

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

BIA DE ARRUDA ALMEIDA

**Diversidade funcional de aves aquáticas em áreas úmidas protegidas:**  
tendências temporais e impactos da modificação de *habitat*

Maringá  
2018

BIA DE ARRUDA ALMEIDA

**Diversidade funcional de aves aquáticas em áreas úmidas protegidas:  
tendências temporais e impactos da modificação de *habitat***

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 dos Anjos

Maringá  
2018

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

A447d Almeida, Bia de Arruda, 1990-  
Diversidade funcional de aves aquáticas em áreas úmidas protegidas : tendências temporais e impactos da modificação de *habitat* / Bia de Arruda Almeida.-- Maringá, 2018.  
66 f. : il. (algumas color.).  
Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2018.  
Orientador: Prof. Dr. Luiz dos Anjos.  
1. Aves aquáticas de água doce - Áreas úmidas protegidas - Diversidade funcional - Espanha. 2. Aves aquáticas de água doce - Áreas úmidas protegidas - Modificação de *habitat* - Espanha. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -598.17680946  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

BIA DE ARRUDA ALMEIDA

**Diversidade funcional de aves aquáticas em áreas úmidas protegidas:  
tendências temporais e impactos da modificação de *habitat***

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 dos Anjos  
Universidade Estadual de Londrina (Presidente)

Prof. Dr. Igor de Paiva Affonso  
Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Sandra Maria Hartz  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)

Dr.<sup>a</sup> Natália Carneiro Lacerda dos Santos  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 28 de fevereiro de 2018.

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

## AGRADECIMENTOS

Este doutorado não teria acontecido se não fosse a série de pequenos e grandes processos e acasos que me permitiram chegar até aqui. Por isso, agradeço antes de mais nada ao universo, por ter me guiado até esse momento e permitido todas as minhas experiências e processos de crescimento. O que tiver de ser, será.

A meus pais, Cristina e Rui, agradeço pelo apoio da vida inteira, principalmente a todas as minhas decisões que pra eles foram duvidosas. Agradeço por tudo que me ensinaram. Continuo e espero continuar sempre caindo e me levantando, como vejo vocês fazendo até hoje.

A meus avós, Vilma, Euclides, Terezinha e José Raimundo (*in memoriam*), por terem ajudado a me criar da maneira mais amorosa possível, me mostrado carinho sempre, e por me darem colo até hoje.

A minha irmã Lina, por ter compartilhado comigo um caminho de crescimento nem sempre fácil.

Às pessoas maravilhosas que eu encontrei em Maringá, desde o dia que eu cheguei até hoje. Aos que compartilharam comigo o início difícil no mestrado, Camila, Vini, Nati, Lou, Dani, Jean, Herick, Ju e Barbrinha. Às que moraram comigo e foram minha família, Nati, Thais e Silvia. A Mara e Robertson, que me acolheram. Às pessoas lindas que eu achei nesse laboratório de Zooplâncton, que ainda estão ou estiveram aqui, que aceitam minhas loucuras diárias, me fazem rir e riem comigo. Em especial aos que mais fazem parte do meu dia-a-dia, Lou, Diogo, Thais, Ju, Felipe, Bia, Leidi, Tati, João, Vanessa e Claudia.

A Claudinha e ao Prof. Fábio, por terem me dado uma casa no Nupelia, obrigada.

A Lou, minha irmã, mãe e filha, por tudo. A essas outras meninas do meu coração, Nati, Maria Gabi e Maju, pelo desabafo e carinho.

A quem já fez parte do meu caminho, e a quem entrou na minha história há pouco tempo, e que ajudou a me manter sã no final.

Ao Prof. Luiz dos Anjos, pelas oportunidades e por todos os ensinamentos. E ao pessoal do Laboratório de Ornitologia e Bioacústica, pelas discussões e trocas de experiências, principalmente a Gabi e Lari.

A Andy Green e Esther Sebastián-González, por terem me ensinado tanto e me ajudado a confiar em mim mesma.

A Tato e Tião, por terem sido tão maravilhosos, e a todos os que me ajudaram em campo.

A todos os que fazem o PEA e o Nupélia, e que fizeram parte desse caminho, principalmente a Aldenir, Jô, Bete, Salete, João, Norton, Marlize e Cecília.

À CAPES, pelas bolsas durante o mestrado e o doutorado, e pela chance incrível do doutorado sanduíche, que foi essencial para o desenvolvimento desse trabalho. Ao Proex e ao CNPq, pelo apoio e financiamento nas atividades de campo.

Muito obrigada!

“Why worry, there should be laughter after pain  
There should be sunshine after rain  
These things have always been the same  
So why worry now”

Mark Knopfler

## **Diversidade funcional de aves aquáticas em áreas úmidas protegidas: tendências temporais e impactos da modificação de *habitat***

### **RESUMO**

Investigou-se mudanças temporais nas comunidades de aves aquáticas dentro e entre áreas úmidas protegidas. Considerou-se a riqueza de espécies e múltiplos componentes da estrutura funcional das comunidades, e examinou-se se existem regras discerníveis determinando a assembleia das comunidades em escala local e regional, e se essas regras sofrem alterações no tempo. Resultados apontam que as comunidades de aves aquáticas estão sofrendo incremento de espécies através da exploração de novos recursos tróficos. As diferenças na ocupação do espaço funcional entre as comunidades têm decrescido, mostrando que as espécies adicionadas ocupam nichos similares em cada área úmida. Esse processo pode ser possível devido a um aumento na proteção do habitat e disponibilidade de recursos alimentares. Assim, apesar de a qualidade ambiental das áreas úmidas ainda não ter sido completamente restaurada, parece que a proteção local está contribuindo para a recuperação das funções executadas pelas comunidades de aves aquáticas. Avaliou-se a estrutura funcional e valores específicos de atributos funcionais de comunidades de aves aquáticas em áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais em um mesmo complexo alagado. Resultados apontam que os tipos de áreas úmidas não formam um gradiente simples, não havendo uma diminuição nos índices de diversidade funcional do natural para o artificial, com valores intermediários sendo encontrados nos ambientes restaurados. Em vez disso, a direção da diferença varia de acordo com o índice e o tipo de área úmida. No geral, as áreas artificiais sustentam níveis mais baixos de diversidade de atributos funcionais e de dispersão funcional, quando comparadas a áreas naturais e restauradas. Sugere-se que esforços para proteger áreas úmidas naturais e restauradas são mais efetivos para manter a diversidade original de atributos de aves aquáticas que a construção compensatória de ecossistemas artificiais.

**Palavras-chave:** Atributos funcionais. Restauração. Mediterrâneo. Áreas úmidas artificiais. Estrutura funcional.

## **Waterbird functional diversity in protected wetlands: temporal trends and impacts of habitat modification**

### ***ABSTRACT***

We investigated temporal changes in waterbird communities within and between protected wetlands. We considered species richness and multiple components of the communities' functional structure and examined whether there are any discernable rules determining the assembly of communities at local and/or regional scales, and whether these rules change in time. We found that our waterbird communities are gaining species by filling ecological niches that were empty before. At the same time, differences in the trait space between wetlands are decreasing, showing that the gained species occupy similar niches in each wetland. This process may be possible due to an increase in the protection of the habitat and the availability of food resources. Thus, even though the environmental quality of the wetlands has not been fully restored, it seems that site protection is contributing to the recovery of functions performed by local communities of waterbirds. We also evaluated the functional structure and specific trait values of waterbird communities of natural, restored, and artificial wetlands in a same wetland complex. We found that wetland types do not form a simple gradient, so that there is not a decrease in indices from natural to artificial, with intermediate values for restored wetlands. Instead, the direction of difference varies according to the index and wetland type. In general, artificial wetlands support lower levels for most waterbird functional traits, as well as for functional dispersion, compared with natural and/or restored wetlands. We suggest that efforts to protect natural and restored wetlands are more effective to maintain the original diversity of waterbird functional traits than the compensatory construction of artificial ecosystems.

***Keywords:*** Functional traits. Restoration. Mediterranean. Artificial wetlands. Functional structure.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas *Diversity and Distributions* e *Oikos*. Disponíveis em: < [http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1472-4642/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1472-4642/homepage/ForAuthors.html)>  
< <http://www.oikosjournal.org/authors/author-guidelines>>

## SUMÁRIO

1	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	10
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	11
2	<b>TEMPORAL TRENDS IN FUNCTIONAL DIVERSITY AND COMMUNITY ASSEMBLY OF WATERBIRDS IN PROTECTED WETLANDS</b> .....	13
2.1	INTRODUCTION.....	15
2.2	MATERIAL AND METHODS.....	16
2.2.1	Study area.....	16
2.2.2	Bird sampling.....	17
2.2.3	Functional traits.....	18
2.2.4	Alpha diversity.....	19
2.2.5	Beta diversity.....	21
2.2.6	Statistical analyses.....	22
2.3	RESULTS.....	23
2.4	DISCUSSION.....	29
	<b>REFERENCES</b> .....	32
3	<b>ACESSANDO O IMPACTO DA MODIFICAÇÃO DE <i>HABITAT</i> NA DIVERSIDADE DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE AVES AQUÁTICAS</b> .....	37
3.1	INTRODUÇÃO.....	39
3.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	41
3.2.1	Área de estudo.....	41
3.2.2	Amostragens das aves aquáticas.....	42
3.2.3	Atributos funcionais.....	43
3.2.4	Diversidade funcional.....	44
3.2.5	Análises estatísticas.....	46
3.3	RESULTADOS.....	48
3.4	DISCUSSÃO.....	53
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	58
	APÊNDICE A - Tabela 1. Taxa $t$ e valores de $p$ das comparações.....	63
	APÊNDICE B - Tabela 2. Valores estimados e erro padrão.....	64
	APÊNDICE C - Tabela 3. Valores de $p$ das randomizações.....	65
4	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	66

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

No último século, a humanidade alterou os ecossistemas do planeta mais rapidamente e extensivamente do que em qualquer outro período da história (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005a). A degradação dos ecossistemas vem acompanhada da degradação das funções ecossistêmicas, e conseqüentemente dos benefícios que as populações humanas obtêm a partir destas funções, os chamados serviços ecossistêmicos (EHLICH; MOONEY, 1983). Dentre os ecossistemas que mais sustentam serviços ecossistêmicos estão as áreas úmidas. Estas áreas suportam cerca de 40% dos serviços ecossistêmicos globais, apesar de constituírem apenas 1,5% da superfície da Terra (COSTANZA et al., 1997). Dentre estes serviços estão, por exemplo, a regulação climática através do sequestro de carbono, a purificação da água, o controle de enchentes, e a produção de alimento, principalmente relacionada à pesca (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005b). Entretanto, apesar da sua importância, a degradação e perda de áreas úmidas por meio de represamentos, conversão de território, drenagem, poluição, sobre-exploração e introdução de espécies invasoras já atingiu mais de 50% de sua área original (ZEDLER; KERCHER, 2005).

Esforços no sentido de manter a funcionalidade das áreas úmidas e conseqüentemente os seus serviços ecossistêmicos envolvem a proteção e restauração de sistemas degradados e a reconstrução de sistemas destruídos (MILLENNIUM ECOSYSTEMASSESSMENT, 2005b). Entretanto, é sabido que a restauração de áreas úmidas degradadas é difícil e não permite o restabelecimento total das funções ecossistêmicas perdidas (ZEDLER, 2000; MORENO-MATEOS et al., 2012). Nesse sentido, a avaliação da recuperação de ecossistemas aquáticos após a sua proteção ou após esforços de restauração é primordial. Ao mesmo tempo, a análise do funcionamento de ecossistemas recuperados e reconstruídos em comparação com ecossistemas naturais nos traz informações importantes a respeito de se a perda de ambientes naturais pode ser de certa forma compensada pela restauração de ecossistemas degradados e pela construção de novas áreas úmidas.

Medir o funcionamento de um ecossistema é um processo complexo e que envolve recursos muitas vezes não disponíveis. Entretanto, os processos ecossistêmicos que regulam o funcionamento de um ecossistema estão diretamente ligados à diversidade de organismos presentes no ambiente (MACE et al., 2012). Esta diversidade não se refere especificamente às espécies de organismos mas às suas funções dentro do ecossistema. Por isso, medidas da diversidade que ignoram o papel das espécies, como a riqueza taxonômica, necessitam de complemento. Neste contexto são importantes as medidas multivariadas dos atributos

funcionais das comunidades, chamadas de medidas de diversidade funcional (GAGIC et al., 2015). Assim, a diversidade funcional pode ser usada como uma maneira de se estimar o funcionamento do ecossistema sem de fato medi-lo (LUCK et al., 2015).

Nos ecossistemas aquáticos continentais, as aves aquáticas são um grupo importante por fornecerem diversas funções, como ciclagem de nutrientes, dispersão de propágulos de outros organismos e engenharia ecossistêmica (GREEN; ELMBERG, 2014). Além disso, as aves são essenciais para o funcionamento dos ecossistemas aquáticos por serem responsáveis pela regulação das populações de vários grupos de organismos, como peixes (STEINMETZ et al., 2003), invertebrados (HAMILTON et al., 2006) e plantas aquáticas (HIDDING et al., 2010). Dessa forma, como as aves aquáticas têm um papel essencial no funcionamento dos ecossistemas aquáticos, elas podem ser consideradas como importantes indicadoras das funções providas pelas áreas úmidas. Além disso, por serem facilmente monitoradas, representam uma ferramenta ideal para o monitoramento ambiental de áreas úmidas.

Esta tese consiste de dois estudos independentes nos quais avaliamos a diversidade de atributos funcionais de aves aquáticas em dois contextos: ao longo de uma série temporal em ecossistemas aquáticos protegidos; e entre ecossistemas aquáticos naturais, restaurados e construídos em um mesmo complexo de áreas úmidas. Com esses estudos, visamos contribuir com o conhecimento de como a diversidade de atributos funcionais das aves aquáticas varia frente a diferentes situações às quais são submetidos os ecossistemas aquáticos que sustentam e ao mesmo tempo dependem destas comunidades. Neste cenário, as aves aquáticas poderiam ser importantes instrumentos de avaliação de distúrbios de origem antrópica e de recuperação de áreas degradadas.

## REFERÊNCIAS

- COSTANZA, R.; D'ARGE, R.; DE GROOT, R.; FARBER, S.; GRASSO, M.; HANNON, B.; LIMBURG, K.; NAEEM, S.; O'NEILL, R.; PARUELO, J.; RASKIN, R. G.; SUTTON, P.; VAN DEN BELT, M. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, v. 387, p. 253-260, 1997.
- EHRlich, P. R.; MOONEY, H. A. Extinction, substitution, and ecosystem services. **BioScience**, v. 33, p. 248-254, 1983.
- GAGIC, V.; BARTOMEUS, I.; JONSSON, T.; TAYLOR, A.; WINQVIST, C.; FISCHER, C.; SLADE, E. M.; STEFFAN-DEWENTER, I.; EMMERSON, M.; POTTS, S. G.; TSCHARNTKE, T.; WEISSER, W.; BOMMARCO, R. Functional identity and

diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 282, p. 20142620, 2015.

- GREEN, A. J.; ELMBERG, J. Ecosystem services provided by waterbirds. **Biological Reviews**, v. 89, p. 105–122, 2014.
- HAMILTON, D. J.; DIAMOND, A. W.; WELLS, P. G. Shorebirds, snails, and the amphipod *Corophiumvolutator*) in the upper Bay of Fundy: top-down vs. bottom-up factors, and the influence of compensatory interactions on mudflat ecology. **Hydrobiologia**, v. 567, p. 285-306, 2006.
- HIDDING, B.; NOLET, B. A.; DE BOER, T.; DE VRIES, P. P.; KLAASSEN, M. Above- and below-ground vertebrate herbivory may each favour a different subordinate species in an aquatic plant community. **Oecologia**, v. 162, p. 199-208, 2010.
- LUCK, G. W.; HARRINGTON, R.; HARRISON, P. A.; KREMEN, C.; BERRY, P. M.; BUGTER, R.; DAWSON, T. P.; DE BELLO, F.; DÍAZ, S.; FELD, C. K.; HASLETT, J. R.; HERING, D.; KONTOGIANNI, A.; LAVOREL, S.; ROUNSEVELL, M.; SAMWAYS, M. J.; SANDIN, L.; SETTELE, J.; SYKES, M. T.; VAN DEN HOVE, S.; VANDEWALLE, M.; ZOVEL, M. Quantifying the contribution of organisms to the provision of ecosystem services. **BioScience**, v. 59, p. 223-235, 2015.
- MACE, G. M.; NORRIS, K.; FITTER, A. H. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 27, p. 19-26, 2012.
- MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity and Synthesis. World Resources Institute, Washington. 2005a.
- MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT Ecosystems and Human Well-Being: Wetlands and water. World Resources Institute, Washington, 2005b.
- MORENO-MATEOS, D.; POWER, M. E.; COMÍN, F. A.; YOCKTENG, R. Structural and functional loss in restored wetland ecosystems. **Plos One**, v. 10, p. e1001247, 2012.
- STEINMETZ, J.; KOHLER, S. L.; SOLUK, D. A. Birds are overlooked top predators in aquatic food webs. **Ecology**, v. 84, p. 1324-1328, 2003.
- ZEDLER, J. B. Progress in wetland restoration ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 15, p. 402-407, 2000.
- ZEDLER, J. B.; KERCHER, S. Wetland resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. **Annual Review of Environmental Resources**, v. 30, p. 39-74, 2005.

## 2 TEMPORAL TRENDS IN FUNCTIONAL DIVERSITY AND COMMUNITY ASSEMBLY OF WATERBIRDS IN PROTECTED WETLANDS

### **Abstract**

**Aim** We investigated temporal changes in wintering and breeding waterbird communities within and among protected wetlands. We considered species richness and multiple components of the communities' functional structure and examined whether there are any discernable rules determining the assembly of communities at local and/or regional scales, and whether these rules change in time.

**Location** Comunidad Valenciana, South-eastern Spain.

**Methods** We evaluated temporal trends in alpha and beta taxonomic and functional diversity along a 28-year data series of wintering and breeding waterbird communities in 11 protected wetlands. We fitted Generalized Additive Models (GAMs) to our alpha and beta measures to evaluate temporal trends, and compared observed values of these indices with those expected when species abundance was randomly assigned to traits, in order to investigate the processes driving community assembly. We also used GAMs to identify temporal trends in community assembly.

