

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE  
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

RAMIRO DE CAMPOS

**Fatores determinantes sobre a estrutura da metacomunidade de  
ostrácodes associados às macrófitas aquáticas: uma análise  
desconstrutiva baseada nos traços biológicos**

Maringá  
2017

RAMIRO DE CAMPOS

**Fatores determinantes sobre a estrutura da metacomunidade de ostrácodes associados às macrófitas aquáticas: uma análise desconstrutiva baseada nos traços biológicos**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais  
Orientadora: Dr.<sup>a</sup> Janet Higuti

Maringá  
2017

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"  
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

C198f Campos, Ramiro de, 1992-  
Fatores determinantes sobre a estrutura da metacomunidade de ostrácodes associados às macrófitas aquáticas : uma análise desconstrutiva baseada nos traços biológicos / Ramiro de Campos. -- Maringá, 2017.  
28 f. : il. (algumas color.).  
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2017.  
Orientadora: Dr.<sup>a</sup> Janet Higuti.  
1. Ostracoda (Crustacea) - Comunidades, Ecologia de - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Ostracoda (Crustacea) - Metacomunidades - Estrutura - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Microcrustáceos - Meiofauna - Análise desconstrutiva - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -595.33178209816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

RAMIRO DE CAMPOS

**Fatores determinantes sobre a estrutura da metacomunidade de ostrácodes associados às macrófitas aquáticas: uma análise desconstrutiva baseada nos traços biológicos**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Dr.<sup>a</sup> Janet Higuti (Presidente)  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Ricardo Lourenço Pinto  
Universidade de Brasília (UnB)

Aprovado em: 29 de março de 2017

Local de defesa: Anfiteatro Nupélia, Bloco H-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico este trabalho à minha família e a todos  
que torcem por mim.

## AGRADECIMENTOS

Sobretudo a Deus, que com sua infinita bondade sempre me guiou pelos caminhos certos e colocou pessoas especiais em minha vida.

À minha orientadora Janet Higuti, pela oportunidade, orientação, atenção e paciência desde o primeiro instante.

Aos membros da banca examinadora, Dr. Ricardo L. Pinto (UnB) e Dr. Fábio A. Lansac-Tôha (UEM), por aceitarem o convite e contribuírem com o trabalho.

Ao Fernando Lansac-Tôha, pelo auxílio com as análises estatísticas.

À CAPES, pela bolsa concedida.

Ao programa de pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais e a todos os professores, pelos ensinamentos.

Ao Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá, por toda estrutura necessária para a realização do trabalho.

Ao MCT/CNPq 14/2010 (Universal-Processo:476130/2010-7) pelo financiamento do projeto, sob coordenação do professor Dr. Fábio A. Lansac-Tôha, do qual foram extraídos parte dos dados desta dissertação.

Ao Eliezer, Márian e Vitor, pela companhia no laboratório.

Ao professor Dr. Koen Martens, pela contribuição científica com nosso laboratório.

À minha mãe Iamara, pelo amor, incentivo, conselhos, por sempre torcer por mim e dizer que tudo dará certo. Obrigado pelos abraços aconchegantes que só mãe tem.

Às minhas irmãs, Celine, Kailana, Alena e Raffaella, por todo amor e carinho.

Ao Gledson, por me acompanhar desde o início do mestrado. Obrigado pelo amor, companheirismo, amizade e por tornar os meus dias mais felizes.

À minha avó Arlete, por toda a preocupação e orações.

À Paty, pela amizade (que quero levar para sempre), puxões de orelha e incentivo. Obrigado por ser parceira dos trabalhos do mestrado, principalmente pela paciência comigo, que deixo tudo para última hora.

Às companheiras de moradia, Paty, Cláudia, Daiane e Andréa, por toda paciência.

Ao meu padrasto e sua família, que também é minha família do coração.

Ao meu pai, vó Regina e tia Sandra, pelo carinho.

# **Fatores determinantes sobre a estrutura da metacomunidade de ostrácodes associados às macrófitas aquáticas: uma análise desconstrutiva baseada nos traços biológicos**

## **RESUMO**

Estudos sobre metacomunidades utilizando a abordagem de desconstrução baseada nos traços biológicos têm recebido grande atenção na última década, pois frequentemente descreve características da espécie que refletem a adaptações a um ambiente específico. No entanto, este foco não tem sido abordado para os ostrácodes, pequenos crustáceos altamente diversos e abundantes em ambientes aquáticos continentais. Investigou-se a influência dos fatores ambientais, espaciais e do tipo de substrato sobre a estrutura da metacomunidade de ostrácodes perifíticos, em lagoas de planícies de inundação tropical; e após a sua desconstrução de acordo com os traços biológicos (tamanho e locomoção). A análise de partição da variância foi utilizada para estimar a importância relativa de cada fator ecológico. Os ostrácodes, independentemente do tamanho do corpo, são bons dispersores em escala regional. Como esperado, os ostrácodes nadadores foram melhores dispersores em escala local do que os não nadadores, os quais foram influenciados, principalmente, pela arquitetura e complexidade das macrófitas aquáticas. Em conclusão, o mecanismo *species sorting* predominou sobre a estruturação da metacomunidade de ostrácodes, assim como para a maioria das categorias dos traços biológicos. A análise baseada na desconstrução contribuiu para o melhor entendimento de processos subjacentes a estrutura das metacomunidades, quando analisada a metacomunidade como um todo.

**Palavras-chave:** Microcrustáceos. Dispersão passiva. Vegetação aquática. Particionamento.

## **Determining factors on the structure of ostracods metacommunity associated to aquatic macrophytes: a deconstructive analysis based on biological traits**

### ***ABSTRACT***

Studies on metacommunities using the deconstruction approach based on biological traits have received a great attention in the last decade, as often describe characteristics of the species that reflect adaptations to a specific environment. However, this focus has not been addressed for the ostracods, small crustaceans highly diverse and abundant in continental aquatic environments. The objective was to investigate the influence of environmental, spatial and type of substrate factors on the metacommunity structure of periphytic ostracods in tropical floodplain lakes; and after its deconstruction according to the biological traits (size and locomotion). The analysis of variance partition was used to estimate the relative importance of each ecological factor. Ostracods, regardless of body size, are good dispersers in regional scale. As expected, swimmers ostracod were better dispersers in local scale than non-swimmers, which were influenced mainly by the architecture and complexity of aquatic macrophytes. In conclusion, the species sorting mechanism predominated on the structuring of the metacommunity of ostracods, as well as for most categories of biological traits. The analysis based on deconstruction contributed to a better understanding of processes underlying the metacommunity structure, when the metacommunity as a whole was analyzed.

***Keywords:*** Microcrustacean. Passive dispersal. Aquatic vegetation. Partitioning.



Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Aquatic Ecology*. Disponível em: <[http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10452?detailsPage=pltc\\_1060357](http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10452?detailsPage=pltc_1060357)>

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	9
<b>2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	11
2.1	ÁREA DE ESTUDO .....	11
2.2	AMOSTRAGEM DOS OSTRÁCODES E ANÁLISE LABORATORIAL.....	11
2.3	DESCONSTRUÇÃO DA COMUNIDADE DE OSTRÁCODES .....	13
2.4	ANÁLISE DE DADOS .....	14
<b>3</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	15
3.1	COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES DE OSTRÁCODES E TRAÇOS BIOLÓGICOS.....	15
3.2	FATORES AMBIENTAIS, ESPACIAIS E DO TIPO DE SUBSTRATO.....	15
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	19
4.1	METACOMUNIDADE DE OSTRÁCODES COMO UM TODO .....	19
4.2	COMUNIDADE DE ACORDO COM TRAÇOS BIOLÓGICOS.....	20
4.3	VARIÁVEIS AMBIENTAIS E ESPACIAIS SELECIONADAS E A IMPORTÂNCIA DO TIPO DE SUBSTRATO .....	21
<b>5</b>	<b>CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	22
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	23
	APÊNDICE 1 - Coordenadas geográficas, tipos de sistemas e substrato e características abióticas das diferentes localidades.....	28

## 1 INTRODUÇÃO

A estruturação das comunidades, durante décadas, foi atribuída a eventos ambientais em escalas locais, como condições de *habitat*, predação e competição (Ricklefs 1987; Leibold 1996). Atualmente, no entanto, é reconhecido que a diversidade de espécies local é afetada ao mesmo tempo por eventos ecológicos de escalas regionais, como dispersão, geologia e clima (Göthe et al. 2016). Entender a importância dos processos ambientais (eventos locais) e espaciais (eventos regionais) na estruturação das comunidades é o principal objetivo da abordagem de metacomunidade (Alahuhta et al. 2014; Heino et al. 2014), definida como “um conjunto de comunidades locais ligadas por dispersão de espécies que potencialmente interagem entre si” (Leibold et al. 2004).

