

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

CARLOS EDUARDO AGUIAR SOARES

**Padrões de distribuição de abundância de espécies e defasagem temporal da  
comunidade de amebas testáceas em diferentes escalas espaciais**

Maringá  
2013

CARLOS EDUARDO AGUIAR SOARES

**Padrões de distribuição de abundância de espécies e defasagem temporal da comunidade de amebas testáceas em diferentes escalas espaciais**

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

Orientador: Dr. Luiz Felipe Machado Velho

Maringá  
2013

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

S676p Soares, Carlos Eduardo Aguiar, 1985-  
Padrões de distribuição de abundância de espécies e defasagem temporal da comunidade de amebas testáceas em diferentes escalas espaciais / Carlos Eduardo Aguiar Soares. -- Maringá, 2013.  
45 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--  
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2013.  
Orientador: Dr. Luiz Felipe Machado Velho.

1. Amebas testáceas (Protozoa - Rhizopoda), Comunidades de - Defasagem temporal - Escalas espaciais - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Zooplâncton de água doce - Ecologia - 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. -579.43178209816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

CARLOS EDUARDO AGUIAR SOARES

**Padrões de distribuição de abundância de espécies e defasagem temporal da comunidade de amebas testáceas em diferentes escalas espaciais**

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

Prof. Dr. Fábio Amodeo Lansac-Tôha  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Geziele Mucio Alves  
Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Nadson Ressye Silva Simões  
Universidade Federal do Pará

Aprovada em: 16 de setembro de 2013.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico este trabalho a todos aqueles que  
contribuíram para sua realização.

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Luiz Felipe Machado Velho pela confiança e amizade.

Ao Dr. Paulo de Marco Júnior pela a atenção e oportunidade de produtivas discussões ao longo do processo do meu amadurecimento intelectual.

Ao Dr. Fábio Amodeo Lansac-Tôha e Dra. Claudia Costa Bonecker.

A todos os professores que tive no PEA.

Ao Dr. Nadson Ressayé Simões da Silva pela amizade e discussões sempre muito produtivas.

A todos meu familiares, em especial meus pais, pela paciência e amor incondicional. À minha querida mãe pela força e confiança depositada. Às minhas irmãs pela torcida em todos os momentos.

Aos amigos de Brasília por todas as alegrias já compartilhadas. E aos amigos que fiz em Maringá e Goiânia.

Aos amigos e colegas de trabalho do laboratório de zooplâncton do Nupélia pelos momentos de alegria compartilhados.

A toda galera do TheMetaLand – Theory, Metacomunity & Landscape em especial à Camila Kurzmann Fagundes.

Aos amigos de REP Danilo Rezende e Rafael Borri pelos ensinamentos de como não organizar uma casa (kkkkk..., brincadeira!). Principalmente agradeço pelo companheirismo, amizade, discussões políticas, científicas, filosóficas e sobrenaturais.

A todos os funcionários do PEA/NUPÉLIA, pois de alguma forma fazem parte deste trabalho.

A CAPES pela bolsa concedida.

Ao PELD/CNPq pelo apoio financeiro.

# **Padrões de distribuição de abundância de espécies e defasagem temporal da comunidade de amebas testáceas em diferentes escalas espaciais**

## **RESUMO**

Sistemas ecológicos são variáveis ao longo do tempo e espaço. Dessa maneira, a variabilidade da abundância dos indivíduos de diferentes espécies deve se modificar ao longo do tempo devido a fatores ambientais, por exemplo. Além disso, os padrões ecológicos são espacialmente dependentes, pois determinados fatores que influenciam na formação dos padrões podem predominar em particular escala espacial. Logo, é esperado que padrões de distribuição de abundância de espécies e modificação de comunidades ecológicas sejam dependentes da escala espacial de observação. Para testar isso utilizamos dados da comunidade de tecamebas obtidos de um programa de estudo ecológico de longa duração (2000-2011) realizado na planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil). Verificamos que as comunidades de tecamebas em escalas espaciais mais restritas possuem um padrão de distribuição de abundância distinto daquele em escala maior. E isso se manteve em distintos períodos do ano. Demonstrando que a sazonalidade da região estudada não modifica padrão geral de dependência da escala espacial da distribuição de abundância de espécies de tecamebas. Com relação a modificação de comunidade de tecamebas foi possível observar que a taxa de modificação da abundância de indivíduos da comunidade de tecamebas é diferentes de acordo com escalas espaciais.

**Palavras-chave:** Zooplâncton. Modelos de distribuição de abundância de espécies. Defasagem temporal da comunidade de tecamebas. Planície de inundação. Variabilidade interanual. Escalas espaciais.

## **Species abundance distribution and time lag in community of the testate amoebae at different spatial scales**

### ***ABSTRACT***

Ecological systems are variable over time and space. Thus, the variability of the abundance of individuals of different species should change over time due to environmental factors. Ecological patterns are spatially dependent, because certain factors that influence the formation of patterns may predominate in particular spatial scale. Therefore, it is expected that the distribution patterns of species abundance and modification of ecological communities are dependent on the spatial scale. We used data from the community of testate amoebae obtained from a program of long-term ecological study (2000-2011) conducted in the floodplain of the upper Paraná River (Brazil). We found that the communities of testate amoebae in spatial scales have a more restricted distribution pattern of abundance than that in larger scale. We demonstrated that the seasonality of the region studied does not change the general pattern of dependence on spatial scale distribution of species abundance of testate amoebae. Regarding the modification of community testate amoebae was observed that the rate of change in the abundance of individuals in the community of testate amoebae is different according to spatial scales.

***Keywords:*** Zooplankton. Species abundance distribution. Time lag of the testate amoebae community. Floodplain. Interannual variability. Spatial scales.



Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *European Journal of Protistology*. Disponíveis em: <<http://www.journals.elsevier.com/european-journal-of-protistology/>>.

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>OS PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DE ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES DE TECAMEBAS (ARCELLINIDA &amp; EUGLYPHIDA) EM DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS NÃO SÃO ALTERADOS PELA SAZONALIDADE.....</b>	<b>11</b>
	<b>RESUMO.....</b>	<b>11</b>
	<b>ABSTRACT.....</b>	<b>11</b>
1.1	INTRODUÇÃO.....	12
1.2	MATERIAIS E MÉTODOS.....	13
1.2.1	<i>Área de estudo.....</i>	13
1.2.2	<i>Amostragem.....</i>	14
1.2.3	<i>Análises das amostras biológicas.....</i>	15
1.2.4	<i>Análises de dados.....</i>	15
1.3	RESULTADOS.....	16
1.4	DISCUSSÃO.....	20
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>24</b>
<b>2</b>	<b>AS MUDANÇAS TEMPORAIS DA COMUNIDADE DE TECAMEBAS (ARCELLINIDA E EUGLYPHIDA) INDEPENDE DA ESCALA ESPACIAL E DE FATORES AMBIENTAIS.....</b>	<b>26</b>
	<b>RESUMO.....</b>	<b>26</b>
	<b>ABSTRACT.....</b>	<b>26</b>
2.1	INTRODUÇÃO.....	27
2.2	MATERIAIS E MÉTODOS.....	29
2.2.1	<i>Área de estudo.....</i>	29
2.2.2	<i>Amostragem.....</i>	29
2.2.3	<i>Análises das amostras biológicas.....</i>	30
2.2.4	<i>Análises de dados.....</i>	30
2.3	RESULTADOS.....	33
2.4	DISCUSSÃO.....	38
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>42</b>
<b>3.</b>	<b>CONCLUSÕES GERAIS.....</b>	<b>44</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>45</b>

# **1 OS PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DE ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES DE TECAMEBAS (ARCELLINIDA & EUGLYPHIDA) EM DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS NÃO SÃO ALTERADOS PELA SAZONALIDADE**

## **RESUMO**

A distribuição de abundância de espécies é um dos temas mais antigos na Ecologia, porém, somente nas últimas décadas tem sido explorado como a distribuição varia em escalas espaciais e sazonais. Como em muitos outros campos da Ecologia, esse tema tem sido pouco explorado em comunidades de microrganismos. Nesse contexto, utilizamos dados de longa duração para investigar como a distribuição de abundância de espécies de tecamebas se comporta em relação aos modelos teóricos série logarítmica e log-normal, quando a escala espacial é alterada. Investigamos também se a sazonalidade regional tem influência nos “comportamentos” observados. Os dados utilizados foram obtidos em um estudo ecológico de longa duração (2000-2011) na planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil). Usando o critério de Akaike, escolhemos o modelo teórico que melhor se ajusta aos dados de seis locais (escala local), três subsistemas (escala intermediária) e um sistema (escala regional) ao longo de todo período de estudo e em fases hidrológicas distintas (limnofase e potamofase). De maneira geral, a comunidade de tecamebas em escalas espaciais mais restritas (local e intermediária), se ajustaram melhor ao modelo série logarítmica, e em escala maior (regional) ao modelo log-normal. Esse padrão se manteve nos distintos períodos hidrológicos. Os resultados mostram que a marcada sazonalidade da região estudada não interferiu no padrão geral de dependência da escala espacial da distribuição de abundância de espécies de tecamebas. Ao final inferimos sobre os possíveis processos que controlam o padrão encontrado.

## ***ABSTRACT***

The species abundance distribution (SAD) is one of the oldest themes in ecology. However, only in recent decades has been exploited as the SAD varies in spatial and temporal scales. As in many other fields of ecology, this topic has been underexplored to communities of microorganisms. In this context, we use long-term data to investigate how the SAD of testate amoebae changes in relation to theoretical models when the spatial scale is changed. We also investigated whether the regional seasonality influences the results observed. Data were

obtained on a long-term ecological study (2000-2011) in the floodplain of the Upper Paraná River (Brazil). Using the Akaike criterion to choose the theoretical model that best fits the data from six locations (local scale), three subsystems (intermediate scale) and a system (regional scale) in the all period and different hydrological periods (limnophase and potamophase). In general, the data of testate amoebae community in tighter smaller spatial scales (local and intermediate) were best fitted to the logarithmic series model and on a larger scale (regional) to the log-normal model. This pattern held in different hydrological periods. The results show that the seasonality of the region studied did not affect the general pattern of dependence on the spatial scale of the distribution of abundance of testate amoebae. At the end we speculate the possible processes that control the patterns.