**Results** There was a concomitant increase in mean species richness and functional richness over time, represented by an expansion in the functional space occupied by both wintering and breeding local communities. Nonetheless, wintering birds showed an increase in the dispersion of functional traits through time, while breeding birds showed a decreasing trend in the proportion of extreme trait values in the community. Temporal trends in species and trait beta diversities were negative for both communities, indicating an increase in similarity through time. Observed alpha diversity values were mostly similar to those expected under randomization, suggesting no predominant assembly processes in waterbird communities. Differences between observed and expected values for some alpha indices showed trends in time, but no trends were observed for beta values. Nonetheless, observed wintering beta diversity was higher than random expectations in most of the studied years.

**Main conclusions** Overall, we found that our waterbird communities are gaining species that fill ecological niches which were empty before. This process may be possible due to an increase in the protection of the habitat or the availability of food resources. At the same time, differences in the trait space between wetlands are decreasing, showing that the species gained occupy similar niches in each wetland. Our results suggest that larger-scale community

dynamics may be influencing the number of wintering species present in the Valencian wetlands.

**Keywords:** Alpha diversity, Beta diversity, Breeding, Wintering, Time series.

## 2.1 INTRODUCTION

Quantifying the distribution of species and their abundances in the functional space, the so-called functional structure of a community, can help to identify the ecosystem processes that shape ecological communities (McGill et al., 2006; Naeem et al., 2012). To do so, animal and plant communities can be described using a set of complementary functional diversity indices that identify different components of the ecological processes underlying community structure (Mouillot et al., 2013). As different measures of functional trait distribution in space are related to distinct mechanisms affecting community assembly, combining complementary indices can help to unscramble the mechanisms that shape communities at different spatial and temporal scales (Pavoine & Bonsall, 2010).

As with taxonomic diversity, functional diversity can be measured within (alpha diversity) and between communities (beta diversity). The first component may be measured considering different quantifications of the representativeness of a community in the trait space (Villéger et al., 2008; Laliberté & Legendre, 2010). The second component represents the dissimilarity of functional composition between communities, and may be measured as the difference in functional space occupied by two or more communities (Villéger et al., 2011). Understanding the patterns of alpha and beta functional diversity is important because different functional trait distributions may be a product of different community assembly processes (Petchey et al., 2007; Mendez et al., 2012). Investigating if trait distributions are dependent on species richness may suggest different structuring mechanisms acting on communities (Mouillot et al., 2007). Nonrandom distributions of species' traits can indicate the predominance of processes such as limiting similarity or environmental filtering structuring local assemblages. On one side, competition limits similarity, favoring trait overdispersion (MacArthur & Levins, 1967). On the other, environmental filtering (Zobel, 1997) selects which traits can persist, favoring trait grouping, as species present are likely to share filtered traits. However, communities may also be structured independently of the species traits, according to a neutral process (Hubbell, 2001).

Long-term datasets are an essential resource in biodiversity research and monitoring (Mendez et al., 2010; Bonecker et al., 2013; Monnet et al., 2014). One of the aims of ecological monitoring is to detect changes in the structure and function of ecosystems, and while it does not allow direct inferences about cause-effect relationships, it helps to detect and understand complex dynamic patterns (Magurran et al., 2010). The monitoring of diversity components through time, then, contributes with important information about patterns of diversity and processes that modify the ecosystem. Such changes in diversity have a two-way

relationship with the ecosystem, as biological communities are both products of environmental characteristics and interactions, and drivers of processes that maintain ecosystem functioning (Tilman et al., 1997; Diaz & Cabido, 2007; Suding et al., 2008).

Wetlands are among the most threatened ecosystems on Earth, subjected to high rates of loss and degradation (Davidson, 2014). The protection of wetland areas is thus indispensable for maintaining biological communities and ecosystem services provided by freshwater systems. Waterbirds are among the most important communities in wetlands, sustaining various ecological functions including population control, dispersal of propagules and resulting connectivity between different wetlands, ecosystem engineering, and scavenging (Green & Elmberg, 2014). At the same time, waterbirds are highly mobile organisms that constitute two seasonally different assemblages in temperate wetlands: wintering and breeding. These assemblages, mainly the wintering birds, may depend not only on local wetland conditions, but also on other wetlands that are part of their life cycle (Webster & Marra, 2005). Thus, examining alterations in waterbird community functional structure through time becomes an important step towards better comprehending wetland past and future trends.

We evaluated temporal trends in alpha and beta waterbird taxonomic and functional diversity along a 28-year data series of wintering and breeding communities at a regional scale in 11 protected wetlands in Comunidad Valenciana, South-eastern Spain. Such approach allowed us to (i) investigate temporal changes in wintering and breeding waterbird communities within and among protected wetlands, considering species richness and multiple components of the communities' functional structure and (ii) examine whether there are any discernable rules determining the assembly of communities in alpha and/or beta scales, and whether these rules change in time. Although an evaluation of our time series does not allow direct inferences about cause-effect relationships, we discuss the observed patterns considering potential ecological and anthropogenic drivers underlying the temporal trends.

## 2.2 MATERIAL AND METHODS

### 2.2.1 Study area

The studied wetlands are located in Comunidad Valenciana, South-eastern Spain, and were originally former coastal lagoons in different stages of its natural succession towards terrestrial ecosystems. All sites have undergone a high degree of human disturbance, which has altered the structure of all the animal and plant communities. The Mediterranean coastal wetlands have suffered a high loss of suitable habitat for many animal groups, including

waterbirds, before being effectively protected. Wetlands considered in this study have been protected as Nature Parks at some point in the time series used in this study, or as Important Bird Areas (IBA) for at least 10 years (Figure 1, Table S1). More information on the parks can be found on <http://www.parquesnaturales.gva.es>.



Figure 1. Map of the Valencian Community (SE Spain) with the 11 protected wetlands used in the study.

### 2.2.2 Bird sampling

We used an official data set on annual breeding and wintering waterbird counts for a 28-year period (1990-2017), compiled by the environmental authority of Comunidad Valenciana region, Spain, which provided data on 11 wetlands during the whole study period. Thus, we evaluated a reliable time series, representing areas that have been submitted to human alteration, but which have been protected for at least a decade. Both counting methodology and identity of the observers have remained roughly constant during the study period. We assume that probability of species detection is constant across sites and years, although the accuracy of the counts varies among taxonomic groups.

Winter counts were performed simultaneously at all wetlands each year during two weeks, starting around the second weekend of January, in coordination with the International Waterbird Census (IWC). For further details see <http://www.wetlands.org/AfricanEurasianWaterbirdCensus/tabid/2788/Default.aspx>.

Wintering ducks, coots, or divers (Podicipedidae) were counted from a distance and from fixed sites every year using scopes. Other wintering bird groups such as herons, gulls or

shorebirds were counted along fixed car itineraries with variable detection bandwidths depending on the characteristics of each study site. Wintering marsh harriers were counted around sunset at communal roosts.

Breeding counts were mostly performed by the staff of protected areas almost on a daily basis over the whole breeding season (March-August) to prevent overlooking relevant information due to differences in breeding phenology of each species (e.g. Green et al. 1999). Counts were performed using specific and fixed methodologies for each species. Colonial species (herons, gulls, terns, shorebirds, and flamingo) were counted by visiting breeding colonies and counting individual nests at the peak of their breeding period. Non-colonial species (ducks, coots, and grebes) were detected by conducting surveys by means of motorized boats, counting nests or birds displaying breeding behavior or adults in the company of chicks. Species of difficult detection (rallid species, little bittern) were detected prospecting the study area in detail by means of manually-propelled boats in shallow water areas. Further information on counts are available at <http://www.cma.gva.es/webdoc/documento.ashx?id=164402>. We used data on breeding counts from 27 years, from 1990 to 2016.

### 2.2.3 Functional traits

We measured functional traits of waterbirds with respect to resource use, as resource acquisition and consumption are ways through which birds perform most of their ecological roles (Sekercioglu, 2006; Green & Elmberg, 2014). Thus, we used traits related to variation in the birds' ability to exploit resources. We used 15 functional traits that represent different aspects of this variation. See Table 1 for trait codes and definitions. All traits were sourced from Wilman et al. (2014). Body mass strongly relates to metabolic rate, indicating the amount and size of food required for a given individual (Luck et al., 2012). Percentages of diet composition and stratum use indicate the main items consumed by species, and where they are acquired, and thus are related to functions performed by species such as population control, propagule dispersal, scavenging, nutrient cycling, and ecosystem engineering (Sekercioglu, 2006). Plasticity of diet and strata represent the level of specialization associated with a given species and were calculated as the number of different diet items (from 1 to 7: invertebrates, fish, vertebrates, carcasses, fruits, seeds or plant material) and number of strata used (from 1 to 5: below surface, around surface, ground, understory, mid-high). Higher values for both plasticities indicate less dependence on a particular food item or stratum (Luck, Carter, & Smallbone, 2013). Percentages of diet items and of feeding strata

were assigned weights so that all percentages were put together to represent the trait groups ‘diet items’ and ‘feeding strata’. For this, we calculated for each percentage the weight:  $W_i = 1/N_i$ , where  $N_i$  is the number of traits (seven diet items and five feeding strata) by which the trait group  $i$  was divided (Laliberté & Legendre, 2010). For example, the trait group diet items was comprised of seven traits (each of the items with percentage data), each of them with weight  $1/7$ , so that when combined, they complete the “weight of one” representing diet items.

Table 1. Functional traits compiled for waterbird species. Traits were sourced from Wilman et al. (2014).

Functional trait code	Functional trait definition
Body mass	Body mass in grams
Invertebrates	Percentage of diet composed of invertebrates
Fish	Percentage of diet composed of fish
Vertebrates	Percentage of diet composed of vertebrates
Carcasses	Percentage of diet composed of carrion
Fruits	Percentage of diet composed of fruits
Seeds	Percentage of diet composed of seeds
Plant material	Percentage of diet composed of other plant material
Diet plasticity	Number of items present in diet
Below surface	Percentage of use of water below surface feeding stratum
Around surface	Percentage of use of water around surface feeding stratum
Ground	Percentage of use of ground feeding stratum
Understory	Percentage of use of understory feeding stratum
Mid-high	Percentage of use of mid-high feeding stratum
Strata plasticity	Number of strata used in food acquisition

#### 2.2.4 Alpha Diversity

In order to evaluate changes in diversity through time, we calculated diversity measures for each year and wetland ( $n=11$ ), for wintering and breeding counts. For each wetland in each year, we calculated species richness to represent taxonomic diversity; and functional richness (FRic), functional evenness (FEve), functional divergence (FDiv) (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008), and functional dispersion (FDis, Laliberté & Legendre, 2010) to represent functional diversity. Using different facets to functional diversity provide a complementary perspective, together describing the distribution of species and their respective abundances within functional space (Figure 2). Functional richness (FRic) represents the size of the functional space occupied by a community. Functional evenness (FEve) corresponds to how evenly the abundances of species are distributed in the functional space. Functional divergence (FDiv) is the degree to which the abundance of a community is

distributed towards the extremities of the occupied trait space, measured as the mean distance of all species to the center of gravity of the community. High levels of FDiv then are associated to a high niche differentiation among species, meaning that the most abundant species are very dissimilar and weakly compete (Mouchet *et al.*, 2010). Functional dispersion (FDis) is the dispersion of species in the trait space and represents the mean distance of species to the centroid of the community, weighted by their abundances (Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010). Increases in FDis mean that abundances of species with trait values further away from the centroid increased, indicating higher use of the margins of the functional space. Each component describes an independent aspect of functional diversity, so that the simultaneous analysis of these components gives a more complete quantification of functional diversity.

We calculated the functional space from a PCoA computed from traits of all species from all years, from both wintering and breeding counts. We computed the functional distances between pairs of species using the Gower distance (Gower, 1966). Then, we performed a Principal Coordinates Analysis (PCoA, Gower, 1966) on the functional distance matrix and used the first six PCoA axes to represent new trait values. For the FRic and FDiv calculation, only two PCoA axes were used, as the number of axes cannot be superior to the number of species, and some sites presented low species richness. This reduced space represented 0.25 of the total PCoA variance. From the new trait values and the abundance data of species we estimated the functional diversity indices. Computing the functional space was not possible for 15 samples containing two or fewer species, so they were removed from further analyses. We calculated functional diversity indices with the dbFD function from the FD package (Laliberté & Legendre 2010) within the R environment, version 3.0.1 (Laliberté *et al.* 2014; R Development Core Team, 2017).

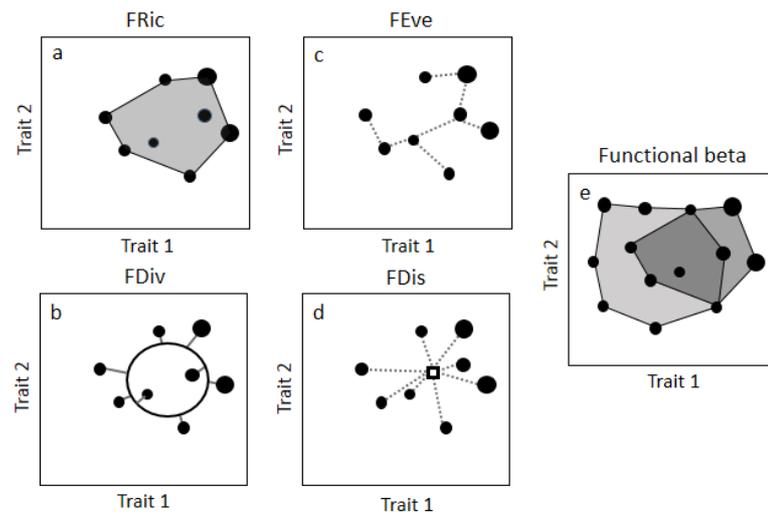


Figure 2. Representation of functional alpha diversity indices and functional beta diversity in the functional space. For simplification, functional space is constructed based on only two traits. Points represent species, and are plotted according to their trait values. Point sizes are proportional to species abundances. (a) Functional richness (FRic) is the amount of functional space filled by the community, calculated as the convex hull volume of the community. (b) Functional divergence (FDiv) is the degree to which the abundance of a community is distributed towards the extremities of the occupied trait space, measured as the mean distance of all species to the center of gravity of the community (black circle). (c) Functional evenness (FEve) represents the regularity of the distribution of species' abundances in functional space, calculated as the minimum spanning tree (dashed line) linking species. (d) Functional dispersion (FDis) is the mean distance of species (weighted by their abundances) to the centroid of the community. (e) Functional dissimilarity (beta diversity) is the amount of functional space not shared between two or more communities, represented by the non-overlapping volume of communities.

### 2.2.5 Beta diversity

Calculation of beta diversity was made for each year (separately for wintering and breeding counts) through multiple-site dissimilarity measures as proposed by Baselga (2010) for taxonomic beta diversity and analogously for functional beta diversity, as proposed by Villéger et al. (2011). For both taxonomic and functional compositions (species abundances are not accounted for in these measures), we calculated multiple-site beta diversity as the Sorensen dissimilarity index, representing total variation between assemblages. As the multiple-site dissimilarity measure can only be calculated for a maximum of 10 sites, we removed one of the wetlands (Clot de Galvany-Balsares, which represented most of the samples with species richness  $< 3$ , preventing functional volume estimation) from these calculations. Functional space calculation was the same as for alpha functional diversity. The volumes of multivariate trait space shared by two wetlands and the volume unique to each wetland were used in the functional beta diversity calculations (Villéger *et al.*, 2011). We

performed beta diversity calculations using the *betapart* package (Baselga et al. 2017), in the R environment (R Development Core Team, 2017).

#### 2.2.6 Statistical analyses

We fitted Generalized Additive Models (GAMs) to all alpha and beta measures to show trends in waterbird communities for Valencian protected wetlands in the last 28 years. GAMs are flexible statistical tools that can be used to explore and obtain non-linear fits to any data structure (Wood, 2006). As we had no *a priori* reasons for describing the shape of the relationship between our response variables and time, GAM was an appropriate tool for our analyses. All response variables (alpha diversity indices and beta diversity values) were transformed as  $\log(x + 1)$  before model construction, except for species richness. We modeled species richness with the negative binomial distribution and other diversity indices with the Gaussian distribution. Adjusted r-squares were calculated as the proportion of explained variance by the models. Explained deviances were calculated as the proportion of the null deviance explained. GAM Models were constructed in the R environment (R Core Team, 2017) using the *mgcv* package (Wood, 2017).

In order to investigate the processes driving the functional diversity patterns, we compared observed values of functional alpha indices and functional beta diversity and expected values generated by null models to test whether our observed functional diversity values were expected according to a stochastic model of trait assembly. A null distribution of both alpha and beta diversity values was generated for each year, keeping the community data constant and randomizing the traits associated with each species by shuffling the names of the species in the traits matrix. This kept the original species richness and abundance (in case of abundance-weighted indices) of each wetland in each year, simply reassigning functional identities to species. We generated wintering and breeding null models separately, as periods represented different species pools. For functional alpha diversity, we produced 999 null distributions for each wetland in each year, recalculating functional indices each time. As for functional beta diversity, which has a longer computation time, we calculated 99 null distributions for each year, recalculating functional beta diversity for the group of wetlands each time.

We compared observed values with randomly generated values in each wetland and year for alpha diversity and in each year for beta diversity (separately for breeding and wintering communities) through standardized effect sizes (SES; Gotelli & Graves, 1976), which were calculated according to:

$$\text{SES} = \frac{\text{observed} - \text{mean (expected)}}{\text{SD (expected)}}$$

SES values larger than zero are greater than expected and those smaller than zero are less than expected. However, only values greater than 1.96 or smaller than -1.96 are significantly greater or less than expected, with  $\alpha = 0.05$ . Departures from the null expectations indicate that functional diversity is non-random, suggesting deterministic community assembly processes. For alpha diversity, higher than expected SES values indicate trait over-dispersion (coexisting species are functionally complementary), while lower than expected SES values indicate trait convergence (coexisting species are functionally redundant). For beta diversity, departures from the null expectations suggest that there is higher/lower difference in trait composition between communities than would be expected given the difference in species composition. Finally, we fitted GAMs to all alpha and beta SES values to show trends in waterbird communities assembly for Valencian protected wetlands in the last 28 years. All SES values were log transformed before model construction and then modeled with the Gaussian distribution.

