



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

OSCAR EDUARDO PELÁEZ ZAPATA

**Influência do ambiente e da conectividade espacial nos componentes α e β
da diversidade funcional em assembleias de peixes do alto rio Paraná**

Maringá
2016

OSCAR EDUARDO PELÁEZ ZAPATA

**Influência do ambiente e da conectividade espacial nos componentes α e β
da diversidade funcional em assembleias de peixes do alto rio Paraná**

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.^a Carla Simone Pavanelli

Maringá
2016

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

- P381i Pelález Zapata, Oscar Eduardo, 1987-
Influência do ambiente e da conectividade espacial nos componentes α e β da diversidade funcional em assembleias de peixes do alto rio Paraná / Oscar Eduardo Pelález Zapata. -- Maringá, 2016.
42 f. : il. (algumas color.).
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2016.
Orientadora: Dr.^a Carla Simone Pavanelli.
1. Peixes de água doce - Comunidades, Ecologia de - Diversidade funcional - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Peixes de água doce - Comunidades, Ecologia de - Conectividade espacial - Reservatórios, Construção de - 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. -597.178209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

OSCAR EDUARDO PELÁEZ ZAPATA

Influência do ambiente e da conectividade espacial nos componentes α e β da diversidade funcional em assembleias de peixes do alto rio Paraná

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.^a Carla Simone Pavanelli
Nupélia/Universidade Estadual Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Rômulo Diego de Lima Behrend
Centro Universitário de Maringá (UniCesumar)

Dr. Hugo José Message
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 26 de fevereiro de 2016.

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

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar à Dr.^a Carla Simone Pavanelli, por dar-me a possibilidade de vir para o Brasil, e sua ajuda e sua orientação durante dois anos.

Ao Programa de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA-UEM) e ao Nupélia pela sua contribuição na minha formação através dos seus professores e funcionários, e a oportunidade de aprender um pouquinho em um dos centros de pesquisa mais reconhecidos da América Latina.

Ao Programa de Estudantes-Convênio de Pós-Graduação - PEC-PG pelo financiamento e a bolsa concedida.

Ao CNPq /PELD pelo financiamento do projeto e disponibilização dos dados.

A todas as pessoas que contribuíram neste trabalho: os pescadores nas amostragens, o pessoal da Coleção de Ictiológica do Nupélia que contribuiu na identificação das espécies e as pessoas do Laboratório de Ictiologia que sempre estiveram prestes a ajudar.

À Angela, David e Alfonso, pelas cervejadas, as boas conversas, as risadas e a amizade durante esses dois anos.

Por último, não obstante mais importante, à Alejandra, a minha amiga e parceira que está me acompanhando há 5 anos dando-me seu apoio incondicional e fazendo meus dias mais felizes.

“...Porém nossa ignorância é tão profunda e nossa presunção é tão grande que nos maravilhamos quando ouvimos falar da extinção de um ser orgânico; como não vemos sua causa, invocamos cataclismos que podem ter devastado o mundo ou inventamos leis sobre a duração das formas de vida!”

Charles Darwin

Influência do ambiente e da conectividade espacial nos componentes α e β da diversidade funcional em assembleias de peixes do alto rio Paraná

RESUMO

A distribuição e coexistência das espécies é determinada por mecanismos que operam em diferentes escalas espaciais e temporais. A diversidade de características presente em uma assembleia pode ser o resultado da seleção ambiental, da capacidade de dispersão e competição das espécies e de processos estocásticos. Avaliou-se a influência da conectividade espacial e dos fatores ambientais sobre os componentes α e β da diversidade funcional em assembleias de peixes. A diversidade funcional α , abordou o espaço funcional ocupado pelas espécies (riqueza funcional), o grau de dispersão ou ocupação desse espaço funcional (dispersão funcional) e a originalidade das características em cada assembleia (originalidade funcional). A divergência funcional entre assembleias, diversidade funcional β , foi dividida em *turnover* e aninhamento funcional. Um modelo espacial foi usado como uma aproximação ao grau de conectividade das assembleias. Posteriormente, avaliou-se a existência de uma correlação entre as características funcionais e as variáveis ambientais. As variáveis espaciais explicaram uma maior proporção da variação da diversidade funcional, tanto alfa como beta. A diversidade funcional β foi maior que a diversidade β taxonômica, e sua variação explicada pelas variáveis espaciais e ambientais. A relação significativa dos componentes alfa e beta da diversidade funcional com a conectividade espacial indica que diferentes mecanismos, em diferentes escalas e zonas da região amostrada, podem influir no padrão observado. Incluir um *proxy* do grau e direção da conectividade dos locais, permitiu determinar que na escala local a diversidade funcional foi influenciada pela proximidade ou isolamento das assembleias. Também, as diferenças na ocupação do espaço funcional entre assembleias estão relacionadas com as variáveis espaciais e com a heterogeneidade ambiental. Os resultados indicam que o grau de conectividade espacial, e processos que afetam a direção dessa conectividade, poderiam ser determinantes nos padrões de diversidade funcional no sistema estudado.

Palavras-chave: Peixes neotropicais. Diversidade funcional. Diversidade alfa. Diversidade beta. Convergência funcional. *Turnover* funcional.

Influence of environment and spatial connectivity on functional diversity α and β components for freshwater fish assemblages in the upper Paraná River

ABSTRACT

Distribution and coexistence of species is determined by mechanism operating at different spatial and temporal scales. Traits diversity in an assemblage can be driven by environmental selection, species dispersal and competitive abilities and stochastic processes. Here, we aimed to evaluate the effects of spatial and environmental components on functional α and β diversity in fish assemblages. Alpha functional diversity assessed the functional space occupied by species (functional richness), the degree of dispersion or functional space occupation by species (functional dispersion) and originality of traits in each assembly (functional originality). Functional divergence between assemblies, functional beta diversity, was decomposed into functional turnover and functional nestedness. A spatial model was used like a proxy of assemblies connectivity. Posteriorly, correlation between functional traits and environmental variables was assessed. Spatial variables explained a higher proportion of functional diversity variation. Functional β diversity was higher than taxonomic β diversity and its variation was explained by both, spatial and environmental components. Significant relation of alpha and beta functional diversity with spatial component suggest that different mechanism, at different spatial scales and zones of the studied region, can lead to observed pattern. Including a descriptor of spatial connectivity extent and direction, allowed determined that at local scale functional diversity was influenced by connectivity extent, and at large spatial scales both, spatial connectivity and environmental heterogeneity account for the observed pattern. These results suggest that spatial connectivity and process driven spatial connectivity could be determinant for functional diversity patterns in the studied system.

Keywords: Neotropical fish. Functional diversity. Alpha diversity. Beta diversity. Functional convergency. Functional turnover.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Freshwater Biology*. Disponível em: < <http://www.blackwell-synergy.com/loi/fwb> >

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
2 METODOLOGIA.....	13
2.1 ÁREA DE ESTUDO	13
2.2 AMOSTRAGEM.....	13
2.3 CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS	14
2.4 ANÁLISE DE DADOS	15
2.4.1 Parâmetros ambientais	15
2.4.2 Variáveis espaciais	16
2.4.3 Diversidade funcional α	17
2.4.4 Diversidade funcional β	18
2.4.5 Relação entre características funcionais e ambiente.....	20
3 RESULTADOS	20
3.1 VARIÁVEIS AMBIENTAIS	21
3.2 DIVERSIDADE FUNCIONAL α	21
3.2.1 Diversidade funcional α e variáveis espaciais e ambientais.....	22
3.2.2 Modelos nulos e diversidade funcional α	23
3.3 DIVERSIDADE FUNCIONAL β	26
3.3.1 Diversidade funcional β e variáveis espaciais e ambientais	27
3.4 RELAÇÃO CARACTERÍSTICA-AMBIENTE (RLQ)	27
4 DISCUSSÃO	29
REFERÊNCIAS.....	32
APÊNDICES	36

1 INTRODUÇÃO

A ecologia de comunidades é definida como o estudo dos padrões de diversidade, abundância e composição de espécies e os mecanismos que dão resultado á tais padrões (Vellend 2010). Porém, os estudos ecológicos envolvem organismos e ambientes particulares e, portanto, tem sido quase impossível encontrar regras ou leis generalizadas que expliquem os padrões de biodiversidade (Lawton 1999). Assim, nas últimas décadas os ecólogos fizeram algumas tentativas para sintetizar os padrões observados e explicá-los através de processos gerais, principalmente: a especiação, dispersão, seleção e deriva (McGill *et al.* 2006; Vellend 2010). Esses processos, tanto determinísticos como estocásticos, podem variar na sua intensidade no tempo e no espaço (Ricklefs 1987; Wu & Loucks 1995).

Nessa perspectiva e fundamentados no conceito de nicho *sensu* Hutchinson (1957), McGill *et al.* (2006) propõem abordar o estudo das comunidades a partir de quatro tópicos principais: i) características funcionais, ou seja, aspectos morfológicos, fisiológicos ou de história de vida que influenciam o *fitness* dos organismos; ii) gradientes ambientais ou a influência da heterogeneidade ambiental na estrutura das comunidades; iii) interações bióticas, como competição e predação ou interações positivas que determinam a coexistência de espécies e iv) medidas de desempenho, relacionadas principalmente à aquisição, uso e distribuição de nutrientes e energia.

A abordagem das comunidades considerando as características funcionais dos organismos ressurgiu nos últimos 20 anos, quando foram elaboradas diversas métricas para sintetizar a diversidade funcional presente nas comunidades (Weiher & Keddy 1995; Díaz & Cabido 2001). Grande parte do atual interesse na diversidade funcional está baseado na discussão da relação entre biodiversidade e funções ecossistêmicas (Srivastava & Vellend 2005), com múltiplos estudos que observaram que a diversidade de características, ou funções das espécies, podem ter um maior impacto nos processos no nível de ecossistemas que a riqueza de espécies *per se* (Tilman *et al.* 1997; Cadotte, Carscadden & Mirotnick 2011).

Desse modo, a diversidade funcional propõe determinar o grau em que as relações entre as características das espécies e o ambiente influem na montagem das comunidades, e também, o impacto das espécies nos ecossistemas através das suas funções (McGill *et al.* 2006; Cadotte *et al.* 2011). A diversidade funcional é um indicativo do espaço de nicho ocupado pelas espécies, e atualmente tem sido utilizada para avaliar em que grau podem incidir as interações bióticas e os filtros ambientais na estrutura funcional das comunidades (Chalmandrier *et al.* 2013); o

impacto das perturbações antrópicas e gradientes ambientais na dispersão e convergência de características funcionais (Villéger *et al.* 2010; Mouillot *et al.* 2013), e o impacto da diversidade de características nos processos no nível de ecossistema (Tilman *et al.* 1997; Bellwood *et al.* 2006).

Na região neotropical a diversidade funcional tem sido abordada para diferentes grupos de organismos, desde algas até mamíferos (Chillo & Ojeda 2012; Dehling *et al.* 2014; Teresa, Casatti & Cianciaruso 2015; Dunck, Rodrigues & Bicudo 2015). A estrutura funcional das assembleias de peixes neotropicais e os fatores que influenciam a diversidade das suas características funcionais ainda têm sido pouco estudados. No entanto, os resultados encontrados evidenciam que a influência do ambiente na seleção das características funcionais tende a ser débil (Pease *et al.* 2012; Teresa *et al.* 2015), e que essa relação entre características e ambiente pode variar temporal e espacialmente (Message 2015).

Porém, a influência conjunta do grau de conectividade espacial e do ambiente na estrutura funcional das assembleias não tem sido abordada. Diversos estudos na última década fazem ênfase na importância de considerar de alguma forma o grau de isolamento ou conectividade entre as comunidades (Jacobson & Peres-Neto 2010; Grönroos *et al.* 2013). Isso porque, a capacidade de dispersão dos organismos influencia a estrutura das comunidades e a relação dessa estrutura com o espaço e com os fatores ambientais (Leibold *et al.* 2004; Heino *et al.* 2015).

