

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

HUGO JOSÉ MESSAGE

**Análise de regras de montagem em diferentes configurações de uma
metacomunidade**

Maringá
2015

HUGO JOSÉ MESSAGE

Análise de regras de montagem em diferentes configurações de uma metacomunidade

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes

Maringá
2015

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

M583a Message, Hugo José, 1986-
 Análise de regras de montagem em diferentes configurações de uma
 metacomunidade / Hugo José Message. -- Maringá, 2015.
 50 f. : il.

 Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade
 Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2015.
 Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes.

 1. Metacomunidades - Configuração de mosaico. 2. Comunidades, Dinâmica de -
 Ciclo hidrológico. 3. Barragens - Construção - Impacto ambiental. I. Universidade
 Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em
 Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -577.82015195
NBR/CIP - 12899 AACR/2

HUGO JOSÉ MESSAGE

Análise de regras de montagem em diferentes configurações de uma metacomunidade

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Pitágoras Augusto Piana
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Unioeste)

Prof. Dr. Rômulo Diego de Lima Behrend
Centro de Ensino Superior de Maringá (Cesumar)

Dr.^a Carla Simone Pavanelli
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Weferson Júnio da Graça
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 14 de agosto de 2015.

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

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes, pela orientação acadêmica na minha formação e por compartilhar um pouco de suas experiências através do bom convívio para bem ciência.

Ao Programa de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA-UEM) pela oportunidade de participar de um centro de renome em pesquisa no Brasil.

Ao Nupélia e seus funcionários pela estrutura e espaço físico para estudos e coleta de material biológico disponibilizado aos pesquisadores.

Aos funcionários do Nupélia, principalmente àqueles ligados à coleta de peixes, pela dedicação de décadas aos professores e alunos ligados a esse núcleo.

Ao CNPq/PELD e suas equipes pela disponibilidade dos dados utilizados nesse trabalho.

Ao PROEX/CAPES pela bolsa concedida e pelo financiamento do projeto de pesquisa.

Aos colegas da pós-graduação, principalmente do laboratório de Ictiologia.

Aos meus pais, Gentil Message e Carmem Lucia C. Message, e irmãos, Paula C. C. Message e Luiz Eduardo C. Message, pelo apoio e compreensão e amor incondicional que dão suporte a uma vida honesta em busca de realizações pessoais e profissionais.

À Renata, minha namorada/esposa/parceira na vida pessoal e profissional, aluna do PEA, que tem contribuído como ninguém para meu crescimento pessoal e profissional, adicionando felicidades a cada dia e força para os obstáculos que o nosso meio nos impõe.

Toda vez que dou um passo o mundo sai do lugar
Eu vivo no mundo com medo, do mundo me atropelar
E o mundo por ser redondo, tem por destino embolar
Desde quando o mundo é mundo, nunca pensou de parar
E tem hora que até me canso de ver o mundo rodar
Quando eu vou dormir eu rezo pro mundo me acalantar
De manhã escuto o mundo gritando pra me acordar
Ouço o mundo me dizendo: -Corra pra me acompanhar!
Se eu correr e ir atrás do mundo vou gastar meu calcanhar
Eu procurei o fim do mundo porém não pude alcançar
Também não vivo pensando de ver o mundo acabar
Nem vou gastar meu juízo querendo o mundo explicar
E quando um deixa o mundo tem trinta querendo entrar

Siba

Cantor popular recifense - PE

Análise de regras de montagem em diferentes configurações de uma metacomunidade

RESUMO

Metacomunidades existem quando há possibilidade de migração de espécies entre ambientes interconectados. Analisaram-se padrões de montagem em configurações do mosaico com maior ou menor conectividade, além da interferência do homem. Usou-se como modelo uma série temporal fragmentada (1987-2012) de metacomunidade de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná. Determinaram-se as configurações de cheia, com vias de dispersão, de seca, com ambientes individualizados e de perturbações antropogênica, implantação de usinas hidrelétricas. Testou-se a hipótese de que nas secas, existe padrão divergência funcional na montagem, enquanto nas secas e perturbações antropogênica, a convergência funcional determina a montagem da metacomunidade. Testaram-se os valores de Redundância Funcional (RF) e Diversidade Funcional (DF), assim como os traços funcionais mais influentes no processo. Avaliou-se a correlação as matrizes: B - traços funcionais *fuzzy weighting*; W - composição das comunidades locais (dados binários) e; E-gradiente ambiental (eixo1 PCoA variáveis ambientais por local/tempo). Analisou-se a correlação de RF com diversidade de Simpson ($r_{RF \times SIMP}$), DF (Rao) e determinou-se os traços funcionais mais influentes através de aleatorizações entre linhas da matriz B para encontrar as correlações máximas com os padrões encontrados. Nas cheias foram encontradas convergência e divergência, porém, nenhum padrão significativo nas outras configurações. $r_{RF \times SIMP}$ diminuiu temporalmente em todas as configurações, assim como DF, principalmente nos rios, apesar do aumento do número de espécies. Os traços mais influentes foram sedentarismo, cuidado parental e desova anual nas lagoas; migradores, sem cuidado parental e bentopelágicas nos rios. Os resultados obtidos responderam parcialmente a hipótese inicial e indicaram que as metacomunidades organizam-se de forma diferente segundo sua configuração. Nas cheias as vias de dispersão existentes direcionam um padrão de na montagem porque interações entre as espécies são mais fracas, mas o padrão desaparece nas secas e nas perturbações antropogênicas devido a forças opostas de estruturação. Detectou-se efeito cumulativo dos impactos antropogênicos sobre a estabilidade das comunidades e o enfraquecimento das vias de dispersão, rios, ao longo do tempo. Portanto, conclui-se que as vias de dispersão organizam a montagem da metacomunidade e que a ausência delas aleatoriza este processo, mantendo os ambientes da paisagem individualizados.

Palavras-chave: Traços funcionais. Dinâmica de comunidades. Mosaico. Perturbação.

Spatial and temporal variations in the patterns of assembly in a metacommunity: evaluating functional convergence and divergence.

ABSTRACT

The metacommunities assembly rules depend on the dispersion pathways in landscape. Our aim was to analyze assembly rule patterns in different metacommunities configurations defined by the dispersion possibility. We choose an extensive (25 years) dataset from a tropical floodplain fish metacommunity as a model to tested the hypothesis that assembly rules are different in this three configuration: in dry season (low dispersion) and anthropogenic (dams) assembly rules are determined by traits convergent patterns, meanwhile in flood season traits divergent patterns rules. Moreover, we measured the most influential traits in the process for each configuration. For this, we correlated three matrices: B - functional fuzzy weighting traits; W - local composition (binary data) and; E-environmental gradient (axis1 PCoA). In addition, we analyzed Spearman correlation between Functional Redundancy and species diversity (rFRxSD), Functional Diversity (DF) (Rao entropy) and determined the most influential functional traits (randomizations among B lines to find the maximum correlation with the patterns). We found no patterns in dry and anthropogenic configurations, yet both convergence and divergence patterns in flood. rFRxSIMP decreased temporarily in all configurations. DF decrease along the time especially in rivers (dispersion pathways). The most influential traits were sedentary, parent care and annual spawning in lakes; migratory, no parental care and Benthopelagic in rivers. Our results partially confirmed our hypothesis and suggested that metacomunidades are organized differently according to its configuration.

In full the existing dispersal routes directing a pattern of the assembly because interactions between species are weaker, but the pattern disappears in drought and in anthropogenic disturbances due to the opposing forces structuring. In addition, it detected cumulative effect of anthropogenic impacts on the stability of communities and the weakening of dispersal routes, rivers, over time, in addition to confirming the different functions of landscape elements in metacomunidades. We therefore conclude that the dispersal routes organize the assembly of the meta community and that their absence randomizes this process keeping the individualized landscape environments. And recommended that time series are to be analyzed and that the taxonomic and functional diversity need to be evaluated when communities are studied in dynamic landscapes.

Keywords: Functional traits. Dynamic communities. Mosaic. Disturbance.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica PlosOne, Disponível em <http://journals.plos.org/plosone/s/submission-guidelines>>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	10
2 MATERIAL E MÉTODOS	12
2.1 ÁREA DE ESTUDOS	12
2.2 PERÍODO E LOCAIS DE AMOSTRAGENS	12
2.3 COLETA DE DADOS.....	15
2.4 ANÁLISE DOS DADOS.....	19
2.4.1 Protocolo analítico geral	19
2.4.2 Padrões de montagem da comunidade, convergência e divergência de traços funcionais	21
2.4.3 Escalonamento	21
2.4.4 Convergência e divergência de traços funcionais	22
2.4.5 Identificação de traços funcionais ótimos.....	24
2.4.6 Teste de significância.....	24
2.4.7 Análises descritivas dos traços funcionais	26
2.4.8 Redundância Funcional, Índice de Diversidade de Simpson e Diversidade Funcional..	26
3 RESULTADOS	27
3.1 PADRÕES DE MONTAGEM DA COMUNIDADE, CONVERGÊNCIA E DIVERGÊNCIA DE TRAÇOS FUNCIONAIS	27
3.2 IDENTIFICAÇÃO DE TRAÇOS FUNCIONAIS ÓTIMOS	27
3.3 ANÁLISES DESCRITIVAS DOS TRAÇOS FUNCIONAIS	28
4 DISCUSSÃO.....	35
REFERÊNCIAS.....	38
APÊNDICE A – Traços funcionais das espécies.....	43
APÊNDICE B - Script para o R.....	49

1 INTRODUÇÃO

O entendimento dos fatores que determinam a organização das comunidades aquáticas é um dos principais objetivos da ecologia [1-3]. Atualmente, o conceito de metacomunidade tem sido cada vez mais usado para esse fim, porque considera a interação entre os organismos e entre os elementos de uma paisagem, uma perspectiva próxima à realidade. Entretanto, estudos tradicionais analisam a composição e distribuição de espécies nas metacomunidades como fotografias, sem considerar que, na verdade, estão em constante modificação. Dessa forma, tendem à interpretação incorreta da importância de determinados processos ou fatores, uma vez que sistemas naturais podem mostrar considerável variabilidade nos processos ambientais e espaciais [4, 5].

Recentemente, a montagem de uma metacomunidade tem sido abordada sob duas tendências. A primeira afirma que espécies diferentes tendem a ser mais semelhantes em uma comunidade em suas exigências ecológicas devido à seleção ambiental ou convergência funcional, enquanto na segunda a coexistência das espécies é restringida pela semelhança em seus traços funcionais, ou seja, seleção por interação, processo denominado divergência funcional. Assim, a convergência é um padrão que emerge da ação de filtros ambientais [6, 7, 8], enquanto a divergência manifesta-se quando a similaridade entre as espécies é muito alta, remetendo ao princípio da similaridade limitante [9], ou seja, se a competição pelos mesmos recursos (quando limitados) deve excluir uma delas e selecionar traços divergentes, mais relacionados à competição que ao ambiente [4]. Assim, o balanço entre uso e compartilhamento de recursos é o que permite a coexistência. Porém, metacomunidades são dinâmicas, e uma região pode apresentar diferentes configurações do mosaico ao longo do tempo, com maiores ou menores níveis de conectividade entre os locais, além de alterações físicas e químicas, naturais ou antropogênicas, que podem levar tanto a convergência quanto à divergência [10], dependendo do grupo de espécies, da capacidade de dispersão e do aproveitamento e, tolerância às condições ambientais [11]. Entretanto, além dessas alterações naturais, perturbações antropogênicas como barragens de usinas hidrelétricas também causam mudanças físicas e ambientais na paisagem e influenciam a estrutura e a dinâmica das comunidades, pois, podem estreitar a relação das espécies com o ambiente e selecioná-las através de requerimentos ambientais das próprias espécies ou, por outro lado, intensificar a competição entre elas, forçando a adequação da comunidade às condições e selecionando traços funcionais ao invés de unidades taxonômicas [12, 13].

Aqui, nós usamos a metacomunidade de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná como modelo para investigar padrões de montagem em metacomunidades. Esse sistema tipicamente neotropical apresenta alterações temporais na configuração da paisagem, através de fases previsíveis e sazonais de cheia e de seca [14], assim como a existência ou não de vias de dispersão, que afetam toda a organização das comunidades e determinam, em grau variável, a disponibilidade de abrigo e alimento, reprodução, crescimento, mortalidade, competição, predação e migração dos organismos, portanto é perfeitamente adequado à abordagem aqui usada. Além disso, da planície de inundação possuem grande diversidade de *habitats*, incluindo rios, canais, lagos conectados permanentemente ao rio e lagos temporariamente conectados ao rio, assim como a própria várzea [15]. Devido a isso, esses sistemas são excelentes para investigar potenciais fatores organizadores da biodiversidade em diferentes escalas espaciais, além de exibir respostas ecológicas em escalas temporais relativamente curtas, de alguns anos [16]. Para desenvolver as análises e interpretações, usamos peixes, organismos que podem usar as vias de dispersão ativamente e que buscam refúgios em lagos permanentes na fase seca, mas podem expandir suas escalas espaciais na fase cheia, quando muitos ambientes terrestres são transformados em *habitats* aquáticos transientes, essenciais para a alimentação, crescimento e reprodução [1, 17], pela expansão de massas de água permanentes (por exemplo, rios e lagos) e pela precipitação local [14].