### 2.3 RESULTS

Changes in species richness (SR) and functional richness (FRic) along the 28 years monitored were significant for both wintering and breeding communities (Figure 3a-d, Table 2). General additive modeling (GAM) smoothing terms indicate that SR and FRic increased linearly for breeding communities (Figure 3b, d), and stabilized in the last decade for wintering communities (Figure 3a, c). As SR and FRic, functional dispersion (FDis) showed the same positive significant trend for wintering communities (Figure 3i, Table 2), stabilizing in the last decade. On the other hand, for breeding communities, functional divergence (FDiv) showed a linear decreasing significant trend in time (Figure 3h, Table 2). Other indices showed no significant trends. In general (considering all years), SR and FRic absolute values were higher in wintering than in breeding communities (Figure 3a-d), and FEve absolute values were lower in wintering than in breeding communities (Figure 3e, f).

Table 2. General Additive Modeling of alpha diversity through monitoring time for wintering and breeding waterbird communities in Valencian wetlands. Significant p-values are shown in bold.

	Estimated degrees of freedom	Test statistics	p-value	Adj. R- square	Explained deviance
Breeding SR	1.001	45.33 (chi-sq)	<b>&lt;0.001</b>	0.135	13%
Breeding FRic	1	35.57 (F)	<b>&lt;0.001</b>	0.106	10.9%
Breeding FEve	4.544	1.224 (F)	0.257	0.017	3.22%
Breeding FDiv	1	10.74 (F)	<b>0.0012</b>	0.032	3.57%
Breeding FDis	1.9	0.964 (F)	0.468	0.004	1.04%
Wintering SR	2.377	18.84 (chi-sq)	<b>&lt;0.001</b>	0.054	5.82%
Wintering FRic	2.206	16.91 (F)	<b>&lt;0.001</b>	0.133	13.9%
Wintering FEve	4.587	1.125 (F)	0.332	0.014	2.94%
Wintering FDiv	1	0.346 (F)	0.557	-0.002	0.12%
Wintering FDis	2.65	10.79 (F)	<b>&lt;0.001</b>	0.102	11%

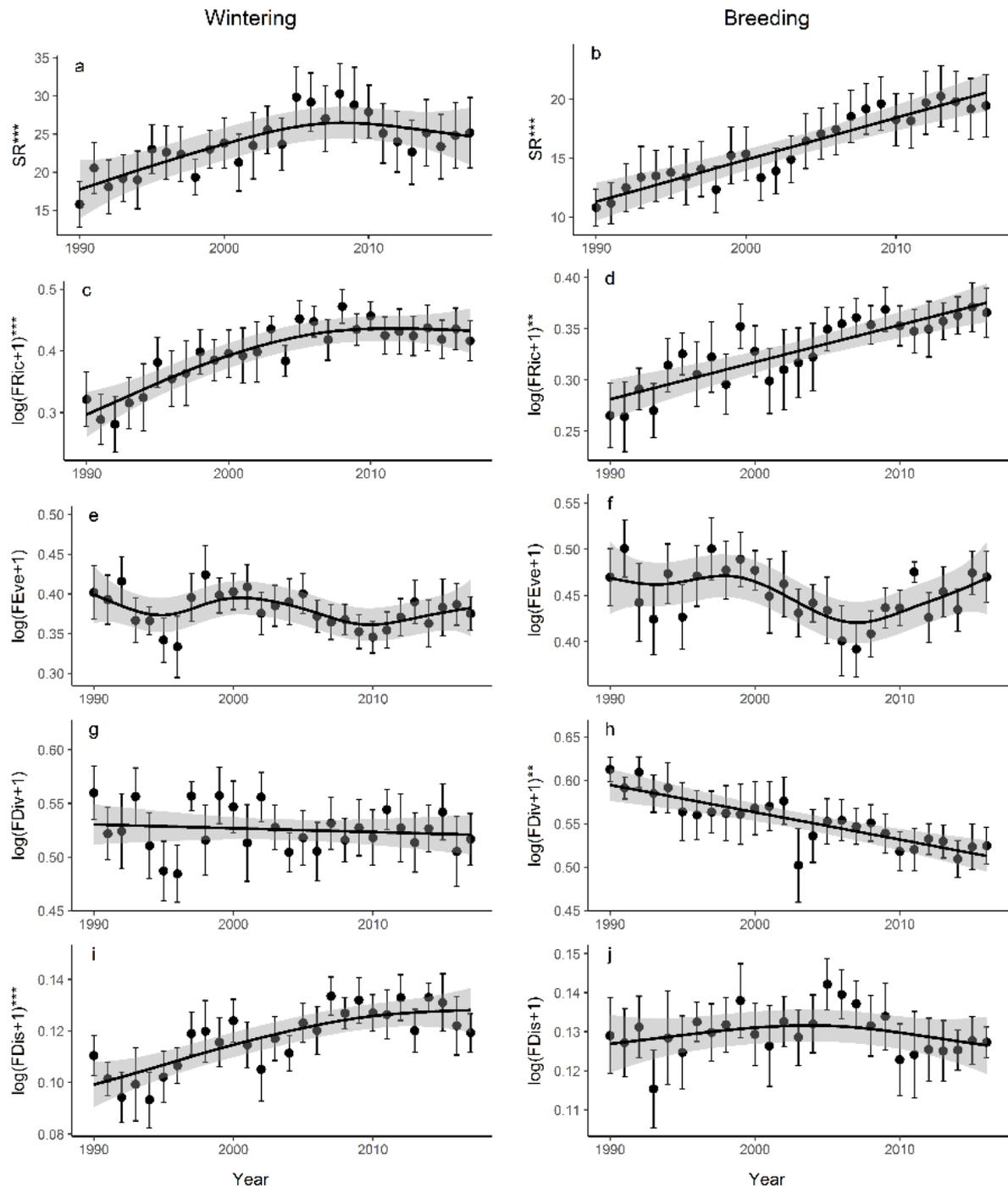


Figure 3. Temporal trend of (a) wintering birds species richness, (b) breeding birds species richness, (c) wintering birds functional richness, (d) breeding birds functional richness, (e) wintering birds functional evenness, (f) breeding birds functional evenness, (g) wintering birds functional divergence, (h) breeding birds functional divergence, (i) wintering birds functional dispersion, (j) breeding birds functional dispersion in Valencian wetlands. Mean values and standard errors were calculated for each year. General Additive Modeling smoothing terms are represented in each case. \*\* $p < 0.01$  \*\*\* $p < 0.001$

Temporal changes in taxonomic and functional beta diversity along the monitored years were also significant, and overall negative, for wintering and breeding communities of Valencian waterbirds (Figure 4, Table 3). However, variation through time was higher for functional than for taxonomic beta diversity for both wintering and breeding communities. GAM smoothing terms indicate that wintering birds' taxonomic and functional beta diversities showed similar trends, decreasing in the first years and then stabilizing or increasing slightly in the last years (Figure 4a, c). Breeding birds taxonomic beta diversity showed small variation in the first decade, then decreasing until 2016 (Figure 4b), while breeding birds functional beta diversity decreased linearly (Figure 4d). In general (considering all years), beta diversity absolute values were similar between wintering and breeding bird communities (Figure 4).

Table 3. General Additive Modeling of beta diversity through monitoring time for wintering and breeding waterbird communities in Valencian wetlands. Significant p-values are shown in bold.

	Estimated degrees of freedom	Test statistics	p-value	Adj. R-square	Explained deviance
Wintering taxonomic beta	2.324	6.227 (F)	<b>0.0036</b>	0.381	43.4%
Wintering functional beta	4.789	5.856 (F)	<b>&lt;0.001</b>	0.894	91.3%
Breeding taxonomic beta	4.742	18.19 (F)	<b>&lt;0.001</b>	0.8	83.6%
Breeding functional beta	1	19.64 (F)	<b>&lt;0.001</b>	0.418	44%

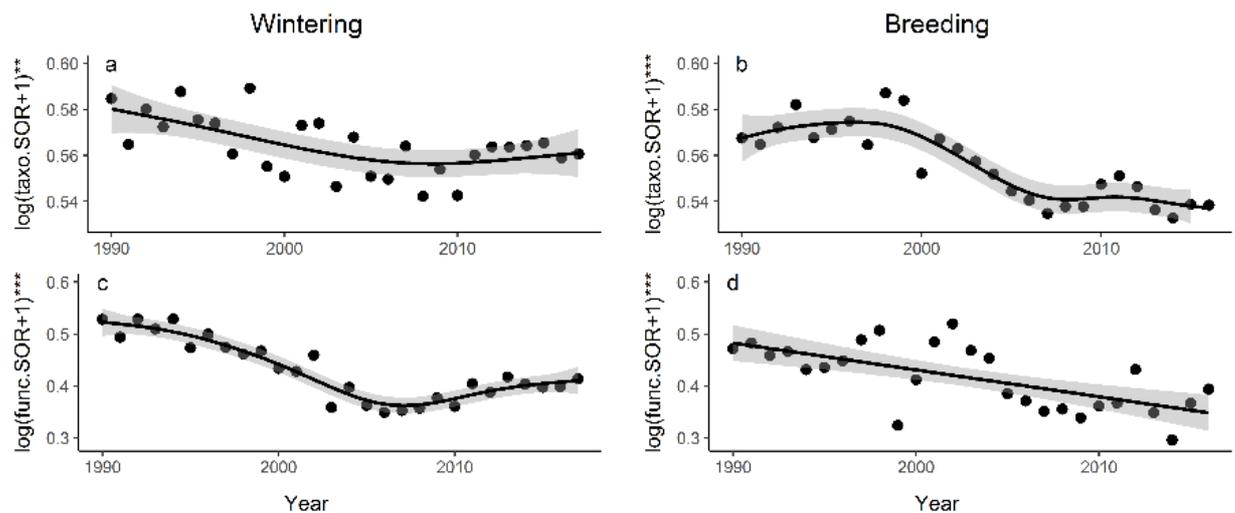


Figure 4. Temporal trends of (a) wintering birds taxonomic beta diversity, (b) breeding birds taxonomic beta diversity, (c) wintering birds functional beta diversity, and (d) breeding birds functional beta diversity in Valencian wetlands. General Additive Modeling smoothing terms are represented in each case. \*\*p<0.01 \*\*\*p<0.001

Standardized effect sizes representing differences between observed and expected alpha functional diversity were rarely statistically significant (Figure 5). In different years and in very few wetlands communities showed significant differences from the expected, which occurred for all functional diversity indices, and with observed values both below and above the expected, without a clear pattern. Nonetheless, GAM revealed significant trends in time in SES values for some indices (Table 4, Figure 5). In wintering communities, FRic SES showed a significant smoothing term, but with too much variation through time, thus without a clear increasing or decreasing trend. In turn, for these communities, FDis SES showed a significant linear increase through time, suggesting a growing functional differentiation among coexisting species. On the other hand, for breeding communities, FRic and FDiv SES values showed significant decreasing trends in time, suggesting a reduction in functional differentiation, while FEve SES showed a significant smoothing term, but without clear increase or decrease. Observed beta functional diversity values were mostly and significantly above the expected for wintering bird communities through all the monitored years (Figure 6a), but showed no significant difference from expected values for breeding bird communities (Figure 6b). Beta SES values showed no trends in time according to GAM (Table 5, Figure 6).

Table 4. General Additive Modeling of alpha diversity SES values through monitoring time for wintering and breeding waterbird communities in Valencian wetlands. Significant p-values are shown in bold.

	Estimated degrees of freedom	Test statistics	p-value	Adj. R- square	Explained deviance
Wintering FRic SES	5.053	2.126 (F)	<b>0.0457</b>	0.035	5.15%
Wintering FEve SES	1	2.47 (F)	0.117	0.005	0.81%
Wintering FDiv SES	1	2.47 (F)	0.117	0.005	0.81%
Wintering FDis SES	1	11.13 (F)	<b>&lt;0.001</b>	0.032	3.54%
Breeding FRic SES	1.369	5.484 (F)	<b>0.0055</b>	0.032	3.65%
Breeding FEve SES	5.956	3.69 (F)	<b>&lt;0.001</b>	0.077	9.63%
Breeding FDiv SES	1	10.14 (F)	<b>0.0016</b>	0.030	3.38%
Breeding FDis SES	2.133	2.636 (F)	0.0706	0.021	2.81%

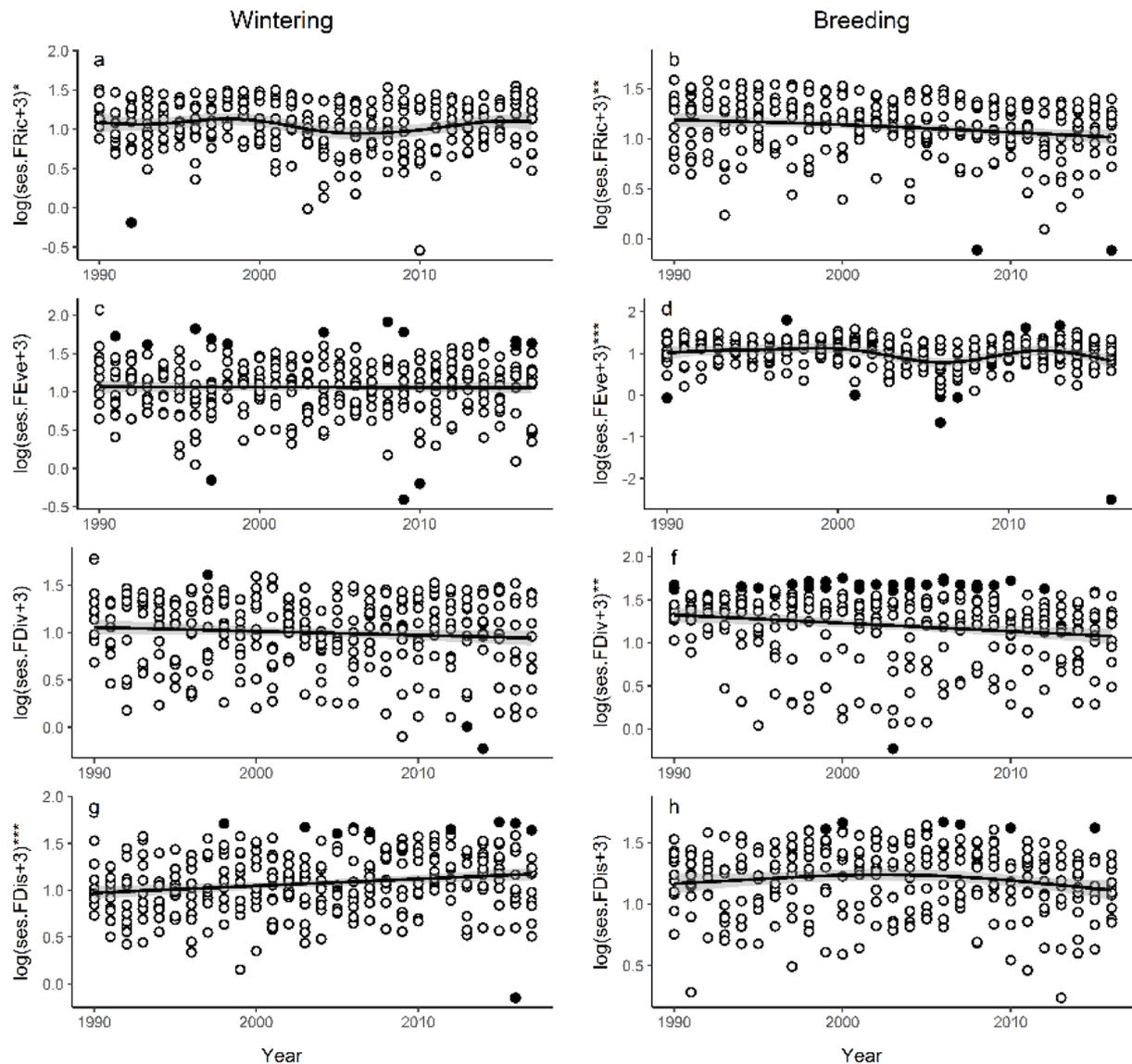


Figure 5. Standardized effect sizes for differences between observed and expected values in each community for (a) wintering birds functional richness, (b) breeding birds functional richness, (c) wintering birds functional evenness, (d) breeding birds functional evenness, (e) wintering birds functional divergence, (f) breeding birds functional divergence, (g) wintering birds functional dispersion, (h) breeding birds functional dispersion. Filled circles represent significant differences from the expected. General Additive Modeling smoothing terms are represented in each case. \* $p < 0.05$  \*\* $p < 0.01$  \*\*\* $p < 0.001$

Table 5. General Additive Modeling of beta diversity standardized effect size values over the study period for wintering and breeding waterbird communities in Valencian wetlands.

	Estimated degrees of freedom	Test statistics	p-value	Adj. R- square	Explained deviance
Wintering functional beta SES	1.302	0.411 (F)	0.713	-0.014	3.53%
Breeding functional beta SES	2.996	1.948 (F)	0.164	0.175	27%

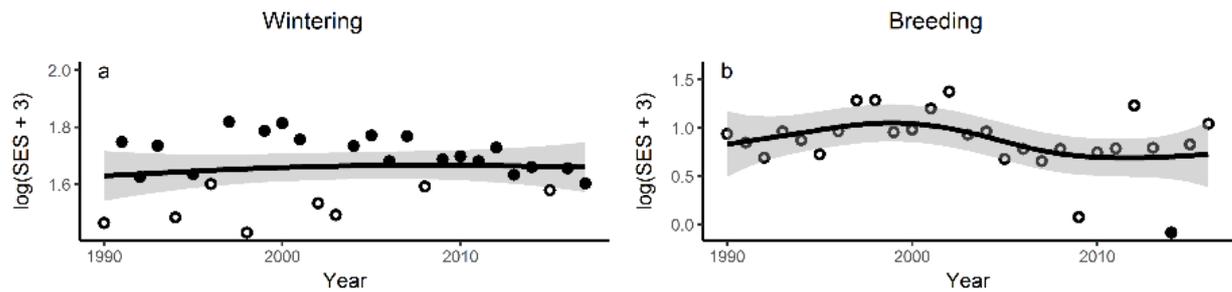


Figure 6. Standardized effect sizes for differences between observed and expected values for beta functional diversity in (a) wintering bird communities and (b) breeding bird communities. Filled circles represent significant differences from the expected. General Additive Modeling smoothing terms are represented in each case.

