

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

BÁRBARA DUNCK OLIVEIRA

**Diversidade funcional e estratégias adaptativas de algas
perifíticas em planície de inundação**

Maringá
2013

BÁRBARA DUNCK OLIVEIRA

**Diversidade funcional e estratégias adaptativas de algas
perifíticas em planície de inundação**

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 a obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues

Maringá
2013

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

O48d Oliveira, Bárbara Dunck, 1984-
Diversidade funcional e estratégias adaptativas de algas perifíticas em planície de inundaç o / Bárbara Dunck Oliveira. -- Maringá, 2013.
64 f. : il. (algumas color.).
Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2013.
Orientadora: Prof.ª Dr.ª Liliana Rodrigues.
1. Algas perifíticas - Comunidades, Ecologia de - Diversidade de espécies e estratégias - Planície de inundaç o - Alto rio Paran . 2. Perifiton de  gua doce - Diversidade funcional e beta funcional - Planície de inundaç o - Alto rio Paran . I. Universidade Estadual de Maring . Departamento de Biologia. Programa de P s-Graduaç o em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -579.8178209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

BÁRBARA DUNCK OLIVEIRA

Diversidade funcional e estratégias adaptativas de algas perifíticas em planície de inundação

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.^a Dr.^a Liliana Rodrigues
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Carla Ferragut
Instituto de Botânica de São Paulo

Prof. Dr. João Carlos Nabout
Universidade Estadual de Goiás

Dr.^a Luzia Cleide Rodrigues
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Dr.^a Cláudia Costa Bonecker
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 04 de dezembro de 2013.

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

Dedico

*Aos meus amores, meus pais, Silvio Reinaldo de Oliveira e Rosemari Elizabeth
Dunck Oliveira, e meus irmãos Arthur Dunck Oliveira e Eduardo Dunck
Oliveira, que mesmo distantes à tantos anos, sempre me incentivaram a percorrer
os meus sonhos e nunca desistir...*

AGRADECIMENTOS

O início deste sonho se deu em meados de 2006, durante estágio no setor de Hidrobiologia, em uma empresa de saneamento, quando me deparei com as criaturas microscópicas mais lindas da “face da água”. Por isso não poderia deixar de expressar os meus agradecimentos às todas as pessoas maravilhosas que cruzaram meu caminho desde então.

*Primeiramente gostaria de agradecer aos meus pais, **Silvio Reinaldo e Rosemari**. Vocês me proporcionaram todas as oportunidades para que este sonho se realizasse... Vocês são meu exemplo, meu tudo... obrigada por todo o amor, carinho, paciência, apoio em minhas decisões, e esforço para que eu alcançasse minha realização pessoal e profissional. Devo tudo a vocês! Amo muito e tenho saudades sempre!*

*Aos meus irmãos **Arthur e Eduardo**, que sempre demonstraram incentivo, e pelo amor, carinho e amizade, e principalmente paciência, em todos os momentos. Amo muito! Saudades sempre!*

*À Prof. Dr.^a **Liliana Rodrigues**, minha orientadora, amiga e conselheira. Obrigada por apoiar minhas decisões, e mostrar que eu era capaz de tudo que realizamos. Até parece que foi ontem quando liguei dizendo: “Poxa Lica, não vão chamar os classificados esse ano!?” , após o resultado da seleção de 2010. E não chamaram!*

*Aos membros da banca examinadora de doutorado, Dr.^a **Carla Ferragut**, Dr. **João Carlos Nabout**, Dr.^a **Carina Moresco**, Dr.^a **Luzia Cleide Rodrigues**, Dr.^a **Cláudia Costa Bonecker**, Prof. Dr. **Fábio Amôdeo Lansac-Tôha**, que aceitaram tão prontamente ler a tese e participar da banca, mesmo com tão pouco tempo hábil para leitura. Muito obrigada!*

Ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA), Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia) e ao projeto Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (CNPq-PELD-Brasil) pela logística e infraestrutura disponibilizadas, essenciais para a realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de doutorado e bolsa de doutorado sandwich, e ao Programa de Excelência Acadêmica (PROEX) pelo custeio de participação em dois congressos internacionais, três nacionais e estágios durante o doutorado.

*À todos os funcionários do PEA e Nupélia, em especial às secretárias do PEA, **Aldenir Oliveira** e **Jocemara dos Santos**. Meu muito obrigada pela atenção, amizade e soluções de problemas. Aos funcionários da biblioteca setorial do Nupélia, **Maria Salete**, por toda ajuda com artigos indisponíveis, e **João**, pela atenção de sempre. Ao **Jaime Luiz Lopes Pereira** pela produção dos mapas utilizados na tese.*

*Aos funcionários da Base de Pesquisa Avançada do Nupélia, **Sebastião Rodrigues**, **Alfredo da Silva**, **Froira Justino Alves**, e aos barqueiros “**Lucão**” e “**Goiaba**”, além do **Valdir Aparecido Capatti** “**Tato**” e **Valmir Alvez Teixeira** “**Gazo**” pelas orientações e paciência em campo. Aos motoristas **Celso Pereira dos Santos** (Celsão) e **Valdenir Ferreira de Souza** por sempre nos levarem em segurança em nossas viagens. Ao **Paulo Custódio Pinto** pelo auxílio com equipamentos de multimídia em apresentações.*

*À **Maria do Carmo Roberto**, pelos ensinamentos e por analisar e disponibilizar os dados limnológicos do PELD necessários para o desenvolvimento deste estudo.*

À professora **Dr.^a Sueli Train**, **Dr.^a Luzia Cleide Rodrigues** e **Dr.^a Susicley Jati** por todos os ensinamentos e discussões de trabalhos.

À todos os professores do PEA, pelas aulas e ensinamentos, e em especial ao Prof. **Dr. Luiz Carlos Gomes** e Prof.^a **Dr.^a Evanilde Benedito** por aceitarem participar e contribuir em minha banca de qualificação de doutorado.

Aos professores **Dr. Marcus Vinícius Cianciaruso** (UFG) e professora **Dr.^a Fabiana Schneck** (FURG) pelos estágios realizados e discussão de resultados da tese.

À minhas queridas amigas e companheiras de república, **Paula Prado Bustamante**, **Jascieli Carla Bortolini** e **Priscilla Guedes Gambale**. Não tenho palavras para agradecer todo o nosso convívio juntas. Espero que tenhamos sucesso em nossas escolhas, e que amizade e cumplicidade dure por toda a vida!

À todos os amigos do PEA, em especial à **Adalgisa Cabral**, **Deise Morais**, **Diogo Castanho Amaral**, **Ana Paula Fernandes** e **Taise Miranda Lopes**. Obrigada por todos os momentos de descontração, coletas em campo, churrascos, viagens... Espero que tenhamos sucesso em nossas escolhas e que nossa amizade esteja sempre presente!

À todos os amigos e colegas do laboratório de perifíton do Nupélia, em especial à **Vanessa M. Algarte**, **Natália S. Siqueira**, **Andressa Bichoff**, **Luciana Carapunarla**, **Jaques Everton Zanon**, **Nicolli Ozório** e **Érika Neif**. Obrigada pela amizade, companheirismo e discussões teóricas e ficológicas.

Aos amigos do **Centro de Tradições Gaúchas de Maringá**, **Lígia**, **Geovani**, **Paulo**, **Luciana**, **Carlos Alexandre**, **Maicon**, **Amanda**, **João Milton**, **Mayra**, **Guilherme**, **Evanilda**, **Luiz Cláudio**, **Tânia**, **Airton**, por tantos momentos felizes, ensaios, costelas e chimarrão.

Aos amigos portugueses e agregados **João Ramadas**, **Carla Silva**, **Eva Fernandes**, **Diana Souza**, **Nélia Nobre**, **Paulo Geraldes**, **Daniela Batista**, **Sofia Duarte**, **Isabel Fernandes**, **Arunava Pradhan**, **Bruno Antunes**, **Francisco Carvalho**, **José Trabulo**, **Arthur Ribeiro**, **Fábio Faria**, **Patrícia Rabelo**, amigos da **Aventura da Saúde Rita Começanha** e **Helena Moura**. Muito obrigada pela ótima companhia e ensinamentos! Espero vocês aqui!

À minha querida amiga **Rosana D'arc** por tudo! Até pelas loucuras.

À professora **Dr.^a Cláudia Pascoal** por ter aceitado me orientar durante o doutorado sanduíche, e as professoras **Dr.^a Fernanda Cássio** e **Dr.^a Ana Cristina Gomes da Cunha**, e a todos os integrantes do grupo de Ecologia Funcional do Centro de Biologia Molecular e Ambiental da Universidade do Minho (Braga-Portugal), pelo convívio, amizade e muito trabalho.

Com carinho, ao **João Ramadas**, **Carla Silva** e **Vanessa M. Algarte** pela revisão de partes da tese, nos momentos finais.

Todos os amigos e companheiros da UFG e SANEAGO. Em especial à **Dr.^a Ina de Souza Nogueira**, pela orientação e amizade desde a iniciação científica até o mestrado, e ensinamentos até hoje, **Dr.^a Sirlene Aparecida Felisberto**, pela amizade, co-orientação no mestrado, ajuda e ensinamentos até hoje, aos amigos ficólogos **Dr. Weliton José da Silva**, **Dr.^a Fernanda Melo Carneiro**, **Watson Arantes Gama-Júnior**, **Juliano Eduardo**, **Carla Patrícia**, **Frederico**, aos amigos da SANEAGO, **Cristiana**, **Rafaela**, **Mina**, **Márcia**, **Paula**, **Meire**. À todos os amigos da **Ecologia e Evolução da UFG**, turma de **2008-2010**, e de **Ciências Biológicas** turma **2003-2007 noturna**.

A toda família **Dunck-Oliveira** pelo amor, carinho e apoio de sempre, principalmente à vovó **Marta**, vovô **Augusto**, vovó **Genny** e vovô **João**. Saudades de todos!

À Deus, por sempre iluminar minhas escolhas.

“Cada segundo é tempo para mudar tudo para sempre”.

Charles Chaplin

Diversidade funcional e estratégias adaptativas de algas perifíticas em planície de inundação

RESUMO

Sínteses sobre biodiversidade devem considerar o aspecto funcional das espécies para uma melhor compreensão dos processos envolvidos em ecologia de comunidades e funcionamento ecossistêmico. Esta análise é pioneira em avaliar a diversidade funcional e diversidade beta taxonômica e funcional de algas perifíticas em planície de inundação. A comunidade de algas perifíticas foi avaliada em substratos naturais em dois anos consecutivos em lagos de planície de inundação. Em uma primeira abordagem os filtros ambientais foram testados como estruturadores da diversidade funcional destas comunidades em dois períodos hidrológicos. Nas demais abordagens foram avaliadas as diversidades beta funcional e taxonômica das algas perifíticas, a relação entre elas e a suas desconstruções (*turnover* e resultante de aninhamento), e se a dissimilaridade ambiental dos lagos relacionava-se com as dissimilaridades beta funcional e taxonômica. A matriz funcional foi composta de quatro características funcionais das espécies, utilizada para a construção dos dendrogramas funcionais. Os principais padrões demonstrados foram que maiores valores de diversidade funcional de comunidades de algas perifíticas estão relacionados com período de águas altas e com ambientes menos impactados; que não houve indícios de que os filtros ambientais estruturam a diversidade funcional de algas perifíticas em lagos planície de inundação, e que a limitação da dispersão é um fator importante nesta estruturação; que a diversidade beta funcional e taxonômica nestas comunidades podem revelar tendências diferenciadas, com alta diversidade beta taxonômica e baixa diversidade beta funcional, porque há grande redundância nas características funcionais entre as espécies, mesmo entre lagos dissimilares limnologicamente. Constatamos a importância da determinação de padrões de diversidade beta taxonômica e funcional de algas perifíticas, e que o uso de características funcionais deve ser feito de forma cautelosa, com características que representem seu nicho. Incentiva-se a continuidade da avaliação das características funcionais desses organismos em planícies de inundação e em outros ecossistemas aquáticos.

Palavras-chave: Características funcionais. Dendrograma funcional. Diversidade beta funcional. Diversidade beta taxonômica. Regras de montagem.

Functional diversity and adaptative strategies of periphytic algae in floodplain

ABSTRACT

This study emphasizes that syntheses on biodiversity should consider the functional aspect of the species towards better understanding of the processes involved in community ecology and ecosystem functioning. This study is the first to assess the functional diversity and the functional and taxonomic beta diversity of periphytic algae in floodplain. For this, periphytic algae were evaluated on natural substrates, in two consecutive years in floodplain lakes. In a first approach the environmental filters were tested as structuring the functional diversity of these communities in two hydrological periods. In consecutive approaches, the objectives aimed to evaluate the functional and taxonomic beta diversity of these communities, what was the relationship between them and their partitioned components, and if environmental dissimilarity of the lakes was related to the functional and taxonomic beta dissimilarity. For the entire thesis the functional matrix comprised four functional traits of the species, and was used for construction of functional dendrograms. The main patterns demonstrated by this study were: i) that higher values of periphytic algae functional diversity are related to high-water period and less impacted environments; ii) there is no evidence that environmental filters are structure for the periphytic algae functional diversity in floodplain, and that dispersion-restricting is an important factor in this structure; iii) the taxonomical and functional beta diversity of these organisms may reveal different patterns; iv) surprisingly high taxonomic beta diversity not reveals high functional beta diversity, because there is a large redundancy in functional traits among species, even between dissimilar lakes. That way, was proved the necessity of to incorporate functional approach in studies of periphytic algae, and is an incentive to continue the evaluation of the periphytic algae functional traits on floodplains and other aquatic ecosystems.

Keywords: Traits. Functional dendrogram. Functional beta diversity. Taxonomic beta diversity. Assembly rules.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	11
	REFERÊNCIAS.....	14
2	FILTROS AMBIENTAIS ESTRUTURAM A DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ALGAS PERIFÍTICAS EM LAGOS DE PLANÍCIES DE INUNDAÇÃO?	17
	RESUMO.....	17
	ABSTRACT	17
2.1	INTRODUÇÃO	18
2.2	MATERIAL E MÉTODOS	20
2.2.1	Área de estudo.....	20
2.2.2	Delineamento amostral.....	21
2.2.2.1	Variáveis ambientais.....	21
2.2.2.2	Algas perifíticas.....	22
2.2.3	Análise dos dados.....	23
2.3	RESULTADOS	24
2.3.1	Variáveis ambientais.....	24
2.3.2	Algas perifíticas.....	26
2.4	DISCUSSÃO	31
	REFERÊNCIAS	35
3	PADRÕES CONTRASTANTES DE DIVERSIDADE BETA FUNCIONAL E TAXONÔMICA: COMPREENSÃO PARA COMUNIDADE DE ALGAS PERIFÍTICAS EM PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO	41
	RESUMO	41
	ABSTRACT.....	42
3.1	INTRODUÇÃO	43
3.2	MÉTODOS	45
3.2.1	Área de estudo.....	45
3.2.2	Delineamento amostral.....	46
3.2.2.1	Variáveis abióticas	46
3.2.2.2	Algas perifíticas	47
3.2.3	Análise dos dados.....	47
3.3	RESULTADOS	48
3.4	DISCUSSÃO.....	56
3.5	CONCLUSÕES.....	59
	REFERÊNCIAS	60
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	64

1 INTRODUÇÃO GERAL

Um dos principais questionamentos em Ecologia é entender os processos que influenciam a organização e o estabelecimento das comunidades, e quais suas implicações para a manutenção da biodiversidade e de processos ecossistêmicos (McGill *et al.*, 2006).

O estudo da biodiversidade tem tradicionalmente focado na quantificação de padrões de diversidade de espécies e na determinação dos processos ecológicos e evolucionários que os conduzem (Swenson, 2011). Contudo, o termo biodiversidade não engloba apenas a diversidade de espécies (diversidade alfa), já que dois locais podem ter uma diversidade de espécies semelhante, diferindo porém no funcionamento do ecossistema. São as características funcionais das espécies que determinam o funcionamento das comunidades, e conseqüentemente dos ecossistemas (Tilman, 2001; Petchey & Gaston, 2006).

Dessa forma, o entendimento das estruturações das comunidades e processos ecossistêmicos está diretamente relacionado com as estratégias adaptativas ou características funcionais das espécies. Por isso, sínteses sobre biodiversidade devem considerar esse aspecto funcional para uma melhor compreensão dos processos envolvidos na manutenção da biodiversidade, e em como a biodiversidade pode ser mantida e conservada em vista às mudanças ambientais (Lavergne *et al.*, 2010).

O conceito de limite à similaridade da teoria do Nicho prediz que as diferenças nas características fisiológicas e morfológicas das espécies permitem a sua coexistência. Tais diferenças podem ser consideradas traços ou características funcionais (Diaz & Cabido, 2001), que compreendem qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável em nível de indivíduo, que interferem indiretamente na eficácia do desenvolvimento do organismo, como crescimento, reprodução e sobrevivência (Weithoff, 2003; McGill *et al.*, 2006). A extensão de dissimilaridade de traços funcionais entre espécies também é denominada diversidade funcional (Tilman, 2001; Petchey & Gaston, 2002).

Neste contexto, a diversidade funcional considera as características funcionais das espécies de um dado sistema (Petchey & Gaston, 2006). O estudo da diversidade funcional tem se tornado importante por vários aspectos. É um conceito ligado aos bens, serviços e propriedades do ecossistema (como as funções de decomposição,

produtividade e ciclagem de nutrientes) (Sobral & Cianciaruso, 2012) e por isso estudos têm relacionado este conceito ao funcionamento de ecossistemas (Weithoff, 2003, Petchey & Gaston, 2006). Essa relação ocorre porque a diversidade funcional estima as diferenças entre organismos diretamente a partir de suas características funcionais (Diaz & Cabido, 2001). Assim, a expectativa geral é que altos valores de diversidade funcional sejam relacionados com comunidades mais eficientes, com melhor utilização dos recursos disponíveis e melhor funcionamento ecossistêmico (Sobral & Cianciaruso, 2012).

Além disso, também podemos avaliar as mudanças das estratégias das espécies ao longo do tempo ou no espaço através de métricas de dissimilaridade funcional, ou diversidade beta funcional (Swenson *et al.*, 2012a). Os estudos de diversidade beta tem tradicionalmente focado na variação na composição de espécies no espaço ou no tempo (Melo *et al.*, 2011). Porém, o interesse em incluir características intrínsecas das espécies tem aumentado (Swenson, 2011). Medidas de diversidade beta funcional constituem um conjunto de métricas que avaliam a dissimilaridade funcional de comunidades no tempo ou no espaço, incorporando características funcionais ou evolucionárias das espécies nas estimativas (Swenson, 2011; Swenson *et al.*, 2011a; Swenson *et al.*, 2012a).

