambiental. Como outro exemplo, uma espécie especialista deveria apresentar maiores níveis de sincronia populacional do que uma espécie generalista. Assim, no primeiro capítulo dessa dissertação, nós utilizamos atributos funcionais do fitoplâncton para testar se o nível de sincronia interespecífica entre pares de espécie é dependente da dissimilaridade funcional entre elas. Além disso, testamos se o aumento na diversidade funcional teria efeito na sincronia da comunidade, que por sua vez, poderia afetar a estabilidade dessa comunidade. No segundo capítulo, nós testamos se táxons especialistas apresentariam maior sincronia espacial do que os generalistas. Para os dois capítulos, nós utilizamos um conjunto de dados da comunidade fitoplanctônica no reservatório Cana Brava (Goiás, Brasil). Nossas hipóteses não foram corroboradas pelos resultados. Entretanto, no primeiro capítulo, encontramos um predomínio de correlações positivas entre abundâncias de espécies, um resultado que indica a importância de filtros ambientais. No segundo capítulo, os baixos valores de sincronia populacional sugerem que variações ambientais regionais não foram suficientemente fortes para controlar as dinâmicas das

populações. Em geral, sugerimos que estudos futuros deveriam testar um conjunto similar de atributos para fins de generalização.

Palavras chaves: variabilidade, intraespecífica, interespecífica, água doce, plâncton

General abstract

Species abundance in a local community can be correlated over time. Similarly, the abundance of different local populations of a given species can vary synchronously. The study of these patterns, known as interspecific synchrony and population synchrony, respectively, may indicate the relative importance of interspecific interactions, environmental filters (at different spatial scales) and dispersal processes on the temporal dynamics of populations and communities. In addition, studies have sought to test whether the levels of synchrony (interspecific and population) are related to functional traits. For example, functionally similar species should have correlated dynamics under the effect of a strong environmental filter. As another example, a specialist species should have higher levels of population synchrony than a generalist species. Thus, in the first chapter of this dissertation, we used data on phytoplankton functional traits to test whether the level of interspecific synchrony between pairs of species is dependent on the functional dissimilarity between them. In addition, we tested whether the increase in functional diversity would influence community synchrony, which in turn, could affect community stability. In the second chapter, we tested whether specialist taxa would have greater spatial synchrony than generalists. For both chapters, we used a dataset on phytoplankton community in the Cana Brava Reservoir (Goiás State, Brazil). Our hypotheses were not supported by the results. However, in the first chapter, we found a predominance of positive correlations between species abundances, a result that indicates the importance of environmental filters. In the second chapter, the low values of population synchrony suggest that regional environmental factors were not strong enough to control population dynamics. In general, we suggest that future studies should test a similar set of traits to test the generality of correlates of synchrony.

Keywords: variability, intraspecific, interspecific, freshwater, plankton

Introdução geral

Muitos estudos tentam compreender como as variações ambientais (e.g. temperatura, precipitação) e as interações bióticas (e.g. competição) afetam as dinâmicas das populações e das comunidades (Vasseur & Gaedke 2007; Loreau & de Mazancourt 2008; Gonzalez & Loreau 2009; Sasaki *et al*. 2017; Sugiura & Hayashi 2017; Oken *et al*. 2018), bem como a estabilidade de uma comunidade (Roscher *et al*. 2011; Brown *et al*. 2016; Craven et al. 2018; van Klink *et al*. 2019). Uma forma de tentar compreender essas relações é através de análises de sincronia interespecífica e espacial.

Os estudos de sincronia interespecífica tentam compreender os mecanismos (ambientais ou bióticos) que causam os padrões de correlação (positivos ou negativos) entre as abundâncias das espécies (Micheli *et al*. 1999; Gonzalez & Loreau 2009) e como esses padrões estão ligados com a estabilidade de uma comunidade (e.g., maior sincronia levaria a uma diminuição da estabilidade) (Craven et al. 2018; van Klink *et al*. 2019). Por outro lado, estudos que focam na sincronia espacial mensuram as correlações entre as abundâncias de populações locais de uma determinada espécie. Os principais mecanismos aventados, nos estudos de sincronia espacial, são efeito Moran, dispersão e interações tróficas (Liebhold *et al*. 2004; Xu *et al*. 2012; Lodi *et al*. 2014, 2018; Zanon *et al*. 2019).

Estudos recentes sugerem que os níveis de sincronia interespecífica podem depender da similaridade funcional entre as espécies (Rocha *et al*. 2011, 2012; Mönkkönen *et al*. 2017). Similarmente, os níveis de sincronia espacial podem depender de atributos funcionais das espécies (Paradis *et al*. 1999; Tedesco & Hugueny 2006; Chevalier *et al*. 2014; Marquez *et al*. 2019). Portanto, neste trabalho, testamos se os atributos das espécies poderiam predizer os níveis de sincronia interespecífica e espacial de uma comunidade fitoplanctônica no reservatório Cana Brava (Goiás, Brasil). No primeiro capítulo, nós utilizamos uma abordagem de atributos funcionais para testar se

os níveis de sincronia interespecífica eram dependentes da dissimilaridade funcional entre as espécies. Também testamos se a diversidade funcional estaria relacionada com a sincronia da comunidade, que por sua vez se relacionaria com a estabilidade da comunidade. No segundo capítulo, classificamos as espécies em especialista e generalistas, e testamos a hipótese de que a sincronia espacial média é correlacionada com as variáveis ligadas a especialização ambiental e taxa de crescimento populacional.

Referências

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

Chevalier, M., Laffaille, P. & Grenouillet, G. (2014). Spatial synchrony in stream fish populations: influence of species traits. *Ecography*, 37, 960–968.

Craven, D., Eisenhauer, N., Pearse, W.D., Hautier, Y., Isbell, F., Roscher, C., *et al.* (2018). Multiple facets of biodiversity drive the diversity–stability relationship. *Nat. Ecol. Evol.*, 2, 1579–1587.

Gonzalez, A. & Loreau, M. (2009). The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40, 393–414.

van Klink, R., Lepš, J., Vermeulen, R. & de Bello, F. (2019). Functional differences stabilize beetle communities by weakening interspecific temporal synchrony. *Ecology*, 100, 1–11.

Liebhold, A., Koenig, W.D. & Bjørnstad, O.N. (2004). Spatial synchrony in population dynamics. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35, 467–490.

Lodi, S., Machado-Velho, L.F., Carvalho, P. & Bini, L.M. (2018). Effects of connectivity and watercourse distance on temporal coherence patterns in a tropical reservoir. *Environ. Monit. Assess.*, 190, 566.

Lodi, S., Velho, L.F.M., Carvalho, P. & Bini, L.M. (2014). Patterns of zooplankton population synchrony in a tropical reservoir. *J. Plankton Res.*, 36, 966–977.

Loreau, M. & de Mazancourt, C. (2008). Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *Am. Nat.*, 172, E48–E66.

Marquez, J.F., Lee, A.M., Aanes, S., Engen, S., Herfindal, I., Salthaug, A., *et al.* (2019). Spatial scaling of population synchrony in marine fish depends on their life history. *Ecol. Lett.*, 22, 1787–1796.

Micheli, F., Cottingham, K.L., Bascompte, J., Bjornstad, O.N., Eckert, G.L., Fischer, J.M., *et al.* (1999). The dual nature of community variability. *Oikos*, 85, 161–169.

Mönkkönen, M., Devictor, V., Forsman, J.T., Lehikoinen, A. & Elo, M. (2017). Linking species interactions with phylogenetic and functional distance in European bird assemblages at broad spatial scales. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 26, 952–962.

Oken, K.L., Essington, T.E. & Fu, C. (2018). Variability and stability in predation landscapes: A cross-ecosystem comparison on the potential for predator control in temperate marine ecosystems. *Fish Fish.*, 19, 489–501.

Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J. & Gregory, R.D. (1999). Dispersal and spatial scale affect synchrony in spatial population dynamics. *Ecol. Lett.*, 2, 114–120.

Rocha, M.R., Gaedke, U. & Vasseur, D.A. (2011). Functionally similar species have similar dynamics. *J. Ecol.*, 99, 1453–1459.

Rocha, M.R., Vasseur, D.A. & Gaedke, U. (2012). Seasonal Variations Alter the Impact of Functional Traits on Plankton Dynamics. *PLoS One*, 7, e51257.

Roscher, C., Weigelt, A., Proulx, R., Marquard, E., Schumacher, J., Weisser, W.W., *et al.* (2011). Identifying population- and community-level mechanisms of diversity-stability relationships in experimental grasslands. *J. Ecol.*, 99, 1460–1469.

Sasaki, T., Yoshihara, Y., Takahashi, M., Byambatsetseg, L., Futahashi, R., Nyambayar, D., *et al.* (2017). Differential responses and mechanisms of productivity following experimental species loss scenarios. *Oecologia*, 183, 785–795.

Sugiura, S. & Hayashi, M. (2017). Functional compensation by insular scavengers: the relative contributions of vertebrates and invertebrates vary among islands. *Ecography*, 1173–1183.

Tedesco, P. & Hugueny, B. (2006). Life history strategies affect climate based spatial synchrony in population dynamics of West African freshwater fishes. *Oikos*, 115, 117–127.

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

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

Zanon, J.E., de Carvalho, P., Rodrigues, L.C. & Bini, L.M. (2019). Potential mechanisms related to the spatial synchrony of phytoplankton is dependent on the type of data. *Hydrobiologia*, 841, 95–108.

Capítulo 1

Uso de atributos funcionais do fitoplâncton para distinguir processos causadores das covariâncias interespecíficas

Resumo

Vários estudos buscam compreender os mecanismos que geram dinâmicas compensatórias e sincrônicas e como estes mecanismos estão relacionados com a estabilidade das comunidades. Entretanto, a maioria dos estudos tem utilizado apenas as covariâncias interespecíficas para tentar compreender a importância desses mecanismos, sem considerar a similaridade interespecífica. O uso de atributos funcionais, no entanto, permite avaliar de forma mais direta se a similaridade funcional gera dinâmica compensatória (consistente com a hipótese de predomínio da competição entre pares de espécies) ou sincronia interespecífica (consistente com a hipótese de que pares de espécies funcionalmente similares apresentam respostas similares às variações ambientais). Utilizando dados de fitoplâncton do reservatório Cana Brava – GO, avaliamos se a covariação interespecífica depende da distância funcional, e se a variabilidade da abundância total depende da sincronia da comunidade e da diversidade funcional. Nossos resultados não corroboraram nenhuma das predições já que não encontramos relações entre sincronia e distância funcional entre pares de espécies ou entre as variáveis mensuradas na escala da comunidade (variabilidade da abundância total, sincronia e diversidade funcional). No entanto, nós encontramos um predomínio de covariação positiva entre pares de espécies, um resultado condizente com a hipótese de que variações ambientais controlam as dinâmicas das espécies de maneira similar.

Palavras chaves: variabilidade temporal, dinâmica comunitária, modelo neutro, filtro ambiental, competição interespecífica

Abstract

Several studies attempt to understand the mechanisms underlying compensatory and synchronous dynamics and how these mechanisms are related to the stability of communities. However, most studies have only used interspecific covariances to reveal the importance of mechanisms (e.g., environmental filter and interspecific competition). The use of functional traits, however, allows a more direct evaluation of whether the functional similarity generates compensatory dynamics (consistent with the hypothesis of the interspecific competition) or interspecific synchrony (consistent with the hypothesis that functionally similar species exhibit similar responses to environmental variations). Using phytoplankton data from the Cana Brava Reservoir (Goiás State, Brazil), we tested whether interspecific covariation depends on functional distance and whether variability in total abundance depends on community synchrony and functional diversity. Our results did not support any of the predictions, for we did not find relationships between interspecific synchrony and functional distance or between the variables measured at the community level (variability of total abundance, synchrony and FD). However, we found a predominance of positive covariation between species pairs, a result consistent with the hypothesis that environmental variations control species dynamics in a similar way.

Keywords: temporal variability, community dynamics, neutral models, environmental filtering, interspecific competition

Introdução

Variações ambientais e interações bióticas afetam direta e indiretamente as abundâncias de espécies em várias escalas espaciais e temporais (Ricklefs & Relyea 2016). Por exemplo, a ressuspensão de nutrientes da zona afótica para as camadas eufóticas de ambientes aquáticos, durante processos de desestratificação, pode aumentar a abundância de diferentes grupos de algas (Esteves 2011). Por outro lado, o aumento da pressão de herbivoria pode favorecer certos grupos de algas (menos palatáveis, e.g., diatomáceas penadas e dinoflagelados) em detrimento de outros grupos (mais palatáveis, e. g., clorofíceas e criptofíceas) (Vasseur *et al.* 2005). Assim, diferentes processos podem aumentar ou diminuir a sincronia interespecífica em comunidades fitoplanctônicas. Neste contexto, vários estudos tentam compreender os mecanismos que dão origem aos padrões de variabilidade de métricas agregadas (e.g., variabilidade temporal da abundância total) e composicionais (e.g., sincronia ou covariância entre as abundâncias das espécies ao longo do tempo; Vasseur & Gaedke 2007; Loreau & De Mazancourt 2008, Gonzalez & Loreau 2009; Sasaki *et al.* 2017; Sugiura & Hayashi 2017; Oken *et al.* 2018). Em geral, esses temas também estão diretamente relacionados com a estabilidade das comunidades (Roscher *et al.* 2011; Brown *et al.* 2016; Craven *et al.* 2018; van Klink *et al.* 2019).

A dinâmica compensatória em uma comunidade caracteriza-se por apresentar baixa variabilidade agregada (i.e., baixa variabilidade da abundância total da comunidade) resultante de covariações negativas entre espécies (alta variabilidade composicional). Este padrão pode ser explicado pela competição entre as espécies (o aumento da abundância de uma espécie leva a diminuição de outra) e também pode ser causado por filtros ambientais, desde que as espécies tenham respostas opostas aos mesmos filtros ambientais (Micheli *et al.* 1999; Klug *et al.* 2000; Loreau & de Mazancourt 2013; Supp & Ernest 2014; Morante-Filho *et al.* 2018). Por outro lado,

quando a variabilidade agregada é elevada e a covariância entre as espécies é baixa (alta variabilidade composicional) ocorre o padrão assíncrono. Este padrão pode indicar que todas as espécies da comunidade respondem de maneira diferente aos fatores ambientais (Micheli *et al.* 1999). O padrão estático ocorre quando a variabilidade agregada é baixa e quando não há covariação entre as espécies (Micheli *et al.* 1999). Finalmente, a sincronia ocorre quando há fortes covariâncias positivas entre as espécies (baixa variabilidade composicional) que resulta em uma alta variabilidade da variável agregada (Micheli *et al.* 1999). A sincronia interespecífica pode ser explicada assumindo que várias espécies em uma comunidade local respondem similarmente às flutuações ambientais ou quando há fortes interações positivas entre as espécies (Micheli *et al.* 1999) (Figura 1).

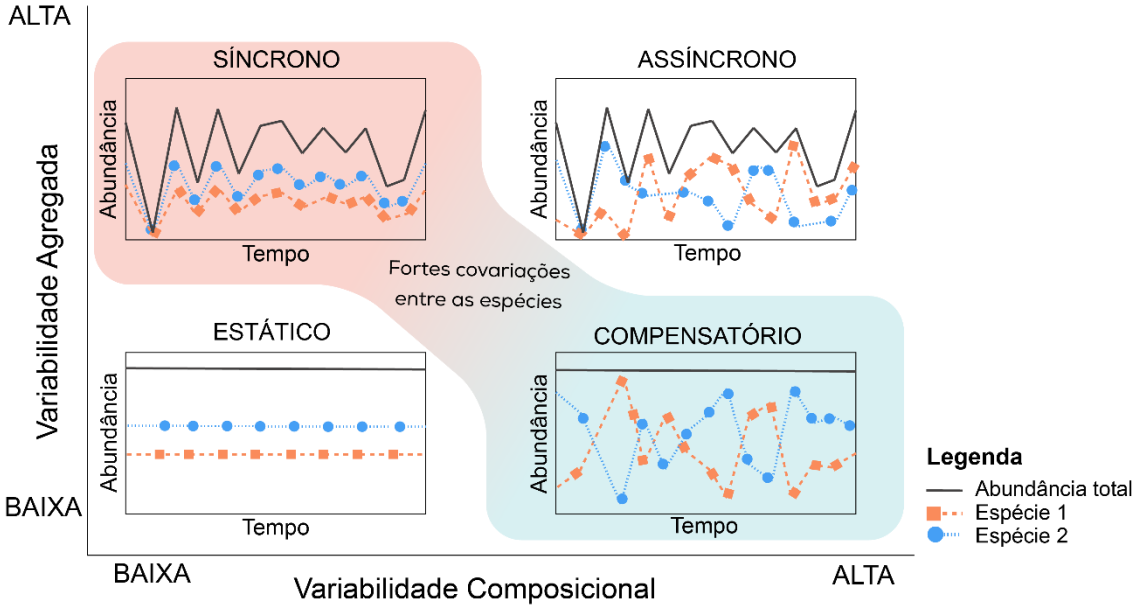

Figura 1. Esquema representando quatro padrões considerando a combinação das variabilidades agregada e composicional. As linhas coloridas representam as séries temporais para duas espécies diferentes (variáveis composicionais), e a linha preta representa a série temporal da abundância total (variável agregada). Modificado de Micheli *et al*. (1999).