## 2.4 DISCUSSION

We show that an increase in mean species richness (SR) has occurred concomitantly with an increase in functional richness (FRic), represented by an expansion in the functional space occupied by both wintering and breeding local communities. This correlation between species and functional richness is expected given that the chance of increase in the space occupied by a community increases together with the number of species in it (Mason et al., 2013). Besides, it is also showing that the ecological traits (i.e. foraging strata and diet composition) characterizing the species gained by the community were not present before, suggesting that the new species may be exploiting new trophic resources and thus increasing the functions provided by the community. The structure of the functional space occupied by the animal communities can be modified in different ways. Understanding the changes that occur in the different components of the functional structure is then essential to make appropriate inferences (Boersma et al., 2016). In this study, we evaluate the temporal changes in alpha and beta functional diversity in waterbird communities and if any community assembly rules can be revealed by functional diversity patterns. Previous studies in this same area and with the same waterbird communities showed increases in the populations of most species (Martínez-Abraín et al., 2016) and also species expansion in the area, increasing biotic homogenization through time (Pagel et al., 2014).

Despite increases in species and traits richness, functional structure revealed different trends in time for the wintering and breeding waterbird communities. Wintering birds showed an increase in functional dispersion (FDis) through time similar to the increase in SR and FRic. Both FDis and FRic estimate the spreading of species in the trait space defined by trophic resources and foraging strategies. However, FRic is very sensitive to outliers and does not integrate information on relative abundances (Laliberté & Legendre, 2010). Thus, the

similar trends found for FRic and FDis indicate that the feeding modes and diet of the new species responsible for the increase in FRic are not outliers in the functional space. An increase in FDis reflects an increase in the mean deviance of species to the center of the functional space occupied by the community (Mouillot et al., 2013). This indicates that not only the wintering communities occupy a larger functional space, as pointed by FRic, but also that species consistently occupy the margins of this space.

On the other hand, breeding birds showed a decreasing trend in functional divergence (FDiv). FDiv measures the degree to which the abundance of a community is distributed towards the extremities of the occupied trait space (Mason et al., 2013). Thus, the decrease in FDiv for the breeding communities reflects a decrease in the proportion of total abundance that is represented by species that have more extreme traits. Lower levels of FDiv are associated to a low degree of niche differentiation among individuals within communities: the most abundant species are very similar and have greater chances of competing (Mouchet et al., 2010). In conclusion, breeding communities have increased their occupation of the functional space, as showed by FRic, but showed a decrease in time in the proportion of individuals with extreme trait values. This means that breeding species that were added to the communities through time have different foraging modes and diets (i.e. extreme trait values), but low abundances.

Temporal trends in species and traits beta diversities were negative for wintering and breeding waterbird communities, indicating an increase in similarity in the Valencian waterbird communities (as previously reported for species by Martínez-Abraín et al. 2016). There was a simultaneous increase in local species and traits richness and decrease in species and traits dissimilarity, suggesting that some of the same species and traits have been added to the different wetlands. Moreover, increases in species and traits richness were similar, but the decrease in functional beta diversity was larger than in taxonomic beta diversity, indicating that even though different species were added to the communities, these species shared much of the same functional space. The decreasing trend in beta diversity for the wintering communities reversed in the last decade, just as the increase in alpha diversity stagnated. It is unclear what may have caused this change in the trend. Multiple factors influence species abundance and distribution, and it can be difficult to make the distinction between natural and anthropogenic changes (Magurran et al., 2010). At the same time, linking diversity increases in alpha only to local events can be an oversimplification, especially in the case of waterbirds, which are very mobile and depend on surrounding areas to establish or, in the case of migratory species, also depend on other areas. Overall, the decrease in beta diversity through

time may represent a decrease in the influence of local processes and an increase in the influence of regional processes in the composition of the communities (Bonecker et al., 2013).

Observed alpha diversity values were mostly according to the expected, suggesting no predominant assembly processes in waterbird communities in general. These results are not necessarily an indicator of neutral processes structuring the communities, as both functional attraction and repulsion can act at the same time in the communities due to opposing factors (Helmus et al., 2007; Mouchet et al., 2010; Bidwell et al. 2014). Random alpha functional diversity values have also been found in waterbird assemblages elsewhere (Mendez et al., 2012; Almeida et al., 2016), and may be a product of other stochastic processes such as random birth, death, and dispersal events masking trait-dependent community assembly processes (Caswell 1976; Sale 1977; Hubbell 2001). The detection of trait-based assembly processes is also dependent on the pool of traits and functional diversity indices used. We have used most of the available functional traits for these waterbird species, and indices representing the most important complementary facets of functional diversity, so that we have conducted a reliable investigation on trait-dependent community assembly processes. Although showing no significant departure from the expected, SES values for some indices have shown trends in time for wintering and breeding communities. Trends in SES values for the indices that are independent of SR by construction followed the same trends found for these indices' observed values. This was the case for wintering communities' FDis, which increased in departure from expectation with time, and breeding communities' FDiv, which decreased in departure from expectation with time. Interestingly, for breeding communities, also the difference between observed and expected FRic became more negative through time. This suggests that, although observed FRic increased, the levels of environmental filtering may have become stronger and/or levels of niche partitioning became weaker through time.

Observed functional beta diversity values showed no trends in time for either wintering or breeding communities. Nonetheless, wintering beta SES values were higher than random expectations in most of the studied years, indicating that trait dissimilarity between wetlands is higher than would be expected according to species dissimilarity. Such distinct patterns between wintering and breeding SES values may reflect either the existing differences between both waterbird communities, or changes in the differences between wetlands that occur from winter to summer. For instance, breeding bird counts include only reproducing species, meaning that other species that are present in the wetland but are not breeding are not taken into account. However, all the species present in the wetland are included in the wintering communities. Moreover, differences related to a more unpredictable

variation in flooding levels among wetlands may occur during winter (e.g. Meléndez-Pastor et al. 2010). As water levels increase, some of the wetlands lose their shallow areas, impeding the occurrence of species that are dependent on these areas, but which do occur in other wetlands. Human use and recovering efforts in all wetlands are alike, so that differences in human disturbance are not likely to cause this pattern.

Overall, we found that our waterbird communities are gaining species that explore resources in different ways. At the same time, differences in the trait space among wetlands are decreasing, showing that the gained species occupy similar niches in each wetland. This process may be possible due to an increase in habitat protection and availability of food resources. More resources may compensate the increase in the competition between species with similar diets and/or foraging strategies. Even though the environmental quality of these wetlands has not been fully restored (e.g. eutrophication is a widespread problem in Spanish protected wetlands (Green et al., 2017), as is invasion by alien fish and crayfish (Maceda-Veiga et al., 2017)) it seems that site protection is contributing to the recovery of waterbird trait diversity for local communities (Pagel et al., 2014). Other factors such as reintroduction programs and regional temperature increase are also probably affecting the increase in richness, and consequent changes in functional structure and dissimilarity (Pagel et al., 2014). Certainly, information on environmental variables variation would have allowed a better investigation of factors that lead to waterbird community changes. As we have no data on limnological parameters for our wetlands, we can only make indirect inferences on the link between the improvement of wetland quality and the changes in waterbird communities. Finally, as already pointed out by Martínez-Abraín et al. (2016), local tendencies may be more influenced by broader geographical trends for wintering birds, while breeding species seemed to be more dependent on local wetland situation. This is according to the idea that migrating species depend on other areas (Webster & Marra, 2005), which suggests that alterations in other wetlands may be influencing the number of wintering species present in the Valencian wetlands.

## REFERENCES

- Almeida, B. A., Gimenes, M. R., & Anjos, L. (2017) Wading Bird functional diversity in a floodplain: Influence of habitat type and hydrological cycle. *Austral Ecology*, 42, 84-93.
- Baselga, A., Orme, D., Villegger, S., De Bortoli, J., & Leprieur, F. (2017). betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>.

- Baselga A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.
- Bidwell, M. T., Green, A. J., & Clark, R. G. (2014) Random placement models predict species-area relationships in duck communities despite species aggregation. *Oikos*, 123, 1499-1508.
- Boersma, K. S., Dee, L. E., Miller, S. J., Bogan, M. T., Lytle, D. A., & Gitelman, A. I. (2016) Linking multidimensional functional diversity to quantitative methods: a graphical hypothesis-evaluation framework. *Ecology*, 97, 583-593.
- Bonecker, C. C., Simões, N. R., Minte-Vera, C. V., Lansac-Tôha, F. A., Velho, L. F. M., Agostinho, A. A. (2013) Temporal changes in zooplankton species diversity in response to environmental changes in an aluvial valley. *Limnologica*, 43, 114-121.
- Caswell, H. (1976) Community Structure: A Neutral Model Analysis. *Ecological Monographs*, 46, 327-354.
- Davidson, N. C. (2014) How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research*, 65, 934-941.
- Diaz, S. & Cabido, M. (2007) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 646-655.
- Gotelli N.J. & Graves G. (1976) *Neutral models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Gower J.C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53, 325–338.
- Green, A. J., Alcorlo, P., Peeters, E. T. H. M., Morris, E. P., Espinar, J. L., Bravo-Utrera, M. A., Bustamante, J., Diaz-Delgado, R., Koelmans, A. A., Mateo, R., Mooij, W. M., Rodriguez-Rodriguez, M., van Nes, E. H., & Scheffer, M. (2017) Creating a safe operating space for wetlands in a changing climate. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15, 99-107.
- Green, A. J., & Elmberg, J. (2014). Ecosystem services provided by waterbirds. *Biological Reviews*, 89, 105–122.
- Green, A. J., Navarro, J. D., Dolz, J. C., & Aragonese, J. (1999) Timing of brood emergence in a duck community in Mediterranean Spain. *Bird Study*, 46, 116-118.
- Helmus, M. R., Savage, K., Diebel, M. W., Maxted, J. T., & Ives, A. R. (2007) Separating the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology Letters*, 10, 917-925.
- Hubbell, S. P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32), Vol. 32. Princeton University Press, Oxfordshire, UK.

- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. (2014). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12. Available from URL: <http://CRAN.R-project.org/package=FD>
- Luck, G. W., Carter, A., & Smallbone, L. (2013). Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. *PLoS ONE*, 8, e63671.
- Luck, G. W., Lavorel, S., McIntyre, S., & Lumb, K. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *The Journal of Animal Ecology*, 81, 1065–1076.
- Maceda-Veiga, A., Lopez, R., & Green, A. J. (2017) Dramatic impact of alien carp *Cyprinus carpio* on globally threatened diving ducks and other waterbirds in Mediterranean shallow lakes. *Biological Conservation*, 212, 74-85.
- Magurran, A. E., Baillie, S.R., Buckland, S.T., Dick, J.M.P., Elston, D.A., Scott, E.M., Smith, R.I., Somerfield, P.J., & Watt, A.D. (2010) Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Tree*, 25, 574–582.
- Martínez-Abraín, A., Jiménez, J., Gómez, J. A., & Oro, D. (2016) Differential waterbird population dynamics after long-term protection: the influence of diet and habitat type. *Ardeola*, 63, 79-101.
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–18.
- 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.
- Meléndez-Pastor, I., Navarro-Pedreño, J., Koch, M., Gómez, I., Hernández, E. I. (2010) Land-Cover phenologies and their relation to climatic variables in an anthropogenically impacted Mediterranean coastal area. *Remote Sensing* 2, 697-716.
- Mendez, V., Gill, J. A., Burton, N. H. K., Austin, G. E., Petchey, O. L., & Davies, R. G. (2012) Functional diversity across space and time: trends in wader communities on British estuaries. *Diversity and Distributions*, 18, 356-365.

- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity and Synthesis*. World Resources Institute, Washington.
- Monnet, A. C., Jiguet, F., Meynard, C. N., Mouillot, D., Mouquet, N., Thuiller, W. & Devictor, V. (2014) Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 780-788.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867-876.
- Mouillot, D., Dumay, O., & Tomasini, J. A. (2007) Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 71, 443–456.
- 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 and Evolution*, 28, 167-177.
- Naeem, S., Duffy, J. E., & Zavaleta, E. (2012) The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science*, 336, 1401-1406.
- Pagel, J., Martínez-Abraín, A., Gómez, J. A., Jiménez, J. & Oro, D. (2014) A long-term macroecological analysis of the recovery of a waterbird metacommunity after site protection. *Plos One*, 9, e105202.
- Pavoine, S., & Bonsall, M. B. (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, 86, 792-812.
- Petchey, O. L., Evans, K. L., Fishburn, I. S., & Gaston, K. J. (2007) Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76, 977-985.
- R Core Team (2017). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Sale, P. F. (1977) Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *The American Naturalist*, 111, 337-359.
- Sekercioglu, C. H. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 464–471.
- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin III, F. S., Cornelissen, J. H. C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D. U., Jackson, S. T., & Navas, M. (2008) Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14, 1125-1140.

- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes, *277*, 1300-1302.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, *89*, 2290–2301.
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P.M. & Mouillot, D. (2011) The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters*, *14*, 561–568.
- Webster, M. S., & Marra, P. P. (2005) The importance of understanding migratory connectivity and seasonal interactions. Pages 199-209 in R. Greenberg and P. P. Marra, editors. *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M. M., & Jetz, W. (2014). EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, *95*, 2027-2027.
- Wood, S. N. (2006). *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Chapman & Hall/CRC. Boca Raton.
- Wood, S. N. (2017). *Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness Estimation*. R package version 1.8-12. Available from URL: <http://CRAN.R-project.org/package=mgcv>

### **3 ACESSANDO O IMPACTO DA MODIFICAÇÃO DE *HABITAT* NA DIVERSIDADE DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE AVES AQUÁTICAS**

#### **RESUMO**

A restauração de áreas degradadas e a criação de ecossistemas artificiais têm sido usadas para compensar pela perda de áreas úmidas naturais. Entretanto, o sucesso dessas áreas úmidas em termos de sua capacidade de sustentar serviços ecológicos não é bem conhecida, o que traz a necessidade de estudos que melhorem a nossa compreensão do valor das áreas úmidas restauradas e artificiais para o funcionamento dos ecossistemas. Com esse objetivo, foram avaliados a estrutura funcional e valores de atributos específicos da comunidade de aves aquáticas de áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais no Parque Nacional de Doñana, sul da Espanha. Para uma melhor compreensão da estrutura funcional das comunidades, foram usadas diferentes medidas da diversidade de atributos funcionais como índices complementares e investigadas mudanças na composição funcional entre os tipos de áreas úmidas. Foram usados dados de contagens das comunidades reprodutoras e invernantes entre 2006 e 2011 em 20 áreas úmidas, entre naturais, restauradas e artificiais, e usados GLMMs e testes post-hoc para comparar os índices de diversidade funcional entre os tipos. Os resultados revelaram que tanto a estrutura quanto a composição funcional diferem entre áreas naturais, restauradas e artificiais, com a direção e a magnitude das mudanças dependendo do índice e tipo de ambiente. No geral, os tipos de áreas úmidas não são equivalentes e, mais importante, as áreas restauradas são mais similares às áreas naturais que os sistemas artificiais. Essa variação nas funções executadas pelas aves aquáticas entre áreas naturais, restauradas e artificiais pode implicar em processos ecossistêmicos alterados, que podem levar a diferenças no funcionamento dos diferentes tipos de áreas úmidas. Assim, nossos resultados indicam que esforços para proteger áreas úmidas naturais e restauradas têm maior probabilidade de serem efetivos para manter a diversidade de atributos de aves aquáticas original do que compensar a perda de áreas úmidas com a criação de ecossistemas artificiais.

**Palavras-chave:** Diversidade funcional, Restauração de ecossistemas, Ecossistemas artificiais, Reprodutoras, Invernantes.

## **ASSESSING THE IMPACT OF HABITAT MODIFICATION ON THE DIVERSITY OF WATERBIRD FUNCTIONAL TRAITS**

### **ABSTRACT**

The restoration of degraded areas and the creation of artificial ecosystems have been used to compensate for the loss of natural wetlands. However, the success of these wetlands in terms of the capacity of supporting ecosystem services is not well known, which calls for research that will improve our understanding of the value of restored and constructed wetlands to ecosystem functioning. With this aim, we evaluate the functional structure and specific trait values of waterbird communities of natural, restored, and artificial wetlands in Doñana Natural Space, southern Spain. For a better comprehension of the functional structure of the communities, we use different measures of functional trait diversity as complementary indices and investigate changes in functional composition between wetland types. We used data of breeding and wintering surveys between 2006 and 2011 in 20 wetlands between natural, restored and artificial and used GLMMs and post-hoc tests to compare functional diversity indices between wetland types. Our results reveal that both functional structure and composition differ between natural, restored and artificial wetlands, with the direction and extent of differences varying according to index and wetland type. In general, wetland types are not equivalent, and more importantly, restored wetlands are more similar to natural wetlands than constructed systems. Such variation in functions performed by waterbirds between natural, restored, and artificial wetlands may imply altered ecosystem processes that lead to differences in ecosystem functioning between wetland types. Thus, our results indicate that efforts to protect natural and restored wetlands are more likely to be effective to maintain the original diversity of waterbird functional traits than compensating wetland loss with the creation of artificial ecosystems.

**Keywords:** Functional diversity, Ecosystem restoration, Artificial ecosystems, Breeding, Wintering.

### 3.1 INTRODUÇÃO

A perda de ecossistemas naturais por impactos antropogênicos alcançou proporções extremas, causando declínios severos na biodiversidade e nos serviços ecossistêmicos associados a ela (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Por exemplo, as áreas úmidas perderam cerca de 43% da sua área entre 1997 e 2011, atualmente ocupando apenas 0,9% da superfície da Terra (Costanza et al. 2014). As áreas úmidas provêm vários serviços ecossistêmicos como estocagem de carbono, purificação da água, conservação da biodiversidade, produção de alimento, fixação de nutrientes, e prevenção de enchentes (Zedler & Kercher 2005). A manutenção desses serviços depende de processos físicos, químicos e biológicos sustentados por grupos variados de organismos que são parte dos ecossistemas de água doce (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Entretanto, esses processos estão sendo perdidos através de drenagem extensiva, degradação e fragmentação de áreas úmidas naturais (Dudgeon et al. 2006, Green et al. 2017).

