

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

FELIPE EMILIANO AMADEO

Influência da complexidade estrutural, tamanho de área e isolamento geográfico sobre os atributos da comunidade zooplanctônica em mesocosmos artificiais: uma abordagem experimental

Maringá, PR
2017

FELIPE EMILIANO AMADEO

Influência da complexidade estrutural, tamanho de área e isolamento geográfico sobre os atributos da comunidade zooplanctônica em mesocosmos artificiais: uma abordagem experimental

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.
Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha
Coorientador: Prof. Dr. Nadson Ressayé Simões da Silva

Maringá, PR
2017

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

A481i

Amadeo, Felipe Emiliano, 1985-

Influência da complexidade estrutural, tamanho de área e isolamento geográfico sobre os atributos da comunidade zooplanctônica em mesocosmos artificiais : uma abordagem experimental / Felipe Emiliano Amadeo.-- Maringá, 2017.

86 f.: il. (algumas color.)

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2017.

Orientador: Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha.

Coorientador: Prof. Dr. Nadson Ressayé Simões da Silva.

1. Zooplanctôn de água doce – Comunidade, Estrutura de – Áreas adjacentes – Planície de inundação – Alto rio Paraná. 2. Zooplanctôn de água doce – Biogeografia – Fitotelmata artificial. 3. Zooplanctôn de água doce – Dispersão e tamanho do corpo – Fitotelmata artificial. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -592.178209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

FELIPE EMILIANO AMADEO

Influência da complexidade estrutural, tamanho de área e isolamento geográfico sobre os atributos da comunidade zooplanctônica em mesocosmos artificiais: uma abordagem experimental

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof.^a Dr.^a Geziele Mucio Alves
Centro Universitário Ingá/UNINGÁ

Prof. Dr. Moacyr Serafim Junior
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia (UFRB)

Dr.^a Leilane Talita Fatoreto Schwind
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Dr. Luiz Felipe Machado Velho
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 30 de março de 2017.

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

AGRADECIMENTOS

À minha família, por sempre me apoiarem e acreditarem em mim.

À Bia, por todo apoio e ajuda nesses sete anos juntos. Se não fosse por você eu não teria forças para fazer nada disso. Obrigado por me permitir fazer parte da sua vida. Te amo.

Ao Fabinho, pela orientação, incentivo e confiança. Por sempre ajudar todos os alunos a seguirem pelo melhor caminho (mesmos aqueles cabeças duras que cismavam desde a graduação em trabalhar com aranhas e hoje no final do doutorado descobriram que o zooplâncton é o melhor grupo de organismos do mundo!) e mostrar que o trabalho é apenas parte de um crescimento maior como profissional.

Ao Rey (Nadson), pela coorientação, pelas ideias e *insights* para a realização dos experimentos e durante o andamento dos mesmos. Sua ajuda foi valiosa para a realização desse trabalho.

À Claudinha, pela amizade e apoio e por sempre me receber de braços abertos no Laboratório de Zooplâncton desde o mestrado (e com várias xicaras de café). Valeu Claudinha!!!!

Ao Fê, pelo incentivo, conselhos e piadas ao longo do mestrado, doutorado e nas viagens dos Congressos.

À Juliana Déo Dias, pela colaboração e sugestões para melhoria dos trabalhos, pelas discussões desde o início do doutorado e pela ajuda na estatística.

Aos amigos do laboratório: Ju, Ari & Nando-da-Ari, Lou, Thaís, Diogo, Leilane, Fran, “*Just*” Bia, Tati, Cláudia, Jão, Vanessa, Lenin, Junior, Gabi, Leandro e Danilo pelas muitas risadas (desculpa se eu esqueci alguém!!!)

Aos amigos de laboratório e parceiros de trabalho, pela ajuda nas infinitas horas de contagem e na identificação dos organismos.

Aos amigos dos outros laboratórios (Protozoo, Macrófitas, Fito e Perifiton), por toda ajuda e pelo café que sempre me ofereciam!

Ao Murillo Braghin, por todas as discussões acerca de situações hipotéticas, regras sobre como usar e não usar magia, geografia de mundos de fantasia e “*em como nós vamos ferrar com a vida do Ponteiro agora?*” Sério! Ser coautor de um livro de fantasia capa-espada foi uma das melhores experiências que já tive.

A todos que de alguma forma ajudaram para a execução dos experimentos: Tião, Alfredo, Tato, Chiquinho, João Dirço, Nay, Thaís, Bia, Mané, Mário e a Lu.

Ao Tião, Alfredo, Valdice e Flora, por fazerem da Base de Pesquisas do Nupélia um lugar único e especial. Ao Celsão e Seu Ní, por proporcionarem viagens tão agradáveis sempre com bom humor.

À Aldenir, Jocemara, Cecília, Norton, Marlize, Salete e João, pela paciência e disposição em ajudar.

À CAPES pela bolsa de doutorado.