## 1.1 INTRODUÇÃO

A distribuição de abundância de espécies (DAE) é um dos padrões de biodiversidade mais bem explorado em Ecologia (Rosindell & Cornell, 2013). Por meio da DAE é possível capturar um atributo universal das comunidades ecológicas (i.e. identificação das espécies comuns e raras dentro de uma comunidade), porém em uma única escala espacial (Rosindell & Cornell, 2013). A maneira clássica de analisar essas distribuições é plotar em um gráfico o vetor de abundâncias de espécies (escala logarítmica) de uma amostra no eixo y e um *rank* de espécies ordenadas em ordem crescente no eixo x (“*Whittaker plot*”, ver Whittaker, 1965). Do padrão que é revelado por essas distribuições é possível inferir sobre os mecanismos subjacentes, como limitação da dispersão e partição de nicho, ou pode-se utilizar os padrões como uma ferramenta para mensurar impactos na biodiversidade em estudos de conservação (Hubbel, 2001; Tokeshi, 1993; Gray, 1979).

Embora a DAE já tenha sido utilizada em investigações teóricas e aplicadas, a busca pelo melhor modelo matemático para a DAE data de 1932, mas até agora não existe nenhum consenso (Motomura, 1932; McGill, Etienne, Gray, Alonso, Anderson et al., 2007). Isso fez com que houvesse a formulação de dezenas de modelos teóricos, com diferentes pressupostos, para explicar um único padrão ecológico (McGill, Etienne, Gray, Alonso, Anderson et al., 2007; Prado, 2010). E por causa dessa proliferação de modelos tem-se reconhecido, mais recentemente, que a DAE não é um caminho muito informativo para entender os processos que formam comunidades (Warren, Skelly, Schmitz & Bradford, 2011).

Apesar da existência dessa pletora de modelos matemáticos, poucos estudos têm utilizado uma abordagem que investiga com que frequência as formas descritas pelos modelos

aparecem na natureza (ver exemplos em (Hughes, 1986; Ulrich, Ollik & Ugland, 2009). Estudos ainda mais incomuns são aqueles que buscam investigar como as formas da DAE se alteram ao longo do tempo em um mesmo local ou em diferentes escalas espaciais.

Como sistemas ecológicos são dinâmicos temporalmente, é esperado que a abundância dos indivíduos de diferentes espécies varie na escala do tempo (Simões, Lansac-Tôha, Velho, Bonecker, 2012). Além disso, também esperamos que os padrões sejam espacialmente dependentes, porque determinados fatores pode predominar em determinada escala espacial (Levin, 1992). Assim, mudanças na DAE podem, pelo menos em parte, conter alguma informação sobre tais processos (Rosindell & Cornell, 2013).

A grande gama de modelos matemáticos que descrevem padrões de DAE pode ser incluída em três distribuições gerais (e.g. log-normal, série logarítmica e *power law*) (Magurran, 2004). A distribuição série logarítmica, formulada inicialmente por Fisher, Corbet & Willians (1943), representa o resultado de dispersão aleatória de uma grande comunidade ecológica, uma metacomunidade (Hubbell, 2001). Ela prevê que as diferenças entre a proporção de espécies raras e dominantes são mais homogêneas, o que é geralmente associado a situações em que reduzido número de fatores controla as comunidades (Magurran, 2004), como observado em ambientes instáveis ou em estágios sucessionais iniciais (Whittaker, 1965).

A distribuição log-normal é caracterizada pela existência de reduzido número de espécies com grande abundância de indivíduos e a maior parte da comunidade contém espécies raras (Preston, 1948). Uma das explicações para esse padrão pode ser atribuída a modelos mais embasados ecologicamente por divisão de nicho (Tokeshi, 1993). E alternativamente como uma consequência do teorema do limite central, que trata variações ao acaso e interações da grande quantidade de fatores determinantes como controladores que governam a ecologia das comunidades e responsável pelo padrão log-normal (May, 1975).

Diante disso, o objetivo do presente estudo é apresentar os ajustes de modelos de distribuição de abundância de espécies de tecamebas, em diferentes escalas espaciais, e verificar se a sazonalidade da região estudada causa alguma mudança nesses ajustes.

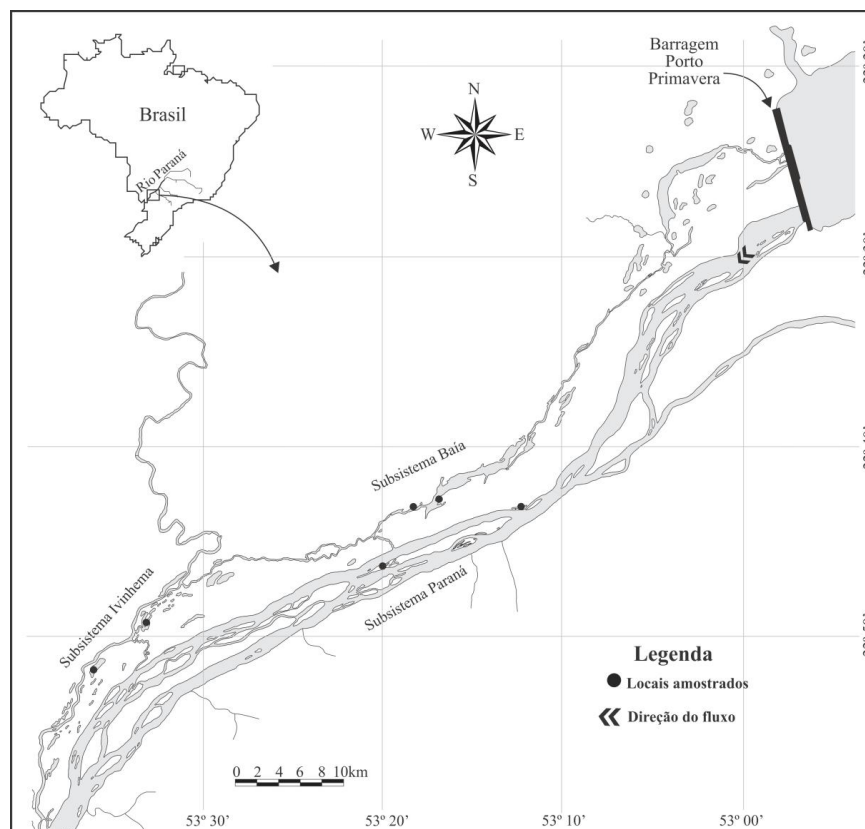
## 1.2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 1.2.1 Área de estudo

A bacia do rio Paraná possui a quarta maior área de drenagem do mundo, abrangendo 10% do território brasileiro, além de possuir o segundo maior rio da América do Sul, com

mais de 4.500 km de extensão (Agostinho, Pelicice, Petry, Gomes & Júlio, 2007). O trecho estudado está inserido na planície de inundação do alto rio Paraná, entre a foz do rio Paranapanema e a foz do rio Ivinhema, sendo este o último trecho não represado em território brasileiro ( $22^{\circ}40'S$ – $23^{\circ}00'S$ ;  $53^{\circ}00'W$ – $53^{\circ}40'W$ , Figura 1).

As planícies de inundação, associadas a grandes rios, são sistemas dinâmicos temporal e espacialmente. Essas paisagens apresentam marcada sazonalidade (i.e. limnofase e potamofase), com periódicos alagamentos denominados de pulso de inundação (Neiff, 1990). Esse processo marcadamente influencia nos padrões de diferenciação e homogeneização dos elementos bióticos e abióticos do ecossistema (Thomaz, Bini & Bozelli, 2007).



**Figura 1.** Mapa da área de estudo. Os círculos representam os locais amostrados.

### 1.2.2 Amostragem

Entre 2000 e 2011, amostragens da comunidade de tecamebas, no compartimento planctônico, foram realizadas trimestralmente, com exceção de 2001, quando as amostragens ocorreram em apenas duas ocasiões. As tecamebas foram amostradas na região central de cada ambiente (Figura 1). Um volume de 600 litros de água para cada amostra foi coletado com o auxílio de uma moto-bomba e filtrado em rede de plâncton com  $68 \mu m$  de abertura de

malha. A utilização desse tipo de rede de plâncton pode levar a subestimação da riqueza de espécies, pois muitos indivíduos menores que 68  $\mu\text{m}$  podem não ser capturados. Porém, como a mesma metodologia foi mantida ao longo de todo o estudo, um erro padrão foi conservado para todas as amostras.

### 1.2.3 *Análises das amostras biológicas*

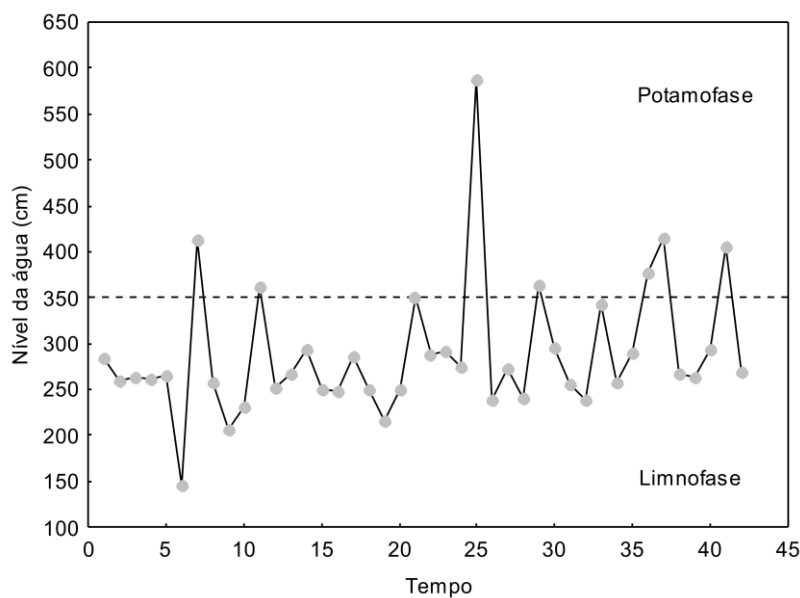
Em laboratório, a identificação taxonômica dos indivíduos foi realizada em microscópio ótico com aumento de até 1000x (Olympus). Para a quantificação dos organismos, foram contados no mínimo 50 indivíduos, em câmara de Sedgewick-Rafter, em três sub-amostragens subsequentes obtidas com pipeta do tipo Hensen-Stempel (2 mL). Considerando que o método de subamostragem é eficiente para estimar a abundância das assembleias, mas que sua riqueza é, em geral, subestimada, após as contagens novas subamostras foram analisadas até que novas espécies não fossem mais registradas. As amostras com reduzido número de organismos foram contadas integralmente. A classificação taxonômica foi baseada em Adl, Simpson, Farmer, Andersen, Anderson et al. (2005). Ao longo de todo manuscrito nos referimos genericamente aos organismos como tecamebas.