A restauração de áreas degradadas e a criação de ecossistemas artificiais têm sido usadas como forma de compensar a perda de sistemas naturais tanto para ecossistemas terrestres quanto aquáticos, incluindo áreas úmidas (Race & Fonseca 1996, Sudding 2011). Entretanto, o sucesso da construção de áreas úmidas em termos da capacidade dessas áreas de sustentar serviços ecossistêmicos não é bem conhecida (Zedler 2000). De fato, práticas de restauração são frequentemente ineficazes em recuperar os níveis originais de funções ecossistêmicas em áreas úmidas (Moreno-Mateos et al. 2012). Ainda assim, áreas úmidas restauradas e artificiais têm se tornado cada vez mais comuns, com principalmente sistemas artificiais ocupando áreas extensivas (Perennou et al. 2012, Pekel et al. 2016). Devido à perda contínua de áreas úmidas naturais e ao aumento de áreas ocupadas por sistemas restaurados e artificiais, investigar se os serviços ecossistêmicos das áreas úmidas naturais são sustentados por esses sistemas é de enorme importância.

Como processos ecossistêmicos dependem de seus componentes biológicos, uma maneira de abordar o funcionamento de um ecossistema é através da diversidade funcional dos grupos de organismos que são parte dele. De fato, abordagens baseadas nos atributos das espécies são a melhor opção para aumentar a compreensão das funções ecossistêmicas quando a medição direta das funções não é possível (Gagic et al. 2015). Fazer uso da abordagem de diversidade funcional permite ao mesmo tempo a compreensão de quais atributos funcionais de uma comunidade são mantidos em áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais, e de como a estrutura funcional dessas comunidades varia entre tipos de áreas úmidas. Compreender a variação da diversidade funcional é importante se desejamos manter as

funções executadas pelas comunidades, e conseqüentemente as funções do próprio ecossistema (Tilman et al. 1997, Diaz & Cabido 2001).

As aves aquáticas constituem uma importante comunidade das áreas úmidas, sustentando várias funções ecológicas como ciclagem de nutrientes, dispersão de propágulos, engenharia ecossistêmica e consumo de detritos (Green & Elmberg 2014). Manter as funções executadas pelas aves aquáticas é essencial para sustentar o funcionamento dos ecossistemas, já que as aves são responsáveis também pela regulação das populações de diversos outros organismos como peixes (Gawlik 2002, Steinmetz et al. 2003), invertebrados (Hamilton et al. 2006, Rodriguez-Perez & Green 2012) e plantas aquáticas (Hidding et al. 2010). Assim, como as aves desempenham papéis essenciais no funcionamento dos ecossistemas aquáticos, elas podem ser consideradas importantes indicadoras das funções providas pelas áreas úmidas. Além disso, as comunidades de aves aquáticas também representam uma ferramenta útil na investigação da diversidade funcional, uma vez que o seu monitoramento é fácil e a contagem de aves representa a única forma de monitoramento ambiental a longo prazo para muitas áreas úmidas (Kleijn et al. 2014).

Considerando a necessidade urgente de aumentar a compreensão do valor das áreas úmidas restauradas e construídas para o funcionamento do ecossistema, existe ainda uma escassez de estudos que façam comparações sistemáticas entre a diversidade funcional de comunidades entre áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais. Aqui, avaliamos a estrutura funcional e valores de atributos específicos das comunidades de aves aquáticas entre áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais no Parque Nacional de Doñana, sul da Espanha. Doñana é uma das áreas mais importantes para aves aquáticas na Europa e na região mediterrânea, e muitas de suas áreas criadas e restauradas objetivam beneficiar as aves (Rendón et al. 2008, Sebastián-González & Green 2016). Doñana abriga uma variedade de áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais inseridas em um mesmo complexo, permitindo assim uma comparação significativa entre esses diferentes tipos de áreas úmidas. Para uma melhor compreensão da estrutura funcional dessas comunidades, utilizamos diferentes medidas da diversidade de atributos funcionais de maneira complementar (Mason et al. 2005, Laliberté & Legendre 2010). Ao mesmo tempo, investigamos mudanças na composição funcional entre tipos de áreas úmidas. Testamos a hipótese de que áreas úmidas restauradas e artificiais não sustentam o mesmo nível de diversidade de atributos de aves aquáticas que as áreas úmidas naturais.

## 3.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 3.2.1 Área de estudo

O Parque Nacional de Doñana (108 429 ha) está localizado no estuário do Rio Guadalquivir, no sudoeste da Espanha (Figura 1). Catalogada como uma área Ramsar, uma Área Protegida Especial da União Européia, e em parte como Patrimônio da Humanidade pela UNESCO (Green et al. 2016, 2017), Doñana possui clima mediterrâneo com influência atlântica, como verões quentes e secos e invernos curtos e moderados. A precipitação varia amplamente entre os anos (variou de 173 a 784 mm de 2002 a 2012) e está concentrada principalmente entre outubro e março. Doñana contém um mosaico complexo de áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais dentro do que era originalmente a planície de inundação do rio Guadalquivir. Nessa área, selecionamos cinco áreas úmidas naturais, cinco restauradas e dez artificiais distribuídas por diferentes partes da área protegida (Figura 1). Essas áreas foram selecionadas por serem regularmente monitoradas pela sua importância para as aves aquáticas.

A área alagável original de Doñana sofreu drenagem extensiva durante o século XX e foi transformada em áreas agricultáveis, campos de arroz, salinas e lagos de piscicultura (Rendon et al. 2008). As áreas úmidas naturais e restauradas são principalmente áreas alagáveis temporárias alimentadas por fluxo de superfície e precipitação, com algumas lagoas nas dunas que são predominantemente mantidas por aquíferos (Green et al. 2017). Estas áreas são alagadas geralmente na estação chuvosa e tipicamente secam entre julho e outubro. Áreas úmidas foram restauradas durante um projeto conjunto de ecoturismo e aquicultura em Veta de la Palma no início dos anos 1990 (duas áreas), e um projeto ambicioso ('Doñana 2005', García & Marín 2006) para recuperar aspectos da hidrologia original do sistema da planície de inundação no início dos anos 2000 (três áreas). Sete e duas das áreas artificiais, respectivamente, foram criadas durante esses mesmos projetos, enquanto a décima área foi criada como atração para um centro de visitantes do Parque Nacional de Doñana (Santoro et al. 2010). Os sistemas artificiais estão localizadas em áreas que já haviam sido lagoas temporárias, mas possuem uma hidrologia completamente artificial, já que foram criadas através da construção de diques que permitiram a elevação do nível da água acima do nível permitido pelas áreas circundantes. Muitas dessas áreas são usadas para piscicultura (Walton et al. 2015). As áreas úmidas restauradas em Doñana possuem hidrologia natural ou seminatural na qual o nível da água não é artificialmente elevado por diques.

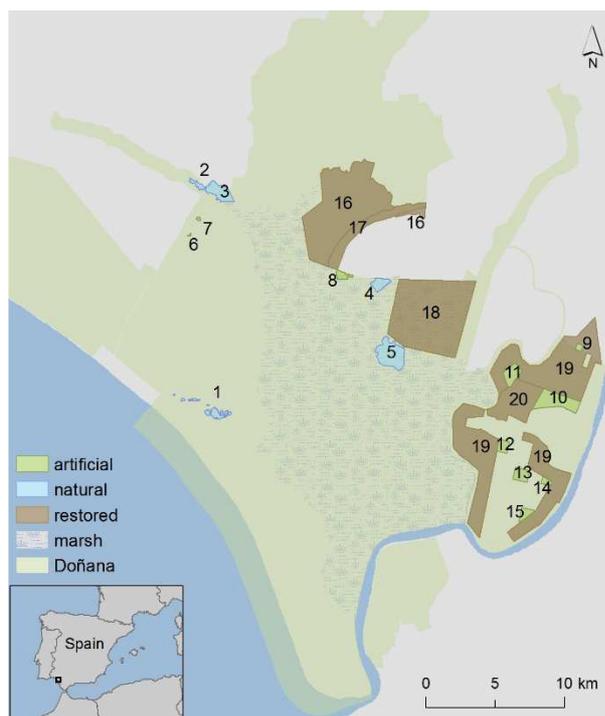


Figura 1. Mapa da área de estudo. Localização do Parque Nacional de Doñana e das áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais estudadas. As áreas designadas como restauradas incluem ambientes terrestres ou secam completamente durante os meses de inverno, reduzindo as diferenças de tamanho entre os tipos de áreas úmidas.

### 3.2.2 Amostragens das aves aquáticas

Todas as áreas úmidas foram amostradas mensalmente entre 2006-2011 por observadores experientes como parte de um programa de monitoramento desenvolvido pela Estação Biológica de Doñana (EBD-CSIC, < <http://icts.ebd.csic.es/en/data-infrastructure-species-populations> >). Algumas das contagens programadas não foram realizadas devido a condições climáticas desfavoráveis ou problemas logísticos. Todas as aves aquáticas presentes foram identificadas ao nível de espécie e contadas. Cada área úmida foi visitada a pé em um único dia e amostradas a partir de uma ou mais posições ao longo da área marginal com binóculos (8 x 50) e um telescópio (20 x 60). Apenas as aves nas áreas úmidas foram contadas, enquanto que aquelas em sobrevoo foram excluídas. Foram analisados dados das estações reprodutiva (de abril a junho) e invernante (de dezembro a fevereiro). As aves aquáticas amostradas nos meses referentes a cada estação e para cada ano foram somadas em um mesmo conjunto de dados.

### 3.2.3 Atributos funcionais

Foram usados atributos funcionais das aves aquáticas relativos ao uso de recursos, uma vez que a aquisição e o consumo de recursos são os meios pelos quais as aves desempenham a maioria das suas funções ecológicas (Sekercioglu 2006, Green & Elmberg 2014). Assim, foram usados atributos relacionados à variação na habilidade das aves aquáticas em explorar recursos. Foram utilizados 15 atributos funcionais que representam diferentes aspectos dessa variação (Tabela 1). Valores de todos os atributos foram extraídos de Wilman et al (2014). A massa corpórea está fortemente relacionada à taxa metabólica, indicando a quantidade e tamanho do alimento requerido por um determinado indivíduo (Luck et al. 2012). Proporções da composição da dieta e uso de estratos indicam os principais itens consumidos pelas espécies, e onde eles são adquiridos, e estão então relacionados a funções desempenhadas pelas espécies como controle populacional, dispersão de propágulos, consumo de detritos, ciclagem de nutrientes e engenharia ecossistêmica (Green & Elmberg 2014). Plasticidade de dieta e estrato representam o nível de especialização associado a uma determinada espécie e foram calculados de acordo com o número de diferentes itens de dieta (de um a sete: invertebrados, peixes, outros vertebrados, carcaça, frutas, sementes e outros matérias vegetais) e número de estratos usados (de um a cinco: abaixo da superfície da água, em torno da superfície da água, solo, estrato baixo e estrato médio). Valores mais altos de ambas as plasticidades indicam menor dependência a um item da dieta ou estrato de forrageio particular (Luck et al. 2013). Foram atribuídos pesos às proporções dos itens de dieta e estratos de forrageio para que todas as proporções em conjunto representassem os grupos de atributos ‘itens de dieta’ e ‘estratos de forrageio’. Para isso, foi calculado para cada proporção o peso:  $W_i = 1/N_i$ , onde  $N_i$  é o número de atributos (sete itens de dieta e cinco estratos de forrageio) pelos quais o grupo de atributos  $i$  foi dividido (Laliberté & Legendre 2010). Por exemplo, o grupo de atributos itens de dieta compreende sete atributos (cada um dos itens com valores de proporção), cada um deles com peso  $1/7$ , que uma vez combinados completam o ‘peso um’ representando itens de dieta.

Tabela 1. Atributos funcionais compilados para as espécies de aves aquáticas. Valores dos atributos foram extraídos de Wilman et al. (2014).

Código do atributo funcional	Definição do atributo funcional
Massa	Massa corpórea em gramas
Invertebrados	Proporção da dieta composta por invertebrados
Peixes	Proporção da dieta composta por peixes
Vertebrados	Proporção da dieta composta por outros vertebrados
Detrito	Proporção da dieta composta por detritos
Frutas	Proporção da dieta composta por frutas
Sementes	Proporção da dieta composta por sementes
Material vegetal	Proporção da dieta composta por outros materiais vegetais
Plasticidade de dieta	Número de itens presente na dieta
Abaixo da superfície	Proporção de uso do estrato de forrageio abaixo da superfície da água
Em torno da superfície	Proporção de uso do estrato de forrageio em torno da superfície da água
Solo	Proporção de uso do estrato de forrageio solo
Estrato baixo	Proporção de uso do estrato baixo de forrageio
Estrato médio	Proporção de uso do estrato médio de forrageio
Plasticidade de estrato	Número de estratos utilizados para a aquisição de recursos

### 3.2.4 Diversidade funcional

Para avaliar mudanças na estrutura funcional, foram calculadas medidas de diversidade funcional para cada área úmida ( $n=20$ ), em cada ano, para as contagens de invernantes e reprodutoras. Para cada estação em cada ano, calculamos índices multidimensionais: riqueza funcional (FRic), equitabilidade funcional (FEve), divergência funcional (FDiv) (Mason et al. 2005, Villéger et al. 2008), e dispersão funcional (FDis, Laliberté & Legendre 2010) para descrever a estrutura funcional das comunidades. Foram usadas diferentes facetas da diversidade funcional para prover uma perspectiva complementar, em conjunto descrevendo a distribuição das espécies e de suas respectivas abundâncias no espaço funcional (Figura 2). A riqueza funcional (FRic) representa o volume do espaço funcional ocupado pela comunidade e é calculado como o volume do mínimo polígono convexo da comunidade. Esse índice considera os pontos mais extremos no espaço funcional ocupado pela comunidade, e é correlacionado com a riqueza de espécies. A equitabilidade funcional (FEve) descreve quão equitativamente distribuídas estão as abundâncias das espécies no espaço funcional. Valores mais baixos de FEve indicam que as espécies estão mais aglomeradas no espaço funcional (Villéger et al. 2008). A divergência funcional (FDiv) define o quão distantes estão as abundâncias das espécies do centro do espaço funcional. Valores mais baixos de FDiv estão associados com uma baixa diferenciação de nicho entre as espécies, e significam que as espécies mais abundantes são muito similares e podem estar competindo (Mouchet et al. 2010). A dispersão funcional (FDis) é a dispersão das espécies no

espaço funcional e representa a distância média das espécies ao centroide da comunidade, pesadas pelas suas abundâncias (Villéger et al. 2008, Laliberté & Legendre 2010). Diminuições em FDis significam que as abundâncias das espécies com valores de atributos mais distantes do centroide diminuíram, indicando um uso reduzido das margens do espaço funcional.

Para considerar a variação de atributos particulares (composição funcional), estimamos um índice unidimensional para cada atributo funcional: a média pesada pelas abundâncias dos valores dos atributos (*Community-weighted means*, CWM, Garnier et al. 2004). CWM representa o valor geral do atributo para a comunidade como um todo, considerando a abundância de cada espécie em cada local. CWMs são médias da proporção de cada item alimentar de cada item na dieta (ou proporção de cada estrado, ou plasticidade de dieta/estrato, ou massa corpórea) para toda a comunidade. Por exemplo, para um componente da dieta, valores de CWM mais altos indicam que este componente é mais importante na dieta das espécies da comunidade de uma maneira geral. Em cada comunidade, foi calculado um valor de CWM para cada atributo funcional.

O espaço funcional usado para estimar os índices multidimensionais foi calculado a partir de uma PCoA construída com os atributos de todas as espécies em todos os anos, em ambas as estações. As distâncias funcionais entre pares de espécies foram calculadas usando a distância de Gower (Gower 1966). A partir disso, foi realizada a Análise de Coordenadas Principais (PCoA, Gower 1966) na matriz de distância funcional, e os eixos da PCoA foram utilizados para representar os novos valores de atributos. Para o cálculo de FRic e FDiv, apenas os dois primeiros eixos da PCoA foram utilizados, uma vez que o número de atributos não pode ser superior ao número de espécies, e alguns locais apresentaram baixa riqueza de espécies. A partir dos novos valores de atributos e dos valores de abundância das espécies foram estimados os índices de diversidade funcional. A estimativa do espaço funcional não foi possível em 12 das 248 amostras, que contiveram menos de três espécies. Por isso, essas amostragens foram removidas das próximas análises. Os índices de diversidade e composição funcional foram calculados com a função dbFD do pacote FD (Laliberté & Legendre 2010), dentro do ambiente R, versão 3.0.1 (Laliberté et al. 2014, R Core Team 2017).

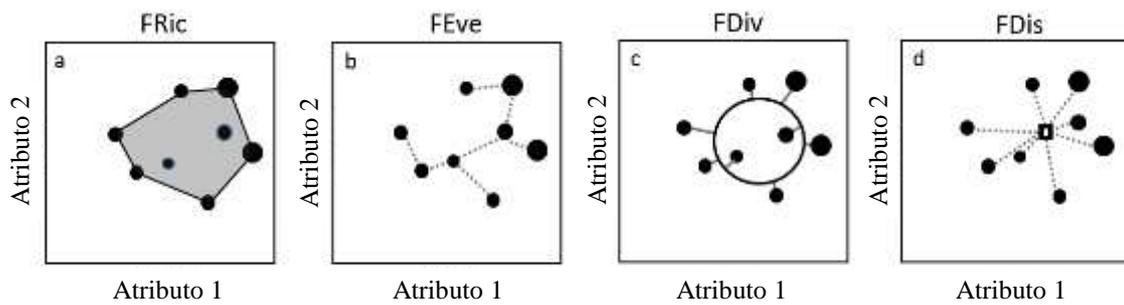


Figura 2. Representação dos índices de diversidade funcional no espaço multidimensional. Para simplificação, o espaço funcional foi representado baseado em apenas dois atributos. Os pontos representam espécies, que estão posicionadas de acordo com os seus valores para os atributos. Os tamanhos dos pontos são proporcionais às abundâncias das espécies. (a) Riqueza funcional (FRic) é a quantidade de espaço funcional ocupado pela comunidade, calculada como o volume do mínimo polígono convexo da comunidade. (b) Equitabilidade funcional (FEve) representa a regularidade da distribuição das abundâncias das espécies no espaço funcional, calculada como a mínima árvore conectando todas as espécies (linha tracejada). (c) Divergência funcional (FDiv) é o grau de como a abundância da comunidade está distribuída em direção às extremidades do espaço funcional ocupado, e é medida como a distância média das espécies até o centro de gravidade da comunidade (círculo preto). (d) Dispersão funcional (FDis) é a distância média das espécies (pesadas por suas abundâncias) até o centroide da comunidade.