Para os processos direcionadores da estruturação das comunidades e processos ecossistêmicos, vários fatores são avaliados, desde mecanismos determinísticos baseados na teoria do Nicho ecológico e em interações de teia trófica, até mecanismos estocásticos baseados em modelos de dispersão e processos biogeográficos (Pausas & Verdú, 2010). Para mecanismos baseados na teoria do nicho podemos citar dois fatores chave, os filtros ambientais e a similaridade limitante, também conhecidos como regras de montagem (*assembly rules*) (Sobral & Cianciaruso, 2012). As teorias sobre filtros ambientais propõem que um dado *habitat* e conjunto de condições ambientais selecionam espécies com estratégias similares ao facilitar o estabelecimento de apenas determinadas espécies (Cornwell & Ackerly, 2009; Weiher *et al.*, 2011). Como resultado, as comunidades locais apresentariam espécies funcionalmente semelhantes.

Em contraste, a limitação de similaridade resultaria em comunidades com espécies funcionalmente distintas, pois esta teoria estabelece que apenas espécies com baixa sobreposição de nicho poderiam coexistir, uma vez que espécies com nichos similares em uma mesma comunidade tendem a sofrer exclusão competitiva (Funk *et al.*, 2008; Katabuchi *et al.*, 2012). Por outro lado, os mecanismos estocásticos e

biogeográficos sugerem que variações na composição das comunidades ocorrem devido a efeitos estocásticos de dispersão e demografia (Hubbell, 2001).

Apesar da importância da incorporação de características funcionais nos estudos de biodiversidade, atualmente ainda neste aspecto as comunidades vegetais são as mais estudadas (veja Tilman, 2001; Laliberté *et al.*, 2010; Sobral & Cianciaruso, 2012; Katabuchi *et al.*, 2012 para referências). E recentemente essa ênfase ainda apresenta destaque, como pode ser visto em um volume completo de setembro de 2013 (v.24) do periódico científico *Journal of Vegetation Science*.

Entre os organismos aquáticos, as algas são importantes produtores primários, capturam carbono, produzem oxigênio (Stevenson, 1996) e constituem a base alimentar das teias tróficas (Moschini-Carlos, 1999). As algas em geral possuem estratégias que lhes conferem sobrevivência em seus *habitat*. Por sua vez, as algas perifíticas podem se fixar aos diferentes substratos, através de células diferenciadas para fixação ou por formação de pedúnculos mucilaginosos (Stevenson, 1996). O conhecimento da dinâmica das estratégias funcionais e características funcionais das espécies algais e o entendimento simplificado da organização dessas comunidades, em resposta a mudanças ambientais, contribuem para gerar previsões e generalizações em ecologia de comunidades, e ainda fornecem ferramentas para gestão e manejo dos ecossistemas (Weithoff, 2003; Ferragut & Bicudo, 2010).

Em sistemas aquáticos de planícies de inundação, os pulsos hidrológicos regulam processos físicos, químicos e biológicos, porque envolvem troca lateral de água, nutrientes e organismos entre o canal principal dos rios (ou lago) e a área da planície conectada (Junk & Wantzen, 2004). Por isso a análise do regime hidrológico dos rios associados a esses ecossistemas ocupa papel central na interpretação dos processos ecológicos (Rodrigues & Bicudo, 2004). Porém, ainda atualmente, esses ecossistemas figuram entre os ecossistemas mais ameaçados no planeta, e estão continuamente sujeitos a impactos causados por atividades antrópicas na água e na terra (Gopal & Junk, 2000).

A fundamentação teórica e pressupostos apresentados nesta introdução geral demonstraram todos os aspectos envolvidos nesta pesquisa. De forma geral, buscou-se avaliar as estratégias adaptativas (características funcionais) de algas perifíticas e a diversidade funcional em planície de inundação. Os questionamentos específicos foram desenvolvidos como segue:

- 1 Filtros ambientais estruturam a diversidade funcional de algas perifíticas em lagos de planícies de inundação? (Do environmental filters structure the functional diversity of periphytic algae in floodplains?);
- 2 Padrões contrastantes de diversidade beta funcional e taxonômica: compreensão para comunidade de algas perifíticas em planície de inundação (Contrasting patterns in functional and taxonomic beta diversity: insights to periphytic algae in floodplain).

REFERÊNCIAS

- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109-126.
- Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (11): 646-655.
- Ferragut, C. & Bicudo, D.C. 2010. Periphytic algal community adaptive strategies in N and P enriched experiments in a tropical oligotrophic reservoir. *Hydrobiologia* 646: 295–309.
- Funk, J.L., Cleland, E.E., Suding, K.N. & Zavaleta, E.S. 2008. Restoration through reassembly: Plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 695-703.
- Gopal, B. & Junk, W.J. 2000. Biodiversity in wetlands: an introduction. In: *Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation* (Gopal, B., Junk, W.J. & Davis, J.A., eds.). vol. 1, Leiden, Backhuys Publishers, pp. 1-10.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Junk, W.J. & Wantzen, K.M., 2004. The Flood Pulse Concept: New Aspects, Approaches, and Applications- An Update. In: *Proceedings of the 2nd Large River Symposium (LARS)*, Pnom Penh, Cambodia [Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission (Welcomme, R. & Petr T., eds.). Bangkok, FAO Regional Office for Asia and the Pacific. pp. 117–149.
- Katabuchi, M., Kurokawa, H., Davies, S.J., Tan, S. & Nakashizuka, T. 2012. Soil resource availability shapes community trait structure in the species-rich dipterocarp forest. *Journal of Ecology* 100: 643-651.

- Laliberté, E., Wells, J.A., Declerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., Mcnamara, S., Morgan, J.W., Merlos, D.S., Vesk, P.A., Mayfield, M.M. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13 (1): 76-86.
- Lavergne, S., Moquet, N., Thuiller, W. & Ronce, O. 2010. Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 321-350.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178–185.
- Melo, A.S., Schneck, F., Hepp, L.U., Simões, N.R., Siqueira, T. & Bini, L.M. 2011. Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia* 23: 318-331.
- Moschini-carlos, V. 1999. Importância, estrutura e dinâmica da comunidade perifítica nos ecossistemas aquáticos continentais In: *Perspectivas na limnologia Brasileira* (Pompêo, M.L.M., ed.). pp. 1-11.
- Pausas, J.G. & Verdu, M. 2008 Fire reduces morphospace occupation in plant communities. *Ecology* 89: 2181–2186.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411.
- Sobral, F.L. & Cianciaruso, M.V. 2012. Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal* 28 (4): 617-631.
- Stevenson, R.J. 1996. An introduction to algae ecology in freshwater benthic habitats. *In Algal Ecology in Freshwater Benthic Ecosystems* (R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, R.L. Lowe, eds.). Academic Press, San Diego, pp. 3–30.
- Swenson, N.G. 2011. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany* 98 (3): 472–480.

- Swenson, N.G., Anglada-Cordero, P. & Barone, J.A. 2011a. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 877–884.
- Swenson, N.G., Stegen, J.C., Davies, S.J., Erickson, D.L., Forero-Montana, J., Hurlbert, A.H., Kress, W.J., Thompson, J., Uriarte, M., Wright, S.J. & Zimmerman, J.K. 2012. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. *Ecology* 93 (3): 490–499.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. In *Encyclopedia of Biodiversity* (Levin, S.A., ed.). San Diego, Academic Press, pp. 109–120.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. & Bentivenga, S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical transactions of the royal society Biological Sciences* 366: 2403–2413.
- Weithoff, G. 2003. The concepts of ‘plant functional types’ and ‘functional diversity’ in lake phytoplankton: a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology* 48: 1669–1675.

2 FILTROS AMBIENTAIS ESTRUTURAM A DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ALGAS PERIFÍTICAS EM LAGOS DE PLANÍCIES DE INUNDAÇÃO?= DO ENVIRONMENTAL FILTERS STRUCTURE THE FUNCTIONAL DIVERSITY OF PERIPHYTIC ALGAE IN FLOODPLAINS?

RESUMO

Os filtros ambientais atuam como regras de montagem para comunidades ecológicas, por direcionar o estabelecimento de espécies com características similares. A diversidade funcional avalia as diferenças entre as espécies através das características funcionais. Este estudo foi realizado em planície de inundação e para testar regras de assembleia considerou-se que lagos conectados pertencentes à uma mesma sub-bacia em período de águas baixas, e lagos de sub-bacias diferentes em águas altas, são similares entre si limnologicamente. Testou-se que a diversidade funcional de algas perifíticas será menor que o esperado ao acaso em águas baixas em lagos de uma mesma sub-bacia, e em águas altas em lagos de diferentes sub-bacias. Foram avaliadas quatro características funcionais de algas perifíticas de seis lagos em dois anos. A diversidade funcional foi calculada a partir de um dendrograma funcional das espécies, através do índice distância média de pares, e comparada com modelos nulos. Maior diversidade funcional se deu em águas altas e em ambientes menos impactados, relacionados principalmente à maior riqueza e densidade funcional. Este estudo revelou indícios que os filtros ambientais não estruturam a diversidade funcional de algas perifíticas em planície de inundação, e que a limitação da dispersão é um fator importante nesta estruturação.

Palavras-chave: características funcionais, modelos nulos, perifíton, pulso de inundação, regras de montagem

ABSTRACT

Environmental filters act as ecological assembly rules for ecological communities, for guiding the establishment of species with similar characteristics. Functional diversity evaluates differences between species through the functional traits. This study was conducted in floodplain, and to test assembly rules was considered that lakes connected

belonging to the same sub-basin in low water period, and lakes of different sub-basins at high water, are similar to each other in terms of limnological features. We tested that the functional diversity of periphytic algae will be smaller than expected by chance in lakes of the same sub-basin, and in high water in lakes of different sub-basins. Four functional traits of periphytic algae were evaluated in six lakes for two years. Functional diversity was calculated from a functional dendrogram of the species through the index of mean pairwise distance and compared with null models. Greater functional diversity occurred at high water and less impacted environments, related mainly to the greater richness and density of functional traits. This study found evidence that environmental filters do not structure the functional diversity of periphytic algae in floodplain, and that limiting dispersion is an important factor in this structure.

Keywords: assembly rules, flood pulse, null models, periphyton, traits

2.1 INTRODUÇÃO

A busca por padrões e generalizações na estruturação de comunidades de espécies é um questionamento constante em ecologia. Uma das explicações para esta procura é que existem conjuntos de regras que podem atuar na formação e manutenção (montagem) das comunidades (Sobral & Cianciaruso, 2012). *Assembly rules* ou regras de montagem são processos ecológicos impostos sobre um banco regional de espécies que determinam a estrutura das comunidades, e definem os padrões de diversidade no espaço e no tempo (Keddy, 1992).

Entre as regras de montagem, existem os filtros ambientais, ou conjunto de condições ambientais que podem facilitar o estabelecimento de espécies com características similares, que apresentem requisitos para colonizar, se estabelecer e persistir em um dado *habitat* (Cornwell & Ackerly, 2009; Weiher et al., 2011). Por outro lado a similaridade limitante estabelece que apenas baixa sobreposição de nicho permitiria a coexistência de espécies em escala local (Funk et al., 2008). Assim, por esses processos serem dependentes da escala, espera-se que filtros ambientais sejam mais importantes em escalas espaciais maiores, e que similaridade limitante estructure comunidades em menores escalas (Webb et al., 2002).

Entre organismos aquáticos, as algas perifíticas são importantes para fixação de carbono e produção de oxigênio (Stevenson, 1996). Entretanto, pouco se sabe sobre a dinâmica e resposta das estratégias funcionais desses organismos ligadas a distúrbios ambientais (Dunck et al., 2013b). Uma forma de avaliar as estratégias ou características funcionais é através da diversidade funcional. A diversidade funcional estima as diferenças entre organismos diretamente a partir de suas características funcionais (Diaz & Cabido, 2001). Dessa forma, está diretamente relacionada com o funcionamento e manutenção dos processos ecológicos, porque não apenas o número de espécies, mas as suas características funcionais influenciam o funcionamento das comunidades (Tilman, 2001; Petchey & Gaston, 2006). Assim, a expectativa geral é que altos valores de diversidade funcional sejam relacionados com comunidades mais eficientes e melhor funcionamento do ecossistema, com melhor utilização dos recursos disponíveis (Sobral & Cianciaruso, 2012).

A flutuação do nível d'água é um elemento importante em ecossistemas aquáticos. Em sistemas de planície de inundação as áreas inundadas pelo transbordamento de rios e lagos dependem da flutuação periódica dos níveis d'água (Goldsborough & Robinson, 1996; Junk & Wantzen, 2004). Assim, os distúrbios causados por esses eventos são fatores essenciais no rearranjo de características físicas e consequentemente na organização e dinâmica de ecossistemas aquáticos (Death, 2010).

Considerando que em planície de inundação lagos pertencentes à mesma sub-bacia e permanentemente conectados ao rio principal em período de águas baixas são similares entre si quanto as características limnológicas (Taniguchi et al., 2004; Thomaz et al., 2007), que lagos de sub-bacias diferentes se tornam mais similares quanto as características limnológicas (Roberto et al., 2009) em período de águas altas (pulso de inundação); e que filtros ambientais estruturam as comunidades predominantemente em escalas espaciais maiores, testou-se as hipóteses de que a diversidade funcional será menor que o esperado ao acaso em águas baixas em lagos pertencentes a uma mesma sub-bacia; em águas altas em lagos de diferentes sub-bacias. Como predições é esperado que nestes casos os filtros ambientais atuem na estruturação destas comunidades, proporcionando o desenvolvimento de espécies com características funcionais similares, o que denota menor diversidade funcional.

Para isto nós avaliamos em dois anos consecutivos as características funcionais das comunidades de algas perifíticas de seis lagos permanentemente conectados ao rio principal de duas sub-bacias em planície de inundação. A partir das características

funcionais foram construídas as matrizes funcionais para os cálculos da diversidade funcional. Os valores de diversidade funcional das comunidades foram quantificados e comparados com o valor médio de comunidades geradas ao acaso, através de modelos nulos. Com isso testamos se as espécies coexistentes nas comunidades eram mais ou menos similares do que se esperaria ao acaso.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado nos anos de 2010 (período de águas altas) e 2011 (período de águas altas e baixas) em seis lagos pertencentes a planície de inundação do alto rio Paraná. Os lagos são permanentemente conectados ao rio principal, e estão inseridos em duas sub-bacias, sub-bacia do Rio Ivinhema (Lago Patos- 22°49'33.66"S; 53°33'9.9"W, Lago Sumida- 22°46'54.78"S; 53°29' 22.2"W, Lago Peroba- 22°54' 30.3"S; 53°38' 24.3"W) e sub-bacia do rio Paraná (Lago Bilé- 22°45'13.56"S; 53°17' 9.48"W, Lago Leopoldo- 22°45' 24"S; 53°16' 7.98"W, Lago Pau Véio- 22°44'50.76"S; 53°15'11.16"W) (Fig. 1).

Todos estes lagos são considerados rasos (< 3,0 m de profundidade em média) e em geral a conexão apresenta 8 m de largura. Em período de águas altas, níveis hidrométricos médios do rio Paraná em torno de 4,5 m proporcionam escoamento do rio Paraná para a sub-bacia do Rio Ivinhema e a inundação de toda a área da planície com conectividade entre os ambientes de ambas sub-bacias (Souza-Filho & Stevaux, 2004).

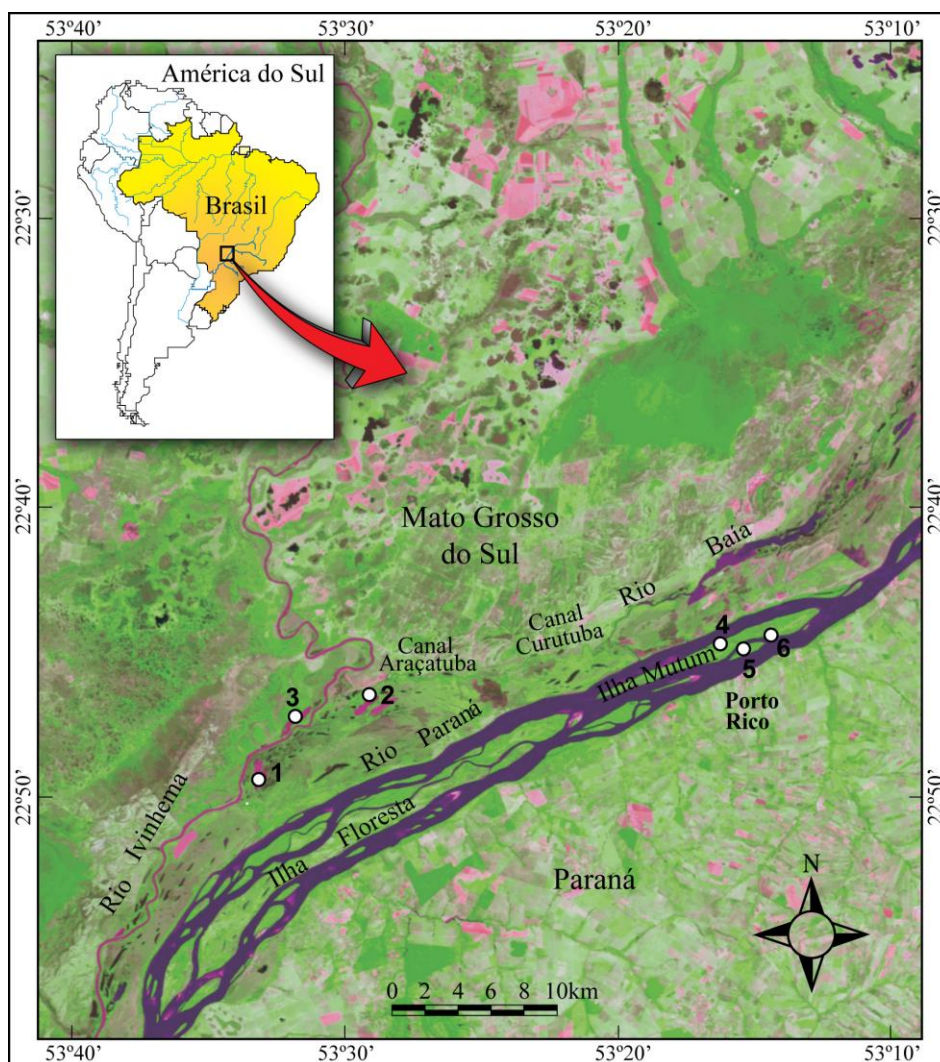


Fig. 1 Planície de inundação do alto rio Paraná (Lagos: 1- Peroba, 2- Patos, 3- Sumida, 4- Bilé, 5- Leopoldo, 6- Pau Veio; 1-3 Sub-bacia do rio Ivinhema; 4-6 sub-bacia do rio Paraná).

2.2.2 Delineamento amostral

2.2.2.1 Variáveis ambientais

Os níveis hidrométricos do rio Paraná foram aferidos diariamente através de régua posicionada no próprio rio, localizada na base avançada do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia). Considerou-se a amplitude (tempo em que o pulso permanece acima do nível de transbordamento), a magnitude (altura do nível) e a frequência (número de vezes que ocorre aumentos de nível durante a fase) do pulso de inundação de acordo com o proposto por Neiff (1990).