O estudo dos padrões de dinâmica compensatória e sincronia interespecífica em comunidades ecológicas é de interesse da ecologia de comunidades porque o grau de sincronia dentro da comunidade está relacionado com a sua estabilidade (variabilidade) temporal (Doak *et al.* 1998). O aumento da sincronia estaria relacionado com o aumento

da variabilidade temporal da comunidade, por outro lado, o aumento da dinâmica compensatória desempenharia um papel estabilizador da comunidade. Contudo, os mecanismos que promovem a variação da sincronia em comunidades naturais ainda são pouco conhecidos (van Klink *et al.* 2019). Estudos têm sugerido que a competição e a respostas similares à variação ambiental são os principais determinantes de covariações negativas e positivas, respectivamente (Tilman *et al.* 1998; Loreau & de Mazancourt 2008; Gonzalez & Loreau 2009; Rocha *et al.* 2011, 2012; Tredennick *et al.* 2017).

A hipótese baseada nas variações ambientais prediz que diferentes espécies respondem de maneira similar à variação ambiental (Loreau & de Mazancourt 2008). Logo, espera-se que suas dinâmicas populacionais sejam sincronizadas. Por outro lado, a hipótese de competição prediz que espécies semelhantes dentro de uma comunidade competem entre si, por causa do uso similar de recursos, e que espécies coexistindo na comunidade devem ser diferentes entre si, com a finalidade de evitar a sobreposição de nicho. Com esse contexto teórico, muitos estudos têm mensurado o nível de sincronia interespecíficas em estudos experimentais (Klug *et al.* 2000; Fischer *et al.* 2001; Downing *et al.* 2008) e de campo (Vasseur *et al.* 2005, 2014; Houlahan *et al.* 2007; Jochimsen *et al.* 2013; Lepš *et al.* 2018). Houlahan *et al.* (2007), por exemplo, encontraram a prevalência de sincronia em dezenas de comunidades naturais, tanto em comunidades terrestres (englobando plantas, invertebrados, pequenos mamíferos e répteis) quanto aquáticas (peixes de todos os níveis tróficos). Considerando esses resultados, esses autores inferiram que as covariações negativas são raras na natureza e que a variabilidade nas comunidades é mais influenciada pelos filtros ambientais do que pela competição interespecífica. Por outro lado, Ranta *et al.* (2008), utilizando simulações, demonstraram que a análise da covariância entre as espécies não é suficiente para indicar os efeitos competitivos e ambientais. Esse estudo demonstrou que as covariâncias negativas podem

não ser detectadas em comunidades fortemente competitivas e que essas covariâncias podem ser detectadas em comunidades sem interações competitivas.

Assim, os atributos ecológicos das espécies, além das características ambientais, também deveriam ser analisados para que as covariâncias pudessem ser utilizadas como indicadoras da importância relativa da competição e do ambiente determinando as flutuações das comunidades (Ranta *et al.* 2008). Especificamente, os níveis de covariância entre as dinâmicas populacionais podem depender da similaridade funcional entre as espécies de uma comunidade (Mönkkönen *et al.* 2017). Sendo assim, podemos utilizar os atributos funcionais das espécies (morfológicos, fisiológicos ou fenológicos) para avaliar de forma mais direta o potencial de interações entre as espécies.

Os atributos funcionais também foram recentemente utilizados para testar a hipótese que as diferenças funcionais entre espécies podem estabilizar a abundância total da comunidade ao reduzir a sincronia temporal interespecífica (van Klink *et al*. 2019). Esta hipótese assume que as comunidades funcionalmente diversas contêm maior quantidade de estratégias ecológicas, que por sua vez, aumenta a probabilidade de ocorrência de espécies com respostas idiossincráticas às variações ambientais (Proulx *et al.* 2010). A estabilidade da comunidade será resultante do efeito portfólio que diminui a variabilidade da abundância total com o aumento da assincronia (e dinâmica compensatória) das respostas das espécies às variações ambientais (Doak *et al.* 1998; Lehman & Tilman 2000). Portanto, espera-se que comunidades funcionalmente diversas terão maior estabilidade (van Klink *et al.* 2019).

As comunidades fitoplanctônicas apresentam curtos ciclos de vida e são diversos tanto em termos taxonômicos como funcionais, tais como produtividade específica, palatabilidade e produção de toxinas (Litchman & Klausmeier 2008; Kruk *et al.* 2017). Diversos estudos também demonstram que essas comunidades apresentam diferentes

respostas às variações ambientais (Andersson *et al.* 2015; Yan *et al.* 2018) e podem ser estruturadas por interações competitivas (Soomer 1989). Além disto, a abordagem baseada em atributos funcionais tem tido sucesso em prever as respostas dos diferentes grupos fitoplanctônicos às variações ambientais (Kruk *et al.* 2017). Sendo assim, as comunidades fitoplanctônicas são modelos ideais para diferenciar os processos relacionados com os padrões de covariâncias entre as espécies (Litchman & Klausmeier 2008).

Nesse estudo, nós testamos a hipótese de que as covariâncias entre as dinâmicas temporais das abundâncias de espécies fitoplanctônicas são correlacionadas com as distâncias funcionais entre essas espécies. O decaimento da sincronia (covariância positiva) com o aumento da distância funcional seria um padrão consistente com a hipótese de efeitos ambientais (relação negativa na Figura 2a). Por outro lado, o cenário de dinâmica compensatória seria mais bem evidenciado caso covariâncias negativas fossem encontradas para espécies funcionalmente similares e caso dinâmicas independentes (covariâncias próximas de zero) fossem encontradas para pares de espécies funcionalmente dissimilares (relação positiva na Figura 2a). Porém, as covariações entre os pares de espécies podem ser independentes da distância funcional, favorecendo, portanto, a hipótese nula (Figura 2b). Além disto, testamos se a sincronia da comunidade está negativamente correlacionada com a diversidade funcional e, portanto, com a estabilidade da comunidade em termos de abundância total.

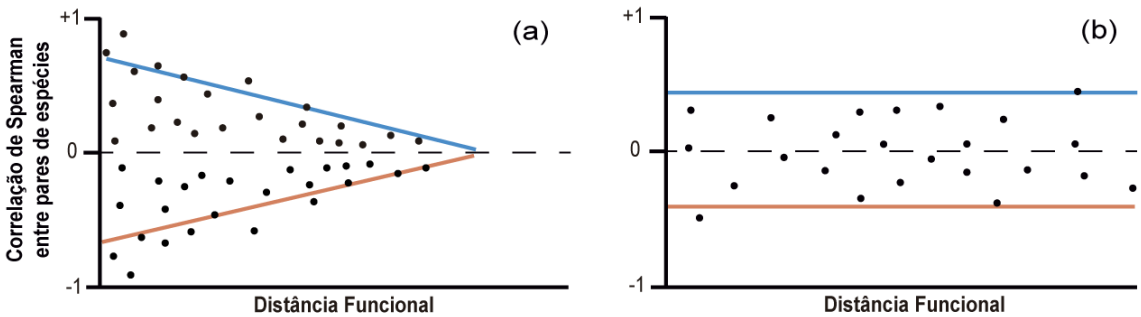

Figura 2. Relações esperadas entre distância funcional e a correlação de Spearman entre as abundâncias de pares de espécies. Cada ponto representa a covariação de um par de espécies. Modificado de Mönkkönen *et al*. (2017).

Métodos

Área de estudo

Esse estudo foi realizado na área de influência do reservatório da Usina Hidrelétrica de Cana Brava que está localizado entre os municípios de Minaçu e Cavalcante, no estado de Goiás (Figura 3). O reservatório foi construído entre 1999 e 2002, entrando em operação neste mesmo ano, e apresenta uma área total inundada de 139 km² (ver https://www.engie.com.br/). Além disto, o reservatório foi considerado como monomítico quente, ou seja, apresenta apenas uma circulação de toda a coluna d'água durante o inverno (período de estiagem) e estratificado termicamente durante o resto do ano (Naturae 2005).

Dados

O conjunto de dados que nós utilizamos neste estudo foi obtido em 5 locais, dentro da área de influência do reservatório Cana Brava, ao longo de um período de 13 anos (outubro de 2003 e março de 2015). Três pontos de amostragem estão localizados em rios tributários que contribuem para a formação do reservatório (P1, P3 e P5) e dois pontos estão localizados dentro do reservatório (P2 e P4; Figura 3). As coletas foram realizadas anualmente em 2003, 2004, 2007 e 2015 e bianualmente nos demais anos, totalizando 110 coletas ao longo de 22 meses. As amostras da comunidade fitoplanctônica foram coletadas em subsuperfície com frascos de vidro e fixadas com solução de lugol acético. Todo o material coletado foi mantido no escuro até o momento da identificação e contagem dos organismos (Bicudo & Bicudo 1970). O estudo taxonômico e quantitativo do fitoplâncton foi efetuado através de microscópio invertido (Carl Zeiss – modelo

Axiovert 135), com aumento de 400 vezes. A densidade fitoplanctônica foi estimada seguindo o método de Utermöhl (1958) com prévia sedimentação de 10 mililitros da amostra. A densidade fitoplanctônica foi estimada de seguindo os protocolos descritos em APHA (1985) e o resultado foi dado em indivíduos (células, cenóbios, colônias ou filamentos) por mililitro (ind.mL^{-1}).

Preparação dos dados

Nós revisamos os nomes das espécies e classes taxonômicas utilizando Bicudo & Menezes (2017) e o Algaebase (Guiry & Guiry 2019). Nesta etapa, removemos as espécies que não foram identificadas até o nível de gênero. Posteriormente, construímos uma matriz de atributos funcionais de cada espécie do fitoplâncton. Os seguintes atributos foram analisados: classe de tamanho, forma de vida (unicelular, colônia ou filamentosa), presença de estruturas (aerótopos, acinetos, espinhos, flagelos, heterócito, mucilagem, processos, setas e sílica na parede celular) e mixotrofia. Os dados de atributos funcionais foram obtidos da literatura e foram escolhidos por estarem relacionados com funções ecológicas, características reprodutivas, aquisição de recursos ou proteção contra herbivoria (Litchman & Klausmeier 2008) (Tabela 1).

Em nossas análises, nós utilizamos apenas as espécies que estiveram presentes em pelo menos cinco meses (equivalente a 75% das amostras), por ponto de coleta, para minimizar o efeito das espécies raras. Este procedimento foi realizado porque há pares de espécies que co-ocorreram em poucas amostras e não ocorreram em nenhum outro período. Este fenômeno aumenta as covariações perfeitamente positivas (cor = 1), que por sua vez, pode enviesar as estimativas da sincronia comunitária e a relação entre sincronia interespecífica e dissimilaridade funcional (ver figura S2).

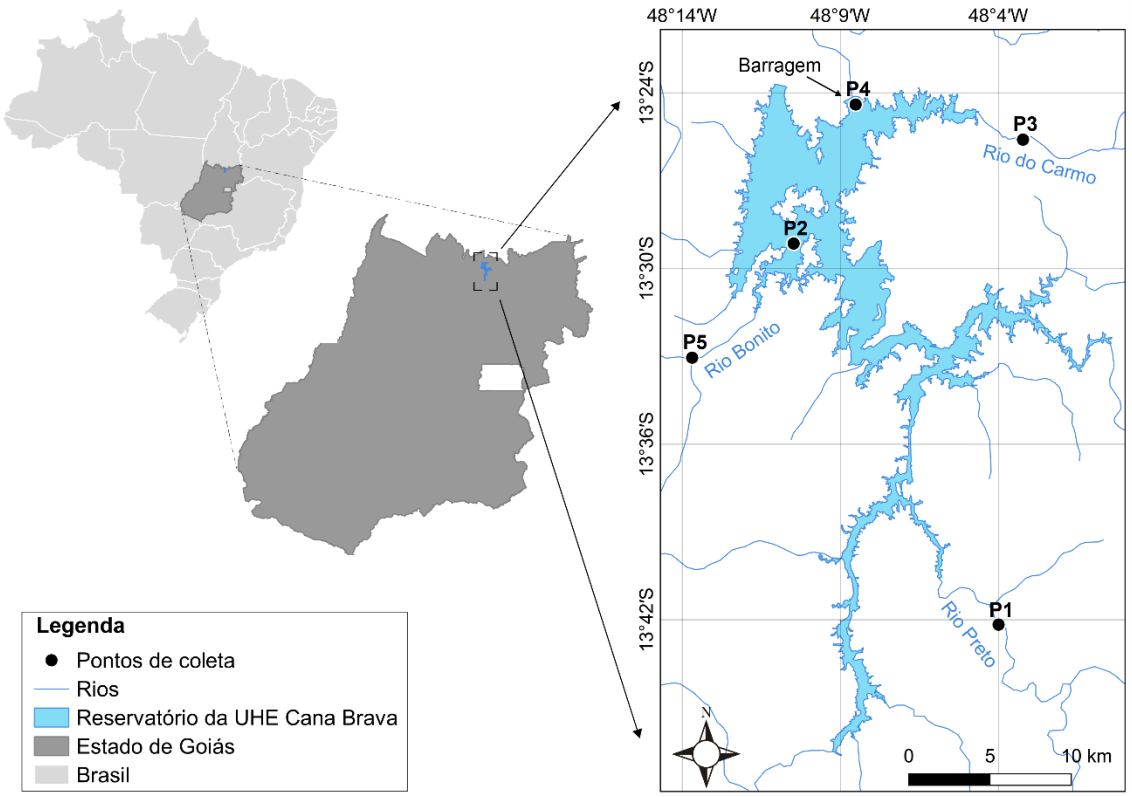

Figura 3. Localização da Usina Hidrelétrica Cana Brava, no norte do estado de Goiás. No mapa é possível visualizar o reservatório da U. H. E. Cana Brava, formado pelo represamento do rio Tocantins. P1-P5: pontos de coleta

Tabela 1. Atributos funcionais que utilizamos em nossas análises com sua descrição e função ecológica.