Por outra parte, diversos estudos demonstram que as assembleias de peixes na região neotropical encontram-se sob uma alta pressão por diversos fatores: introdução de espécies (Pelicice & Agostinho 2008; Kovalenko *et al.* 2009), degradação dos habitats, declínio das populações de peixes migradores (Barletta *et al.* 2010) e alteração do processo de reprodução e recrutamento (Agostinho *et al.* 2004). Grande parte desses impactos causados pela construção de centrais hidrelétricas e outras perturbações antropogênicas (Sanches *et al.* 2006; Gubiani *et al.* 2010; Winemiller *et al.* 2016). Têm sido observado que a construção de barragens estrutura os ambientes ao modificar suas características físicas e limnológicas (Ward & Stanford 1995; Barbosa *et al.* 1999). As novas condições criadas podem afetar a composição das assembleias de organismos (Agostinho, Bonecker & Gomes 2009), além de fomentar a expansão da distribuição de espécies não nativas e homogeneização de faunas (Lambdon, Lloret & Hulme 2008; Vitule, Skóra & Abilhoa 2012).

Dentro desse contexto, aqui se pretendeu considerar diferentes aspectos da diversidade funcional das assembleias de peixes (riqueza, dispersão e originalidade) e sua resposta em relação a um gradiente ambiental e o grau de conectividade espacial. Considerando o fato que a construção de represamentos na região amostrada permitiu a junção de duas províncias biogeográficas ao eliminar as barreiras naturais antes presentes, foram duas as hipóteses a serem testadas: H1) a conectividade espacial gera um gradiente longitudinal de diversidade funcional. Locais mais próximos a zona onde existia a barreira geográfica tem uma maior probabilidade de receber organismos e exibir uma maior diversidade de características funcionais pela maior conectividade originada. Por outra parte, supondo que todas as espécies possam alcançar todos os locais, e que ambientes diferentes selecionem espécies com características divergentes, H2) as assembleias em ambientes com distintas condições divergem na ocupação do espaço funcional, ou seja, a diversidade funcional β será maior entre locais ambientalmente diferentes.

2 METODOLOGIA

2.1 ÁREA DE ESTUDO

Foi amostrado um trecho não represado de 212 km no rio Paraná, entre as barragens de Porto Primavera e o remanso do reservatório de Itaipu. Esses 212 km representam o único trecho do alto rio Paraná livre de barramentos. Esta região do rio compreende uma área de alta heterogeneidade ambiental, com um canal principal anastomosado, uma planície de inundação de aproximadamente 20 km de largura, lagoas temporais e permanentes e a confluência de grandes tributários que ainda não possuem barramentos (Agostinho *et al.* 2004).

2.2 AMOSTRAGEM

As coletas foram realizadas trimestralmente entre agosto de 2013 e maio de 2015, em 21 pontos de amostragem: 11 pontos na calha do rio Paraná localizados a montante das desembocaduras dos principais tributários; 10 pontos em corpos de água adjacentes ao canal principal do rio Paraná (Figura 1). Os peixes foram coletados com rede de arrasto (20m) e esforço padronizado. Os indivíduos foram fixados em formalina 10% e identificados posteriormente de acordo bibliografia especializada (*e.g.* Benine, Ricardo M. C. Castro & Sabino 2004; Graça & Pavanelli 2007; Britski, Birindelli & Garavello 2012). Em cada ponto foram mensurados condutividade ($\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-2}$), oxigênio dissolvido ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$), pH, temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$) e turbidez (NTU).

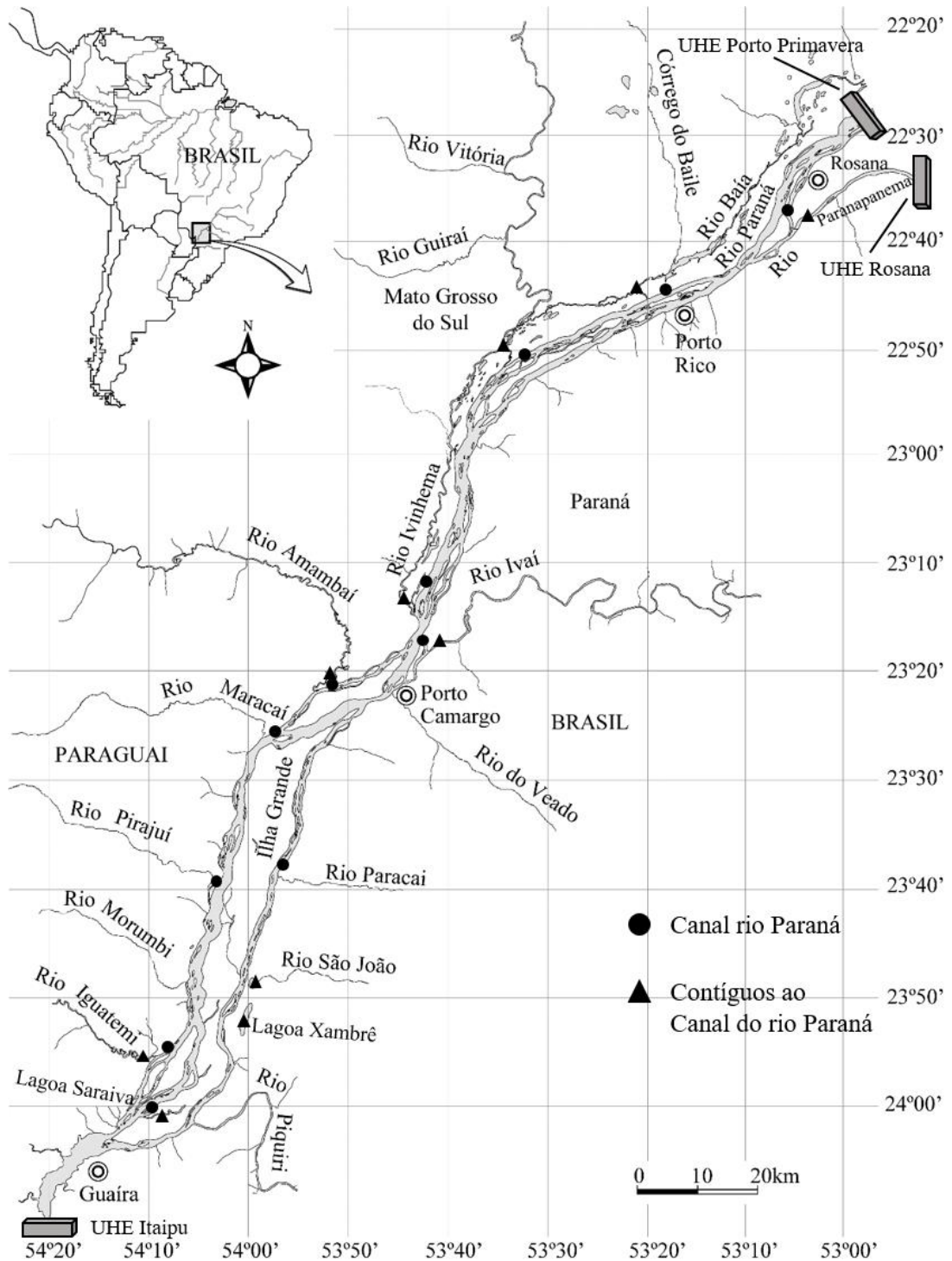


Figura 1. Localização dos pontos de amostragem na bacia do alto rio Paraná.

2.3 CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS

Aqui, a seleção das características funcionais aqui realizada abrange três dimensões diferentes do nicho das espécies: i) história de vida, ii) uso do habitat e iii) dieta (Winemiller *et al.* 2015).

Foram consideradas seis características funcionais relacionadas à história de vida: **1)** comprimento total máximo (mm; variável quantitativa); **2)** fecundidade média (número de ovócitos·g⁻¹, variável quantitativa); **3)** tamanho médio dos ovócitos (mm, variável quantitativa); **4)** investimento na prole (variável ordinal, modificado de Winemiller (1989)): usando a somatória dos valores atribuídos às guildas reprodutivas e do cuidado parental (*guilda reproductiva*: não guardadores (0), guardadores (1) ou carregadores (2); *cuidado parental*: por um sexo (1), cuidado biparental (2) ocorrência de ambos tipos de cuidado (1.5)). **5)** tipo de fecundação (interna ou externa; variável dicotômica); **6)** sedentários, migradores de curta distância e migradores de longa distância (ordinal).

Em relação ao uso do hábitat foram usadas cinco características: **7)** fator de forma (altura do corpo /comprimento total; variável quantitativa); **8)** fator de natação (altura mínima do pedúnculo caudal / altura máxima da nadadeira caudal; variável quantitativa) (Webb 1984; Olden, Poff & Bestgen 2006); **9)** posição da boca: terminal, subterminal, inferior (variável nominal); **10)** período de maior atividade: diurno, noturno ou crepuscular (variável circular) e **11)** posição na coluna de água: pelágica, bentopélagica e bentônica. E a dieta: **12)** para a dieta foram considerados os volumes reportados para 11 itens alimentares: peixes, músculo de peixes (para aquelas espécies que não comem suas presas inteiras), insetos aquáticos, insetos terrestres, microcrustáceos, algas, vegetais superiores, moluscos, escamas, nadadeiras e detritos (*fuzzy variable*).

As variáveis relacionadas aos hábitos alimentares foram codificadas como variáveis difusas “*fuzzy variables*”, segundo Pavoine *et al.* (2009), usando as porcentagens do volume dos itens alimentares disponíveis na bibliografia e observados em laboratório. A escolha desta codificação em lugar de uma classificação nominal foi baseada no fato de que muitas espécies fazem uso de múltiplos recursos, mas com maior afinidade por alguns itens e com uma alta variabilidade espacial e temporal. Assim, o objetivo foi não restringir as espécies a uma única categoria trófica ou grupo funcional.

2.4 ANÁLISE DE DADOS

2.4.1 Parâmetros ambientais

As variáveis foram transformadas para seu logaritmo (exceto o pH) e padronizadas para que apresentassem média=0 e desvio padrão=1. Foi realizada uma Análise de Coordenadas

Principais (PCoA) usando a distância euclidiana e conservados os eixos para representar o gradiente ambiental de acordo com o modelo de *broken stick*.

2.4.2 Variáveis espaciais

Foi construído um modelo espacial direcional usando o método de mapas de auto-vetores assimétricos (*Asymmetric Eigenvectors Maps*, AEM) (Blanchet *et al.* 2011). Nesses modelos espaciais é de grande importância estabelecer o grau de conectividade dos pontos no espaço (locais de amostragem). Por conseguinte, foram usadas as distâncias por água entre os locais amostrados, pois dessa forma se permite a detecção de padrões que podem ser desconsiderados usando distâncias geográficas (Landeiro *et al.* 2011).

Para construir o modelo espacial foram ponderados dois processos: i) a direção do fluxo da água no sentido norte-sul, que pode influir na estruturação do ambiente e ii) as possíveis rotas de dispersão das espécies. Essas rotas podem ser no sentido do fluxo da água; no sentido sul-norte que, refletiria a influência das espécies que se dispersam a partir do sul da região amostrada; e dispersões laterais, para tentar incluir os deslocamentos entre locais vizinhos que algumas espécies não migradoras podem realizar, em busca de locais para se reproduzir ou alimentar.

Inicialmente, foram realizados diagramas de conectividade entre os locais; a partir desses diagramas foram geradas matrizes binárias que indicam se dois locais estão conectados e a direção do processo que gera a conexão (fluxo da água, rotas de dispersão). Essas matrizes foram usadas para construir uma matriz de funções espaciais mediante uma PCoA, funções ponderadas pelas distâncias entre os locais. Os valores gerados representam a força da interação potencial entre os locais de amostragem. A ponderação da conectividade pelas distâncias entre os locais foi baseada na função (Dray, Legendre & Peres-Neto 2006):

$$d_{ij} = 1 - \left(\frac{d_{ij}}{\max(d_{ij})} \right)^2$$

Onde d_{ij} é a distância por água entre dois locais de amostragem e $\max(d_{ij})$ é a distância máxima em que se encontram os locais amostrados (212,54 km).