Dessa forma, este trabalho foi realizado com objetivo de analisar padrões de montagem (convergência ou divergência funcional) em diferentes configurações (seca, cheia, perturbação antropogênica) da paisagem, na metacomunidade de peixes de uma planície de inundação, relacionados à seleção de traços funcionais, às interações entre espécies e delas com o meio, assim como à variação de métricas de diversidade funcional nessas configurações. Para isso, foram testadas as hipóteses de que configurações iguais apresentam os mesmos padrões de seleção e montagem (convergência e divergência), da mesma forma que métricas de diversidade (redundância funcional e diversidade funcional). Com essa abordagem, espera-se entender como perturbações provocadas pelo homem podem ter o mesmo efeito que perturbações naturais de grande porte e, além disso, como as escalas espaciais e temporais amplas podem sugerir tendências não perceptíveis em escalas menores e confirmar a estruturação dinâmica das metacomunidades.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDOS

Os dados foram coletados na planície de inundação do alto rio Paraná, localizada na margem direita do remanescente lótico do rio Paraná (Fig 1), com paisagem altamente heterogênea e diversa [18] da qual, apesar do controle artificial da descarga de água imposto pelos barramentos a montante, o regime hidrológico ainda é o fator determinante da estrutura organizacional das comunidades aquáticas nesta região e constitui vias de dispersão entre todos os ambientes durante os períodos de cheia [16, 19, 20].

2.2 PERÍODO E LOCAIS DE AMOSTRAGENS

As coletas foram realizadas pelo Nupélia (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura) da UEM (Universidade Estadual de Maringá) entre os anos de 1986 e 2011, através dos projetos financiados por programas da FINEP (Financiadora de Estudos e Projetos), PADCT - CIAMB (Programa de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico - Ciências Ambientais do Ministério de Ciência e Tecnologia) e PELD (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração), sempre nos meses de Fevereiro/Março, Maio/Junho, Agosto/Setembro e Novembro/Dezembro de cada ano. As amostragens dos dados ambientais e das assembleias de peixes, ao longo de todo o período, foram feitas em dois lagos (Lagoa do Guaraná e Lagoa dos Patos) e três rios (rio Baía, rio Ivinhema e rio Paraná), para avaliar o efeito de *habitas* com diferentes características hidrológicas (Fig 1), que são integrantes de uma paisagem interligada, típica de uma metacomunidade.

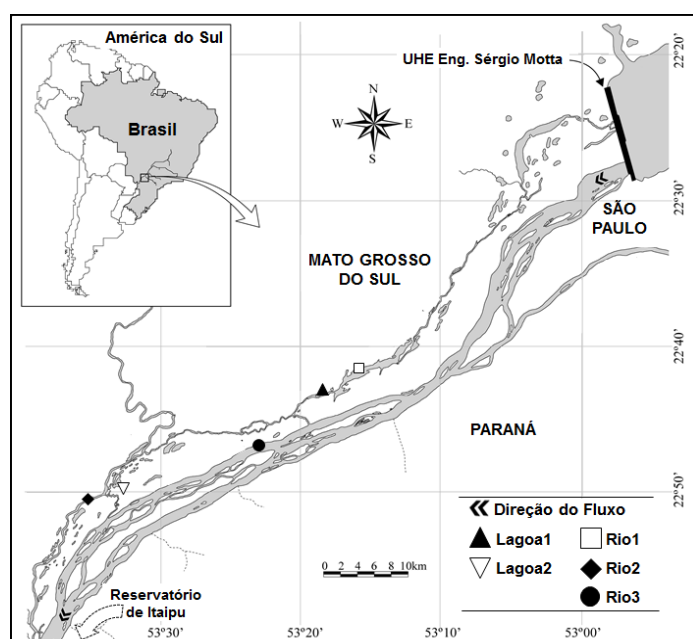


Fig 1. Locais de amostragem na planície de inundação do alto rio Paraná. Triângulo preto – Lago1 – Lagoa do Guaraná; triângulo invertido branco – Lago2 - Lagoa dos Patos; quadrado branco – Rio1 – rio Baía; losango preto – Rio2 – rio Ivinhema; Círculo preto – Rio3 – rio Paraná.

Apesar da conexão permanente de alguns lagos com os rios, o mosaico é suficientemente desigual na cheia e na seca a ponto de determinarem ou não vias de dispersão, ou seja, diferentes configurações da paisagem. Para que ocorra conexão entre todos os *habitats* estudados, que influencia sobremaneira a dinâmica de todo o sistema, é necessário que o rio Paraná apresente níveis hidrométricos acima de 450 cm, persistentes por mais de 64 dias [20, 21]; mas níveis acima 600 cm promove conexão de todos os ambientes da planície. Ao longo do período de estudos (25 anos), foram analisados sete conjuntos de dados de aproximadamente dois anos, com coletas trimestrais padronizadas, representando diferentes configurações/perturbações da paisagem (Fig 2), com duas fases de seca (Fev/2002 a Set/2003 = Seca1; e Mar/2005 a Nov/2006 = Seca2), que não apresentaram níveis superiores a 450 cm; três fases de cheia (Fev/1992 a Ago/1993 = Cheia1; Mar/2007 a Nov/2008 = Cheia2; Mar/2010 a Nov/2011 = Cheia3), que apresentaram níveis superiores a 450 cm (Cheia1) e 600 cm (Cheia2 e Cheia3). Além disso, foram consideradas duas perturbações antropogênicas para a região: logo após a formação do reservatório de Itaipu (fechado em Novembro de 1983; Fev/1986 a Ago/1988), e outro logo após o fechamento da barragem da UHE Engenheiro Sérgio Motta (fechado em Dezembro de 1998; Set/2001 a Fev/2002). Séries temporais têm sido utilizadas, de maneira muito eficiente na identificação de padrões ecológicos [22].

Predominantemente, a ausência de pulso (Seca1 e Seca2) é a condição na maior parte do ciclo sazonal da planície de inundação. A fase seca isola alguns ambientes e torna a paisagem mais heterogênea e promove a fragmentação da paisagem [23], de modo que forças ambientais locais agem sobre a comunidade de peixes e devem selecionar suas características através de requerimentos ambientais das próprias espécies. Todavia, na fase cheia o nível hidrométrico dos rios aumenta e suas águas se expandem horizontalmente durante os pulsos [24] (Cheia1, Cheia2 e Cheia3) conectando as áreas isoladas e criando vias de dispersão entre elas e, portanto, deve ter intensificado a competição entre as espécies por aumentar a probabilidade de encontro e exploração de novos ambientes [12,13]. Além dessas configurações naturais, a formação do reservatório de Itaipu em 1983 (Itaipu) removeu a barreira biogeográfica natural [25], formada pelo complexo de cachoeiras das Sete quedas, e promoveu a introdução de diversas espécies que não ocorriam na região antes de 1983, alterando sobremaneira a composição da fauna de peixes (para detalhes, ver [26]). Adicionalmente, a barragem da usina Engenheiro Sérgio Motta (Eng. Sérgio Motta) levou a

regulação do nível hidrométrico, com efeitos consideráveis no pulso de inundação (ver [27, 18, 28]).

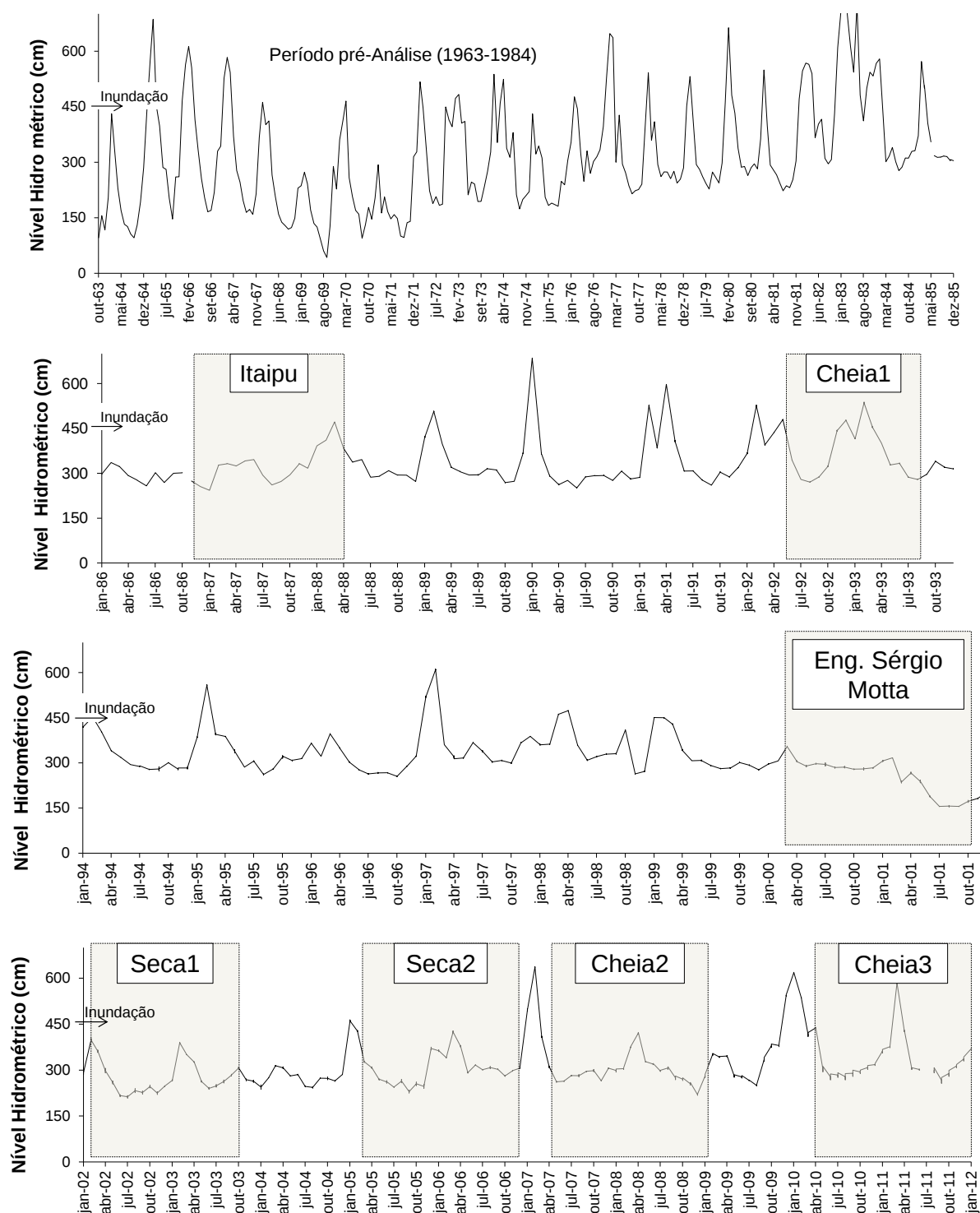


Fig 2. Níveis hidrométricos diários do rio Paraná entre 1963 e 2012. Seta no eixo vertical é o nível de referência para inundação. **a** – ciclo hidrológico sazonal antes da regulação artificial; **b** – retângulos pontilhados representam os períodos estudados, Itaipu; Cheia1, Eng. Sérgio Motta; Seca1; Seca2; Cheia2 e Cheia3. Dados foram obtidos no sistema HidroWeb da Agência Nacional de Águas (ANA, estações de coleta 64575000 e 64575003 – Município de São Pedro do Paraná/PR e 64575001 – Município de Nova Londrina, imediatamente a jusante da UHE Eng. Sérgio Motta).

Assim, para analisar todas as configurações na metacomunidade modelo, foi realizada uma extensa revisão bibliográfica para levantamento de traços funcionais que podem refletir interações entre as espécies e com o meio e, portanto, relevantes ao estudo de regras de montagem de uma metacomunidade de peixes. Ademais, a escala temporal estudada (fragmentada no intervalo de 25 anos) foi escolhida por permitir a análise de perturbações e dos seus efeitos tanto imediatamente, quanto algum tempo após a alteração na paisagem. Somado a isso, o estudo em um modelo naturalmente dinâmico como uma planície de inundação, em uma escala espacial ampla, permitiu a expansão de modelos menores de metacomunidades através dos elementos da paisagem, que possui áreas permanentes (os lagos), matriz (a planície) e vias de dispersão (os rios) na área estudada. Portanto, qualquer metacomunidade do mundo, que seja presente uma dinâmica de existência e não-existência de vias de dispersão ao longo do tempo, ou ainda, similar a uma planície de inundação, que conte com os elementos de uma metacomunidade e esteja sujeita a grandes perturbações antropogênicas poderá replicar a metodologia aqui abordada.

2.3 COLETA DE DADOS

A captura dos peixes foi realizada com redes de espera nas malhagens 3; 4; 6; 8; 10; 12; 14 e 16 cm entre nós opostos, 1986 - 1995 e 2,4; 3; 4; 5; 6; 7; 8; 10; 12; 14 e 16 cm entre nós opostos, 1996 - 2011, cada uma com 20 m de comprimento nas margens lagos da planície; duas baterias de 10 m foram utilizadas nas margens dos rios. As diferenças nas malhagens nos conjuntos de dados não interferiu nas análises, uma vez que as comparações foram feitas dentro dos grupos estipulados a priori (Seca1, Seca2, Cheia1, Cheia2, Cheia3, Itaipu, Eng. Sérgio Motta). As redes permaneceram expostas nas estações de amostragem por 24 h, com revistas ao amanhecer (8:00 h), ao entardecer (16:00 h) e à noite (22:00 h).

Todos os peixes coletados foram identificados e um grande número de trabalhos regionais publicado sobre essas espécies foram a base para o levantamento dos traços funcionais. Quando trabalhos regionais não foram encontrados, trabalhos de outras regiões foram utilizados, assim como, quando trabalhos sobre a espécie não foram localizados, trabalhos de espécies filogeneticamente próximas foram usados. Para o levantamento dos traços funcionais dos peixes, as espécies foram classificadas por categoria trófica, estratégia reprodutiva (cuidado parental, tipo de desova e fecundidade) e a posição que ocupam (aqui denominado *habitat*) na coluna d'água (Tabela 1, lista de espécies e traços funcionais em

Apêndice A). Essa base de traços funcionais foi considerada suficiente para exibir padrões de convergência, ou seja, as características funcionais das comunidades relacionadas aos fatores ambientais e, por outro lado, padrões de divergência, isto é, os aspectos funcionais ligados mais à competição que ao ambiente.