### 1.2.4 *Análises de dados*

Ajustamos modelos teóricos de distribuição de abundância de espécies (DAE) aos dados brutos de abundância em três diferentes escalas espaciais, e para toda série temporal (2001 – 2011). Para cada coleta (42 no total) foram ajustados modelos aos dados de seis lagoas (escala local), três subsistemas (Baía, Paraná e Ivinheima) (mesoescala) e para toda a planície de inundação (macroescala). Para fazer os ajustes na escala intermediária e regional os dados foram agrupados somando as abundâncias das espécies entre as amostras.

Para verificar qual dos modelos teóricos os dados empíricos se ajustavam melhor utilizamos o teste de seleção de modelos (McGill, Etienne, Gray, Alonso, Anderson et al., 2007). A seleção de modelos é uma abordagem robusta que oferece a possibilidade que um conjunto de múltiplos modelos teóricos seja confrontado diante aos dados coletados e escolhido aquele que melhor se ajusta aos mesmos. Para isso, utilizamos o critério de informação de Akaike, corrigido para pequenas amostras (AICc), que pode ser interpretado como sendo o peso de um dado modelo teórico para explicar as distribuições de abundâncias observadas (Burnham & Anderson, 2004). Todos os modelos foram ajustados no ambiente computacional MATLAB.

Em cada escala espacial os ajustes foram feitos para todo o conjunto de dados (11 anos) da Pesquisa Ecológica de Longa Duração – PELD no rio Paraná e considerando os períodos hidrológicos (limnofase e potamofase), separadamente. A limnofase e potamofase foram determinadas de acordo com a média da altura do nível da água do rio Paraná, considerando os 20 dias anteriores a cada coleta do material biológico. Para o primeiro período os níveis hidrométricos abaixo de 3,50 m e para o segundo, acima deste valor (Figura 2) (Thomas, Bini e Bozelli, 2007).



**Figura 2.** Série temporal do nível da água no rio Paraná (ano 2000 – 2011). A linha horizontal demarca o limiar entre potamofase (cheia) e limnofase (seca).

### 1.3 RESULTADOS

Ao longo de toda série temporal da Pesquisa Ecológica de Longa Duração - PELD foram identificadas 103 espécies, pertencentes a oito famílias sendo que a família Diffugiidae com 51 espécies foi a que apresentou maior diversidade (Tabela 1). De maneira geral, os resultados dos 420 ajustes de modelos demonstram que, na escala local, os dados de abundância de tecamebas se ajustam melhor ao modelo série logarítmica, e na escala regional, ao modelo log-normal (Tabela 2). Além disso, os resultados evidenciaram que esse padrão não se modifica quando são considerados distintos períodos hidrológicos (Tabela 2 e 3).

**Tabela 1.** Lista de espécies encontrada durante os 11 anos de amostragem na planície de inundação do alto rio Paraná.



---

**ARCELLINIDA****Arcellidae**

- Arcella arenaria* Greff, 1866  
*Arcella brasiliensis* Cunha, 1913  
*Arcella catinus* Pénard, 1890  
*Arcella conica* (Playfair, 1917)  
*Arcella costata* Ehrenberg, 1847  
*Arcella crenulata* Deflandre, 1928  
*Arcella dentata* Ehrenberg, 1938  
*Arcella discoides* Ehrenber, 1843  
*Arcella gibbosa* Pénard, 1890  
*Arcella gibbosa mitriformis* Deflandre, 1928  
*Arcella hemisphaerica* Perty, 1852  
*Arcella hemisphaerica undulata* Deflandre, 1928  
*Arcella megastoma* Pénard, 1902  
*Arcella mitrata* Leidy, 1879  
*Arcella mitrata spectabilis* Deflandre, 1928  
*Arcella nordestina* Vucetich, 1973  
*Arcella rota* Daday, 1905  
*Arcella vulgaris* Ehrenberg, 1830  
*Arcella vulgaris elegans* Deflandre, 1928  
*Arcella vulgaris penardi* Deflandre, 1928  
*Arcella vulgaris undulata* Deflandre, 1928

**Centropyxidae**

- Centropyxis aculeata* (Ehrenberg, 1841)  
*Centropyxis aerophila* Deflandre, 1929  
*Centropyxis aerophila sphagnicola* Deflandre, 1929  
*Centropyxis cassis* (Wallich, 1864)  
*Centropyxis constricta* (Ehrenberg, 1841)  
*Centropyxis discoides* (Penard, 1890)  
*Centropyxis ecornis* (Ehrenberg, 1841)

*Centropyxis gibba* Bartos 1940  
*Centropyxis hirsuta* Deflandre, 1929  
*Centropyxis marsupiformis* (Wallich, 1864)  
*Centropyxis platystoma* (Penard, 1902)  
*Centropyxis spinosa* (Cash, 1905)

### **Difflugidae**

*Cucurbitella crateriformis* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1960  
*Cucurbitella dentata* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1960  
*Cucurbitella dentata crucilobata* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958  
*Cucurbitella dentata quinquilobata* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1960  
*Cucurbitella dentata trilobata* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1960  
*Cucurbitella madagascariensis* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1960  
*Cucurbitella mespiliformis* Penard, 1902  
*Cucurbitella mespiliformis* var. *africana* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1960  
*Cucurbitella mespiliformis* var. *africana* f. *trilobata* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1960  
*Difflugia acuminata* Ehrenberg, 1838  
*Difflugia acuminata inflata* Penard, 1899  
*Difflugia acutissima* Deflandre, 1931  
*Difflugia amphoralis globosa* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958  
*Difflugia amphoralis* var. *cornuta* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958  
*Difflugia angulostoma* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958  
*Difflugia bicruris* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958  
*Difflugia corona* Wallich, 1864  
*Difflugia corona ecornis* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958  
*Difflugia corona tuberculata* Vucetich, 1973  
*Difflugia correntina* Vucetich, 1978  
*Difflugia curvicaulis* Pénard 1899  
*Difflugia difficilis* Thomas, 1955  
*Difflugia elegans* Deflandre, 1926  
*Difflugia fragosa* Hempel, 1898  
*Difflugia globularis* Wallich, 1864  
*Difflugia globulosa* Dujardin, 1837

- Diffflugia gramen* Pénard, 1902
- Diffflugia helvetica multilobata* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958
- Diffflugia kempnyi* Stepánek, 1953
- Diffflugia limnetica* Levander, 1900
- Diffflugia lingula* Pénard, 1911
- Diffflugia lithophila* Pénard, 1902
- Diffflugia lobostoma* Leidy, 1879
- Diffflugia lobostoma cornuta* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958
- Diffflugia lobostoma multilobata* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958
- Diffflugia lobostoma tuberosa* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958
- Diffflugia microclaviformis* Kourov, 1925
- Diffflugia multidentata* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958
- Diffflugia muriformis* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958
- Diffflugia muriformis crucilobata* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958
- Diffflugia nebeloides* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958
- Diffflugia oblonga* Ehrenberg, 1832
- Diffflugia parva* Thomas, 1954
- Diffflugia pleustonica* Dioni, 1970
- Diffflugia pseudogramen* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1960
- Diffflugia schurmanni* Oye, 1932
- Diffflugia stellastoma* Vucetich, 1989
- Diffflugia urceolata* Carter, 1864
- Diffflugia ventricosa* Deflandre, 1926
- Protocucurbitella coroniformis* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1960
- Suiadiffflugia multipora* Green, 1975
- Hyalosphenidae**
- Heleopera* sp.
- Nebela penardiana* Deflandre, 1936
- Lesquereusiidae**
- Lesquereusia mimetica* Pénard, 1911
- Lesquereusia modesta* Rhumbler, 1896
- Lesquereusia modesta* var. *caudata* Playifar, 1917

*Lesquereusia ovalis* Thomas & Gauthier-Lièvre, 1959

*Lesquereusia spiralis* (Ehrenberg, 1840)

*Lesquereusia spiralis* var. *hirsuta* Gauthier-Lièvre & Thomas, 1959

*Lesquereusia spiralis* var. *caudata* Playfair, 1917

*Netzelia oviformis* (Cash, 1909)

*Netzelia tuberculata* (Wallich, 1864)

*Netzelia wailesi* (Ogden, 1980)

### **Plagiopyxidae**

*Hoogenraadia cryptostoma* Gauthier-Lièvre and Thomas, 1958

*Plagiopyxis callida* Pénard, 1910

### **Trigonopyxidae**

*Cyclopyxis impressa* (Daday, 1905)

*Cyclopyxis eurystoma* (Deflandre, 1929)

*Cyclopyxis kahli* (Deflandre, 1929)

## **EUGLYPHIDA**

### **Euglyphidae**

*Euglypha acantophora* (Ehrenberg, 1841)

### **Cyphoderiidae**

*Cyphoderia ampulla* (Ehrenberg, 1840)

## 1.4 DISCUSSÃO

O principal resultado do nosso estudo é que diferentes escalas espaciais revelam uma DAE de tecamebas também distinta, e isso é independente dos períodos hidrológicos que sistemas de planície de inundação estão sujeitos periodicamente.

Teoricamente, o melhor ajuste do modelo série logarítmica, aos dados da comunidade de tecamebas na escala local e de subsistemas, mostra que espécies colonizadoras chegam nesses locais em intervalos aleatórios e ocupam partes no espaço do nicho que restam depois da chegada dos primeiros indivíduos (Magurran, 2004). As regiões pelágicas de ambientes aquáticos límnicos constituem um compartimento dinâmico para organismos planctônicos, devido à variabilidade física e química e alterações hidrodinâmicas (Esteves, 1988). Nesse sentido, as tecamebas habitam preferencialmente regiões bênticas e litorâneas, com somente algumas espécies apresentando capacidade morfológica e fisiológica (i.e tecas com menor

densidade e produção de vacúolos de gasosos) que lhes permitem persistir na região limnética (Alves, Velho, Simões & Lansac-Tôha, 2010; Velho, Lansac-Tôha & Bini, 2003; Velho, Bini & Lansac-Tôha, 2004). Portanto, a forma da curva do modelo série logarítmica, caracterizada pela alta dominância de poucas espécies (i.e. aquelas persistentes como as espécies do gênero *Arcella*) e a maioria das espécies consideradas

**Tabela 2.** Frequência com que os modelos série logarítmica e log-normal foram ajustados à comunidade de tecamebas ao longo de toda série temporal (42 coletas, 11 anos). PR: Paraná, BA: Baía e IVI: Ivinheima; A: Lagoa Ventura; B: Lagoa Patos; C: Lagoa Fechada; D: Lagoa Guaraná; E: Lagoa Osmar; F: Lagoa Garças.