Depois de construir os modelos direcionais foi testada sua significância para determinar quais das variáveis geradas seriam consideradas nas análises posteriores. O AEM gera n-1 variáveis espaciais, portanto foi usado o método de *forward selection* (Blanchet, Legendre & Borcard 2008) para selecionar as variáveis que explicam o padrão de diversidade funcional. Também

foi usada a análise de coordenadas principais de matrizes vizinhas (PCNM, Dray et al. 2006) para testar se o fato de dar direcionalidade à conexão entre as localidades explicava melhor o padrão observado de diversidade funcional. Essa verificação foi feita particionando a variação da diversidade funcional explicada por cada modelo espacial e pelo componente ambiental. Posteriormente, cada fração explicada pelos modelos espaciais e o ambiente foi testada através de 1000 permutações, em um nível de significância de 0,05. O componente espacial foi definido usando os pacotes ‘AEM’ versão 0.6 (Blanchet 2015), ‘Vegan’ versão 2.3 (Oksanen *et al.* 2016) e ‘Packfor’ (Dray 2013) em R.

2.4.3 Diversidade funcional α

As características funcionais foram tratadas de acordo com o protocolo estabelecido por (Pavoine *et al.* 2009): onde as variáveis quantitativas foram padronizadas; o período de atividade considerado como variável circular (dividindo o dia em período de oito horas) e a dieta foi tratada como uma variável *fuzzy* com valores entre 0 e 1. Posteriormente ao tratamento das variáveis foi realizada uma PCoA usando distâncias de Gower, que representa o espaço funcional ocupado pelas espécies e que foi usada para calcular os índices de riqueza funcional (FRic), dispersão funcional (FDis e Rao Q) e originalidade funcional (FOri). Os índices escolhidos são complementares, afetados por diferentes aspectos das assembleias, e foram selecionados pelo seu desempenho ante mudanças estocásticas na riqueza e abundância de espécies. Além disso, são eficazes para detectar os efeitos do ambiente e das interações bióticas na diversidade funcional (Mason *et al.* 2013).

Mason *et al.* (2013) recomendam usar os índices padronizados pelo tamanho do efeito (SES) para detectar a influência do componente ambiental na diversidade funcional. Deste modo, foram usados modelos nulos para determinar o SES para cada índice. Os modelos nulos apenas foram realizados para os índices FRic, FDis e Rao Q, para os quais se conhecem bem os efeitos da randomização e a interpretação do SES (Mason *et al.* 2013).

Considerando que os índices de diversidade funcional aqui usados são influenciados tanto pela ocorrência das espécies (FRic), como pelas suas abundâncias (FDis e Rao), foram construídos dois modelos nulos (Mason *et al.* 2013). Para a riqueza funcional (FRic) foi usado o algoritmo *trial-swap* (Miklós & Podani 2004) que randomiza as espécies que chegam em cada local, mas mantém a riqueza dos locais e o número de ocorrências das espécies constantes. Para a dispersão funcional (FDis e Rao) foram permutadas as abundâncias das espécies dentro de cada local, mantendo a riqueza constante. Este tipo de permutação permite que a riqueza de espécies e a

abundância em cada local sejam preservadas, e é assumido que as espécies estão distribuídas de acordo a suas preferências ambientais, mas independentemente das suas características funcionais.

Posteriormente, os valores dos índices de diversidade funcional foram calculados para cada assembleia gerada ao acaso (999 assembleias), e comparados com os valores observados mediante o tamanho do efeito padronizado (SES, Gotelli & McCabe 2002):

$$SES = (DF_{obs} - DF_{sim})/\sigma_{sim}$$

Onde DF_{obs} é o valor observado do índice de diversidade funcional; DF_{sim} é o valor calculado para as assembleias simuladas e σ_{sim} é o desvio padrão do índice para as assembleias simuladas. Quando os valores do SES são maiores que -2 e menores que 2 a diversidade funcional não difere do padrão esperado ao acaso. Se o SES é menor que -2 a assembleia apresenta uma menor diversidade funcional que o esperado ao acaso. Quando o SES é maior que 2 a assembleia apresenta uma maior diversidade funcional que o esperado ao acaso.

A ideia foi determinar se existe uma relação entre características funcionais e ambiente com o incremento da distância das assembleias do reservatório de Porto Primavera (H1). Portanto, foi particionada a variação dos índices de diversidade funcional explicada pelos componentes ambiental e espacial. A relação dos índices padronizados pelo tamanho do efeito com o componente ambiental foi avaliada mediante correlação de Pearson. O cálculo dos índices de diversidade funcional foi realizado usando o pacote 'FD' versão 1.0-12 para R (Laliberté, Shipley & Laliberté 2014).

2.4.4 Diversidade funcional β

Para testar a hipótese de que os locais menos similares ambientalmente também são menos similares funcionalmente (H2) foi calculada a diversidade funcional β e seus componentes de acordo com o método estabelecido por Villéger *et al.* (2013). Inicialmente foi calculado o tamanho do espaço funcional (FRic) para cada assembleia. Posteriormente, comparados pares de assembleias (índice de Jaccard) para determinar o grau de sobreposição dos espaços funcionais e particionar a diversidade funcional β em *turnover* e aninhamento, isso de acordo com as seguintes equações:

$$diversidade\ funcional\ \beta = turnover\ funcional + aninhamento\ funcional$$

$$\text{diversidade funcional } \beta = \frac{V(C1) + V(C2) - 2 \times V(C1 \cap C2)}{V(C1) + V(C2) - V(C1 \cap C2)}$$

$$\text{turnover funcional} = \frac{2 \times \min(V(C1), V(C2)) - 2 \times V(C1 \cap C2)}{2 \times \min(V(C1), V(C2)) - V(C1 \cap C2)}$$

aninhamento funcional

$$= \frac{|V(C1) - V(C2)|}{V(C1) + V(C2) - V(C1 \cap C2)} \times \frac{V(C1 \cap C2)}{2 \times \min(V(C1), V(C2)) - V(C1 \cap C2)}$$

Onde V , representa o volume do espaço funcional; $C1$ e $C2$ são as assembleias que estão sendo comparadas; $V(C1 \cap C2)$ representa o espaço funcional compartilhado pelas duas assembleias (Figura 2)

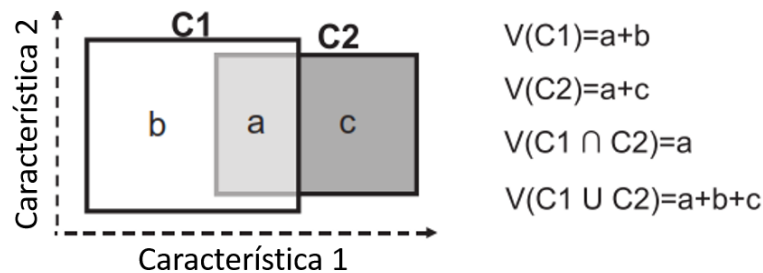


Figura 2. Diagrama de Venn para representar a diversidade funcional β entre duas assembleias ($C1$ e $C2$). O espaço funcional é definido por duas características. a = espaço funcional compartilhado pelas assembleias; b = espaço funcional ocupado pela assembleia $C1$ e c = espaço funcional ocupado pela assembleia $C2$ (modificado de Villéger *et al.* 2013).

A variação da diversidade funcional β foi particionada usando o método de análise de variância multivariado (PERMANOVA, Anderson 2001). Essa análise permite computar modelos lineares particionando matrizes de distância (diversidade β funcional e taxonômica) entre as possíveis fontes de variação (ambiente e o componente espacial) (Swenson 2014). A correlação (R^2_M) entre os diferentes componentes de diversidade funcional β e diversidade β taxonômica (índice de Jaccard) foi testada usando o teste de Mantel, assumindo que maiores valores de diversidade β taxonômica implicam em maiores valores de diversidade beta funcional. A diversidade β funcional e taxonômica e seus componentes foram calculados usando o pacote 'betapart' versão 1.3 no R (Baselga *et al.*).

2.4.5 Relação entre características funcionais e ambiente

Finalmente, para detectar relações entre as características das espécies, sua distribuição e as variáveis ambientais, foi realizada uma análise RLQ (Dray *et al.* 2014), um método multivariado que se fundamenta na ordenação de três matrizes que incluem as variáveis ambientais (R), a abundância das espécies (L) e suas características funcionais (Q). A análise é executada em três etapas: i) foi realizada uma PCoA para a matriz “R” que contém as variáveis ambientais; ii) executada uma Análise de Correspondência para a matriz “L” com os dados da abundância das espécies transformadas a Hellinger, para detectar padrões na estrutura taxonômica das assembleias; e iii) realizada um PCoA para as distâncias de Gower entre espécies de acordo a matriz “Q”, que contém as características funcionais. Depois foi avaliada a correlação entre as três matrizes.

O nível de significância da correlação (Pearson) entre as matrizes foi determinado com uma prova de permutação de Monte Carlo (9999 permutações). As permutações foram feitas usando um modelo combinado (Modelo 6 descrito por Dray *et al.* 2014). O Modelo 6 consiste na combinação dos resultados de outros dois modelos: 1) o Modelo 2 onde são permutadas as abundâncias das espécies (permutação de filas na matriz de abundâncias L) - o Modelo 2 assume as seguintes hipóteses: H_0 : a distribuição das espécies com características fixas não é influenciada pelas condições ambientais; H_1 : o ambiente determina a distribuição das espécies com características fixas- e 2) o Modelo 4 onde são permutadas as características das espécies (permutando colunas na matriz de abundâncias L) – o Modelo 4 assume: H_0 : a composição das assembleias, em ambientes com condições fixas, não é influenciada pelas características das espécies; H_1 : as características das espécies influenciam a composição das assembleias para as condições ambientais observadas - O uso desse modelo combinado é justificado porque apresenta menores taxas de erro tipo I, do que usando apenas um dos modelos ou os dois modelos separadamente (ter Braak, Cormont & Dray 2012). Foi utilizado o pacote ‘ade4’ (Dray & Dufour 2007) para essa análise.

3 RESULTADOS

Durante o período amostrado foram coletados um total de 35.318 indivíduos pertencentes a 74 espécies, 25 famílias, oito ordens e duas classes. Exemplares testemunho de todas as espécies estão sendo tombados na Coleção Ictiológica do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia). As análises de diversidade funcional incluíram as 40 espécies que

ocorreram em pelo menos 5% das amostras e abarcam um 99,91% do número de indivíduos coletados.

3.1 VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Foram conservados os primeiros dois eixos da PCoA para representar o componente ambiental. Os eixos retidos descrevem um gradiente a partir dos locais do canal principal do rio Paraná até os ambientes de lagoa, representando 75,3% da variação ambiental. O gradiente descrito foi influenciado principalmente pela condutividade e a turbidez no eixo 1, e pelo oxigênio dissolvido, temperatura da água e turbidez do eixo 2 (Figura 3).