O entendimento destes processos tem sido utilizado para a discriminação de quatro paradigmas (Leibold et al. 2004; Gronroos et al. 2013). O primeiro, *species sorting*, integra explicações de nicho (Hájek et al. 2011), onde os fatores abióticos e bióticos filtram o conjunto de espécies ocorrendo em cada local, desde que haja dispersão suficiente para que as espécies possam acompanhar a variação ambiental (Leibold et al. 2004). Os paradigmas *patch-dynamic* e *mass effect* integram os eventos de dispersão: limitada e eficiente, respectivamente (Hájek et al. 2011). Na perspectiva *neutral* as espécies são equivalentes e eventos aleatórios e estocásticos de dispersão, extinção, especiação e colonização são os responsáveis pela estruturação das comunidades (Hubbell 2001). No entanto, autores têm sugerido que *mass effect* e *patch-dynamic* são casos especiais de *species sorting*, conforme os níveis de capacidade de dispersão das espécies: alta, limitada e eficiente, respectivamente (Winegardner et al. 2012). Sendo assim, de maneira simplista, os estudos de metacomunidade devem ser direcionados para o papel de *species sorting* e dispersão, processos estruturadores fundamentais em todas as metacomunidades (Lindström e Langenheder 2012; Heino et al. 2014).

A ação destes processos estruturadores, em geral, depende principalmente das características dos grupos biológicos em estudo (Pandit et al. 2009). Por este motivo, muitos estudos têm evidenciado baixos coeficientes de determinação, pois utilizam matrizes respostas com espécies que respondem a diferentes tipos de variáveis explanatórias (Algarte et al. 2014). Neste contexto, o uso da abordagem de desconstrução vem sendo utilizada e consiste em separar as matrizes de espécies de acordo com os traços biológicos dos organismos (da Silva e Hernandez 2015). A abordagem baseada em traços das espécies tem grande potencial, pois frequentemente descreve características da espécie que refletem a adaptações a um ambiente

específico (Hoeinghaus et al. 2007; Heino et al. 2014). Por exemplo, trabalhos com grupos de espécies classificados de acordo com o modo de dispersão (passiva e ativa) têm encontrado que os efeitos espaciais são mais importantes para os dispersores fracos, do que dispersores fortes (Hájek et al. 2011; de Bie et al. 2012; Padial et al. 2014). Além do modo de dispersão, outros traços vêm sendo considerados, como tamanho do corpo (Astorga et al. 2012; de Bie et al. 2012; Algarte et al. 2014), modo de reprodução (Landeiro et al. 2014) e raridade (Pandit et al. 2009; Siqueira et al. 2011; Alahuhta et al. 2014; Petch et al. 2015).

Os ecossistemas aquáticos de água doce são propícios para analisar as metacomunidades, pois apresentam uma alta heterogeneidade ambiental, além de uma grande variação na conectividade e extensão espacial de seus ambientes (Heino 2011; Heino et al. 2014). As planícies de inundação são um bom exemplo, e, além de possuírem tais características, abrigam uma alta biodiversidade (Agostinho et al. 2004). Uma das comunidades que se destacam nestes ecossistemas é a de ostrácodes, os quais habitam uma variedade de *habitat*, como a região bentônica e, principalmente, as raízes das macrófitas aquáticas (Higuti et al. 2007; Liberto et al. 2012; Higuti e Martens 2016). Portanto, as macrófitas e seus sistemas radiculares são importantes estruturantes desta comunidade, fornecendo grande disponibilidade de alimento, abrigo e locais para forrageamento (Thomaz e Cunha 2010). Estes microcrustáceos bivalves possuem tamanho que varia entre 0,3-5 mm, e se dispersam especificamente de forma passiva (Meisch 2000; Martens et al. 2008). No entanto, algumas espécies diferem no modo de locomoção, por exemplo, espécies com cerdas natatórias longas presentes nas antenas possuem a capacidade de se locomover de maneira mais eficiente, diferentemente das que possuem cerdas natatórias reduzidas, e assim rastejam sobre o substrato (Meisch 2000).

Recentemente estudos têm dado foco na abordagem de metacomunidades para os ostrácodes (Escrivà et al. 2015; Zhai et al. 2015; Castillo-Escrivà et al. 2016a, b, c, 2017). Porém, estes trabalhos analisam a comunidade como um todo e não abordam os traços biológicos das espécies. Assim, o objetivo deste estudo foi investigar a influência dos fatores ambientais, espaciais e do tipo de substrato sobre a estrutura da metacomunidade de ostrácodes, e depois de sua desconstrução de acordo com os traços biológicos. Deste modo, buscou-se responder as seguintes questões: i) A análise de desconstrução com base nos traços biológicos aumenta o poder de explicação dos fatores ecológicos em relação a análise da metacomunidade de ostrácodes como um todo? ii) Ostrácodes de diferentes tamanhos e modo de locomoção são influenciados por distintos fatores ecológicos? Partindo do pressuposto de que organismos de tamanhos maiores, possuem maior limitação de dispersão (de Bie et al, 2012), foi esperado que quanto maior o tamanho do corpo dos ostrácodes, maior a influência dos fatores espaciais. Foi

previsto também que ostrácodes nadadores serão melhores dispersores em escalas locais, do que os não nadadores, influenciados pelos fatores ambientais e tipo de substrato. Além disso, avaliou-se a composição de ostrácodes em diferentes macrófitas aquáticas.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 ÁREA DE ESTUDO

O rio Paraná é o segundo maior rio da América do Sul (4.695 km), sendo o décimo maior rio do mundo em descarga d'água, e o quarto em área de drenagem (2,8 x 106 km<sup>2</sup>) (Agostinho et al. 2008). O alto rio Paraná inclui aproximadamente o primeiro terço da bacia do rio Paraná com uma área de drenagem de 891.000 km<sup>2</sup> ou 10,5% da área total do Brasil (Agostinho et al. 2008).

Este estudo foi realizado na planície de inundação do alto rio Paraná, em uma extensão de aproximadamente 60 km e largura de 20 km, o qual estabelece os limites entre os estados brasileiros do Paraná e do Mato Grosso do Sul. Neste trecho, os rios Ivinhema e Baía são importantes tributários associados à margem direita do rio Paraná. A planície de inundação do alto rio Paraná compreende três sistemas de diferentes rios: Ivinhema, Paraná e Baía, cada um com características abióticas peculiares (Souza-Filho 2009). Em cada sistema, nove lagoas permanentemente conectadas aos rios principais foram selecionadas (Fig. 1).

### 2.2 AMOSTRAGEM DOS OSTRÁCODES E ANÁLISE LABORATORIAL

A coleta da comunidade de ostrácodes foi realizada de 31 de janeiro a 02 de fevereiro de 2011, após uma inundação e antes de um período de extrema cheia (Fig. 2). Em cada ambiente, as espécies de macrófitas (unidades amostrais) foram consideradas os tipos de substratos. Dez espécies de macrófitas aquáticas foram amostradas, totalizando 80 amostras, distribuídas em macrófitas flutuantes livres: 23 amostras de *Eichhornia crassipes* (Mart.), 8 de *Salvinia herzogii* (de La Sota) Solms, 7 de *Salvinia minima* Baker, 5 de *Limnobium laevigatum* (H.B.K. ex Willd.) Heine e 4 de *Salvinia auriculata* Aubl.; macrófita flutuante fixa: 6 amostras de *Nymphaea amazonum* Mart. et Zucc.; macrófitas emersas enraizadas: 13 amostras de *Eichhornia azurea* Kunth e 7 amostras de *Hydrocotyle ranunculoides* L.; macrófitas submersas livre: 6 amostras de *Utricularia foliosa* L.; e, macrófitas submersas enraizadas: 1 de *Egeria najas* Planch (Apêndice 1). Estas espécies de macrófitas possuem arquiteturas e complexidades estruturais distintas. Por meio de medidas fractais destas plantas evidenciou, por exemplo, que

*E. crassipes*, *U. foliosa* e *S. herzogii* são mais complexas do que *N. amazonum*, *L. laevigatum* e *E. azurea* (Matsuda et al. 2015).

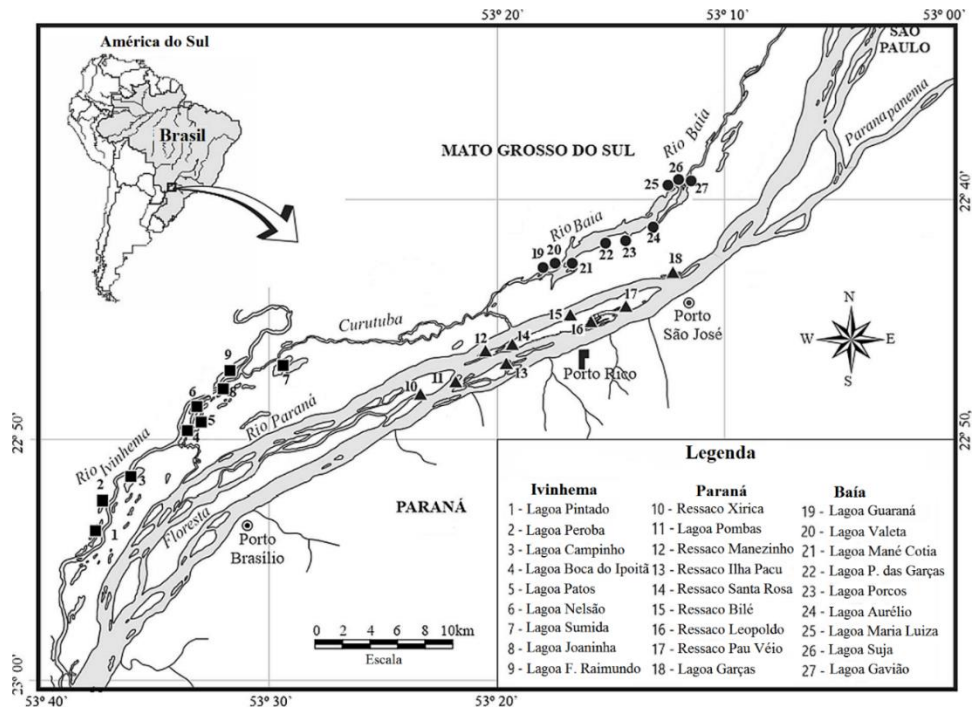


Fig. 1 Localização dos ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná. Os símbolos diferenciam os sistemas: Ivinhema (quadrados 1-9), Paraná (triângulos 10-18) e Baía (círculos 19-27).