*Don't change a goddamn thing, hold your
head up high.
When the hard times come,
we have the strength to defy.
Believe in yourself,
let the arrow leave the bow.
Honor is among us,
honor is all we know...*

*The night has come and
we no longer see
Better days around the corner,
for you and me
Receive the horizon
dawn's golden glow
Honor is among us,
honor is all we know...*

*It takes courage
to make it in this land
So don't forget,
but forgive every man
And prosperity's river
it will forever flow
Honor is among us,
honor is all we know*

... honor is all we know.

RANCID

Influência da complexidade estrutural, tamanho de área e isolamento geográfico sobre os atributos da comunidade zooplanctônica em mesocosmos artificiais: uma abordagem experimental

RESUMO

Tendo em vista a importância dos processos de dispersão para a estruturação das comunidades, fatores que causem alterações nas taxas de dispersão dos organismos entre os *habitats* também podem influenciar a organização das comunidades. Desse modo, tornam-se imprescindíveis os estudos que buscam elucidar o papel da dispersão na estruturação das comunidades biológicas. Nesse contexto, a abordagem experimental torna-se relevante, pois permite isolar os efeitos da dispersão dos efeitos de fatores ambientais que geralmente estão atrelados aos gradientes espaciais em trabalhos com dados de campo. Dessa forma, a tese foi estruturada em duas abordagens, nas quais foram utilizados modelos artificiais de fitotelmata, para compreender como os padrões observados para a Teoria de Biogeografia de Ilhas (TBI), considerando a Diversidade Funcional (FD), e como o efeito do tamanho do corpo influenciam na estruturação das comunidades de organismos zooplanctônicos (amebas testáceas, rotíferos, cladóceros e copépodes). O isolamento geográfico foi o principal fator interveniente para a organização das comunidades zooplanctônicas, uma vez que quanto mais próximo da fonte de origem, maiores foram as taxas de imigração no *habitat* e menores as taxas de extinções das espécies. Além disso, foi observado que o tamanho do corpo é uma característica importante, pois influencia na capacidade de dispersão dos organismos fazendo com que aqueles de menores tamanhos consigam alcançar maiores distâncias.

Palavras-chave: Dispersão. Efeito Resgate. Tamanho do Corpo. Isolamento Geográfico. Complexidade do *habitat*. Tamanho da Área.

Influence of *habitat* complexity, area size and geographic isolation on the attributes of zooplankton community in artificial mesocosms: an experimental approach

ABSTRACT

Considering the importance of dispersal processes for community structuring, factors altering dispersal rates of organisms among *habitats* may also influence community organization. Therefore, studies aiming to elucidate the role of dispersal in the structuring of biological communities are fundamental. In this context, the experimental approach is relevant, since it allows the isolation of the effects of dispersal from the effects of environmental factors, which are usually entangled to spatial gradients in studies using field data. Thus, this thesis was organized in two chapters, in which we used artificial phytotelmata models to comprehend the patterns observed for the Theory of Island Biogeography (TIB) considering the Functional Diversity (FD), and the influence of the body size in the structure of the zooplankton community (testate amoebae, rotifers, cladocerans and copepods). Geographic isolation was the main factor intervening in the organization of the zooplankton community, since the closer to the dispersal source, the higher the immigration rates to the *habitat*, decreasing species extinction rates. Moreover, we observed that body size is an important trait, since it influences the dispersal capacity of the organisms, allowing the small-bodied organisms to reach longer distances.

Keywords: Dispersal. Rescue effect. Body size. Geographic isolation. *Habitat* complexity. Area size.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das
publicações científicas:

Freshwater Biology. Disponível em:

<[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2427/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2427/homepage/ForAuthors.html)> e

Hydrobiologia. Disponível em:

<http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10750?detailsPage=pltc_911058>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	09
	REFERÊNCIAS	10
2	EFEITOS DO ISOLAMENTO GEOGRÁFICO, TAMANHO DA ÁREA E COMPLEXIDADE ESTRUTURAL DO <i>HABITAT</i> SOBRE A DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FUNCIONAL DA COMUNIDADE ZOOPLANCTÔNICA PRESENTE EM MESOCOSMOS ARTIFICIAIS	11
	RESUMO	11
	ABSTRACT	12
2.1	INTRODUÇÃO	13
2.2	MATERIAIS E MÉTODOS	16
2.2.1	<i>Área de estudo</i>	16
2.2.2	<i>Mesocosmos artificiais</i>	17
2.2.3	<i>Desenho experimental</i>	19
2.2.3.1	Experimento “Distância”	19
2.2.3.2	Experimento “Área”	20
2.2.3.3	Experimento “Complexidade”	21
2.2.4	<i>Análise laboratorial</i>	22
2.2.5	<i>Diversidade funcional</i>	22
2.2.6	<i>Análise de dados</i>	25
2.2.6.1	Índices de diversidade	25
2.2.7	Análises estatísticas	26
2.3	RESULTADOS	27
2.3.1	<i>Experimento “Distância”</i>	31
2.3.2	<i>Experimento “Área”</i>	35
2.3.3	<i>Experimento “Complexidade”</i>	39
2.4	DISCUSSÃO	43
2.5	CONCLUSÃO	48
	REFERÊNCIAS	49
3	A IMPORTÂNCIA DO ISOLAMENTO GEOGRÁFICO E DO TAMANHO DO CORPO NA ESTRUTURAÇÃO DA COMUNIDADE ZOOPLANCTÔNICA EM FITOTELMATA ARTIFICIAIS	58
	RESUMO	58
	ABSTRACT	59
3.1	INTRODUÇÃO	60
3.2	MATERIAIS E MÉTODOS	63
3.2.1	<i>Área de estudo</i>	63
3.2.2	<i>Mesocosmos artificiais</i>	64
3.2.3	<i>Desenho experimental</i>	66
3.2.4	<i>Análise laboratorial</i>	67
3.2.5	<i>Análises estatísticas</i>	68
3.3	RESULTADOS	68
3.4	DISCUSSÃO	74
3.5	CONCLUSÃO	78
	REFERÊNCIAS	79
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	86

1 INTRODUÇÃO GERAL

Diversas plantas (i.e. família Bromeliaceae) são conhecidas pela capacidade de formar micro-*habitats* aquáticos em suas superfícies externas, os quais podem conter uma rica fauna associada (Srivastava *et al.*, 2004; Kitching, 2004; Williams, 2006; Petermann *et al.*, 2015). Estes micro-*habitats* recebem o nome de fitotelmata, e em florestas da região neotropical são considerados elementos-chave para a diversidade, pois oferecem *habitats* adequados para organismos terrestres, anfíbios e aquáticos (Talaga *et al.*, 2015), como os organismos do zooplâncton.

Estudos com fitotelmata podem levar a um entendimento maior dos padrões ecológicos observados em ambientes naturais complexamente estruturados (Kitching, 2001). Esses micro-*habitats* podem ser utilizados como ferramentas no estudo dos processos ecológicos em ambientes naturais (e/ou manipulados), oferecendo testes de campo para diversos conceitos teóricos, como dispersão, colonização, predação, competição, teias alimentares, entre outros (Maguire, 1971). Muitas das vantagens observadas para o uso de fitotelmata naturais também estão associadas as suas contrapartes artificiais, que devido ao maior controle das variáveis a serem testadas se adequaria melhor ao teste de teorias ecológicas (Srivastava *et al.* 2004).

Dessa forma, a tese foi estruturada em duas abordagens, nas quais foram utilizados modelos artificiais de fitotelmata (Srivastava 2006), para compreender como os padrões observados para a Teoria de Biogeografia de Ilhas (TBI), considerando a Diversidade funcional (FD), e como o efeito das distâncias e do tamanho do corpo influenciam na estruturação as comunidades de organismos zooplanctônicos (amebas testáceas, rotíferos, cladóceros e copépodes).

Na primeira abordagem, com o uso de experimentos foram realizados testes sobre como a diversidade taxonômica e funcional dos diferentes organismos do zooplâncton é afetada pelo isolamento geográfico, pelo tamanho da área e pela complexidade do *habitat*. Na segunda abordagem buscou-se entender como o tamanho do corpo dos diferentes organismos do zooplâncton e como o isolamento dos *habitats* influenciam nas taxas de dispersão desses organismos no ambiente.

A concepção dessas abordagens surgiu devido a necessidade de esclarecer o papel da dispersão para estruturação de comunidades aquáticas. Embora a TBI seja amplamente reconhecida por explicar os padrões de distribuições dos organismos, ela não leva em

consideração as diferenças que as espécies possuem entre si. Com isso, a utilização de FD pode auxiliar no entendimento de como as comunidades se estruturam no ambiente de uma maneira mais realista. Considerando que o tamanho do corpo influencia nas capacidades de dispersão dos organismos, o estudo de diferentes grupos com diferentes tamanhos corporais também torna-se relevante para o entendimento da organização das comunidades biológicas. Desse modo, as abordagens são complementares na investigação e esclarecimento de algumas dessas questões.

REFERÊNCIAS

- Kitching R.L. (2001) Food Webs In Phytotelmata: “ Bottom-Up ” and “ Top-Down ” Explanations for Community Structure. *Annual Review of Entomology* **46**, 729–760.
- Kitching R.L. (2004) *Food Webs and Container Habitats: The Natural History and Ecology of Phytotelmata*. Cambridge University Press.
- Maguire B. (1971) Phytotelmata: Biota and Community Structure Determination in Plant-Held Waters. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**, 439–464.
- Petermann J.S., Kratina P., Marino N.A.C., MacDonald A.A.M. & Srivastava D.S. (2015) Resources alter the structure and increase stochasticity in bromeliad microfauna communities. *PLoS ONE* **10**, 1–16.
- Srivastava D.S., Kolasa J., Bengtsson J., Gonzalez A., Lawler S.P., Miller T.E., *et al.* (2004) Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 379–384
- Srivastava D.S. (2006) Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: Interactive effects in a bromeliad-insect community. *Oecologia* **149**, 493–504.
- Williams D.D. (2006) *The Biology of Temporary Waters*. Oxford University Press.