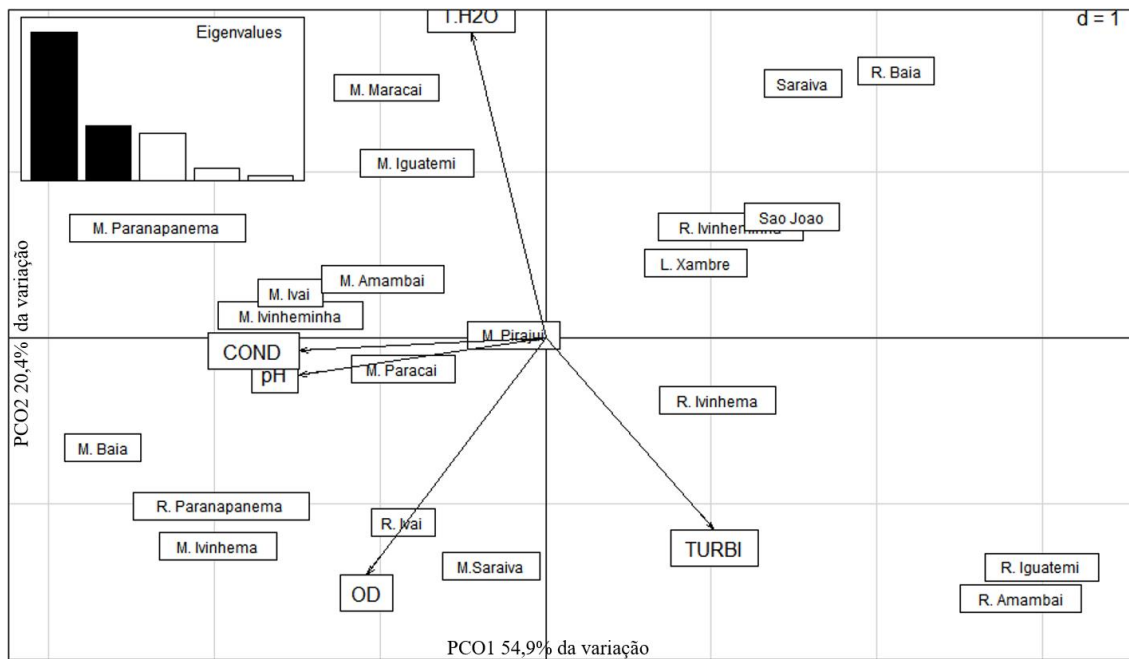


Figura 3. Representação do componente ambiental mediante os dois primeiros dos eixos da PCoA para as variáveis ambientais. Para os locais “M”: montante; “R”: rio, “L”: lagoa. COND: condutividade; OD: oxigênio dissolvido; T.H2O: temperatura da água e TURBI: turbidez.

3.2 DIVERSIDADE FUNCIONAL α

Os índices de diversidade funcional α apresentaram diferenças significativas entre locais de amostragem (FRic: $F = 3,93$, $p < 0,01$, $R_a^2 = 0,19$; FDis: $F = 3,65$, $p < 0,01$, $R_a^2 = 0,26$; Rao Q: $F = 3,98$, $p < 0,01$, $R_a^2 = 0,28$), mas não entre tipos de ambiente nem campanhas de coleta (APÊNDICE A). Os gráficos exploratórios já mostram uma tendência do padrão longitudinal da diversidade funcional (Figura 4). Os índices de diversidade funcional α tiveram correlações

significativas e negativas com as distâncias dos locais ao reservatório de Itaipu, indicando que os valores da diversidade funcional diminuíram no sentido sul-norte (APÊNDICE B).

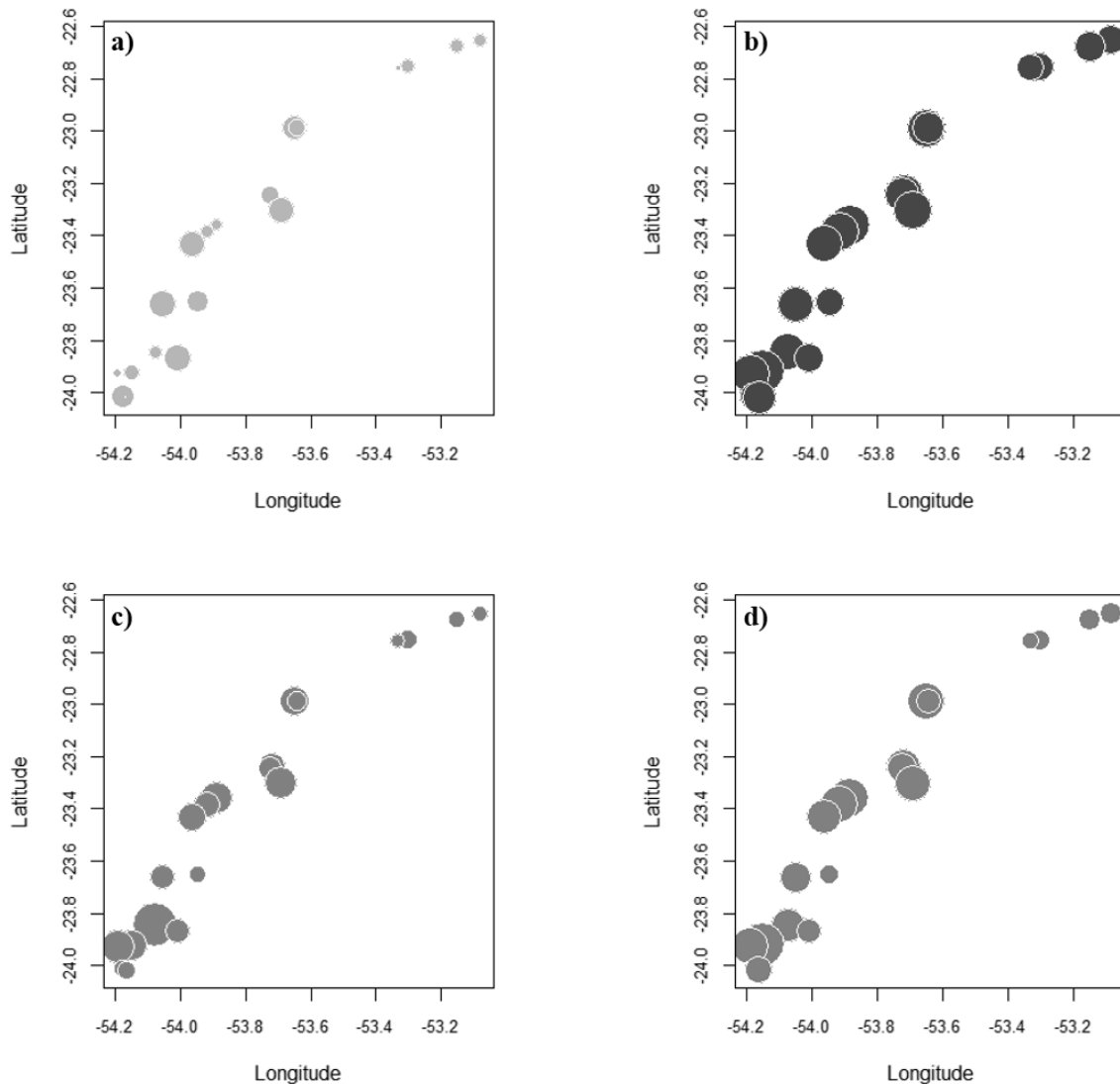


Figura 4. Padrões de diversidade funcional α para as assembleias de peixes amostradas no alto rio Paraná entre agosto de 2013 e maio de 2015 (os círculos correspondem aos locais amostrados). **a)** Riqueza funcional (FRic), **b)** Dispersão funcional (FDis), **c)** Originalidade Funcional (FOri) e **d)** Entropia de Rao (Rao Q). O tamanho dos círculos indica a magnitude do valor do índice de diversidade funcional.

3.2.1 Diversidade funcional α e variáveis espaciais e ambientais

De forma geral, a diversidade funcional α (FRic, FDis e Rao) teve uma maior relação com o componente espacial que com o componente ambiental (Tabela 1). Apenas a originalidade funcional (FOri) não esteve correlacionada com as variáveis geradas pelo AEM, mas mostrou uma porcentagem da sua variação explicada pelo componente espacial (PCNM). As variáveis

espaciais usando os diferentes métodos tiveram um comportamento similar para explicar a variação da diversidade funcional. Porém, o método de AEM (com direcionalidade na conexão dos locais) explicou uma maior porcentagem da variação (entre 24,8 – 28,8%) da diversidade funcional que o método de PCNM (8,0 – 19,6%) (Tabela 1).

As variáveis espaciais selecionadas pelo método de *forward selection* descrevem um padrão similar de variação espacial para os três índices de diversidade funcional α . A região próxima ao reservatório de Itaipu (zona sul da região amostrada) e as proximidades dos rios Ivinhema e Ivaí exibiram uma maior influência da direção da conexão entre os locais, com uma correlação significativa positiva entre os valores dos índices de diversidade funcional e as variáveis espaciais. A direção da conectividade faz que a diversidade funcional seja maior na região sul e na zona média da região de estudo (Figura 5 a-c, círculos pretos), e posteriormente diminua ao norte nas proximidades do reservatório de Porto Primavera (Figura 5 a-c, círculos brancos).

3.2.2 Modelos nulos e diversidade funcional α

Os modelos nulos mostraram que a riqueza funcional (FRic) não diferiu do padrão esperado ao acaso, ou seja, o tamanho do espaço funcional ocupado parece ser principalmente dependente das espécies que ocorrem nas assembleias, mas não das suas características. Contrariamente, os índices que descrevem a forma como as espécies ocupam o espaço funcional (FDis e Rao Q) tenderam a ser menores que as expectativas dos modelos nulos para a maioria das assembleias indicando a ocorrência de convergência funcional (APÊNDICE C). Os índices de diversidade padronizados pelo tamanho do efeito (SES) tiveram uma correlação positiva com o primeiro eixo do componente ambiental (SES-FDis $r=0,54$; $p=0,011$; SES-Rao Q $r=0,58$; $p=0,006$).