Tabela1. Traços funcionais escolhidos para descrição da metacomunidade de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná entre 1986 e 2011 e subconjuntos de traços maximizando, ao nível da comunidade, a expressão de convergência e divergência de traços e padrões de montagem relacionados ao gradiente ambiental. Todos os níveis dos traços foram classificados de forma ordinal.

Traços funcionais	Sigla	Nível	Sigla	
Categoria trófica	trof	Detritívora	det	
		Herbívora	herb	
		Insetívora	Ins	
		Invertívora	Inv	
		Onívora	oniv	
		Piscívora	pisc	
		Planctívora	planc	
Estratégia reprodutiva	Cuidado parental	cp	Fecundação externa com cuidado parental	FECF
		cp	Fecundação externa sem cuidado parental	FESP
			Fecundação Interna	FI
	Tipo de desova	desova	Parcelada	p
			Total	t
	Fecundidade	fec	Alta - 10000 a 100000 ovos/ano	alta
			Baixa - 100 a 1000 ovos/ano	baixa
			Média - 1000 a 10000 ovos/ano	media
			Muito Alta - mais de 100000 ovos/ano	muitoalta
			Muito Baixa - menos de 100 ovos/ano	muitobaixa
Migração	migr	Migrador	mig	
		Sedentário	sed	
Hábitat	hab	Bentopelágico	bentopel	
		Demersal	dem	
		Pelágico	pel	

Para representação dos gradientes ambientais, foram utilizadas variáveis limnológicas que influenciam diretamente a existência dos organismos aquáticos [29] e refletem as principais alterações oriundas das perturbações naturais e antropogênicas abordadas neste estudo. As variáveis medidas foram: temperatura da água (°C; com termômetro de cabo), condutância elétrica (potenciômetro digital; $\mu\text{S}/\text{cm}$), pH (potenciômetro digital), e a profundidade do disco de Secchi (m). Elas foram mensuradas nos mesmos locais e datas das coletas de peixes, em quatro ocasiões em 24 h; a profundidade de Secchi obtida no período da tarde foi usada para representar a amostra noturna. Para aperfeiçoar a descrição dos gradientes, os conjuntos de variáveis ambientais de cada período foram padronizados (média

=0; desvio padrão =1) ordenados por Análise de Coordenadas Principais (*Principal Coordinates Analysis*, PCoA [30] baseadas na distância euclidiana [31] entre os locais por amostra. Os escores do eixo1 de cada PCoA (que representam a maior diferença entre as amostras) foram retidos para representação do gradiente ambiental do período. A existência de um gradiente é pressuposto [32] para o protocolo analítico que será apresentado (Fig 3).

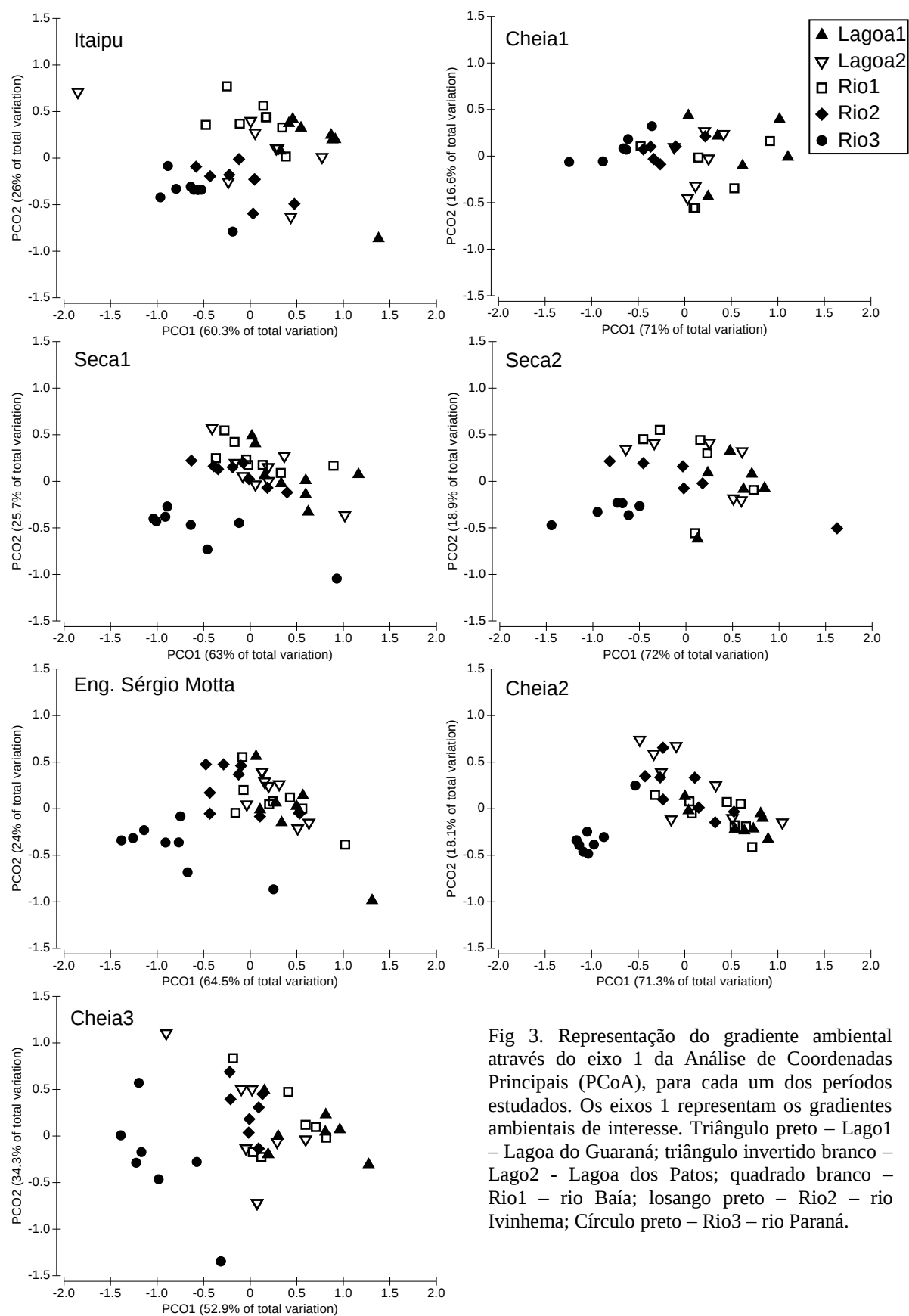


Fig 3. Representação do gradiente ambiental através do eixo 1 da Análise de Coordenadas Principais (PCoA), para cada um dos períodos estudados. Os eixos 1 representam os gradientes ambientais de interesse. Triângulo preto – Lagoa1 – Lagoa do Guaraná; triângulo invertido branco – Lagoa2 - Lagoa dos Patos; quadrado branco – Rio1 – rio Baía; losango preto – Rio2 – rio Ivinhema; Círculo preto – Rio3 – rio Paraná.

2.4 ANÁLISE DOS DADOS

2.4.1 Protocolo analítico geral

A organização e análises dos dados foram baseadas no método descrito em Pillar et al. [32] e Pillar & Duarte [33], direcionado à análise funcional de regras de montagem em metacomunidades para investigação de padrões de convergência e divergência funcional e busca pelos principais traços e de métricas de diversidade. O protocolo foi repetido para cada um dos sete conjuntos de dados de dois anos (Fig 4). Esse método avalia a correlação entre as comunidades descritas, com base em traços funcionais e gradientes ecológicos e, usando correlação parcial, separa as frações que refletem padrões de traço-convergência e traço-divergência de montagem. O protocolo permite testar a existência dos padrões, identificá-los, definir os traços mais importantes para os padrões encontrados e ainda subsidiar análises complementares (ver os itens Análises descritivas dos traços funcionais e Redundância Funcional, Índice de Diversidade de Simpson e Diversidade Funcional).

Assim, três matrizes de entrada foram usadas: a matriz W, contendo presença e ausência das espécies; a matriz B, com espécies descritas por traços que se acredita serem funcionais para os processos ecológicos de interesse [34] e; a matriz E, que descreve os *habitas* de acordo com as variáveis ambientais por local (neste estudo a matriz E possui apenas uma coluna, com os escores do eixo1 de cada PCoA por período, ver Coleta de dados e Fig 3, por isso é considerada um vetor). As correlações entre as matrizes são testadas para medida de traço-convergência e traço-divergência por permutação (1000). O modelo nulo para medida de TDAP preserva as características de convergência, a estrutura intrínseca em tipos difusos (*fuzzy weighting*), a abundância da comunidade e a autocorrelação (Fig 4). O script para o R está apresentado no Apêndice B. Tal abordagem, em três matrizes, já foi utilizada em Dolédec et. al. [35] e Legendre et. al. [36].

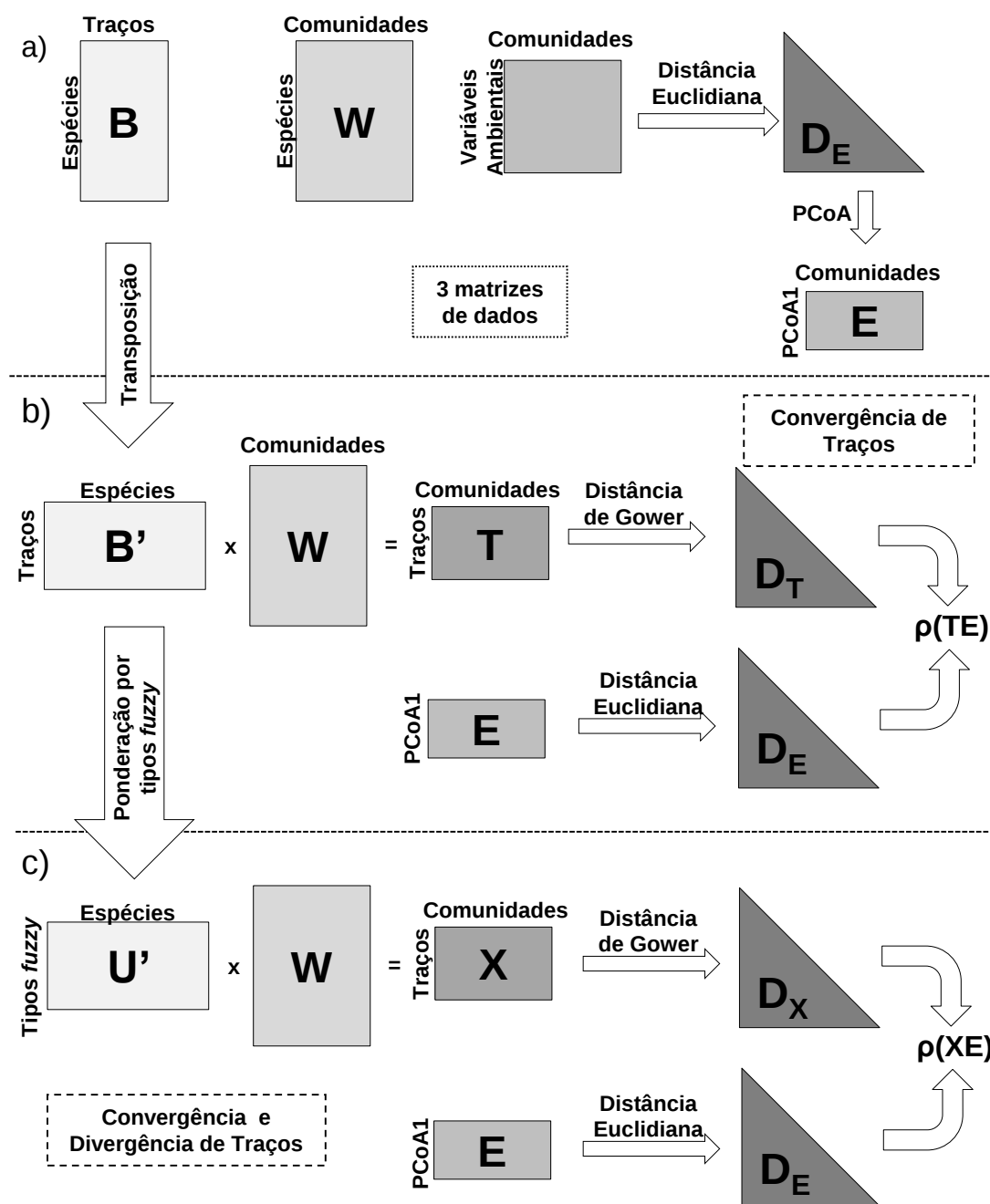


Fig 4. Protocolo analítico representando o escalonamento de dados baseados em traços funcionais ao nível da comunidade, para revelar de convergência ou divergência de traços e padrões de montagem relacionados a gradientes ecológicos. As três matrizes de dados necessárias para a análise estão, em (a), onde B descreve unidades taxonômicas operacionais (UTOs) por traços, W as comunidades por abundância ou presença-ausência de UTOs, e E os locais por uma ou mais variáveis ecológicas (ambientais). O procedimento (b) encontra padrões de traço-convergência relacionados a E, através do cálculo de $\rho(TE)$, a correlação entre a matriz de dissimilaridade matrizes D_T e D_E calculado após T e E, onde $T = B.W$. O procedimento (c) encontra padrões de traço-divergência de traços relacionados a E, através do cálculo de $\rho(XE)$, a correlação entre a matriz D_X e D_E calculado após X e E, onde $X = U.W$ e U contém graus de pertença de UTOs aos traços definidos *a priori* (modificado de Pillar et al. [37]).

2.4.2 Padrões de montagem da comunidade, convergência e divergência de traços funcionais

Para facilitar o entendimento do protocolo analítico, as análises serão apresentadas de forma que facilite a compreensão do leitor. O protocolo será dividido conforme os passos que levam à correlação de matrizes, conforme os subitens a Escalonamento, Padrões de montagem da comunidade, convergência e divergência de traços funcionais, Identificação de traços funcionais ótimos, Comparação ao modelo nulo, seguido de Análises descritivas dos traços funcionais, Redundância funcional, índice de diversidade de Simpson e diversidade funcional.