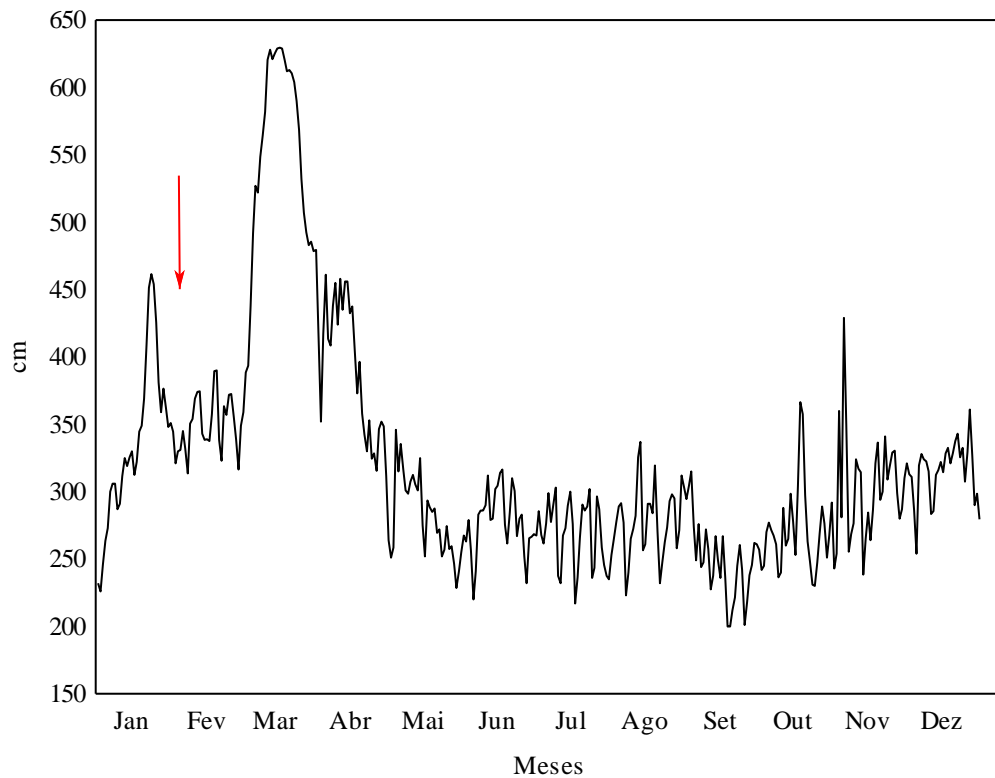


Fig. 2 Média diária do nível da água (cm) do alto rio Paraná em 2011. Disponível em [http://www.peld.uem.br/peld-nivel\\_fluviometrico.htm](http://www.peld.uem.br/peld-nivel_fluviometrico.htm). A seta indica o período de amostragem.

As macrófitas aquáticas foram retiradas manualmente da água, imediatamente colocadas em baldes plásticos (Campos et al. 2017) e lavadas para a retirada dos ostrácodes. Para as espécies emersas e flutuantes foi separado a parte aérea e utilizadas apenas as raízes (com exceção de *S. auriculata*, *S. herzogii* e *S. minima*). No entanto, para o restante das espécies foi utilizada a planta inteira. Em seguida as macrófitas (raízes e plantas inteiras) foram guardadas em sacos plásticos, posteriormente secas em estufa e pesadas para o cálculo da densidade. A densidade dos ostrácodes foi calculada dividindo-se o número total dos organismos pelo peso seco das raízes/plantas inteiras. O material retido no balde foi filtrado em rede de 160  $\mu\text{m}$  de abertura de malha e preservado em frascos plásticos com álcool 70°.

No laboratório, as amostras foram divididas com o auxílio do fracionador de Folsom e  $\frac{1}{4}$  da amostra foi quantificado. No entanto, a amostra completa foi analisada para a estimativa da riqueza e abundância das espécies não registradas na subamostra  $\frac{1}{4}$ . Os ostrácodes foram triados sob microscópio estereoscópio e identificados a nível específico, com o auxílio de literatura especializada (Martens e Behen 1994 e artigos incluídos; Rossetti e Martens 1998; Pinto et al. 2004; Higuti et al. 2013; Higuti e Martens 2012a, b, 2014).

Anteriormente às coletas biológicas, os parâmetros pH e condutividade elétrica ( $\mu\text{S}/\text{cm}^{-1}$ ) (YSI 63), oxigênio dissolvido ( $\text{mg}/\text{L}^{-1}$ ) e temperatura da água ( $^{\circ}\text{C}$ ) (oxímetro-YSI) foram mensurados. O perímetro das lagoas (Km) e a estimativa do grau de conectividade (Km, distância em relação ao rio principal) foram obtidos através do programa de imagens *Google Earth* 2011.

### 2.3 DESCONSTRUÇÃO DA COMUNIDADE DE OSTRÁCODES

Os traços biológicos considerados foram o tamanho do corpo e modo de locomoção. A partir destes traços, os ostrácodes foram subdivididos em 5 categorias para a formação das matrizes respostas: i) tamanho do corpo: nesta classificação foi considerada a medida do comprimento (C) e da altura (A) da carapaça dos organismos, mensuradas por meio de microscopia eletrônica de varredura e de medidas realizadas sob microscópio estereoscópio. Assim, as espécies foram categorizadas em pequenas ( $C \leq 0,54 \text{ mm}$  e/ou  $A \leq 0,32 \text{ mm}$ ); médias ( $0,55 \leq C \leq 1,32 \text{ mm}$  e/ou  $0,33 \leq A \leq 0,72 \text{ mm}$ ) e grandes ( $C > 1,32 \text{ mm}$  e/ou  $A > 0,72 \text{ mm}$ ) (Matsuda et al. 2015); ii) modo de locomoção: nadadores e não nadadores. Esta classificação foi realizada a partir da morfologia dos apêndices. Assim, organismos com presença de cerdas natatórias longas foram considerados nadadores, enquanto que organismos com cerdas natatórias reduzidas foram considerados não nadadores (Meisch 2000).

## 2.4 ANÁLISE DE DADOS

Para responder as questões I e II, foi estimado a importância relativa dos fatores ambientais, espaciais e do tipo de substrato sobre a estrutura da metacomunidade de ostrácodes utilizando uma análise de redundância parcial (pRDA), primeiramente para uma matriz com dados de todas as espécies, posteriormente com matrizes de cada categoria dos traços biológicos. A variação da comunidade de ostrácodes foi particionada em um componente puramente ambiental (A), um componente puramente espacial (E), um componente puramente explicado pelo tipo de substrato (S), um componente explicado pelas variáveis ambientais e espaciais ( $A \cap E$ ), um componente explicado pelas variáveis ambientais e tipo de substrato ( $A \cap S$ ), um componente explicado pelo tipo de substrato e variáveis espaciais ( $S \cap E$ ), um componente explicado pelas variáveis ambientais, espaciais e tipo de substrato em conjunto ( $A \cap E \cap S$ ) e a variação não explicada (R). Os significados das frações A, E e S foram testados utilizando 999 permutações aleatórias. Para as análises, as matrizes de densidade dos ostrácodes foram submetidas à transformação de Hellinger (Peres-Neto et al. 2006), método apropriado para matrizes que apresentam um grande número de zeros (Legendre e Gallagher 2001).

Os parâmetros ambientais incluídos nas análises foram: pH, condutividade elétrica, oxigênio dissolvido, temperatura da água, perímetro da lagoa e grau de conectividade. A matriz dos dados ambientais foi log transformada, exceto o pH. Os descritores espaciais foram derivados de uma matriz das coordenadas geográficas dos ambientes, submetidas ao método PCNM (“*Principal Coordinates of Neighbor Matrices*”), sendo os eixos (autovetores) usados como variáveis espaciais explicativas (Borcard e Legendre 2002). Os primeiros PCNM gerados representam escalas maiores de amplitude, enquanto que PCNM posteriores representam menor variação de escala. Os diferentes tipos de substratos (diferentes espécies de macrófitas aquáticas registradas em cada lagoa) foram analisados através de uma matriz categórica, transformada em uma matriz de presença e ausência (variável *dummy*). Os fatores ambientais e espaciais foram submetidos a um processo de seleção (*forward*) com a finalidade de identificar as principais variáveis relacionadas aos ostrácodes a serem incluídas na análise (Blancher et al. 2008). Os resultados analisados foram os valores de  $R^2$  ajustado e os componentes foram considerados significantes quando  $p < 0,05$ .