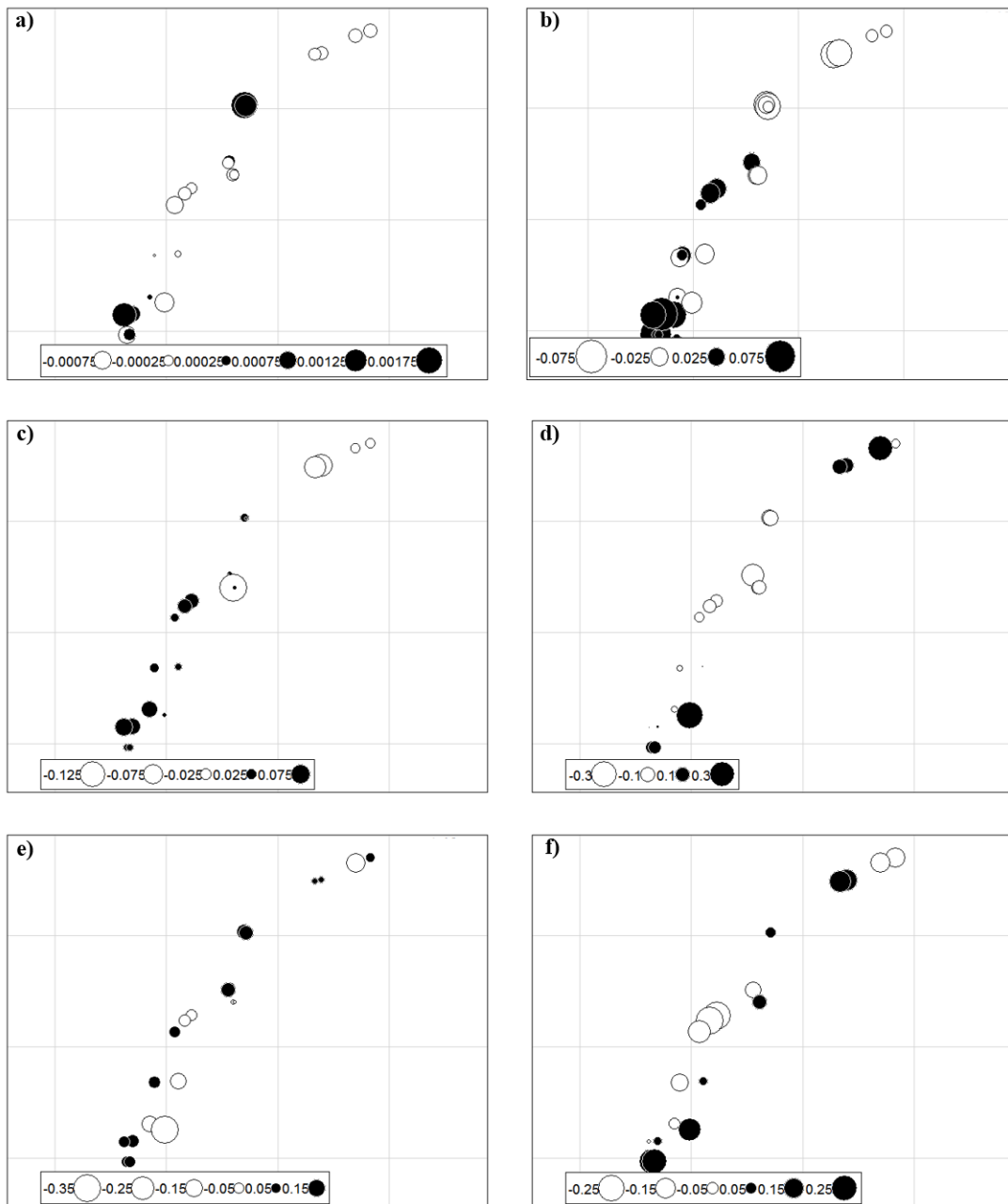


Figura 5. Modelamento espacial da diversidade funcional alfa (a-c) e beta (d-e) através de mapas de vetores assimétricos (AEM) para assembleias de peixes no alto rio Paraná. Cada círculo representa um local amostrado. O tamanho dos círculos é proporcional ao valor do índice de diversidade funcional. A cor representa a correlação entre os AEMs e os índices de diversidade para cada local: Círculos pretos representam correlações positivas; círculos brancos representam correlações negativas. As figuras a-c mostram uma tendência à uma correlação positiva entre os AEMs e a diversidade funcional α na zona sul da região amostrada. As figuras d-f mostram uma correlação positiva dos AEMs com os valores diversidade funcional β para locais nos extremos da região amostrada e como para alguns locais essa correlação é dominada pelo *turnover* ou pelo aninhamento funcional. a) Riqueza funcional (FRic); b) Dispersão funcional (FDis); c) Entropia de Rao (Rao Q); d) Diversidade funcional β total (*turnover* + aninhamento); e) *Turnover* funcional e f) Aninhamento funcional.

Tabela 1. Partição da variação dos índices de diversidade funcional entre os componentes espacial e ambiental. Os valores do R_{adj} e R_2 representam a variação que é explicada apenas por determinado componente. FRic: riqueza funcional; FDis: dispersão funcional; Rao Q: entropia de Rao; FOri: originalidade funcional; AEM: mapas de vetores assimétricos; PCNM: coordenadas principais de matrizes vizinhas; R_a^2 : R^2 ajustado; p : significância.

	Componente ambiental		Componente espacial					
	PCoA ambiente		AEM			PCNM		
	R_a^2	p	Vetores *	R_a^2	p	Vetores*	R_a^2	p
FRic	-0,10	0,77	1, 3, 9, 15, 16	0,248	<0,01	9, 4, 8	0,081	<0,01
FDis	0,07	0,14	1, 3, 6, 16	0,271	<0,01	2, 4, 8, 9, 11	0,194	0,02
Rao Q	0,17	0,10	1, 3, 6, 15, 16	0,289	<0,01	2, 4, 8, 9, 11	0,196	0,01
FOri	0,24	0,05	-	-	-	2, 9	0,101	<0,01
	R^2 **	p		R^2 **	p		R^2 **	p
β Funcional	0,10	0,09	2, 3, 16	0,29	<0,01	2	0,15	<0,01
<i>Turnover</i>	0,16	0,04	2, 4, 5, 16	0,54	<0,01	2	0,36	0,34
Aninhamento	0,14	0,03	3, 12	0,41	0,01	3, 8	0,37	0,02
β Taxonômica	0,06	0,50	1, 2, 3, 4, 5, 16	0,55	0,04		0,32	<0,01
<i>Turnover</i>	0,20	0,04	4, 5	0,37	<0,01	2	0,23	<0,01
Aninhamento	0,06	0,97	3, 7, 15	0,67	0,01	-	-	-

*Vetores espaciais selecionados pelo método de *forward selection* (Blanchet *et al.* 2008). (-) quando não foi selecionada nenhuma variável espacial.

** Foram reportados valores de R^2 uma vez que os índices de diversidade β formam matrizes de dissimilaridade e foi realizada uma PERMANOVA para testar os efeitos do ambiente e das variáveis espaciais.

3.3 DIVERSIDADE FUNCIONAL β

As assembleias apresentaram uma diversidade funcional β maior que a diversidade β taxonômica (Figura 6a). A diversidade β taxonômica apresentou valores entre 0,18 e 0,90 (média $0,54 \pm 0,14$), enquanto a diversidade funcional β esteve entre 0,11 e 0,99 (média $0,71 \pm 0,18$). Tanto a diversidade funcional β e como a diversidade β taxonômica foram explicadas principalmente por um *turnover* de características e de espécies (Figura 6b-c, média: $0,38 \pm 0,17$; $0,35 \pm 0,23$ para a diversidade β -taxonômica e funcional, respetivamente). Não obstante, o aninhamento, principalmente funcional, também apresentou valores altos entre algumas assembleias (média: $0,15 \pm 0,12$; $0,16 \pm 0,12$, para diversidade β taxonômica e funcional, respetivamente). Desse modo, tanto o *turnover* como o aninhamento funcional influenciaram o padrão observado.

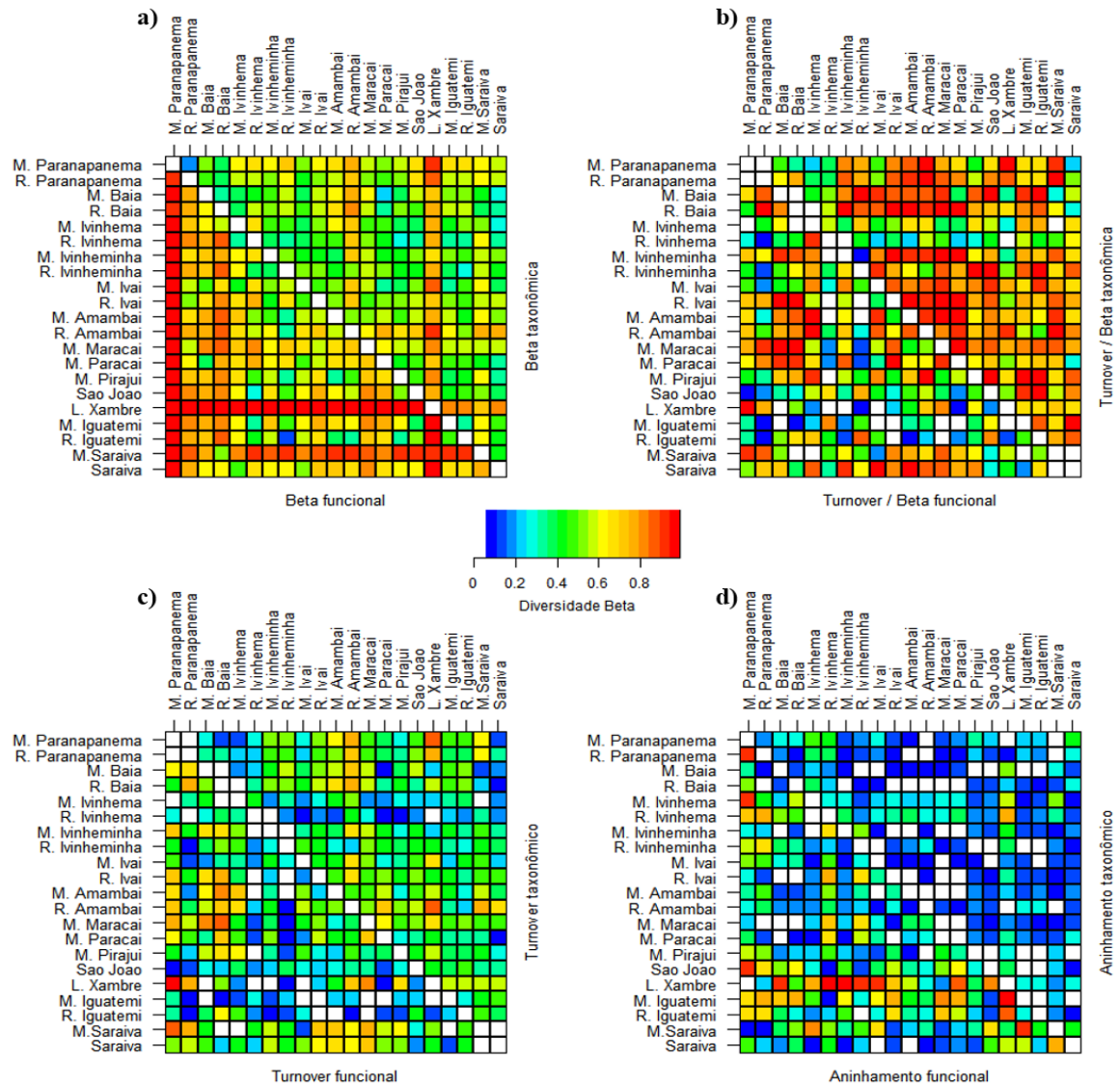


Figura 6. Padrões de diversidade β para as assembleias de peixes amostradas no alto rio Paraná. A diagonal inferior esquerda corresponde aos componentes da diversidade funcional β e a

diagonal superior direita à diversidade taxonômica β a) Diversidade β funcional e taxonômica. b) Proporção da diversidade β que corresponde à *turnover*. c) *Turnover* e d) Aninhamento. A 'M' faz referência à 'Montante', locais localizados no canal principal do rio Paraná à montante da desembocadura do tributário ao qual faz referência.

3.3.1 Diversidade funcional β e variáveis espaciais e ambientais

As variáveis espaciais para a diversidade funcional β , refletiram o maior grau de dissimilaridade das assembleias ao norte e sul da região amostrada com os outros locais (M. Paranapanema, L. Xambrê, Figura 5d círculos pretos). Os locais nas regiões sul e média tenderam a apresentar influência tanto do aninhamento como do *turnover*, com o último tendendo a ser maior (Figura 5d-f, 6b-c). Ao contrário da diversidade α , a diversidade funcional β e diversidade β taxonômica e seu *turnover*, tiveram uma proporção da sua variação explicada pelo componente ambiental, mas foi menor que a explicada pelo componente espacial (Tabela 1). O teste de Mantel mostrou que, em geral, maiores valores de diversidade funcional β coincidiram com maiores valores de diversidade β taxonômica (APÊNDICE D). Portanto, o *turnover* e aninhamento funcional tendem a coincidir com o *turnover* e aninhamento de espécies.

3.4 RELAÇÃO CARACTERÍSTICA FUNCIONAL-AMBIENTE (RLQ)

A análise RLQ mostrou que algumas combinações de características estiveram presentes em alguns tipos de ambientes. Assim, as espécies bentopelágicas ou bentônicas, sedentárias com cuidado parental e migradores de longa distância sem cuidado parental tenderam a estar presentes em locais com maior turbidez adjacentes ao canal principal do rio Paraná. As espécies migradoras de curta distância sem cuidado parental com uma dieta baseada em zooplâncton, fitoplâncton ou plantas superiores tenderam a estar em ambientes com menos turbidez e condutividade no canal principal do rio Paraná (Figura 7a-b).