2.4.3 Escalonamento

A análise comparativa, baseada em traços das comunidades, exige escalonamento dos dados de B ao nível da comunidade, até então descrito por W. O método de escalonamento descrito pode ser também encontrado em Feoli & Scimone [37] e Díaz & Cabido [38]. A multiplicação de matrizes define $T = B'W$ como as quantidades dos traços nas comunidades (Fig 4b, Fig 5). O aumento (escalonamento) de escala de traços de T permite a percepção de traço-convergência e posteriormente de traço-divergência (ver tópico abaixo: Padrões de montagem da comunidade, convergência e divergência de traços funcionais). Para W foram utilizados apenas dados binários e nenhuma normalização foi necessária neste estudo.

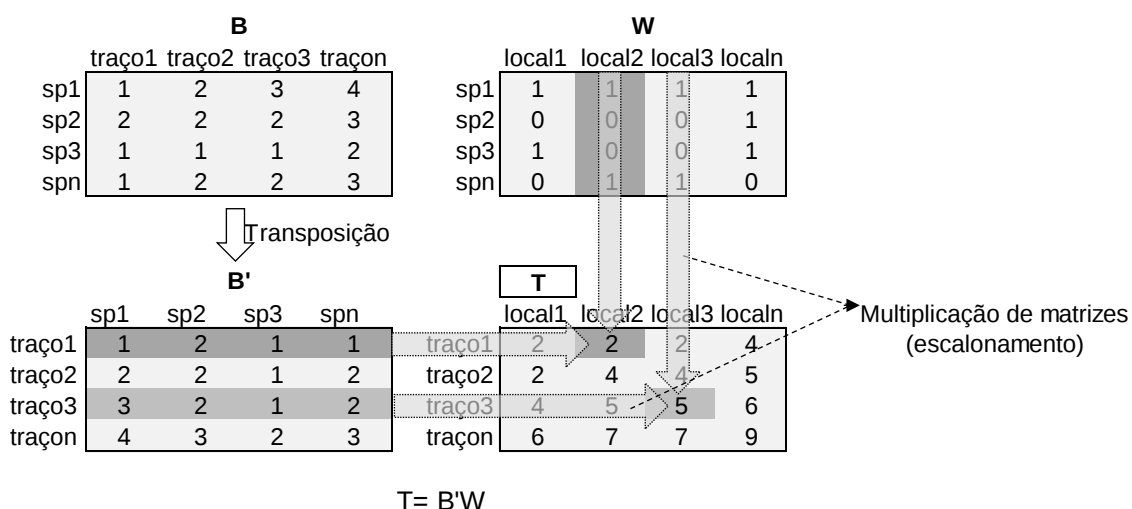


Fig 5. Escalonamento da matriz de traços funcionais B (transposta B') até W para descrição dos locais por traços funcionais ponderando a presença ou ausência de espécies com objetivo de maximização dos traços óticos para traço-convergência ou traço-divergência. Os elementos em T são valores médios ponderados da comunidade ou parâmetros funcionais da comunidade.

2.4.4 Convergência e divergência de traços funcionais

Quando $\rho(TE)$ é alto, significa que comunidades que são mais similares em traços também são mais semelhantes para o gradiente ambiental. Assim, $\rho(TE)$ mede a traço-convergência no gradiente, ou seja, a eficiência dos filtros ambientais selecionando traços funcionais. Por outro lado, uma alta $\rho(XE)$ pode indicar que um ou ambos, traço-convergência ou traço-divergência (convergência*divergência), estão relacionados com E, isto é a competição é direcionada pela seleção ambiental. Para remover o componente traço-convergência de $\rho(XE)$, calcula-se a matriz de correlação parcial (Mantel). A matriz de correlação parcial $\rho(XE.T)$ mede a magnitude do efeito de traço-divergência em $\rho(XE)$, que significa a seleção de traços sem a influência de filtros ambientais, mas apenas da competição (Fig 6).

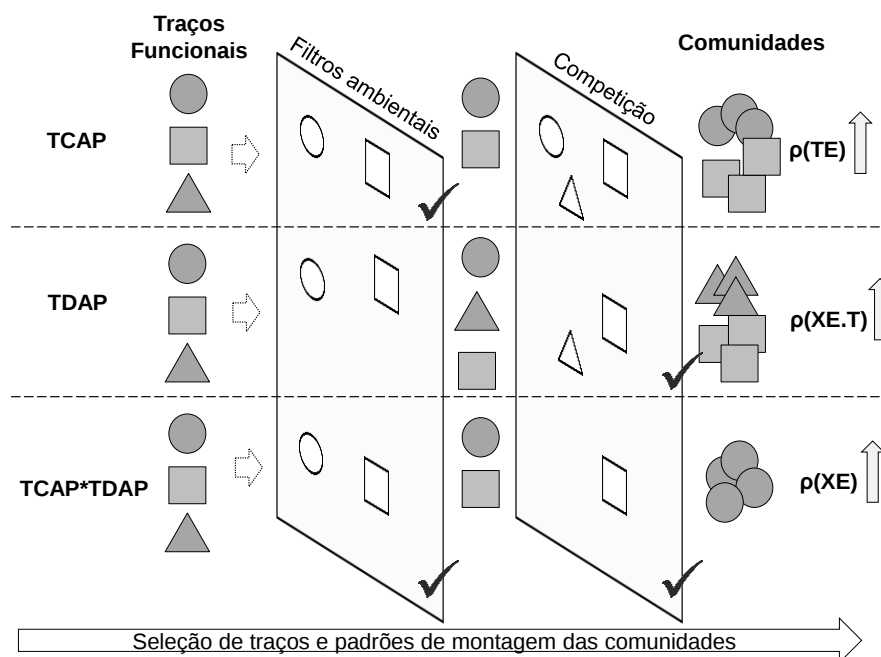


Fig 6. Representação esquemática da ação dos filtros ambientais e competição nos padrões de montagem das comunidades. Há convergência de traços quando a $\rho(TE)$ é alta, há divergência quando $\rho(XE.T)$ é alta e ocorre interação entre os filtros quando $\rho(XE)$ é alta.

Assim, para encontrar $\rho(TE)$, as matrizes T e E (Fig 4b) são transformadas em matrizes de distância DT (distância de Gower) e DE (distância Euclidiana), as quais são correlacionadas, de forma que $\rho(TE) = \rho(DT;DE)$ (Fig 7).

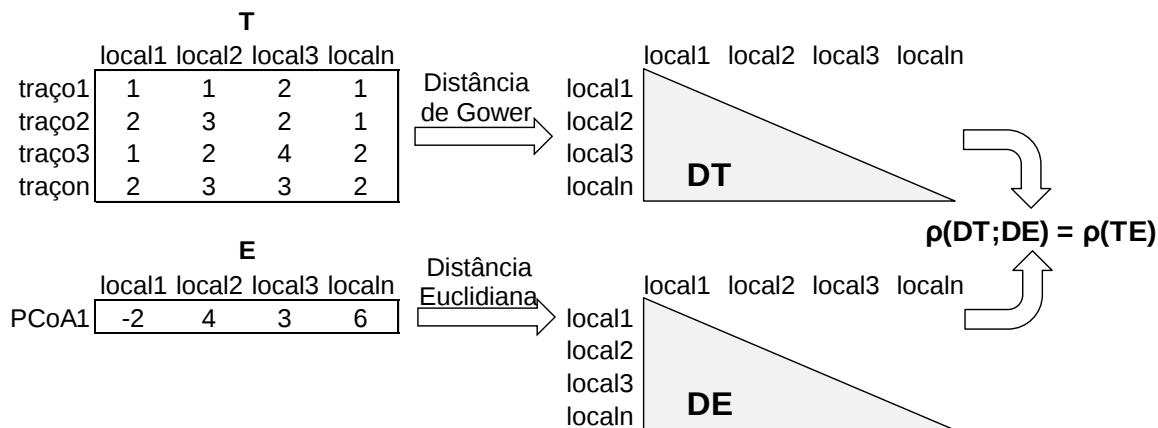


Fig 7. Representação esquemática do cálculo do valor de $\rho(TE) = \rho(DT;DE)$ = traço-convergência . T é matriz que descreves as comunidades ponderando os traços funcionais, DT é a matriz de distância dos traços entre os locais, E é a matriz que descreve a gradiente ambiental; DE é a matriz de distância ambiental entre os locais.

Prosseguindo, para encontrar $\rho(XE)$ e $\rho(XE.T)$ a matriz B é transformada em uma matriz de similaridade SB. Desta matriz são utilizados os valores de similaridade (0 a 1) para definir a matriz U, que contém o grau de pertencença de espécies a tipos difusos (*fuzzy types*, pondera a probabilidade de um mesmo traço funcional pertencer a mais de uma espécie). Assim, pela multiplicação de matrizes $X = U'W$, foi possível obter a composição de espécies das comunidades ponderada pela similaridade funcional entre as espécies (Fig 8).

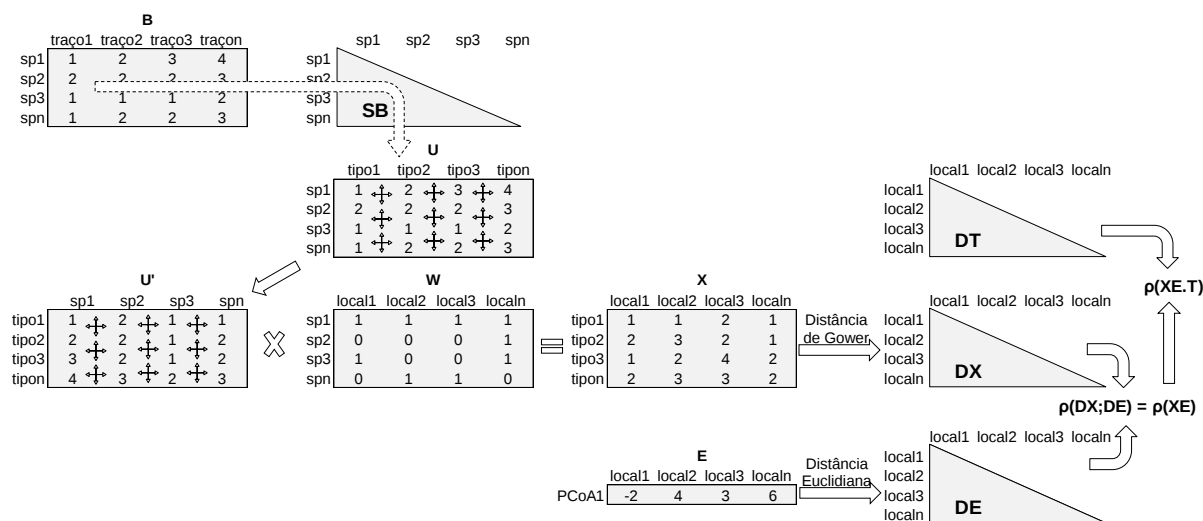


Fig 8. Representação esquemática do cálculo do valor de $\rho(XE) = \rho(DX;DE)$ = traço-convergência*traço-divergência e $\rho(XE.T)$ = traço-divergência. B é a matriz que descreve as espécies pelos seus traços funcionais. SB é a matriz de similaridade funcional entre as espécies, U é a matriz de espécies ponderada pela probabilidade de um traço pertencer a mais de uma espécie (tipos difusos), W é a matriz de composição de espécies por local, $X = U'W$ é a matriz de que descreve os locais pelos tipos difusos, DX é a matriz de distância entre locais ponderada pelos tipos difusos, E é a matriz que descreve a gradiente ambiental, DE é a matriz de distância ambiental entre os locais, T é matriz que descreves as comunidades ponderando os traços funcionais e DT é a matriz de distância dos traços entre os locais.

Portanto, a matriz X pode ser usada para encontrar traço-convergência e traço-divergência. Assim, foram utilizadas as matrizes de distâncias DX , DE e DT para detectar os padrões. Quando relacionadas $DX.DE$ foi obtida $\rho(DX.DE) = \rho(XE) = \text{traço-convergência} \cdot \text{traço-divergência}$ (Fig 7). A seguir, para medição de traço-divergência, o componente convergente $\rho(TE)$ foi removido através da correlação de Mantel Parcial $\rho(XE.T)$, que mede a congruência de traço-divergência com E (Fig 8).

2.4.5 Identificação de traços funcionais ótimos

As correlações $\rho(TE)$ e $\rho(XE.T)$ foram usadas para encontrar traço-convergência e traço-divergência. Depois disso, para procurar subconjuntos de traços ideais que podem indicar traço-convergência (subconjuntos de traços que maximizam a $\rho(TE)$), o algoritmo buscará em B todas as combinações possíveis de traços, começando com um traço e, então, para cada subconjunto de traços irá executar todos os passos analíticos necessários para avaliar $\rho(TE)$. Para traço-divergência, o mesmo algoritmo é usado, mas maximizando $\rho(XE.T)$ através da ponderação com a matriz de traços difusos U' . Os resultados indicarão o subconjunto de traços maximizando assim a função para cada de traço na comunidade (Fig 9).

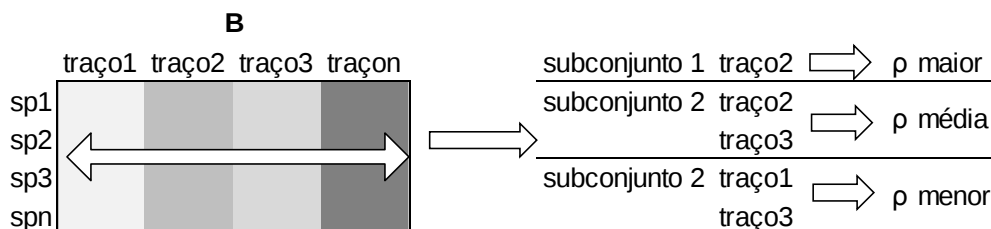


Fig 9. Identificação de subconjuntos de traços funcionais ótimos, que são aqueles que maximizam traço-convergência. O mesmo método é usado para traço-divergência, mas com a matriz U' .