As amostragens das variáveis abióticas (temperatura da água, oxigênio dissolvido, pH, condutividade da água, transparência, turbidez, sólidos totais, alcalinidade total, clorofila-*a* fitoplanctônica, nitrogênio total, nitrato, amônio, fósforo total e fosfato) foram realizadas na região limnética de cada lago, na sub-superfície, concomitantemente às variáveis bióticas. As variáveis abióticas foram estimadas de acordo com a metodologia apresentada em Roberto et al. (2009) e cedidas pelo laboratório de limnologia do NUPELIA.

2.2.2.2 Algas perifíticas

As amostragens foram realizadas no período de águas altas em 2010 e 2011 (mês de março), e águas baixas em 2011 (mês de setembro). A comunidade de algas perifíticas foi obtida de pecíolos (substrato) de *Eichhornia azurea* K. na região litorânea do lago. Para as análises quantitativas das algas, em 2010 foram coletados dois pecíolos de forma aleatória em dois bancos de macrófitas e em 2011 em três pecíolos, e ao todo compreenderam um N amostral de 48 amostras quantitativas. O material perifítico foi removido do substrato, fixado e preservado com solução de lugol acético 0,5%.

Para a amostragem da biomassa perifítica (clorofila-*a*), foram coletados dois pecíolos de dois bancos de macrófitas em cada lago, que totalizaram 36 amostras. A clorofila-*a* foi estimada de acordo com Golterman et al. (1978) com extração em acetona 90% e resultados expressos em $\mu\text{g cm}^{-2}$.

As algas foram quantificadas pelo método de Utermöhl (1958) em microscópio invertido e as contagens realizadas em campos aleatórios até atingir 100 indivíduos da espécie mais comum de cada amostra e de acordo com a curva de acumulação das espécies (Bicudo, 1990). A densidade de espécies ficoperifíticas foi estimada de acordo com Ros (1979) e os resultados expressos em número de indivíduos por unidade de área (ind.cm^{-2}).

Foram avaliadas quatro características funcionais das algas distribuídas em 15 categorias: forma de vida (unicelular, filamentosa, flagelada ou colonial), intensidade de aderência ao substrato (firmemente ou frouxamente aderido - Sládecková & Sládeček, 1977), forma de aderência (móveis, emaranhadas, prostradas, pedunculadas e com célula basal diferenciada-heterotrico - Biggs et al., 1998) e grupos funcionais CRS (Biggs et al., 1998). Estas características constituíram a matriz funcional.

A seleção das características funcionais foi feita considerando características que representam o nicho ou que proporcionam melhor estabelecimento nos *habitat*. Formas

de vida, intensidade de aderência e forma de aderência foram analisadas diretamente dos indivíduos de cada espécie e grupos funcionais a partir de informações contidas em bibliografia especializada.

2.2.3 Análise dos dados

A análise de componentes principais (PCA) foi utilizada para verificar a variação espacial e temporal entre os lagos quanto às variáveis limnológicas. O critério de retenção dos eixos para interpretação foi o de Broken-Stick. Para esta análise a matriz de dados que contém unidades de medidas diferentes, foi previamente uniformizada [$Z_i = (y_i - \bar{y}) / s_y$] para que apresentassem mesma escala (Legendre & Legendre, 1998).

Análises de variância (Anova One Way) foram utilizadas para testar diferenças entre os atributos das comunidades (densidade e diversidade funcional) entre os anos e períodos estudados.

A matriz de características funcionais foi padronizada e transformada em matriz de distância, através do coeficiente de distância de variáveis mistas proposta por Pavoine et al. (2009), e posteriormente transformada em dendrograma pelo método de agrupamento pela média (UPGMA). A correlação cofenética foi verificada para avaliar quanto da estrutura da matriz de distância foi preservada no agrupamento e, a partir do dendrograma, o cálculo da diversidade funcional foi realizado através do índice distância média de pares (*mean pairwise distance*, MPD). Esta métrica considera a densidade das espécies na estimativa. Esta medida é considerada basal (i.e., que é mais sensível à táxons distantes) porque calcula a distância par-a-par entre cada uma das espécies de uma comunidade (Webb, 2000).

Modelos nulos foram utilizados para testar se as espécies coexistentes nas comunidades eram mais ou menos similares do que se esperaria ao acaso. Foram comparados os valores observados de MPD com o valor médio obtido de 1000 comunidades geradas ao acaso usando o algoritmo *independent swap*, mantendo a riqueza de espécies e abundância nas comunidades nulas (Gotelli, 2000). Para a hipótese (i) o banco regional de espécies compreendeu comunidades de espécies dos lagos de mesma sub-bacia, e para a hipótese (ii) todas as espécies de ambas sub-bacias foram incluídas.

O tamanho do efeito padronizado de MPD, também conhecido por *nearest relative index* (NRI), foi calculado da seguinte forma: $NRI = (\text{valor.obs} - \text{valor.rand}) / \text{sd}$, onde ‘valor.obs’ é o valor observado correspondente ao MPD das comunidades, ‘valor.rand’ é o valor médio de MPD para as comunidades aleatorizadas, e ‘sd’ é o respectivo desvio padrão para os 1000 valores das comunidades aleatorizadas. Valores de NRI menores que zero indicam agrupamento funcional (espécies similares funcionalmente), e quando são maiores que zero indicam dispersão funcional (espécies dissimilares funcionalmente) (Gómez et al., 2010). Teste t simples foi aplicado para testar se os tamanhos dos efeitos padronizados ou NRI eram, em média, significativamente diferentes do que se esperaria ao acaso (média = 0). Todas as análises foram realizadas através do software R (R Development Core Team, 2010).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Variáveis ambientais

Nos dois anos de amostragem a magnitude do nível hidrométrico do rio Paraná foi semelhante, e extrapolou 4,5m de altura no período de águas altas, com inundação de toda a área da planície (Fig. 2). A amplitude e a frequência entre os anos foram diferenciadas. A amplitude, considerando o nível de transbordamento do rio Paraná, foi semelhante nos dois anos de amostragem, durante os meses de janeiro a abril. Considerando o nível de inundação de toda a planície, em 2010 a amplitude ocorreu entre os meses de janeiro a abril, porém com oscilações (decaimento) entre os meses fevereiro e março, e março e abril. Em 2011, a amplitude foi diferente, e ocorreu apenas entre os meses de março a abril (Fig. 2). Já a frequência do pulso foi maior em 2010 que em 2011 (Fig. 2).

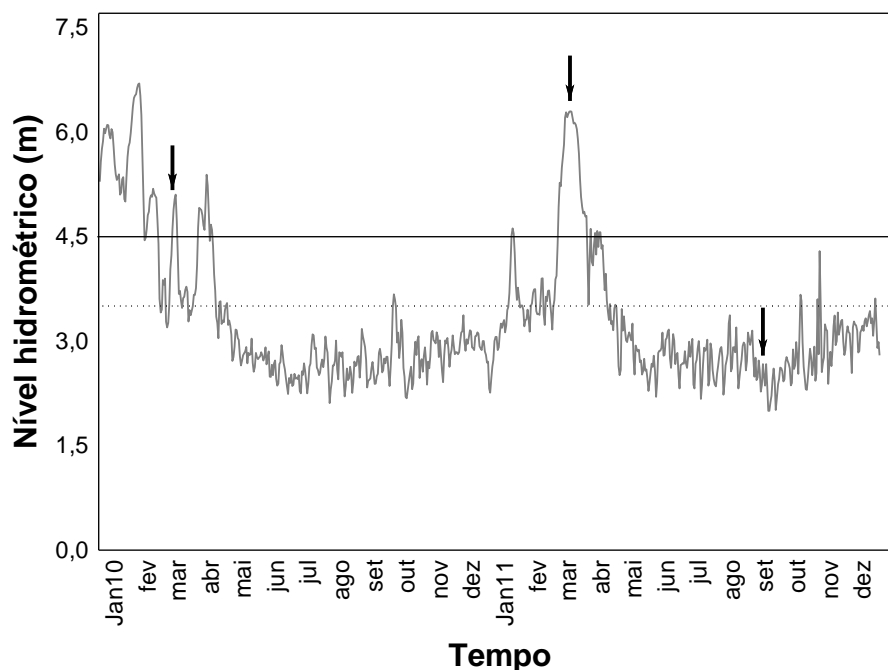


Fig. 2 Nível hidrométrico do rio Paraná entre os anos de 2010 e 2011. Setas indicam os meses da amostragem; linha tracejada indica nível de transbordamento do rio Paraná; linha contínua indica nível de inundação de toda a planície.

A análise de componentes principais resumiu 61% da variabilidade dos dados nos dois primeiros eixos, com autovalores 5,75 e 4,10 para os eixos 1 e 2, respectivamente. A ordenação demonstrou similaridade entre lagos de mesma sub-bacia em ambos os períodos avaliados, e ainda que em período de águas altas lagos pertencentes a sub-bacias diferentes tornam-se semelhantes quanto as características limnológicas (Fig. 3). É possível notar que lagos da sub-bacia Ivinhema em águas baixas contém maiores níveis de fósforo total, turbidez e clorofila-*a* fitoplanctônica, enquanto que em águas altas menores valores de pH, oxigênio dissolvido, sólidos totais e nitrogênio total são encontrados. Para os lagos da sub-bacia Paraná maiores valores de condutividade, transparência e NO_3 são relacionados com o período de águas altas, e maiores valores de pH, sólidos totais e nitrogênio total em águas baixas. Os lagos de sub-bacias diferentes em águas altas possuem em conjunto menores valores de nitrogênio total, e maior quantidade das formas assimiláveis de nitrogênio (NO_3) e fósforo (PO_4).

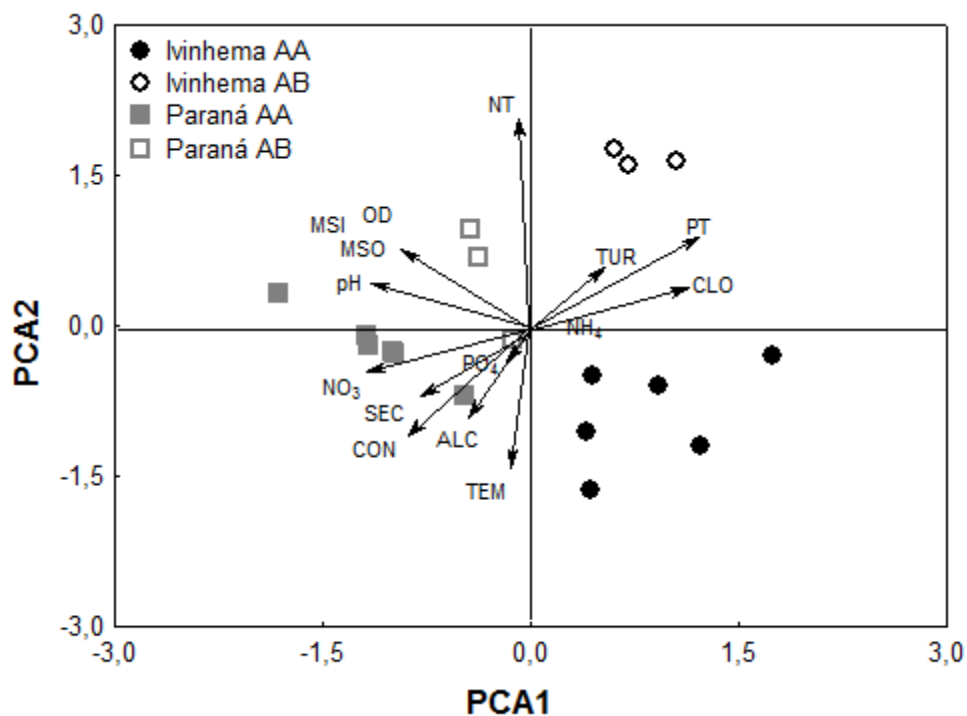


Fig. 3 Análise de componentes principais entre lagos de diferentes sub-bacias no ano de 2010 (AA) e 2011 (AA e AB). (TEM-temperatura da água, OD-oxigênio dissolvido, pH, CON-condutividade da água, SEC-transparência, TUR-turbidez, MSI-sólidos totais inorgânico, MSO-sólidos totais orgânicos, ALC-alkalinidade total, CLO-clorofila-*a*, NT-nitrogênio total, NO₃-nitrato, NH₄-amônio, FT-fósforo total e PO₄-fosfato).

2.3.2 Algas perifíticas

Maior biomassa perifítica foi observada no período de águas altas ($F= 10,31$; $p = 0,01$). (Fig. 4). Os valores brutos variaram de 94 a 10.000 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$.

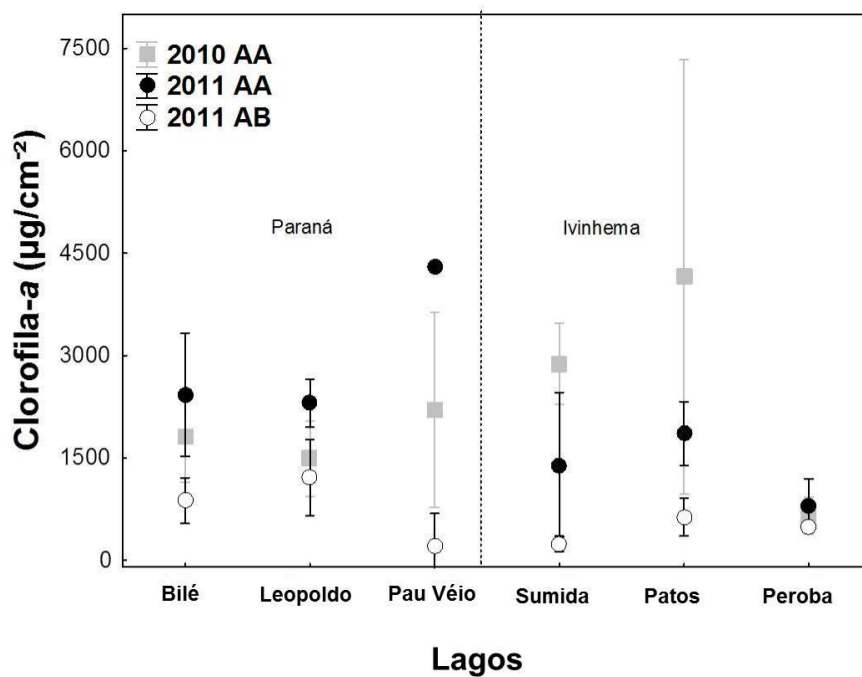


Fig. 4 Médias (\pm desvio padrão) de biomassa perifítica entre as sub-bacias no ano de 2010 e 2011. Linha tracejada representa separação entre as sub-bacias Paraná e Ivinhema.

Maior número de espécies foi observado em período de águas altas, com os maiores valores para o ano de 2010 (Fig. 5). A sub-bacia do Ivinhema revelou maior riqueza em todos os períodos, principalmente no lago dos Patos (Fig. 5).

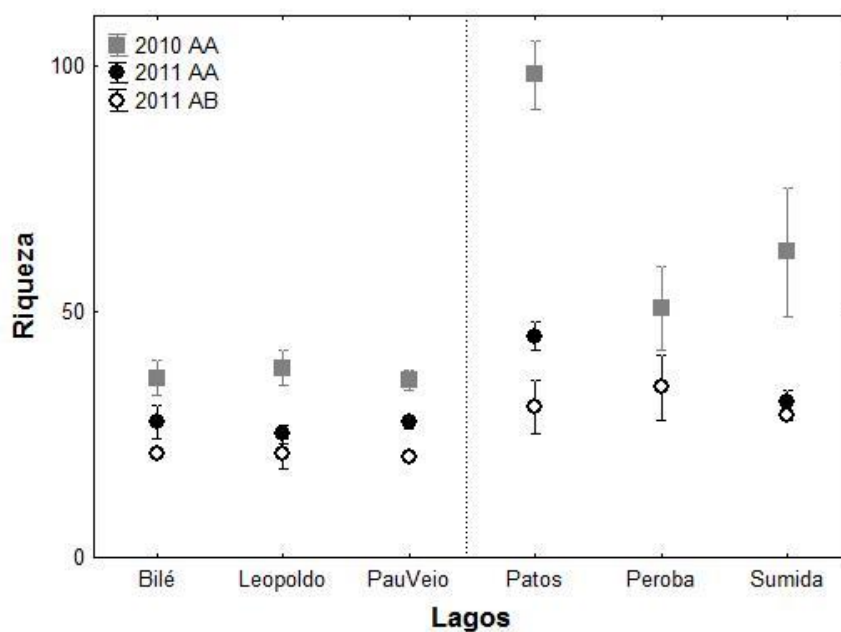


Fig. 5 Riqueza (\pm desvio padrão) de algas perifíticas entre as sub-bacias no ano de 2010 e 2011. Linha tracejada representa separação entre as sub-bacias Paraná e Ivinhema.

Maiores valores de densidade foram observados em 2011 ($F= 11,8207$; $p = 0,01$) (Fig. 6A, 6B). As densidades dos lagos na sub-bacia do rio Paraná foram maiores que os da sub-bacia do rio Ivinhema apenas em 2011 (2011 AA $F= 4,7991$; $p = 0,05$; 2011 AB $F = 126,9495$; $p = 0,00$; 2010 AA $F = 2,0133$; $p = 0,18$) (Fig. 6A, 6B).

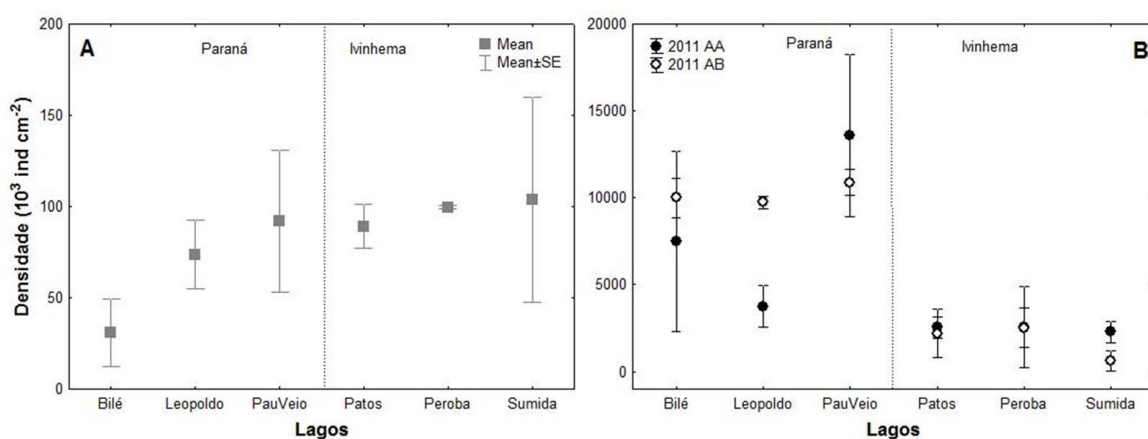


Fig. 6 Densidade (\pm desvio padrão) de algas perifíticas entre as sub-bacias no ano de 2010 (A) e 2011 (B). Observar diferença de escalas. Linha tracejada representa separação entre as sub-bacias Paraná e Ivinhema.