### 3.2.5 Análises estatísticas

Foram utilizados modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) para comparar os índices de diversidade e composição funcional entre as áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais. Modelos de efeitos mistos permitem o uso de um termo aleatório, que pode ser usado para considerar a não-independência existente entre algumas das amostras (Zuur et al. 2009). Como as nossas amostras envolvem amostragens repetidas em vários anos para cada local, o ano de amostragem foi utilizado como variável aleatória para controlar uma possível pseudoreplicação temporal. Como áreas úmidas restauradas ocupam uma área maior que os outros dois tipos, a abundância total por local foi incluída como uma covariável nos modelos para considerar essas diferenças no tamanho entre os tipos. Assim, as análises testam diferenças na diversidade funcional para uma determinada abundância de aves. Como as comunidades de aves aquáticas são diferentes entre invernantes e reprodutoras, também foi incluída a estação (invernante x reprodutora) como uma covariável. Para cada variável, foi selecionada a transformação que melhor se adequava aos dados. Transformamos FRic, FEve, FDiv, FDis e CWM da massa corpórea como  $\log_{10}(x + 1)$ , e os outros CWMs como  $\arcseno(x)$ . A distribuição Gaussiana foi utilizada em todos os modelos, que foram construídos com a função `glmer` do pacote `lme4` (Bates et al. 2015). Para cada índice, foram construídos dois modelos, um modelo nulo incluindo apenas o termo aleatório e as covariáveis, e um segundo modelo incluindo também a variável 'tipo de área úmida' (natural, restaurada ou artificial).

Para cada caso, os dois modelos foram comparados utilizando o critério de informação de Akaike (AIC), considerando dois modelos que têm uma diferença em AIC menor que dois como igualmente prováveis. Além disso, comparações par-a-par entre as médias dos mínimos quadrados dos tipos de áreas úmidas foram realizadas como teste post-hoc para cada modelo utilizando a função `lsmeans` do pacote `lsmeans` (Lenth 2016). Comparações par-a-par foram também realizadas para avaliar as diferenças entre as comunidades de invernantes e reprodutoras para cada índice.

Apesar de termos utilizado a distribuição Gaussiana para todos os modelos, todas as variáveis resposta foram significativamente diferentes da distribuição Gaussiana teórica (teste de Shapiro-Wilk,  $p < 0,05$ ). Assim, além da primeira abordagem, a robustez dos resultados foi verificada através de duas outras abordagens. Primeiro, os GLMMs foram recalculados usando ano como um fator aleatório, abundância e estação como covariáveis, e o tipo de área úmida como variável explanatória, mas aleatorizando a posição dos valores observados do índices de diversidade funcional. Essas análises foram repetidas 1000 vezes para verificar a amplitude de valores que o coeficiente da variável explanatória poderia tomar em uma relação aleatória entre as variáveis dependente e independente. Calculamos a probabilidade de que os modelos com as variáveis aleatorizadas produzissem coeficientes para o tipo de área úmida com os mesmos valores de magnitude observados nos GLMMs iniciais.

Como uma terceira abordagem, foram repetidos GLMMs com ano como variável aleatória, abundância e estação como covariáveis, e identidade da área úmida como variável explanatória. A diversidade predita foi calculada para cada área úmida ( $n = 20$ ) de acordo com os valores estimados pelo modelo e foram utilizadas ANOVAs para comparar esses valores preditos entre os três tipos de área úmida (natural, restaurada e artificial). Foram realizados testes de Tukey HSD como *post-hocs* quando as ANOVAs revelaram diferenças significativas.

Para facilitar a visualização dos resultados, todos os índices que tiveram diferenças significativas entre os tipos de áreas úmidas nas três abordagens analíticas foram representados numa mesma figura. Para isso, escalonamos os valores preditos da primeira abordagem analítica entre zero e um para todos os índices separadamente. Em todos os casos, ao valor predito mais elevado foi dado valor de um, e ao mais baixo, zero. Valores intermediários foram então escalonados de acordo com a sua proximidade aos valores mais extremos.

### 3.3 RESULTADOS

Um total de 2 353 605 indivíduos de 88 espécies foram registrados em 12 contagens realizadas em cada uma das 20 áreas úmidas. A abundância média e riqueza funcional foram mais altas nas áreas úmidas restauradas em comparação com as naturais e artificiais, mas esse padrão está relacionado com a área de superfície mais alta dessas áreas (Tabela 2). A inclusão do tipo de área úmida como variável explanatória nos GLMMs melhorou significativamente o ajuste dos modelos para a maioria (13 de 19) dos índices uni e multidimensionais de diversidade funcional (Tabela 3). De acordo com as comparações par-a-par, as áreas naturais tiveram maiores valores preditos de CWMs de proporção de vertebrados na dieta e do estrato abaixo da superfície em comparação aos outros tipos de áreas úmidas; e menores valores preditos de CWM de proporção de invertebrados na dieta (Figura 4, APÊNDICE A). As áreas restauradas mostraram valores preditos mais altos em comparação com os outros tipos para FRic e CWM de proporção do estrato médio (Figuras 3 e 4, APÊNDICE A). Finalmente, as áreas artificiais mostraram maiores valores preditos de CWM da proporção do estrato sob a superfície da água, e valores mais baixos do que os outros tipos para CWM de proporção de frutas na dieta e do estrato baixo (Figuras 3 e 4, APÊNDICE A).

De acordo com as comparações par-a-par, as diferenças entre as comunidades reprodutivas e invernantes foram significativas para 14 dos 19 índices (APÊNDICE B). Foram encontrados valores estimados significativamente mais altos para as comunidades reprodutoras para FEve, FDiv, FDis, e CWMs de proporções de invertebrados, peixes e vertebrados na dieta, e CWMs das proporções dos estratos baixo e médio. Para as comunidades invernantes, foram encontrados valores estimados mais altos para CWMs de proporção de frutas, sementes e outros materiais vegetais na dieta, além de CWMs das plasticidades de dieta e estrato.

Para quase todos os índices, os resultados foram similares aos obtidos quando usando modelos aleatorizados, com um ou mais de um dos coeficientes sendo diferente dos aleatorizados, reafirmando que a variável tipo de área úmida é significativa (APÊNDICE C). As aleatorizações indicaram diferenças significativas entre os tipos de áreas úmidas para 14 das 19 variáveis, incluindo FDiv e CWM da plasticidade de estrato, que haviam obtido modelos não significativos na abordagem anterior, mas excluindo CWM da proporção de material vegetal na dieta.

Tabela 2. Média  $\pm$  erro padrão e abreviações para os índices de diversidade funcional e a abundância total para cada tipo de área úmida. A área média inundada foi retirada de Sebastián-González & Green (2016).

Índice	Abreviação	Natural	Restaurada	Artificial
Área média inundada (ha)		421,81 $\pm$ 8,99	2184,7 $\pm$ 55,3	595,22 $\pm$ 3,66
Abundância		8179 $\pm$ 2574	12289 $\pm$ 2036	9425 $\pm$ 2050
Riqueza funcional	FRic	0,52 $\pm$ 0,024	0,68 $\pm$ 0,022	0,55 $\pm$ 0,023
Equitabilidade funcional	FEve	0,45 $\pm$ 0,018	0,43 $\pm$ 0,015	0,48 $\pm$ 0,015
Divergência funcional	FDiv	0,76 $\pm$ 0,019	0,74 $\pm$ 0,023	0,72 $\pm$ 0,019
Dispersão funcional	FDis	0,13 $\pm$ 0,004	0,14 $\pm$ 0,005	0,12 $\pm$ 0,004
CWM de invertebrados na dieta	CWM.inv	42,49 $\pm$ 1,631	49,74 $\pm$ 2,180	48,53 $\pm$ 1,362
CWM de peixes na dieta	CWM.fish	9,36 $\pm$ 0,715	6,85 $\pm$ 0,523	11,06 $\pm$ 0,616
CWM de vertebrados na dieta	CWM.vert	10,21 $\pm$ 0,716	7,81 $\pm$ 0,525	6,39 $\pm$ 0,488
CWM de detritos na dieta	CWM.carc	0,18 $\pm$ 0,096	0,15 $\pm$ 0,028	0,22 $\pm$ 0,050
CWM de frutos na dieta	CWM.fruit	1,25 $\pm$ 0,244	1,30 $\pm$ 0,261	0,36 $\pm$ 0,069
CWM de sementes na dieta	CWM.seed	14,51 $\pm$ 0,726	12,87 $\pm$ 0,751	13,82 $\pm$ 0,54
CWM de outros materiais vegetais na dieta	CWM.plant	21,99 $\pm$ 1,583	21,27 $\pm$ 1,774	19,62 $\pm$ 1,193
CWM da plasticidade de dieta	CWM.dietP	3,67 $\pm$ 0,063	3,32 $\pm$ 0,075	3,49 $\pm$ 0,054
CWM do estrato sob a superfície	CWM.bsurf	17,64 $\pm$ 1,330	12,28 $\pm$ 1,210	10,83 $\pm$ 0,714
CWM do estrato ao redor da superfície	CWM.asurf	61,17 $\pm$ 1,456	57,2 $\pm$ 2,153	66,93 $\pm$ 1,174
CWM do estrato solo	CWM.grnd	18,88 $\pm$ 1,884	26,88 $\pm$ 2,784	21,78 $\pm$ 1,370
CWM do estrato baixo	CWM.under	2,23 $\pm$ 0,619	2,42 $\pm$ 0,479	0,41 $\pm$ 0,071
CWM do estrato médio	CWM.mid	0,08 $\pm$ 0,031	1,18 $\pm$ 0,350	0,04 $\pm$ 0,015
CWM da plasticidade de estrato	CWM.stratP	1,98 $\pm$ 0,041	1,88 $\pm$ 0,033	1,86 $\pm$ 0,031
CWM da massa corpórea	CWM.mass	1007,6 $\pm$ 58,17	1047,6 $\pm$ 67,14	1153,1 $\pm$ 52,37

Tabela 3. Modelos lineares generalizados mistos dos índices de diversidade funcional em relação ao tipo de área úmida (natural, restaurada ou artificial). Todos os modelos incluem a abundância e estação (reprodutiva e invernante) como covariáveis e ano como fator aleatório. São apresentados os coeficientes dos modelos para as covariáveis, a variável explanatória, e o valor de  $\Delta AIC$  entre os modelos nulos e os modelos incluindo o tipo de área úmida. Veja a tabela 2 para as abreviações.

Índice	Intercepto	Abundancia	Restaurada	Artificial	Inverno	$\Delta AIC$
$\log_{10}$ (FRic + 1)	0,1783	0,0129	0,0416	0,0054	0,0015	12,73
$\log_{10}$ (FEve +1)	0,1663	-0,0132	-0,0018	0,0078	-0,0151	1,04
$\log_{10}$ (FDiv +1)	0,2596	-0,0187	-0,0031	-0,0122	-0,0324	-0,36
$\log_{10}$ (FDis +1)	0,0551	-0,0030	0,0040	-0,0036	-0,0071	6,80
arcoseno (CWM.inv)	0,4847	0,0162	0,0873	0,0712	-0,0807	5,16
arcoseno (CWM.fish)	0,1204	-0,0163	-0,0205	0,0084	-0,0377	8,21
arcoseno (CWM.vert)	0,1095	-0,0087	-0,0239	-0,0302	-0,0321	12,44
arcoseno (CWM.carc)	0,0025	-0,0001	-0,0003	0,0003	-0,0013	-3,40
arcoseno (CWM.fruit)	0,0088	0,0034	-0,0002	-0,0088	0,0077	19,10
arcoseno (CWM.seed)	0,1272	0,0019	-0,0170	-0,0066	0,0376	1,05
arcoseno (CWM.plant)	0,1756	0,0066	-0,0082	-0,0234	0,0982	2,55
arcoseno (CWM.dietP)	0,0359	-0,0004	-0,0034	-0,0018	0,0015	7,50
arcoseno (CWM.bsurf)	0,1610	-0,0150	-0,0514	-0,0694	0,0333	19,90
arcoseno (CWM.asurf)	0,6839	0,0208	-0,0478	0,0815	-0,0333	19,00
arcoseno (CWM.grnd)	0,1817	0,0035	0,0906	0,0301	0,0239	3,72
arcoseno (CWM.under)	0,0339	-0,0012	0,0022	-0,0184	-0,0232	22,20
arcoseno (CWM.mid)	0,0036	-0,0008	0,0112	-0,0004	-0,0057	26,90
arcoseno (CWM.stratP)	0,0193	-0,0003	-0,0009	-0,0012	0,0009	1,80
$\log_{10}$ (CWM.mass + 1)	2,9455	-0,0150	-0,0003	0,0369	0,0388	-2,52

Comparações dos valores preditos dos índices de diversidade funcional dos modelos construídos com as identidades das áreas úmidas também revelaram diferenças significativas entre os tipos de áreas úmidas (Tabela 4). Apenas três das variáveis não apresentaram diferenças entre os tipos de áreas úmidas: FDiv, CWM da proporção de detrito na dieta, e CWM da massa corpórea. De acordo com as comparações par-a-par, as áreas úmidas naturais mostraram valores preditos mais altos que os outros tipos para CWMs de proporção de vertebrados na dieta, plasticidade de dieta e proporção do estrato sob a superfície; e valores mais baixos de CWM da proporção de invertebrados na dieta (Tabela 4). Áreas úmidas restauradas apresentaram valores preditos mais altos em comparação aos outros tipos para FRic e CWM da proporção do estrato médio, e valores mais baixos para CWMs de proporção de peixes da dieta, plasticidade da dieta, e proporção do estrato em torno da superfície da água (Tabela 4). Por fim, as áreas úmidas artificiais mostraram valores preditos mais altos para CWM da proporção do estrato em torno da superfície da água, e valores mais baixos do que os outros tipos para FDis, CWM da proporção de frutos na dieta e CWM da proporção do estrato baixo (Tabela 4).

Tabela 4. Testes *post-hoc* Tukey HSD e ANOVAs comparando on índices de diversidade funcional preditos para as áreas úmidas individuais entre os tipos de áreas úmidas (natural, restaurada e artificial). São apresentados os valores de p dos testes de Tukey e os valores de F e p para as ANOVAs. Valores de p significativos estão indicados em negrito. Veja a tabela 2 para abreviações.

Índice	Natural - Restaurada	Natural - Artificial	Restaurada - Artificial	F	Valor de p
FRic	<b>&lt;0,001</b>	0,775	<b>&lt;0,001</b>	15,66	<b>&lt;0,001</b>
FEve	0,585	0,137	<b>0,007</b>	5,08	<b>0,007</b>
FDiv	0,469	0,072	0,667	2,45	0,089
FDis	0,127	<b>0,045</b>	<b>&lt;0,001</b>	11,12	<b>&lt;0,001</b>
CWM.inv	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,963	11,38	<b>&lt;0,001</b>
CWM.fish	<b>0,007</b>	0,920	<b>&lt;0,001</b>	8,12	<b>&lt;0,001</b>
CWM.vert	<b>0,003</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,058	18,50	<b>&lt;0,001</b>
CWM.carc	0,667	0,191	0,729	1,53	0,218
CWM.fruit	0,999	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	46,29	<b>&lt;0,001</b>
CWM.seed	<b>0,022</b>	0,230	0,254	3,58	<b>0,029</b>
CWM.plant	0,285	<b>0,013</b>	0,502	4,12	<b>0,018</b>
CWM.dietP	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,003</b>	<b>0,010</b>	14,66	<b>&lt;0,001</b>
CWM.bsurf	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,721	25,29	<b>&lt;0,001</b>
CWM.asurf	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	45,55	<b>&lt;0,001</b>
CWM.grnd	<b>&lt;0,001</b>	0,053	0,073	7,82	<b>&lt;0,001</b>
CWM.under	0,138	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	37,66	<b>&lt;0,001</b>
CWM.mid	<b>&lt;0,001</b>	0,744	<b>&lt;0,001</b>	75,43	<b>&lt;0,001</b>
CWM.stratP	0,074	<b>0,002</b>	0,604	6,07	<b>0,003</b>
CWM.mass	0,983	0,113	0,072	3,32	<b>0,038</b>

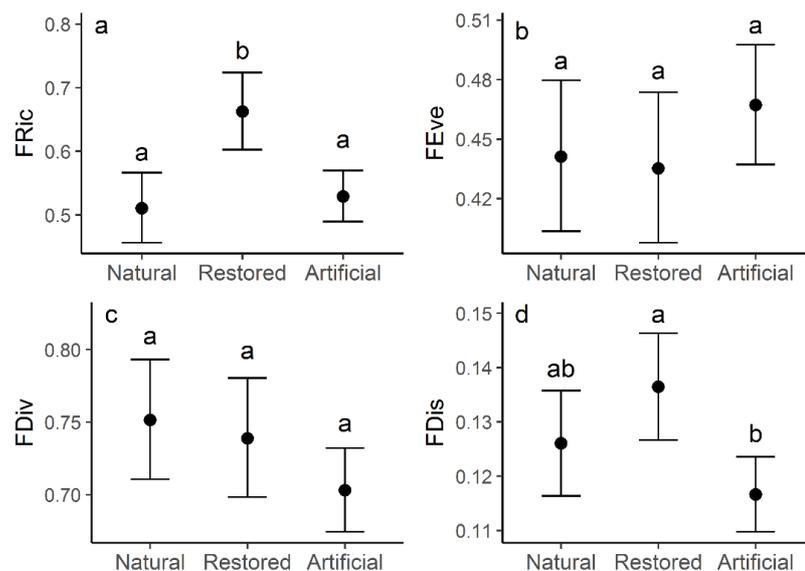


Figura 3. Valores preditos e intervalos de confiança dos índices de diversidade funcional multivariados para áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais de acordo com os modelos da tabela 3. Veja a tabela 2 para abreviações. Letras não compartilhadas sobre as barras indicam uma diferença significativa entre os tipos de áreas úmidas de acordo com os testes *post-hoc* do Material suplementar, tabela 1.