2 EFEITOS DO ISOLAMENTO GEOGRÁFICO, TAMANHO DA ÁREA E COMPLEXIDADE ESTRUTURAL DO *HABITAT* SOBRE A DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FUNCIONAL DA COMUNIDADE ZOOPLANCTÔNICA PRESENTE EM MESOCOSMOS ARTIFICIAIS

RESUMO

A Teoria de Equilíbrio da Biogeografia de Ilhas (TBI) enfatiza os papéis da área e do isolamento geográfico como determinantes da diversidade de espécies, mas não leva em conta diferenças relacionadas aos padrões de composição das espécies. Por considerar as diferenças entre as espécies (traços), a Diversidade Funcional (FD) pode suprir as limitações reconhecidas para a TBI. Os fitotelmata podem ser considerados como “ilhas de *habitats* aquáticos” inseridas em uma matriz terrestre, e por isso, estão sujeitas aos mesmos processos que estruturam as comunidades presentes em ilhas naturais. Dessa forma, foram realizados experimentos com bromélias artificiais na margem esquerda do rio Paraná (PR, Brasil) para testar o efeito da distância, do tamanho da área e da complexidade do *habitat* sobre a comunidade de amebas testáceas, rotíferos e microcrustáceos (cladóceros e copépodes), utilizando o rio como *pool* de espécies. Nos três experimentos foram observadas 118 espécies, com os rotíferos e as amebas testáceas apresentando os maiores valores de riqueza e abundância. Apenas a distância (isolamento geográfico) apresentou resultados significativos para a abundância, diversidade taxonômica (riqueza e equitabilidade) e funcional (FRic). Os maiores valores desses atributos foram observados para os fitotelmata instalados próximo ao rio Paraná (estrato inferior). Diferenças significativas também foram observadas para a composição entre os estratos, com o estrato inferior diferindo dos estratos médio e superior. Os resultados demonstram que os mesocosmos instalados no estrato inferior (próximas do *pool* de espécies), por terem maiores taxas de imigração, acabam recebendo mais indivíduos e mais espécies de forma contínua, dessa forma, sofrendo menos com o efeito das extinções estocásticas (efeito resgate).

Palavras-chave: Teoria de Biogeografia de Ilhas, Diversidade Funcional, Fitotelmata, Zooplâncton.

EFFECTS OF GEOGRAPHIC ISOLATION, AREA, AND *HABITAT* COMPLEXITY ON THE TAXONOMIC AND FUNCTIONAL DIVERSITY OF ZOOPLANKTON COMMUNITIES PRESENT IN ARTIFICIAL MESOCOSMS

ABSTRACT

The Theory of Island Biogeography (TBI) emphasizes the roles of area and geographic isolation as determinants of species diversity, however, it does not acknowledge differences related to patterns in species composition. By considering differences among species (traits), a Functional Diversity (FD) approach may allow studies to overcome limitations recognized in the TBI. Phytotelmata can be considered as “islands of aquatic *habitats*” inserted in a terrestrial matrix, and thus, are subject to the same processes structuring the communities present in natural islands. Therefore, we performed experiments using artificial bromeliads at the left border of the Paraná River (PR, Brazil) to test the effects of distance, area size and *habitat* complexity on testate amoebae, rotifer and microcrustacean (cladocerans and copepods) communities, using the river as the species pool. We registered 118 species in all experiments, with rotifers and testate amoebae showing the highest values of richness and abundance. Only the distance (geographic isolation) showed significant results for the abundance, taxonomic (richness and evenness) and functional (FRic) diversity. Highest values of those attributes were observed for the phytotelmata located closest to the Paraná River (lower stratum). Significant differences were also observed for community composition among strata, with the lower stratum being different from the intermediate and higher strata. Results suggest that mesocosms located at the lower stratum (closest to the species pool) had higher immigration rates and continuously received more individuals and species, thus being less subject to stochastic extinctions (rescue effect).

Keywords: Theory of Island Biogeography, Functional Diversity, Fitotelmata, Zooplâncton.