Formas de vida unicelulares foram predominantes nos dois anos e nas duas sub-bacias (Fig. 7.1A, 7.2A). Formas filamentosas tem maior contribuição em período de águas altas (Fig. 7.1A, 7.2A).

Espécies firmemente aderidas foram predominantes nos dois anos e nas duas sub-bacias (Fig. 7.1B, 7.2B). Para as formas de aderência, em 2010 formas pedunculadas predominaram na sub-bacia do Paraná, enquanto que na sub-bacia do rio Ivinhema as formas de aderência predominaram de forma semelhante (Fig. 7.1C). Em 2011, houve o predomínio de espécies pedunculadas em águas baixas e espécies prostradas em águas altas na sub-bacia do rio Paraná (Fig. 7.2C). Na sub-bacia do rio Ivinhema há um equilíbrio entre as formas de aderência das espécies (Fig. 7.2C).

Para os grupos funcionais, houve o domínio de espécies r-estrategistas nos dois anos e nos dois períodos, seguidos por espécies c-s estrategistas (Fig. 7.1D, 7.2D).

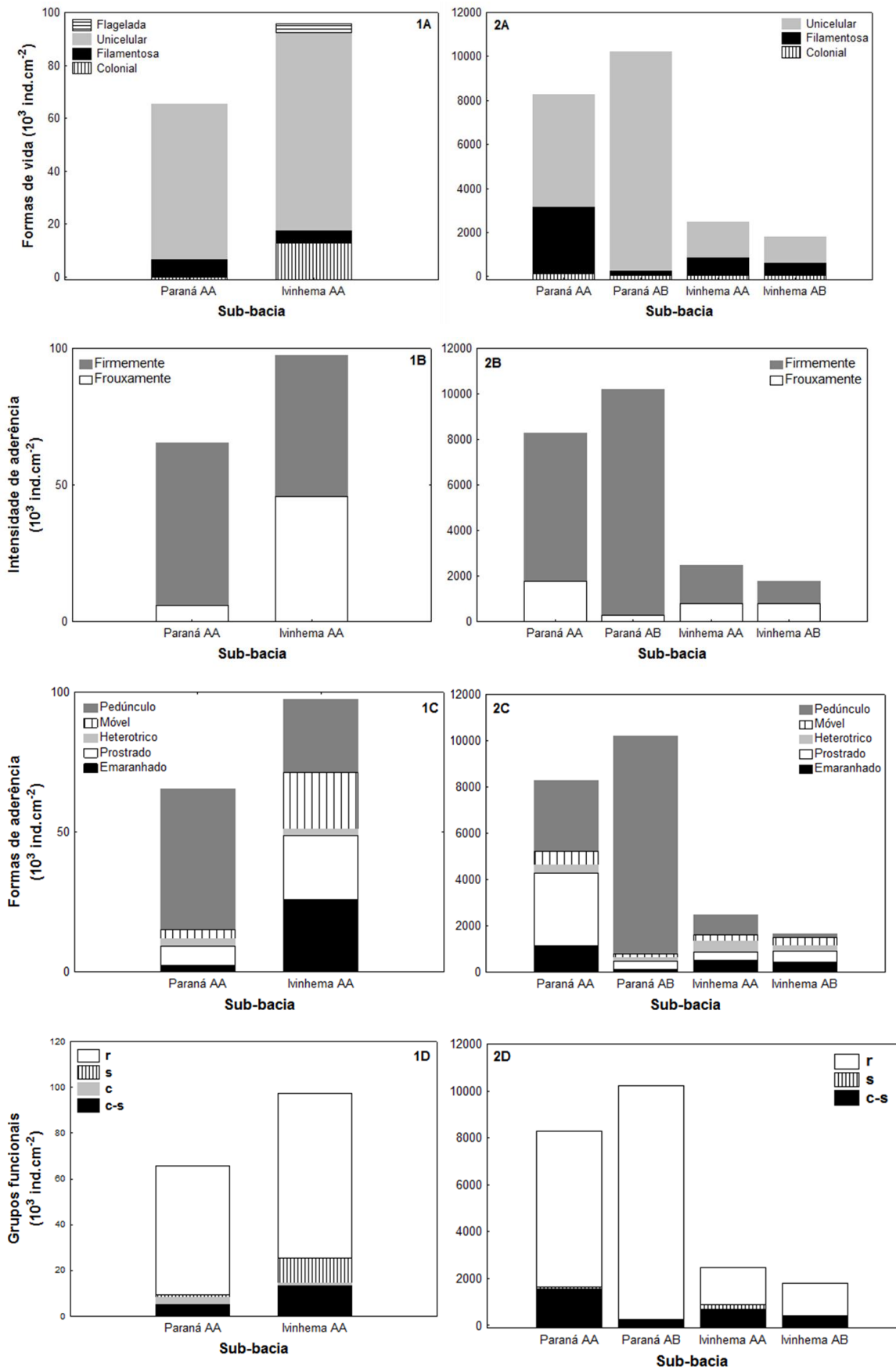


Fig. 7 Estratégias adaptativas das algas perifíticas entre os anos de 2010 e 2011. 1- 2010; 2- 2011. A- Formas de vida; B- Intensidade de aderência; C- Formas de aderência; D- Grupos funcionais.

Os maiores valores de diversidade funcional foram observados na sub-bacia do Ivinhema nos dois anos (2011 AA: $F= 4,65$; $p = 0,05$; 2011 AB: $F= 347,66$; $p = 0,01$; 2010 AA: $F= 22,683$; $p = 0,01$) (Fig. 8). Os maiores valores de diversidade funcional foram observados para o período de águas altas ($F= 5,88$; $p = 0,02$), que não diferiram entre os anos avaliados ($F= 1,16$; $p = 0,29$) (Fig. 8).

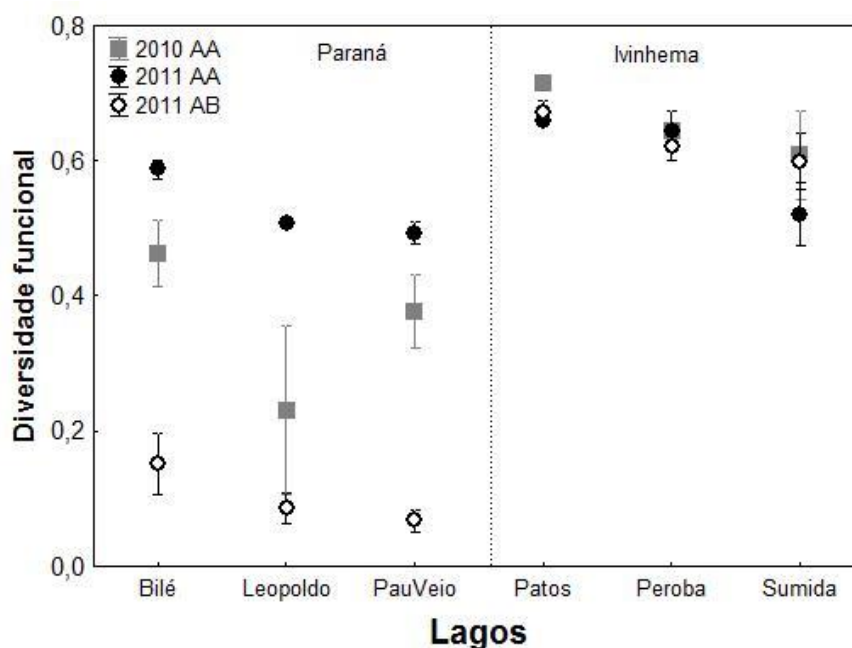


Fig. 8 Diversidade funcional (\pm desvio padrão) de algas perifíticas entre as sub-bacias no ano de 2010 e 2011. Linha tracejada representa separação entre as sub-bacias Paraná e Ivinhema.

Avaliando o período de águas altas, apenas em 2011 ocorreu dispersão funcional (2011 NRI médio= 0,49; $t = 2,10$, $df = 11$; $p= 0,05$; 2010 NRI médio= -0,46; $t= -1,19$; $df=11$; $p=0,25$) (Fig. 9). Para o período de águas baixas as médias de NRI não diferiram de zero para as duas sub-bacias avaliadas (Sub-bacia Paraná NRI médio= -0,05; $t = -0,06$; $df = 5$; $p= 0,95$; Sub-bacia Ivinhema NRI médio= 0,09; $t = 0,16$; $df = 5$, $p=0,87$) (Fig. 9). Esses resultados são indícios para rejeitar as duas hipóteses do trabalho.

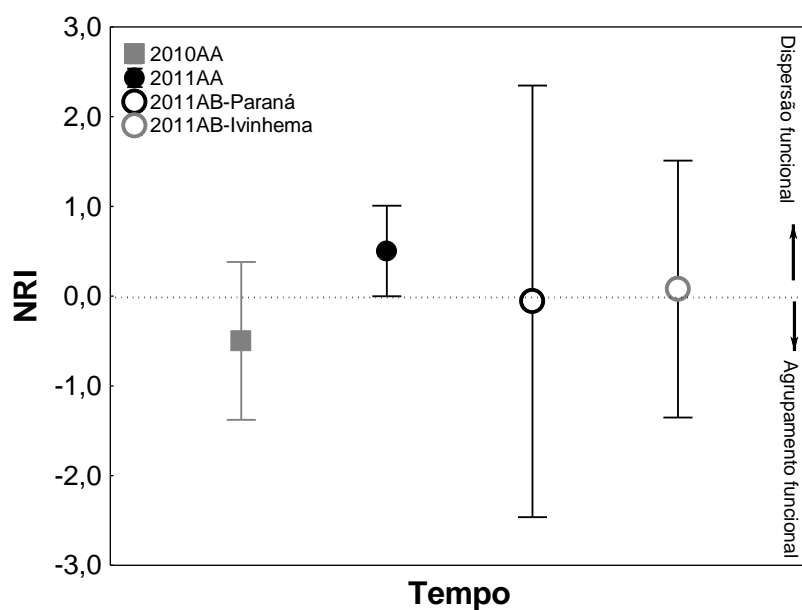


Fig. 9 Tamanhos (\pm desvio padrão) dos efeitos padronizados de MPD (*nearest relative index-NRI*) entre os anos de 2010 e 2011.

2.4 DISCUSSÃO

Os anos de 2010 e 2011 foram anos típicos com inundações de todos os ambientes da planície do alto rio Paraná. Ambos tiveram, portanto, grande magnitude de pulso, porém as maiores frequências de ocorrência e amplitudes de 2010 são características importantes que podem provocar mudanças diferenciadas dos *habitat* entre os dois anos e alterar as características físicas e químicas dos lagos, que por sua vez modificam a estabilidade do sistema, a estruturação e substituição das espécies das comunidades (Neff, 1990).

Os pressupostos de que lagos pertencentes à mesma sub-bacia são mais similares em águas baixas (Taniguchi et al., 2004; Thomaz et al., 2007) e que o pulso de inundações proporciona maior similaridade entre lagos pertencentes a sub-bacias diferentes (Roberto et al., 2009) em águas altas foram atendidos. Em águas baixas, lagos pertencentes à sub-bacia do rio Ivinhema apresentam maiores níveis de fósforo total, turbidez e biomassa fitoplanctônica, enquanto que lagos da sub-bacia do rio Paraná tiveram maiores valores de pH, sólidos totais e nitrogênio total. O pulso de inundações em águas altas proporcionou similaridade entre os lagos, que contém em comum

menores valores de nitrogênio total e maior disponibilidade de nitrato (NO_3) e fosfato (PO_4).

Esses pressupostos indicam que os filtros ambientais são aspecto importante na estruturação das comunidades avaliadas. E estudos comprovam que o estabelecimento de algas perifíticas é alterado principalmente por regime hidrológico (Fonseca & Rodrigues, 2005; Algarte et al., 2006; Algarte et al., 2009; Algarte et al., 2013a), disponibilidade de nutrientes e trofia (Bourassa & Cattaneo, 2000; Ferragut & Bicudo, 2010; Larson & Passy, 2012; Dunck et al., 2013a) e tipo e rugosidade do substrato (Cattaneo et al., 1997; Schneck et al., 2011, Schneck & Melo, 2013).

Para a riqueza de espécies, os maiores valores foram relacionados com o período de águas altas e aos lagos pertencentes à sub-bacia do rio Ivinhema. Neste período a inundação e a grande conectividade entre os ambientes favorece a maior dispersão de propágulos, nutrientes e organismos entre os ambientes. Outros estudos também observaram o mesmo padrão para a riqueza (Fonseca & Rodrigues, 2005; Algarte et al., 2006; Algarte et al., 2009).

Diferenças nas características do pulso de inundação entre os dois anos podem ter proporcionado maiores valores de densidade de algas perifíticas em 2011. A amplitude constante (sem oscilações) entre os meses de março a abril pode ter favorecido a sucessão das comunidades sem ação de distúrbios, diferentemente de 2010, no qual as oscilações durante o pulso provocaram maior instabilidade para o estabelecimento das comunidades. Dessa forma ressalta-se que, além da influência do pulso de inundação, as características de cada pulso também são determinantes para a estruturação das comunidades (Neiff, 1990).

Para as estratégias adaptativas os resultados também demonstraram mudanças na dinâmica em virtude da ação ou ausência do pulso de inundação. Essas modificações reforçam as conclusões de Passy (2007), Lange et al. (2011), Rimet & Bouchez (2011), Schneck & Melo (2012) e Dunck et al. (2013b), que demonstram alterações das estratégias e formas de vida em função de mudanças ambientais. As formas de vida unicelulares foram predominantes nos dois anos e nas duas sub-bacias avaliadas. Este grande desenvolvimento e estabelecimento de espécies unicelulares possivelmente se deve pelo tamanho reduzido das espécies. O tamanho celular influencia a taxa de divisão celular e reprodução (Cox, 1991), e essas espécies, provavelmente com maior taxa de crescimento, tiveram maior sucesso de desenvolvimento nas comunidades avaliadas.

Já o predomínio de espécies firmemente aderidas em todo o estudo pode ser relacionado com a grande força de adesão aos substratos (Tuji, 2000). Estas espécies em geral iniciam processos sucessionais e permanecem na matriz perifítica proporcionando suporte ou mesmo como substrato para outras espécies colonizarem a matriz, e se tornam menos suscetíveis a distúrbios físicos (Passy, 2007). Assim, apesar dos constantes distúrbios físicos provocados pelo pulso de inundação, poderiam permanecer dominantes em todos os períodos.

Entre as formas de fixação pertencentes às espécies com forte aderência, houve o predomínio de espécies pedunculadas em águas baixas e espécies prostradas em águas altas. Espécies com forma de aderência prostrada permanecem dentro da matriz do biofilme, característica que confere maior resistência a distúrbios (Francoeur et al., 1998) e favoreceram o predomínio no período de águas altas com os impactos provocados pelo pulso. O contrário ocorre com espécies pedunculadas, que apesar de possuir grande adesão aos substratos e o favorecimento de exploração de recursos em níveis mais altos na camada perifítica (Borchard, 1996; Passy, 2007), são desfavorecidas pela remoção do biofilme pela ação de fatores físicos, mas suscetíveis em níveis superiores do biofilme. Estudos demonstraram que predomínio de espécies prostradas também pode ser relacionados à ambientes sombreados e/ou pobres em nutrientes, e de espécies pedunculadas quando os recursos não são limitantes (Lange et al., 2011).

Entre os grupos funcionais dominantes, ocorreu predomínio de espécies r-estrategistas em todos os anos e nos dois períodos, seguidos por espécies c-s estrategistas. Este padrão evidencia o pulso de inundação como distúrbio constante em planície de inundação, já que estas espécies são pioneiras em processos de colonização, com rápida capacidade de crescimento e reprodução em ambientes com altos níveis de distúrbios e variada disponibilidade de nutrientes (Carrick & Steinman, 2001). Em ambientes fisicamente estáveis, como em águas baixas, podem persistir permanecendo emaranhados nas matrizes em conjunto com espécies de estratégias diferenciadas (Biggs et al., 1998). Outros estudos tem mostrado que espécies r-estrategistas também podem dominar comunidades de algas perifíticas em ambientes oligotróficos (Ferragut & Bicudo, 2010) e em processos sucessionais em lago isolado de planície de inundação com ou não ação do pulso (Dunck et al. submetido).

A análise da diversidade funcional demonstrou que comunidades em águas altas e na sub-bacia do rio Ivinhema são mais diversas quanto às estratégias adaptativas

avaliadas. Uma possível explicação para os maiores valores de diversidade funcional é de que há maior disponibilidade de *habitat* temporários e variedade de nichos em período de águas altas (Gopal, 1994), além da facilitação da dispersão propiciada por este evento. Dessa forma, o período de águas altas pode ser relacionado com comunidades mais eficientes e melhor funcionamento do ecossistema, com melhor utilização dos recursos disponíveis. Os resultados de biomassa perifítica corroboram o padrão observado para a diversidade funcional.

Os resultados das análises por modelos nulos revelaram indícios que os filtros ambientais, em planície de inundação, não estruturam a diversidade funcional de comunidades de algas perifíticas, apesar da similaridade dos lagos quanto às características limnológicas nas escalas estudadas. Dessa forma conjunto de condições limnológicas específicas não reduziu ou facilitou o desenvolvimento de restrito conjunto de espécies com estratégias específicas (Cornwell et al., 2006). Os únicos padrões observados são que essas comunidades tem dispersão funcional (espécies funcionalmente diferentes) em período de águas altas para o ano de 2011.

Em planície de inundação, provavelmente fatores físicos proporcionados pelo pulso sejam mais fortes na estruturação das comunidades que os filtros ambientais. Como mencionado, a maior variedade de nichos disponíveis neste período aliada a maior dispersão propiciada por este evento podem ser determinantes nesta estruturação. Neste período ocorre ainda o aumento na probabilidade de que espécies raras possam se dispersar e colonizar novos locais. Dessa forma, a estruturação independeria das características das espécies, e seria mais influenciada por limitação de processos dispersivos e processos neutros. Weiher & Keddy (1995) apontam que com aumento de escalas, modelos de dispersão funcional são primeiramente direcionados por processos neutros e depois tendem a alterar para agrupamento funcional, ressaltando a importância dos filtros ambientais.

Ainda as comunidades poderiam ser estruturadas simultaneamente por filtros ambientais e similaridade limitante (Cavender-Bares et al., 2004; Pausas & Verdú, 2010). Atualmente alguns estudos demonstram que ambos os processos, fatores abióticos e interações bióticas consideradas na similaridade limitante são causadores de convergência (agrupamento) funcional, como era o esperado, entre eles o modelo neoclássico de montagem de nicho (*niche assembly*) proposto por Grime (2006).