Porém a análise não mostrou correlações significativas entre as características funcionais e as variáveis ambientais como determinantes da composição das assembleias, mas sim da distribuição das espécies. Os resultados dos modelos 2 e 4 foram ambíguos, com o modelo 2 apresentando significância na relação característica-ambiente (teste Monte Carlo $p = 0,006$), enquanto o modelo 4 não difere da expectativa do modelo nulo (teste Monte Carlo $p = 0,1917$). O modelo 2 mostrou correlações significativas de características relacionadas à história de vida, dieta e posição da coluna de água com a condutividade e a turbidez. As duas variáveis ambientais com influências de diferentes tipos (negativas ou positivas), dependendo da

característica. A turbidez apresentou correlações positivas com o comprimento total, a fecundidade média e a dieta piscívora, e foi negativa para a dieta onívora. Por sua vez, a condutividade teve correlação negativa com o investimento na prole e positiva para as espécies sedentárias (Figura 7).

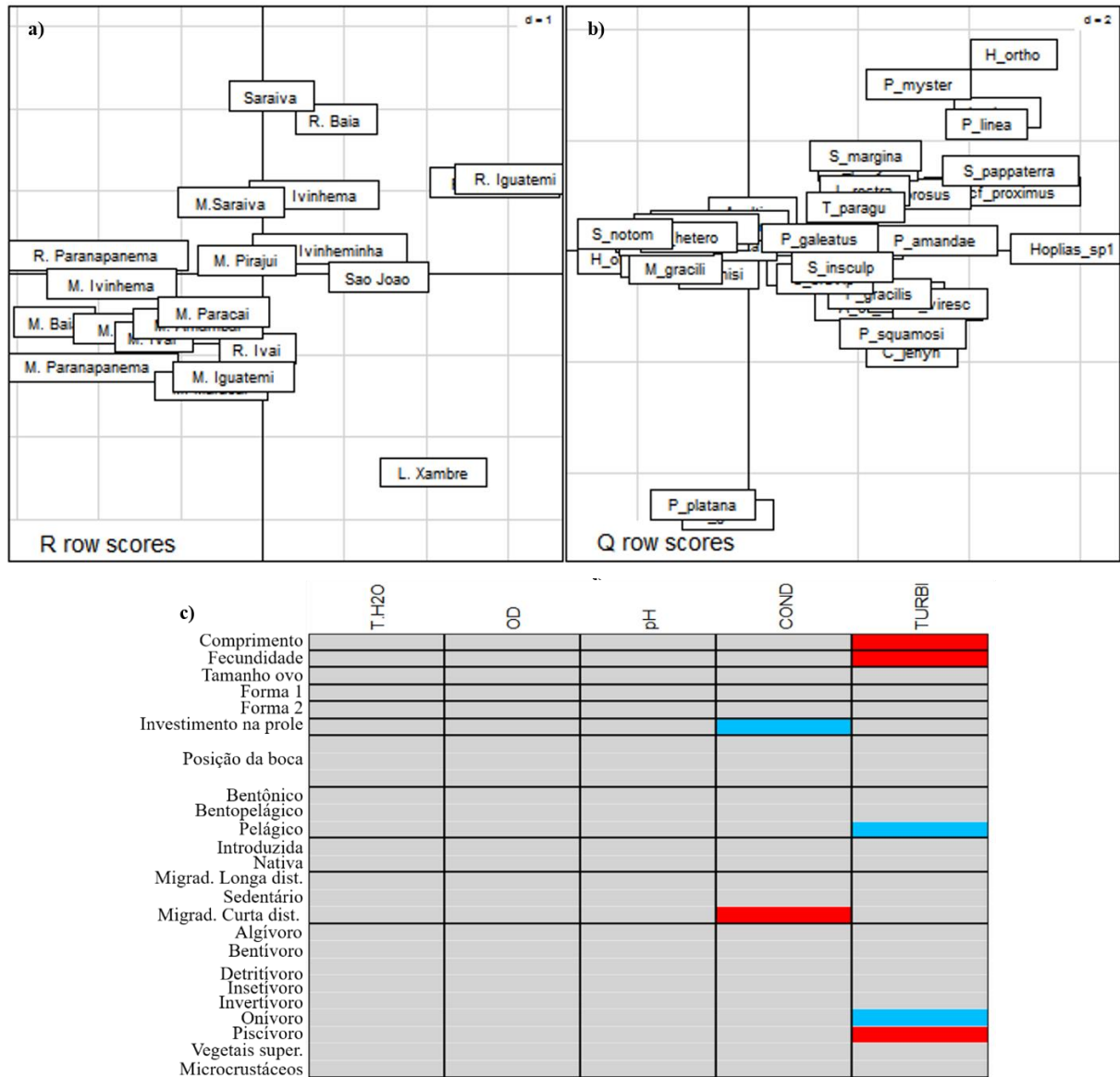


Figura 7. Teste RLQ. a) Ordenação dos locais amostrados de acordo com as variáveis ambientais ponderadas pelas abundâncias das espécies (PCoA). b) Espaço funcional ocupado pelas espécies ponderado pela abundância. d) Correlações entre características funcionais e variáveis ambientais. Azul: correlação negativa significativa; vermelho: correlação positiva significativa; cinza: não correlação. T.H2O: temperatura da água; OD: oxigênio dissolvido; pH; COND: condutividade; TURB: turbidez.

4 DISCUSSÃO

As assembleias amostradas apresentaram uma tendência da diversidade funcional α a ser maior na zona sul da região amostrada e diminuir à medida que os locais se afastam do remanso do reservatório de Itaipu. Esperava-se que essa redução da diversidade funcional fosse explicada pelos fatores ambientais, como uma possível resposta da influência dos represamentos a montante da região amostrada estruturando os ambientes. Essa importância do ambiente seria demonstrada se os índices de diversidade α apresentassem valores menores que o esperado ao acaso (onde os filtros ambientais são mais intensos) e relação com o componente ambiental (Chalmandrier *et al.* 2013; Spasojevic, Copeland & Suding 2014). Contudo, a riqueza funcional (FRic) não diferiu da expectativa dos modelos nulos. Isto é, em relação a esse índice as assembleias não foram mais convergentes nem mais dispersas que o esperado ao acaso.

Porém, existe uma correlação significativa com o ambiente quando são usados os índices padronizados pelo tamanho do efeito (SES), os quais indicaram que a maioria das assembleias são mais convergentes funcionalmente do que o esperado ao acaso. De acordo com Mason *et al.* (2013) uma correlação significativa entre SES-FDis e SES-Rao Q e o gradiente ambiental, indica que quando diminui o estresse ambiental aumenta a influência da complementariedade de nicho nas abundâncias das espécies, mas não nas suas ocorrências. O qual também pode encontrar suporte no fato da riqueza funcional (FRic) não ser diferente do que acontece quando qualquer espécie pode ocorrer em qualquer local (não diferir do modelo nulo). Ainda assim, o componente com maior influência na diversidade α funcional foi a conectividade espacial.

É importante considerar que a convergência funcional observada pode não ser uma consequência direta da ação da seleção ambiental sobre espécies ou características similares. Além disso, as espécies nem sempre se encontram em equilíbrio com o ambiente alcançando locais que não são ótimos para elas (Araújo & Pearson 2005; Munkemuller *et al.* 2012). Um indicio sobre isso é revelado pela análise RLQ, onde apenas uma parte do modelo mostrou correlações significativas das características funcionais com a distribuição das espécies (modelo 2), mas não corroborou a relação entre características e composição das assembleias (modelo 4).

Portanto, parece que a relação ambiente-característica funcional pode influir na distribuição das espécies, mas não na composição das assembleias. Assim, a convergência observada de características funcionais poderia facilitar a coexistência entre as espécies, onde a competição é simétrica e não existem ganhadores nem perdedores (Lamb & Cahill 2008; Gerhold *et al.*

2015), ou ainda ter surgido em um cenário onde a competição pode ser mais forte entre espécies com características diferentes (Mayfield & Levine 2010).

Em relação ao componente espacial, Fernandes *et al.* (2013) e (Padial *et al.* 2014) usaram aproximações similares para determinar a influência do espaço na composição das metacomunidades. As variáveis AEM explicaram entre 12 e 18% da composição das assembleias de peixes no estudo de Padial *et al.* (2014) na planície de inundação do rio Paraná. As variáveis espaciais sem direcionalidade, no trabalho de Fernandes *et al.* (2013), explicaram entre 4% e 14% da variação. Porém, a escala espacial em ambos estudos e no presente foi diferente. Aqui a escala espacial foi mais ampla e, portanto, a limitação à dispersão dos organismos talvez tenha sido maior, o que pode explicar a preponderância do efeito do espaço sobre o ambiente.

A diversidade funcional β tendeu a ser maior que a diversidade β taxonômica, ainda entre locais com riqueza de espécies similar (*e.g.* M. Paranapanema e R. Paranapanema), mas em geral uma maior diversidade funcional β coincidiu com maior diversidade β de espécies. Villéger *et al.* (2013) encontraram que a diversidade β funcional e taxonômica coincidiram em maior grau que o observado aqui. Porém, a escala espacial no seu estudo foi mais ampla (bacias europeias) e o padrão observado foi explicado principalmente por processos históricos (*e.g.* especiação, isolamento das bacias). Assim, a relação com o ambiente e o componente espacial da diversidade β parece indicar que mecanismos operando em pequena e ampla escala influenciaram o padrão observado.

Por exemplo, aqui foi observado que algumas assembleias próximas no espaço, mas divergentes ambientalmente, tenderam a apresentar alta diversidade β funcional. Essa diversidade é explicada principalmente por um aninhamento funcional que não corresponde com um aninhamento de espécies. Esse padrão poderia ser resultado de seleção ambiental, ou por interações entre espécies, que fizessem com que uma assembleia fosse um subconjunto funcional de outra (Bishop *et al.* 2015). Assim, a análise RLQ mostrou que espécies com algumas combinações de características tendem a estar presentes em diferentes tipos de ambiente. Desse modo, ambientes próximos no espaço poderiam ser diferentes nas suas condições e apresentar espécies com características divergentes.

A relação da diversidade funcional alfa e beta com o componente espacial sugere que a capacidade de dispersão das espécies predomina sobre a influência do ambiente. Em trabalhos realizados com organismos com maior capacidade de dispersão, Spasojevic *et al.* (2014) e

Bishop *et al.* (2015), encontraram que o componente ambiental explica uma maior porcentagem da variação da diversidade funcional β . Porém, os organismos com menor capacidade de dispersão não podem colonizar todos os ambientes que tem condições ótimas e fazem que as comunidades, e sua diversidade funcional, esteja estruturada espacialmente (Spasojevic *et al.* 2014; Heino *et al.* 2015).

Aqui é importante considerar que aproximadamente 27% das espécies (20) registradas não fazem parte da fauna natural da bacia do alto rio Paraná, 18 das quais colonizaram a região após a construção do reservatório de Itaipu (Júlio-Júnior *et al.* 2009) e do Canal da Piracema (Makrakis *et al.* 2007). Os modelos espaciais poderiam estar refletindo a contínua chegada de organismos a partir dessa região, que contribuiu para uma maior diversidade α na zona sul da região estudada e para o alto aninhamento das suas assembleias com as restantes.

Em síntese, diferentes mecanismos em diferentes escalas espaciais incidem na ocupação do espaço funcional nas assembleias observadas. Em escala local a diversidade α parece ser mais afetada pelo grau de conectividade espacial das assembleias. Assim, os locais que apresentam maior conectividade com uma região reconhecida por apresentar uma maior diversidade de espécies apresentam maior diversidade funcional. A alta variação explicada pelos processos direcionais dá indícios de como a dispersão de espécies a partir do reservatório de Itaipu e provavelmente do baixo rio Paraná aumentam a diversidade funcional na região sul. A diversidade β parece ser influenciada tanto pelo ambiente como pela conectividade espacial, indicando que diferentes ambientes podem ter assembleias que ocupam de forma diferente o espaço funcional ou com uma maior variação de características funcionais, e também que alguns locais isolados podem ser mais divergentes funcionalmente. Para finalizar, a identificação de assembleias funcionalmente únicas poderia indicar a presença de espécies com características pouco comuns. As vezes as espécies com características raras, mas com alta abundância, têm um alto impacto no funcionamento dos ecossistemas, seja como modificadoras do ambiente, gerando habitats para outras espécies ou transportando nutrientes entre locais distantes (como algumas espécies migradoras). Portanto, pode ser de interesse a preservação dessas espécies e das condições que permitem sua existência.