	Região	Subsistemas			Locais					
	Planície	PR	BA	IVI	A	B	C	D	E	F
Série										
logarítmica	12	20	21	<b>27</b>	<b>22</b>	<b>26</b>	<b>18</b>	<b>25</b>	<b>27</b>	<b>20</b>
Log-normal	<b>25</b>	19	20	15	12	14	18	13	12	15

**Tabela 3.** Frequência com que os modelos série logarítmica e log-normal foram ajustados à comunidade de tecamebas no período de limnofase e potamofase. PR: Paraná, BA: Baía e IVI: Ivinheima; A: Lagoa Ventura; B: Lagoa Patos; C: Lagoa Fechada; D: Lagoa Guaraná; E: Lagoa Osmar; F: Lagoa Garças.

	Limnofase										Potamofase									
	Região	Subsistemas			Locais						Região	Subsistemas			Locais					
	Planície	PR	BA	IVI	A	B	C	D	F	G	Planície	PR	BA	IVI	A	B	C	D	E	F
Série logarítmica	9	18	15	20	<b>19</b>	<b>22</b>	<b>14</b>	<b>20</b>	<b>13</b>	<b>12</b>	3	3	6	7	3	6	3	5	6	5
Log-normal	<b>21</b>	14	18	14	8	12	0	10	0	0	4	5	2	1	4	1	4	3	2	2

raras (i.e. aquelas preferencialmente bentônicas e litorâneas que esporadicamente estão presentes no plâncton) reflete as características ecológicas do grupo.

Os resultados que mostraram uma tendência da DAE das tecamebas, em escala regional (metacomunidade), ajustar-se melhor ao modelo teórico log-normal, e podem ser explicados por fatores determinísticos, artefatos amostrais e estatísticos (Magurran 2004).

Em uma abordagem ecológica é predito que a distribuição de abundância log-normal se ajuste melhor a dados onde a comunidade esteja sujeita a condições ambientais mais estáveis, como observado em alguns casos de DAE de borboletas, peixes, himenópteros e plantas de campos úmidos no Cerrado brasileiro (Silva, Cianciaruso & Batalha, 2010). Como a região de estudo tem sofrido alterações significativas na vazão normal do rio, devido à regulação do nível da água por empreendimentos hidrelétricos, que modificam marcadamente aspectos físicos, químicos, ecológicos e sociais de sistemas fluviais, isso não tem, aparentemente, impactos tão danosos quanto alguns tipos de impactos antrópicos que causam aumento do grau de trofia de ecossistemas aquáticos (e.g. enriquecimento de nutrientes por despejo de resíduos orgânicos) (Esteves, 1988). Portanto, a relativa estabilidade ambiental do sistema estudado pode explicar os resultados observados.

Processos amostrais em amostras pequenas podem desconsiderar uma parte da curva da distribuição de abundância não capturar as espécies raras, o que gera a chamada “linha de véu” (*veil line*) (Preston, 1948). Com o aumento do esforço amostral a probabilidade de observar a real distribuição de abundância também cresce. Então, o fato da distribuição de abundância log-normal ter tido mais frequência de ajustes nos dados da metacomunidade, pode ser resultado de um artefato amostral.

Alternativamente, um artefato estatístico sugere que a distribuição log-normal se apresenta em diversos conjuntos de dados, desde a distribuição de times ganhadores na liga colegial americana de *basketball*, até a distribuição de populações humanas pelo mundo ou comunidades de borboletas (May, 1975; Warren, Skelly, Schmitz & Bradford, 2011). Segundo Sizling, Storch, Sizlingova, Reif & Gaston (2009), essa ubiquidade da distribuição log-normal em conjuntos de dados ecológicos e não ecológicos é atribuída ao teorema do limite central, o qual afirma que a distribuição normal de uma variável surge da interação entre vários fatores. Logo, as distribuições de abundância da comunidade de tecamebas também podem estar sujeitas a esse elemento estatístico.

Os resultados apresentados indicam que a frequência com que os dados se ajustam a modelos teóricos é dependente da escala espacial e que não há efeito das variações hidrológicas do sistema analisado. Sugerimos que sejam feitos estudos com uma abordagem

experimental para identificar os mecanismos responsáveis por controlar os padrões de DAE da comunidade de tecamebas.

## REFERÊNCIAS

- Adl, S., Simpson, A., Farmer, M., Andersen, R., Anderson, O., Barta, J., Bowser, S., Brugerolle, G., Fensome, R., Fredericq, S., James, T., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C., Lewis, L., Lodge, J., Lynn, D., Mann, D., Mccourt, R., Mendoza, L., Moestrup, O., Mozley-Standridge, S., Nerad, T., Shearer, C., Smirnov, A., Spiegel, F., Taylor, M., (2005). The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of Protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52, 399-451.
- Agostinho, A.A., Pelicice, F.M., Petry, A., Gomes, L.C., Júlio, H., (2007). Fish diversity in the upper Paraná river basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health Management*, 10, 174-186.
- Alves, G., Velho, L. F., Simões, N. R., Lansac-Tôha, F. A., (2010). Biodiversity of testate amoebae (Arcellinida and Euglyphida) in different habitats of a lake in the Upper Paraná River floodplain. *European Journal of Protistology*, 46, 310- 318.
- Burnham, P.K., Anderson, D.R., (2004). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. New York, Springer-Verlag.
- Fisher, R.A., Corbet, S.A., Williams, C.B., (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology*, 12, 42-58.
- Gray, J.S., (1979). Pollution-induced changes in populations. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B*, 286, 545-561.
- Hubbell, S.P., (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. (1st ed.). Princeton: Princeton University Press.
- Levin, S.A., (1992). The problem of pattern and scale in Ecology. *Ecology*, 73, 1943- 1967.
- Motomura, I., (1932). On the statistical treatment of communities. *Zoological Magazine*, 44, 379-383. English version published in *Oikos*.
- Magurran, A.E., (2004). *Measuring biological diversity*. Malden: Blackwell Publishing.
- May, R.M., (1975). Patterns of species abundance and diversity. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M. (Eds.), *Ecology and evolution of communities* (pp. 81-120). Cambridge: Cambridge University Press.
- McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Benecha, H.K., Dornelas, M., Enquist, B.J., Green J.L., He, F., Hurlbert, A.H., Magurran, A.E., Marquet, P.A., Maurer,



- B.A., Ostling, A., Soykan, C.U., Ugland, K.I., White, E.P., (2007). Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10, 995-1015.
- Preston, F.W., (1948). The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29, 254-283.
- Prado, P.I.K.L., (2010). Distribuições de abundâncias de espécies: avanços analíticos para entender um padrão básico em ecologia. *Revista Ciência e Ambiente*, 39, 611-627.
- Rosindell, J., Cornell, S.J., (2013). Universal scaling of species-abundance distributions across multiple scales. *Oikos*, 122, 1101-1111.
- Silva, I.A., Cianciaruso, M.V., Batalha, M.A., (2010). Abundance distribution of common and rare plant species of Brazilian savannas along a seasonality gradient. *Acta Botanica Brasilica*, 24, 407 - 413.
- Simões, N.R., Lansac-Tôha, F.A., Velho, L.F.M., Bonecker, C.C., (2012). Intra and inter-annual structure of zooplankton communities in floodplain lakes: a long-term ecological research study. *Revista de Biología Tropical*, 60, 1819-1836.
- Sizling, A.L., Storch, D., Sizlingova, E., Reif, J., Gaston, K.J., (2009). Species abundance distribution results from a spatial analogy of central limit theorem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 6691-6695.
- Tokeshi, M., (1993). Species abundance pattern in community structure. *Advances in Ecological Research*, 24, 111-186.
- Thomaz S.M., Bini L.M., Bozelli R.L., (2007). Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579, 1-13.
- Ulrich, W., Ollik, M., Ugland, K.I., (2010). A meta-analysis of species-abundance distributions. *Oikos*, 119, 1149-1155.
- Velho, L. F. M., Lansac-Tôha, F. A. & Bini, L. M., (2003). Influence of Environmental Heterogeneity on the Structure of Testate Amoebae (Protozoa, Rhizopoda) Assemblages in the Plankton of the Upper Paraná River Floodplain, Brazil. *International Review of Hydrobiology*, 88, 154-166.
- Velho, L. F. M., Bini, L. M., Lansac-Tôha, F. A., (2004). Testate amoeba (Rhizopoda) diversity in plankton of the Upper Paraná River Floodplain, Brazil. *Hydrobiologia*, 523, 103-111.
- Whittaker, R.H., (1965). Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147, 250-260.
- Warren, R.J.I.I., Skelly, D.K., Schmitz, O.J., Bradford, M.A., (2011). Universal Ecological Patterns in College Basketball Communities. *PLoS ONE*, 6, e17342.

## **2 AS MUDANÇAS TEMPORAIS DA COMUNIDADE DE TECAMEBAS (ARCELLINIDA E EUGLYPHIDA) INDEPENDE DA ESCALA ESPACIAL E DE FATORES AMBIENTAIS**

### **RESUMO**

Estudos que investigam padrões de mudanças temporais de microrganismos em diferentes escalas espaciais e seus processos reguladores são pouco frequentes. Diante disso, o objetivo desse estudo é verificar as flutuações temporais da abundância de tecamebas em diferentes escalas espaciais e explorar os fatores abióticos que possam explicar essas variações. Utilizamos dados obtidos em um estudo ecológico de longa duração (11 anos) na planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil) para hipotetizar que (i) a variabilidade temporal da comunidade de tecamebas é dependente da escala espacial e (ii) os fatores que influenciam nas dinâmicas temporais da comunidade de tecamebas variam de acordo com essa escala espacial. Análises de defasagem temporal foram realizadas em três escalas espaciais e correlacionadas com a heterogeneidade ambiental e nível da água. Os resultados evidenciaram que, de maneira geral, a abundância da comunidade de tecamebas da região estudada está mudando ao longo do tempo e em diferentes escalas espaciais. As variáveis que esperávamos prever essas mudanças não estiveram correlacionadas com os resultados de defasagem temporal da comunidade de tecamebas. Além disso, a mudança direcional da comunidade de tecamebas não pôde ser explicada pela heterogeneidade ambiental e nível hidrológico em nenhuma das escalas espaciais investigadas.