Atributos funcionais	**Descrição**	**Função**	**Categorias**
Acineto	Células especializada, encontrada nas cianobactérias da ordem Nostocales, originada de uma célula vegetativa que funciona como esporos de resistência quando as condições ambientais são desfavoráveis (Bicudo & Menezes 2017).	Forma de resistência	Presença ou ausência
Aerotópos	Vesícula de gás encontrada em algumas cianobactérias que dá a capacidade do organismo em se manter na coluna d'água através da flutuação (Kruk *et al.* 2010; Brasil & Huszar 2011).	Evitar a sedimentação	Presença ou ausência
Carapaça não Sílicosa	Parede celular constituída por compostos não silicosos (e.g. celulose).	Proteção	Presença ou ausência
Carapaça Sílicosa	Parede celular composta de sílica presente em todas as diatomáceas e nas crisofíceas.	Dificultar a herbivoria	Presença ou ausência
Classes de tamanho	O tamanho da espécie está ligado com: - Atividade metabólica: algas pequenas são metabolicamente mais ativas, absorvem e utilizam mais rapidamente os recursos e o seu tempo de reprodução é mais curto (quando comparado com espécies grandes); - Adaptação contra herbívora: espécies grandes impõe dificuldades na herbívora; -Flutuabilidade: espécies menores são mais leves, portanto, tem taxas de sedimentação menores (Brasil & Huszar 2011).	Aumentar ou diminuir a taxa de sedimentação e dificultar a herbivoria (para espécies grandes) Aquisição de nutrientes Reprodução	Nanoplâncton ou microplâcton
Flagelos	Refere-se às espécies flageladas que podem ser encontradas nas divisões Chlorophyta, Cryptophyta, Miozoa, Euglenozoa e Ochrophyta. O flagelo concede aos organismos a capacidade natatória para se manter na coluna d'água.	Evitar a sedimentação	Presença ou ausência
Forma de Vida	Característica morfológica referente a capacidade de organização celular dos indivíduos.	Evitar a sedimentação e dificultar a herbivoria	Unicelular, colônia ou filamentosa
Heterócito	Célula especializada em fixar o Nitrogênio atmosférico, presente em Nostocales.	Fixação de Nitrogênio	Presença ou ausência
Mixotrofia	Comportamento autotrófico e heterotrófico encontrado em algumas espécies de algas das classes taxonômicas Crysophyceae, Synurophyceae, Cryptophyceae, Dinophyceae e Euglenophyceae (Brasil & Huszar 2011).	Capacidade de sobreviver em condições de baixa disponibilidade de recursos	Presença ou ausência
Mucilagem	Bainha de mucilagem secretada por algumas espécies de algas das divisões Ochrophyta, Chlorophyta e Charophyta, e por algumas cianobactérias. Atua como defesa contra herbivoria, digestão e aumenta/diminui a densidade concedendo ao organismo a capacidade de flutuação (Reynolds 2007).	Evitar a sedimentação e dificultar a herbivoria	Presença ou ausência
Processos	Projeção oca da parede celular. Atua dificultando processos como herbivoria e perda por sedimentação (por que aumenta a superficie de contato).	Evitar a sedimentação e proteção contra herbivoria	Presença ou ausência
Espinhos	Projeção sólida da parede celular. Nas diatomáceas são estruturas projetadas além da frústula (Bicudo & Menezes 2017).	Diminuir a sedimentação e dificultar a herbivoria	Presença ou ausência
Setas	Projeção citoplasmática da célula. Encontrada em algas como *Coleochaete* e *Bulbochaete* (Bicudo & Menezes 2017).	Evitar a sedimentação e dificultar herbívoria	Presença ou ausência

Análise dos dados

Nós estimamos correlações de Spearman entre as abundâncias de pares de espécies do fitoplâncton para obter uma matriz de sincronia interespecífica (**S**). Utilizamos a matriz de atributos funcionais e a distância de Gower modificada (Pavoine *et al.* 2009) para calcular uma matriz de distância funcional (**D**) entre as espécies. A distância de Gower modificada foi utilizada porque as características funcionais disponíveis foram compostas por dados categóricos e binários. Estimamos a relação entre as matrizes de sincronia interespecífica e a de distância funcional através de uma regressão matricial (Figura 4). Estes procedimentos foram repetidos para cada ponto de coleta separadamente. Os testes de significância das correlações matriciais foram feitos com 999 permutações e de acordo com métodos descritos em Legendre & Legendre (2012).

Nós realizamos todas as análises utilizando o programa R (R Core Team, 2018). Calculamos as correlações de Spearman com a função *cor()* do pacote "stats" com o método "*pairwise.complete.obs*" para correlações pareadas. Calculamos a distância de Gower utilizando a função *dist.ktab()* do pacote "ade4" (Bougeard & Dray 2018) e realizamos a regressão matricial utilizando a função *MRM()* do pacote "ecodist" (Goslee & Urban 2007).

Calculamos a diversidade funcional, a partir da matriz de distância de Gower (Laliberte & Legendre 2010), como uma medida de dispersão funcional multivariada usando a função *fdisp()* do pacote "FD" (Laliberté *et al.* 2014). Conceitualmente, este índice de diversidade funcional é semelhante à entropia quadrática de Rao e não é afetado pela riqueza e por valores discrepantes, além de poder ser calculado para qualquer número e tipo de atributo (Laliberte & Legendre 2010). A diversidade funcional foi calculada para cada mês amostrado e em seguida foi calculada uma média com base em todos os meses.

Também calculamos a sincronia da comunidade utilizando a função *synchrony()* do pacote "codyn" (Hallett *et al.* 2016) utilizando o método de Gross *et al.* (2014). Os valores dessa métrica variam de 1 (indicando sincronia perfeita entre todas as espécies) até -1 (indicando dinâmica compensatória perfeita). Valores próximos a 0 podem indicar dinâmicas assíncronas (flutuações independentes entre as espécies) ou o equilíbrio gerado entre a dinâmica compensatória e síncrona. Também calculamos a variabilidade da abundância total da comunidade com o coeficiente de variação temporal (CoV). Este coeficiente foi calculado como a razão entre o desvio padrão e a média da abundância total da comunidade para todo o período amostral. Baixos valores dessa métrica indicam maior estabilidade na comunidade (Loreau & de Mazancourt 2013). O cálculo da diversidade funcional, sincronia e variabilidade de comunidade foi repetido para cada ponto de coleta. Por fim, estimamos a relação entre a diversidade funcional e sincronia da comunidade, e também a relação entre sincronia e a variabilidade temporal da abundância total (coeficiente de variação) utilizando com uma regressão linear simples, com a função *lm()* e testamos essa relação com a função *anova()*.

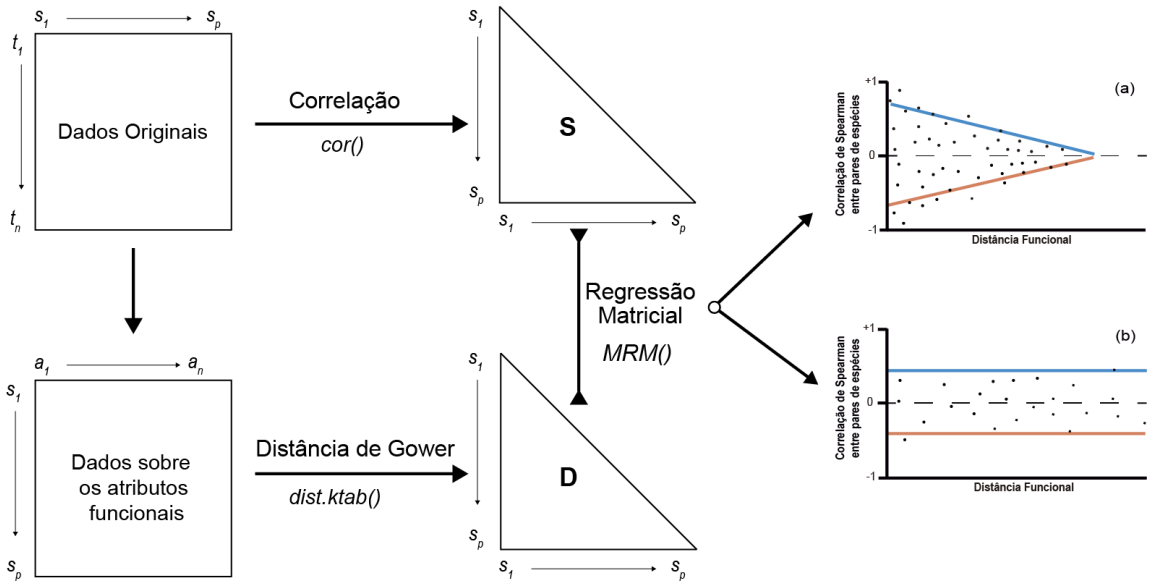

Figura 4. Esquema demonstrando os métodos que utilizamos para fazer a regressão matricial a partir das matrizes de sincronia (**S**) e distância funcional (**D**). Os dados originais contêm as abundâncias das espécies (s_1,..., s_p) ao longo do tempo (t_1,..., t_n) e os dados de atributos funcionais

das espécies ($a_{1,}...,a_n$) por espécies ($s_{1,}...,s_p$). *cor(), dist.ktab()* e *MRM()* são funções dos pacotes stats, ade4, ecodist, respectivamente.

Resultados

Duzentos e oitenta e três (283) táxons, distribuídos em 16 classes taxonômicas, foram registrados durante todo o período de estudo, com maior contribuição de Chlorophyceae (63 táxons), Bacillariophyceae (51 táxons), Cyanophyceae (49 táxons), Zygnematophyceae (38 táxons), Trebouxiophyceae (24 táxons), Euglenophyceae (17 táxons) e Coscinodiscophyceae (8 táxons). Chlamydophyceae (7 táxons), Cryptophyceae (6 táxons), Chrysophyceae e Dinophyceae (5 táxons), Mediophyceae (3 táxons), Eustigmaphyceae, Klebsormidiophyceae e Xanthophyceae (2 táxons), e Synurophyceae (1 táxon) apresentaram menor contribuição em termos de número de táxons. Entretanto, para as nossas análises, utilizamos apenas 134 espécies que foram registradas em pelo menos cinco (equivalente a 25%) dos meses amostrados. As espécies utilizadas em nossas análises são responsáveis por mais de 30% da abundância total em cada ponto de coleta (Tabela 2).

Covariações interespecíficas vs Distância funcional

Apesar da alta frequência de valores de covariação próximos a zero, em geral, houve um predomínio de covariações positivas. Não encontramos relações significativas ($P > 0,05$) entre covariância e distância funcional em todos os pontos de coleta, este resultado foi independentemente do número de espécies utilizado para análise (Figura 1S e 2S). Portanto, a sincronia entre as dinâmicas temporais de pares de espécies independeu da dissimilaridade funcional (Figura 6).

Tabela 2. Contribuição relativa (%) dos grupos de espécies presentes em mais de 25% dos meses amostrados.

Pontos	Riqueza	Riqueza (>25%)	Representação em termos de riqueza (%)	Abundância total	Representação da abundância total	Abundância representada (%)
P1	150	25	16.66	4700	2953	62.82
P2	183	42	22.95	40781	38272	93.84
P3	115	10	8.69	2864	911	31.80
P4	146	42	28.76	54085	49816	92.10
P5	113	15	13.27	5578	1685	30.20

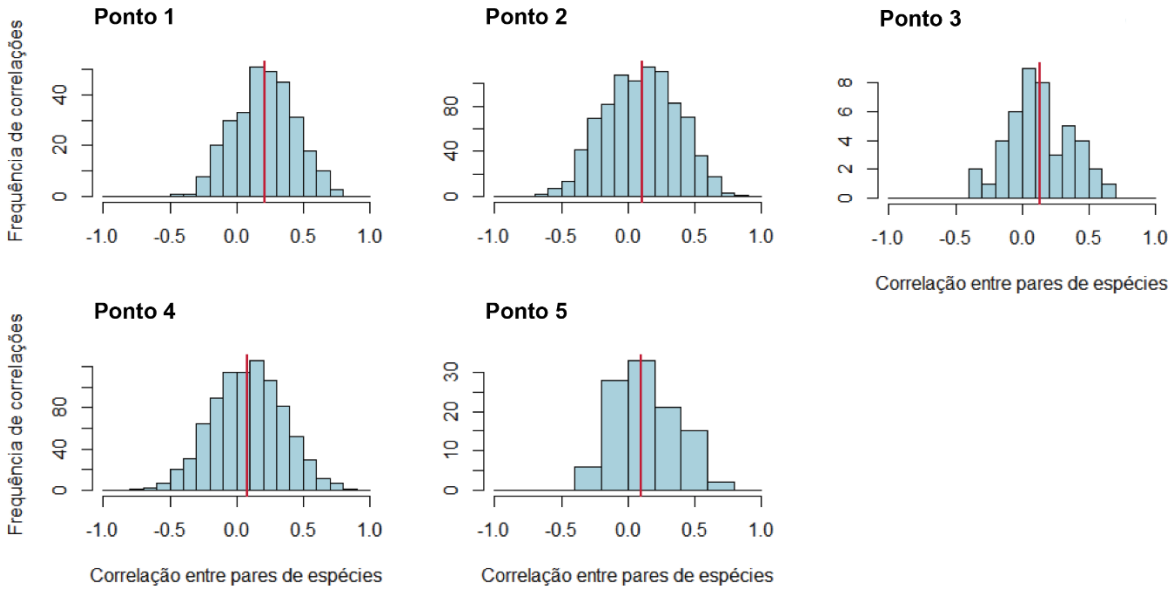

Figura 5. Distribuição dos valores de correlação entre as espécies nos diferentes pontos de coleta. A linha vermelha representa a mediana das correlações.

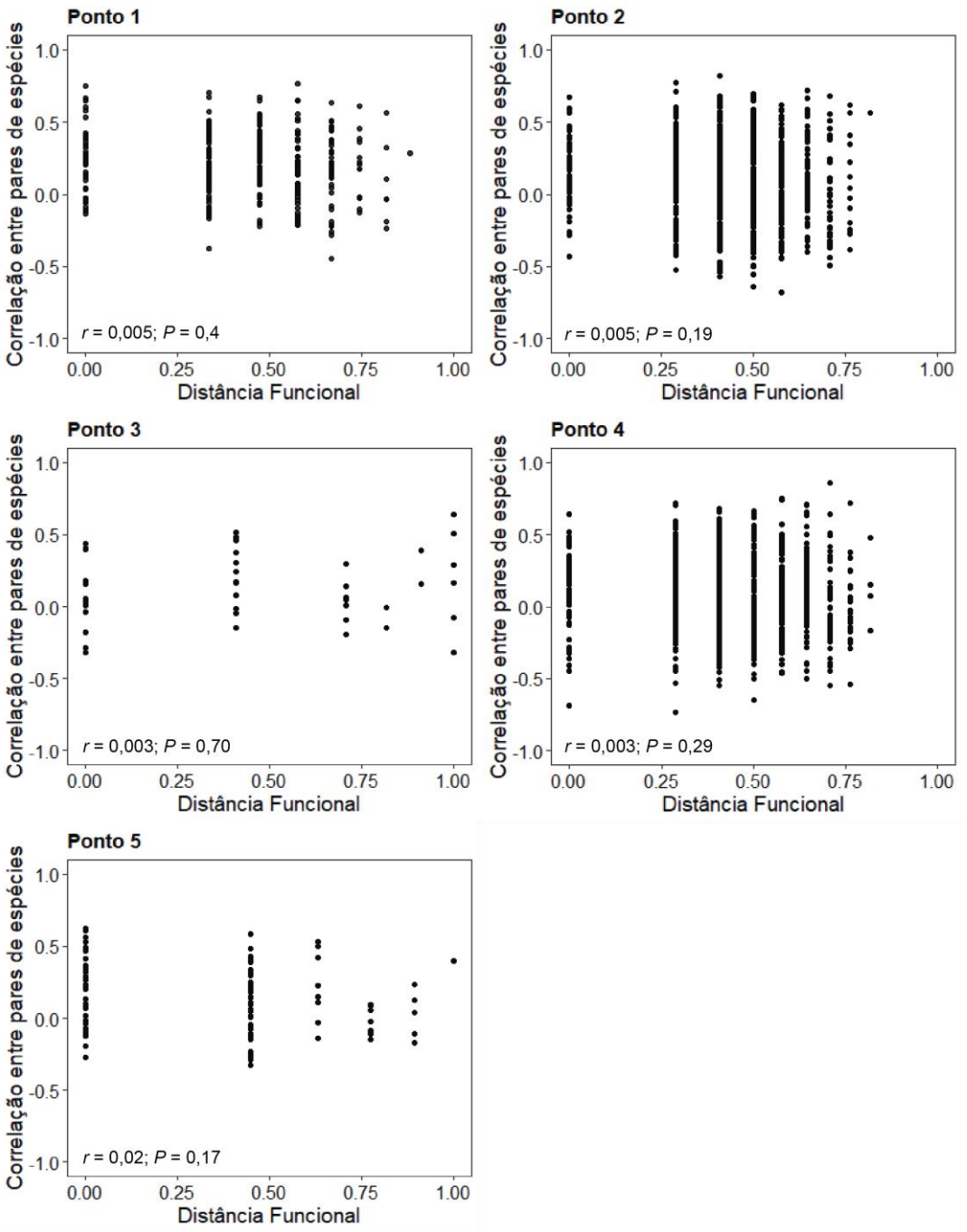

Figura 6. Relação entre distância funcional e sincronia interespecífica nos diferentes pontos de coleta.