2.4.6 Teste de significância

Para verificar a significância estatística dos padrões encontrados, a correlação parcial observada $\rho(TE)$ para traço-convergência foi testada por permutação contra um modelo nulo. O modelo nulo deve reter a maior parte das estruturas de dados reais, exceto para o que será testado [39, 40]. Os vetores (linhas) de traços da matriz B foram permutados entre linhas, mantendo cada linha intacta. A correlação entre traços em B foi mantida constante e a matriz W não foi alterada. Uma vez que a matriz W não é alterada, o desempenho total em cada

comunidade é preservado, o que também incorpora qualquer autocorrelação temporal ou espacial no modelo nulo. Em seguida, por multiplicação de matrizes, $T = B' \cdot W$ é definida uma configuração possível de médias de traços em cada comunidade sob o modelo nulo. Para encontrar a probabilidade p para $\rho(TE)$, sob este modelo nulo, $\rho(TE)$ significativa ($p \leq 0,05$) indica traço-convergência não aleatória, e relacionada ao gradiente ambiental considerado. Em cada permutação aleatória (1000 no total), um novo valor de p é calculado e comparado com a $\rho(TE)$ observada. Além disso, a matriz B e, portanto, T e E , são mantidas inalteradas durante a aleatorização, uma vez que qualquer traço de convergência expressa na correlação $\rho(TE)$ entre a D_T e D_E deve ser incorporada no modelo nulo (Fig 10).

Da mesma forma, a significância de $\rho(XE.T)$ também foi testada por permutação contra um modelo nulo. Para isso, as linhas dos vetores (UTOs) de U foram permutados aleatoriamente entre linhas, mantendo cada linha vetor intacta. Por multiplicação de matrizes, $X = U \cdot W$ define uma possível composição dos mesmos tipos em cada comunidade sob o modelo nulo. Ou seja, foi o mesmo que pegar todas as espécies de uma local em determinado tempo e substituir (permutar) por todas de outro local em outro tempo. Deste modo, o modelo nulo preserva a estrutura intrínseca da correlação entre tipos em U . O modelo nulo é rejeitado quando $p \leq 0,05$. A $\rho(XE.T)$ significativa ($p \leq 0,05$) indica a existência de traço-divergência não aleatória relacionada aos traços e ao gradiente ambiental. Portanto, se $\rho(TE)$ ou $\rho(XE.T)$ não são significativamente diferentes das respectivas correlações, não há padrão e a montagem da comunidade é aleatória. Estas análises foram realizadas no pacote SYNCSEA do programa R [41].

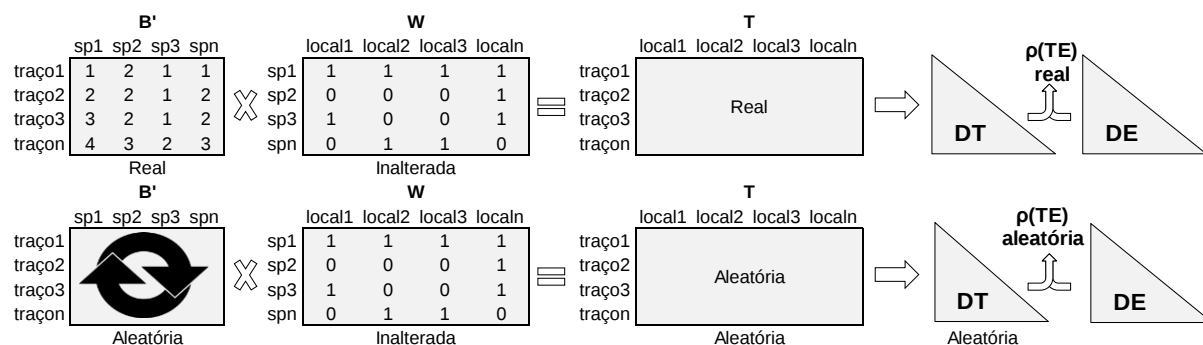


Fig 10. Representação esquemática do teste de significância ($p \leq 0,05$) da correlação $\rho(TE) = \text{traço-convergência}$. A matriz $T=B'W$ é real é comparada a $T=B'(\text{aleatória})W$ e se a probabilidade de $\rho(TE)$ real ser diferente for menor que 0,05 (num total de 1000 comparações/aleatorizações), a correlação é considerada significativa. O mesmo procedimento é válido para $\rho(XE.T)$, mas aleatorizando U' .

2.4.7 Análises descritivas dos traços funcionais

Depois de identificar traço-convergência, traço-divergência e traços ótimos, foram realizadas análises exploratórias a fim de simplificar a complexidade e facilitar a interpretação dos resultados. Para isso, ordenações do tipo Análise de Coordenadas Principais (PCoA) foram realizada com matrizes de abundância de traços funcionais em cada período estudado, considerando os locais de coleta. Desta forma foi possível visualizar tendências na estrutura de distribuição de traços funcionais pelo mosaico da planície de inundação e, além disso, determinar os níveis dos traços funcionais (ver Tabela1) nos ambientes (lagos e rios) componentes da metacomunidade estudada através de correlações de Spearman entre os escores dos eixos 1 e 2 da PCoA com os níveis. Essas análises foram realizadas no software Primer E6 *add on* PERMANOVA [42].

2.4.8 Redundância Funcional, Índice de Diversidade de Simpson e Diversidade Funcional

Para as análises seguintes foram utilizadas as medidas de Entropia Quadrática de Rao [43] baseando-se na abundância das espécies nas comunidades e dissimilaridade (distância de Gower) entre elas. A dissimilaridade varia entre zero e um e baseia-se nas dissimilaridades do conjunto de traços das comunidades. Assim, foram gerados valores de Redundância Funcional, Índice de Diversidade de Simpson e Diversidade Funcional.

Desta forma, a fim de quantificar o impacto das perturbações em cada período, foram analisadas as correlações lineares (r) entre Redundância Funcional e Índice de Diversidade de Simpson, sendo que baixos valores de correlação indicam baixa estabilidade e alta vulnerabilidade da comunidade. O conceito de redundância funcional remete à possibilidade de algumas espécies desempenharem funções semelhantes em um sistema, de tal modo que podem tornar-se extintas sem prejudicar o seu funcionamento [44, 45]. Redundância funcional é a diferença entre a diversidade de espécies e Entropia Quadrática de Rao com base na sua dissimilaridade funcional [46].

Isto posto, para quantificar a diversidade em cada local componente da comunidade, foram calculadas Diversidades Funcionais, que remetem à entropia quadrática de Rao dentro de cada comunidade considerando a distância funcional. A entropia quadrática de Rao mede a diversidade de comunidades através da abundância relativa de espécies em uma comunidade e pondera pela distância entre elas. No caso da diversidade funcional, é utilizada a

dissimilaridade funcional entre as comunidades para obtenção dessa métrica, que pode auxiliar a explicação dos resultados e discussão das hipóteses elaboradas neste estudo, assim como abrir questões para futuros trabalhos. Essas análises foram realizadas no pacote SYNCSA do programa R [41] (para script ver Apêndice B).

3 RESULTADOS

Durante todas as coletas foram amostradas 121 espécies de peixes. O número de espécies por período correspondeu a: Itaipu = 67; Cheia1 = 60; Eng. Sérgio Motta = 68; Seca1 = 79; Seca2 = 91; Cheia2 = 91; e Cheia3 = 97.

3.1 PADRÕES DE MONTAGEM DA COMUNIDADE, CONVERGÊNCIA E DIVERGÊNCIA DE TRAÇOS FUNCIONAIS

O escalonamento para busca de padrões de convergência e divergência funcional, na montagem da metacomunidade, revelou correlações não significativas ($p \geq 0,05$) em Itaipu, Eng. Sérgio Motta, Seca 1 e Seca2. Por outro lado, correlações significativas ($p \leq 0,05$) para traço-convergência e traço-divergência foram registradas em Cheia1 e Cheia2, e para traço-divergência e interação entre traço-convergência e traço-divergência em Cheia3 (Tabela 2).

3.2 IDENTIFICAÇÃO DE TRAÇOS FUNCIONAIS ÓTIMOS

Os principais conjuntos de traços funcionais relacionados à traço-convergência, por período, foram: Itaipu = Tipo de desova + Migração + Fecundidade; Cheia1 = Categoria Trófica + Tipo de desova + Migração; Eng. Sérgio Motta = Categoria Trófica + Migração + Hábitat; Seca1 = Categoria Trófica + Migração + Hábitat; Seca2 = Categoria Trófica + Cuidado Parental + Hábitat; Cheia2 = Categoria Trófica + Fecundidade; Cheia3 = Categoria Trófica. Por outro lado, os conjuntos de traços funcionais relacionados a traço-divergência foram: Itaipu = Categoria Trófica + Tipo de desova; Cheia2 = Cuidado Parental + Fecundidade; Eng. Sérgio Motta = Fecundidade; Seca1 = Hábitat + Fecundidade; Seca2 = Categoria Trófica; Cheia2 = Cuidado Parental; e Cheia3 = Categoria Trófica + Fecundidade.

Por fim, os conjuntos de traços funcionais relacionados à interação entre os padrões traço-convergência e traço-divergência foram: Itaipu = Tipo de desova + Fecundidade; Cheia2 = Categoria Trófica + Migração; Eng. Sérgio Motta = Categoria Trófica + Hábitat +

Fecundidade; Seca1 = Categoria Trófica + Hábitat + Fecundidade; Seca2 = Categoria Trófica + Hábitat; Cheia2 = Categoria Trófica; Cheia3 = Categoria Trófica. (Tabela 2).

Tabela 2. Correlações (ρ) e testes de significância (para $p \leq 0,05$) para os padrões de convergência (traço-convergência), divergência (traço-divergência) e interação de padrões (traço-convergência*traço-divergência) de traços funcionais em relação ao gradiente ambiental estudado em todos os períodos (Itaipu, Cheia1, Eng. Sérgio Motta, Seca1, Seca2, Cheia2 e Cheia3). Conjuntos de traços e suas correlações com o gradiente representado pelo eixo1 da PCoA em cada período (ρ PCoA1). Siglas: trof - Categoria trófica, cp - Cuidado parental, desova - Tipo de desova, fec - Fecundidade, Migr - Migração, hab - Hábitat.

TCAP			TDAP		TCAP*TDAP		Gradiente	
	Conjuntos de traços ótimos	ρ PCoA1	Conjuntos de traços ótimos	ρ PCoA1	Conjuntos de traços ótimos	ρ PCoA1	ρ	p
Itaipu	desova migr fec	0.29	trof desova	0.23	desova fec	0.28	ρ (TE)	0.314 0.150
	desova fec	0.29	trof cp desova	0.23	fec	0.28	ρ (XE)	0.298 0.151
	desova migr	0.26	fec	0.21	cp desova fec	0.27	ρ (XE.T)	-0.040 0.954
Cheia1	trof des migr	0.36	cp fec	0.41	trof migr	0.36	ρ (TE)	0.288 0.045 *
	trof migr	0.35	fec	0.36	trof migr fec	0.34	ρ (XE)	0.301 0.029 *
	trof des	0.34	cp hab fec	0.33	trof des migr	0.32	ρ (XE.T)	0.093 0.162
Eng.Sérgio Motta	trof migr hab	0.55	fec	0.27	trof hab fec	0.56	ρ (TE)	0.491 0.060
	trof des hab	0.53	hab fec	0.23	trof hab	0.54	ρ (XE)	0.433 0.090
	migr hab	0.53	cp des	0.23	trof migr hab	0.51	ρ (XE.T)	-0.213 1.000
Seca1	trof migr hab	0.34	hab fec	0.43	trof hab fec	0.41	ρ (TE)	0.246 0.394
	trof hab	0.34	trof hab fec	0.36	migr hab fec	0.41	ρ (XE)	0.240 0.357
	trof des hab	0.33	fec	0.33	des hab	0.39	ρ (XE.T)	0.016 0.752
Seca2	trof cp hab	0.44	trof	0.20	trof hab	0.41	ρ (TE)	0.333 0.159
	trof hab	0.41	hab fec	0.12	hab	0.40	ρ (XE)	0.337 0.107
	cp hab	0.41	trof hab fec	0.05	trof cp hab	0.38	ρ (XE.T)	0.069 0.617
Cheia2	trof fec	0.45	cp	0.22	trof	0.45	ρ (TE)	0.456 0.049 *
	trof	0.45	hab	0.19	trof fec	0.44	ρ (XE)	0.458 0.037 *
	trof des fec	0.45	cp des	0.11	trof cp fec	0.38	ρ (XE.T)	0.060 0.542
Cheia3	trof	0.38	trof fec	0.22	trof	0.38	ρ (TE)	0.333 0.070
	trof mig	0.38	mig hab	0.19	trof mig	0.37	ρ (XE)	0.365 0.046 *
	trof des	0.37	mig hab fec	0.16	trof hab	0.33	ρ (XE.T)	0.252 0.057 *

3.3 ANÁLISES DESCRITIVAS DOS TRAÇOS FUNCIONAIS

As Análises de Coordenadas Principais (PCoA) ajudaram a definir quais foram os traços funcionais que influenciaram a montagem das comunidades em cada período, dentro dos conjuntos apresentados pela análise de traço-convergência e traço-divergência. Quanto à disposição dos pontos no espaço multivariado da PCoA, Itaipu, Cheia1, Eng. Sérgio Motta, Seca1, e Seca2 apresentaram separação entre lagos e rios, mas Rio1 foi mais semelhante aos lagos. Por outro lado, Cheia2 e Cheia3 não apresentaram distinções evidentes entre os pontos, mas apenas uma separação de Rio3 dos demais locais (Fig 11). Os traços funcionais mais relacionados à montagem da comunidade foram: Itaipu, parcelada, fecundação externa com cuidado parental e sedentária nos lagos e total, migradora e muito alta nos rios (Fig 11 -

Itaipu); Cheia1; fecundação interna, média, fecundação externa com cuidado parental, parcelada, sedentária, demersal e invertívora nas lagoas e muito alta, migradora, total, bentopelágica e fecundação externa sem cuidado parental nos rios (Fig 11 - Cheia1); Eng. Sérgio Motta, sedentária, parcelada, fecundação interna e média nos lagos, fecundação externa sem cuidado parental, bentopelágica, baixa e total nos rios; Seca1 (Fig 11 - Eng. Sérgio Motta), parcelada, fecundação externa com cuidado parental e demersal nas lagoas e muito alta, onívora, fecundação externa sem cuidado parental e baixa nos rios (Fig 11 - Seca1); Seca2, fecundação externa com cuidado parental, parcelada e fecundação interna nos lagos e total, bentopelágica, fecundação externa sem cuidado parental e migradora nos rios (Fig 11 - Seca2); Cheia2, sedentária, média e fecundação externa com cuidado parental nos demais locais e Fecundação externa sem cuidado parental, total e migradora no Rio3 (Fig 11 - Cheia2) e; Cheia3, parcelada, média e fecundação externa com cuidado parental nos demais locais e fecundação externa sem cuidado parental, total, detritívora, migradora, muito alta, bentopelágica no rio3 (Fig 11 - Cheia3).