### ***ABSTRACT***

Investigations of temporal patterns of microorganisms at different spatial scales and its regulatory processes are unusual. Therefore, the aim of this study is to verify temporal fluctuations of abundance of testate amoebae at different spatial scales and explore the environmental factors that might explain these variations. We use data from an ecological study of long duration (11 years) in the floodplain of the Upper Paraná River (Brazil) to hypothesize that: (i) the temporal variability of testate amoebae community is dependent on the spatial scale and (ii) the factors that influence the temporal dynamics of the community of testate amoebae vary according to the spatial scale. Time lag analysis were performed at three spatial scales and correlated with environmental heterogeneity and water level. The results

showed that the community of testate amoebae studied region is changing over time and at different spatial scales. The variables expected to predict these changes were not correlated with the results of time lag analysis of testate amoebae community. Furthermore, the directional change of testate amoebae community cannot be explained by environmental heterogeneity and water level in any of the spatial scales investigated.

## 2.1 INTRODUÇÃO

O reconhecimento de que todas as populações e comunidades ecológicas são inerentemente dinâmicas ao longo do tempo tem importância central nas Ciências Biológicas e Ecologia (Darwin 1859; Cowles 1899). Diante dessa particularidade dos sistemas ecológicos, investigar as mudanças que ocorrem em uma comunidade ao longo do tempo e identificar os fatores que influenciam em tal processo é um dos principais objetivos e desafios das pesquisas ecológicas atuais (Magurran 2011).

A variabilidade temporal nos padrões de abundância relativa é um dos atributos de comunidades que tem recebido considerável atenção ultimamente (Collins et al. 2000; Pereira-Silva et al. 2012; Kampichler et al. 2012). Contudo, pouco tem sido explorado. Por exemplo, como as tendências temporais de mudança das comunidades se apresentam quando é alterada a escala espacial de observação. Um estudo recente utilizando essa abordagem mostrou que as tendências temporais da riqueza de espécies de um grupo de moscas sirfídeas (Diptera, Syrphidae) são dependentes da escala espacial (Keil et al. 2011). Diante das várias evidências empíricas, podemos esperar que a dinâmicas temporais da abundância relativa de comunidades também sejam dependentes da escala espacial, pois, os principais fatores que controlam (i.e. fatores ambientais, interações bióticas e dispersão) podem interagir de diferentes maneiras quando é modificada a escala espacial (Shimida & Wilson 1985). Nesse sentido, evidências empíricas mostram que a relação entre produtividade primária e a diversidade de espécies é variável de acordo com escala espacial, porque o aumento da produtividade influencia positivamente a dissimilaridade da composição de espécies em escalas espaciais maiores (Chase & Leibold 2002).

A dispersão de organismos é um fator que esperamos ser um preditor da variabilidade temporal da abundância relativa na escala regional. Pois, em uma perspectiva de metacomunidades, a alteração da dispersão ao longo do tempo pode impedir o fluxo de organismos entre manchas e assim influenciar nas taxas de imigração e colonização, causando flutuações das abundâncias dos indivíduos em escalas espaciais maiores (Leibold et al. 2004).

De outra maneira, podemos esperar que flutuações temporais da heterogeneidade ambiental influenciam nos padrões temporais da comunidade na escala local e regional (metacomunidade) (White et al. 2010). Uma vez que, em grupos de organismos que possuem capacidade de resistir às condições desfavoráveis, por meio de estados de dormência ou alta tolerância, variações temporais nas condições do ambiente seria uma oportunidade para algumas espécies “encontrarem” seu nicho temporal, independente da escala espacial considerada (Chesson 2000; White et al. 2010).

Tendo em vista os fatores que podem influenciar a variabilidade temporal da abundância de uma comunidade as planícies de inundação associadas a grandes rios são sistemas naturais ideais para testar teorias ecológicas (Tockner et al. 2010). As dinâmicas temporais e espaciais dessas paisagens, periodicamente alagadas, são controladas pelos pulsos de inundação. Esse processo marcadamente influencia nos padrões de dispersão dos organismos e da heterogeneidade ambiental por afetar os níveis de conectividade entre locais, e causar uma homogeneização periódica dos elementos bióticos e abióticos do sistema (Thomaz et al. 2007).

Estudos ecológicos considerando padrões temporais e espaciais da biodiversidade de tecamebas (Arcellinida e Euglyphyda) na região planctônica de ambientes de água doce são recorrentes na literatura científica (exemplos recentes: Velho et al. 2003, 2004; Alves et al. 2010). Diversos estudos (Lansac-Tôha et al. 2009; Velho et al. 1999, 2003, 2004; Alves et al. 2010) têm evidenciado que a presença desse grupo de protozoários no plâncton de alguns ecossistemas de água doce, em especial em planícies de inundação, não é estocástica. Portanto, investigar padrões temporais dessa comunidade utilizando uma série temporal de longa duração (11 anos), e em diferentes escalas espaciais, é factível.

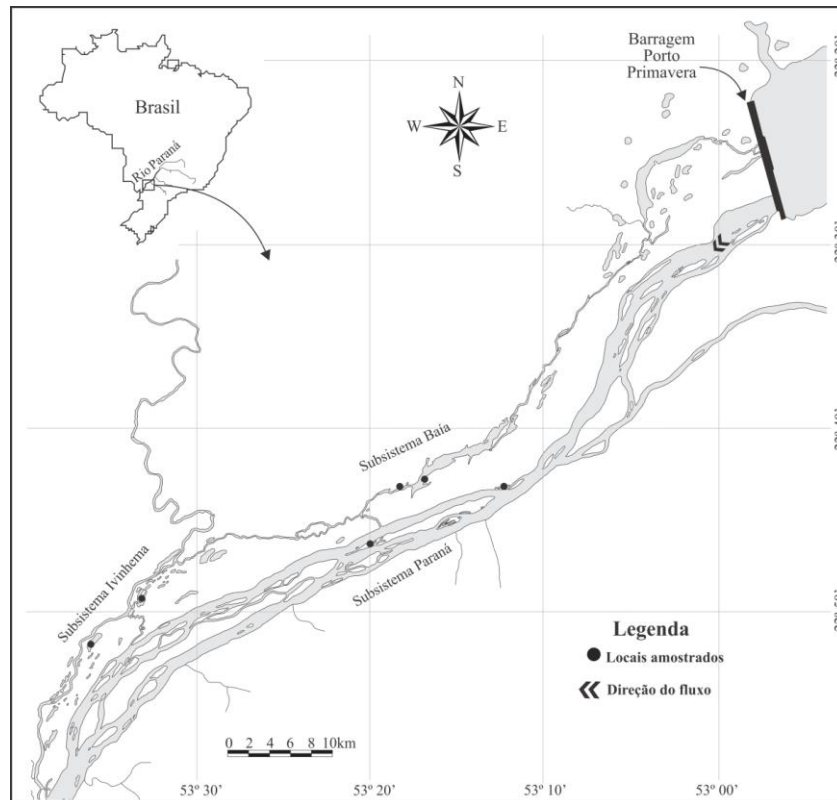
Diante disso, o objetivo desse estudo é avaliar as flutuações temporais da abundância de tecamebas em diferentes escalas espaciais e explorar os fatores abióticos que possam explicar essas variações. As seguintes perguntas foram propostas: (i) A variabilidade temporal da comunidade de tecamebas é dependente da escala espacial?; e (ii) Os fatores que influenciam nas dinâmicas temporais da comunidade de tecamebas variam de acordo com a escala espacial? Esperamos que a tendência de mudança da comunidade de tecamebas varie significativamente entre as escalas espaciais observadas. Ao mesmo tempo, esperamos que a variação do nível do rio tenha maior relação com a tendência temporal, na escala regional (subsistemas e toda a região), e a heterogeneidade ambiental tenha relação com a tendência

temporal, tanto na escala local (lagoas) como regional (toda a região), da abundância das tecamebas no compartimento planctônico.

## 2.2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.2.1 Área de estudo

A bacia do rio Paraná possui a quarta maior área de drenagem do mundo, abrangendo 10% do território brasileiro, além de ser o segundo maior rio da América do Sul com mais de 4.500 km de extensão (Agostinho et al. 2007). Os locais analisados estão inseridos na planície de inundação do alto rio Paraná, entre a foz do rio Paranapanema e a foz do rio Ivinhema, sendo esse o último trecho não represado em território brasileiro ( $22^{\circ}40' - 23^{\circ}00'S$ ;  $53^{\circ}00' - 53^{\circ}40'W$ , Figura 1).



**Figura 1.** Mapa da área de estudo. Os círculos representam os locais amostrados.

### 2.2.2 Amostragem

Entre 2000 e 2011, amostragens da assembleia de tecamebas foram realizadas trimestralmente, com exceção de 2001, quando as amostragens ocorreram em apenas duas ocasiões. Os organismos foram amostrados na região central de cada ambiente (seis locais) (Figura 1). Um volume de 600 litros de água para cada amostra foi coletado com o auxílio de uma moto-bomba e filtrado em rede de plâncton com  $68 \mu m$  de abertura de malha. A

utilização desse tipo de rede de plâncton pode levar a subestimação da riqueza de espécies, pois muitos indivíduos menores que 68  $\mu\text{m}$  provavelmente não foram capturados. Porém, como a mesma metodologia foi mantida durante toda a duração do estudo foi um erro padrão foi conservado para todas as amostras.

As seguintes variáveis abióticas foram mensuradas em cada local e mês de coleta: temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), oxigênio dissolvido ( $\text{mg/L}$ ), pH, condutividade elétrica ( $\mu\text{s/cm}$ ), transparência da água (m), turbidez (NTU), material em suspensão ( $\mu\text{g/L}$ ), alcalinidade ( $\text{mEq/L}$ ), clorofila-*a* ( $\mu\text{g/L}$ ), nitrogênio total ( $\mu\text{g/L}$ ) e fósforo total ( $\mu\text{g/L}$ ). O nível fluviométrico do rio foi mensurado diariamente por meio da medição com uma régua instalada na margem esquerda do rio Paraná.