Relação diversidade funcional x sincronia comunitária x variabilidade comunitária

A diversidade funcional foi similar entre os pontos de coleta e, em geral, nós encontramos baixos valores de sincronia da comunidade (< 0,3). Por outro lado, nós estimamos elevados valores de coeficiente de variação temporal em todos os pontos de

coleta (>80%). Em outras palavras, todas as comunidades nos diferentes pontos de coleta exibiram alta variabilidade na abundância total. Não encontramos relação significativa entre a distância funcional e a sincronia comunitária ($F_{1,3}$= 0,215; P = 0,67) e entre a sincronia da comunidade e o coeficiente de variação temporal ($F_{1,3}$=0,264; P = 0,64; Figura 7). Este resultado também se manteve fixo independentemente do número de espécies utilizados para análise (Figura 3S).

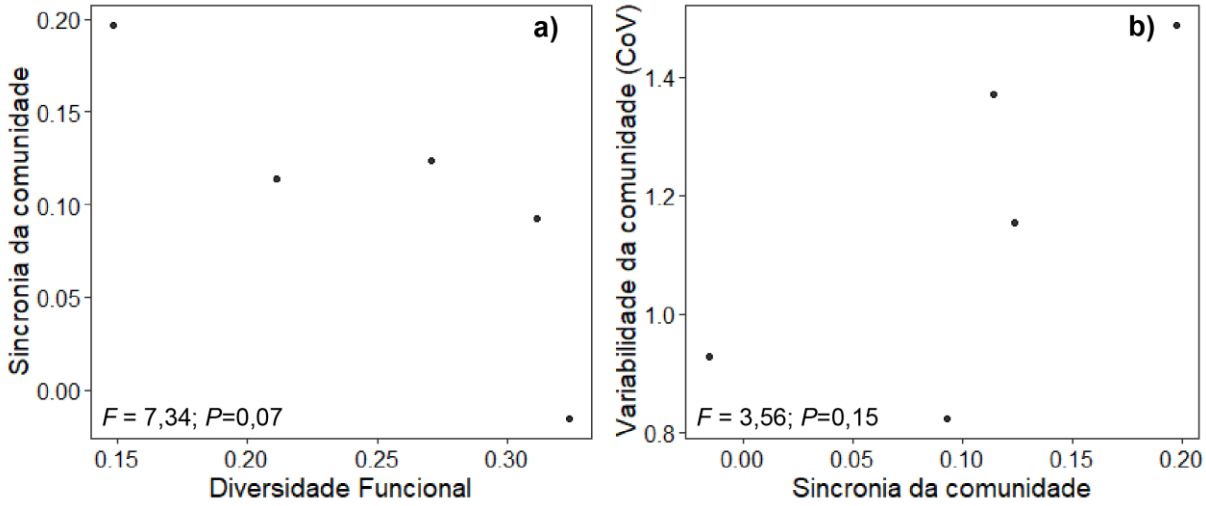

Figura 7. Relação entre **(a)** diversidade funcional e sincronia da comunidade e entre **(b)** sincrônica e variabilidade da comunidade.

Discussão

Neste estudo, nós testamos se as dinâmicas temporais das abundâncias entre pares de espécies são dependentes da dissimilaridade funcional entre elas. No entanto, essa hipótese não foi apoiada com os dados da comunidade fitoplanctônica do reservatório Cana Brava. Porém, nós encontramos um predomínio de covariações positivas entre pares de espécies e este resultado apresenta implicações teóricas importantes (como discutido abaixo).

A utilização da abordagem baseada em atributos funcionais tem o potencial de aumentar nossa capacidade de explicar a montagem das comunidades ecológicas (Webb *et al.* 2002; McGill *et al.* 2006; Litchman & Klausmeier 2008). Por exemplo, na

comunidade fitoplanctônica, a presença de aerótopos, bainha mucilaginosa e flagelos minimiza a sedimentação de células, mantendo os organismos na zona eufótica (Kruk *et al.* 2010). Por sua vez, o compartilhamento desses atributos (aumentando a semelhança funcional) promoveria covariâncias positivas entre essas espécies em resposta às variações ambientais. Por outro lado, espécies similares funcionalmente podem competir por conta da sobreposição do nicho, o que resultaria em covariações negativas entre os competidores (Macarthur & Levins 1967).

No entanto, nossos resultados sugerem que as correlações entre as espécies não podem ser previstas pela distância funcional. Este resultado foi encontrado em diferentes regiões do reservatório da UHE Cana Brava, com diferentes características limnológicas e hidrológicas. A falta de relação entre sincronia interespecífica e distância funcional em nosso estudo pode ter ocorrido porque os atributos funcionais que utilizamos (obtidos da literatura) não representam adequadamente a variação entre as espécies do fitoplâncton. Sendo assim, para estudos de dinâmicas temporais utilizando a comunidade fitoplanctônica, acreditamos que o ideal seria utilizar atributos funcionais obtidos nas amostras uma vez que as presenças de certos atributos funcionais e seus valores podem variar consideravelmente ao longo do tempo (Kruk *et al.* 2010) ou na presença de herbivoria (Yang *et al.* 2006; Jezberová & Komárková 2007). Além disto, sugerimos a utilização de dados contínuos (quantitativos) de tamanho e forma da célula para estimativas mais refinadas da distância funcional. Por exemplo, Rocha *et al.* (2011) sugerem que esses foram os principais atributos para o cálculo da distância funcional. Em geral, Litchman & Klausmeier (2008) também ressaltaram a importância do tamanho da célula porque esse atributo está relacionado com diferentes aspectos da ecologia do fitoplâncton (e.g., crescimento, absorção de nutrientes, taxas de sedimentação e resistência à herbivoria).

Nossos resultados divergem daqueles obtidos em estudos anteriores. Por exemplo, num estudo realizado no Lago Constança (Alemanha), Rocha *et al.* (2011) encontraram que espécies de fitoplâncton funcionalmente similares tenderam a ter dinâmicas temporais mais sincronizadas do que pares de espécies funcionalmente diferentes. Em outro estudo no Lago Constança, Rocha *et al.* (2012) demonstraram que a magnitude da relação entre as dinâmicas temporais e a distância funcional de pares de espécies, embora sempre significativa, variou sazonalmente. Em um experimento com fertilização e remoção de espécies dominantes em pradarias, Lepš *et al.* (2018) encontraram, em todos tratamentos, uma relação negativa entre sincronia interespecífica e distância funcional. Similarmente, van Klink *et al*. (2019) encontraram uma relação negativa entre sincronia interespecífica e distância funcional para populações de besouros na Holanda. Em um estudo sobre padrões de distribuição da abundância de aves da França e da Finlândia, Mönkkönen *et al.* (2017) não encontraram claras relações entre as covariações interespecíficas e a distância funcional. Os padrões de covariância negativa encontrados estavam mais relacionados com a distância filogenética do que com a distância funcional. Por conta disto, os autores acreditam que os atributos funcionais utilizados não estavam relacionados com a competição interespecífica.

Em geral, como explicação para os resultados obtidos, os diferentes estudos citados sugerem que espécies funcionalmente similares respondem similarmente às variações ambientais, com exceção de Mönkkönen *et al.* (2017) que atribuem uma parte das covariações positivas às interações positivas entre as espécies. Além disso, esses resultados coadunam com aqueles obtidos em outros estudos ao demonstrarem que espécies relacionadas (funcionalmente ou filogeneticamente) tendem a ocorrem em ambientes similares devido a filtragem ambiental. Para nossos dados, não podemos descartar a hipótese que a relação entre a sincronia interespecífica e distância funcional

ocorra em escalas temporais específicas. Por exemplo, todos os resultados significativos de Rocha *et al*. (2012) foram obtidos utilizando janelas móveis para estimar as correlações entre as séries temporais. No entanto, não é possível utilizar esse método tendo em vista que nossas séries temporais são curtas.

As covariações negativas entre pares de espécies podem ser explicadas assumindo que as espécies do fitoplâncton competem pelos mesmos recursos, tais como, luz e nutrientes (Litchman 2007; Rocha *et al.* 2012). As covariações positivas podem ser explicadas pela presença de fortes interações positivas (e.g. facilitação) entre as espécies. Por exemplo, Carey *et al.* (2014) demonstraram em experimentos que uma espécie de cianobactéria fixadora de nitrogênio foi responsável por aumentar a riqueza e o biovolume de outros grupos de algas.

Respostas similares das espécies em função da variabilidade ambiental também podem explicar covariações positivas entre pares de espécies. Em geral, nossos resultados mostram, no entanto, um predomínio de covariações positivas que é condizente com vários estudos anteriores (Klug *et al.* 2000; Vasseur & Gaedke 2007; Downing *et al.* 2008; Rocha *et al.* 2011; Jochimsen *et al.* 2013; Vasseur *et al.* 2014; Ghedini *et al.* 2015; Tredennick *et al.* 2017). De acordo com Houlahan *et al*. (2007), a alta proporção de covariações positivas tem sérias implicações teóricas. Por exemplo, a baixa frequência das covariações negativas viola o pressuposto de soma zero postulado pela teoria neutra unificada da biodiversidade de Hubbell (2001). De acordo com essa teoria, os pressupostos (explícito e implícito, respectivamente) de comunidade com tamanho total constante ao longo do tempo e de dinâmica compensatória (para garantir a ideia de jogo de soma zero), necessariamente requereriam a predominância de covariações negativas. Em geral, Houlahan *et al*. (2007) também inferem que é pouco provável que a competição interespecífica represente o principal fator que determina a variabilidade da abundância

da comunidade ao longo do tempo. Ao contrário e consistente com o predomínio de relações positivas, a dinâmica ambiental seria o principal fator que controla as dinâmicas das comunidades.

As nossas hipóteses de que a sincronia da comunidade diminuísse em função do aumento da diversidade funcional e que a variabilidade da abundância total da comunidade diminuísse em função da sincronia comunitária não foram corroboradas. O reduzido número de amostras em nosso estudo, bem como a baixa amplitude da sincronia comunitária, pode explicar nossos resultados. No entanto, esses vão contra aqueles resultados obtidos por outros autores (Roscher *et al.* 2011; Craven *et al.* 2018; Lepš *et al.* 2018; van Klink *et al.* 2019). van Klink *et al.* (2019) argumentam que a diversidade funcional está relacionada com a estabilidade da comunidade via diminuição da sincronia.

Concluindo, nossos resultados sugerem que as relações entre sincronia interespecífica e distância funcional e entre sincronia da comunidade, estabilidade e diversidade funcional não são gerais. Eles também sugerem que necessitamos de um número muito maior de estudos (principalmente em ambientes tropicais que carecem de longas séries de dados de comunidades ecológicas) para verificar quais fatores (metodológicos ou ecológicos) moderam a magnitude das correlações.

Referências

American Public Health Association (APHA). (1985). *Standard methods for the examination of water and wastewater*. 19th edn. American Public Health Association Publications, Washington DC.

Andersson, A., Höglander, H., Karlsson, C. & Huseby, S. (2015). Key role of phosphorus and nitrogen in regulating cyanobacterial community composition in the northern Baltic Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 164, 161–171.

Bicudo, C.E. de M. & Menezes, M. (2017). *Gêneros de algas de águas continentais no Brasil*. 3rd edn.

Bicudo, C.E.M. & Bicudo, R.M.T. (1970). *Algas de águas continentais brasileiras: chave ilustrada para identificação de gêneros.*

Bougeard, S. & Dray, S. (2018). Supervised multiblock analysis in R with the ade4 package. *J. Stat. Softw.*, 86.

Brasil, J. & Huszar, V.L.M. (2011). O papel dos traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. *Oecologia Aust.*, 15, 799–834.

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

Carey, C.C., Cottingham, K.L., Weathers, K.C. & Brentrup, J.A. (2014). Experimental blooms of the cyanobacterium Gloeotrichia echinulata increase phytoplankton biomass , richness and diversity in an oligotrophic lake, 36, 364–377.

Craven, D., Eisenhauer, N., Pearse, W.D., Hautier, Y., Isbell, F., Roscher, C., *et al.* (2018). Multiple facets of biodiversity drive the diversity–stability relationship. *Nat. Ecol. Evol.*, 2, 1579–1587.

Doak, D.F., Bigger, D., Harding, E.K., Marvier, M.A., O'Malley, R.E. & Thomson, D. (1998). The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *Am. Nat.*, 151, 264–276.

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.

Esteves, F. de A. (2011). *Fundamentos de limnologia*. 3rd edn. Rio de Janeiro.

Fischer, J.M., Frost, T.M. & Ives, A.R. (2001). Compensatory dynamics in zooplankton community Responses to acidification: measurement and mechanisms, 11, 1060–1072.

Ghedini, G., Russell, B.D. & Connell, S.D. (2015). Trophic compensation reinforces resistance: Herbivory absorbs the increasing effects of multiple disturbances. *Ecol. Lett.*, 18, 182–187.

Gonzalez, A. & Loreau, M. (2009). The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40, 393–414.

Goslee, S.C. & Urban, D.L. (2007). The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *J. Stat. Softw.*, 22, 1–19.

Gross, K., Cardinale, B.J., Fox, J.W., Gonzalez, A., Loreau, M., Wayne Polley, H., *et al.* (2014). Species richness and the temporal stability of biomass production: A new analysis of recent biodiversity experiments. *Am. Nat.*, 183, 1–12.

Guiry, M.D. & Guiry, G.M. (2019). *AlgaeBase. World-wide electronic publication. Natl. Univ. Irel.* Available at: http://www.algaebase.org. Last accessed .

Hallett, L.M., Jones, S.K., MacDonald, A.A.M., Jones, M.B., Flynn, D.F.B., Ripplinger, J., *et al.* (2016). codyn : An R package of community dynamics metrics. *Methods Ecol. Evol.*, 7, 1146–1151.

Houlahan, J.E., Currie, D.J., Cottenie, K., Cumming, G.S., Ernest, S.K.M., Findlay, C.S., *et al.* (2007). Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 104, 3273–3277.

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

Jezberová, J. & Komárková, J. (2007). Morphological transformation in a freshwater Cyanobium sp. induced by grazers. *Environ. Microbiol.*, 9, 1858–1862.

Jochimsen, M.C., Kümmerlin, R. & Straile, D. (2013). Compensatory dynamics and the stability of phytoplankton biomass during four decades of eutrophication and

oligotrophication. *Ecol. Lett.*, 16, 81–89.

van Klink, R., Lepš, J., Vermeulen, R. & de Bello, F. (2019). Functional differences stabilize beetle communities by weakening interspecific temporal synchrony. *Ecology*, 100, 1–11.

Klug, J.L., Fischer, J.M., Ives, A.R. & Dennis, B. (2000). Compensatory dynamics in planktonic community responses to pH perturbations published. *Ecology*, 81, 387–398.

Kruk, C., Devercelli, M., Huszar, V.L.M., Hernández, E., Beamud, G., Diaz, M., *et al.* (2017). Classification of Reynolds phytoplankton functional groups using individual traits and machine learning techniques. *Freshw. Biol.*, 62, 1681–1692.

Kruk, C., Huszar, V.L.M., Peeters, E.T.H.M.H.M., Bonilla, S., Costa, L., Lürling, M., *et al.* (2010). A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshw. Biol.*, 55, 614–627.

Laliberte, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.

Laliberté, E., Legendre, P. & Shipley., B. (2014). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology.

Legendre, P. & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. 3rd edn. Elsevier.

Lehman, C.L. & Tilman, D. (2000). Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *Am. Nat.*, 156, 534–552.

Lepš, J., Májeková, M., Vítová, A., Doležal, J. & de Bello, F. (2018). Stabilizing effects in temporal fluctuations: management, traits, and species richness in high-diversity communities. *Ecology*, 99, 360–371.

Litchman, E. (2007). Resource competition and the ecological success of phytoplankton. *Evol. Prim. Prod. Sea*, 351–375.

Litchman, E. & Klausmeier, C.A. (2008). Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 39, 615–639.

Loreau, M. & de Mazancourt, C. (2008). Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *Am. Nat.*, 172, E48–

E66.

Loreau, M. & de Mazancourt, C. (2013). Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms. *Ecol. Lett.*, 16, 106–115.

Macarthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, 101, 377–385.

McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 178–185.