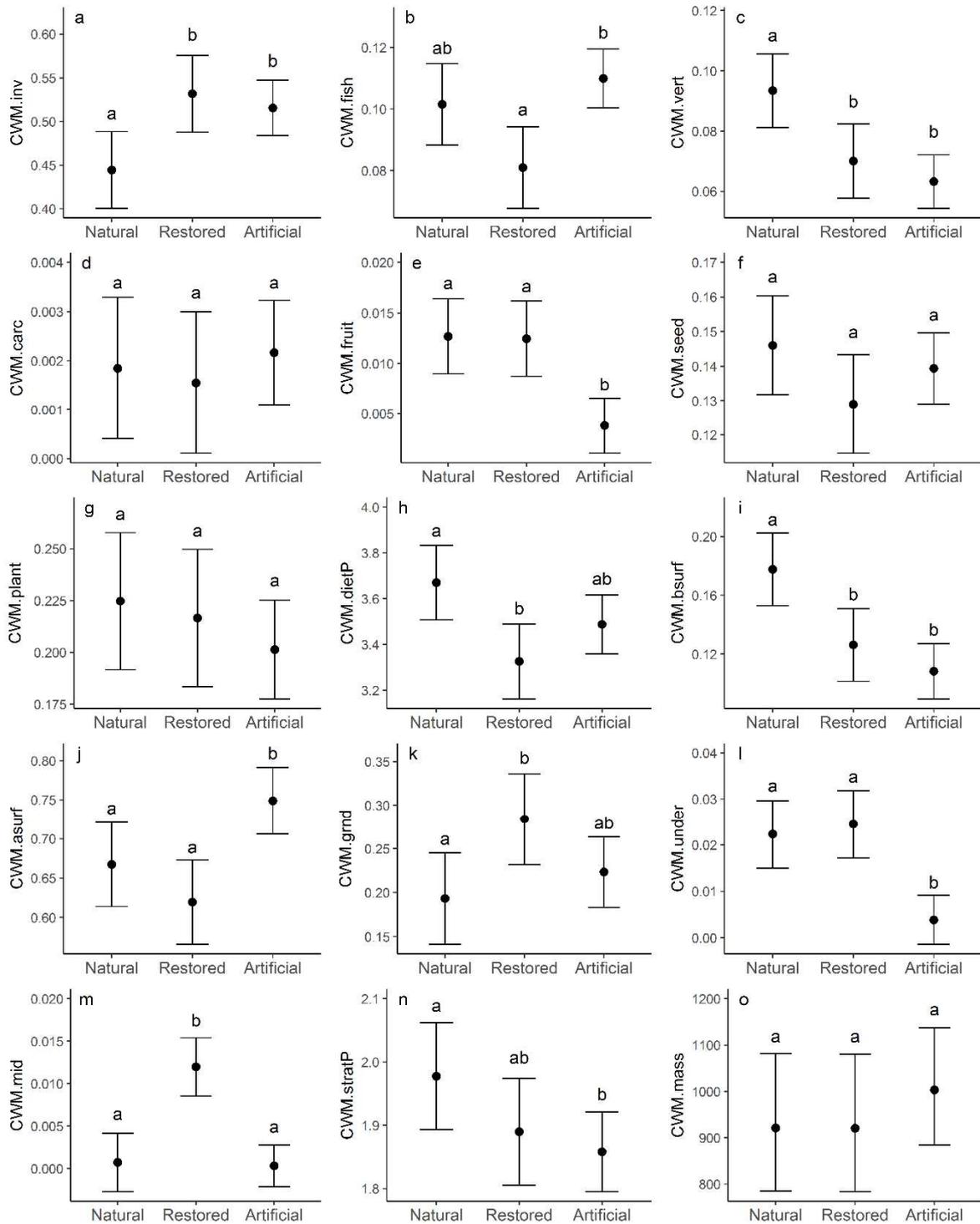


Figura 4. Valores preditos e intervalos de confiança dos valores de CWM (*community-weighted means*) para áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais de acordo com os modelos da tabela 3. Veja a tabela 2 para abreviações. Letras não compartilhadas sobre as barras indicam uma diferença significativa entre os tipos de áreas úmidas de acordo com os testes *post-hoc* do material suplementar, tabela 1.

### 3.4 DISCUSSÃO

Ambos os índices uni e multidimensionais de diversidade funcional diferiram entre áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais. Os tipos de áreas úmidas não formam um gradiente simples, assim não observamos um decréscimo consistente nos índices dos ambientes naturais para os artificiais, com valores intermediários para as áreas restauradas. Em vez disso, a direção e o tamanho das diferenças variaram de acordo com o índice e o tipo de área úmida. Em geral, as áreas úmidas artificiais sustentam níveis mais baixos para a maior parte dos atributos funcionais das aves aquáticas, assim como para a dispersão funcional, quando comparadas com as áreas naturais e restauradas (Figura 5). Os quatro índices multidimensionais que representam a estrutura funcional da comunidade de aves aquáticas mostraram diferenças significativas entre os tipos de áreas úmidas em ao menos uma das abordagens analíticas. Dois deles mostraram diferenças significativas entre tipos de áreas úmidas em todas as abordagens (Figura 5). Para os índices unidimensionais, foram encontradas diferenças significativas em todas as abordagens para 10 dos 15 CWMs. De uma maneira geral, os resultados sugerem que existe uma variação na estrutura funcional e na predominância de atributos funcionais entre os tipos de áreas úmidas.

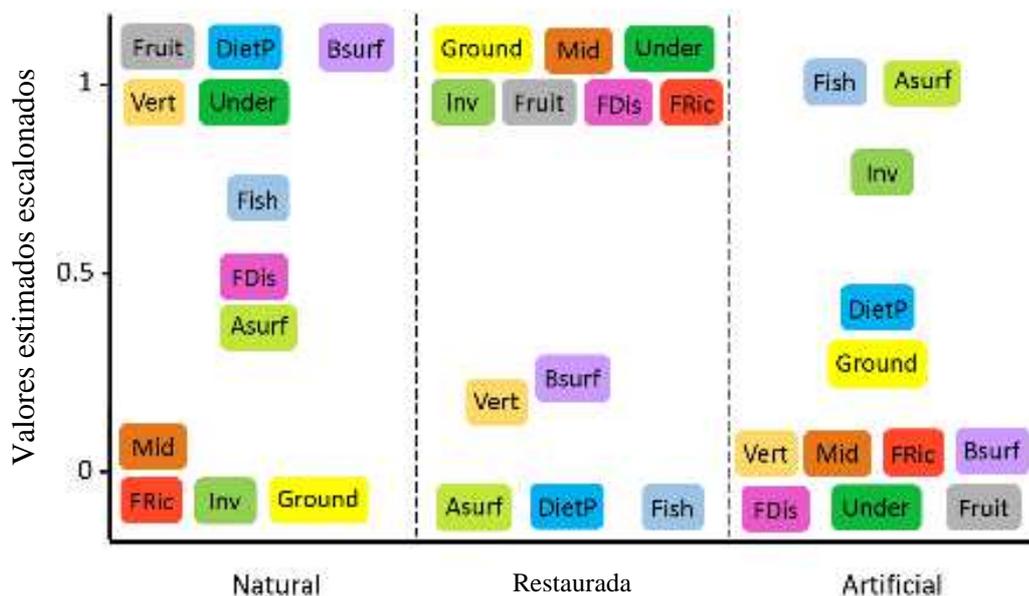


Figura 5. Valores estimados escalonados dos índices de diversidade funcional de acordo com os modelos na tabela 3. Os valores estimados foram escalonados individualmente entre zero e um para facilitar a comparação entre índices para os tipos de áreas úmidas. Ao valor mais alto para cada índice foi dado o valor de um, e ao mais baixo o valor de zero. Apenas os valores dos índices que apresentaram diferença significativa em todas as abordagens analíticas são mostrados. Veja a tabela 2 para abreviações.

Apesar de termos controlado as diferenças em abundância entre os três tipos de áreas úmidas em nossos modelos, é possível que o efeito das abundâncias muito elevadas presentes nas áreas restauradas (devido à sua grande superfície) ainda influencie na riqueza funcional. FRic depende da riqueza de espécies por construção e é altamente influenciada por *outliers* (Villéger et al. 2008). Assim, nosso resultado de que FRic foi mais alta nas áreas úmidas restauradas (Figura 5) deve ser tratado com cuidado. A dispersão funcional, por outro lado, apresentou valores mais baixos nas áreas artificiais em comparação com os outros dois tipos de áreas úmidas. FDis não é diretamente influenciada pela riqueza de espécies (Laliberté & Legendre 2010), e assim é menos influenciada pelas diferenças na abundância total que existem entre os tipos de áreas úmidas. Ambas FRic e FDis estimam a amplitude da distribuição das espécies no espaço funcional definido pelos recursos tróficos e estratos de forrageio. Entretanto, uma diminuição em FDis também reflete um decréscimo no desvio médio das espécies do centroide do espaço funcional ocupado pela comunidade (Mouillot et al. 2013). Assim, os valores mais baixos de FRic e FDis para as áreas artificiais em conjunto indicam que o decréscimo no desvio médio não é somente devido à diminuição na abundância das espécies que estão mais afastadas dos valores médios da comunidade, mas que a comunidade consistentemente ocupa um espaço funcional menor. Esse resultado concorda com o grande número de valores de CWM que são mais baixos nas áreas artificiais que nos dois outros tipos de áreas úmidas (Figura 5). Juntos, os índices uni e multidimensionais indicam que as áreas artificiais sustentam níveis mais baixos de funções ecológicas desempenhadas pelas aves aquáticas.

É importante lembrar que os valores de CWM dos itens de dieta e estratos de forrageio representam proporções. Isso significa que, enquanto alguns atributos diminuem em importância, outros atributos consequentemente aumentarão. A presença de espécies de aves aquáticas com certos atributos funcionais depende de uma série de fatores complexos que interagem entre si. Os valores de cada atributo funcional pode refletir, entre outros fatores, a disponibilidade de certos recursos no ambiente (como por exemplo a presença de piscívoros onde peixes estão disponíveis, Gawlik et al. 2002). Além disso, é geralmente difícil de definir se um atributo funcional representa respostas ao ambiente ou efeitos sobre ele (Mori et al. 2013). Na realidade, um mesmo atributo pode ser frequentemente considerado ao mesmo tempo como um atributo de efeito e de resposta (Luck et al. 2012), como é o caso dos atributos de dieta. Por exemplo, aves aquáticas podem ser importantes determinadoras da estrutura de comunidades de invertebrados (Marklund et al. 2002, Sánchez et al. 2006, Rodríguez-Pérez & Green 2012), mas a presença de aves que forrageiam invertebrados

também é provavelmente favorecida nas áreas em que há uma alta abundância de invertebrados (Cooper et al. 1996, Safran et al. 1997), já que as aves são altamente móveis e podem responder rapidamente à variação espacial e temporal na disponibilidade de recursos (Roshier et al. 2002).

Os únicos índices que apresentaram valores mais altos nas áreas artificiais que em áreas naturais e restauradas foram as proporções de peixe na dieta e do estrato em torno da superfície. Como metade das áreas artificiais são usadas para piscicultura (Walton et al. 2015), acreditamos que esses resultados refletem um efeito conjunto da grande disponibilidade de peixes e da profundidade relativamente uniforme encontrada nessas áreas. Todas as áreas artificiais deste estudo possuem diques em volta da sua margem, o que permite que o nível da água seja aumentado até acima do permitido pela topografia natural (Rodríguez-Pérez & Green 2012). Essa hidrologia estabilizada aumenta o sucesso de peixes, já que essas áreas artificiais têm menos chances de secar durante o verão (Sebastián-González & Green 2017). Também por este motivo essas áreas não possuem em suas margens áreas rasas o suficiente para que o sedimento seja alcançado. Esses ambientes relativamente mais homogêneos facilitam o uso do ambiente por espécies que usam o estrato em torno da superfície da água, já que outros estratos estão menos disponíveis. Assim, sugerimos que existe uma forte seleção de atributos nas áreas úmidas artificiais devido à sua estrutura ambiental e ao seu uso para a piscicultura. Peixes constituem um item alimentar menos importante para as comunidades de áreas restauradas que as de áreas naturais (Figura 5), o que pode estar relacionado à menor conectividade hidrológica dos ambientes restaurados com corpos de água permanentes. Isso pode dificultar a colonização pelos peixes quando estes locais voltam a ser alagados após um período de seca.

As principais diferenças entre as áreas úmidas naturais e as restauradas e artificiais estão no CWM da plasticidade de dieta, da proporção do estrato abaixo do nível da água, e das proporções de invertebrados e vertebrados na dieta. A plasticidade da dieta representa a diversidade de itens que constituem a dieta de uma espécie. Se uma espécie se alimenta de um número maior de tipos de recursos, ela tem maior capacidade de lidar com uma variabilidade ambiental que pode levar à variação temporal na disponibilidade de certos tipos de alimento. A plasticidade de dieta pode ser mais vantajosa nas áreas úmidas naturais porque essas áreas estão sujeitas a grande variabilidade ambiental, especialmente devido à sua hidrologia complexa, o que significa que a sua profundidade e área de superfície estão em constante mudança em resposta a flutuações nas taxas de precipitação e evaporação (Diaz-Delgado et al. 2016). Isso está de acordo com os valores estimados mais altos da plasticidade de estrato que

também foram encontrados para as áreas naturais, e que podem conferir menor vulnerabilidade a perturbações, já que a baixa disponibilidade de um recurso ou estrato pode ser compensada pela exploração de outro recurso/estrato (Luck et al. 2012). Espécies que se alimentam abaixo da superfície da água, por sua vez, podem ser favorecidas pela alta diversidade de plantas submersas nas áreas úmidas naturais, que ocorre devido à grande variação espacial e temporal em profundidade, alta qualidade da água, e baixa salinidade (Grillas et al. 1993, Green et al. 2016).

A utilização da estação como covariável nos modelos nos permitiu observar diferenças na diversidade funcional entre comunidades reprodutoras e invernantes. Não houve diferença na riqueza funcional entre as estações, mas todos os outros índices multidimensionais de diversidade funcional apresentaram valores estimados mais altos para as comunidades reprodutoras. Isso indica que o espaço funcional ocupado pelas duas comunidades tem o mesmo tamanho, indicando que não existem espécies com valores de atributos mais extremos na estação reprodutiva do que na invernante. Mesmo assim, as abundâncias das espécies com os valores mais extremos de atributos são maiores na estação reprodutiva, como mostrado pelo aumento em FDiv e FDis, e as distâncias entre espécies no espaço funcional são mais homogêneas, como mostrado por FEve. Assim, a chegada de espécies migratórias no inverno promove uma distribuição mais concentrada das espécies no espaço funcional. Diferenças em CWMs revelaram uma maior proporção de itens animais na dieta durante a estação reprodutiva, e de itens vegetais durante o inverno, assim como maiores plasticidades de estrato e dieta. Essa diferença sazonal está provavelmente relacionada ao fato de que as espécies que se alimentam de peixes são principalmente sedentárias, e espécies granívoras e herbívoras são principalmente migrantes, presentes em Doñana somente no inverno. Além disso, essa diferença coincide com a mudança sazonal na dieta de algumas espécies, que passa de ser mais baseada em sementes no inverno a mais dependente de invertebrados no período reprodutivo, e que já foi bem demonstrada para patos em geral (Dessborn et al. 2011). Quando as espécies invernantes chegam nas áreas úmidas naturais e artificiais em Doñana, sementes e tubérculos são abundantes, mas a biomassa de invertebrados leva mais tempo para aumentar após o alagamento que ocorre com as chuvas de outono (Kloskowski et al. 2009). As espécies invernantes incluem herbívoros como o ganso-bravo (*Anser anser*) e a piadeira (*Anas penelope*). Uma consideração plausível é a de que as espécies invernantes sejam mais plásticas que as sedentárias simplesmente porque a sua dieta já foi estudada em mais locais, o que significa que não podemos ter certeza de que elas são realmente mais plásticas em Doñana.

Reconhecemos dois fatores adicionais que provavelmente influenciam nos nossos resultados. Primeiro, os valores dos atributos funcionais retirados da literatura não consideram variações regionais e intraespecíficas. Espécies animais são frequentemente muito adaptáveis a condições locais, e muitas delas mudam suas necessidades por recurso e comportamento de acordo com a idade, sexo, ou condições ambientais (Luck et al. 2012). Isso é exemplificado pelos patos, que são altamente plásticos na sua dieta de acordo com os itens disponíveis (Dessborn et al. 2011). Valores de atributos por indivíduo ou pelo menos valores médios de atributos para a nossa região de estudo ou para cada local permitiriam uma análise mais refinada das diferenças na diversidade funcional entre os tipos de áreas úmidas (McGill et al. 2006). Entretanto, informações a nível individual são extremamente difíceis de se obter (mas veja Macias et al. 2004, Montesinos et al. 2008 para Doñana), e a maioria dos estudos avaliando a diversidade funcional de vertebrados são baseados em informações da literatura. Segundo, as áreas úmidas artificiais estudadas aqui estão sujeitas a diferentes usos, o que pode afetar a diversidade de funções através de, por exemplo, mudanças na disponibilidade de itens de dieta. Por exemplo, áreas usadas para piscicultura contêm comunidades de invertebrados distintas das de ambientes naturais e restaurados (Frisch et al. 2006, Kloskowski et al. 2009, Alcorlo et al. 2014). Compreender se os diferentes usos das áreas úmidas afetam nossos resultados é mais um passo em direção à avaliação do funcionamento das áreas úmidas alteradas.

Um estudo anterior com estes mesmo dados concluiu que as áreas artificiais sustentam baixa diversidade taxonômica e filogenética em comparação com os outros dois tipos de ambientes (Sebastián-González & Green 2016). Áreas úmidas artificiais podem ser preferidas como habitat de forrageio por, e sustentar maiores números de espécies individuais (Masero 2003, Márquez-Ferrando et al. 2014), e os nossos resultados dão suporte a isso para alguns grupos como os piscívoros e forrageadores de áreas rasas. Entretanto, é importante enfatizar que, para o complexo de Doñana, os aspectos taxonômico, filogenético e funcional da diversidade são mais baixos em áreas artificiais que em áreas naturais. Além disso, já foi indicado que também o número de espécies ameaçadas de extinção é menor em áreas artificiais em comparação com áreas naturais e restauradas (Li et al. 2013, Sebastián-González & Green 2016, Hunt et al. 2018).