Posteriormente, a análise multivariada de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) foi aplicada utilizando dados de composição e densidade dos ostrácodes, baseada no índice de similaridade de Bray-Curtis, com o propósito de obter a sua ordenação de acordo com o tipo de substrato (diferentes macrófitas). Para testar a significância dos grupos



sumarizados na NMDS foi utilizado um procedimento de permutação de múltipla resposta (MRPP), um método não paramétrico para testar diferenças multivariadas entre grupos pré-definidos (Zimmerman et al. 1985). Esta análise tem como hipótese nula de que não há diferença significativa entre dois ou mais grupos definidos *a priori*. Para esta análise, foi utilizada uma matriz de similaridade de Bray-Curtis. As análises deste estudo foram realizadas com os pacotes *Vegan*, *Mass* e *Labdsv*, utilizando o software estatístico R (R Core Team 2014).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES DE OSTRÁCODES E TRAÇOS BIOLÓGICOS

Neste trabalho, foram registradas 37 espécies de ostrácodes, pertencentes a quatro famílias: Cyprididae, Candonidae, Limnocytheridae e Darwinulidae (Tabela 1). Considerando o traço biológico tamanho do corpo, 9 espécies foram classificadas em tamanho pequeno, 20 em tamanho médio e 8 espécies em tamanho grande. Para o modo de locomoção, 28 espécies foram classificadas como nadadoras e 9 como não nadadoras (Tabela 1).

#### 3.2 FATORES AMBIENTAIS, ESPACIAIS E DO TIPO DE SUBSTRATO

Os resultados obtidos pela pRDA evidenciaram efeito significativo dos fatores ambientais para a comunidade como um todo, tamanho de corpo médio e grande e para organismos nadadores. Por outro lado, os efeitos espaciais foram significativos para a comunidade em geral, organismos de tamanho pequeno e médio e organismos nadadores. O efeito do tipo de substrato foi significativo para a comunidade em geral e para todos as categorias dos traços biológicos, com exceção dos organismos de tamanho grande (Tabela 2).

Em geral, pH, temperatura da água e oxigênio dissolvido foram as variáveis significativas selecionadas (por seleção *forward*). Além disso, foi possível observar que dos 14 PCNM gerados, foram selecionadas as que representam escalas amplas e intermediárias (Tabela 2).

Tabela 1 Traços biológicos das espécies de ostrácodes associadas as macrófitas aquáticas. Medidas de altura (A) e comprimento (C) da carapaça, tamanho do corpo e modo de locomoção.

	A (mm)	C (mm)	Tamanho	Modo de locomoção
<b>Família Cyprididae</b>				
<i>Diaphanocypris meridana</i> (Furtos, 1936)	0,55	1,30	Médio	Nadador
<i>Stenocypris major</i> Braid, 1985	0,65	1,59	Grande	Nadador
<i>Stenocypris malayica</i> Victor & Fernando, 1981	0,55	1,14	Médio	Nadador
<i>Strandesia psittacea</i> (Sars, 1901)	0,87	1,61	Grande	Nadador
<i>Strandesia</i> cf. <i>psittacea</i> sp. 2	0,96	1,50	Grande	Nadador
<i>Strandesia mutica</i> (Sars, 1901)	0,75	1,46	Grande	Nadador
<i>Strandesia variegata</i> (Sars, 1901)	0,75	1,32	Grande	Nadador
<i>Strandesia tolimensis</i> Roessler, 1990	0,58	0,91	Médio	Nadador
<i>Strandesia lansactohai</i> Higuti & Martens, 2013 (em Higuti et al. 2013)	0,51	0,97	Médio	Nadador
<i>Strandesia velhoi</i> Higuti & Martens 2013 (em Higuti et al. 2013)	0,68	1,14	Médio	Nadador
<i>Strandesia nupelia</i> Higuti & Martens 2013 (em Higuti et al. 2013)	0,61	1,04	Médio	Nadador
<i>Strandesia</i> sp. 9	0,57	1,15	Médio	Nadador
<i>Strandesia</i> sp. 10	0,38	0,96	Médio	Nadador
<i>Bradleystrandesia trispinosa</i> (Pinto & Purper, 1965)	0,56	0,94	Médio	Nadador
<i>Cabelodopsis hispida</i> (Sars, 1901)	0,53	0,89	Médio	Nadador
<i>Bradleytriebella lineata</i> (Victor & Fernando, 1981)	0,32	0,62	Médio	Nadador
<i>Cypricercus centrura</i> (Klie, 1940)	0,54	1,18	Médio	Nadador
<i>Chlamydotheca deformis</i> (Farkas, 1958)	1,46	2,33	Grande	Nadador
<i>Chlamydotheca iheringi</i> (Sars, 1901)	2,04	3,21	Grande	Nadador
<i>Chlamydotheca</i> cf. <i>iheringi</i> sp. 2	1,84	2,96	Grande	Nadador
<i>Cypretta costata</i> G. W. Muller, 1898	0,50	0,66	Médio	Nadador
<i>Cypretta</i> n. sp. 2	0,28	0,40	Pequeno	Nadador
<i>Cypridopsis vidua</i> O.F. Müller, 1898	0,4	0,64	Médio	Nadador
<i>Cypridopsis</i> cf. <i>vidua</i> sp. 2	0,32	0,53	Pequeno	Nadador
" <i>Cypridopsis</i> " n. gen. 1 n. sp.	0,28	0,51	Pequeno	Nadador
" <i>Cypridopsis</i> " n. gen. 2 n. sp.	0,17	0,38	Pequeno	Nadador
<i>Neocypridopsis nana</i> (Sars, 1901)	0,25	0,35	Pequeno	Nadador
<b>Família Candonidae</b>				
<i>Candobrasilopsis brasiliensis</i> Sars, 1901	0,49	0,97	Médio	Não nadador
<i>Candobrasilopsis rochai</i> Higuti & Martens, 2012	0,35	0,75	Médio	Não nadador
<i>Candobrasilopsis elongata</i> Higuti & Martens, 2014	0,44	0,99	Médio	Não nadador
<i>Pseudocandona agostinhoi</i> Higuti & Martens, 2014	0,33	0,66	Médio	Não nadador
<i>Pseudocandona cillisi</i> Higuti & Martens, 2014	0,38	0,67	Médio	Não nadador
<i>Physocypria</i> sp. 1	0,38	0,53	Pequeno	Nadador
<b>Família Limnocytheridae</b>				
<i>Cytheridella ilosvayi</i> Daday, 1905	0,48	0,78	Médio	Não nadador
<b>Família Darwinulidae</b>				
<i>Alicenula serricaudata</i> (Klie, 1935)	0,21	0,52	Pequeno	Não nadador
<i>Vestalenula pagliolii</i> (Pinto & Kozian, 1961)	0,22	0,48	Pequeno	Não nadador
<i>Penthesilenula brasiliensis</i> (Pinto & Kozian, 1961)	0,21	0,45	Pequeno	Não nadador

Tabela 2 Resultados da análise de redundância parcial (pRDA) para a comunidade de ostrácodes em geral e para os diferentes traços biológicos. *P* amb. = significância do fator espacial puro, *P* esp. = significância do fator espacial puro, *P* subs. = significância do fator tipo de substrato puro, Amb. sel. = fatores ambientais selecionados, Esp. sel.= fatores espaciais selecionados. OD = oxigênio dissolvido, TA = temperatura da água, PE = perímetro da lagoa, pH = potencial hidrogeniônico. Valores em negrito foram significativos  $P < 0,05$ .

	<i>P</i> amb.	<i>P</i> esp.	<i>P</i> subs.	Amb. sel.	Esp. sel.
Todos os táxons	<b>0,002</b>	<b>0,003</b>	<b>0,001</b>	OD, TA, pH	pcnm 1,2,3
<i>Tamanho do corpo</i>					
Pequeno	0,538	<b>0,009</b>	<b>0,001</b>	pH	pcnm 2,4,11
Médio	<b>0,001</b>	<b>0,004</b>	<b>0,001</b>	OD, TA, pH	pcnm 1,2,3
Grande	<b>0,016</b>	0,588	0,104	PE	pcnm 9
<i>Modo de locomoção</i>					
Nadadores	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	OD, TA, pH	pcnm 1,3,4
Não nadadores	<b>0,011</b>	<b>0,032</b>	<b>0,005</b>	OD	pcnm 1,2,6

Em relação às contribuições relativas ( $R^2$  ajustado), a maior porcentagem de explicação (22%) foi do fator tipo de substrato para a comunidade como um todo. Similarmente, para os diferentes tamanhos de corpo o fator substrato foi o mais pronunciado: pequeno (14%), médio (24%) e grande (4%) (Fig. 3).