Continua na próxima página/

Continuação de/

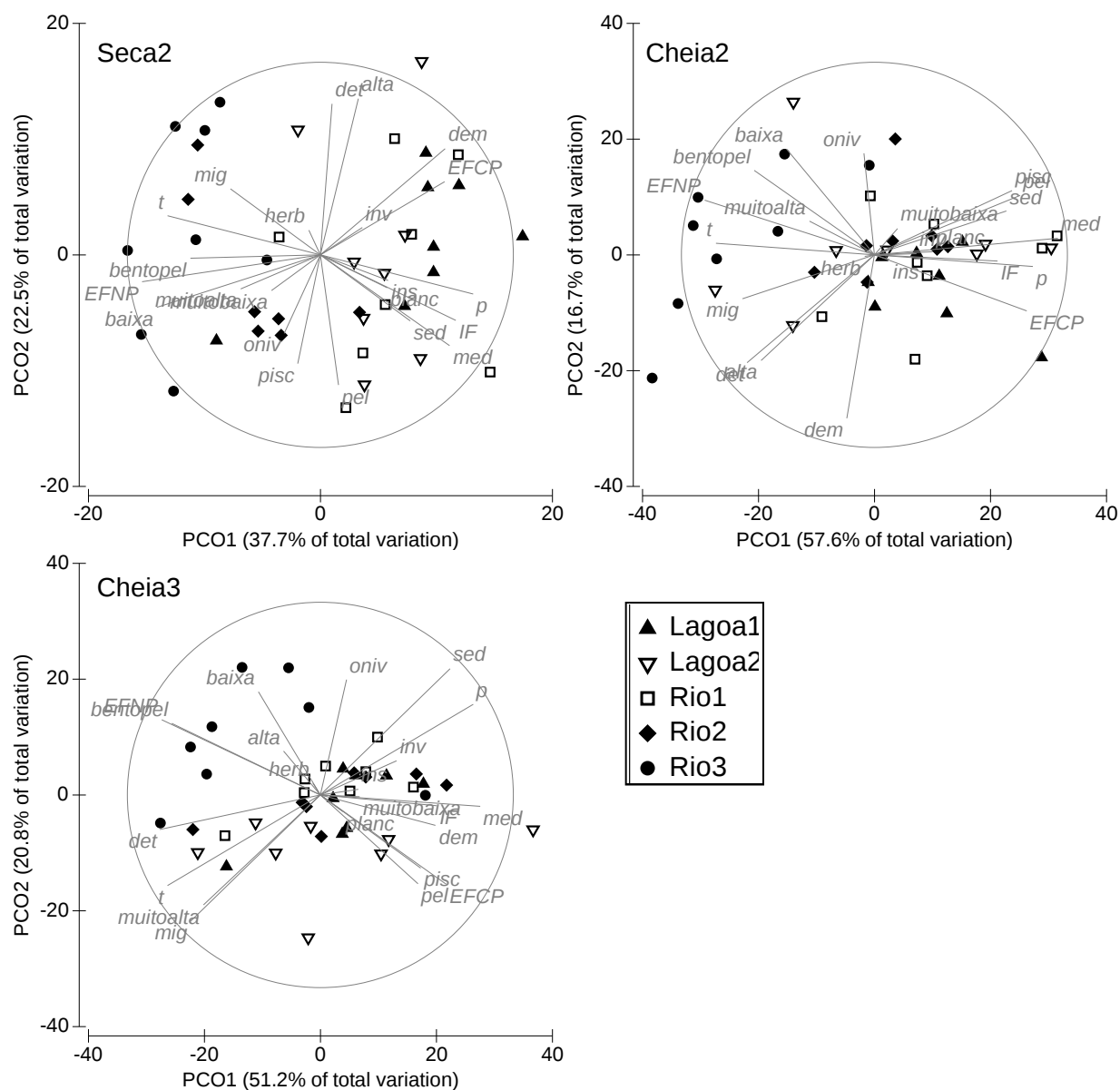


Fig 11. Ordenação das comunidades segundo a distância (Bray-Curtis) funcional entre elas através de Análises de Coordenadas Principais (PCoA). Os vetores dentro das figuras representam correlações de Spearman entre os traços e os eixos da PCoA. Triângulo preto – Lagoa1 – Lagoa do Guaraná; triângulo invertido branco – Lagoa2 - Lagoa dos Patos; quadrado branco – Rio1 – rio Baía; losango preto – Rio2 – rio Ivinhema; Círculo preto – Rio3 – rio Paraná. Para mais detalhes sobre os traços funcionais ver Tabela 1.

3.4 REDUNDÂNCIA FUNCIONAL, ÍNDICE DE DIVERSIDADE DE SIMPSON E DIVERSIDADE FUNCIONAL

As correlações lineares (r) entre Redundância Funcional e Índice de Diversidade de Simpson foram altas em Itaipu ($r = 0,45$) e Cheia1 ($r = 0,357$), muito baixa em Eng. Sérgio Motta ($r = 0,01$), e baixas em Seca1 ($r = 0,18$), Seca2 ($r = 0,19$), Cheia2 ($r = 0,18$), e Cheia3 ($r = 0,22$) (Fig 12). Enquanto a diversidade funcional nos locais, para a fase Itaipu, foi menor nos lagos que nos rios, assim como em Cheia1. Porém, na fase Eng. Sérgio Motta foi maior nos lagos que nos rios e, em Seca1, Rio3 apresentou diversidade funcional menor que os demais locais. Em Seca2, Cheia2 e Cheia3, Lago2 e Rio2 apresentaram maior diversidade funcional (Fig 13).

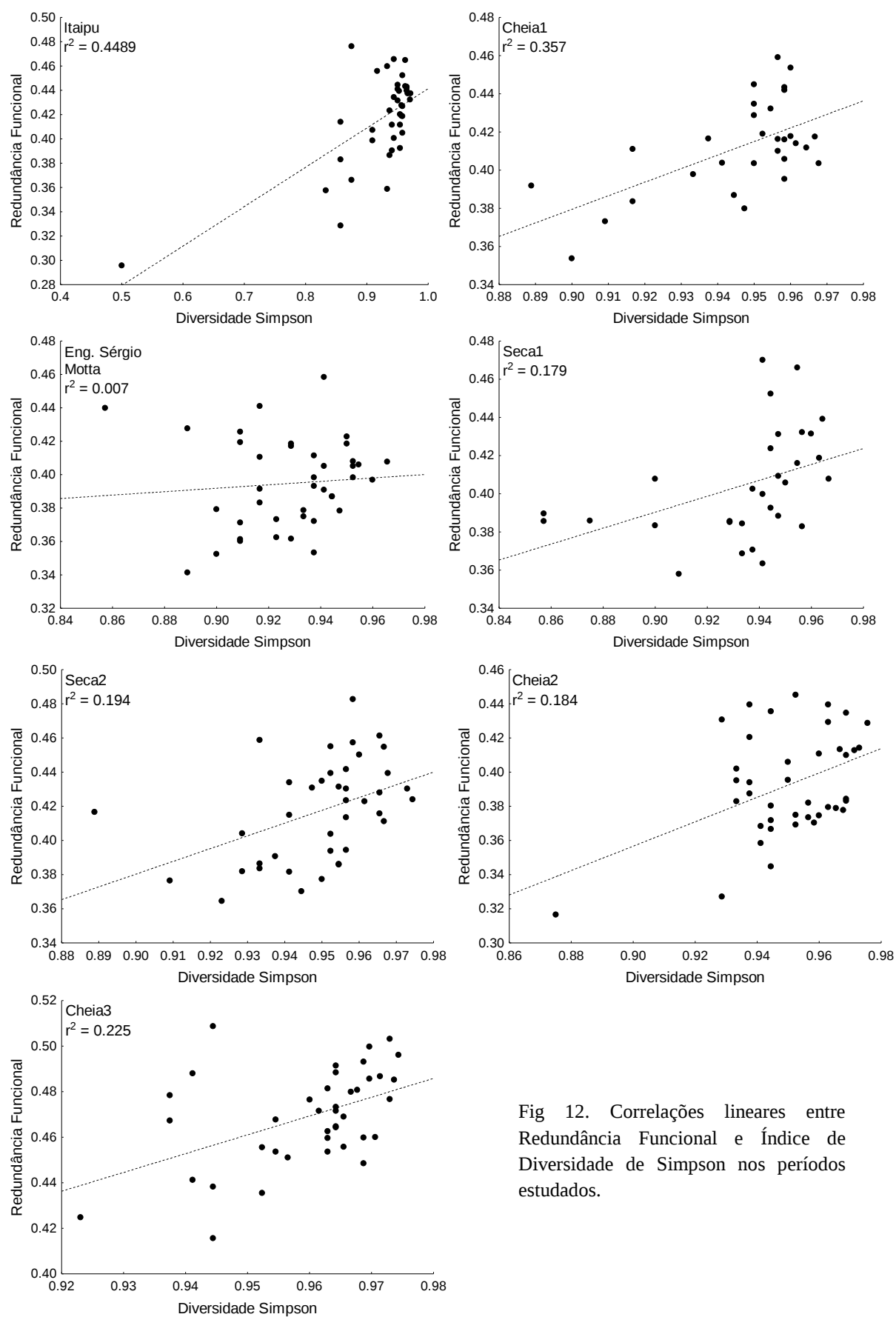


Fig 12. Correlações lineares entre Redundância Funcional e Índice de Diversidade de Simpson nos períodos estudados.

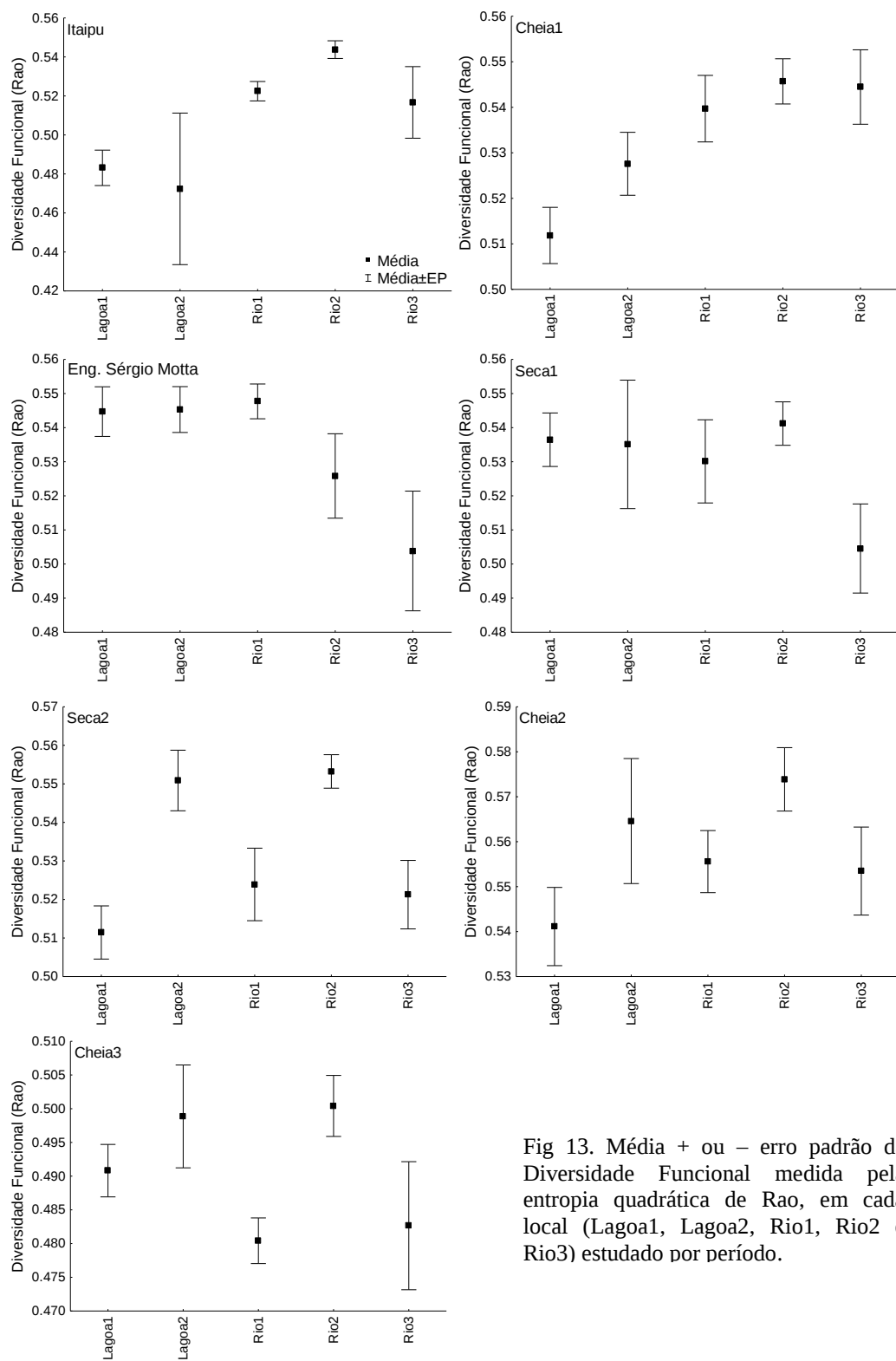


Fig 13. Média + ou - erro padrão da Diversidade Funcional medida pela entropia quadrática de Rao, em cada local (Lagoa1, Lagoa2, Rio1, Rio2 e Rio3) estudado por período.