A diversidade funcional é significativamente alterada entre os três tipos de áreas úmidas. Essa variação nas funções executadas pelas aves aquáticas entre áreas naturais, restauradas e artificiais pode implicar em alterações nos processos ecossistêmicos que podem levar a diferenças no funcionamento do ecossistema entre os tipos de ambientes. Além disso,

ambientes artificiais sustentam níveis mais baixos de dispersão de atributos funcionais. Isso indica que não somente as áreas naturais, restauradas e artificiais não são equivalentes, mas também que as áreas restauradas são mais similares às áreas naturais com relação à diversidade funcional de aves aquáticas que os sistemas construídos. Por isso, compensar a perda de ecossistemas aquáticos naturais com a construção de sistemas artificiais parece resultar em áreas úmidas com funções alteradas no que se refere às aves aquáticas. Em vez disso, esforços para proteger áreas úmidas naturais e restauradas têm maior chance de serem efetivos para manter a diversidade original de atributos funcionais das aves aquáticas. Não obstante, investigações adicionais de como o uso das áreas úmidas afeta a estrutura funcional são necessárias para que tenhamos uma melhor compreensão do grau de diversidade funcional de aves aquáticas que é sustentado pelas áreas úmidas artificiais em geral. Isso requer pesquisas desenvolvidas em diferentes escalas espaciais (por exemplo, envolvendo tanto as áreas reprodutivas quanto invernantes das espécies migratórias), e que cubram outros tipos de áreas úmidas não compreendidos em nosso estudo, como reservatórios, arrozais e salinas.

## REFERÊNCIAS

- Alcorlo, P. et al. 2014. Assessing the patterns of the invertebrate community in the marshes of Donana National Park (SW Spain) in relation to environmental factors. – *Limnetica* 33: 189-204.
- Bates, D. et al. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. – *J. Stat. Softw.* 67: 1-48.
- Cooper, C. B. and Anderson, S. H. 1996. Significance of invertebrate abundance to dabbling duck brood use of created wetlands. – *Wetlands* 16: 557-563.
- Costanza, R. et al. 2014. Changes in the global value of ecosystem services. – *Glob. Environ. Change* 26: 152-158.
- Dessborn, L. et al. 2011. Geographical and temporal patterns in the diet of pintail *Anas acuta*, wigeon *Anas penelope*, mallard *Anas platyrhynchos* and teal *Anas crecca* in the Western Palearctic. – *Eur. J. Wildlife Res.* 57: 1119-1129.
- Diaz-Delgado, R. et al. 2016. Long-term monitoring of the flooding regime and hydroperiod of Doñana marshes with Landsat time series (1974-2014). – *Remote Sens.* 8: 775.
- Díaz, S. and Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. – *TREE* 16: 646-655.
- Dudgeon, D. et al. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. – *Biol. Rev.* 81: 163-182.

- Frisch, D. et al. 2006. Species richness and distribution of copepods and cladocerans and their relation to hydroperiod and other environmental variables in Donana, south-west Spain. – *Hydrobiologia* 556: 327-340.
- Gagic, V. et al. 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. – *Proc. R. Soc. B* 282: 20142620.
- García, F. and Marín, C. 2006. Doñana, water and biosphere. – Spanish Ministry of Environment, Madrid, [www.islandsonline.org/pdf/Donana%20Water%20and%20Biosphere.pdf](http://www.islandsonline.org/pdf/Donana%20Water%20and%20Biosphere.pdf)
- Garnier, E. et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. – *Ecology* 85: 2630–2637.
- Gawlik, D. E. 2002. The effects of prey availability on the numerical response of wading birds. – *Ecological Monographs* 72: 329-246.
- Gower, J. C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. – *Biometrika* 53: 325–338.
- Green, A. J. et al. 2016. Doñana Wetlands (Spain). – In: Finlayson, C. M. et al. (eds), *The Wetland Book: II: Distribution, Description and Conservation*. Springer, pp. 1-14.
- Green, A. J. et al. 2017. Creating a safe operating space for wetlands in a changing climate. – *Front. Ecol. Environ.* 15: 99–107
- Green, A. J. and Elmberg, J. 2014. Ecosystem services provided by waterbirds. – *Biol. Rev.* 89: 105–122.
- Grillas, P. et al. 1993. Submerged macrophyte seed bank in Mediterranean shallow lakes. – *Biol. Conserv.* 212: 74-85.
- Hamilton, D. J. et al. 2006. Shorebirds, snails, and the amphipod *Corophium volutator* in the upper Bay of Fundy: top-down vs. bottom-up factors, and the influence of compensatory interactions on mudflat ecology. – *Hydrobiologia* 567: 285-306.
- Hidding, B. et al. 2010. Above- and below-ground vertebrate herbivory may each favour a different subordinate species in an aquatic plant community. – *Oecologia* 162: 199-208.
- Hunt, K. L. et al. 2018. Demographic response of Piping Plovers suggests that engineered habitat restoration is no match for natural riverine processes. – *The Condor* 120: 149-165.
- Kleijn, D. et al. 2014. Waterbirds increase more rapidly in Ramsar designated wetlands than in unprotected wetlands. – *J. Appl. Ecol.* 51: 289-298.
- Kloskowski, J. et al. 2009. Complementary use of natural and artificial wetlands by waterbirds wintering in Doñana, south-west Spain. – *Aquat. Conserv.* 19: 815-826.

- Laliberté, E. and Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. – *Ecology* 91: 299-305.
- Laliberté, E. et al. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12. Available from URL: <http://CRAN.R-project.org/package=FD>
- Lenth, R. V. 2016. Least-squares means: the R package lsmeans. – *J. Stat. Softw.* 69: 1-33.
- Li, D. et al. 2013. The importance of artificial habitats to migratory waterbirds within a natural/artificial wetland mosaic, Yellow River Delta, China. – *Bird Conserv. Int.* 23: 184-198.
- Luck, G. W. et al. 2013. Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. – *Plos One* 8: e63671.
- Luck, G. W. et al. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. – *J. Anim. Ecol.* 81: 1065–1076.
- Macias M. et al. 2004. The diet of the Glossy Ibis during the breeding season in Donana, southwest Spain. – *Waterbirds* 27: 234-239.
- Montesinos, A. et al. 2008. The diet of the Night Heron and Purple Heron in the Guadalquivir marshes. – *Ardeola* 55: 161-167.
- Marklund, O. et al. 2002. Effects of waterfowl and fish on submerged vegetation and macroinvertebrates. – *Freshw. Biol.* 47: 2049-2059.
- Márquez-Ferrando, R. et al. 2014. Recently created man-made habitats in Doñana provide alternative wintering space for the threatened Continental European black-tailed godwit population. – *Biol. Conserv.* 171: 127-135.
- Masero, J. A. 2003. Assessing alternative anthropogenic habitats for conserving waterbirds-salinas as buffer areas against the impact of natural habitat loss for shorebirds. – *Biodivers. Conserv.* 12: 1157-1173.
- Mason, N. W. H. et al. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. – *Oikos* 111: 112–18.
- McGill, B. J. et al. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. – *TREE* 21: 178-185.
- Millenium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity and Synthesis*. World Resources Institute.
- Moreno-Mateos, D. et al. 2012. Structural and functional loss in restored wetland ecosystems. – *Plos One* 10: e1001247.

- Mori, A. S. et al. 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. – *Biol. Rev.* 88: 349-364.
- Mouchet, M. A. et al. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. – *Funct. Ecol.* 24: 867-876.
- Mouillot, D. et al. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. – *TREE* 28: 167-177.
- Pekel, J. F. et al. 2016. High-resolution mapping of global surface water and its long-term changes. – *Nature* 540: 418.
- Perennou, C. et al. 2012. Existing areas and past changes of wetland extent in the Mediterranean region: an overview. – *Ecol. Mediterr.* 38: 53-66.
- Race, M. S. and Fonseca, M. S. 1996. Fixing compensatory mitigation: what will it take? – *Ecol. Appl.* 6: 94-101.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rendón, M. A. et al. 2008. Status, distribution and long-term changes in the waterbird community wintering in Doñana, south-west Spain. – *Biol. Conserv.* 141: 1371-1388.
- Rodríguez-Perez, H. and Green, A. J. 2012. Strong effects of waterbirds on benthic communities in shallow lakes. – *Freshw. Sci.* 31: 1273-1288.
- Roshier, D. A. et al. 2002 Responses of waterbirds to flooding in an arid region of Australia and implications for conservation. – *Biol. Conserv.* 106: 399-411.
- Safran, R. J. et al. 1997. Benthic invertebrates at foraging locations of nine waterbird species in managed wetlands of the northern San Joaquin Valley, California. – *Wetlands* 17: 407-415.
- Sanchez, M. I. et al. 2006. Shorebird predation affects density, biomass, and size distribution of benthic chironomids in salt pans: an enclosure experiment. – *J. North. Am. Benthol. Soc.* 25: 9-18.
- Santoro, S. et al. 2010. Formation and growth of a heronry in a managed wetland in Doñana, southwest Spain. – *Bird Study* 57: 515–524.
- Sebastián-González, E. and Green, A. J. 2016. Reduction of avian diversity in created versus natural and restored wetlands. – *Ecography* 39: 001-009.
- Sebastián-González, E. and Green, A. J. 2017. Phylogenetic relatedness of co-occurring waterbird communities: a test of Darwin's competition-relatedness hypothesis. – *J. Avian Biol.* 48: 1372-1382.

- Sekercioglu, C. H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. – *TREE* 21: 464–471.
- Steinmetz, J. et al. 2003. Birds are overlooked top predators in aquatic food webs. – *Ecology* 84: 1324-1328.
- Suding, K. N. 2011. Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42: 465-487.
- Tilman, D. et al. 1997 The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. – *Science* 277: 1300-1302.
- Villéger, S. et al. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. – *Ecology* 89: 2290-2301.
- Walton, M. E. M. et al. 2015. A model for the future: ecosystem services provided by the aquaculture activities of Veta de la Palma, Southern Spain. – *Aquaculture* 448: 382-390.
- Wilman, H. et al. 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. – *Ecology* 95: 2027-2027.
- Zedler, J. B. 2000. Progress in wetland restoration ecology. – *TREE* 15: 402-407.
- Zedler, J. B. and Kercher, S. 2005. Wetland resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. – *Annu. Rev. Environ. Resour.* 30: 39-74.
- Zuur, A. F. et al. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R.* – Springer Science.

APÊNDICE A - Tabela 1. Taxa t e valores de p das comparações par-a-par entre médias dos mínimos quadrados dos diferentes tipos de áreas úmidas para cada índice de diversidade funcional, de acordo com os modelos da tabela 3. Ver a tabela 2 para abreviações.

Índice	Natural - Restaurada		Natural - Artificial		Restaurada - Artificial	
	taxa t	valor de p	Taxa t	Valor de p	Taxa t	Valor de p
FRic	-3,66	<b>&lt;0,001</b>	-0,54	0,85	3,66	<b>&lt;0,001</b>
FEve	0,25	0,967	-1,25	0,427	-1,53	0,28
FDiv	0,43	0,905	1,91	0,139	1,41	0,337
FDis	-1,48	0,3	1,56	0,266	3,25	<b>0,003</b>
CWM.inv	-2,76	<b>0,017</b>	-2,59	<b>0,027</b>	0,59	0,825
CWM.fish	2,16	0,08	-1,02	0,564	-3,5	<b>0,002</b>
CWM.vert	2,73	<b>0,018</b>	4,06	<b>&lt;0,001</b>	0,91	0,633
CWM.carc	0,29	0,953	-0,37	0,956	-0,71	0,759
CWM.fruit	0,09	0,996	4,06	<b>&lt;0,001</b>	3,93	<b>&lt;0,001</b>
CWM.seed	1,69	0,212	0,76	0,729	-1,18	0,465
CWM.plant	0,34	0,937	1,13	0,494	0,73	0,743
CWM.dietP	3,4	<b>0,002</b>	2,07	0,097	-1,83	0,161
CWM.bsurf	3,19	<b>0,005</b>	4,96	<b>&lt;0,001</b>	1,28	0,409
CWM.asurf	1,5	0,292	-2,95	<b>0,01</b>	-4,66	<b>&lt;0,001</b>
CWM.grnd	-2,71	<b>0,019</b>	-1,03	0,556	2,07	0,097
CWM.under	-0,41	0,912	4,02	<b>&lt;0,001</b>	4,47	<b>&lt;0,001</b>
CWM.mid	-4,55	<b>&lt;0,001</b>	0,19	0,98	5,41	<b>&lt;0,001</b>
CWM.stratP	1,53	0,28	2,39	<b>0,046</b>	0,63	0,803
CWM.mass	0,01	0,999	-0,99	0,583	-0,99	0,58

APÊNDICE B - Tabela 2. Valores estimados e erro padrão para os coeficientes das estações reprodutiva e invernante para cada índice de diversidade funcional, e taxa t e valor de p dos testes par-a-par entre estações. Ver tabela 2 para abreviações.

Índice	Reprodutiva		Invernante		Taxa t	Valor de p
	Valor estimado	EP	Valor estimado	EP		
FRic	0,563	0,0213	0,568	0,0216	-0,176	0,86
FEve	0,473	0,0151	0,423	0,0147	2,862	<b>0,005</b>
FDiv	0,797	0,0159	0,668	0,0149	5,965	<b>&lt;0,001</b>
FDis	0,136	0,0037	0,117	0,0036	3,591	<b>&lt;0,001</b>
CWM.inv	0,537	0,0165	0,457	0,0167	3,46	<b>&lt;0,001</b>
CWM.fish	0,116	0,0049	0,079	0,0050	5,387	<b>&lt;0,001</b>
CWM.vert	0,092	0,0046	0,059	0,0046	5,081	<b>&lt;0,001</b>
CWM.carc	0,002	0,0005	0,001	0,0005	1,808	0,072
CWM.fruit	0,006	0,0014	0,013	0,0014	-4,151	<b>&lt;0,001</b>
CWM.seed	0,119	0,0053	0,157	0,0054	-5,059	<b>&lt;0,001</b>
CWM.plant	0,165	0,0124	0,263	0,0125	-5,604	<b>&lt;0,001</b>
CWM.dietP	3,419	0,0638	3,570	0,0643	-2,025	<b>0,044</b>
CWM.bsurf	0,121	0,0095	0,154	0,0096	-2,798	<b>0,006</b>
CWM.asurf	0,695	0,0211	0,662	0,0212	1,419	0,157
CWM.grnd	0,222	0,0202	0,245	0,0203	-0,97	0,333
CWM.under	0,028	0,0027	0,005	0,0028	5,948	<b>&lt;0,001</b>
CWM.mid	0,007	0,0013	0,002	0,0013	3,143	<b>0,002</b>
CWM.stratP	1,864	0,0319	1,952	0,0322	-2,069	<b>0,04</b>
CWM.mass	906,09	55,72	990,82	62,46	-1,225	0,222

APÊNDICE C - Tabela 3. Valores de p das randomizações para os coeficientes dos diferentes tipos de áreas úmidas para cada índice de diversidade funcional. Ver tabela 2 para abreviações.

Índice	Natural	Restaurada	Artificial
FRic	0,102	<b>&lt;0,001</b>	0,301
FEve	0,45	0,838	0,264
FDiv	<b>&lt;0,001</b>	0,744	0,124
FDis	<b>0,046</b>	0,16	0,156
CWM.inv	0,434	<b>0,01</b>	<b>0,002</b>
CWM.fish	<b>&lt;0,001</b>	0,074	0,358
CWM.vert	<b>0,004</b>	<b>0,048</b>	<b>0,004</b>
CWM.carc	0,432	0,784	0,77
CWM.fruit	0,703	0,943	<b>&lt;0,001</b>
CWM.seed	0,16	0,118	0,482
CWM.plant	<b>0,006</b>	0,771	0,272
CWM.dietP	0,202	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,034</b>
CWM.bsurf	<b>0,014</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
CWM.asurf	0,618	0,162	<b>0,006</b>
CWM.grnd	<b>0,024</b>	<b>0,004</b>	0,342
CWM.under	<b>&lt;0,001</b>	0,68	<b>0,002</b>
CWM.mid	0,813	<b>&lt;0,001</b>	0,759
CWM.stratP	0,352	0,121	<b>0,015</b>
CWM.mass	0,254	0,988	0,316

#### 4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Avaliando as tendências temporais dos componentes da estrutura funcional e da assembleia das comunidades de aves aquáticas em áreas úmidas protegidas, encontramos que de uma maneira geral as comunidades têm tido um incremento de espécies que ocupam nichos ecológicos antes vagos. Ao mesmo tempo, as diferenças na ocupação do espaço funcional têm diminuído entre áreas úmidas. Esse processo pode ser devido a um aumento na disponibilidade de recursos alimentares e/ou à proteção das áreas nas últimas décadas. Apesar de a qualidade ambiental das áreas não ter sido completamente restaurada, a proteção de cada local parece estar contribuindo para a recuperação das funções sustentadas pelas comunidades locais de aves. É possível que outros fatores estejam influenciando o aumento da riqueza e consequentes mudanças na estrutura e dissimilaridade funcionais, como programas de reintrodução de espécies e aumento regional da temperatura. Entretanto, como a nossa avaliação das tendências temporais não inclui outras variáveis explanatórias, as nossas inferências podem ser apenas indiretas. Além disso, devido ao comportamento migratório de várias espécies, as tendências locais parecem ser também influenciadas por tendências geográficas mais amplas, sugerindo que alterações em outras áreas úmidas podem influenciar no número de espécies invernantes presentes nas áreas úmidas valencianas.

Comparando índices uni e multidimensionais de diversidade funcional entre áreas úmidas naturais, restauradas e artificiais, encontramos uma alteração significativa entre os três tipos de áreas úmidas. Essa variação nas funções executadas pelas aves aquáticas pode causar uma alteração nos processos ecossistêmicos, o que implicaria em diferenças no funcionamento do ecossistema entre os três tipos de áreas úmidas. Além disso, a reduzida dispersão funcional nas áreas artificiais indica que não somente os três tipos de áreas úmidas não são equivalentes, como também que as áreas restauradas são mais similares às áreas naturais com relação à diversidade funcional de aves aquáticas. Por isso, sugerimos que compensar a perda de áreas úmidas naturais com a criação de áreas artificiais resulta em sistemas com alterações nas funções desempenhadas pelas aves. Concluímos que esforços para proteger áreas úmidas naturais e restauradas são mais eficientes para manter a diversidade funcional original das aves aquáticas que a construção de ecossistemas artificiais.