2.1 INTRODUÇÃO

A Teoria de Equilíbrio da Biogeografia de Ilhas (TBI) (MacArthur & Wilson, 1963, 1967) propõe que a diversidade de espécies de uma ilha (seja ela uma ilha verdadeira ou um *habitat* insular) é o resultado de um equilíbrio dinâmico entre a chegada e a perda de organismos nesse *habitat* (Jocque & Field, 2014; Jacquet *et al.*, 2017), e enfatiza os papéis da área e do isolamento geográfico como os principais determinantes da diversidade de espécies em ilhas (Kadmon & Allouche, 2007). A entrada de novos organismos nas ilhas pode ocorrer pela colonização de uma fonte externa (*pool* de espécies) ou por meio dos processos locais de especiação ao longo do tempo evolutivo, enquanto que a perda de espécies nesses *habitats* pode ocorrer em função de processos de emigração dos indivíduos ou pela morte dos organismos, resultando na extinção local da espécie (Jocque & Field, 2014).

Os pressupostos da TBI pautam-se principalmente nos processos de imigração (colonização) e extinções locais e não na especiação ou emigração das ilhas, de forma que as taxas de colonização são determinadas pelo grau de isolamento, enquanto que as taxas de extinção são determinadas em função do tamanho (área) da ilha (Kadmon & Allouche, 2007). Assim, esta teoria prediz que a diversidade de espécies é positivamente correlacionada com o tamanho da ilha e negativamente correlacionada com seu isolamento geográfico (MacArthur & Wilson, 1963, 1967).

As ideias propostas por esses autores, embora sejam muitas vezes criticadas por sua “simplicidade” (sendo essa característica também considerada como um de seus pontos fortes), representaram um grande avanço conceitual sobre outras teorias que buscavam explicar os padrões de distribuição de espécies em ilhas, nos meados do século 20 (Lomolino, 2000). Os conceitos apresentados por MacArthur & Wilson rapidamente tornaram-se um paradigma para a biogeografia de ilhas, tendo inclusive influenciado outros campos, como a ecologia e a biologia da conservação (Lomolino, 2000; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007).

Contudo, muitos ecólogos reconhecem que a TBI possui algumas limitações, principalmente no que concerne aos padrões de composição das espécies. Por considerar todas as espécies como equivalentes, a TBI acaba focando apenas no número de espécies presentes na ilha e não na identidade das mesmas (composição), ignorando o papel das relações interespecíficas nos padrões de diversidade (Lomolino, 2000). O

reconhecimento dessas limitações trouxe a necessidade de se incluir outros parâmetros na TBI, como diferenças de composição e diferenças ecológicas relacionadas com o funcionamento do ecossistema.

A diversidade funcional (FD) refere-se aos componentes da biodiversidade que influenciam o funcionamento dos ecossistemas, e é uma medida dos valores e da amplitude das características das espécies (traços funcionais) presentes em uma comunidade (Tilman, 2001). Mason *et al.* (2005) sugerem que a diversidade funcional não pode ser sumarizada em um único valor, mas deve ser decomposta em três índices funcionais complementares: a riqueza funcional (FRic), a equitabilidade funcional (FEve) e a divergência funcional (FDiv). Segundo esses autores, a separação da FD nesses três índices fornece um detalhamento maior sobre os mecanismos que ligam a biodiversidade ao funcionamento do ecossistema (Mason *et al.*, 2005).

Por levar em conta as diferenças entre as espécies, com foco em suas características únicas, a diversidade funcional pode suprir as limitações reconhecidas para a abordagem clássica da TBI. Entretanto, poucos estudos têm focado em como os componentes da diversidade funcional respondem aos pressupostos da TBI. Ding *et al.* (2013), estudando os padrões de riqueza de espécies e de diversidade funcional ao longo de diferentes gradientes (área e isolamento de ilhas) em um lago no China, observaram que a riqueza de espécies, a FRic e a FEve variaram em função da área das ilhas de maneiras diferentes: a riqueza e a FRic variando positivamente e a FEve variando negativamente. Esses autores também observaram que o aumento no isolamento levou a diminuição da equitabilidade da comunidade de pássaros. Whittaker *et al.* (2014), analisando os padrões de diversidade de espécies de invertebrados em Açores, encontraram que a FRic aumenta à medida que ocorre o aumento na riqueza de espécies, sendo essa última positivamente relacionada com um incremento do tamanho das ilhas estudadas.

Diversas plantas (i.e. família Bromeliaceae) são conhecidas pela capacidade de formar micro-*habitats* aquáticos em suas superfícies externas, os quais podem conter uma rica fauna associada (Srivastava *et al.*, 2004; Kitching, 2004; Williams, 2006; Petermann *et al.*, 2015). Estes micro-*habitats* recebem o nome de fitotelmata, e em florestas da região neotropical são considerados elementos-chave para a diversidade, pois oferecem *habitats* adequados para diversos organismos terrestres, anfíbios e aquáticos (Talaga *et al.*, 2015). Os fitotelmata de bromélias podem funcionar como *habitats* insulares, onde os processos

de colonização (imigração) e extinção levam à criação de padrões semelhantes aos previstos pela TBI (Kitching, 2001).