4 DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo indicaram semelhanças nos padrões de montagem das comunidades de peixes da planície de inundação, quando comparadas configurações semelhantes da metacomunidade. As análises também mostraram redução na redundância funcional e alterações na diversidade funcional nos locais estudados, ao longo do tempo.

Assim, os períodos influenciados pelas perturbações antropogênicas (Itaipu e Eng. Sérgio Motta), e pelas secas (Seca1 e Seca2), apresentaram padrão aleatório de montagem da assembleia em relação à sua composição funcional e, por outro lado, nos períodos de cheias (Cheia1, Cheia2, e Cheia3), os padrões de convergência e divergência funcional foram significativamente determinantes na montagem da comunidade. Possivelmente, porque nas secas, as vias de dispersão insuficientes (ver [47, 48]) isolaram as comunidades locais, de maneira que processos determinísticos [49] como restrições limnológicas limitaram as condições ambientais a algumas espécies, ao invés de selecionar traços funcionais e comportamentais dos indivíduos por através de processos ecológicos. Em contrapartida, nas cheias a conexão entre os locais os torna mais similares [16]. Além disso, os peixes podem migrar e explorar novos ambientes, assim como sair de ambientes desfavoráveis, de modo traços funcionais foram selecionados, seja pela habilidade competitiva (traço-divergência) ou pela capacidade de exploração de recursos (traço-divergência), mesmos padrões sugeridos por [50] e corroborados por [51, 1, 14]. Portanto, a seleção de espécies [52, 53] ocorre nas configurações de metacomunidades sem vias de dispersão (perturbações antropogênicas e secas), enquanto a seleção de traços funcionais ocorre com vias de dispersão (cheias).

Além disso, a significância de traço-convergência e traço-divergência nas cheias pode ser explicada pelas diferenças de nível hidrométricos dentro do período de dois anos, pois, os conjuntos de dados compreendem fases de conexão, em que a escala espacial da metacomunidade é ampliada, e de isolamento, quando as mesmas escalas são diminuídas. Essas diferenças de escala refletem nos traços ótimos selecionados para representar traço-convergência, que são mais ligados a deslocamento e exploração da paisagem e, portanto, a escalas espaciais maiores [51]. Ao contrário, para representar traço-divergência, os traços selecionados são mais relacionados competição por alimento e reprodução, dessa forma, a escalas maiores [54].

Complementarmente, as PCoAs evidenciaram composição funcional diferente das comunidades em cada período. Dessa forma, notamos a espacialização dos traços na

metacomunidade, a qual sempre apresentou um agrupamento funcional entre Lago1, Lago2 e Rio1, assim como entre Rio2 e Rio3. Ainda, a disposição dos locais amostrados nos períodos Itaipu, Cheia1, Eng. Sérgio Motta, Seca1 e Seca2, nas ordenações, parece seguir a posição dos locais na paisagem (ver Fig 1). A semelhança de Cheia1 com os demais períodos, somado ao contraste com Cheia2 e Cheia3, reiteram a interpretação de que não somente fatores locais (ambientais) selecionam os traços funcionais de metacomunidade, mas também a distância entre os locais componentes da paisagem e suas características físicas, de forma que migração e estratégias de sobrevivência e reprodução devem direcionar a coexistência das espécies. Entretanto, a falta de clareza na distinção entre os locais estudados, em Cheia2 e Cheia3, sugere diminuição da influência de fatores locais ou espaciais e maior efeito da dinâmica de dispersão na metacomunidade promovida pelas cheias.

Ao contrário da análise espacial anterior, quando analisada a correlação entre redundância funcional e diversidade de Simpson da metacomunidade em cada período, não há semelhança entre as configurações. Assim, parece haver um efeito cumulativo das perturbações, indicando que a metacomunidade da planície de inundação estudada tem perdido estabilidade e capacidade de resistir a perturbações de grande intensidade, seja antropogênica, seca ou cheia. A despeito das comunidades terem apresentado número crescente de espécies desde 1986 (com grande contribuição artificial do reservatório de Itaipu e da introdução de espécies [26, 55]), os impactos na região afetaram, grandemente, a resiliência e a manutenção das funções ecossistêmicas, como sugerido por de Bello et al. [10], na região. Esta especulação aponta a necessidade de estudos complementares à metodologia utilizada, considerando a origem das espécies (nativas, não nativas e invasoras) a fim de medir ou ponderar a influência da introdução massiva pelo enchimento do grande reservatório de Itaipu.

Da mesma forma que a redundância, a diversidade funcional dos locais não seguiu padrões relacionados somente às configurações da paisagem. Até o fechamento da barragem Eng. Sérgio Motta, lagos apresentavam menor diversidade que rios, o que pode evidenciar maior competição ou menor diversidade de nichos nestes locais e, por consequência, maior utilização das vias de dispersão, resultando, portanto, em uma dinâmica de metacomunidade mais acentuada que nos períodos posteriores. A mudança nesse desenho ocorreu após o acúmulo de dois grandes impactos antropogênicos (principalmente a regulação do nível hidrométrico por Eng. Sérgio Motta, com alterações diárias de até 1,2 m no nível a jusante; [20]), que diminuíram a redundância funcional, enfraqueceram a interação entre ambientes e

as vias de dispersão, como pode ser notado pela baixa diversidade funcional dos rios desde Seca2. Além disso, a diminuição da diversidade funcional reforça o padrão de convergência das cheias, ou seja, seleção de traços semelhantes através da competição, enquanto o aumento evidenciaria traços divergentes.

Finalmente, é alarmante o efeito cumulativo dos impactos antropogênicos (regulação do nível) sobre a estabilidade das comunidades em planícies de inundação, de maneira que medidas de mitigação devem ser tomadas considerando a diversidade funcional, além da diversidade taxonômica de uma região, que pode sustentar a falsa impressão de que a mesma está ecologicamente preservada. Nessas paisagens, o regime hidrológico pode influenciar a coexistência e a distribuição das espécies e sua importância depende da escala espacial (local ou regional) e temporal (duração das fases cheia e seca) em que opera [56, 57].

REFERÊNCIAS

1. Agostinho AA, Gomes LC, Zaleswski M. The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the upper river Parana. *Ecohydrology & Hydrobiology*. 2001; 1: 209-217.
2. Westley PA, Schindler DE, Quinn TP, Ruggerone GT, Hilborn R. Natural *habitat* change, commercial fishing, climate, and dispersal interact to restructure an Alaskan fish metacommunity. *Oecologia*. 2009; 17: 443-454.
3. Fernandes IM, Henriques-Silva R, Penha J, Zuanon J, Peres-Neto PR. Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: the case of floodplain-fish communities. *Ecography*. 2014; 37: 464-475.
4. Vanschoenwinkel B, Waterkeyn A, Jocqué M, Boven L, Seaman M, Brendonck L. Species sorting in space and time - the impact of disturbance regime on community assembly in a temporary pool metacommunity. *Journal of the North American Benthological Society*. 2010; 29: 1267-1278.
5. Pandit SN, Kolasa, J. Opposite effects of environmental variability and species richness on temporal turnover of species in a complex *habitat* mosaic. *Hydrobiologia*. 2011; 685: 145-154.
6. Keddy PA. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*. 1992; 3: 157-164.
7. Weiher E, Paul Clarke GD, Keddy PA. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*. 1998; 81: 309-322.
8. Wilson JB. Assembly rules in plant communities. In: Weiher E, Keddy PA, editors. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge: Cambridge University Press; 1999. pp. 130-164.
9. MacArthur RH, Levins R. The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*. 1967; 101: 377-385.
10. de Bello F. The quest for trait convergence and divergence in community assembly: are null-models the magic wand? *Global Ecology and Biogeography*. 2012; 21: 312-317.
11. Presley SJ, Cisneros LM, Patterson BD, Willig MR. Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. *Global Ecology and Biogeography*. 2012; 21: 968-976.

12. Hastings A. Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theoretical Population Biology*. 1980; 18: 363-373.
13. Abrams PA, Holt RD. The impact of consumer-resource cycles on the coexistence of competing consumers. *Theoretical Population Biology*. 2002; 62: 281-295.
14. Junk WJ, Bailey PB, Sparks RE. The flood pulse concept in river - floodplain systems. In: Dodge DP, editor. *Proceedings of the international large river symposium*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences; 1989. pp. 110-127.
15. Thomaz SM, Roberto MC, Bini LM. Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: Vazzoler AEA, Agostinho AA, Hahn N, editors. *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e sócio-econômicos*. Maringá: Eduem; 1997. pp. 73-102.
16. Thomaz SM, Bini LM, Bozelli RL. Floods increase similarity among aquatic *habitas* in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*. 2007; 579: 1-13.
17. Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes LC. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology & Hydrobiology*. 2004; 4: 255-256.
18. Agostinho AA, Gomes LC, Veríssimo S, Okada EK. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2004; 14: 11-19.
19. Agostinho AA, Bonecker C, Gomes LC. Effects of water quantity on connectivity: the case of the upper Paraná River floodplain. *Ecohydrology & Hydrobiology*. 2009; 9: 99-113.
20. Souza-Filho EE. Evaluation of the Paraná River discharge controlled by reservoirs. *Revista Brasileira de Biologia = Brazilian Journal of Biology*. 2009; 69: 707-716.
21. Fernandes R, Gomes LC, Pelicice FM, Agostinho AA. Temporal organization of fish assemblages in floodplain lagoons: the role of hydrological connectivity. *Environmental Biology of Fishes*. 2009; 85: 99-108.
22. Magurran AE, Baillie SR, Buckland ST, Dick JM, Elston DA, Scott EM, Smith RI, Somerfield PJ, Watt AD. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology and Evolution*. 2010; 25: 574-582.

23. Petry AC, Agostinho AA, Gomes LC. Fish assemblages of tropical floodplain lagoons: exploring the role of connectivity in a dry year. *Neotropical Ichthyology*. 2003; 1: 111-119.
24. Neiff JJ. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*. 1990; 15: 424-441.
25. Bonetto AA. The Paraná river system. In: Davies BR, Walker KF, editors. *The Ecology of River Systems*. Dordrecht: The Netherlands/Dr. W. Junk Publishers; 1986. pp. 541-555.
26. Julio Jr. HF, Dei Tos C, Agostinho AA, Pavanelli CS. A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology*. 2009; 7: 709-718.
27. Agostinho AA, Thomaz SM, Minte-Vera CV, Winemiller KO, Gopal B, Junk WJ, Davis JA. Biodiversity in the high Paraná River floodplain Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation. Netherlands: Backhuys Publisher, Leiden; 2000.
28. Gubiani EA, Gomes LC, Agostinho AA, Okada EK. Persistence of fish populations in the upper Paraná River: effects of water regulation by dams. *Ecology of Freshwater Fish*. 2007; 16: 191-197.
29. Esteves FA. *Fundamentos de Limnologia*. Rio de Janeiro: Interciência; 2011.
30. Gower JC. *Principal Coordinates Analysis Encyclopedia of Biostatistics*; 2005.
31. Legendre P, Legendre L. *Numerical Ecology (Developments in Environmental Modelling)*. Leiden: Elsevier; 2012.
32. Pillar VD, Duarte LDS, Sosinski Jr. EE, Joner F. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*. 2009; 20: 334-348.
33. Pillar VD, Duarte LDS. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters*. 2010; 13: 587-596.
34. Skora F, Abilhoa V, Padial AA, Vitule JRS. Darwin's hypotheses to explain colonization trends: evidence from a quasi-natural experiment and a new conceptual model. *Diversity and Distributions*. 2015; 21: 583-594.
35. Dolédec S, Chessel D, ter Braak CJF, Champely S. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*. 1996; 3: 143-166.

36. Legendre P, Galzin R, Harmelin-Vivien ML. Relating behavior to *habitat*: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*. 1997; 78: 547-562.
37. Feoli E, Scimone M. A quantitative view of textural analysis of vegetation and examples of application of some methods. *Archivio Botanico e Biogeografico Italiano* 1984; 60: 73-94.
38. Díaz S, Cabido M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*. 1997; 8: 463-474.
39. Tokeshi M. Resource utilization, overlap and temporal community dynamics: a null model analysis of an epiphytic chironomid community. *Journal of Animal Ecology* 1986; 55: 491-506.
40. Stubbs WJ, Wilson JB. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*. 2004; 92: 557-567.
41. Debastiani VJ, Pillar VD. SYNC-SA-R tool for analysis of metacommunities based on functional traits and phylogeny of the community components. *Bioinformatics*. 2012; 28: 2067-2068.
42. Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR. 2008. Permanova + for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E, Plymouth.
43. Rao CR. Diversity and dissimilarity coefficients: an unified approach. *Theoretical Population Biology*. 1982; 21: 24-43.
44. Walker BH. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*. 1992; 6: 18-23.
45. Lawton JH, Brown VK. Redundancy in ecosystems. In: Schulze ED, Mooney HA, editors. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer; 1993. pp. 255-270.
46. de Bello F, Leps J, Lavorel S, Moretti M. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology*. 2007; 8: 163-170.
47. Agostinho AA, Vazzoler AEAM, Gomes LC, Okada EK. Estratificación espacial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* en distintas fases del ciclo de vida, en la planicie de inundación del alto río Paraná y embalse de Itaipu, Paraná, Brazil. *Revista d'Hydrobiologia Tropical*. 1993; 26: 79-90.
48. Gomes LC, Agostinho AA. Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, in Upper Paraná River, Brazil. *Fisheries and Management Ecology*. 1997; 4: 263-274.