Em planície de inundação, portanto, a limitação da dispersão é um fator importante na estruturação da diversidade funcional das algas perifíticas (Algarte et al.,

2013b), quando comparado com efeito dos filtros ambientais e similaridade limitante, contrariando o argumento de Weiher et al. (2011), que afirma que a importância da dispersão é relativamente pequena quando comparado com os filtros bióticos e ambientais. Por isso estratégias adaptativas associadas com a habilidade de dispersão devem ser incorporadas (Prinzing et al., 2008) para também incluir o grau de limitação por dispersão na diversidade funcional das algas perifíticas.

Nesse sentido, ressalta-se ainda a importância de estudos futuros que avaliem em menores escalas a influência dos filtros ambientais na diversidade funcional de algas perifíticas em planície de inundação.

REFERÊNCIAS

- Algarte, V. M., C. Moresco & L. Rodrigues, 2006. Algas do perifíton de distintos ambientes na planície de inundação do alto rio Paraná. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 28: 243-251.
- Algarte, V. M., L. Rodrigues, V. L. Landeiro, T. Siqueira & L. M. Bini, 2013b. Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter? *Hydrobiologia* doi 10.1007/s10750-013-1711-6.
- Algarte, V. M., N. S. Siqueira, E. A. Murakami & L. Rodrigues, 2009. Effects of hydrological regime and connectivity on the interannual variation in taxonomic similarity of periphytic algae. *Brazilian Journal of Biology* 69: 609-616, 2009.
- Algarte, V. M., N. S. Siqueira & L. Rodrigues, 2013a. Desiccation and recovery of periphyton biomass and density in a subtropical lentic ecosystem. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 35: 311-318.
- Bicudo, D. C., 1990. Considerações sobre metodologia de contagem de algas do perifíton. *Acta Limnologica Brasilica* 3: 459-475.
- Biggs, J. F., R. J. Stevenson & R. L. Lowe, 1998. A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv für Hydrobiologie* 143: 21-56.
- Borchard, M. A., 1996 Nutrients. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology*. Academic Press, San Diego: 183– 227.
- Bourassa, N. & A. Cattaneo, 2000. Responses of a lake outlet community to light and nutrient manipulation: effects on periphyton and invertebrate biomass and composition. *Freshwater Biology* 44: 629–639.

- Carrick, H. J. & A. D. Steinman, 2001. Variation in periphyton biomass and species composition in Lake Okeechobee, Florida (USA): distribution of algal guilds along environmental gradients. *Archiv für Hydrobiologie* 152: 411–438.
- Cattaneo, A., T. Kerimian, M. Roberge & J. Marty, 1997. Periphyton distribution and abundance on substrata of different stream trophy. *Hydrobiologia* 354: 101–110.
- Cavender-Bares, J., D. D. Ackerly, D. A. Baum & F. A. Bazzaz, 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163: 823–843.
- Cornwell, W. K. & D. D. Ackerly, 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109–126.
- Cornwell, W. K., D. W. Schilck & D. D. Ackerly, 2006. A traitbased test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465–1471.
- Cox, E. J., 1991. What is the basis for using diatoms as monitors of river quality? In Whitton, B. A., E. Rott & G. Freidrich (eds), *Use of Algae for Monitoring Rivers*. University of Innsbruck, Austria: 33–40.
- Death, R. G., 2010. Disturbance And Riverine Benthic Communities: What Has It Contributed To General Ecological Theory? *River Research And Applications* 26: 15–25.
- Díaz, S. & M. Cabido, 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646–655.
- Dunck, B., J.C. Bortolini, L.C. Rodrigues, S. Jati, S. Train & L. Rodrigues, 2013b. Flood pulse drives functional diversity and adaptative strategies of planktonic and periphytic algae in isolated tropical floodplain lake (Brazil). *Brazilian Journal of Botany* doi 10.1007/s40415-013-0026-1.
- Dunck, B., I. S. Nogueira. & S.A. Felisberto, 2013a. Distribution of periphytic algae in wetlands (Palm swamps, Cerrado), Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 73: 331–346.
- Ferragut, C. & D. C. Bicudo, 2010. Periphytic algal community adaptive strategies in N and P enriched experiments in a tropical oligotrophic reservoir. *Hydrobiologia* 646: 295–309.

- Fonseca, I. A. & L. Rodrigues, 2005. Comunidade de algas perifíticas em distintos ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 27: 21- 28.
- Francoeur, S. N., B. J. F. Biggs & R.L. Lowe, 1998. Microform bed clusters as refugia for periphyton in a flood-prone headwater stream. *New Zealand Journal of Marine and freshwater Research* 32: 363–374.
- Funk, J. L., E.E Cleland, K.N. Suding & E.S. Zavaleta, 2008. Restoration through reassembly: Plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 695-703.
- Goldsborough, L. G. & G. G. C. Robinson, 1996. Pattern in wetlands. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology*. Academic Press, San Diego: 77-117.
- Golterman, H. L., R. S. Clymo & M. A. M. Ohmstad, 1978. *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters*. Oxford, Blackwell Scientific.
- Goméz, J. P., G. A. Bravo, R. T. Brumfield, J. G. Tello & C.D. Cadena, 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and hábitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology* 79: 1181-1192.
- Gopal, B., 1994. The role of ecotones (transition zones) in the conservation and management of tropical inland waters. *Mitteilung Internationale Vereinigung fuer Theoretische unde Amgewandte Limnologie* 24: 17-25.
- Gotelli, N. J., 2000. Null Model Analysis Of Species Co-Occurrence Patterns. *Ecology* 81: 2606–2621.
- Grime, J. P., 2006 Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255-260.
- Junk, W. J. & K. M. Wantzen, 2004. The flood pulse concept: New aspects, approaches, and applications—an update. In Welcomme, R. & T. Petr (eds), *Proceedings of the 2nd Large River Symposium (LARS)*. RAP Publication, Bangkok: 117–149.
- Keddy, P. A., 1992. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Lange, K., A. Liess, J. J. Piggott, C. R. Townsend & C. D. Matthaei, 2011. Light, nutrients and grazing interact to determine stream diatom community composition and functional group structure. *Freshwater Biology* 56: 264–278.

- Larson, C.A. & S. I. Passy, 2012. Taxonomic and functional composition of the algal benthos exhibits similar successional trends in response to nutrient supply and current velocity. *Microbiology Ecology* 80: 352-362.b
- Legendre, P. & L. Legendre, L., 1998. Numerical ecology. 2nd ed. Elsevier Science. Amsterdam.
- Neiff, J. J., 1990. Ideas para la interpretacion ecologica del Paraná. *Interciencia* 15: 424-441.
- Passy, S. I., 2007. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany* 86: 171-178.
- Pausas, J. G. & M. Verdú, 2010. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience* 60: 614-625.
- Pavoine, S., J. Vallet, A. B. Dufour, S. Gachet & H. Daniel, 2009. On the challenge of treating various types of variables : application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118: 391-402.
- Petchey, O. L. & K. J. Gaston, 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Prinzing, A., R. Reiffers, W. G. Braakhekke, S. M. Hennekens, O. Tackenberg, W. A. Ozinga, J. H. J. Schamine & J. M. van Groenendael, 2008. Less lineages more trait variation: phylogenetically clustered plant communities are functionally more diverse. *Ecology Letters* 11: 809-819.
- R Development Core Team, 2006. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>.
- Rimet, F. & A. Bouchez, 2011. Use of diatom life-forms and ecological guilds to assess pesticide contamination in rivers: Lotic mesocosm approaches. *Ecological Indicators* 11: 489-499.
- Roberto, M. C., N. F. Santana & S. M. Thomaz, 2009. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology* 69: 717-725.
- Ros, J., 1979. *Práctica de Ecología*. Omega, Barcelona.
- Schneck, F., A. Schwarzbald & A. S. Melo, 2011. Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage composition, and nestedness. *Journal of the North American Benthological Society* 30: 1049-1056.

- Schneck, F. & A. S. Melo, 2012. Hydrological disturbance overrides the effect of substratum roughness on the resistance and resilience of stream benthic algae. *Freshwater Biology* 57: 1678–1688.
- Schneck, F. & A. S. Melo, 2013. High assemblage persistence in heterogeneous habitats: an experimental test with stream benthic algae. *Freshwater Biology* 58: 365–371.
- Sládecková, A. & V. Sládeček, 1977. Periphyton as indicator of the reservoir water quality. II – pseudo-periphyton. *Archiv für Hydrobiologie* 9: 176-191.
- Sobral, F. L. & M.V. Cianciaruso, 2012. Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal* 28: 617-631.
- Souza-Filho, E. E. & J. C. Stevaux, 2004. Geology and geomorphology of the BaíaCurutuba-Ivinhema River complex. In: Thomaz, S. M.; Agostinho, A. A.; Hahn, N. S. (Ed.) *The upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Netherlands: Backhuys Publishers, 2004b. p. 1-29.
- Stevenson, R. J., 1996. An introduction to algae ecology in freshwater benthic habitats. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology*. Academic Press, San Diego: 3–30.
- Taniguchi, G. M., D. C. Bicudo & P. A. Senna, 2004. Abiotic variables in littoral-limnetic gradient of an oxbow lake of Mogi-Guaçu River floodplain, Southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 47: 961-971.
- Thomaz, S. M., L. M. Bini & R. L. Bozelli, 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1-13.
- Tilman, D., 2001. Functional diversity. In Levin, S. A. (ed), *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego: 109–120.
- Tuji, A., 2000. Observation of developmental processes in loosely attached diatom (Bacillariophyceae) communities. *Phycological Research* 48: 75–84.
- Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodic. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1-39.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck & M. J. Donoghue, 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505, 2002.

- Webb, C.O., 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist* 156: 145-155.
- Weiher, E. & P. A. Keddy, 1995 Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74: 159–164.
- Weiher, E., D. Freund, T. Bunton, A. Stefanski, T. Lee & S. Bentivenga, 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical transactions of the royal society Biological Sciences* 366: 2403–2413.

3 PADRÕES CONTRASTANTES DE DIVERSIDADE BETA FUNCIONAL E TAXONÔMICA: COMPREENSÃO PARA COMUNIDADE DE ALGAS PERIFÍTICAS EM PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO=CONTRASTING PATTERNS IN FUNCTIONAL AND TAXONOMIC BETA DIVERSITY: INSIGHTS TO PERIPHYTIC ALGAE IN FLOODPLAIN

RESUMO

Os estudos de diversidade beta tem tradicionalmente focado na variação na composição de espécies, e podem ser analisadas as trocas e a perdas de espécies como principais fenômenos envolvidos. Atualmente foi incorporado a estes estudos a relação entre história de vida e características funcionais através de métricas de dissimilaridade funcional entre comunidades. Devido à inexistência de padrões de diversidade beta taxonômica e funcional para algas perifíticas em lagos de planície de inundação, este estudo visou responder qual a contribuição de cada componente da diversidade beta funcional e taxonômica para algas perifíticas nestes ambientes; qual a relação entre a diversidade beta funcional e a taxonômica e seus respectivos componentes; se existe relação entre a dissimilaridade ambiental de lagos e a diversidade beta funcional e taxonômica. Para isso, a matriz funcional foi composta de quatro características funcionais, de comunidades de nove lagos, avaliados espacialmente durante o ano de 2011. Dendrogramas funcionais foram utilizados para as estimativas de diversidade beta funcional e a diversidade beta taxonômica estimada a partir da matriz de composição de espécies. A partição das métricas foi avaliada pelos componentes *turnover* e resultante de aninhamento. As correlações entre a diversidade beta funcional e taxonômica, e seus componentes, e entre as dissimilaridades funcional e taxonômica com a dissimilaridade ambiental dos lagos foram avaliadas. Este estudo demonstrou padrões contrastantes de diversidade beta funcional e taxonômica de algas perifíticas em lagos de planície de inundação. A substituição de espécies não proporcionou uma substituição nas características funcionais entre as espécies, o que mostrou uma redundância funcional. Porém a perda de espécies (resultante de aninhamento) levou a uma perda de características funcionais, o que pode indicar que espécies pertencentes a uma comunidade representam apenas um pequeno conjunto de características funcionais pertencentes à outra comunidade. A dissimilaridade ambiental dos lagos não foi um empecilho para o estabelecimento de espécies funcionalmente semelhantes.

Constatamos que é essencial que se determine os padrões de diversidade beta taxonômica e funcional de algas perifíticas, e que o uso de características funcionais deve ser feito de forma cautelosa, com características que representem seu nicho.

Palavras-chave: betapart, características funcionais, dendrograma funcional, dissimilaridade funcional, part.p.tree, perifíton, substituição de espécies

ABSTRACT

Studies of beta diversity have traditionally focused on the variation in species composition, and the species turnover and nestedness can be analyzed as the main involved phenomena involved. Currently was incorporated in these studies was the relationship between life history and functional characteristics through functional dissimilarity metrics between communities. Due to the lack of taxonomic and functional patterns of beta diversity for periphytic algae in lakes of the floodplain, this study aimed to answer what the contribution of each component of functional beta diversity and taxonomic for periphytic algae in these environments; what is the relationship between the beta functional diversity, the taxonomic and their respective components; whether a relationship exists between environmental dissimilarity of lakes and functional and taxonomy beta diversity. For this reason, functional matrix was composed of four functional traits of communities in nine lakes, evaluated during 2011. Functional dendrograms were used to estimate the beta functional diversity and beta taxonomic diversity was estimated from the species composition matrix. The partition of the metrics was evaluated by the components of turnover and nestedness-resultant. Correlations between functional and taxonomy beta diversity, and its components, and between functional and taxonomic dissimilarities with environmental dissimilarity of lakes were evaluated. This study demonstrated contrasting patterns of taxonomic and functional beta diversity of periphytic algae in floodplain lakes. Species turnover did not provide the functional traits turnover, and this showed a functional redundancy. However, the species loss (nestedness-resultant components) led to a loss of functional traits, which may indicate that species belonging to a community represent only a small set of functional traits present in the other community. The environmental dissimilarity of the lakes was not a trammel to the establishment of functionally similar species. We note that it is essential to determine the patterns of periphytic algae taxonomic and

functional beta diversity, and that the use of functional traits should be done cautiously, with traits that represent the niche of species.

Keywords: betapart, functional dendrogram, functional dissimilarity, part.p.tree, periphyton, functional traits, turnover

3.1 INTRODUÇÃO

Um dos grandes questionamentos em Ecologia é entender os processos que influenciam a organização e o estabelecimento das comunidades, e quais suas implicações para a manutenção da biodiversidade e de processos ecossistêmicos (McGill *et al.*, 2006). O estudo da biodiversidade tem tradicionalmente focado na quantificação de padrões de diversidade de espécies e na determinação dos processos ecológicos e evolucionários que os conduzem (Swenson, 2011). Contudo, o termo biodiversidade não engloba apenas a diversidade de espécies (diversidade alfa), já que dois locais podem ter uma diversidade de espécies semelhante e diferir no funcionamento do ecossistema.

O funcionamento das comunidades, e conseqüentemente dos ecossistemas, é determinado pelas características funcionais (*traits*) das espécies (Tilman, 2001; Petchey & Gaston, 2006; Mason & De Bello, 2013). Estas características proporcionam maior sucesso e eficácia no desenvolvimento do organismo, podendo ser morfológicas, fisiológicas ou fenológicas, mensuráveis em nível de indivíduo (Weithoff, 2003; McGill *et al.*, 2006). Para serem úteis no estudo de ecologia de comunidades, estas características devem variar mais entre espécies diferentes que entre indivíduos da mesma espécie (McGill *et al.*, 2006). Assim, as características funcionais das espécies devem ser consideradas para um melhor entendimento dos mecanismos e padrões que governam a estruturação das comunidades e afetam os processos ecossistêmicos (Lavergne *et al.*, 2010).

Em ecologia de comunidades, diversidade beta é um conceito fundamental de variação da composição de espécies no espaço entre locais desarticulados e não sobrepostos, ou no tempo (Soininen *et al.*, 2007a; Melo *et al.*, 2011). Este termo foi primeiramente introduzido por Whittaker (1960) e definido por ele como a extensão de mudanças na composição de espécies entre locais.

Para muitos autores a diversidade beta é um fator chave no entendimento das funções ecossistêmicas e na conservação da biodiversidade porque auxilia na descrição da diversidade (Legendre *et al.*, 2005). Uma forma robusta de avaliar a diversidade beta é através da sua partição analisando em dois padrões diretamente envolvidos na dissimilaridade de composição de espécies: substituição (*turnover*) e perda de espécies (resultante de aninhamento - *nestedness*) (Baselga, 2010). A dissimilaridade na composição de espécies pode ser o resultado de diferença na riqueza de espécies entre duas comunidades quando a comunidade com menor riqueza de espécies é um subconjunto da comunidade mais rica, representando a dissimilaridade resultante de aninhamento. Já o *turnover* resulta da substituição de espécies que ocorre em consequência de restrições ambientais ou históricas, ou seja, duas comunidades com riqueza de espécies similar compartilham poucas espécies (Baselga, 2010; Villéger *et al.*, 2013).

Os estudos de diversidade beta têm tradicionalmente focado na variação na composição de espécies (Melo *et al.*, 2011). Porém, na última década um novo tópico veio à tona: a relação entre história de vida e as características funcionais das espécies. Diferentes métricas que avaliam a dissimilaridade funcional entre comunidades, ou seja ou seja, a diversidade beta funcional, vêm sendo desenvolvidas desde então (Anderson *et al.*, 2006; Soininen *et al.*, 2007b; Ricotta & Burrascano, 2008; de Bello *et al.*, 2009; Swenson *et al.*, 2011; Villéger *et al.*, 2011).

Diversidade beta funcional (dissimilaridade funcional) avalia as mudanças das estratégias das espécies no tempo ou no espaço, e incorpora nas estimativas as características funcionais ou evolucionárias das espécies (Swenson, 2011; Swenson *et al.*, 2011; Swenson *et al.*, 2012). Recentemente, um extensão da partição da diversidade beta em *turnover* e diferenças de riqueza resultante de aninhamento (Baselga, 2010) foi proposta por Villéger *et al.*, (2013), permitindo a partição dos componentes da diversidade beta funcional em *turnover* funcional e em diferenças de riqueza funcional resultante de aninhamento. Assim, a abordagem tradicional de diversidade beta será tratada como diversidade beta taxonômica, enquanto a nova abordagem será tratada como diversidade beta funcional (Villéger *et al.*, 2013).

Alguns estudos atuais já incorporam as métricas de diversidade beta funcional comparada com a diversidade beta taxonômica para comunidades de peixes (Pool & Olden, 2012) e a comparação das partições das duas abordagens para comunidades plantas (Purschke *et al.*, 2013) e de peixes (Villéger *et al.*, 2013). Porém, inexitem

estudos que avaliam e comparam padrões de diversidade beta taxonômica e funcional para algas perifíticas em lagos de planície de inundação. Diante disso, este estudo visou avaliar os padrões de diversidade beta taxonômica e funcional e suas partições (*turnover* e resultante de aninhamento) de comunidades de algas perifíticas, além de comparar com a dissimilaridade ambiental de lagos pertencentes à uma planície de inundação em períodos hidrológicos diferentes.