REFERÊNCIAS

- Agostinho A.A., Bonecker C.C. & Gomes L.C. (2009) Effects of water quantity on connectivity: the case of the upper Paraná River floodplain. *Ecohydrology & Hydrobiology* **9**, 99–113.
- Agostinho A.A., Gomes L.C., Veríssimo S. & Okada E. (2004) Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish biology and fisheries* **14**, 11–19.
- Anderson M.J. (2001) Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* **58**, 626–639.
- Araújo M.B. & Pearson R.G. (2005) Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography* **28**, 693–695.
- Barbosa F.A.R., Padisák J., Espindola E.L.G., Borics G. & Rocha O. (1999) The Cascading Reservoir Continuum Concept (CRCC) and its application to the river Tietê-basin, São Paulo State, Brazil. *Theoretical reservoir ecology and its applications*, 425–437.
- Barletta M., Jaureguizar A.J., Baigun C., Fontoura N.F., Agostinho A.A., Almeida-Val V.M.F., *et al.* (2010) Fish and aquatic habitat conservation in South America: a continental overview with emphasis on neotropical systems. *Journal of fish biology* **76**, 2118–2176.
- Baselga A., Orme D., Villéger S., De Bortoli J. & Leprieur F. (2015) betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components.
- Bellwood D.R., Wainwright P.C., Fulton C.J. & Hoey S. (2006) Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society* **273**, 101–107.
- Benine R.C., Ricardo M. C. Castro & Sabino J. (2004) Moenkhausia bonita: A New Small Characin Fish from the Rio Paraguay Basin, Southwestern Brazil (Characiformes: Characidae). *Copeia* **2004**, 68–73.
- Bishop T.R., Robertson M.P., van Rensburg B.J. & Parr C.L. (2015) Contrasting species and functional beta diversity in montane ant assemblages. *Journal of Biogeography* **42**, 1776–1786.
- Blanchet F.G., Legendre P., Maranger R., Monti D. & Pepin P. (2011) Modelling the effect of directional spatial ecological processes at different scales. *Oecologia* **166**, 357–368.
- Blanchet G., Legendre P. & Borcard D. (2008) Forward selection of spatial explanatory variables. *Ecology* **89**, 2623–2632.
- Blanchet G.F. (2015) AEM: Tools to construct Asymmetric eigenvector maps (AEM) spatial variables.
- ter Braak C.J.F., Cormont A. & Dray S. (2012) Improved testing of species traits–environment relationships in the fourth-corner problem. *Ecology* **93**, 1525–1526.
- Britski H.A., Birindelli J.L.O. & Garavello J.C. (2012) A new species of Leporinus Agassiz, 1829 from the upper Rio Paraná basin (Characiformes, Anostomidae) with redescription of *L. elongatus* Valenciennes, 1850 and *L. obtusidens* (Valenciennes, 1837). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)* **52**, 441–475.
- Cadotte M.W., Carscadden K. & Mirotnick N. (2011) Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* **48**, 1079–1087.

- Chalmandrier L., Müunkemüller T., Gallien L., de Bello F., Mazel F., Lavergne S., *et al.* (2013) A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns. *Journal of vegetation science* **24**, 853–864.
- Chillo V. & Ojeda R.A. (2012) Mammal functional diversity loss under human-induced disturbances in arid lands. *Journal of Arid Environments* **87**, 95–102.
- Dehling D.M., Fritz S.A., Töpfer T., Päckert M., Estler P., Böhning-Gaese K., *et al.* (2014) Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes. *Ecography* **37**, 1047–1055.
- Díaz S. & Cabido M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* **16**, 646–655.
- Dray S. (2013) packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46).
- Dray S., Choler P., Dolédec S., Peres-Neto P.R., Thuiller W., Pavoine S., *et al.* (2014) Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* **95**, 14–21.
- Dray S. & Dufour A.-B. (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* **22**, 1 – 20.
- Dray S., Legendre P. & Peres-Neto P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* **196**, 483–493.
- Dunck B., Rodrigues L. & Bicudo D.C. (2015) Functional diversity and functional traits of periphytic algae during a short-term successional process in a Neotropical floodplain lake. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* **75**, 587–97.
- Fernandes I.M., Henriques-Silva R., Penha J., Zuanon J. & Peres-Neto P.R. (2014) Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: the case of floodplain-fish communities. *Ecography* **37**, 464–475.
- Gerhold P., Cahill J.F., Winter M., Bartish I. V & Prinzing A. (2015) Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology* **29**, 600–614.
- Gotelli N. & McCabe D. (2002) Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M Diamond's assembly rules model. *Ecology* **83**, 2091–2096.
- Graça W.J. & Pavanelli C.S. (2007) *Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes*. (Ed. EDUEM), Maringá.
- Grönroos M., Heino J., Siqueira T., Landeiro V.L., Kotanen J. & Bini L.M. (2013) Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and Evolution* **3**, 4473–4487.
- Gubiani É.A., Gomes L.C., Agostinho A.A. & Baumgartner G. (2010) Variations in fish assemblages in a tributary of the upper Paraná river, Brazil: A comparison between pre and post-closure phases of dams. *River Research and Applications* **26**, 848–865.
- Heino J., Melo A.S., Siqueira T., Soininen J., Valanko S. & Bini L.M. (2015) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* **60**, 845–869.
- Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative*

- Biology* **22**, 415–427.
- Jacobson B. & Peres-Neto P.R. (2010) Quantifying and disentangling dispersal in metacommunities: How close have we come? How far is there to go? *Landscape Ecology* **25**, 495–507.
- Júlio-Júnior H.F., Dei Tós C., Agostinho A.A. & Pavanelli C.S. (2009) A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology* **7**, 709–718.
- Kovalenko K.E., Dibble E.D., Agostinho A.A., Cantanhêde G. & Fugi R. (2009) Direct and indirect effects of an introduced piscivore, *Cichla kelberi* and their modification by aquatic plants. *Hydrobiologia* **638**, 245–253.
- Laliberté E., Shipley B. & Laliberté M. (2014) FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.
- Lamb E.G. & Cahill J.F. (2008) When competition does not matter: grassland diversity and community composition. *The American naturalist* **171**, 777–87.
- Lambdon P.W., Lloret F. & Hulme P.E. (2008) Do non-native species invasions lead to biotic homogenization at small scales? The similarity and functional diversity of habitats compared for alien and native components of Mediterranean floras. *Diversity and Distributions* **14**, 774–785.
- Landeiro V.L., Magnusson W.E., Melo A.S., Espírito-Santo H.M. V. & Bini L.M. (2011) Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshwater Biology* **56**, 1184–1192.
- Lawton J.H. (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos* **84**, 177–192.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi- scale community ecology. *Ecology Letters* **7**, 601–613.
- Makrakis S., Gomes L.C., Makrakis M.C., Fernandez D.R. & Pavanelli C.S. (2007) The Canal da Piracema at Itaipu Dam as a fish pass system. *Neotropical Ichthyology* **5**, 185–195.
- Mason N.W.H., de Bello F., Mouillot D., Pavoine S. & Dray S. (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science* **24**, 794–806.
- Mayfield M.M. & Levine J.M. (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* **13**, 1085–1093.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E. & Westoby M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution* **21**, 178–185.
- Message H.J. (2015) *Análise de regras de montagem em diferentes configurações de uma metacomunidade*. Universidade Estadual de Maringá.
- Miklós I. & Podani J. (2004) Randomization of presence–absence matrices: comments and new algorithms. *Ecology* **85**, 86–92.
- Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S., Mason N.W.H. & Bellwood D.R. (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* **28**, 167–177.
- Munkemuller T., de Bello F., Meynard C.N., Gravel D., Lavergne S., Mouillot D., *et al.* (2012)

- From diversity indices to community assembly processes: a test with simulated data. *Ecography* **35**, 468–480.
- Oksanen J., Blanchet G.F., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O’Hara R.B., *et al.* (2016) *vegan: Community Ecology Package*.
- Olden J.D., Poff N.L. & Bestgen K.R. (2006) Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs* **76**, 25–40.
- Padial A.A., Ceschin F., Declerck S.A.J., De Meester L., Bonecker C.C., Lansac-Tôha F.A., *et al.* (2014) Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PLoS ONE* **9**, e111227.
- Pavoine S., Vallet J., Dufour A.-B., Gachet S. & Daniel H. (2009) On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* **118**, 391–402.
- Pease A.A., González-Díaz A.A., Rodiles-Hernández R. & Winemiller K.O. (2012) Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology* **57**, 1060–1075.
- Pelicice F.M. & Agostinho A.A. (2008) Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions* **11**, 1789–1801.
- Ricklefs R.E. (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* **235**, 167–171.
- Sanches P.V., Nakatani K., Bialecki A., Baumgartner G., Gomes L.C. & Luiz E.A. (2006) Flow regulation by dams affecting ichthyoplankton: the case of the Porto Primavera Dam, Paraná River, Brazil. *River Research and Applications* **22**, 555–565.
- Spasojevic M.J., Copeland S. & Suding K.N. (2014) Using functional diversity patterns to explore metacommunity dynamics: a framework for understanding local and regional influences on community structure. *Ecography* **37**, 939–949.
- Srivastava D.S. & Vellend M. (2005) Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**, 267–294.
- Swenson N. (2014) *Functional and phylogenetic ecology in R*. Springer-Verlag, New York.
- Teresa F.B., Casatti L. & Cianciaruso M.V. (2015) Functional differentiation between fish assemblages from forested and deforested streams. *Neotropical Ichthyology* **13**, 361–370.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. & Siemann E. (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**, 1300–1302.
- Vellend M. (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* **85**, 183–206.
- Villéger S., Grenouillet G. & Brosse S. (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* **22**, 671–681.
- Villéger S., Miranda J.R., Hernández D.F. & Mouillot D. (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* **20**, 1512–1522.
- Vitule J.R.S., Skóra F. & Abilhoa V. (2012) Homogenization of freshwater fish faunas after the

- elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions* **18**, 111–120.
- Ward J. & Stanford J. (1995) The serial discontinuity concept: extending the model to floodplain rivers. *Regulated Rivers: Research & Management* **10**, 159–168.
- Webb P.W. (1984) Form and Function in Fish Swimming. *Scientific American* **251**, 72–82.
- Weiher E. & Keddy P.A. (1995) Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. *Oikos* **74**, 159–164.
- Winemiller K.O. (1989) Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* **81**, 225–241.
- Winemiller K.O., Fitzgerald D.B., Bower L.M. & Pianka E.R. (2015) Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. *Ecology letters* **18**, 737–751.
- Winemiller K.O., McIntyre P.B., Castello L., Fluet-Chouinard E., Giarrizzo T., Nam S., *et al.* (2016) Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science* **351**, 128–129.
- Wu J. & Loucks O.L. (1995) From Balance of Nature to Hierarchical Patch Dynamics: A Paradigm Shift in Ecology. *The Quarterly Review of Biology* **70**, 439–466.

APÊNDICES

APÊNDICE A. Anova de uma via para testar pela presença de diferenças nos valores dos índices de diversidade funcional α entre os locais amostrados, os tipos de ambiente e as campanhas. A interação entre os fatores não foi significativa e não foi colocada aqui. FRic: Riqueza funcional; FDis: dispersão funcional; Rao Q: entropia de Rao; FOri originalidade funcional.