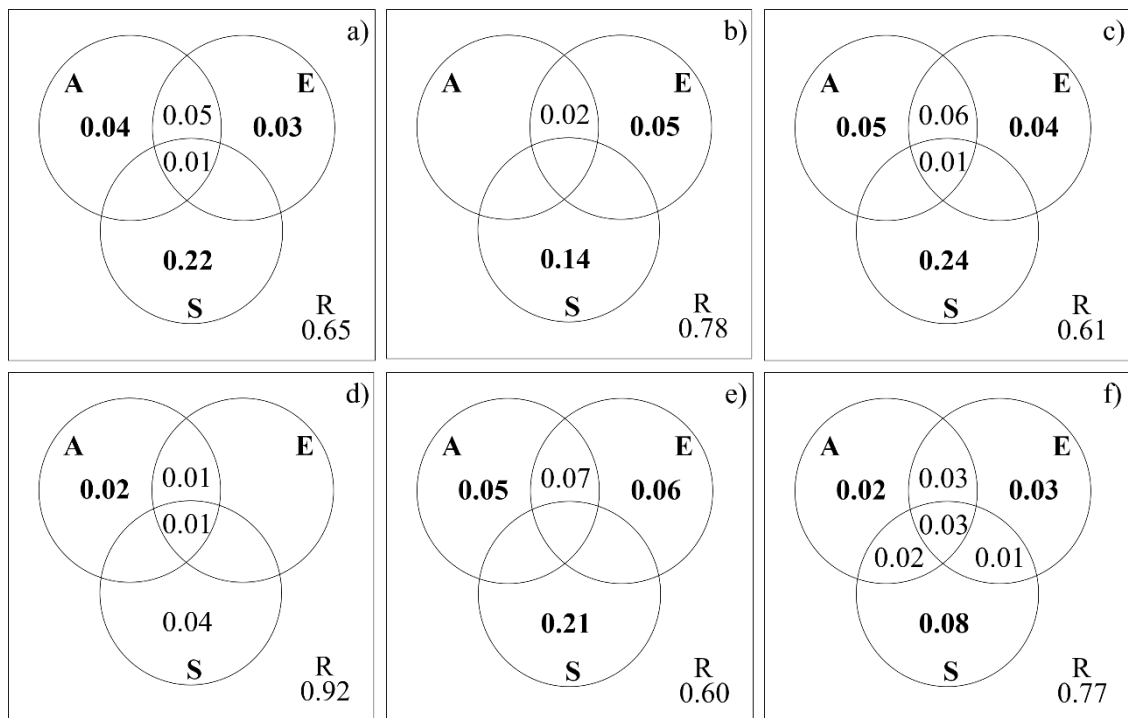


Fig. 3 Diagramas de Venn mostrando as contribuições relativas (% de explicação) dos componentes ambientais (A), espaciais (E), tipo de substrato (S) e fração não explicada (R) para a comunidade em geral (a); tamanhos do corpo pequeno (b), médio (c) e grande (d); comportamento nadador (e) e não nadador (f). Valores em negrito foram significativos. Valores < 0 não foram mostrados.

Além disso, os fatores ambientais não exerceram influência sobre organismos de tamanho pequeno e os espaciais sobre os organismos de tamanho grande. Ao mesmo tempo os fatores analisados tiveram pouca explicação sobre os organismos de tamanho grande (Fig. 3). Para os diferentes modos de locomoção, o fator tipo de substrato também foi o mais pronunciado para ambas as categorias, nadadores (21%) e não nadadores (8%). Nota-se também que a distribuição dos organismos nadadores é atribuída a fração compartilhada dos fatores espaciais e ambientais (7%) (Fig. 3f).

Os resultados da análise multivariada de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) mostraram distintos padrões de composição e densidade de ostrácodes para cada tipo de substrato (Fig. 4). Diferença significativa foi encontrada pela MRPP ( $A=0,11$ ;  $P<0,001$ ) e podem ser observadas principalmente entre: *E. azurea* (Ea) e *E. crassipes* (Ec); *H. ranunculoides* (Hr) e *E. crassipes*; *S. minima* (Sm), *H. ranunculoides* e *E. crassipes* (Fig. 4).

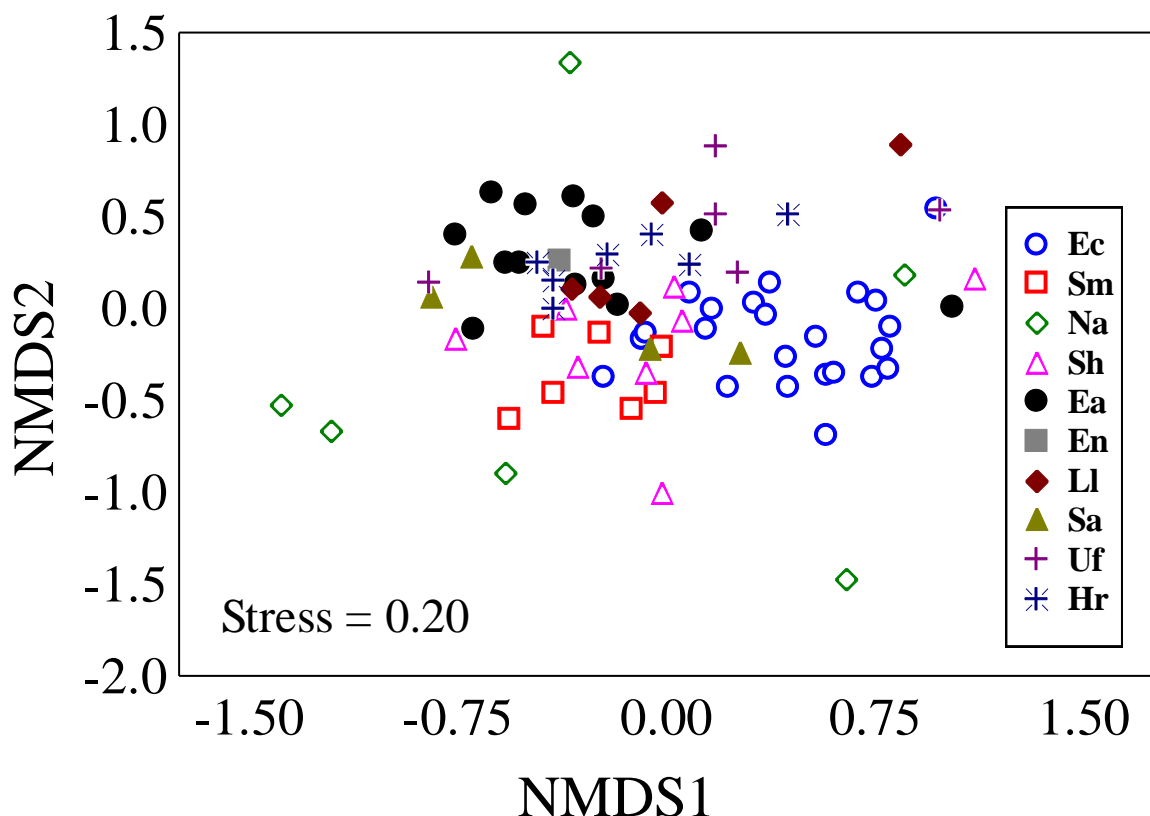


Fig. 4 Análise multivariada de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) obtida por meio da densidade de ostrácodes com base no fator tipo de substrato: *Eichhornia crassipes* (Ec), *Salvinia minima* (Sm), *Nymphaea amazonun* (Na), *Salvinia herzogii* (Sh), *Egeria najas* (En), *Limnobium laevigatum* (Ll), *Utricularia foliosa* (Uf), *Eichhornia azurea* (Ea), *Salvinia auriculata* (Sa), *Hydrocotyle ranunculoides* (Hr).

## 4 DISCUSSÃO

A metacomunidade de ostrácodes foi estruturada por fatores ecológicos distintos, comparada as categorias dos traços biológicos. Além disso, foi observado que o poder de explicação das variáveis ecológicas foi maior para algumas categorias, como para organismos de tamanho médio de comportamento nadador, do que analisando a metacomunidade como um todo. Isto ocorre porque, frequentemente, a utilização dos traços biológicos nas análises de metacomunidades capta de maneira mais eficiente os gradientes ambientais (Gothe et al. 2016).

A abordagem de desconstrução foi útil para o entendimento dos mecanismos que regem a estruturação da metacomunidade de ostrácodes, assim como em diferentes grupos, como macrófitas aquáticas, macroinvertebrados, peixes (Gothe et al. 2016), anuros (Landeiro et al. 2014), coleópteros (da Silva e Hernandez 2015). No entanto, a eficiência desta abordagem depende do grupo em análise. Por exemplo, com algas perifíticas, a desconstrução baseada nos traços biológicos não foi um aspecto relevante para o entendimento dos mecanismos que regem esta comunidade, comparado com a comunidade em geral (Algarte et al. 2014). Da mesma forma, um estudo realizado com insetos aquáticos, observou pouca relevância na utilização dos traços biológicos sobre a distribuição dos organismos (Heino e Mendoza 2016).