Os atributos ecológicos das comunidades biológicas também podem ser influenciados pela estrutura do *habitat* (Srivastava, 2006; Araújo *et al.*, 2007; Cunha *et al.*, 2012; Kovalenko, Thomaz & Warfe, 2012). Contudo, o conhecimento sobre os processos e mecanismos responsáveis por esses efeitos ainda não são bem compreendidos (Kovalenko, Thomaz & Warfe, 2012). Nos fitotelmata de bromélias, o tamanho e a complexidade (i.e. volume de água e número de folhas), juntamente com a quantidade e qualidade dos nutrientes presentes no interior das plantas, podem ser considerados os principais determinantes da estrutura das comunidades aquáticas (Dézerald *et al.*, 2014). Srivastava (2006) sugere que nesses fitotelmata o número de folhas presentes na roseta foliar pode ser utilizado como um índice de complexidade estrutural destes micro-*habitats*, uma vez que esse parâmetro morfométrico é o responsável pela subdivisão do volume de água contido nessas plantas. O aumento da complexidade estrutural causado por essa compartimentalização criaria novos nichos e reduziria as taxas de encontros competitivos nos fitotelmata destas plantas, levando, assim, a um aumento da abundância e riqueza nesses ambientes (Srivastava, 2006).

Na região neotropical, diversas espécies de Bromeliaceae podem ser encontradas próximas a grandes sistemas aquáticos, como planícies de inundação, rios (Tomazini, 2003, 2007), pântanos e lagoas (Lopez, Da Nóbrega Alves & Rios, 2009). A proximidade desses micro-*habitats* com esses ecossistemas aquáticos permite, em teoria, um fluxo de espécies entre as comunidades desses ambientes (Cáceres & Soluk, 2002). As amebas testáceas, rotíferos, copépodes e cladóceros estão entre os diversos grupos de organismos que podem vir a ocupar os fitotelmata (Koste, Janetzky & Vareschi, 1991; Janetzky & Vareschi, 1993; Reid, 2001; Brouard *et al.*, 2012; Ptatscheck & Traunspurger, 2015; Zotz & Traunspurger, 2016; Kolicka *et al.*, 2016), atuando como filtradores e/ou predadores nesses micro-*habitats* (Kitching, 2004). Esses organismos, por exibirem diferentes tolerâncias às variações ambientais, preferências de *habitats* e um tempo de geração relativamente curto, podem ser utilizados na avaliação das condições ambientais de diversos ecossistemas (Strecker, Milne & Arnott, 2008), incluindo os fitotelmata de bromélias.

Kitching (2001) aponta que estudos com fitotelmata podem levar a um entendimento maior dos padrões ecológicos observados em ambientes naturais

complexamente estruturados. Estes *micro-habitats* podem ser utilizados como ferramentas no estudo dos processos ecológicos em ambientes naturais (e/ou manipulados) de comunidades tropicais e temperadas, oferecendo testes de campo para diversos conceitos teóricos como dispersão, colonização, predação, competição, teias alimentares, entre outros (Maguire, 1971). Srivastava *et al.* (2004) argumentam que muitas das vantagens observadas para o uso de fitotelmata naturais também estão associadas as suas contrapartes artificiais e que devido ao maior controle das variáveis a serem testadas, o uso de fitotelmata artificiais se adequaria melhor ao teste de teorias ecológicas.

Levando em conta que a diversidade taxonômica e funcional da comunidade zooplanctônica presente nos fitotelmata pode ser influenciada pelo grau de isolamento, o tamanho da área (pressupostos da TBI) e a complexidade estrutural do *habitat*, foram testadas as seguintes hipóteses: i) considerando que o rio Paraná funciona como um *pool* de espécies para os mesocosmos artificiais, a proximidade destes *micro-habitats* com o rio terá influência positiva nos atributos da comunidade zooplanctônica presente nesses fitotelmata, ou seja, mesocosmos instalados no estrato mais próximo ao rio (estrato inferior) apresentarão maiores valores de riqueza, abundância e equitabilidade e também dos índices de diversidade funcional (FRic, FEve e FDiv); ii) os atributos da comunidade zooplanctônica presente nos mesocosmos artificiais irão variar significativamente em função da área dos mesmos, com maiores valores de diversidade taxonômica e funcional sendo observados nos fitotelmata artificiais maiores (tratamento “grande”); iii) o aumento na complexidade estrutural dos fitotelmata artificiais (aumento do número de folhas) elevará os valores de diversidade taxonômica e funcional do zooplâncton presente nesses fitotelmata artificiais.

2.2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

Os experimentos foram conduzidos na margem esquerda do rio Paraná, na Base Avançada de Pesquisas do Nupelia/Universidade Estadual de Maringá, no município de Porto Rico-PR (Figura 1). O local escolhido para a instalação dos experimento encontra-se em uma área adjacente à planície de inundação do alto rio Paraná, sendo essa última

extensão desse rio livre de barramentos em território nacional (Agostinho & Zalewski, 1996).