	Locais		Ambientes		Campanhas	
	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>
FRic	3,93	<0,01	2,49	0,10	0,83	0,56
FDis	3,13	<0,01	2,56	0,08	1,45	0,20
Rao Q	4,46	<0,01	4,47	0,03	1,24	0,30
FOri	3,75	<0,01	2,97	0,11	0,92	0,48

APÊNDICE B. Correlação de Pearson entre os índices diversidade funcional α para as assembleias de peixes e as distâncias dos locais ao reservatório de Itaipu. FRic: Riqueza funcional; FDis: dispersão funcional; Rao Q: entropia de Rao; FOri originalidade funcional.

	<i>r</i>	<i>p</i>
FRic	-0,27	0,001
FDis	-0,25	0,002
Rao Q	-0,29	0,000
FOri	-0,22	0,082

APÊNDICE C. Índices de diversidade funcional α observados para as assembleias de peixes no alto rio Paraná; Índices padronizados pelo tamanho do efeito (SES) e nível de significância (p). FRic: riqueza funcional; FDis: dispersão funcional; Rao Q: entropia de Rao.

	FRic	SES	p
R. Paranapanema	0,071	-0,310	0,513
M. Paranapanema	0,053	1,512	0,957
M. Baía	0,096	-1,122	0,064
R. Baía	0,025	0,603	0,803
M. Ivinhema	0,070	-0,345	0,391
R. Ivinhema	0,102	-0,021	0,540
M. Ivinheminha	0,066	0,479	0,719
R. Ivinheminha	0,108	0,558	0,769
M. Ivaí	0,055	0,200	0,676
R. Ivaí	0,096	-0,123	0,548
M. Amambaí	0,082	-0,340	0,430
R. Amambaí	0,086	1,103	0,869
M. Maracaí	0,065	-0,708	0,260
M. Paracaí	0,049	2,580	0,972
M. Pirajuí	0,111	-0,427	0,379
M. Saraiva	0,054	-1,216	0,084
M. Iguatemi	0,116	-0,195	0,371
R. Iguatemi	0,111	-0,165	0,461
São João	0,127	2,290	0,971
L. Xambrê	0,023	-0,604	0,123
Saraiva	0,094	0,237	0,658

	FDis	SES	p
R. Paranapanema	0,217	-2,807	0,008
M. Paranapanema	0,195	-2,478	0,016
M. Baía	0,205	-3,256	0,001
R. Baía	0,167	-3,792	0,002
M. Ivinhema	0,210	-3,843	0,001
R. Ivinhema	0,240	-3,823	0,001
M. Ivinheminha	0,234	-2,787	0,014
R. Ivinheminha	0,250	-4,062	0,002
M. Ivaí	0,173	-2,695	0,007
R. Ivaí	0,271	-3,156	0,005
M. Amambaí	0,253	-1,479	0,144
R. Amambaí	0,256	-1,034	0,071
M. Maracaí	0,246	-2,530	0,005
M. Paracaí	0,196	-3,107	0,002
M. Pirajuí	0,255	-3,695	0,001
M. Saraiva	0,196	-2,421	0,015
M. Iguatemi	0,266	-1,183	0,130
R. Iguatemi	0,273	-1,128	0,137
São João	0,255	-2,543	0,011

L. Xambrê	0,172	-3.116	0,003
Saraiva	0,220	-4.160	0,001

	Rao Q	SES	p
R. Paranapanema	0,055	-2.655	0,005
M. Paranapanema	0,049	-2.351	0,011
M. Baía	0,053	-3.277	0,001
R. Baía	0,037	-3.791	0,001
M. Ivinhema	0,072	-3.822	0,001
R. Ivinhema	0,060	-3.398	0,002
M. Ivinheminha	0,050	-2.609	0,006
R. Ivinheminha	0,075	-3.690	0,001
M. Ivaí	0,041	-2.956	0,001
R. Ivaí	0,084	-2.925	0,005
M. Amambaí	0,078	-1.377	0,084
R. Amambaí	0,085	-0,950	0,176
M. Maracaí	0,072	-2.414	0,006
M. Paracaí	0,046	-3.021	0,001
M. Pirajuí	0,077	-3.275	0,001
M. Saraiva	0,046	-2.398	0,011
M. Iguatemi	0,090	-1.323	0,094
R. Iguatemi	0,089	-1.241	0,111
São João	0,076	-2.141	0,011
L. Xambrê	0,049	-3.065	0,001
Saraiva	0,065	-3.810	0,001

APÊNDICE D. Teste de Mantel entre os componentes da diversidade funcional e taxonômica. Coeficientes de correlação de Pearson (r) e significância (p)

Teste de Mantel		
	r	p
Funcional β vs. β-taxonômica	0,6559	0,001
Turnover funcional vs. turnover taxonômico	0,4820	0,000
Aninhamento funcional vs. aninhamento taxonômico	0,5591	0,000

APÊNDICE E. Scripts para cálculo dos índices de diversidade funcional, modelos nulos e análise RLQ

```
# matriz com variáveis ambientais
```

```
amb <- read.table("amb.txt", header=TRUE, sep = "\t", row.names=1)
# transformar e estandarizar variáveis ambientais
amb.stand <- decostand(log10(amb, "standardize"))
```

```

# PCoA distância ambiental
pco.amb <- pcoa(dist(amb.stand), scan = F)
# verificar a variância explicada e modelo broken stick
pco.amb$values
# selecionar os eixos que representam o componente ambiental
amb.vect <- pco.amb$vectors[,1:2]

# análise espacial AEM
library(AEM)
# carregar arquivos de coordenadas dos locais, conexão entre locais e
distâncias
XY <- read.table("XY.txt", header=TRUE, sep = "\t", row.names=1)
# conex é uma matriz de duas colunas indicando a união de entre dos
locais
conex <- read.table("conect.txt", header=TRUE, sep = "\t",
row.names=1)
# distanc é uma matriz de distâncias entre todos os locais
distanc <- read.table("dista_loc.txt", header=TRUE, sep = "\t",
row.names=1)
# gerar matriz binaria que indica a conexão entre locais
bin.mat <- build.binary(coords = XY, link = conex, unit.angle =
"degrees", rot.angle = 0, rm.same.y = TRUE, plot.connexions = TRUE)
# ponderar o grau de conexão entre locais segundo as distâncias
compr.tra <- vector(length = nrow(conex))
for (i in 1:nrow(conex)) {
  compr.tra[i] <- distanc[conex[i,1], conex[i,2]]
}
peso.tr <- 1-(compr.tra/max(compr.tra))^2
aem.M1 <- aem(build.binary = bin.mat, weight = peso.tr, rm.link0 =
FALSE)
aem.vect <- aem.M1$vectors

# Determinar o espaço funcional que foi usado para calcular índices
de diversidade funcional
# carregar pacotes "FD", "vegan", "ade4"
library(syncsa)
# matriz de abundâncias
abd <- read.table("abd.txt", header=TRUE, sep="\t", row.names=1)
# matriz de características funcionais (quantitativas, nominais,

```

Ordinais)

```

cara.func <- read.table('traits.txt', header=TRUE, sep="\t",
row.names=1)
# tratamento das características (Pavoine et al. 2009)
t.quant <- traits[,1:5] (comprimento corpo, fecundidade média,
investimento reprodutivo e índices de forma)
# posição da boca, superior, inferior, terminal
traits.nom <- traits[6]
# período de maior atividade: diurno, crepuscular, noturno
traits.circ <- traits[7]
# posição na coluna de água, pelágico, bentônico, bentopelágico
traits.ord <- traits[8]
# porcentagens do volume dos itens # alimentares disponíveis na
literatura
traits.fuzz <- traits[,9:15]
# preparação das características do período de atividade
circul.prep <- prep.circular(traits.circ, 1, 3)
# preparação das características da dieta
fuzzy.pre <- prep.fuzzy(traits.fuzz, 7)
# juntar as características em uma matriz e calcular a distância entre
as espécies
tab.traits <- ktab.list.df(list(traits.quant, fuzzy.pre, traits.ord,
circul.prep, traits.nom))
dist.func <- dist.ktab(tab.traits, type=c("Q", "F", "O", "C", "N"),
option=c("scaledBYsd"), scann = FALSE)
# conferir que a distância seja euclidiana
is.euclid(dist.func)
# PCoA para determinar o espaço funcional
pco.func <- dudi.pco(dist.func, scan = F)
func.vect <- pco.func$vectors
# índices de diversidade funcional observados e modelos nulos
# Para riqueza funcional (FRic). Randomizar filas e colunas na matriz
# de abundâncias conservando riqueza de espécies (Mason et al. 2013).
library(Picante)
dbfd.ric <- function(x) {
  dbFD(x, randomizeMatrix(abd, null.model = "trialswap"))$FRic
}
fric <- cbind(dbFD(dist.func, abd)$FRic,
  replicate(999, dbfd.ric(dist.func)))

```



```

## Para FDis e Rao Q. Randomizar as abundâncias das espécies dentro
de cada amostra (Mason et al. 2013).
dbfd.dis <- function(x) {
  dbFD(x, randomizeMatrix(abd, null.model = "richness"))$FDis
}
dispers <- cbind(dbFD(dist.func, abd)$FDis,
  replicate(999, dbfd.dis(dist.func)))
dbfd.dis <- function(x) {
  dbFD(x, randomizeMatrix(abd, null.model = "richness"))$Rao Q
}
rao <- cbind(dbFD(dist.func, abd)$Rao Q,
  replicate(999, dbfd.dis(dist.func)))
#diversidade Beta funcional e taxonômica
library(betapart)
# matriz de presenças das espécies
presenc <- decostand(abd, "pa")
beta.func <- functional.beta.pair(presenc, func.vect, index.family =
"jaccard")
beta.tax <- beta.pair(presenc, index.family = "jaccard")
# seleção das variáveis espaciais que para cada índice de diversidade
funcional
aem.fd <- forward.sel(c(fric, fdis, rao), aem.vect)
aem.fric <- aem.fd$fric
# partição da variação da diversidade funcional entre o componente
espacial e o ambiente
#Para os índices de diversidade funcional  $\alpha$ 
parti.fric <- varpart(fric, aem.fric, amb.vect)
# Testar a significância de cada fração da partição
anova.cca(rda(fric, aem.fric, amb.vect)), permutations = 1000)
# mesmo procedimento para cada índice
# Para os índices de diversidade funcional  $\beta$ 
adonis(beta.com$beta.jac ~ vect. * vect.amb, permutations = 999,
  method = "euclidean")

# RLQ para determinar correlações entre características e ambiente
# Ordenação dos locais pelas abundâncias das espécies
pco.abd <- dudi.coa(abd_total.hell, scannf = F, nf =
dim(abd_total.hell) - 1)

```

```
# PCA para as variáveis ambientais ponderada pela abundância das
#espécies
pco.amb.espa <- dudi.pca(amb.stan.all, pco.abd$lw, scan = F, nf =
dim(amb.stan2) - 1 )
#PCoA para o espaço funcional ponderada pela abundância das espécies
pco.func <- dudi.pco(dist.func, pco.abd$cw, scan = F)
rlq.1 <- rlq((pco.amb.espa, pco.abd, pco.func, scannf = F, nf = 2)
# Testar as correlações sob o modelo de permutação combinado "modelo
# 6" (modelo 2 para testar distribuição e modelo 4 para testar
#composição das comunidades Dray et al 2014)
test.rlq <- randtest(rlq.1, modeltype = 6, nrepet = 9999)
# Testar cada eixo do RLQ
# Primeiro testar relação dos eixos do RLQ com as características das
# espécies
testQaxes.comb <- fourthcorner.rlq(rlq.1, modeltype = 6, typetest =
"Q.axes", nrepet = 9999, p.adjust.method.G = "fdr",
p.adjust.method.D = "fdr")
# Testar a relação dos eixos do RLQ com as variáveis ambientais
testRaxes.comb <- fourthcorner.rlq(rlq.1, modeltype = 6,
typetest = "R.axes", nrepet = 9999, p.adjust.method.G = "fdr",
p.adjust.method.D = "fdr")
```