### 4.1 METACOMUNIDADE DE OSTRÁCODES COMO UM TODO

A metacomunidade em geral de ostrácodes foi influenciada principalmente pelos fatores ambientais e tipo de substrato. Assim, o mecanismo *species sorting* foi o predominante e os fatores ambientais foram responsáveis pela sua estruturação. Deste modo, a dispersão foi suficiente para que as espécies acompanhassem a variação nas condições ambientais entre os locais e ocorressem somente em ambientes com características adequados aos seus requerimentos (González 2009). Isto pode ser atribuído a característica destes organismos de serem excelentes dispersores passivos, os quais podem ser carregados por animais, plantas e vento (Meisch 2000; Brochet et al. 2010; Pereira et al. no prelo), o que faz com que a limitação por dispersão seja menos pronunciada.

Embora os ostrácodes sejam bons dispersores, nota-se que a fração compartilhada dos fatores ambientais e espaciais foi importante na estruturação da metacomunidade, assim como observado em pesquisas recentes (Escriva et al. 2015; Zhai et al. 2015; Castillo-Escrivà et al. 2016a, b). Portanto, ocorre um mecanismo *species sorting* parcialmente limitado pela dispersão, como mostrado em Ng et al. (2009) e Lansac-Toha et al. (2016).

A porcentagem de explicação das variáveis explanatórias foi relativamente alta (35%), comparada aos resultados sobre a comunidade de ostrácodes em ambientes lênticos (Zhai et al. 2015; Castillo-Escrivà et al. 2016b, c, 2017). Porém, uma grande parcela da variação ainda permaneceu sem explicação e outras variáveis ambientais, não mensuradas, podem ser importantes, assim como sugere o trabalho de Lindström e Langenheder (2012). Além disso, outros fatores, como interações biológicas e processos estocásticos, como prevê a perspectiva *neutral*, podem atuar na montagem das metacomunidades (Chase 2007; Nabout et al. 2009)

#### 4.2 COMUNIDADE DE ACORDO COM TRAÇOS BIOLÓGICOS

De acordo com os traços biológicos dos ostrácodes foi possível evidenciar efeitos diferenciados dos fatores ambientais e espaciais e tipo de substrato para as diferentes categorias. Apesar dos fatores ambientais e tipo de substrato serem importantes para organismos de tamanho pequeno e médio, não houve um aumento da influência dos fatores espaciais conforme o aumento do tamanho do corpo, visto que os fatores espaciais não foram significativos para os ostrácodes de tamanho grande.

Alguns trabalhos que abordam várias comunidades biológicas aquáticas (desde microorganismos invertebrados, como bactérias, à vertebrados, como peixes) suportam a tendência de que quanto maior o tamanho do corpo, maior a limitação por dispersão (de Bie et al. 2012; Padial et al. 2014). Porém, nossos resultados contradizem esses padrões. Uma explicação pode ser o fato de que o modo de dispersão quebra esta tendência. Por exemplo, de Bie et al. (2012) mostraram que organismos pequenos, porém com dispersão passiva, foram influenciados de maneira distinta pelos fatores espaciais e ambientais, comparados aos do mesmo tamanho, porém com dispersão ativa. Neste estudo, nota-se que todos organismos de tamanho grande possuem comportamento nadador (ver Tabela 1), o que pode ser uma característica que auxilia na capacidade de dispersão desta categoria, fazendo com que não sejam influenciados pela limitação de dispersão. Além disso, ostrácodes de tamanho grande foram fracamente explicados pelas variáveis explanatórias. Portanto, outros aspectos podem ter influência sobre esta categoria, como a ocorrência de interações biológicas, por exemplo, ostrácodes podem fazer parte da dieta de algumas espécies de peixes (Padial et al. 2009), sendo predados por estes organismos.

Em relação ao comportamento, levando-se em conta os fatores espaciais, os organismos não nadadores não apresentaram maior limitação de dispersão, comparados aos nadadores, sugerindo que os ostrácodes, independente do comportamento de locomoção,

conseguem se dispersar por toda a região. Os efeitos que prevaleceram foram os ambientais, sobretudo o tipo de substrato, principalmente para os organismos nadadores. Uma possível explicação para isso é que em pequenas escalas, por exemplo, dentro de uma lagoa, existe uma diversidade de macrófitas com características peculiares e os organismos nadadores poderiam selecionar o ideal para os mesmos. Diferentemente para as espécies não nadadoras, essa seleção seria menos evidente, sendo sua ocorrência ocasionada pela chegada de propágulos nos distintos tipos de substratos, por meio de uma dispersão passiva aleatória.

#### 4.3 VARIÁVEIS AMBIENTAIS E ESPACIAIS SELECIONADAS E A IMPORTÂNCIA DO TIPO DE SUBSTRATO

Variáveis conhecidamente importantes para os ostrácodes foram selecionadas, como a temperatura, que afeta o crescimento, ciclo de vida e tamanho destes organismos (Aguilar-Alberola e Mesquita-Joanes 2014; Castillo-Escriva et al. 2016a). Algumas lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná possuem uma grande quantidade de matéria orgânica e a decomposição pode gerar decréscimos nos valores de oxigênio dissolvido (Pagioro e Thomaz 1999) limitando a sobrevivência dos ostrácodes em alguns ambientes (Kiss, 2004). Além disso, o pH está intimamente relacionado a calcificação da carapaça destes organismos (Higuti et al. 2010). As variáveis espaciais selecionadas (PCNMs) confirmaram que a distância entre os ambientes (efeito espacial) contribuiu para a estruturação da metacomunidade, pois mesmo com menor poder de explicação, em comparação com as variáveis ambientais e tipo de substrato, contribuiu no processo de distribuição dos ostrácodes, apesar da abrangência da região estudada ser relativamente pequena (60 km de extensão e 20 Km de largura).

O tipo de substrato, especificamente as diferentes espécies de macrófitas presentes nos ambientes, foi o fator determinante para a montagem da metacomunidade de ostrácodes. Isto está relacionado a forte associação às raízes/plantas, que servem como abrigo, local de reprodução e de forrageamento (Liberto et al. 2012). Similarmente Kiss (2004) encontrou que no lago Fehér, Hungria, a presença da cobertura das macrófitas aquáticas foi um dos principais fatores responsável pela distribuição e abundância de ostrácodes, além de diferir entre as espécies de macrófitas analisadas.

Trabalhos desenvolvidos na planície de inundação do alto rio Paraná têm evidenciado a relevância das macrófitas aquáticas sobre a diversidade e abundância de ostrácodes. Por exemplo, Higuti et al. (2010) testaram a influência de vários fatores ecológicos (tipos de *habitat*, sistemas hidrológicos e substratos) sobre a variação da comunidade de ostrácodes e obtiveram

como resultado um maior efeito do tipo de substrato (sedimento e quatro espécies de macrófitas aquáticas), além de encontrarem uma forte associação de vários destes organismos à certas macrófitas, como *E. crassipes* e *P. stratiotes*. Outro estudo analisou a composição de ostrácodes em dez espécies de macrófitas aquáticas e observou uma tendência de associação de ostrácodes, principalmente de tamanho pequeno e comportamento não nadador, com as plantas de raízes mais complexas, como *E. crassipes* (Matsuda et al. 2015). A composição e densidade de espécies de ostrácodes também diferiu de acordo com a espécie de macrófita, por exemplo, entre *E. crassipes* (com maior complexidade estrutural) e *E. azurea* (menor complexidade) (ver fig. 4). Portanto, a variação do tipo de substrato entre os ambientes foi relevante para a estruturação da metacomunidade de ostrácodes, pelo fato de que algumas espécies destes microcrustáceos possuem maior afinidade a certas espécies de macrófitas aquáticas, principalmente pela complexidade das mesmas.

## 5 CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em conclusão, a análise baseada na desconstrução é importante para metacomunidade de ostrácodes, devido ao maior poder de explicação das variáveis ecológicas para algumas categorias dos traços biológicos. Isso permite o entendimento de processos subjacentes a estrutura das metacomunidades do que analisando como um todo. A metacomunidade de ostrácodes como um todo e a maioria dos organismos selecionados de acordo com os traços biológicos é influenciada pelo mecanismo *species sorting*, principalmente pelo tipo de substrato. Além disso, o padrão de que quanto maior o tamanho corpo, maior a limitação de dispersão não foi encontrado, apenas o modo de locomoção foi importante, pois organismos nadadores podem ser melhores dispersores em escala local. Assim, a variação local na composição de macrófitas aquáticas tem o efeito mais pronunciado na sua estruturação. Foi concluído também que ostrácodes são excelentes dispersores passivos em escala regional, podendo dispersar de diversas maneiras, por meio do vento e carregado por animais e plantas aquáticas, independentemente do tamanho ou modo de locomoção. Por fim, sugerimos a avaliação temporal dos fatores ecológicos mencionados, visto que em planície de inundações há uma variação sazonal do nível da água, tendo em vista um maior isolamento dos ambientes na seca extrema e uma homogeneização ambiental nos períodos de cheia pronunciada. Além disso, seria interessante analisar os efeitos espaciais (limitação de dispersão) em escalas maiores para os grupos de ostrácodes, com a abordagem de desconstrução baseada nos traços biológicos.