Para isso buscamos responder as seguintes questões: Para comunidades de algas perifíticas em lagos de planície de inundação: i) Qual a contribuição de cada componente da diversidade beta funcional e taxonômica para esta comunidade? ii) Qual a relação entre a diversidade beta funcional e a taxonômica e seus respectivos componentes? iii) Existe relação entre a dissimilaridade ambiental de lagos e a diversidade beta funcional e taxonômica?

Foram avaliadas quatro características funcionais de algas perifíticas em nove lagos pertencentes à planície de inundação do alto rio Paraná. O dendrograma funcional, construído a partir da matriz funcional de espécies, foi utilizado para as estimativas de diversidade beta funcional e seus respectivos componentes (*turnover* e componente resultante de aninhamento). A diversidade beta taxonômica e seus respectivos componentes foram estimados a partir da matriz de composição de espécies. Utilizou-se o teste de Mantel para avaliar a relação entre a diversidade beta taxonômica e funcional, ou seja, para avaliar se maior diversidade beta taxonômica implica em maior diversidade beta funcional. As dissimilaridades funcional e taxonômica foram comparadas com a dissimilaridade ambiental entre lagos.

3.2 MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

Para este estudo utilizamos dados provenientes de nove lagos pertencentes à planície de inundação do alto rio Paraná (Patos: 22°49'33.66"S; 53°33'9.9"W; Sumida: 22°46'54.78"S; 53°29' 22.2"W; Peroba: 22°54' 30.3"S; 53°38' 24.3"W; Capivara: 22°47'56.52"S, 53°32'5.4"W; Cervo: 22°46'29.58"S, 53°29'46.98"W; Jacaré: 22°47' 2.04"S, 53°29'49.08"W; Bilé: 22°45'13.56"S; 53°17' 9.48"W; Leopoldo: 22°45' 24"S; 53°16' 7.98"W; Pau Véio: 22°44'50.76"S; 53°15'11.16"W) (Fig. 1). Foram realizadas quatro amostragens no ano de 2011, duas em período de águas altas (março e dezembro,

referidos a partir daqui como AA1 e AA2, respectivamente) e duas em águas baixas (junho e setembro, referidos a partir daqui como AB1 e AB2, respectivamente).

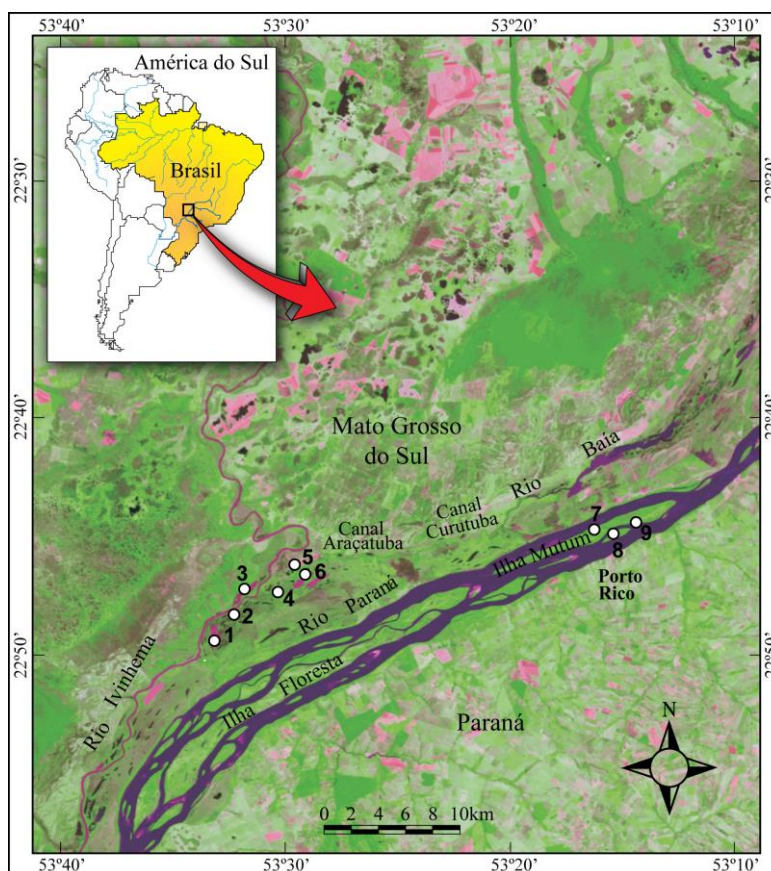


Fig. 1 Planície de inundação do alto rio Paraná (Lagos: 1- Peroba; 2- Capivara; 3- Patos; 4- Jacaré; 5- Cervo; 6- Sumida; 7- Bilé; 8- Leopoldo; 9- Pauvéio).

3.2.2 Delineamento amostral

3.2.2.1 Variáveis abióticas

As amostragens das variáveis abióticas (pH, condutividade da água, transparência, turbidez, sólidos totais inorgânicos, alcalinidade total, nitrogênio total e fosfato) foram realizadas na região limnética de cada lago, na sub-superfície, concomitantemente às variáveis bióticas. As variáveis abióticas foram estimadas de acordo com a metodologia apresentada em Roberto *et al.* (2009) e cedidas pelo laboratório de limnologia do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura da Universidade Estadual de Maringá.

3.2.2.2 Algas perifíticas

A comunidade de algas perifíticas foi obtida de pecíolos (substrato) de *Eichhornia azurea* K. na região litorânea do lago. Para as análises quantitativas das algas, foram coletados três pecíolos de forma aleatória em dois bancos de macrófitas. O material perifítico foi removido do substrato, fixado e preservado com solução de lugol acético 0,5%.

As algas foram quantificadas pelo método de Utermöhl (1958) em microscópio invertido e as contagens realizadas em campos aleatórios até atingir 100 indivíduos da espécie mais comum de cada amostra e de acordo com a curva de acumulação das espécies (Bicudo, 1990). A densidade de espécies foi estimada de acordo com Ros (1979) e os resultados expressos em número de indivíduos por unidade de área (ind.cm^{-2}). A matriz de composição de espécies (presença e ausência) foi construída a partir da matriz de densidade de espécies.

Para as análises estatísticas foram utilizadas as médias das densidades entre as três amostras de cada lago. Por isso cada lago foi considerado como réplica nas análises, o que compreendeu um N de 36 amostras quantitativas.

A matriz funcional de espécies foi composta por quatro características funcionais das algas distribuídas em 15 categorias: forma de vida (unicelular, filamentosa, flagelada ou colonial), intensidade de aderência ao substrato (firmemente ou frouxamente aderido – de acordo com Sládecková & Sládecek, 1977), forma de aderência (móveis, emaranhadas, prostradas, pedunculadas e com célula basal diferenciada-heterotrico - Biggs *et al.*, 1998) e grupos funcionais CRS (Biggs *et al.*, 1998).

A seleção das características funcionais foi feita considerando características que representam seu nicho ou que proporcionam melhor estabelecimento em seus *habitat*. Formas de vida, intensidade de aderência e forma de aderência foram analisadas diretamente dos indivíduos de cada espécie e grupos funcionais a partir de informações contidas em bibliografia especializada. Foram encontradas 178 espécies de algas perifíticas nos nove lagos estudados (capítulo 1 desta tese). Os maiores valores de diversidade funcional foram observados no período de águas altas (AA1) (capítulo 1 desta tese).

3.2.3 Análise dos dados

A matriz de variáveis abióticas foi padronizada pelo máximo, para cada variável.

A dissimilaridade ambiental dos lagos foi calculada através de índice de dissimilaridade utilizando a distância euclidiana.

A diversidade beta taxonômica foi calculada par a par, entre todos os pares de lagos (nove lagos = 36 pares) utilizando o índice de dissimilaridade de Sorensen (β_{sor}). A partição dos componentes da diversidade beta foi realizada segundo Baselga (2010), sendo que β_{sor} (dissimilaridade total) é igual à dissimilaridade causada por *turnover* (β_{sim}) mais a dissimilaridade causada por diferenças de riqueza (β_{nes}). Neste método, o componente *turnover* é obtido através do cálculo do índice de dissimilaridade de Simpson, enquanto que o componente resultante de aninhamento é a diferença entre β_{sor} e β_{sim} . Teste T foram aplicados para testar diferenças entre os componentes (*turnover* e aninhamento) de cada tipo de diversidade beta (taxonômica e funcional).

A matriz de distância entre as características funcionais das espécies foi calculada através do coeficiente de distância de variáveis mistas proposta por Pavoine *et al.* (2009). A matriz de distância foi posteriormente transformada em dendrograma pelo método de agrupamento pela média (UPGMA). Este dendrograma foi utilizado nos cálculos de diversidade beta funcional. De maneira semelhante à partição da diversidade beta taxonômica, a diversidade beta funcional entre todos os pares de lagos foi calculada através do índice de dissimilaridade de Sorensen (β_{sor}) adaptado para dados funcionais, assim como os componentes resultantes de *turnover* (β_{sim}) e de aninhamento (β_{nes}).

As correlações entre as dissimilaridades funcionais e taxonômicas, e os respectivos componentes, e as correlações entre as dissimilaridades ambientais e dissimilaridades funcionais e taxonômicas foram avaliadas por teste de Mantel (999 permutações). Todas as análises foram realizadas na plataforma R (R Core Team 2013). As partições da diversidade beta taxonômica e funcional foram realizadas utilizando as funções *beta.pair* (pacote *betapart*; Baselga *et al.*, 2013) e *part.p.tree* (pacote *CommEcol*; Melo, 2013), respectivamente. O teste de Mantel foi realizado através da função *mantel* disponível no pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2013).

3.3 RESULTADOS

Para a diversidade beta funcional, não existiu diferenças significativas entre os componentes de resultante de aninhamento funcional e o *turnover* funcional em nenhum dos períodos ($p > 0,05$) (Tabela 1; Fig. 2).

Tabela 1 Variação da diversidade beta funcional e taxonômica, e seus componentes, de algas perifíticas entre todos os pares de lagos (36 pares) nos períodos de águas altas (AA1 e AA2) e águas baixas (AB1 e AB2).

Componentes	Medida	AA1		AA2		AB1		AB2	
		média	desvio padrão	média	desvio padrão	média	desvio padrão	média	desvio padrão
Diversidade beta	Funcional	0,20	±0,07	0,22	±0,07	0,16	±0,07	0,11	±0,07
	Taxonômica	0,53	±0,07	0,57	±0,17	0,47	±0,12	0,53	±0,08
Turnover	Funcional	0,10	±0,08	0,10	±0,08	0,06	±0,06	0,06	±0,07
	Taxonômico	0,47	±0,10	0,41	±0,20	0,35	±0,15	0,45	±0,10
Resultante de Nestedness	Funcional	0,10	±0,07	0,11	±0,07	0,10	±0,07	0,04	±0,03
	Taxonômico	0,06	±0,05	0,12	±0,09	0,12	±0,08	0,07	±0,05

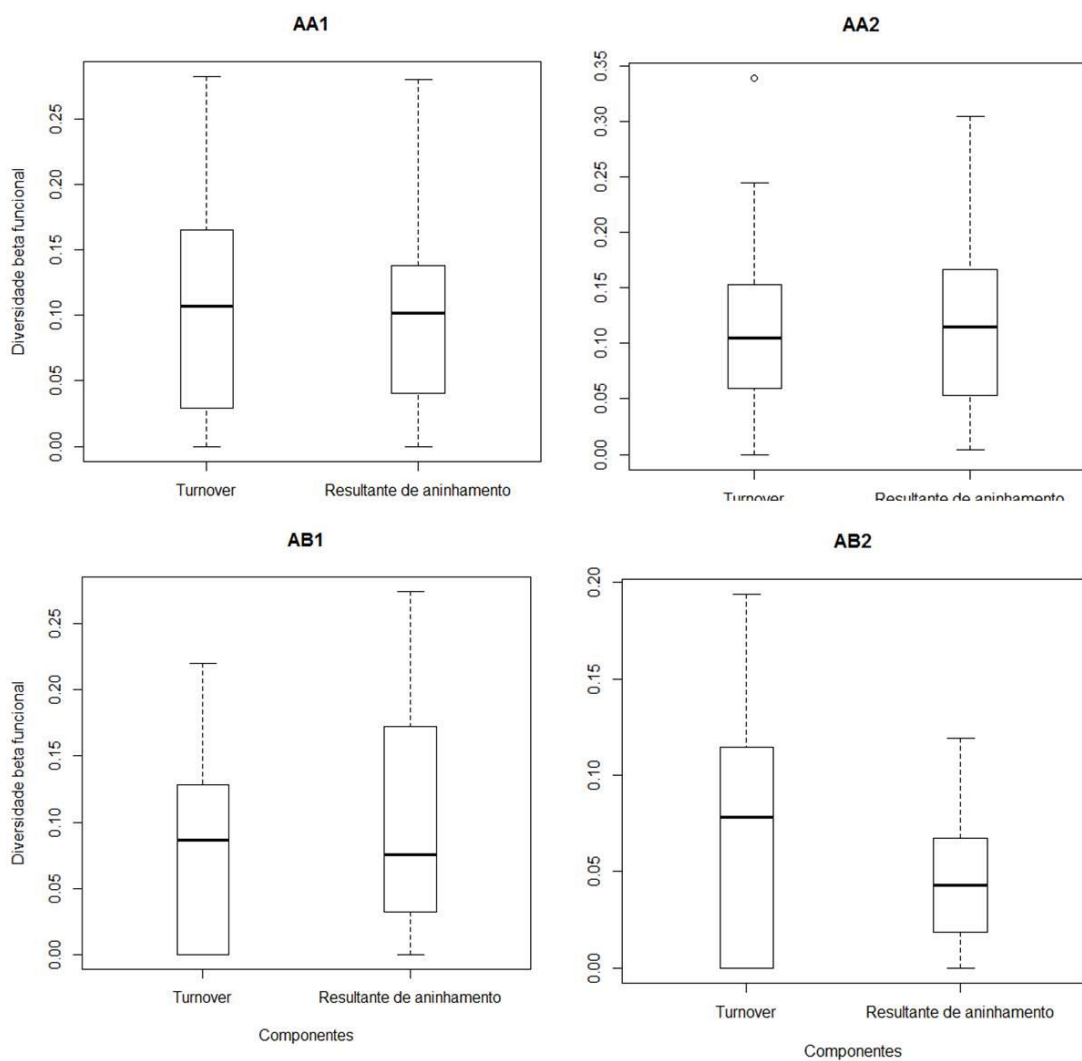


Fig. 2 Relação entre *turnover* funcional e o componente resultante de aninhamento funcional de algas perifíticas em 36 pares de lagos em quatro períodos de coleta (águas altas, AA1 e AA2, e águas baixas, AB1 e AB2).

Para a diversidade beta taxonômica, os resultados demonstraram que *turnover* taxonômico foi maior que o componente resultante de aninhamento taxonômico ($p < 0,05$) (Tabela 1; Fig. 3).

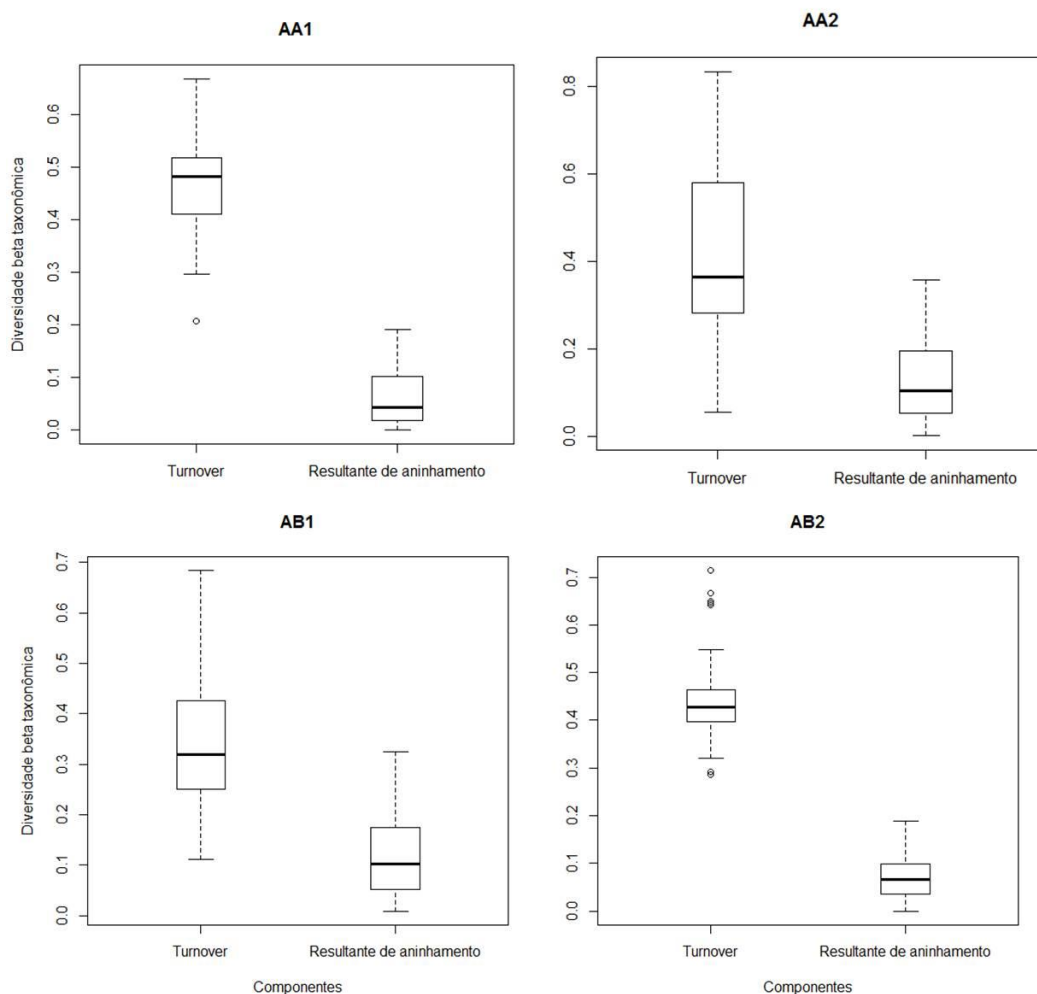


Fig. 3 Relação entre *turnover* taxonômico e o componente resultante de aninhamento taxonômico de algas perifíticas em 36 pares de lagos em quatro períodos de coleta (águas altas, AA1 e AA2, e águas baixas, AB1 e AB2).