Micheli, F., Cottingham, K.L., Bascompte, J., Bjornstad, O.N., Eckert, G.L., Fischer, J.M., *et al.* (1999). The dual nature of community variability. *Oikos*, 85, 161–169.

Mönkkönen, M., Devictor, V., Forsman, J.T., Lehikoinen, A. & Elo, M. (2017). Linking species interactions with phylogenetic and functional distance in European bird assemblages at broad spatial scales. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 26, 952–962.

Morante-Filho, J.C., Arroyo-Rodríguez, V., de Andrade, E.R., Santos, B.A., Cazetta, E. & Faria, D. (2018). Compensatory dynamics maintain bird phylogenetic diversity in fragmented tropical landscapes. *J. Appl. Ecol.*, 55, 256–266.

Naturae. (2005). *XI Relatório técnico parical referente à campanha de Dezembro de 2005*.

Oken, K.L., Essington, T.E. & Fu, C. (2018). Variability and stability in predation landscapes: A cross-ecosystem comparison on the potential for predator control in temperate marine ecosystems. *Fish Fish.*, 19, 489–501.

Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.B., Gachet, S. & Daniel, H. (2009). On the challenge of treating various types of variables: Application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118, 391–402.

Proulx, R., Wirth, C., Voigt, W., Weigelt, A., Roscher, C., Attinger, S., *et al.* (2010). Diversity promotes temporal stability across levels of ecosystem organization in experimental grasslands. *PLoS One*, 5, 1–8.

R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing.

Ranta, E., Kaitala, V., Fowler, M.S., Laakso, J., Ruokolainen, L. & O'Hara, R. (2008). Detecting compensatory dynamics in competitive communities under environmental

forcing. *Oikos*, 117, 1907–1911.

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

Ricklefs, R. & Relyea, R. (2016). *A economia da natureza*. 7th edn. Rio de Janeiro.

Rocha, M.R., Gaedke, U. & Vasseur, D.A. (2011). Functionally similar species have similar dynamics. *J. Ecol.*, 99, 1453–1459.

Rocha, M.R., Vasseur, D.A. & Gaedke, U. (2012). Seasonal Variations Alter the Impact of Functional Traits on Plankton Dynamics. *PLoS One*, 7, e51257.

Roscher, C., Weigelt, A., Proulx, R., Marquard, E., Schumacher, J., Weisser, W.W., *et al.* (2011). Identifying population- and community-level mechanisms of diversity-stability relationships in experimental grasslands. *J. Ecol.*, 99, 1460–1469.

Sasaki, T., Yoshihara, Y., Takahashi, M., Byambatsetseg, L., Futahashi, R., Nyambayar, D., *et al.* (2017). Differential responses and mechanisms of productivity following experimental species loss scenarios. *Oecologia*, 183, 785–795.

Soomer, U. (1989). *Plankton ecology*. *Succession Plankt. communities*, Brock/Springer series in contemporary bioscience. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

Sugiura, S. & Hayashi, M. (2017). Functional compensation by insular scavengers: the relative contributions of vertebrates and invertebrates vary among islands. *Ecography*, 1173–1183.

Supp, S.R. & Ernest, S.K.M. (2014). Species-level and community-level responses to disturbance: A cross-community analysis. *Ecology*, 95, 1717–1723.

Tilman, D., Lehman, C.L. & Bristow, C.E. (1998). Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence? *Am. Nat.*, 151, 277–282.

Tredennick, A.T., de Mazancourt, C., Loreau, M. & Adler, P.B. (2017). Environmental responses, not species interactions, determine synchrony of dominant species in semiarid grasslands. *Ecology*, 98, 971–981.

Utermöhl, H. (1958). *Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodic.*

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

(2014). Synchronous dynamics of zooplankton competitors prevail in temperate lake ecosystems. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 281, 20140633.

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

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

Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeek, M.A. & Donoghue, M.J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33, 475–505.

Yan, Y., Wang, L., Li, J., Li, J., Zou, Y., Zhang, J., *et al.* (2018). Diatom response to climatic warming over the last 200 years: A record from Gonghai Lake, North China. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 495, 48–59.

Yang, Z., Kong, F., Shi, X. & Cao, H. (2006). Morphological response of Microcystis aeruginosa to grazing by different sorts of zooplankton. *Hydrobiologia*, 281, 225–230.

Material suplementar

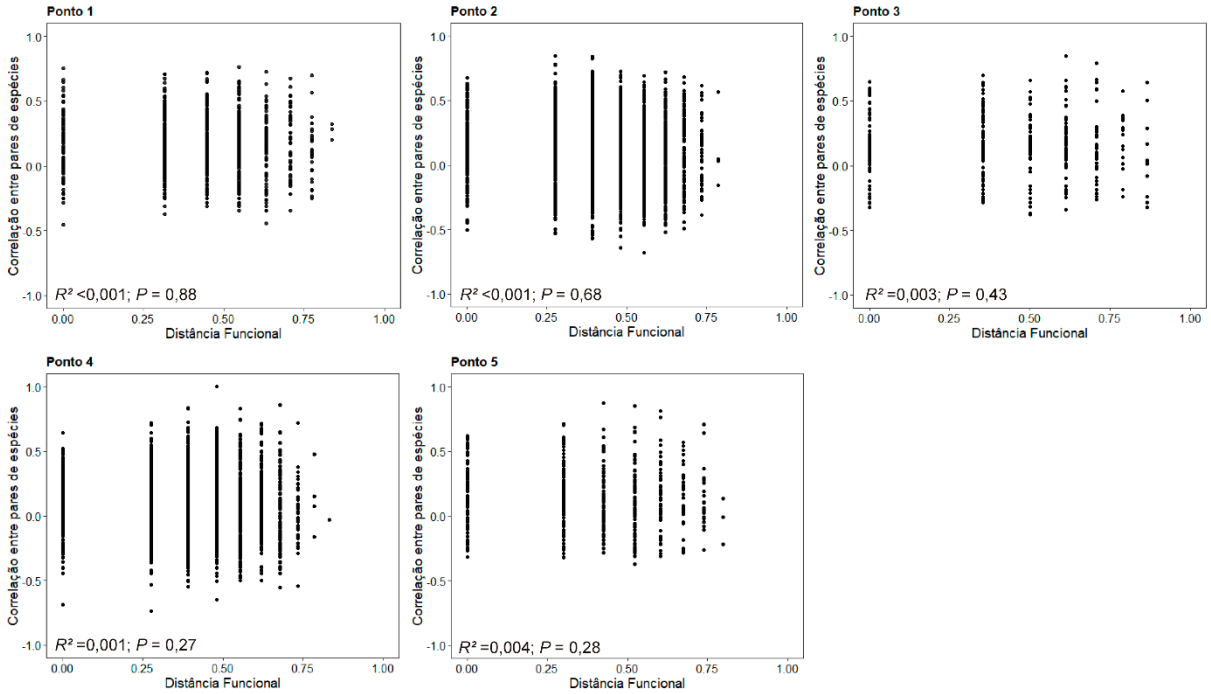

Figura S1: Relação entre distância funcional e sincronia interespecífica nos diferentes pontos de coleta, utilizando as espécies que estavam presentes em pelo menos três amostras (meses).

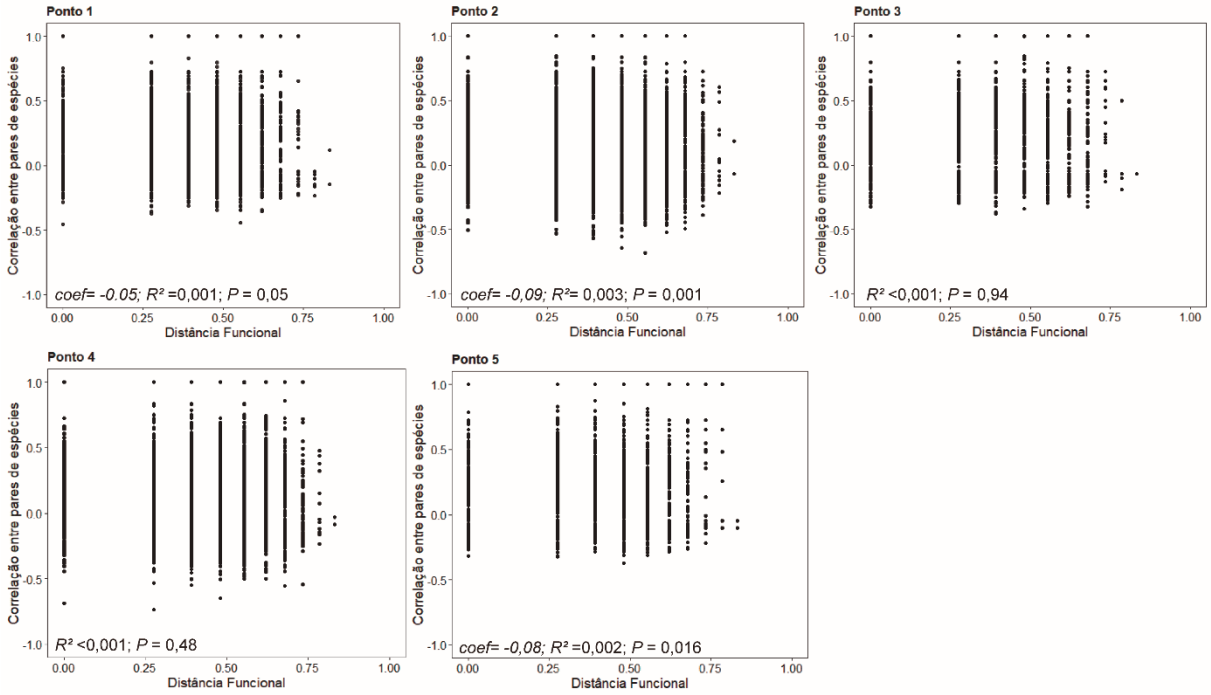

Figura S2: Relação entre distância funcional e sincronia interespecífica nos diferentes pontos de coleta, utilizando as espécies que estavam presentes em todos meses amostrados. Note que há várias covariações perfeitamente positivas (cor = 1) ao longo da distância funcional, isto é, devido ao efeito de pares de espécies raras que co-ocorreram em apenas uma amostra e não ocorreram em nenhum outro período.

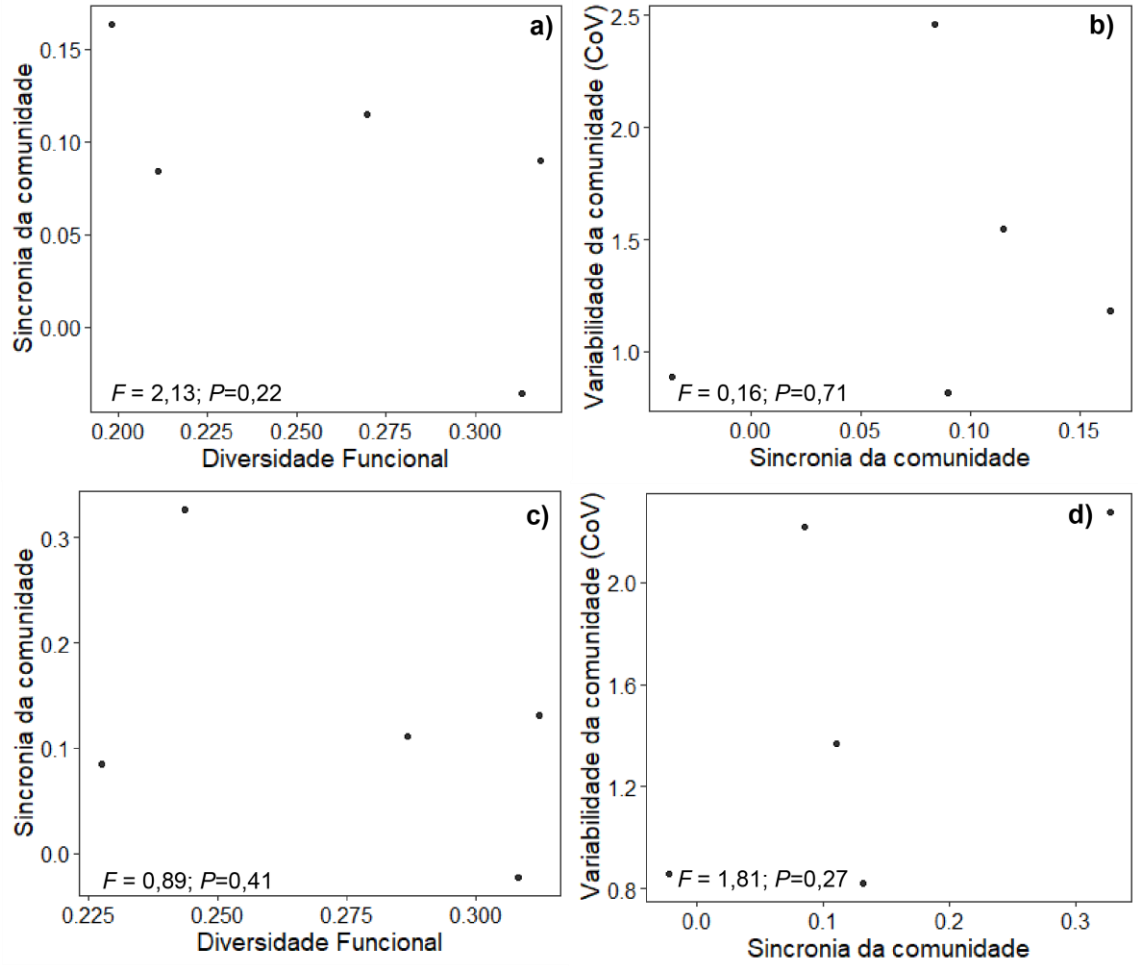

Figura S3: Relações entre **(a, c)** diversidade funcional e sincronia da comunidade e entre **(b, d)** sincrônica e variabilidade da comunidade. As relações das imagens **a** e **b** foram calculadas utilizando somente as espécies que estavam presentes em pelo menos 3 amostras (meses), por outro lado, as relações das figuras **c** e **d** foram calculadas utilizando as espécies que estiveram presentes em todas as amostras. A diversidade funcional e a variabilidade da comunidade não aumentaram muito com o número de espécies utilizados para o cálculo das respectivas métricas. Entretanto, a sincronia comunitária dobrou quando utilizamos todas as espécies presentes nas amostras, novamente, isto é, devido ao efeito das espécies raras no cálculo da sincronia comunitária.

Capítulo 2

O gradiente de especialização não prediz a sincronia espacial de táxons fitoplanctônicos

Resumo

A sincronia espacial ocorre quando populações locais exibem dinâmicas correlacionadas ao longo do tempo. Estudos recentes, tanto experimentais quanto observacionais, têm indicado que a magnitude da sincronia espacial, ao considerar diferentes táxons, está correlacionada com o nível de especialização. Em teoria, espécies especialistas exibiriam maiores níveis de sincronia do que espécies generalistas porque seriam mais sensíveis às variações ambientais. Além disso, de acordo com estudos de simulação, espécies com elevadas taxas de crescimento deveriam apresentar dinâmicas mais sincronizadas. Nesse estudo, testamos essas hipóteses utilizando conjuntos de dados (populações fitoplanctônicas e variáveis ambientais) obtidos no reservatório de Cana Brava (Estado de Goiás, Brasil). Utilizamos um modelo de regressão múltipla para testar se o nível médio de sincronia populacional foi correlacionado com variáveis indicadoras de especialização ambiental e taxa de crescimento populacional. Os valores médios de sincronia espacial foram baixos, indicando o predomínio de fatores locais no controle das dinâmicas populacionais. Não encontramos relações significativas entre sincronia e nossas variáveis explanatórias. Para avaliar a generalidade de variáveis que predizem a sincronia espacial, sugerimos que futuros estudos deveriam se concentrar num conjunto básico de variáveis explanatórias.

Palavras-chaves: efeito Moran, água-doce, especialistas, sincronia populacional, algas planctônicas.