## REFERÊNCIAS

- Agostinho AA, Gomes LC, Thomaz SM, Hahn NS (2004) The upper Paraná River and its floodplain: main characteristics and perspectives for management and conservation. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers, Maringá, pp 381–393
- Agostinho AA, Pelicice FM, Gomes LC (2008) Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Braz J Biol* 68:1119–1132. doi: 10.1590/S1519-69842008000500019
- Aguilar-Alberola JA, Mesquita-Joanes F (2014) Breaking the temperature-size rule: Thermal effects on growth, development and fecundity of a crustacean from temporary waters. *J Therm Biol* 42:15–24. doi: 10.1016/j.jtherbio.2014.02.016
- Alahuhta J, Johnson LB, Olker J, Heino J (2014) Species sorting determines variation in the community composition of common and rare macrophytes at various spatial extents. *Ecol Complex* 20:61–68. doi: 10.1016/j.ecocom.2014.08.003
- Algarte VM, Rodrigues L, Landeiro VL, et al (2014) Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: Does the use of biological traits matter? *Hydrobiologia* 722:279–290. doi: 10.1007/s10750-013-1711-6
- Astorga A, Oksanen J, Luoto M, et al (2012) Distance decay of similarity in freshwater communities: Do macro- and microorganisms follow the same rules? *Glob Ecol Biogeogr* 21:365–375. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00681.x
- Blanchet G, Legendre P, Borcard D (2008) Forward selection of spatial explanatory variables. *Ecology* 89:2623–2632. doi: 10.1890/07-0986.1
- Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecol Modell* 153:51–68. doi: 10.1016/S0304-3800(01)00501-4
- Brochet AL, Gauthier-Clerc M, Guillemain M, et al (2010) Field evidence of dispersal of branchiopods, ostracods and bryozoans by teal (*Anas crecca*) in the Camargue (southern France). *Hydrobiologia* 637:255–261. doi: 10.1007/s10750-009-9975-6
- Campos R, Conceição EO, Pinto MBO, et al (2017) Evaluation of quantitative sampling methods in pleuston: an example from ostracod communities. *Limnol - Ecol Manag Intl Waters* 63:36–41. doi: 10.1016/j.limno.2017.01.002
- Castillo-Escrivà A, Rueda J, Zamora L, et al (2016a) The role of watercourse versus overland dispersal and niche effects on ostracod distribution in Mediterranean streams (eastern Iberian Peninsula). *Acta Oecologica* 73:1–9. doi: 10.1016/j.actao.2016.02.001
- Castillo-Escrivà A, Valls L, Rochera C, et al (2016b) Disentangling environmental, spatial, and historical effects on ostracod communities in shallow lakes. *Hydrobiologia* 1–12. doi: 10.1007/s10750-016-2945-x

- Castillo-Escrivà A, Valls L, Rochera C, et al (2016c) Spatial and environmental analysis of an ostracod metacommunity from endorheic lakes. *Aquat Sci* 78:707–716. doi: 10.1007/s00027-015-0462-z
- Castillo-Escrivà A, Valls L, Rochera C, et al (2017) Metacommunity dynamics of Ostracoda in temporary lakes: Overall strong niche effects except at the onset of the flooding period. *Limnol - Ecol Manag Inl Waters* 62:104–110. doi: 10.1016/j.limno.2016.11.005
- Chase JM (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proc Natl Acad Sci* 104:17430–17434. doi: 10.1073/pnas.0704350104
- Da Silva PG, Hernández MIM (2015) Scale-dependence of processes structuring dung beetle metacommunities using functional diversity and community deconstruction approaches. *PLoS One* 10:1–29. doi: 10.1371/journal.pone.0123030
- De Bie T, De Meester L, Brendonck L, et al (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecol Lett* 15:740–747. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01794.x
- Escrivà A, Poquet J, Mesquita-Joanes F (2015) Effects of environmental and spatial variables on lotic ostracod metacommunity structure in the Iberian Peninsula. *Inl Waters* 5:283–294. doi: 10.5268/IW-5.3.771
- Gonzalez A (2009) Metacommunities : Spatial Community Ecology. *Encycl Life Sci* 1–8. doi: 10.1002/9780470015902.a0021230
- Göthe E, Baattrup-Pedersen A, Wiberg-Larsen P, et al (2016) Environmental and spatial controls of taxonomic versus trait composition of stream biota. *Freshw Biol.* doi: 10.1111/fwb.12875
- Gronroos M, Heino J, Siqueira T, et al (2013) Metacommunity structuring in stream networks : roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and Evolution* 3: 4473-4487. doi: 10.1002/ece3.834
- Hájek M, Roleček J, Cottenie K, et al (2011) Environmental and spatial controls of biotic assemblages in a discrete semi-terrestrial *habitat*: Comparison of organisms with different dispersal abilities sampled in the same plots. *J Biogeogr* 38:1683–1693. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02503.x
- Heino J (2011) A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. *Freshw Biol* 56:1703–1722. doi: 10.1111/j.1365-2427.2011.02610.x
- Heino J, Melo AS, Siqueira T, Soininen J (2014) Metacommunity organisation , spatial extent and dispersal in aquatic systems : patterns , processes and prospects. doi: 10.1111/fwb.12533
- Heino J, Mendoza G De (2016) Predictability of stream insect distributions is dependent on niche position, but not on biological traits or taxonomic relatedness of species. *Ecography* 39: 1216-1226. doi: 10.1111/ecog.02034
- Higuti J, Declerck SAJ, Lansac-Tôha FA, et al (2010) Variation in ostracod (Crustacea, Ostracoda) communities in the alluvial valley of the upper Paraná River (Brazil) in relation to substrate. *Hydrobiologia* 644:261–278. doi: 10.1007/s10750-010-0122-1

- Higuti J, Martens K (2012a) Description of a new genus and species of Candonopsini (Crustacea, Ostracoda, Candoninae) from the alluvial valley of the Upper Paraná River (Brazil, South America). *Eur J Taxon* 1–31.
- Higuti J, Martens K (2012b) On a new cypridopsine genus (Crustacea, Ostracoda, Cyprididae) from the Upper Paraná River Floodplain (Brazil). *Zootaxa* 38:23–38.
- Higuti J, Martens K (2014) Five new species of Candoninae (Crustacea, Ostracoda) from the alluvial valley of the Upper Paraná River (Brazil, South America). *Eur J Taxon* 106:1–36. doi: <http://dx.doi.org/10.5852/ejt.2014.106>
- Higuti J, Martens K (2016) Invasive South American floating plants are a successful substrate for native Central African pleuston. *Biol Invasions* 18:1191–1201. doi: 10.1007/s10530-016-1061-1
- Higuti J, Schön I, Audenaert L, Martens K (2013) On the *Strandesia obtusata/elliptica* lineage (Ostracoda, Cyprididae) in the alluvial valley of the upper Paraná River (Brazil), with the description of three new species. *Crustaceana* 86:182–211. doi: 10.1163/15685403-00003160
- Higuti J, Velho LFM, Lansac-Tôha FA, Martens K (2007) Pleuston communities are buffered from regional flood pulses: The example of ostracods in the Paraná River floodplain, Brazil. *Freshw Biol* 52:1930–1943. doi: 10.1111/j.1365-2427.2007.01821.x
- Hoeinghaus DJ, Winemiller KO, Birnbaum JS (2007) Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: Inferences based on taxonomic vs. functional groups. *J Biogeogr* 34:324–338. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01587.x
- Hubbell SP (2001) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. *Ecology* 32:1771–1772.
- Kiss A (2007) Factors affecting spatial and temporal distribution of Ostracoda assemblages in different macrophyte habitats of a shallow lake (Lake Fehér, Hungary). *Hydrobiologia* 585:89–98. doi: 10.1007/s10750-007-0631-8
- Landeiro VL, Waldez F, Menin M (2014) *Natureza & Conservação: Brazilian J Nat Conserv* 12:42–46. doi: 10.4322/natcon.2014.008
- Lansac-Tôha FM, Meira BR, Segovia BT, et al (2016) Hydrological connectivity determining metacommunity structure of planktonic heterotrophic flagellates. *Hydrobiologia* 781:81–94. doi: 10.1007/s10750-016-2824-5
- Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271–280. doi: 10.1007/s004420100716
- Leibold MA (1996) A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence, and diversity patterns in communities. *Am Nat* 147:784. doi: 10.1086/285879
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, et al (2004) The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x