### 2.2.3 *Análises das amostras biológicas*

Em laboratório, a identificação taxonômica dos indivíduos foi realizada em microscópio ótico com aumento de até 400x (Olympus). Para a quantificação dos organismos, foram contados no mínimo 50 indivíduos, em câmara de Sedgewick-Rafter, em três subamostragens subsequentes obtidas com pipeta do tipo Hensen-Stempel (2 mL). Considerando que o método de subamostragem é eficiente para estimar a abundância das assembleias, mas que sua riqueza é, em geral, subestimada, após as contagens novas subamostras foram analisadas até que novas espécies não fossem mais registradas. As amostras com reduzido número de organismos foram contadas integralmente. A classificação taxonômica foi baseada em Adl et al. (2005). Ao longo de todo manuscrito nos referimos genericamente aos organismos como tecamebas.

### 2.2.4 *Análises de dados*

Para a identificação e avaliação dos padrões temporais da abundância foi utilizada a abordagem de defasagem temporal, proposta por Collins et al. (2000). Essa abordagem consiste em fazer regressões lineares ou não lineares simples, da taxa de mudança da abundância de indivíduos em uma comunidade, em subsequentes intervalos de tempo (defasagem temporal 1, defasagem temporal 2, ..., defasagem temporal *n*). Todas as defasagens temporais entre as coletas de dados foram transformadas com raiz quadrada (sqrt) para que a distância entre os crescentes intervalos de tempo (“*time lag*”) não enviesasse os coeficientes das regressões. As dissimilaridades entre os conjuntos de dados, separados temporalmente, foram mensuradas pela distância euclidiana (DE) dos dados de abundâncias

de espécies, modificados pela transformação de Hellinger (Legendre & Gallagher 2001). Isso torna a análise de defasagem temporal, uma robusta ferramenta para capturar somente as mudanças no padrão de abundância das espécies (Kampichler & van der Jeugd, 2013). As possíveis interpretações teóricas para a inclinação ( $r$ ), coeficiente de determinação ( $r^2$ ) e significância da inclinação são mostrados na Tabela 1.

**Tabela 1.** Interpretações para os valores e significância de  $r$  e  $r^2$ .

Relação simples entre *ADT e o tempo			Valor de $r$ e $r^2$		Interpretações
Significativa	+	Linear			Mudança direcional
			Ambos		
Significativa	+	Linear	baixos	Mudança direcional lenta com alta variação estocástica entre os intervalos	
Significativa	+	Linear	Ambos altos	Forte sinal de mudança direcional e menor ruído entre os intervalos	
Não Significativa	+	Linear			Flutuação ou variação estocástica
Significativa	Não $\neq 0$	Linear			
Significativa	-	Linear			Convergência para comunidade de estado inicial de sucessão

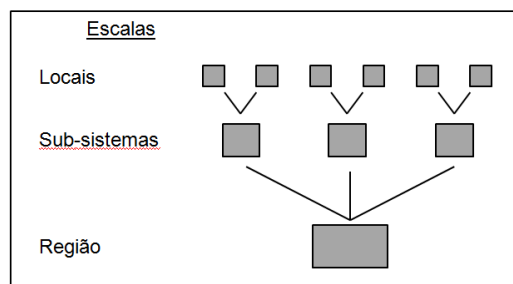
\*ADT: Análise de Defasagem Temporal



Para testar as diferenças entre as taxas de mudança da abundância na comunidade dos diferentes locais e escalas, comparamos as inclinações das regressões e os seus respectivos intervalos de confiança ( $IC \pm 95\%$ ), gerados com regressões lineares simples (mínimos quadrados ordinários), com 10.000 permutações (função `lmodel2`, `rCRAN`) (R Development Core Team 2009).

Para explorar a relação entre as tendências temporais da modificação da comunidade (análise de defasagem temporal da comunidade) e os fatores ambientais (heterogeneidade ambiental e nível do rio), foram utilizadas correlações de “*pearson*” entre matrizes, com 10.000 permutações para avaliar a significância. As correlações foram feitas somente naqueles locais que apresentaram taxa de mudança significativa das abundâncias de espécies, ao longo do tempo. Para produzir as matrizes de dados da comunidade, em maiores escalas, foi feito a soma das abundâncias em crescentes escalas espaciais. Todas as análises foram feitas no ambiente estatístico R (R Development Core Team 2009).

Para realizar as análises em escala local (lagoas – Guaraná, Ventura, Garças, Patos, Fechada e Osmar) foram utilizados os dados de cada local amostrado inicialmente. Conforme aumentamos a escala espacial, esses dados foram reagrupados (subsistemas – Paraná, Baía e Ivinheima) (Figura 1 e 2).