Abstract

Spatial synchrony occurs when local populations exhibit correlated dynamics over time. Recent studies, both experimental and observational, have indicated that the magnitude of spatial synchrony, when considering different taxa, is correlated with the level of specialization. In theory, specialist species would exhibit higher levels of synchrony than generalist species because they would be more sensitive to environmental variations. In addition, according to simulation studies, species with high growth rates should have more synchronized dynamics. In this study, we tested these hypotheses using datasets (phytoplankton populations and environmental variables) obtained in the Cana Brava Reservoir (State of Goiás, Brazil). We used a multiple regression model to test whether the average level of spatial synchrony was correlated with variables that indicate environmental specialization and population growth rate. The average values of population synchrony were low, indicating the predominance of local factors in controlling population dynamics. We found no significant relationship between synchrony and our explanatory variables. To assess the generality of correlates of spatial synchrony, we suggest that future studies should focus on a basic set of explanatory variables.

Keywords: Moran effect, freshwater, specialist, population synchrony, plankton algae

Introdução

As populações locais de uma espécie podem apresentar dinâmicas temporais correlacionadas. Esse padrão é conhecido como sincronia espacial e tem sido detectado para diferentes escalas, táxons e ecossistemas (Paradis *et al.* 2000; Burrows *et al.* 2002; Xu *et al.* 2012; Chevalier *et al.* 2014; Liebhold *et al.* 2004; Lodi *et al.* 2014, 2018; Defriez *et al.* 2016; Defriez & Reuman 2017a; Zanon *et al.* 2019, 2018; Marquez *et al.* 2019). O estudo da sincronia espacial pode auxiliar a desvendar os mecanismos que controlam as dinâmicas das populações, indicar os riscos de extinção e subsidiar a otimização de programas de monitoramento populacional (Heino *et al.* 1997; Liebhold *et al.* 2004; Stenseth *et al.* 2004; Rhodes & Jonzén 2011; Walter *et al.* 2017).

Três mecanismos podem causar a sincronia espacial, dentre os quais, podemos citar a dispersão, o efeito Moran (quando algum fator independente da densidade causa a dinâmica de diversas populações locais; e.g., clima) e interações tróficas (Moran 1953; Ranta *et al.* 1997; Liebhold *et al.* 2004). Em geral, o efeito Moran tende a ser o principal mecanismo causador de sincronia espacial (Liebhold *et al.* 2004; Lodi *et al.* 2014; Tedesco *et al.* 2014; Defriez & Reuman 2017b; Lopes *et al.* 2018)**.** A ação do efeito Moran pode depender, entretanto, das características das espécies. Por exemplo, Paradis *et al.* (1999), encontraram que diferentes atributos ligados a história de vida em pássaros podem afetar a sincronia espacial. Chevalier *et al.* (2014) utilizando atributos funcionais de peixes de riachos, encontraram que algumas características de história de vida influenciaram significativamente os níveis de sincronia espacial. Tedesco & Hugueny (2006) encontraram que espécies com determinados atributos funcionais (e.g. alta fecundidade, pequeno tamanho do ovo) tinham dinâmicas mais sincronizadas do que espécies com atributos opostos (ver Marquez *et al*. 2019 para um estudo recente relacionando níveis de sincronia população e atributos das espécies). Portanto, estas

evidências indicam que outros fatores podem explicar o grau de sincronia espacial de uma espécie.

Espécies especialistas tendem a ser mais sensíveis às variações ambientais do que as espécies generalistas (Pandit *et al.* 2009). Assim, as espécies especialistas deveriam exibir maiores níveis de sincronia espacial causados pela variação ambiental coerente entre os locais (i.e., sincronia ambiental ou efeito Moran). Entretanto, poucos estudos testaram essa hipótese até o momento (Pandit *et al*. 2013; 2016; Zanon *et al*. 2019). Além disso, estudos têm conjecturado que espécies de crescimento rápido e com gerações curtas podem responder mais prontamente à estocasticidade ambiental do que espécies com histórias de vida mais lentas (Hanski & Woiwod, 1993; Sæther *et al.* 2013; Chevalier *et al.* 2014; Marquez *et al.* 2019).

Nosso estudo foi realizado em um único reservatório e com táxons fitoplanctônicos. Assim, tendo em vista a reduzida extensão ambiental (aumentando as chances de processos independentes da densidade atuarem simultaneamente em todos os locais de amostragem) e a elevada sensibilidade do fitoplâncton às variações ambientais (Litchman & Klausmeier 2008; Xu *et al*. 2012) esperamos, em geral, elevados níveis médios de sincronia. Especificamente, testamos se os níveis de sincronia espacial estão correlacionados com especialização ambiental e taxa de crescimento populacional. Esperamos que táxons especialistas e com maiores taxas intrínsecas de crescimento apresentem maiores níveis médios de sincronia espacial.

Métodos

Área de estudo e coleta de dados

Este estudo foi realizado na área de influência do reservatório Cana Brava (Figura 1), localizado no rio Tocantins, entre os municípios de Minaçu e Cavalcante, no Estado de Goiás, Brasil. A construção do reservatório de Cana Brava foi finalizada em 2002 e

inundou uma área de aproximadamente 139 km^2 (ENGIE 2018). Amostras de água foram coletadas em 5 locais (Fig. 1). As amostragens ocorreram entre outubro de 2003 e março de 2015. Nos anos de 2003, 2004, 2007 e 2015 as amostragens foram anuais. Nos demais anos, as amostragens foram semestrais, totalizando 110 amostras ao longo de 22 meses. As seguintes variáveis ambientais foram monitoradas em todos locais de coleta: pH, condutividade elétrica, oxigênio dissolvido, turbidez e temperatura da água (utilizando uma sonda YSI 550A). As variáveis alcalinidade, ferro total, cloreto, sulfato, sulfeto, fosforo total, orto-fosfato, nitrato e nitrogênio amoniacal foram mensuradas em laboratório (ver Tabela S1 para descrição dos métodos utilizados).

As amostragens da comunidade fitoplanctônica foram realizadas na subsuperfície com frascos de vidro e foram fixadas com solução de Lugol acético. Todo material foi armazenado no escuro até o momento da identificação e contagem dos organismos (Bicudo & Bicudo 1970). O estudo taxonômico e quantitativo da comunidade fitoplanctônica foi realizada através de um microscópio invertido (Carl Zeiss – modelo Axiovert 135), com aumento de 400 vezes. A densidade fitoplanctônica ($ind.mL^{-1}$), considerando células, colônias e filamentos, foi estimada seguindo os protocolos descritos em APHA (1985) e os métodos de Utermöhl (1958), com sedimentação previa de 10 mililitros da amostra.

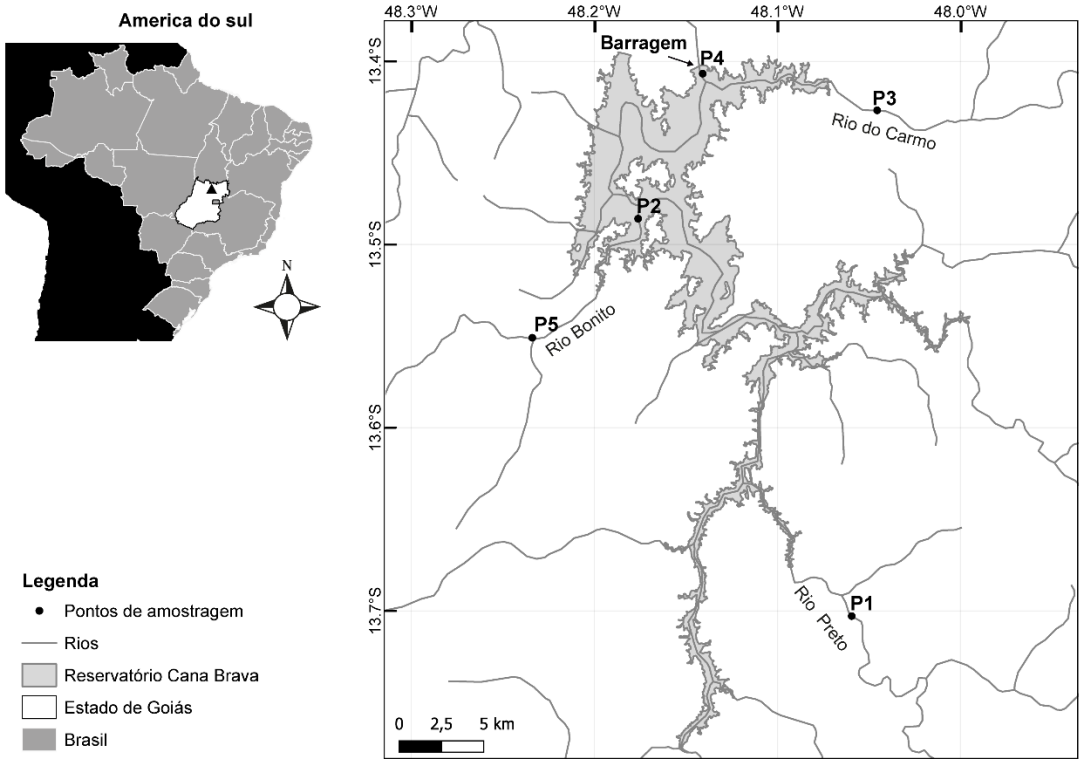

Figura 1. Localização dos pontos de amostragem (P1-P5) no reservatório da Usina Hidrelétrica Cana Brava.

Nós revisamos a classificação taxonômica seguindo Guiry & Guiry (2019). Os táxons que não foram identificados até o nível de gêneros foram removidos das análises. Considerando que a presença de espécies raras pode aumentar o número de correlações positivas e causar estimativas incorretas de sincronia espacial, nós utilizamos em nossas análises apenas os táxons que tiveram pelo menos cinco ou mais ocorrências temporais em pelo menos um dos locais. O mesmo critério foi utilizado para seleção dos gêneros.

Análises de dados

Primeiramente, calculamos a sincronia espacial média para cada espécie. Para tanto, estimamos uma matriz de correlação de Spearman [$\mathbf{R}_{(5,5)}$] para cada espécie. Elevados valores nessa matriz indicam elevado valores de sincronia entre pares de localidades. A sincronia espacial média da espécie foi então obtida calculando a média da matriz $\mathbf{R}_{(5,5)}$, excluindo os elementos da diagonal principal dessa matriz. Nós utilizamos, para esse fim, a função *meancorr()* do pacote "*synchrony*" (Gouhier &

Guichard 2014). Essa função também testa se a sincronia média é significativamente diferente de zero pelo método de Monte Carlo.

Para cada táxon e localidade, nós calculamos a taxa intrínseca de crescimento populacional máxima (r_{max}) seguindo métodos descritos em Hanski & Woiwod (1993). Para obter um valor por táxon, nós calculamos a média de r_{max} considerando os resultados dos diferentes locais (Hanski & Woiwod, 1993). Nós realizamos a análise de "*outlying mean index*" (OMI) para obter a posição de nicho (NP) e a amplitude de nicho (NB) de cada táxon (Dolédec *et al.* 2000). A OMI foi realizada utilizando as matrizes de densidades [log(densidade+1)] e de variáveis ambientais por amostra (com exceção do pH, todos os dados ambientais foram previamente log-transformados). Baixos valores de NP indicam que as espécies ocupam condições ambientais médias; por outro lado, elevados valores de NP indicam que as espécies ocupam condições ambientais menos comuns no local de estudo. Táxons com baixos valores de NB ocorrem em uma limitada gama de condições ambientais e, portanto, são mais especialistas; por outro lado, valores elevados de NB indicam que as espécies ocorrem em condições ambientais diversas e, portanto, são mais generalistas. A análise de OMI foi realizada com a função *niche()* do pacote "*ade4*" (Bougeard & Dray 2018).

Os níveis de persistência temporal (de táxons transientes até persistentes) podem influenciar as estimativas de sincronia espacial. Assim, nós também utilizamos a frequência média (FR) de cada táxon (número de meses) como uma variável explanatória. Por fim, utilizamos uma análise de regressão múltipla para modelar a relação entre a sincronia espacial média e as nossas variáveis explanatórias (r_{max}, NP, NB e FR) com a função *lm()*. Verificamos os pressupostos de homogeneidade de variâncias e normalidade visualmente e utilizando o teste de Shapiro-Wilks (*shapiro.test()*). Além disto, verificamos visualmente se havia algum padrão filogenético nos resíduos em relação as

classes taxonômicas (ver material suplementar, Figura S2). As análises foram repetidas para gêneros. Realizamos todas análises no programa R (R Core Team, 2018).

Resultados

De 283 espécies encontradas no reservatório de Cana Brava ao longo do período estudado, utilizamos 66 em nossas análises. Estas foram distribuídas em 47 gêneros e 11 classes taxonômicas. As principais classes taxonômicas foram Chlorophyceae (18 gêneros), Bacillariophyceae (15 gêneros) e Cyanophyceae (14 gêneros). Representantes das classes Trebouxiophyceae, Cryptophyceae, Zygnematophyceae, Chlamydophyceae, Chrysophyceae, Dinophyceae, Mediophyceae e Synurophyceae ocorreram em menor número (< 5 espécies). Os táxons mais frequentes (temporalmente) foram *D. stelligera* (Cleve & Grunow) Houk & Klee, *N. palea* (Kützing) W.Smith, *C. marssonii* Skuja, *P. limnetica* (Lemmermann) Komárková-Legnerová & Cronberg e *Cryptomonas* sp. (Figura S1).

Independentemente da resolução taxonômica (espécies ou gêneros), os atributos dos táxons quantificados no nosso estudo (sincronia média, r_{max}, NP, NB e FR) apresentaram grande variação (Figura 2, Figura 3, Tabela S2 e Tabela S3). Por exemplo, os valores médios de sincronia espacial para as espécies variaram entre -0,09 (para *E. fottii* (Hindák) Komárek) até 0,66 (para *L. flexa* Hindák; Figura 2). Para gêneros, os valores médios de sincronia espacial variaram entre -0,12 (*Scenedesmus* Meyen) e 0,38 (*Synecocystis* C. Sauvageau; Figura 3). No entanto, a despeito da grande variabilidade das variáveis respostas (sincronia média de espécies e gêneros) e explanatórias (r_{max}, NP, NB e FR), não encontramos relações significativas (Tabela 1).

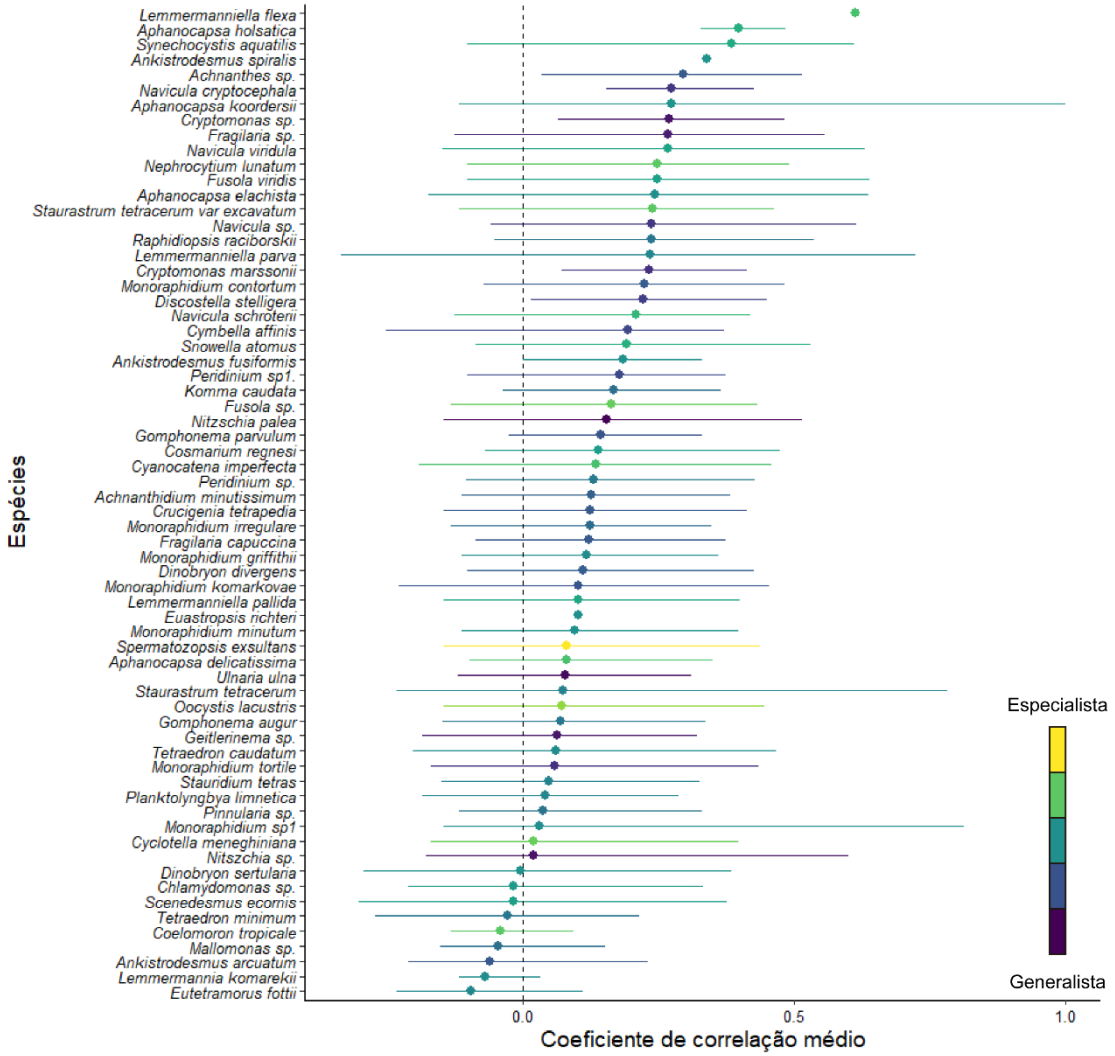

Figura 2. Sincronia espacial média e intervalo de confiança (95%) para 66 espécies de fitoplâncton no reservatório de Cana Brava. Não foi possível calcular o intervalo de confiança para as espécies *L. flexa*, *A. spiralis* (W.B.Turner) Lemmermann e *E. richteri* (Schmidle) Lagerheim porque as espécies só ocorreram em apenas dois pontos de amostragem.