Não há correlação entre a diversidade beta funcional e a diversidade beta taxonômica em nenhum dos períodos de amostragem (teste de Mantel, Tabela 2, Fig. 4). Segundo este resultado não há indícios que mudanças na composição de espécies também indicam mudanças nas características funcionais das espécies. Os resultados dos testes de Mantel demonstraram ainda uma tendência de ausência de relação entre a dissimilaridade ambiental e a diversidade beta taxonômica (Tabela 2, Fig. 5), uma vez que tal relação foi observada apenas em um período de amostragem (AA1). Reforçando esta tendência de ausência de relação, também não há correlação entre a dissimilaridade ambiental de lagos e a diversidade beta funcional (Tabela 2, Fig. 6). Estes resultados revelam que dissimilaridades ambientais entre os lagos não resultam em mudanças na composição de espécies ou nas características funcionais.

Tabela 2 Correlações entre diversidade beta funcional e taxonômica, seus respectivos componentes, e entre diversidade beta e dissimilaridade ambiental entre 36 pares de lagos em águas altas (AA1 e AA2) e águas baixas (AB1 e AB2). Coeficiente de correlação de Pearson (r) e probabilidade associada ao teste de Mantel (*p< 0.05).

Diversidade beta	Mantel	AA1		AA2		AB1		AB2	
		r	p	r	p	r	P	r	p
β_{sor}	Taxonômico/ Funcional	0,0500	0,4030	0,1709	0,2910	0,3033	0,1230	0,1709	0,2860
	Ambiente/ Funcional	0,1175	0,2350	-0,3129	0,9350	-0,1447	0,6640	-0,2595	0,8840
β_{nes}	Ambiente/ Taxonômico	0,4487	0,012*	0,0441	0,3730	0,0634	0,3940	-0,0326	0,4590
	Taxonômico/ Funcional	0,3848	0,052*	0,6511	0,003*	0,6375	0,002*	-0,2264	0,8750
β_{sim}	Taxonômico/ Funcional	0,2106	0,1790	0,2106	0,1540	0,4478	0,012*	0,0232	0,3190

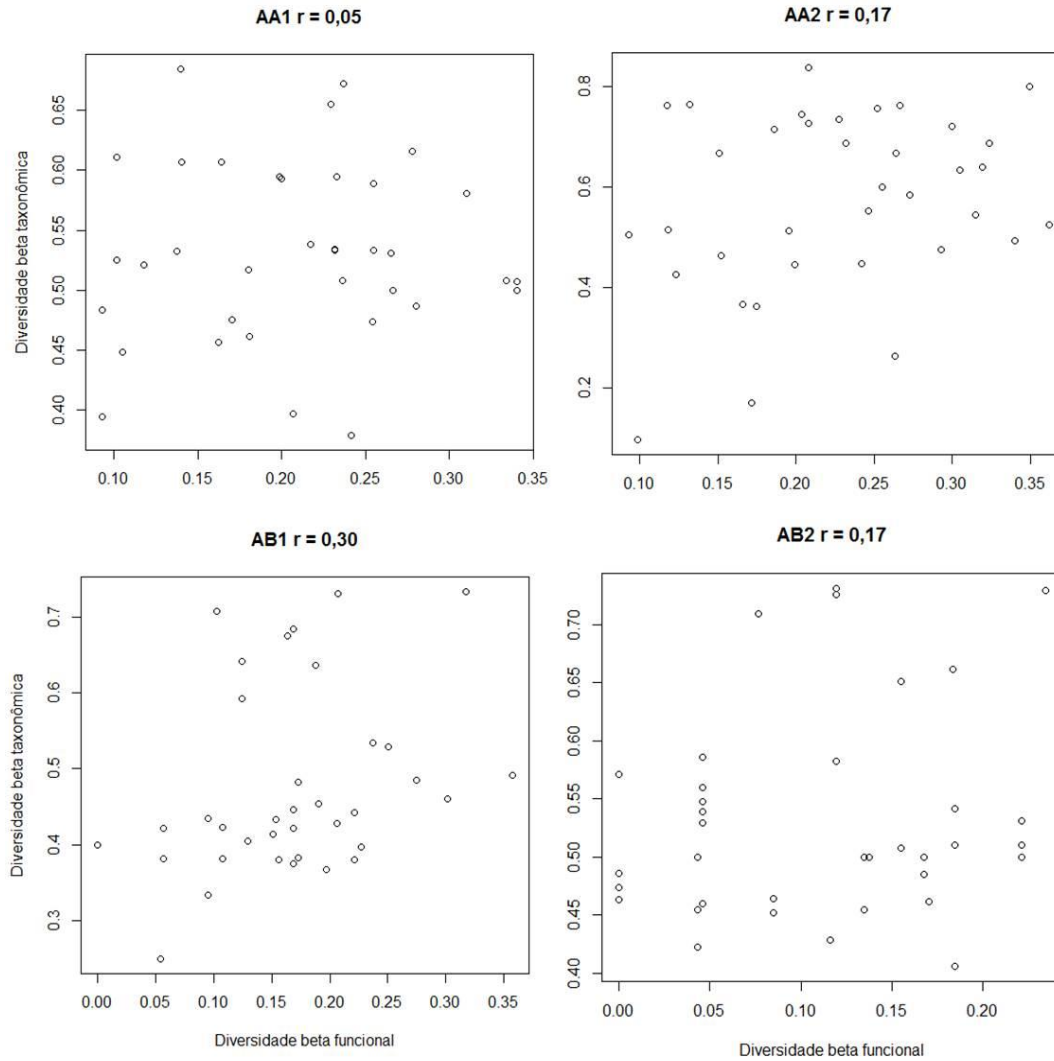


Fig. 4 Relação entre diversidade beta funcional e diversidade beta taxonômica (teste de Mantel, $*p < 0,05$) de algas perifíticas em 36 pares de lagos em águas altas (AA1 e AA2) e águas baixas (AB1 e AB2).

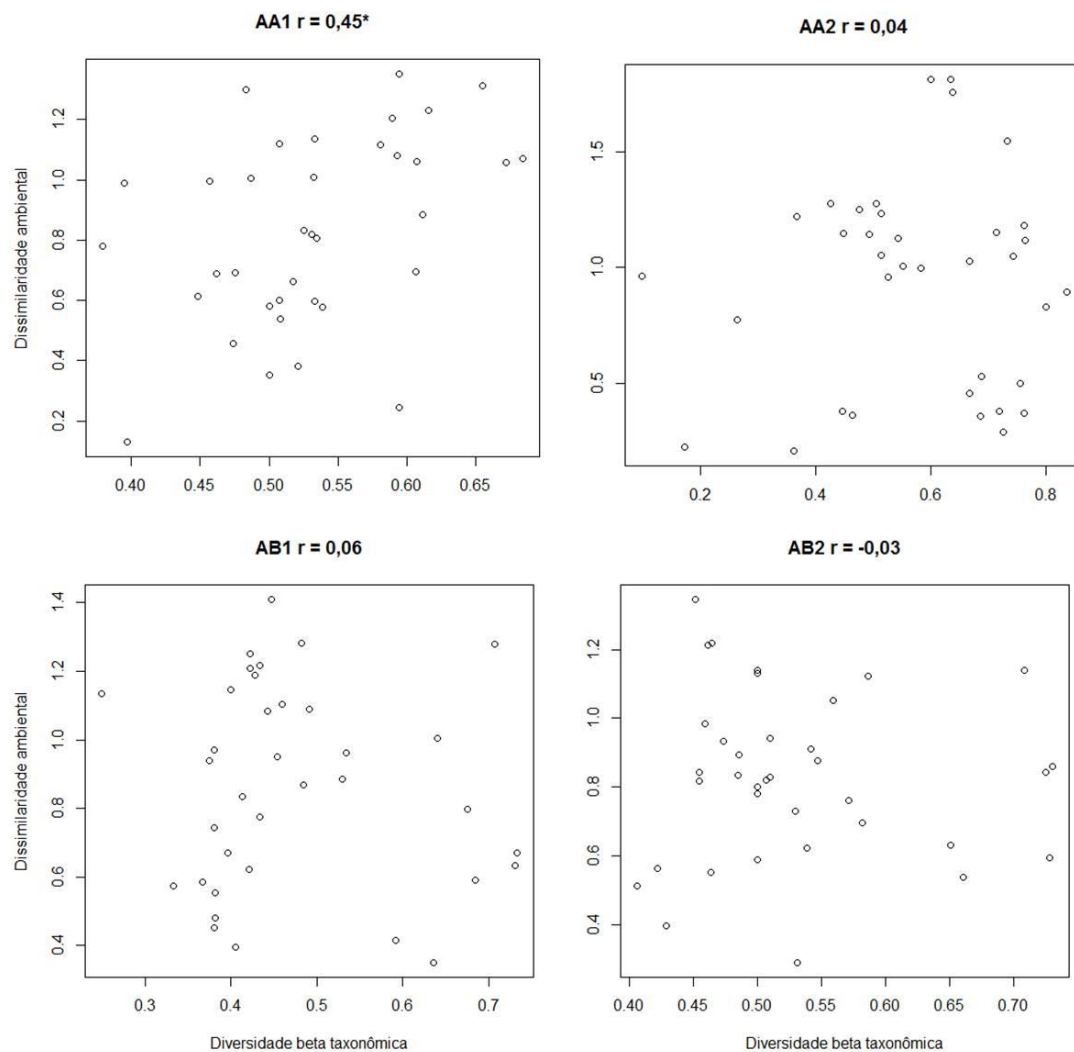


Fig. 5 Relação entre diversidade beta taxonômica e dissimilaridade ambiental (teste de Mantel, $*p < 0,05$) de algas perifíticas entre 36 pares de lagos em águas altas (AA1 e AA2) e águas baixas (AB1 e AB2).

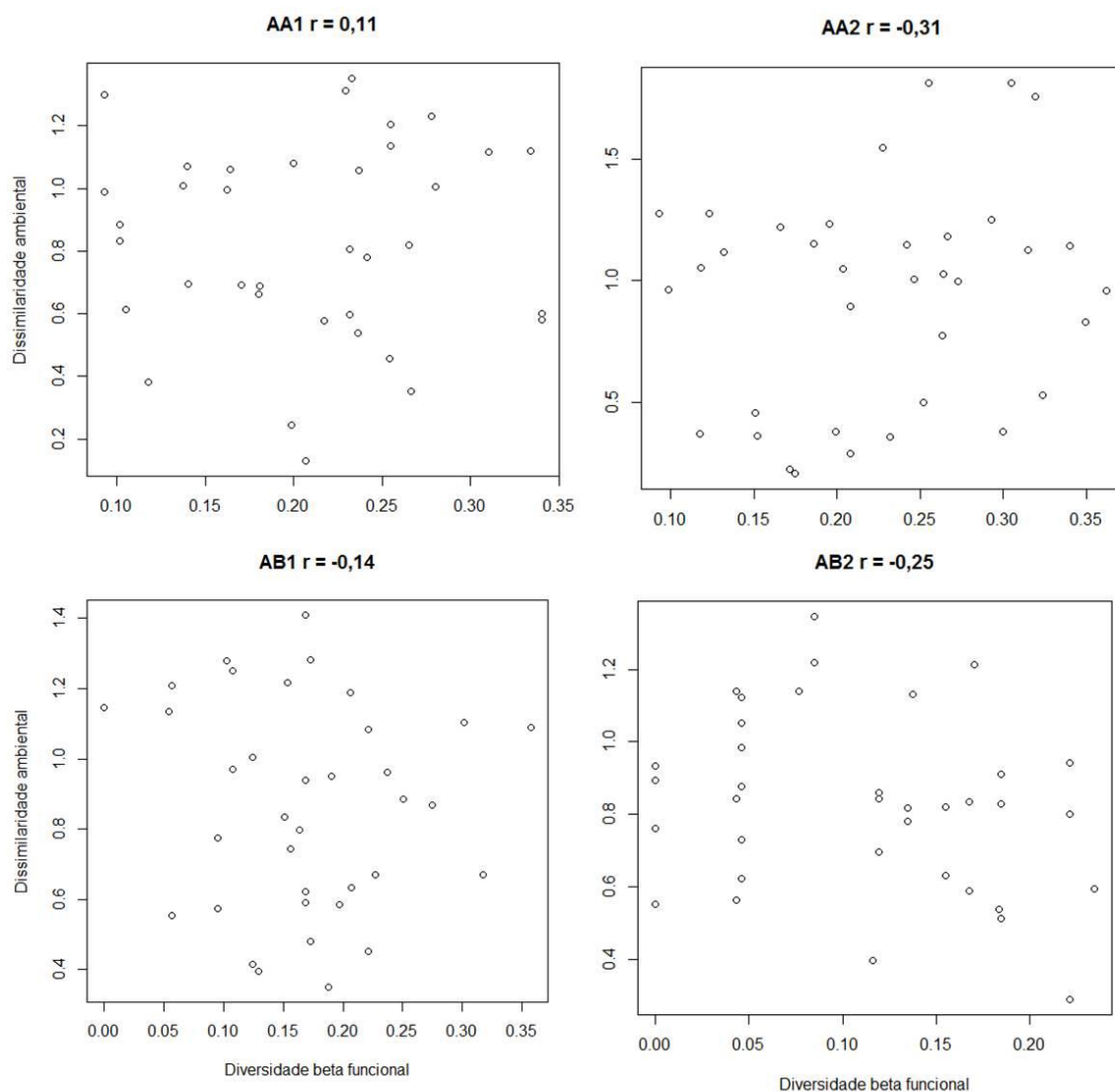


Fig. 6 Relação entre diversidade beta funcional e dissimilaridade ambiental (teste de Mantel, $*p < 0,05$) de algas perifíticas entre 36 pares de lagos em águas altas (AA1 e AA2) e águas baixas (AB1 e AB2).

A relação entre a dissimilaridade resultante de aninhamento funcional e a dissimilaridade resultante de aninhamento taxonômico foi significativa em três dos quatro conjuntos de dados analisados (teste de Mantel, Tabela 2, Fig. 7). Por outro lado, a relação entre a dissimilaridade em função de *turnover* funcional e a dissimilaridade em função de *turnover* taxonômico foi significativa em apenas um dos quatro conjuntos de dados (Tabela 2, Fig. 8). Estes resultados indicam que a perda de espécies (resultante de aninhamento) leva a uma perda de características funcionais, enquanto que a

substituição de espécies (*turnover*) não necessariamente promove a substituição de funções.

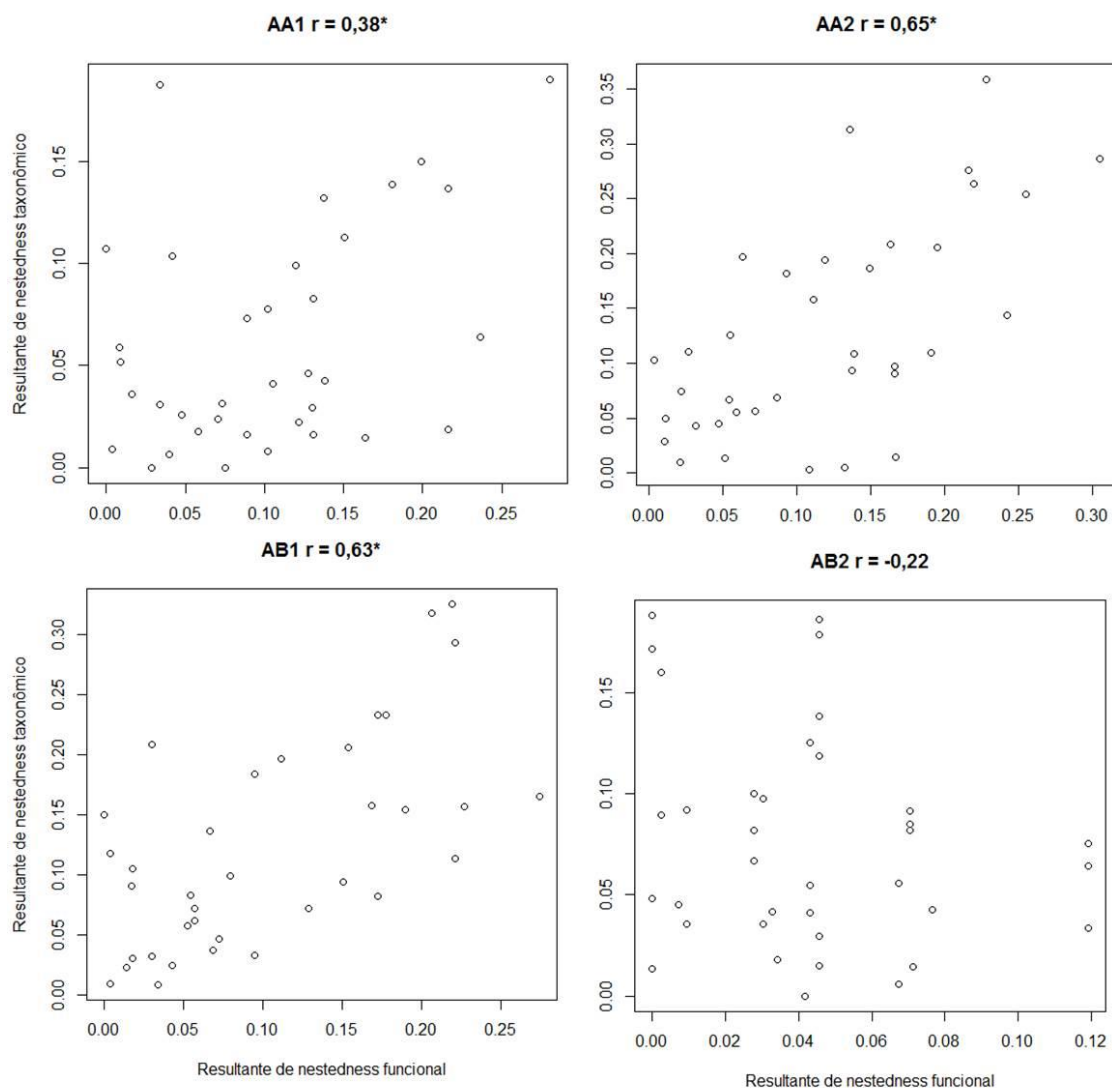


Fig. 7 Relação entre o componente resultante de aninhamento funcional e o componente resultante de aninhamento taxonômico (teste de Mantel, $*p < 0,05$) de algas perifíticas entre 36 pares de lagos em águas altas (AA1 e AA2) e águas baixas (AB1 e AB2).