A vegetação presente na região dos experimentos está inserida no Bioma Mata Atlântica e ocorre como fragmentos de florestas estacionais semidecíduais e cordões de matas ciliares próximos às margens desse rio (Campos & Souza, 1997; Souza & Kita, 2002). A precipitação na região varia de 1400–1600 mm/ano (com máximo de chuvas no verão e mínimo no inverno), a umidade relativa anual é de aproximadamente 70% e a temperatura média é de 24°C (IBGE, 1990; IAPAR, 2000).

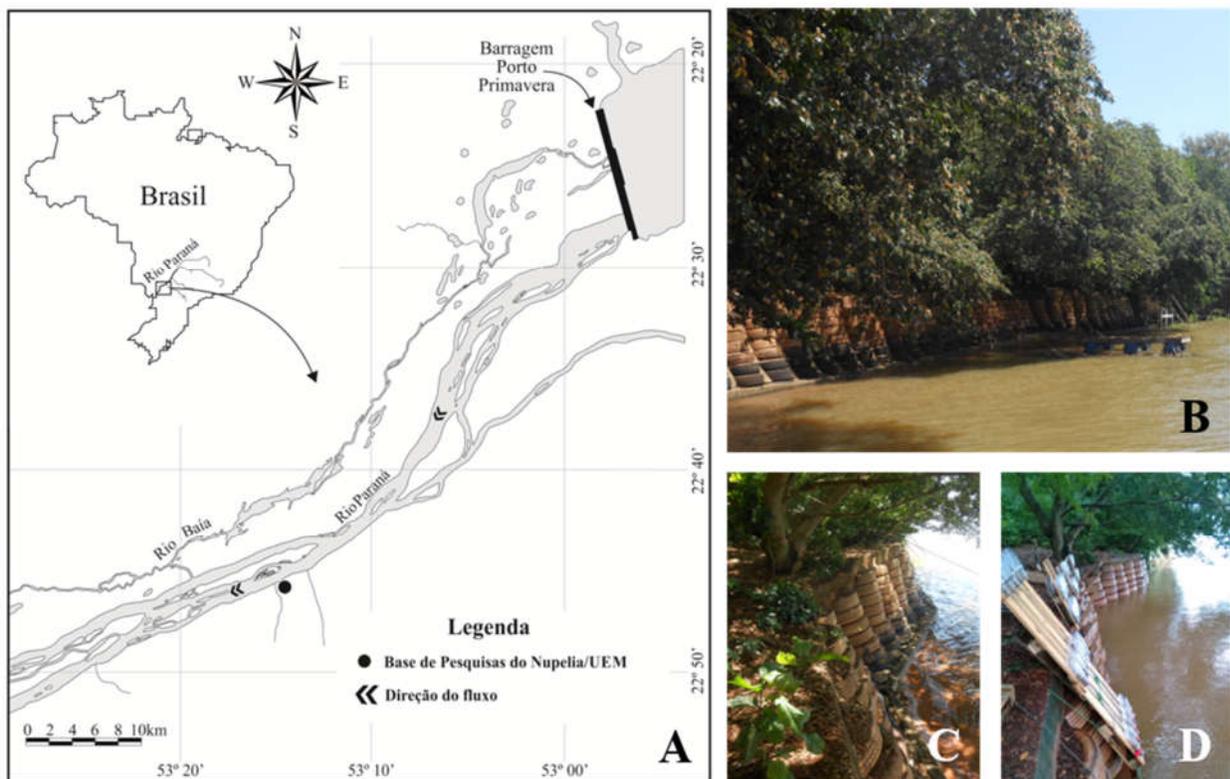


Figura 1. Mapa da área de estudo (A); Local de instalação dos experimentos na barranca da margem esquerda do rio Paraná (B); Local antes da instalação dos experimentos (C); Experimentos instalados (D).

2.2.2 Mesocosmos artificiais

Os experimentos foram realizados em mesocosmos artificiais baseados na arquitetura tridimensional da roseta de bromélias, seguindo o modelo proposto por Srivastava (2006). A construção de plantas artificiais foi necessária, uma vez que a retirada dos organismos presentes nos fitotelmata das bromélias naturais da região (*Aechmea distichantha* Lem., Bromeliaceae) poderia acarretar na destruição da

capacidade de retenção de água das mesmas, impedindo, assim, a realização dos experimentos. Além disso, a utilização dessas bromélias artificiais garantiria a ausência de qualquer organismo no início dos experimentos.

Os fitotelmata artificiais foram construídos a partir de placas de PVC transparente (chapa de PVC cristal 0,25mm 0,60x1,20m) cortadas no formato das folhas de bromélias e coladas umas às outras com uso de fita dupla face (espuma 24mmx1,5m), reproduzindo a arquitetura em rosetas das bromélias naturais tanto quanto possível (Figura 2A, B). Com o objetivo de garantir maior sustentação e assegurar a estrutura física dos mesocosmos, a folha mais externa de cada roseta foliar artificial foi fixada (também com uso de fita dupla face) dentro do copo plástico (Figura 2B). O tamanho e complexidade dos mesocosmos artificiais variaram de acordo com o experimento.