- Liberto R, Mesquita-Joanes F, César I (2012) Dynamics of pleustonic ostracod populations in small ponds on the Island of Martín García (Rio de la Plata, Argentina). *Hydrobiologia* 688:47–61. doi: 10.1007/s10750-011-0600-0
- Lindström ES, Langenheder S (2012) Local and regional factors influencing bacterial community assembly. *Environ Microbiol Rep* 4:1–9. doi: 10.1111/j.1758-2229.2011.00257.x
- Martens K, Behen F (1994) A Checklist of the Recent Non-Marine Ostracods (Crustacea, Ostracoda) from the Inland Waters of South America and Adjacent Islands. *Trav Sci Du Mus Natl D'Histoire Nat Luxemb* 22:1–81.
- Martens K, Schön I, Meisch C, Horne DJ (2008) Global diversity of ostracods (Ostracoda, Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:185–193. doi: 10.1007/s10750-007-9245-4
- Matsuda JT, Lansac-Toha FA, Martens K, et al (2015) Association of body size and behavior of freshwater ostracods (Crustacea, Ostracoda) with aquatic macrophytes. *Aquat Ecol* 49:321–331. doi: 10.1007/s10452-015-9527-2
- Meisch C (2000) Freshwater Ostracoda of Western and Central Europe. In: Schwoerber J, Zwick P (eds) *Süßwasserfauna von Mitteleuropa* 8/3. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, p 522
- Nabout C, Siqueira T, Bini LM, Nogueira IDS (2009) No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica* 1–7. doi: 10.1016/j.actao.2009.07.002
- Ng ISY, Carr CM, Cottenie K (2009) Hierarchical zooplankton metacommunities: Distinguishing between high and limiting dispersal mechanisms. *Hydrobiologia* 619:133–143. doi: 10.1007/s10750-008-9605-8
- Padial A, Thomaz SM, Agostinho AA (2009) Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia* 624: 161-170.
- Padial A, Ceschin F, Declerck SAJ, et al (2014) Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. 9:1–8. doi: 10.1371/journal.pone.0111227
- Pagioro TA, Thomaz SM (1999) Influence of the decomposition of *Eichhornia azurea* on selected abiotic limnological variables of different environments of the floodplain of the Parana River. *Acta Limnol Bras* 11:157–171.
- Pandit SN, Kolasa J, Cottenie K, Kolasa J (2009) Contrasts between Habitat Generalists and Specialists: An Empirical Extension to the Basic Metacommunity Framework. *Ecology* 90:2253–2262.
- Pereira LC, Lansac-Tôha FA, Martens K, Higuti J (2017) Biodiversity of ostracod communities (Crustacea, Ostracoda) in a tropical floodplain. *Inland Waters* (no prelo).
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D (2006) Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87:2614–2625. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[2614:VPOSDM]2.0.CO;2

- Petsch DK, Dias JD, De J (2015) Temporal nestedness in Chironomidae and the importance of environmental and spatial factors in species rarity. *Hydrobiologia* 745:181-193 doi: 10.1007/s10750-014-2105-0
- Pinto RL, Rocha CEF, Martens K (2004) On the genus *Penthesilenula* Rossetti and Martens, 1998 (Crustacea, Ostracoda, Darwinulidae) from (semi-) terrestrial habitats in São Paulo State (Brazil), with the description of a new species. *J Nat Hist* 38:2567–2589. doi: 10.1080/00222930310001647424
- R Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Ricklefs RE (1987) Community Diversity: Relative Roles of and Regional Processes. *Science* 235:167–171. doi: 10.1126/science.235.4785.167
- Rossetti G, Martens K (1998) Taxonomic revision of the Recent and Holocene representatives of the family Darwinulidae (Crustacea, Ostracoda), with a description of three new genera. *Bull l’Institut R des Sci Nat Belgique, Sci la Terre* 68:55–110.
- Siqueira T, Bini LM, Roque FO, et al (2011) Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography* 1–10. doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.06875.x
- Souza Filho EE (2009) Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. *Brazilian J Biol* 69:707–716. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842009000300024>
- Thomaz SM, Cunha ER (2010) The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages’ composition and biodiversity. *Acta Limnol Bras* 22:218–236. doi: 10.4322/actalb.02202011
- Winegardner AK, Jones BK, Ng ISY, et al (2012) The terminology of metacommunity ecology. *Trends Ecol. Evol.* 27:253–254.
- Zhai M, Nováček O, Výravský D, et al (2015) Environmental and spatial control of ostracod assemblages in the Western Carpathian spring fens. *Hydrobiologia* 745:225–239. doi: 10.1007/s10750-014-2104-1
- Zimmerman GM, Goetz H (1985) Use of an improved statistical method for group comparisons to study effects of prairie fire. *America (NY)* 66:606–611.

APÊNDICE 1 - Coordenadas geográficas, tipos de sistemas e substrato e características abióticas das diferentes localidades. *Eichhornia crassipes* (Ec), *Salvinia auriculata* (Sa), *Salvinia herzogii* (Sh), *Limnobium laevigatum* (Ll), *Salvinia mínima* (Sm), *Nymphaea amazonun* (Na), *Eichhornia azurea* (Ea), *Hydrocotyle ranunculoides* (Hr), *Utricularia foliosa* (Uf), *Egeria najas* (En). Temperatura da água (TA), condutividade elétrica (CE), oxigênio dissolvido (OD), perímetro da lagoa (PE) e grau de conectividade (CO).

Nome da localidade	Sistema	Substrato	Coordenadas	pH	CE ( $\mu\text{S}/\text{cm}^{-1}$ )	OD ( $\text{mg}/\text{L}^{-1}$ )	TA ( $^{\circ}\text{C}$ )	PE (Km)	CO (Km)
1. Pintado	Ivinhema	Ec, Sm	22°57'04.9"S 53°38'43.1"W	6,35	50,50	0,81	29,40	8,63	0,56941
2. Peroba	Ivinhema	Ec, Sm, Ea	22°54'39.4"S 53°38'34.5"W	6,19	48,20	0,15	29,10	2,26	0,08524
3. Campinho	Ivinhema	Ec, Hr, Sh, Ll	22°51'48.4"S 53°36'53.3"W	4,71	22,20	0,19	27,50	1,75	0,14781
4. Boca do Ipoitã	Ivinhema	Ec, Sa, Hr	22°50'08.1"S 53°33'58.5"W	6,09	44,80	0,14	30,70	0,74	0,00001
5. Patos	Ivinhema	Ec, Sm, Ea	22°49'0.53"S 53°33'20.3"W	5,93	42,80	0,14	30,20	20,09	1,37629
6. Nelsão	Ivinhema	Ec, Sm, Ea	22°49'32.5"S 53°33'50.8"W	6,14	42,30	0,62	31,10	1,53	0,00001
7. Sumida	Ivinhema	Ec, Ea, Hr, Sh	22°46'56.1"S 53°29'38.5"W	6,47	48,70	0,16	31,80	6,53	3,80358
8. Joaninha	Ivinhema	Uf, Ec	22°48'22.8"S 53°33'17.1"W	6,20	46,70	0,73	32,30	1,70	0,03780
9. Finado Raimundo	Ivinhema	Ec, Sm, Ea	22°47'48.6"S 53°32'11.6"W	6,43	49,20	2,54	31,10	7,98	0,12580
10. Xirica	Paraná	Ec, Ea	22°46'48.2"S 53°22'59.6"W	6,29	54,20	3,42	30,00	2,06	0,00001
11. Pombas	Paraná	Ec, Sm, Sh, Na	22°47'59.5"S 53°21'36.9"W	6,57	62,00	4,87	29,00	1,05	0,01183
12. Mazeninho	Paraná	Ec, Sm, Na	22°46'46.6"S 53°20'59.8"W	6,48	72,00	3,83	31,30	1,20	0,00001
13. Ilha Pacu	Paraná	Ec, Sh, Na	22°47'29.5"S 53°19'49.7"W	6,90	59,20	4,89	29,00	0,34	0,00001
14. Santa Rosa	Paraná	Ea, En, Sh, Ll	22°46'21.3"S 53°18'15"W	6,68	59,90	5,21	30,50	0,80	0,00001
15. Bilé	Paraná	Ec	22°45'13.7"S 53°17'0.6"W	6,42	80,90	2,15	33,70	2,28	0,00001
16. Leopoldo	Paraná	Ec, Sa	22°45'16.6"S 53°15'58.1"W	6,65	79,90	4,72	31,70	2,51	0,00001
17. Pau Véio	Paraná	Uf, Na, Ea	22°44'56.1"S 53°15'31.6"W	6,43	63,60	3,90	30,60	1,07	0,00001
18. Garças	Paraná	Ea, Sa	22°43'31.1"S 53°13'10.5"W	6,56	67,10	4,36	33,10	5,14	0,12634
19. Guaraná	Baía	Ec, Uf, Na, Sa, Ll, Hr	22°43'16.6"S 53°18'17.1"W	5,79	36,60	0,24	29,30	2,51	0,09630
20. Valeta	Baía	Ec, Uf	22°43'55.3"S 53°17'58.3"W	6,32	43,50	2,18	31,50	0,74	0,00001
21. Mané Cotia	Baía	Ll, Ec, Ea	22°43'16.4"S 53°17'0.50"W	5,95	43,70	0,40	30,50	1,85	0,00001
22. Pousada das Garças	Baía	Hr, Na	22°42'01.2"S 53°15'19.6"W	6,13	34,80	3,70	29,90	1,66	0,00001
23. Porcos	Baía	Sh, Ec, Hr	22°42'0.45"S 53°14'42.9"W	6,14	41,00	1,13	32,40	1,89	0,00001
24. Aurélio	Baía	Ea, Ec, Uf, Hr	22°41'37.7"S 53°13'54.3"W	5,95	43,80	0,53	31,60	1,34	0,00001
25. Maria Luiza	Baía	Ec, Uf, Ea, Ll	22°40'28.7"S 53°13'10.7"W	5,90	32,10	0,99	32,20	3,95	0,00001
26. Suja	Baía	Ec, Sh, Ea	22°40'0.02"S 53°12'46.6"W	5,54	26,70	1,83	31,60	3,10	1,07020
27. Gavião	Baía	Ec, Sh	22°40'52.1"S 53°12'58.0"W	5,66	23,20	2,45	31,20	0,63	0,00001