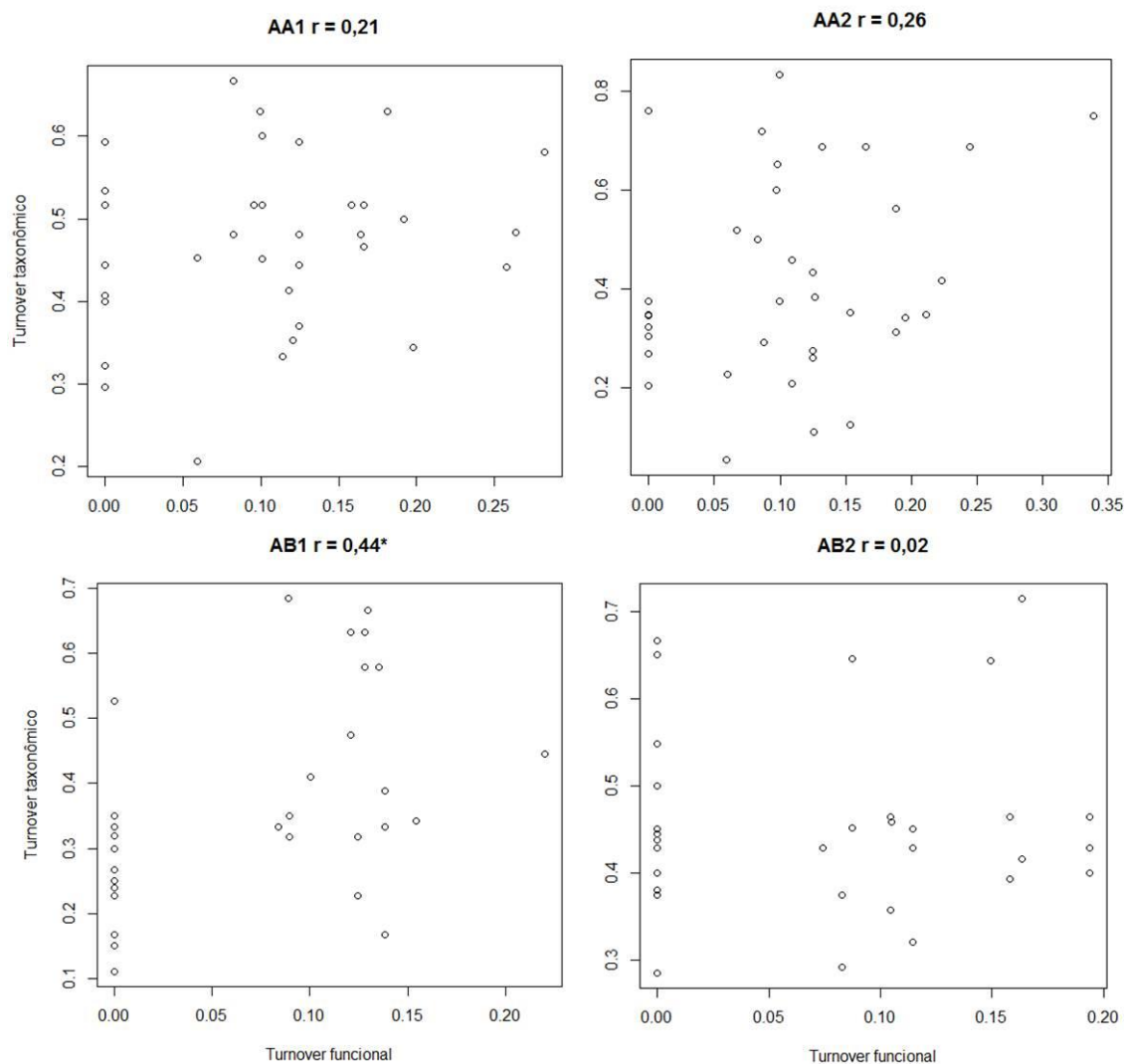


Fig. 8 Relação entre *turnover* funcional e *turnover* taxonômico (teste de Mantel, $*p < 0,05$) de algas perifíticas entre 36 pares de lagos em águas altas (AA1 e AA2) e águas baixas (AB1 e AB2).

3.4 DISCUSSÃO

Este estudo demonstrou que diferenças na composição de espécies entre lagos de planície de inundação não indicam necessariamente diferenças nas características funcionais entre as espécies. Nos lagos avaliados os padrões de diversidade beta taxonômica são diferentes dos padrões de diversidade beta funcional.

Ao avaliar a diversidade beta taxonômica, a substituição de espécies (*turnover*) é maior que a perda de espécies (resultante de aninhamento) em todos os períodos

avaliados. De acordo com esta desconstrução, enquanto que *turnover* se refere à substituição de espécies entre locais (independentemente das diferenças potenciais na riqueza de espécies entre locais), o componente de aninhamento indica quando nenhuma espécie é substituída de um local para outro, e que essa diferenciação é derivada das diferenças na riqueza de espécie entre assembleias aninhadas, como, por exemplo, composição de espécies de locais com menor riqueza como um subconjunto de locais mais ricos (Baselga, 2010; Carvalho *et al.*, 2012).

Os padrões de diversidade beta podem ser explicados por uma interação de fatores, dentre eles, os intrínsecos, como habilidade de dispersão dos organismos, e extrínsecos, como tamanho, tipo e posição do ecossistema estudado (Soininen *et al.*, 2007; Wetzel *et al.*, 2012). Acredita-se que fatores intrínsecos, como a dispersão proporcionada pelo pulso de inundação e conectividade dos lagos, sejam potenciais direcionadores da diversidade beta taxonômica, que proporcionaram a substituição de espécies de algas perifíticas entre os lagos desta planície de inundação. Dessa forma, o maior *turnover* taxonômico pode sugerir que todos os lagos contribuam de forma proporcional para a diversidade local de espécies (Angeler, 2013), tornando-os, portanto, alvos potenciais futuros para ações de conservação de espécies de algas perifíticas nesta planície de inundação.

Atualmente ainda inexistem estudos que demonstrem padrões de diversidade beta e componentes particionados taxonômica e funcionalmente para algas perifíticas em outros ecossistemas aquáticos. Para outras comunidades, alguns poucos estudos atuais podem ser citados para a diversidade beta taxonômica.

Angeler (2013) utilizou a mesma abordagem desconstrutiva da beta diversidade taxonômica para analisar metacomunidades de invertebrados e fitoplâncton em lagos boreais, e demonstrou maior importância do *turnover* para as duas metacomunidades. Predomínio de *turnover* também foi citado em estudo sobre mamíferos não voadores pela Europa, e este padrão foi atribuído a fatores históricos e climáticos (Svenning *et al.*, 2011). Carvalho *et al.* (2012) observaram respostas de comunidades de aranhas ao longo de gradiente de invasão por *Acacia* sp. em dunas costeiras, e determinaram através da partição da diversidade beta que mudanças na estrutura física de micro-habitat de serapilheira são causas para perda de espécies em comunidades de aranhas, com maior contribuição para o componente de aninhamento que *turnover*. Diniz-Filho *et al.* (2012) avaliaram padrões geográficos de variação alélica entre populações locais de *Dipteryx allata* (“Baru”) no cerrado brasileiro. Concluíram que a esta abordagem,

tanto em ecologia de comunidades como para genética de populações, fornece novas contribuições para o entendimento dos processos subjacentes aos padrões de diversidade de espécies. Leprieur *et al.* (2011) demonstraram para comunidades de peixes de água doce que *turnover* e componente de aninhamento diferem geograficamente e esses padrões contrastam as influências das mudanças climáticas do quaternário.

Para a diversidade beta funcional, a equivalência dos componentes particionados não revelou se os padrões de diversidade beta funcional são provocados pela substituição de características funcionais entre os lagos ou se a composição funcional é proveniente de lagos mais ricos. Esse padrão corresponde aos baixos valores de diversidade beta funcional, e que estas comunidades se sobrepõe totalmente em relação às características funcionais compartilhadas (Villéger *et al.*, 2013), tornando-as redundantes quanto às características funcionais.

A ausência de relação entre a diversidade beta taxonômica e a diversidade beta funcional indicou que mudanças espaciais na composição de espécies não levaram a mudanças na composição de características funcionais entre os lagos. Duas comunidades com poucas espécies em comum (alta diversidade beta taxonômica) podem ter baixa diversidade beta funcional se suas espécies são funcionalmente similares (Villéger *et al.*, 2013), como o revelado neste estudo.

Além disso, a ausência de relação entre *turnover* taxonômico e funcional reforça a falta de relação entre a substituição de espécies e a substituição de características funcionais entre os ambientes. Neste caso, a perda de características funcionais está relacionada à perda de espécies (diferenças de riqueza resultantes de aninhamento). Este baixo *turnover* funcional pode indicar que espécies pertencentes a uma comunidade representam apenas um pequeno conjunto de características funcionais na outra comunidade, sugerindo ação em distintas intensidades por filtros ambiental entre elas (Villéger *et al.*, 2013).

Quando avaliamos a relação da dissimilaridade ambiental com a diversidade beta funcional e taxonômica, constatamos que condições limnológicas dissimilares entre os lagos avaliados não proporcionaram o estabelecimento de espécies distintas (diversidade beta taxonômica) e com características funcionais dissimilares (diversidade beta funcional). Dessa forma, a dissimilaridade ambiental dos lagos não foi um empecilho para o estabelecimento de espécies funcionalmente semelhantes, ou mesmo que o a dissimilaridade entre os lagos quanto o conjunto de variáveis abióticas avaliadas

(pH, condutividade da água, transparência, turbidez, sólidos totais inorgânicos, alcalinidade total, nitrogênio total e fosfato) não foi suficiente para o estabelecimento de espécies funcionalmente semelhantes.

Esta ausência de relação pode ser um contra-indicativo que filtros ambientais são importantes como regras de assembleia na estruturação das características funcionais de algas perifíticas em planície de inundação. Porém estudos apontam a relevância dos filtros ambientais para estruturação de algas perifíticas em vários ambientes (Passy, 2007; Tuji, 2010; Wagenhoff *et al.*, 2013). Dunck *et al.* (*in prep.*) demonstram que os filtros ambientais não são estruturadores exclusivos da diversidade funcional de algas perifíticas em lagos de planície de inundação. Dessa forma, testar os efeitos de processos bióticos ou abióticos (De Bello *et al.*, 2012) em estudos de beta diversidade funcional podem ser um novo passo a ser considerado.

Ainda destaca-se a importância do refinamento das características funcionais para estudos com este enfoque. Estas características podem ser morfológicas, fisiológicas ou fenológicas, que direta ou indiretamente afetam a eficiência no desenvolvimento das espécies, como no crescimento, reprodução e sobrevivência (McGill *et al.*, 2006; De Bello *et al.*, 2013), ou seja, que representem o nicho das espécies. Por isso a seleção, quantidade e quais características serão utilizadas dependerão das diretrizes do estudo, o que representa um dos aspectos mais importantes e delicados desta abordagem (Weithoff, 2003). Para algas perifíticas, algumas características não utilizadas, como reprodução, resistência à herbivoria e fixação de nitrogênio, possivelmente também possam elucidar os padrões relacionados às regras de montagem das comunidades.

Com isso, ressalta-se a importância em retratar a relação entre os componentes da diversidade beta taxonômicos e funcionais para processos biogeográficos e conservação (Angeler, 2013). Este aspecto deve ser considerado pois, ao longo do tempo, os padrões de diversidade beta taxonômicos e funcionais podem permanecer estáveis quando um componente (*turnover* e resultante de aninhamento) compensa o outro, por isso a importância em saber como está ocorrendo a substituição de espécies e qual o componente predominante na estruturação das comunidades.

3.5 CONCLUSÕES

Este estudo demonstrou padrões contrastantes de diversidade beta funcional e taxonômica de algas perifíticas em lagos de planície de inundação. A substituição de

espécies não proporcionou uma substituição nas características funcionais entre as espécies, o que mostrou uma redundância funcional. Porém a perda de espécies (resultante de aninhamento) levou a uma perda de características funcionais, o que pode indicar que espécies pertencentes a uma comunidade representam apenas um pequeno conjunto de características funcionais da outra comunidade. A dissimilaridade ambiental dos lagos não foi um empecilho para o estabelecimento de espécies funcionalmente semelhantes. Constatamos que é essencial que se determine os padrões de diversidade beta taxonômica e funcional de algas perifíticas, e que o uso de características funcionais deve ser feito de forma cautelosa, com características que representem seu nicho.

REFERÊNCIAS

- Anderson M.J., Ellingsen K.E. & Mcardle B.H. (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 9, 683-693.
- Angeler D.G. (2013) Revealing a conservation challenge through partitioned long-term beta diversity: increasing turnover and decreasing nestedness of boreal lake metacommunities. *Diversity and Distributions*, 19, 772–781.
- Baselga A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.
- Baselga A., Orme D. & Villeger S. (2013) Betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.2. <http://cran.r-project.org/package=betapart>.
- Bicudo D.C. (1990) Considerações sobre metodologia de contagem de algas do perifíton. *Acta Limnologica Brasílica*, 3, 459-475.
- Biggs J.F., Stevenson R.J. & Lowe R.L. (1998) A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv für Hydrobiologie*, 143, 21-56.
- Carvalho J.C., Cardoso P. & Gomes P. (2012) Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 760–771.
- De Bello F., Lavorel S., Lavergne S., Albert C.H., Boulangéat I., Mazel F. & Thuiller W. (2013) Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography*, 36, 393–402.

- De Bello F., Price J.N., Münkemüller T., Liira J., Zobel M., Wilfried T., Gerhold P., Götzenberger L., Lavergne S., Leps J., Zobel K. & Partel M. (2012) Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology*, 93, 2263–2273.
- De Bello F., Thuiller W., Leps J., Choler P., Clement J.C., Macek P., Sebastia M.T. & Lavorel S. (2009) Partitioning functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science*, 20, 475–486.
- Diniz-Filho J.A.F., Collevatti R.G., Soares T.N. & Telles M.P.C. (2012) Geographical patterns of turnover and nestedness-resultant components of allelic diversity among populations. *Genetica*, 140, 189–195.
- Lavergne S., Moquet N., Thuiller W. & Ronce O. (2010) Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 321–350.
- Leprieur F., Tedesco P.A., Hugueny B.,² Beauchard O., Dürr H.H., Brosse S. & Oberdorff T. (2011) Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters*, 14, 325–334.
- Mason N.W.H. & de Bello F. (2013) Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*, 24, 777–780.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E. & Westoby M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 178–185.
- Melo A.S. (2013) CommEcol: Community Ecology Analyses. R package version 1.5.8/r24. <http://R-Forge.R-project.org/projects/commecol>.
- Melo A.S., Schneck F., Hepp L.U., Simões N.R., Siqueira T. & Bini L.M. (2011) Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 23, 318–331.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos M.P., Stevens H.H. & Wagner H. (2013) Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-9. <http://cran.r-project.org/package=vegan>.
- Passy S.I. (2007) Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany*, 86, 171–178.

- Pavoine S., Vallet J., Dufour A.B., Gachet S. & Daniel H. (2009) On the challenge of treating various types of variables : application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118, 391-402.
- Petchey O.L. & Gaston K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741-758.
- Pool, T.K & Olden, J.D. (2012) Taxonomic and functional homogenization of an endemic desert fish fauna. *Diversity and Distributions*, 18, 366–376.
- Purschke O., Schmid B.C, Sykes M.T., Poschlod P., Michalski S.G., Durka W., Kühn I., Winter, M. & Prentice, H.C. (2013) Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101, 857–866.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/>.
- Ricotta C. & Burrascano S. (2008) Beta diversity for functional ecology. *Preslia*, 80, 61–71.
- Roberto M.C., Santana N.F. & Thomaz S.M. (2009) Limnology in the upper Paraná river floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, 69, 717-725.
- Ros J. (1979) *Práctica de Ecología*. Omega, Barcelona.
- Sládecková, A. & V. Sládeček. (1977) Periphyton as indicator of the reservoir water quality. II – pseudo-periphyton. *Archiv für Hydrobiologie*, 9, 176-191.
- Soininen J., Korhonen J.J., Karhu J., Vetterli A. (2011) Disentangling the spatial patterns in community composition of prokaryotic and eukaryotic lake plankton. *Limnology and Oceanography*, 56, 508–520.
- Soininen J., Lennon J.J., Hillebrand H. (2007b) A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology*, 88, 2830–2838.
- Soininen, J., Mcdonald, R. & Hillebrand, H. (2007a) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30, 3-12.
- Svenning J., Fløjgaard C. & Baselga A. (2011) Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology*, 80, 393–402.
- Swenson N.G. (2011) The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, 98, 472–480.

- Swenson N.G., Anglada-Cordero P. & Barone J.A. (2011) Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 278, 877–884.
- Swenson N.G., Stegen J.C., Davies S.J., Erickson D.L., Forero-Montana J., Hurlbert A.H., Kress W.J., Thompson J., Uriarte M., Wright S.J. & Zimmerman J.K. (2012) Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. *Ecology*, 93, 490–499.
- Tilman D. (2001) Functional diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (Ed S.A. Levin), pp. 109–120. Academic Press, San. Diego.
- Tuji A. (2000) Observation of developmental processes in loosely attached diatom (Bacillariophyceae) communities. *Phycological Research*, 48, 75–84.
- Utermöhl H. (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodic. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 9, 1–39.
- 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.
- Villéger S.S., Grenouillet G. & Brosse S. (2013) Decomposing functional b-diversity reveals that low functional b-diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 671–681.
- Wagenhoff A., Lange K., Townsend C.T. & Matthaei C.D. (2013) Patterns of benthic algae and cyanobacteria along twin-stressor gradients of nutrients and fine sediment: a stream mesocosm experiment. *Freshwater Biology*, 58, 1849–1863.
- Weithoff G. (2003) The concepts of ‘plant functional types’ and ‘functional diversity’ in lake phytoplankton: a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology*, 48, 1669–1675.
- Wetzel C.E., Bicudo D.C., Ector L., Lobo E.A., Soininen J., Victor L., Bini L.M. (2012) Distance Decay of Similarity in Neotropical Diatom Communities. *Plos One*, 7, 1–8.
- Whittaker R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 280–338.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

- ✓ Essa pesquisa é pioneira quanto à avaliação da diversidade funcional e diversidade beta taxonômica e funcional de algas perifíticas em lagos de planície de inundação;
- ✓ Sínteses sobre biodiversidade devem considerar o aspecto funcional das espécies para uma melhor compreensão dos processos envolvidos em ecologia de comunidades, ecossistemas e na manutenção da biodiversidade;
- ✓ Demonstramos que maiores valores de diversidade funcional de comunidades de algas perifíticas estão relacionados com período de águas altas e com ambientes menos impactados; que não há indícios de que os filtros ambientais estruturam a diversidade funcional de algas perifíticas em lagos de planície de inundação, e que a limitação da dispersão é um fator importante nesta estruturação;
- ✓ A diversidade beta funcional e taxonômica desses organismos podem revelar tendências diferenciadas, e que, alta diversidade beta taxonômica não revela alta diversidade beta funcional. Existe grande redundância nas características funcionais entre as espécies, mesmo entre comunidades pertencentes a lagos dissimilares quanto às características limnológicas;
- ✓ Ressaltamos que haja continuidade de estudos que avaliem as características funcionais, diversidade funcional e a diversidade beta taxonômica e funcional de algas perifíticas em planícies de inundação e em outros ecossistemas aquáticos.