49. Scarabotti PA, López JA, Pouilly M. Flood pulse and the dynamics of fish assemblage. *Ecology of Freshwater Fish*. 2011; 20: 605-618.
50. Elton CS. 1966. *The Pattern of Animal Communities*. London: Methuen; 1966.
51. Message HJ, Santos DA, Gomes LC, Simões NR. Exploring the Grinnel and Elton's niche ideas on the fish assemblage structure in floodplains dynamics. *In press*; 2013.
52. Mouquet N, Loreau M. Coexistence in a metacommunity: The regional similarity hypothesis. *American Naturalist*. 2002; 159: 420-426.
53. Fukami T. Integrating internal and external dispersal in metacommunity assembly: preliminary theoretical analyses. *Ecological Research*. 2005; 20: 623-631.
54. Chase JM, Leibold MA. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago: University of Chicago Press; 2003.
55. Ortega JCG, Julio Jr. HF, Gomes LC Agostinho AA. Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia*. 2015; 746: 147-158.
56. Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*. 2009; 12: 693-715.
57. Chase, JM. Community assembly: when should history matter? *Oecologia*. 2003; 136: 489-498.

APÊNDICE A. Traços funcionais de todas as espécies capturadas. FI – fecundação interna; FESP– fecundação externa sem cuidado parental; FECP – fecundação externa com cuidado parental; p – desova parcelada; t – desova total; Nat – origem nativa; NonNat – origem não nativa.

Táxon	Categoria trófica	Cuidado parental	Desova	Migração	Hábitat	Fecundidade
Chondrichthyes						
Myliobatiformes						
Potamotryginidae						
<i>Potamotrygon falkneri</i> Castex & Maciel, 1963	Piscívora	FI	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta
<i>Potamotrygon amandae</i> Loboda & Carvalho, 2013	Piscívora	FI	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
Actinopterygii						
Characiformes						
Parodontidae						
<i>Apareiodon affinis</i> (Steindachner, 1879)	Detritívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	baixa
Curimatidae						
<i>Cyphocharax modestus</i> (Fernández-Yépez, 1948)	Detritívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Cyphocharax nagelii</i> (Steindachner, 1881)	Detritívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	Detritívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Steindachnerina insculpta</i> (Fernández-Yépez, 1948)	Detritívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	baixa
Prochilodontidae						
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836)	Detritívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	muito alta
Anostomidae						
<i>Leporellus vittatus</i> (Valenciennes, 1850)	Insetívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Leporinus elongatus</i> Valenciennes, 1850	Onívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	alta
<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
<i>Leporinus lacustris</i> Campos, 1945	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Leporinus octofasciatus</i> Steindachner, 1915	Onívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	muito alta
<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1836)	Onívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	muito alta

<i>Leporinus macrocephalus</i> Garavello & Britski, 1988	Onívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	muito alta
<i>Leporinus striatus</i> Kner, 1858	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Schizodon altoparanae</i> Garavello & Britski, 1990	Herbívoras	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Schizodon borellii</i> (Boulenger, 1900)	Herbívoras	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
<i>Schizodon nasutus</i> Kner, 1858	Herbívoras	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
Hemiodontidae						
<i>Hemiodus orthonops</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	Detritívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
Characidae						
<i>Astyanax altiparanae</i> Garutti & Britski, 2000	Onívora	FENP	t	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	Onívora	FENP	t	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Astyanax schubarti</i> Britski, 1964	Onívora	FENP	t	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Bryconamericus stramineus</i> Eigenmann, 1908	Insetívora	FI	p	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Hemigrammus marginatus</i> Ellis, 1911	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
<i>Moenkhausia forestii</i> Benine, Mariguela & Oliveira, 2009	Insetívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
<i>Moenkhausia</i> aff. <i>intermedia</i> Eigenmann, 1908	Insetívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
<i>Piabina argentea</i> Reinhardt, 1867	Insetívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
<i>Psellogrammus kennedyi</i> (Eigenmann, 1903)	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)	Piscívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	muito alta
<i>Salminus hilarii</i> Valenciennes, 1850	Piscívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	alta
<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)	Herbívoras	FENP	p	Sedentária	Pelágica	baixa
<i>Myleus tiete</i> (Eigenmann & Norris, 1900)	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Piaractus mesopotamicus</i> (Holmberg, 1887)	Onívora	FENP	p	Migradora	Demersal	alta
<i>Serrasalmus maculatus</i> Kner, 1858	Piscívora	FECF	p	Sedentária	Pelágica	média
<i>Serrasalmus marginatus</i> Valenciennes, 1837	Piscívora	FECF	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Galeocharax knerii</i> (Steindachner, 1879)	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Roeboides descavadensis</i> Fowler, 1932	Insetívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Brycon hilarii</i> (Valenciennes, 1850)	Onívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	muito alta
<i>Brycon orbignyanus</i> (Valenciennes, 1850)	Onívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	muito alta

Acestrorhynchidae							
<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média	
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i> Menezes, 1992	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta	
Cynodontidae							
<i>Rhaphiodon vulpinus</i> Spix & Agassiz, 1829	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Pelágica	muito alta	
Erythrinidae							
<i>Erythrinus erythrinus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Piscívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	média	
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Agassiz, 1829)	Piscívora	FECF	p	Sedentária	Pelágica	média	
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	Piscívora	FECF	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta	
<i>Hoplias</i> sp. 1	Piscívora	FECF	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta	
<i>Hoplias</i> sp. 2	Piscívora	FECF	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta	
<i>Hoplias</i> sp. 3	Piscívora	FECF	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta	
Siluriformes							
Callichthyidae							
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	Invertívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	média	
<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	Invertívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	média	
<i>Lepthoplosternum pectorale</i> (Boulenger, 1895)	Invertívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	baixa	
Loricariidae							
<i>Loricaria prolixa</i> Isbrücker & Nijssen, 1978	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	média	
<i>Loricaria</i> sp.	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	média	
<i>Loricariichthys platymetopon</i> Isbrücker & Nijssen, 1979	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	alta	
<i>Loricariichthys rostratus</i> Reis & Pereira, 2000	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	média	
<i>Hypostomus albopunctatus</i> (Regan, 1908)	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	média	
<i>Hypostomus ancistroides</i> (Ihering, 1911)	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	média	
<i>Hypostomus cochliodon</i> Kner, 1854	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	média	
<i>Hypostomus commersoni</i> Valenciennes, 1836	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	muito alta	
<i>Hypostomus microstomus</i> Weber, 1987	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	média	
<i>Hypostomus regani</i> (Ihering, 1905)	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	alta	
<i>Hypostomus strigaticeps</i> (Regan, 1908)	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	baixa	

<i>Hypostomus ternetzi</i> (Boulenger, 1895)	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	alta
<i>Megalancistrus parananus</i> (Peters, 1881)	Detritívora	FECF	t	Migradora	Demersal	muito alta
<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i> Holmberg, 1983	Detritívora	FECF	t	Migradora	Demersal	alta
<i>Rhinelepis aspera</i> Spix & Agassiz, 1829	Detritívora	FENP	t	Migradora	Demersal	alta
Heptapteridae						
<i>Pimelodella avanhandavae</i> Eigenmann, 1917	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	baixa
<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes, 1835)	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Pimelodella taenioptera</i> Miranda Ribeiro, 1914	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	baixa
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
Pimelodidae						
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i> (Valenciennes, 1840)	Piscívora	FENP	t	Migradora	Demersal	alta
<i>Hypophthalmus edentatus</i> Spix & Agassiz, 1829	Planctívora	FENP	p	Sedentária	Pelágica	muito alta
<i>Iheringichthys labrosus</i> (Lütken, 1874)	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	alta
<i>Megalonema platanum</i> (Günther, 1880)	Piscívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	média
<i>Pimelodus maculatus</i> La Cepède, 1803	Onívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	alta
<i>Pimelodus microstoma</i> Steindachner, 1877	Onívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	média
<i>Pimelodus mysteriorus</i> Azpelicueta, 1998	Onívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	baixa
<i>Pimelodus ornatus</i> Kner, 1858	Onívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	alta
<i>Pinirampus pirinampu</i> (Spix & Agassiz, 1829)	Piscívora	FECF	t	Migradora	Demersal	muito alta
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i> (Spix & Agassiz, 1829)	Piscívora	FENP	t	Migradora	Demersal	muito alta
<i>Sorubim lima</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Piscívora	FENP	t	Migradora	Demersal	alta
<i>Zungaro zungaro</i> (Humboldt, 1821)	Piscívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	muito alta
Doradidae						
<i>Ossancora eigenmanni</i> (Boulenger, 1895)	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	baixa
<i>Platydoras armatulus</i> (Valenciennes, 1840)	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821)	Onívora	FENP	t	Migradora	Demersal	muito alta
<i>Rhinodoras dorbignyi</i> (Kner, 1855)	Onívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	alta
<i>Trachydoras paraguayensis</i> (Eigenmann & Ward, 1907)	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	baixa

<i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859 Synbranchiformes	Poeciliidae	Invertívora	FI	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
	Synbranchidae						
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795 Perciformes		Insetívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	muito alta
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)	Scianidae						
	Cichlidae	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta
<i>Astronotus crassipinnis</i> (Heckel, 1840)		Onívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Cichla kelberi</i> Kullander & Ferreira, 2006		Piscívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Cichla piquiti</i> Kullander & Ferreira, 2006		Piscívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
<i>Cichlasoma paranaense</i> Kullander, 1983		Piscívora	FECP	t	Migradora	Bentopelágica	muito baixa
<i>Crenicichla britskii</i> Kullander, 1982		Insetívora	FECP	t	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Crenicichla haroldoi</i> Luengo & Britski, 1974		Insetívora	FECP	t	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Geophagus proximus</i> (Castelnau, 1855)		Invertívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Laetacara araguaiae</i> Ottoni & Costa, 2009		Insetívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
<i>Satanoperca pappaterra</i> (Heckel, 1840)		Invertívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
Pleuronectiformes							
<i>Catathyridium jenynsii</i> (Günther, 1862)	Achiridae						
		Piscívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	média

APÊNDICE B - *Script* para o R

```
# Script para análise funcional de metacomunidades segundo
Pillar et al., 2009, Duarte et., al 2010 e Debastiani &
Pillar, 2012.
#OBS: TCAP = traço-convergência; TDAP = traço-divergência
library(SYNCSA) # Debastiani & Pillar, 2012
##Três Matrizes de Entrada (B, T e W)
      #Matriz B ->Matriz Comunidade (presença/ausência de
espécie por local)
comm<-read.table('comm.txt',header=TRUE,                      sep="\t",
row.names=1)
      #Matriz T -> Traços funcionais (traços por espécies
(ordinal))
traits<-read.table('traits.txt',header=TRUE,                  sep="\t",
row.names=1)
      #Matriz W -> Variáveis Ambientais (variável por local)
envir<-read.table('envir.txt',header=TRUE,                    sep="\t",
row.names=1)
      #Representação do gradiente no eixo1 da PCoA

      #PCoA e transformação do eixo1 em uma matriz
      #Padronização de escala das variáveis
envir_sc<-scale(envir)
      #Matriz de distância euclidiana (Legendre,
2012)
envir_euc <- vegdist(envir_sc, "euc")
      #PCoA (Gower, 2005)
envir_pcoa<-cmdscale(envir_euc)
      #Matriz W final com eixo1 da PCoA
envir_pcoa1<-envir_pcoa[,1]
envir_pcoa2<-data.frame(envir_pcoa1)
# Redundância Funcional, Diversidade Simpson e Diversidade
Funcional
rao_itaipu<-rao.diversity(comm, traits, dist.spp, checkdata
= TRUE)
# Busca por traços ótimos
      #TCAP
optimal(comm,envir_pcoa2,traits,subset.min=1,subset.max=3,patt
ern="tcap")
      #TDAP
optimal(comm,envir_pcoa2,traits,subset.min=1,subset.max=3,patt
ern="tdap")
      #TCAP*TDAP
optimal(comm,envir_pcoa2,traits,subset.min=1,subset.max=3,patt
ern="tcap.tdap")
# Busca por padrões de montagem - TCAP ou TDAP ou TCAP*TDAP
```

```
syncsa(comm_sc,traits=traits,envir=envir_sc,scale = FALSE,
scale.envir = FALSE, method = "spearman")
```

```
#PCoA para traços funcionais*
```

```
#Ordenação realizada no software PRIMER E-6 add on
Permanova (Clarke & Gorley, 2001, 2006, 2015, ANDERSON, 2005)
```

```
#Correlações lineares entre Redundância Funcional e
Diversidade Simpson, Diversidade Funcional por local**
```

```
#Análises realizadas no software STATISTICA 7 (StatSoft,
Inc., 2013).
```

#Referências

Anderson MJ. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. New Zealand: Department of Statistics, University of Auckland; 2005.

Clarke KR, Gorley RN. PRIMER v5, v6 & v7: User manual/tutorial, PRIMER-E, Plymouth UK, 91pp, 192pp & 296pp [5,231]; 2001, 2006, 2015.

Debastiani VJ, Pillar VD SYNC-SA-R tool for analysis of metacommunities based on functional traits and phylogeny of the community components. *Bioinformatics*. 2012; 28: 2067-2068.

Pillar VD, Duarte LDS, Sosinski EE, Joner F. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *J. Veg. Sci*. 2009; 20: 334-348.

Pillar VD, Duarte LDS. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters*. 2010; 13: 587-596.

StatSoft, Inc. Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.com/textbook/> ; 2013.