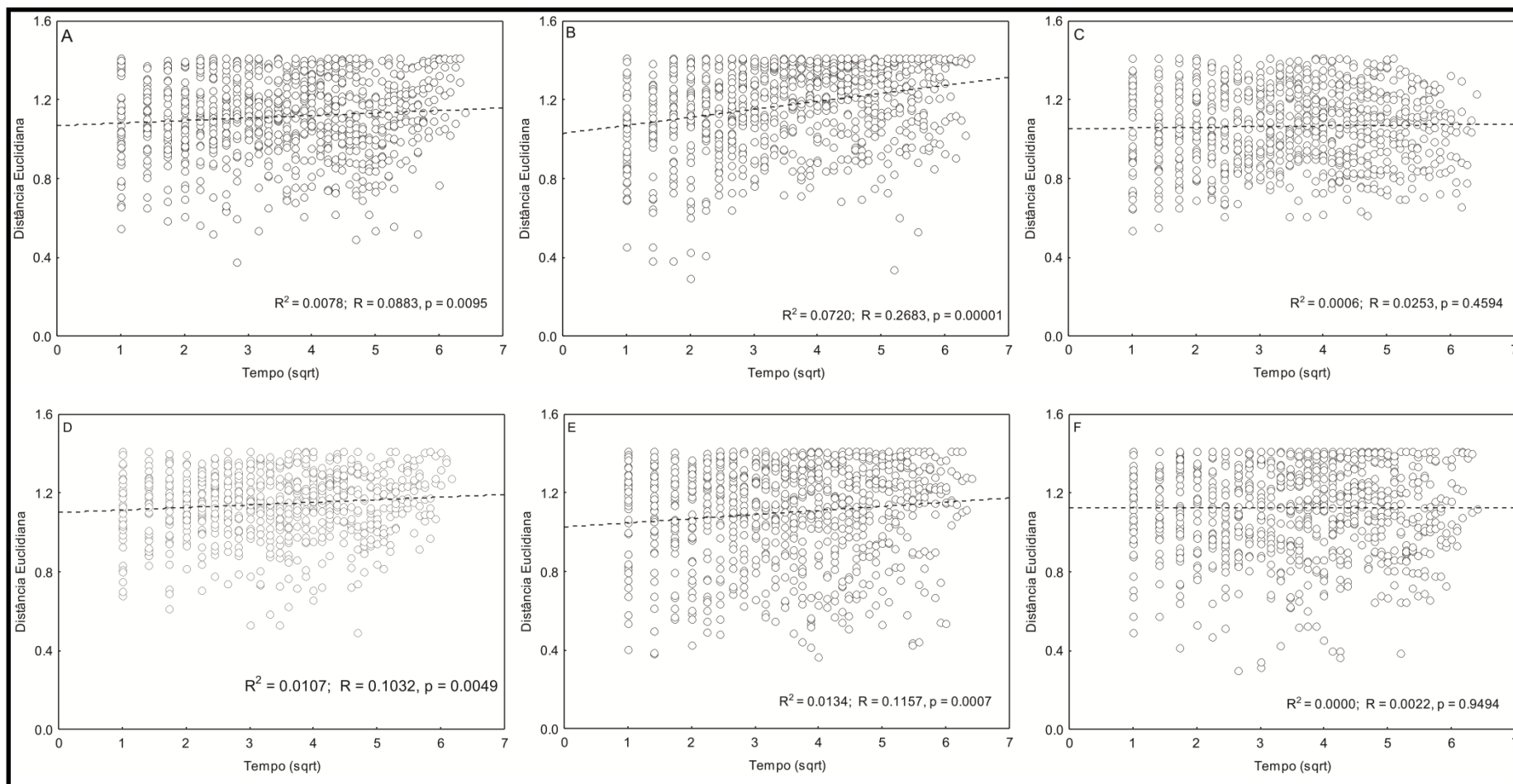


**Figura 2.** Agrupamento para as análises em diferentes escalas espaciais.

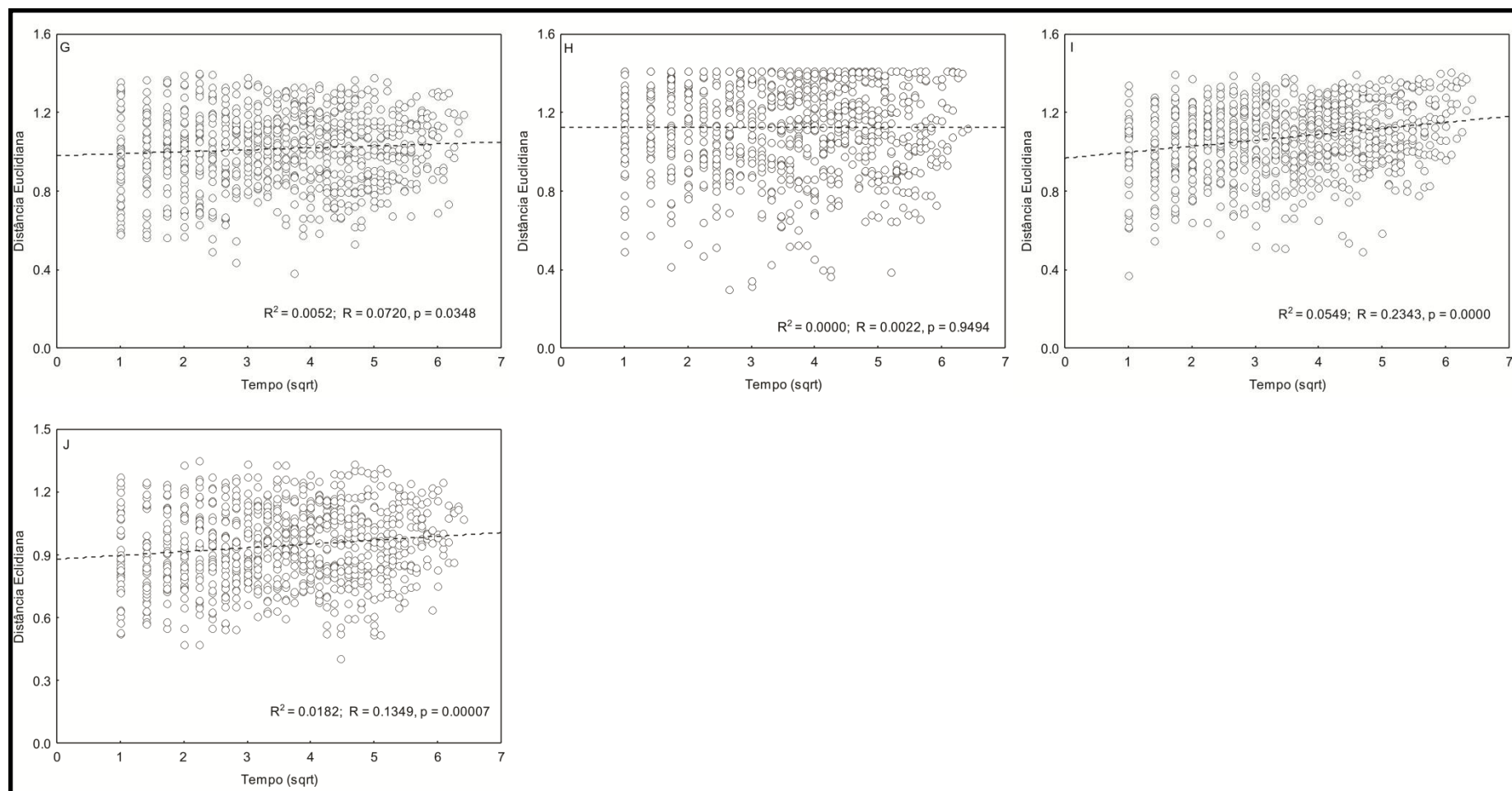
### 2.3 RESULTADOS

A análise de defasagem temporal revelou que todos os pontos analisados demonstraram significativa tendência positiva de modificação da comunidade de tecamebas (Figura 3), exceto aqueles localizados no subsistema Ivinhema e nas lagoas Guaraná e Ventura. A lagoa Garças ( $r = +0,268$ ,  $p < 0,001$ ) e o subsistema Paraná ( $r = +0,234$ ,  $p < 0,001$ ) apresentaram maior tendência positiva ao longo do tempo, seguidos por toda região da

planície de inundação ( $r = +0,134$ ,  $p < 0,001$ ), lagoas Patos ( $r = +0,115$ ,  $p < 0,001$ ), Osmar ( $r = +0,103$ ,  $p = 0,004$ ), Fechada ( $r = +0,088$ ,  $p = 0,009$ ) e subsistema Baía ( $r = +0,072$ ,  $p = 0,03$ ) (Figura 4).

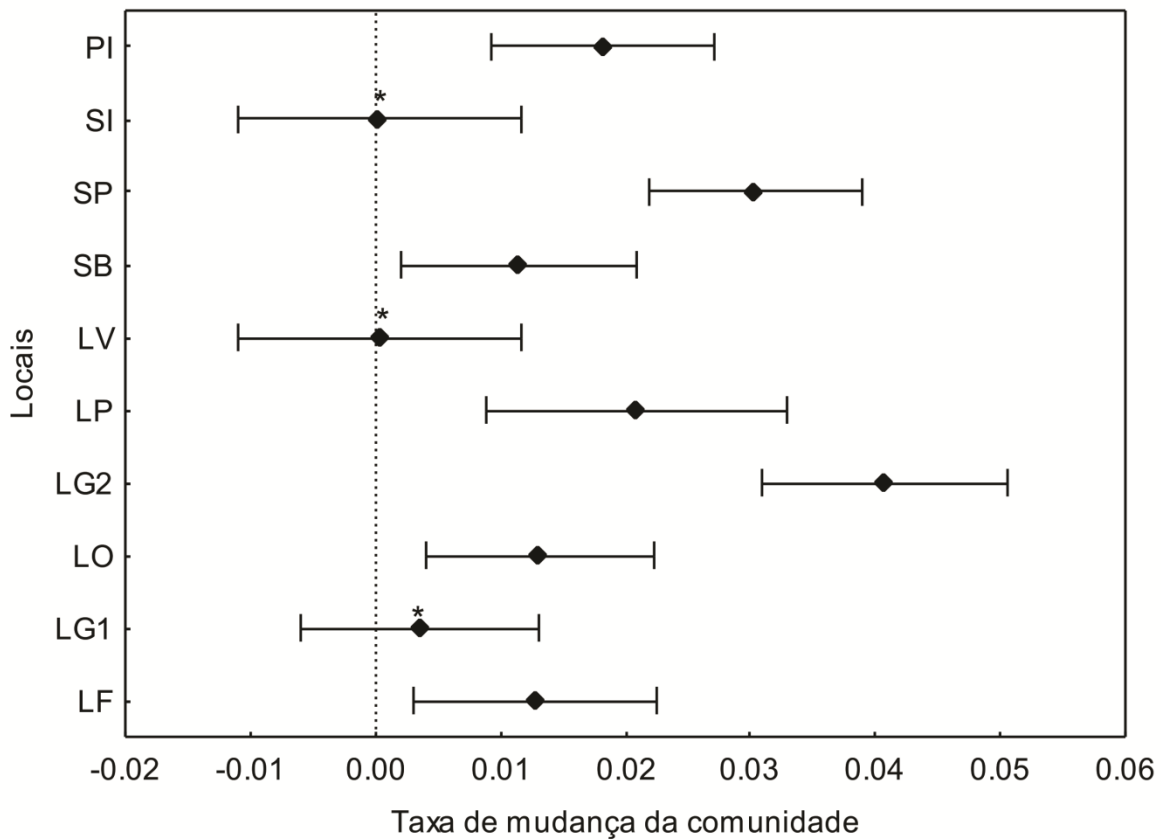


**Figura 3.** Padrão de mudança (regressão da distância Euclidiana na raiz quadrada da defasagem temporal) da comunidade de tecamebas das lagoas (A. Lagoa Fechada, B. Lagoa Garças, C. Lagoa Guaraná, D. Lagoa Osmar, E. Lagoa Patos e F. Lagoa Ventura) ao longo de 11 anos.



**Figura 4.** Padrão de mudança (regressão da distância Euclidiana na raiz quadrada da defasagem temporal) da comunidade de tecamebas dos subsistemas e da região (G. Subsistema Baía, H. Subsistema Ivinhema, I. Subsistema Paraná, J. Planície de inundação) ao longo de 11 anos.

Quando comparamos as inclinações entre os diferentes locais foi possível observar que a lagoa Garças ( $r = +0,0408$ ) foi a que apresentou maior diferença. Contudo, as sobreposições dos intervalos de confiança dessa lagoa, da lagoa dos Patos e do subsistema Paraná, não nos dão evidências estatísticas para confirmar a existência de diferenças entre esses pontos (Figura 5).



**Figura 5.** Inclinações das mudanças da comunidade de tecamebas em diferentes escalas espaciais (intervalo de confiança de  $\pm 95\%$ ), para detalhes das análises ver Material e Métodos. As abreviações são: LF. Lagoa Fechada, LG1. Lagoa Guaraná, LO. Lagoa Osmar, LG2. Lagoa Garças, LP. Lagoa Patos, LV. Lagoa Ventura, SB. Subsistema Baía, SP. Subsistema Paraná, SI. Subsistema Ivinhema e PI. Planície de inundação. \*No gráfico são apresentados os locais que a mudança da comunidade não foi significativa

As correlações de Mantel demonstraram que somente a tendência temporal de modificação da comunidade de tecamebas na lagoa das Garças pode ser explicada pelas

variáveis abióticas mensuradas no estudo. A defasagem temporal dessa lagoa apresentou relação positiva e marginalmente significativa com a heterogeneidade ambiental ( $r = 0,109$ ,  $p = 0,083$ ) e positiva e significativa com o nível da água ( $r = 0,140$ ,  $p = 0,039$ ) (Tabela 2).

## 2.4 DISCUSSÃO

Usamos análises de defasagem temporal para demonstrar que, de maneira geral, a comunidade de tecamebas, no plâncton da planície de inundação do alto rio Paraná, apresentou mudança direcional entre os anos de 2000 e 2011, ou seja, a abundância da comunidade de tecamebas dos locais analisados está mudando na mesma direção.

Quando comparamos nossos resultados com os padrões temporais observados em outros microrganismos é possível notar que a comunidade de tecamebas da região pelágica de ambientes aquáticos possui maior estabilidade temporal (Pereira-Silva et al. 2012; Kampichler & Geissen 2005). Contudo, quando comparado com organismos de tamanho corporal maior, as taxas de modificação observadas aqui são mais conspícuas (Kampichler et al. 2012).

Além disso, também foi possível notar maiores tendências de modificações da comunidade de tecamebas, independentemente da escala espacial, em locais que sofrem regulares controles de barragens, localizadas à montante da área de estudo (rios Paraná e Baía). No entanto, como a série temporal não abrange dinâmicas ocorridas antes da construção de um importante empreendimento hidrelétrico, que impactou significativamente as flutuações do nível do rio Paraná no trecho analisado, não podemos acuradamente inferir se essas modificações são efeitos de impactos antropogênicos ou de processos naturais (Souza-Filho et al. 2004; Collins 2001; Magurran et al. 2011).

Uma possível explicação para a tendência temporal de crescente mudança direcional na comunidade analisada poderia ser mudanças metodológicas de coleta ou de taxonomia (Straile et al. 2013). Embora não seja possível descartar essa hipótese completamente, acreditamos que ela é pouco provável tendo em vista que o mesmo grupo de especialistas foi responsável pelas coletas, contagens e identificações dos organismos.

No único estudo encontrado, que explorou essa abordagem de dinâmicas temporais de um aspecto da biodiversidade, sobre múltiplas escalas espaciais (Keil et al. 2011), os autores demonstram que as taxas de mudança temporal na riqueza de espécies de um grupo de Diptera são diferentes em distintas escalas espaciais. Eles atribuem essa dependência a dois fatores: (i) ao fato de que em maiores escalas espaciais os processos de homogeneização da composição de espécies (diminuição da diversidade  $\beta$ ) ao longo do tempo são mais determinantes (Keil et al. 2011) e (ii) a influência dos controladores ambientais (heterogeneidade ambiental e

dispersão), pelo menos em parte, nas modificações do nível de agregação das espécies e tamanho de distribuição (Keil et al. 2011). Entretanto, nossos resultados não corroboram essas evidências, o que nos leva a rejeitar a hipótese de que a variabilidade temporal da comunidade de tecamebas é dependente da escala espacial.