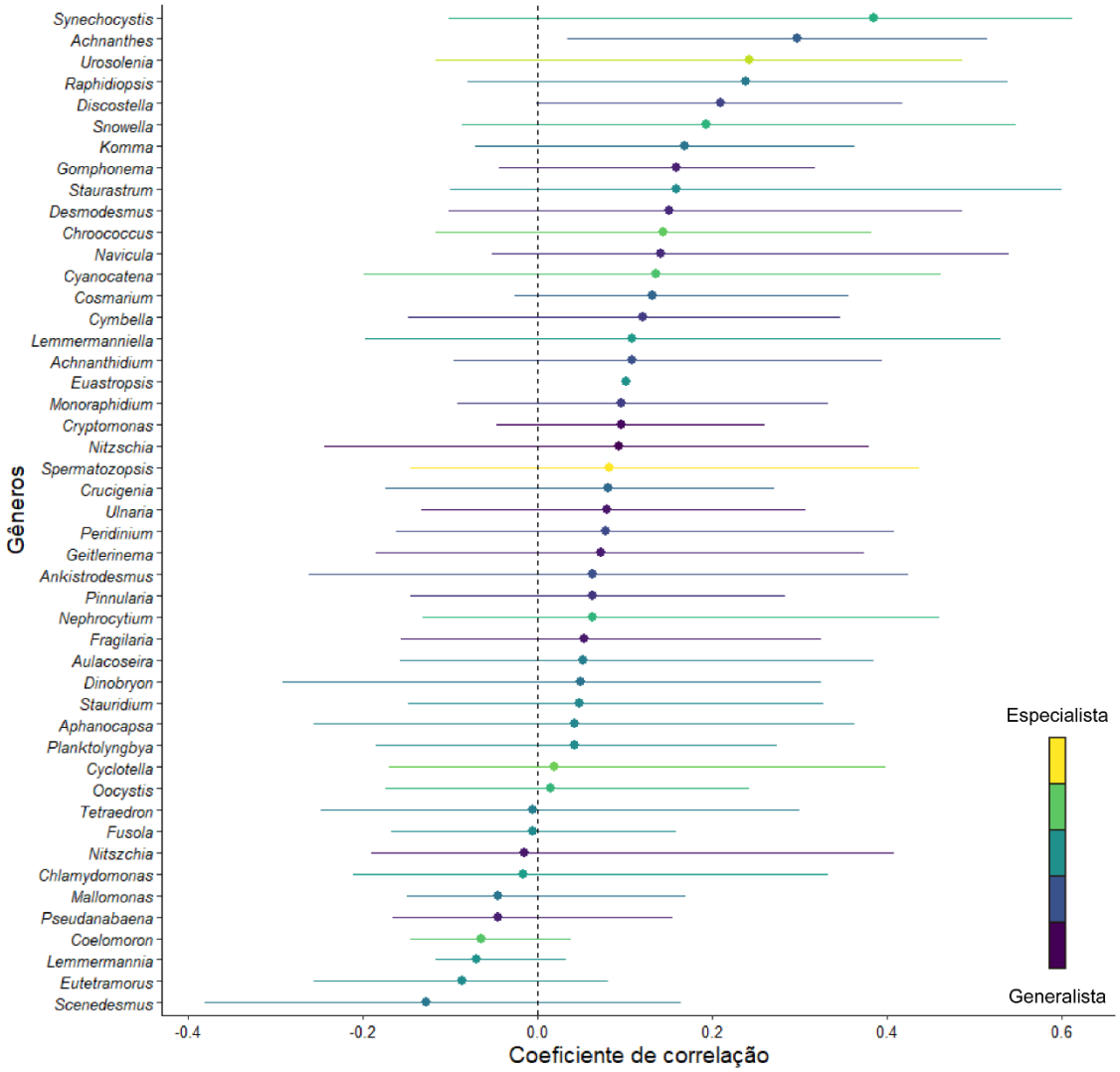

Figura 3. Sincronia espacial média e intervalo de confiança para 47 gêneros de fitoplâncton no reservatório Cana Brava. Não foi possível calcular o intervalo de confiança para o gênero *Euastropsis* Lagerheim porque o gênero só ocorreu em apenas dois pontos de amostragem.

Tabela 1. Coeficientes parciais de regressão convencionais. A variável resposta foi a sincronia espacial média (para dois conjuntos de dados: espécies e gêneros). r_{max}: taxa máxima de crescimento populacional; NP: posição do nicho; NB: amplitude do nicho; FR: frequência temporal média.

Conjuntos	**Variáveis**	**Coeficientes**	**Erro Padrão**	***t***	***P***
Espécies	Intercepto	0.153	0.081	1.900	0.0622
	NP	0.000	0.028	-0.002	0.9987
	NB	0.000	0.024	-0.013	0.9894
	r_{max}	-0.014	0.013	-1.060	0.2935
	FR	0.002	0.009	0.178	0.8593
Gêneros	Intercepto	0.008	0.071	0.114	0.9100
	NP	0.019	0.024	0.770	0.4460
	NB	0.025	0.023	1.095	0.2800
	r_{max}	0.004	0.012	0.327	0.7450
	FR	0.003	0.006	0.546	0.5880

Discussão

Em geral, nossa primeira hipótese foi apoiada se considerarmos o predomínio de valores médios positivos de sincronia espacial. A pequena extensão espacial do estudo, aumentando a possibilidade de fatores independentes da densidade atuarem simultaneamente nos diferentes locais de coleta (e.g., variações hidrológicas, oscilações de temperatura e concentrações de nutrientes), é uma possível explicação para esse resultado (ver abaixo). Além disso, não podemos descartar a hipótese que os níveis de sincronia estimados foram relacionados com a conectividade hidrológica entre os locais de coleta (Anderson *et al.* 2018). Infelizmente, considerando o baixo número de locais de coleta não podemos testar essas hipóteses explicitamente. Por outro lado, poucas espécies (ou gêneros) apresentaram níveis médios de sincronia espacial significativos. Esses resultados coadunam com aqueles obtidos em outros reservatórios (Lansac-Tôha *et al.* 2008; Vieira *et al.* 2019; Zanon *et al*. 2019) e sugerem que as dinâmicas locais das características ambientais são mais importantes para controlar as dinâmicas das populações do que processos que ocorrem em escala regional. Em termos práticos, esses resultados indicam que não podemos prever a dinâmica populacional num local com base

nos resultados obtidos num outro local (Zanon *et al*. 2018). Assim, recomendamos a manutenção da rede de monitoramento no reservatório de Cana Brava (ou mesmo sua ampliação, tanto em número de pontos quanto em coletas por ano). Finalmente, maiores níveis médios de sincronia foram observados para espécies, quando comparados com aqueles estimados para gêneros e, portanto, nossos resultados contradizem aqueles obtidos em estudos prévios (se considerarmos as densidades de gêneros como "variáveis agregadas"; Vogt *et al.* 2011).

Em um estudo experimental, Pandit *et al*. (2013) demonstraram que, com o aumento das flutuações na salinidade, as dinâmicas populacionais de gêneros zooplanctônicos especialistas (*Ceriodaphnia*) foram mais sincronizadas do que aquelas de gêneros generalistas (*Potamocypris*). Em um estudo de campo em piscinas naturais da Jamaica, Pandit *et al*. (2016) encontraram relações positivas entre sincronia ambiental e sincronia espacial apenas para invertebrados especialistas. Zanon *et al.* (2019) encontraram uma relação significativamente positiva entre sincronia espacial média e posição do nicho (NP) para gêneros de fitoplâncton no reservatório de Peixe Angical (Estado do Tocantins). Assim, a despeito da coerência da expectativa teórica (relação positiva entre sincronia e especialização) e das evidências disponíveis até o momento (ver estudos citados acima), nossos resultados não apoiam essa expectativa. Nós não encontramos uma relação significativa entre sincronia e a taxa intrínseca de crescimento populacional máxima. Portanto, a hipótese de que espécies com taxas elevadas de crescimento são mais sensíveis aos fatores sincronizadores (Hanski & Woiwod 1993; Liebhold *et al.* 2004; Sæther *et al.* 2013) também não foi corroborada em nosso estudo. Como táxons fitoplanctônicos apresentam elevada capacidade de dispersão (Finlay 2002; Beisner *et al.* 2006; Kruk *et al.* 2010), é provável que os valores de sincronia que nós estimamos estão relacionados com a dispersão passiva e esse mecanismo atuaria

independentemente dos níveis de especialização e taxas de crescimento populacional. Além disso, táxons fitoplanctônicos apresentam curto tempo de geração e respondem rapidamente às flutuações ambientais (Cottingham & Carpenter 1998; Reynolds 2002; Litchman & Klausmeier 2008). Assim, não descartamos a possibilidade de que a resolução temporal do nosso conjunto de dados não é suficiente para detectar essas respostas.

Em conjunto, nossos resultados sugerem que fatores locais preponderaram no controle das populações fitoplanctônicas no reservatório de Cana Brava e que nenhum fator regional foi suficientemente forte para sincronizar as populações de diferentes táxons. Além disso, nossos resultados não apoiam a hipótese que táxons especialistas e com maiores taxas de crescimento populacional apresentam dinâmicas mais sincronizadas ou são mais sensíveis aos mecanismos sincronizadores. A escassez de estudos sobre sincronia espacial que testam um conjunto similar de variáveis explanatórias não permite generalizações. Assim, ao invés de sugerir que os determinantes da sincronia espacial são contexto-dependentes, acreditamos que, na busca dessas generalizações, futuros estudos deveriam se concentrar num conjunto básico de variáveis explanatórias.

Referências

American Public Health Association (APHA). (1985). *Standard methods for the examination of water and wastewater*. 19th edn. American Public Health Association Publications, Washington DC.

Anderson, T.L., Walter, J.A., Levine, T.D., Hendricks, S.P., Johnston, K.L., White, D.S., *et al.* (2018). Using geography to infer the importance of dispersal for the synchrony of freshwater plankton. *Oikos*, 127, 403–414.

Beisner, B.E., Peres-Neto, P.R., Lindström, E.S., Barnett, A. & Longhi, M.L. (2006). The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Oikos*, 87, 2985–2991.

Bicudo, C.E.M. & Bicudo, R.M.T. (1970). *Algas de águas continentais brasileiras: chave ilustrada para identificação de gêneros.*

Bougeard, S. & Dray, S. (2018). Supervised multiblock analysis in R with the ade4 package. *J. Stat. Softw.*, 86, 1–17

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.

Chevalier, M., Laffaille, P. & Grenouillet, G. (2014). Spatial synchrony in stream fish populations: influence of species traits. *Ecography*, 37, 960–968.

Cottingham, K.L. & Carpenter, S.R. (1998). Population, community, and ecosystem variates as ecological indicators: Phytoplankton responses to whole-lake enrichment. *Ecol. Appl.*, 8, 508–530.

Defriez, E.J. & Reuman, D.C. (2017a). A global geography of synchrony for marine phytoplankton. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 26, 867–877.

Defriez, E.J. & Reuman, D.C. (2017b). A global geography of synchrony for terrestrial vegetation. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 26, 878–888.

Defriez, E.J., Sheppard, L.W., Reid, P.C. & Reuman, D.C. (2016). Climate change-related regime shifts have altered spatial synchrony of plankton dynamics in the North Sea. *Glob. Chang. Biol.*, 22, 2069–2080.

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

ENGIE. (2018). *Usina hidrelétrica Cana Brava - Relatório anual de situação dos programas ambientais*.

Finlay, B.J. (2002). Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296, 1061–1063.

Gouhier, T.C. & Guichard, F. (2014). Synchrony: quantifying variability in space and time. *Methods Ecol. Evol.*, 5, 524–533.

Guiry, M.D. & Guiry, G.M. (2019). *AlgaeBase. World-wide electronic publication*. *Natl. Univ. Irel.* Available at: http://www.algaebase.org. Last accessed .

Hanski, I. & Woiwod, I.P. (1993). Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations. *J. Anim. Ecol.*, 62, 656.

Heino, M., Kaitala, V., Ranta, E. & Lindstrom, J. (1997). Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 264, 481–486.

Kruk, C., Huszar, V.L.M., Peeters, E.T.H.M.H.M., Bonilla, S., Costa, L., Lürling, M., *et al.* (2010). A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshw. Biol.*, 55, 614–627.

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.

Liebhold, A., Koenig, W.D. & Bjørnstad, O.N. (2004). Spatial synchrony in population

dynamics. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35, 467–490.

Litchman, E. & Klausmeier, C.A. (2008). Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 39, 615–639.

Lodi, S., Machado-Velho, L.F., Carvalho, P. & Bini, L.M. (2018). Effects of connectivity and watercourse distance on temporal coherence patterns in a tropical reservoir. *Environ. Monit. Assess.*, 190, 566.

Lodi, S., Velho, L.F.M., Carvalho, P. & Bini, L.M. (2014). Patterns of zooplankton population synchrony in a tropical reservoir. *J. Plankton Res.*, 36, 966–977.

Lopes, V.G., Castelo Branco, C.W., Kozlowsky-Suzuki, B., Sousa-Filho, I.F., e Souza, L.C. & Bini, L.M. (2018). Environmental distances are more important than geographic distances when predicting spatial synchrony of zooplankton populations in a tropical reservoir. *Freshw. Biol.*, 63, 1592–1601.

Marquez, J.F., Lee, A.M., Aanes, S., Engen, S., Herfindal, I., Salthaug, A., *et al.* (2019). Spatial scaling of population synchrony in marine fish depends on their life history. *Ecol. Lett.*, 22, 1787–1796.

Moran, P.A.P. (1953). The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. *Aust. J. Zool.*, 1, 291–298.

Pandit, S.N., Cottenie, K., Enders, E.C. & Kolasa, J. (2016). The role of local and regional processes on population synchrony along the gradients of habitat specialization. *Ecosphere*, 7, 1–11.

Pandit, S.N., Kolasa, J. & Cottenie, K. (2009). Contrasts between habitat generalists and specialists: An empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology*, 90, 2253–2262.

Pandit, S.N., Kolasa, J. & Cottenie, K. (2013). Population synchrony decreases with richness and increases with environmental fluctuations in an experimental

metacommunity. *Oecologia*, 171, 237–247.

Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J. & Gregory, R.D. (1999). Dispersal and spatial scale affect synchrony in spatial population dynamics. *Ecol. Lett.*, 2, 114–120.

Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J. & Gregory, R.D. (2000). Spatial synchrony in populations of birds: Effects of habitat, population trend, and spatial scale. *Ecology*, 81, 2112–2125.

R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing.