Embora a presença desse grupo de protozoários no plâncton de ambientes aquáticos de água doce não seja aleatória, nesse compartimento dos ecossistemas aquáticos as tecamebas apresentam maior número de espécies acidentais (e.g. espécies com frequência de ocorrência < 25% das amostras, ver Dajoz 1973) (Alves et al. 2010). Dessa maneira, a comunidade terá alto incremento da abundância de organismos independentemente da escala espacial.

**Tabela 2.** Correlações de Pearson entre as matrizes de análise de defasagem temporal (ADT) e os preditores ambientais.

	ADT x Heterogeneidade		ADT x Nível da água	
	ambiental			
	r	p	r	p
Região	-0.0252	0.63504	-0.0848	0.87051
Paraná	0.01187	0.44056	0.04609	0.27497
Baía	-0.0886	0.88251	-0.002	0.51715
Patos	-0.0248	0.64564	-0.1554	0.9834
Garças	0.1098	<b>0.083592</b>	0.1407	<b>0.039096</b>
Osmar	-0.04	0.70443	0.04314	0.29987
Fechada	0.00568	0.46785	-0.0433	0.72323



Já a segunda hipótese pôde ser corroborada parcialmente, tendo em vista que os fatores ambientais (variação do nível da água e heterogeneidade ambiental) que esperávamos estar correlacionados significativamente com a tendência temporal da comunidade de tecamebas, na escala local, corresponderam ao que predizemos somente em um ponto amostral. Pereira-Silva et al. (2012), também utilizaram a abordagem de defasagem temporal, e mostraram que modificações direcionais ao longo do tempo em microrganismos de três guildas (e.g. archeal, fungos e bactérias) foram explicadas somente pela concentração de nitrato no solo. E Kampichler et al. (2012), investigando a contribuição de pressões antrópicas relacionados ao uso da terra, e sinais de mudanças climáticas sob alteração da abundância da comunidade de aves, em larga escala espacial, mostraram que as assembleias de locais particulares não são afetadas igualmente por esse fatores. Sugerem, portanto, que estudos focando em um subconjunto de espécies e em ambientes com diferentes características, sejam ideais para identificar mudanças na comunidade e capturar fatores causais responsáveis por tais padrões.

Uma provável explicação para os nossos resultados, da falta de relação entre as variáveis abióticas e o padrão de modificação da comunidade de tecamebas, em diferentes escalas espaciais, é a ausência de variáveis ambientais importantes para determinar essa relação. Por exemplo, Heino et al. (2013), quando não detectaram uma relação significativa entre a diversidade beta de macroinvertebrados e heterogeneidade ambiental em córregos da Finlândia. Uma explicação alternativa vem da ideia de que padrão de diversidade no tempo são similares ao observados no espaço, considerando que tempo e espaço têm equivalentes efeitos na acumulação de espécies (e.g. relação espécies-área e espécie-tempo), como foi sugerido por Preston (1960). Logo, a significativa modificação da comunidade de tecamebas que observamos em diferentes escalas espaciais poderia ser explicada pelo acúmulo de espécies ao longo do tempo *per se*.

Em síntese, observamos no presente estudo que a comunidade de tecamebas está se modificando ao longo do tempo, e isso é evidente em diferentes escalas espaciais. Os resultados encontrados não evidenciam os fatores ambientais como controladores dessas alterações. Sugerimos que atributos intrínsecos dos padrões temporais de comunidades ecológicas podem explicar os resultados obtidos. Ainda, salientamos a importância de maior número de investigações sobre a dinâmica temporal de microrganismos em diferentes escalas espaciais, pois as teorias ecológicas não devem ser baseadas em somente parte da miríade de seres vivos.

## REFERÊNCIAS

- Adl, S., Simpson, A., Farmer, M., Andersen, R., Anderson, O., Barta, J., Bowser, S., Brugerolle, G., Fensome, R., Fredericq, S., James, T., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C., Lewis, L., Lodge, J., Lynn, D., Mann, D., Mccourt, R., Mendoza, L., Moestrup, O., Mozley-Standridge, S., Nerad, T., Shearer, C., Smirnov, A., Spiegel, F., Taylor, M., 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of Protists. *J. Eukaryot. Microbiol.* 52, 399–451.
- Agostinho, A., Pelicice, F., Petry, A., Gomes, L., Júlio, H., 2007. Fish diversity in the upper Paraná river basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquat. Ecosyst. Health Manag.* 10, 174-186.
- Alves, G., Velho, L., Simões, N., Lansac-Tôha, F., 2010. Biodiversity of testate amoebae (Arcellinida and Euglyphida) in different habitats of a lake in the Upper Paraná River floodplain. *Eur. J. Protistol.* 46, 310- 318.
- Chase, J., Leibold M., 2002. Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature.* 416, 427-430.
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31,343-66.
- Collins S.L., Micheli F., Hartt L., 2000. A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. *Ecography.* 91, 285-293.
- Collins, S., 2001. Long-term research and the dynamics of bird populations and communities. *Auk.* 118, 583-588.
- Cowles, H., 1899. The ecological relations of vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette.* 27, 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- Dajoz, R., 1973. *Ecologia geral: Vozes Petrópolis.*
- Darwin, C., 1859. *A origem das espécies*, 1st ed. Hemus, Brasil.
- Heino, J., Gronroos, M., Ilmonen, J., Karhu, T., Niva, M., Paasivirta, L., 2013. Environmental heterogeneity and  $\beta$  diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. *Freshw Sci.* 32, 142-154.
- Kampichler C., Geissen, V., 2005. Temporal predictability of soil microarthropod communities in temperate forests. *Pedobiologia (Jena).* 49, 41-50.
- Kampichler, C., van der Jeugd, H., 2013. Determining patterns of variability in ecological communities: time lag analysis revisited. *Environ. Ecol. Stat.* 20, 271-284.

- Kampichler, C., van Turnhout, C., Devictor, V., et al., 2012. Large-Scale Changes in Community Composition: Determining Land Use and Climate Change Signals. *PLoS ONE*. 7, e35272.
- Keil, P., Biesmeijer, J., Barendregt, A., et al., 2011. Biodiversity change is scale-dependent: an example from Dutch and UK hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecography*. 34, 392–401.
- Legendre, P., Gallagher, E., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*. 129, 271-280.
- Leibold, M., Holyoak, M., Mouquet, N., et al., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett*. 7, 601-613.
- Magurran, A., Baillie S., Buckland S., et al., 2012. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends Ecol. Evol.* 25, 574-582.
- Magurran, A., McGill, B., 2011. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, 1st ed. Oxford Express Press, New York.
- Pereira-Silva M., Dias, A., van Elsas J., et al., 2012. Spatial and Temporal Variation of Archaeal, Bacterial and Fungal Communities in Agricultural Soils. *PLoS ONE*. 7, e51554.
- Preston, F., 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology*. 41, 612-627.
- R Development Core Team, 2009. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Available: <http://www.R-project.org>.
- Shmida, A., Wilson, M., 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.* 12, 1-20.
- Souza-Filho E., Rocha P., Comunello E., Stevaux J., 2004. Effects of the Porto Primavera dam on physical environment of the downstream floodplain. In: Thomaz S.M., Agostinho A.A., Hahn N.S. (Ed). *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 55-74.
- Straile, D., Jochimsen, M., Kummerlin, R., 2013. The use of long-term monitoring data for studies of planktonic diversity: a cautionary tale from two Swiss lakes. *Freshw Biol.* 58, 1292-1301.
- Thomaz, S., Bini, L., Bozelli, R., 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*. 579, 1-13.
- Tockner, K., Lorang, S., Stanford, J., 2010. River flood plains are model ecosystems to test general hydrogeomorphic and ecological concepts. *River Res. Appl.* 86, 76-86.

Velho, L. F. M., Lansac-Tôha, F. A., Bini, L. M., 1999. Spatial and temporal variation in densities of testate amoebae in the plankton of the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Hydrobiologia*. 411, 103-113.

Velho, L. F. M., Lansac-Tôha, F. A. & Bini, L. M., 2003. Influence of Environmental Heterogeneity on the Structure of Testate Amoebae (Protozoa, Rhizopoda) Assemblages in the Plankton of the Upper Paraná River Floodplain, Brazil. *Int Rev Hydrobiol*. 88, 154-166.

Velho, L. F. M., Bini, L. M., Lansac-Tôha, F. A., 2004. Testate amoeba (Rhizopoda) diversity in plankton of the Upper Paraná River Floodplain, Brazil. *Hydrobiologia*. 523, 103-111.

White, E., Morgan-Ernest, S., Adler, P., et al., 2010. Integrating spatial and temporal approaches to understanding species richness. *Phil. Trans. R. Soc. B*. 365, 3633–3643.

### **3 CONCLUSÕES GERAIS**

Ao longo do processo de produção de ambos os manuscritos acima foi possível notar que trabalhos observacionais, que tenham como objetivo investigar padrões ecológicos de microrganismos, não são tão numerosos quanto a quantidade de estudos que buscam entender os padrões de organismos de tamanho mais conspícuo. Isso sugere um viés de publicação relacionado ao tamanho do organismo.

Outro aspecto que podemos destacar é a lacuna que existe no conhecimento integrado de padrões ecológicos temporais e espaciais (White, 2011). Geralmente, essas duas escalas são abordadas de maneira separada, com maior ênfase sendo dada aos padrões no espaço. Essa escassez pode estar relacionada com as dificuldades em se realizar estudos de longo prazo, usando métodos padronizados, e em diferentes locais e escalas de coleta (Magurran et al. 2012; Wolf et al. 1987).

Ao analisarmos os resultados dos dois capítulos apresentados, nota-se que diferentes padrões ecológicos da comunidade de tecamebas podem ser ou não dependente da escala espacial de observação. Contudo, salientamos que para termos inferências mais robustas é imprescindível que abordagens experimentais dos temas aqui estudados sejam realizadas, pois assim conheceremos os mecanismos controladores dos padrões observados.

## REFERÊNCIAS

Magurran AE, Baillie SR, Buckland ST, Dick JMP, Elston DA, et al. (2012) Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends Ecol. Evol* 25: 574-582.

White, E., Morgan-Ernest, S., Adler, P., et al., 2010. Integrating spatial and temporal approaches to understanding species richness. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365, 3633–3643.

Wolf DA, Champ MA, Flemer DA, Mearns AJ (1987) Long-term biological data sets: their role in research, monitoring, and management of estuarine and coastal marine systems. *Estuaries* 10: 181–193.