Ranta, E., Kaitala, V., Lindström, J., Helle, E. & Lindstrom, J. (1997). The moran effect and synchrony in population dynamics. *Oikos*, 78, 136–142.

Reynolds, C.S. (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J. Plankton Res.*, 24, 417–428.

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.

Sæther, B.E., Coulson, T., Grøtan, V., Engen, S., Altwegg, R., Armitage, K.B., *et al.* (2013). How life history influences population dynamics in fluctuating environments. *Am. Nat.*, 182, 743–759.

Stenseth, N.C., Ehrich, D., Rueness, E.K., Lingjærde, O.C., Chan, K.S., Boutin, S., *et al.* (2004). The effect of climatic forcing on population synchrony and genetic structuring of the Canadian lynx. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 101, 6056–6061.

Tedesco, P. & Hugueny, B. (2006). Life history strategies affect climate based spatial synchrony in population dynamics of West African freshwater fishes. *Oikos*, 115, 117–127.

Utermöhl, H. (1958). *Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodic.*

Vieira, M.C., Roitman, I., Barbosa, H.O., Velho, L.F.M. & Vieira, L.C.G. (2019). Spatial

synchrony of zooplankton during the impoundment of amazonic reservoir. *Ecol. Indic.*, 98, 649–656.

Vogt, R.J., Rusak, J.A., Patoine, A. & Leavitt, P.R. (2011). Differential effects of energy and mass influx on the landscape synchrony of lake ecosystems. *Ecology*, 92, 1104–1114.

Walter, J.A., Sheppard, L.W., Anderson, T.L., Kastens, J.H., Bjørnstad, O.N., Liebhold, A.M., *et al.* (2017). The geography of spatial synchrony. *Ecol. Lett.*, 20, 801–814.

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

Zanon, J.E., de Carvalho, P., Rodrigues, L.C. & Bini, L.M. (2019). Potential mechanisms related to the spatial synchrony of phytoplankton is dependent on the type of data. *Hydrobiologia*, 841, 95–108.

Zanon, J.E., Rodrigues, L. & Bini, L.M. (2018). Hard to predict: Synchrony in epiphytic biomass in a floodplain is independent of spatial proximity, environmental distance, and environmental synchrony. *Ecol. Indic.*, 93, 379–386.

Material suplementar

Tabela S1. Métodos utilizados para as análises das variáveis limnológicas.

Variável	**Método ou Código do *Standard Methods***
Alcalinidade	Titulação
Ferro total	3500B
Nitrato	4500 - NO3- - E
Nitrito	4500 - NO2- - B
Nitrogênio amoniacal	4500 - NH3
Orto-fosfato	4500 - P - E
Sulfato	4500 - SO42- F

Tabela S2. Variáveis explanatórias utilizadas nesse estudo (dados para espécies). r_{max}: taxa máxima de crescimento populacional; NP: posição do nicho; NB: amplitude do nicho; FR: frequência temporal média. A espécie 26 apresenta "NA" em seu valor de r_{max} porque sua série temporal possui muitas ausências e poucas presenças seguidas de presenças, impossibilitando o cálculo do r_{max}.

Espécies	r_{max}	NP	NB	FR
s1	1.118578	1.18949676	0.627892665	3.2
s2	0.469616	1.287890772	1.868940764	6.6
s3	0	2.720653572	0.676339136	2
s4	0.366204	1.008004702	2.203893037	3.6
s5	1.442224	0.933757007	1.102980888	12.4
s6	1.791759	1.195393024	0.922125164	2.8
s7	-2.19722	0.605624793	2.06704057	3
s8	1.609438	1.562047831	2.09642104	3.6
s9	1.037838	1.165227363	2.49633108	5.2
s10	-0.80472	0.843746534	1.153433585	3.6
s11	0.398754	2.392450588	2.241792576	3
s12	-0.45815	0.857795463	2.375249157	4
s13	0.745827	2.12911129	2.745463166	3.2
s14	0.745827	0.528767571	0.772051982	3.2
s15	0.34095	0.350345607	2.32392978	9.4
s16	0.626257	1.540101733	2.094583903	3.2
s17	2.079442	0.435630826	0.928769117	3.6
s18	1.410689	1.890294868	0.406728014	3.4
s19	0.881794	1.921795655	0.127858961	3.4
s20	0.587787	2.007266214	3.011306409	2.6
s21	1.903331	1.196498268	0.604894379	4
s22	1.070033	1.860667137	0.098931558	3
s23	1.658911	1.785352607	0.320625075	7.8
s24	0.549306	2.704930692	0.094930039	2.8
s25	2.106064	2.089100073	0.188109324	2.6
s26	NA	1.192273329	1.164345626	2.4
s27	2.093043	1.220306534	0.911639018	6.4
s28	1.398709	1.845730947	0.316259777	6.2
s29	3.35188	1.403834103	0.633822366	4.2
s30	2.69898	1.159243229	0.412360037	7.4
s31	0.356675	1.915994971	1.02414222	2.4
s32	1.319529	1.872435251	0.40404545	3.2
s33	0.231049	0.790318602	0.826402526	3.8
s34	-0.07708	2.648348193	0.065649886	2
s35	-1.09861	2.925963262	0.13399318	2.2
s36	0.963457	2.071301308	0.76925451	4.4
s37	-3.9982	3.419071383	0.826068758	1.8
s38	1.179077	1.723327679	0.362987483	7
s39	2.685319	1.832721151	0.134394618	5.2
s40	1.76318	1.551294687	0.606617508	4.4
s41	-0.18865	1.852314414	0.131255235	2
s42	2.705823	1.248285131	0.257481666	7
s43	0.935901	1.931766049	0.304152821	4.4
s44	0.693147	1.463861788	0.382860825	2.8
s45	1.320271	1.462578765	0.740749859	5.4
s46	1.472239	0.798673965	1.20142614	9
s47	1.645506	0.52458476	0.61116762	8.6
s48	3.603356	2.536501497	0.131582123	5
s49	3.272675	1.852607936	0.133149405	4
s50	0.395974	2.269252805	0.396454633	3.6
s51	1.497866	1.951072553	0.339325674	2.4
s52	0.510826	2.634774597	0.361457459	2

s53	2.239575	2.528165059	0.172384475	6.6
s54	1.656059	1.552025228	1.404695474	4
s55	-1.1096	0.546876754	1.365771288	4
s56	-0.92954	2.528466962	0.05170841	1.4
s57	3.370964	2.181915616	0.249379384	7.8
s58	2.773564	1.765864669	0.278721317	6.6
s59	3.239584	1.76202088	0.723950843	9
s60	4.453292	2.301660593	0.18661245	6.2
s61	-1.85019	2.210664004	1.337146831	2.8
s62	-0.16705	1.596869051	0.565743439	3
s63	1.798633	1.024870861	0.413687678	8.2
s64	2.064603	2.053629699	0.292665116	4
s65	2.475668	1.71219502	0.245455208	5.4
s66	-0.39423	2.642383319	1.408660439	2.4

Tabela S3. Variáveis explanatórias utilizadas nesse estudo (dados para gêneros). r_{max}: taxa máxima de crescimento populacional; NP: posição do nicho; NB: amplitude do nicho; FR: frequência temporal média.

Gêneros	r_{max}	**NP**	**NB**	**FR**
g1	1.118578	1.189497	0.627893	3.2
g2	1.107562	1.024655	1.86639	7.4
g3	0.828302	1.018373	0.529738	6.6
g4	2.429976	1.696804	0.306569	8.6
g5	0	1.589794	2.601474	3.4
g6	0.587787	2.007266	3.011306	2.6
g7	0.972955	2.648955	0.165281	3
g8	0.510826	2.571762	0.283539	2.2
g9	0.786366	1.259068	0.323755	7.2
g10	1.903331	1.319891	0.547543	4.8
g11	2.375178	0.340121	1.111274	14.8
g12	2.239575	2.528165	0.172384	6.6
g13	0	2.720654	0.676339	2
g14	0.690529	0.811613	2.105186	6
g15	0.626381	0.616499	0.761081	3.4
g16	2.791748	1.4497	0.371187	9.4
g17	1.442224	0.878681	1.195042	12.6
g18	1.070033	1.860667	0.098932	3
g19	1.658911	1.779258	0.318334	7.8
g20	0.191788	0.460993	1.496699	5.6
g21	2.106064	1.765685	0.285698	5.4
g22	-1.1096	0.48208	1.357255	4.2
g23	0.70906	0.529292	2.234372	8.6
g24	1.320271	1.462579	0.74075	5.4
g25	-0.18865	1.852314	0.131255	2
g26	2.953653	1.949057	0.295187	8.6
g27	0.693147	1.463862	0.382861	2.8
g28	1.831927	0.828409	0.675495	14.2
g29	1.730044	0.636867	1.694963	10
g30	1.098612	2.318606	0.289432	2.8
g31	1.497866	0.442619	0.843241	3.8
g32	0.363058	0.247165	2.109409	11
g33	2.124248	2.350796	0.117488	4.2
g34	1.798633	0.942659	0.587518	10.2
g35	1.22351	0.736563	1.884245	4.6
g36	3.239584	1.762021	0.723951	9
g37	-1.09861	0.523122	2.330858	3.6
g38	1.656059	1.552025	1.404695	4
g39	1.681142	1.506058	0.873852	7.4
g40	4.453292	2.301692	0.186625	6.2
g41	-3.9982	3.419071	0.826069	1.8
g42	2.385872	1.780536	0.270413	7.4
g43	1.179077	1.723328	0.362987	7
g44	-1.85019	2.210664	1.337147	2.8
g45	2.950633	1.584892	0.715301	7
g46	2.079442	0.435631	0.928769	3.6
g47	4.039618	3.137261	1.88299	2

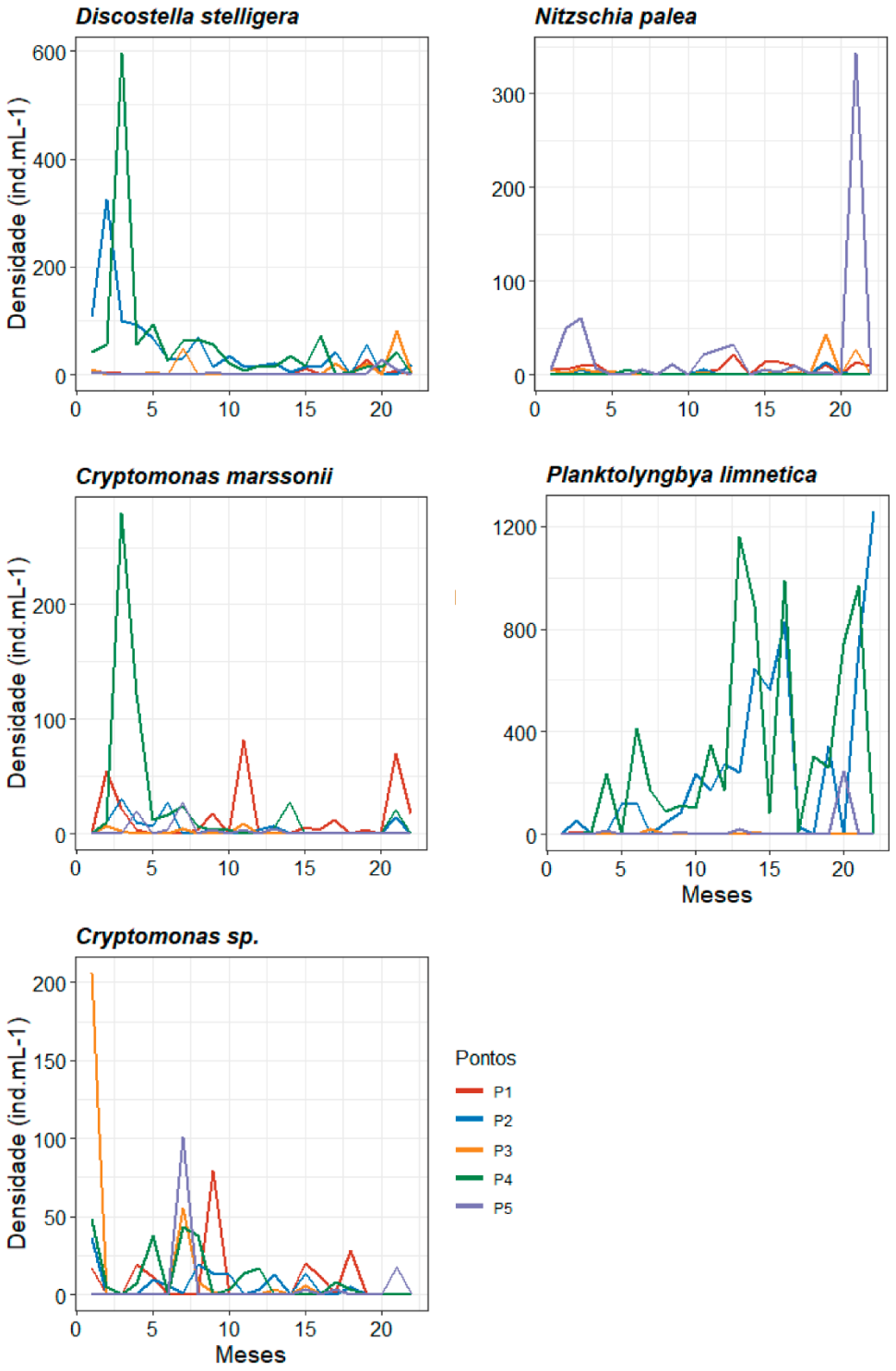

Figura S1. Variação temporal da densidade dos cinco táxons mais frequentes (ao longo do tempo) no reservatório de Cana Brava. Os pontos de coleta são diferenciados por linhas coloridas.

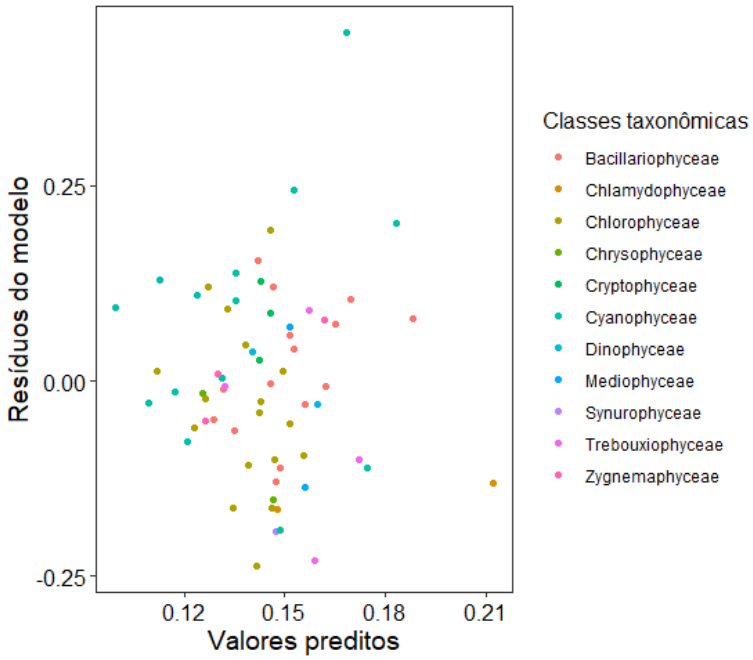

Figura S2. Relação entre resíduos do modelo e valores preditos, de acordo com classes taxonômicas do fitoplâncton.

Conclusões principais

Capítulo 1

Não encontramos relações significativas entre sincronia interespecífica e distância funcional, e entre as variáveis sincronia da comunidade, estabilidade e diversidade funcional. Isto sugere que as relações encontradas em outros estudos não são gerais. No entanto, o predomínio de sincronia interespecífica positiva em nosso estudo corrobora com a hipótese de que variações ambientais controlam as dinâmicas das espécies de maneira similar.

Capítulo 2

Nossos resultados de baixa sincronia espacial média, sugerem que os fatores locais predominam no controle das populações do fitoplâncton. Além disto, nossos resultados não apoiaram a hipótese de que táxons especialistas e com maiores taxas de crescimento apresentariam maior sincronia espacial média. A escassez de estudos sobre sincronia espacial que testam um conjunto similar de variáveis explanatórias não permite generalizações, sendo assim, sugerimos que futuros estudos deveriam se concentrar em um conjunto básico de variáveis explanatórias.