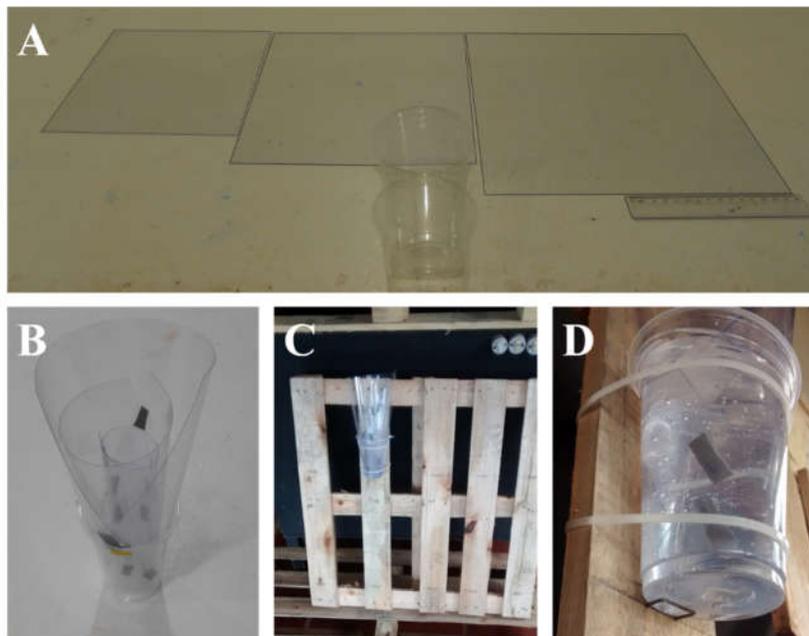


Figura 2. Materiais utilizados na confecção dos mesocosmos artificiais (A); Modelo de mesocosmo com três folhas (B); Palete com planta fixada (C); Detalhamento da fixação da planta (D) (braçadeiras plásticas e grampo de metal).

Paletes de madeira foram adaptados para oferecer suporte aos mesocosmos artificiais ao longo do experimento (Figura 2C). A posição de cada mesocosmo nesses suportes foi aleatorizada dentro de cada experimento e, então, as bromélias artificiais foram fixadas com o uso de braçadeiras plásticas e grampos metálicos (apoio para base do copo – Figura 2D), sendo cobertas com sacos plásticos para evitar a contaminação durante a instalação, antes do início dos experimentos. Como medida de segurança, uma

distância de 20 cm entre cada planta foi mantida em cada um dos paletes para evitar a colonização lateral de uma planta pela outra.

Com os mesocosmos instalados, os paletes de sustentação foram firmemente fixados com cordas e apoios de madeira à barranca da margem esquerda do rio Paraná, com uma distância de 90 cm entre eles (Figura 3A, B).



Figura 3. Paletes de sustentação e bromélias artificiais no início do experimento (A); Experimento em andamento (B).

Para o preenchimento de cada uma das bromélias artificiais, foram coletados 40 litros de água do rio Paraná em frente ao local de montagem dos experimentos. Esse volume foi filtrado em rede de 45 μm para a retirada dos organismos planctônicos de maior tamanho, e posteriormente filtrado novamente em filtros de fibra de vidro GF 3 com abertura de poro de 1,2 μm , garantindo, assim, a ausência de qualquer propágulo de organismos zooplantônicos no interior das plantas ao início dos experimentos. Uma vez preenchidas, as plantas ficaram expostas às condições ambientais durante 31 dias (período experimental), sendo como fonte para a colonização dos fitotelmata artificiais as espécies da comunidade zooplantônica presente no rio Paraná.

2.2.3 *Desenho experimental*

Os experimentos realizados foram elaborados de forma a isolar cada um dos componentes da TBI, e assim observar o seu efeito puro sobre a comunidade zooplantônica.

2.2.3.1 Experimento “Distância”

No primeiro experimento, com o intuito de verificar o efeito das diferentes distâncias das plantas em relação à fonte dispersora sobre a comunidade zooplantônica

associada, mesocosmos artificiais foram instalados em três estratos (inferior: 0 m; médio: 1 m; superior: 2 m – Figura 4A, B) em um palete especialmente construído para o experimento (com 2,3m de altura). Em cada um dos três estratos foram instalados quatro mesocosmos artificiais, totalizando 12 amostras ao final do experimento. Todos os fitotelmata artificiais nessa fase do estudo foram construídos com três folhas e o mesmo tamanho (plantas com volume 400ml), evitando, assim, a influência dos efeitos da complexidade estrutural e da área sobre comunidade associada.

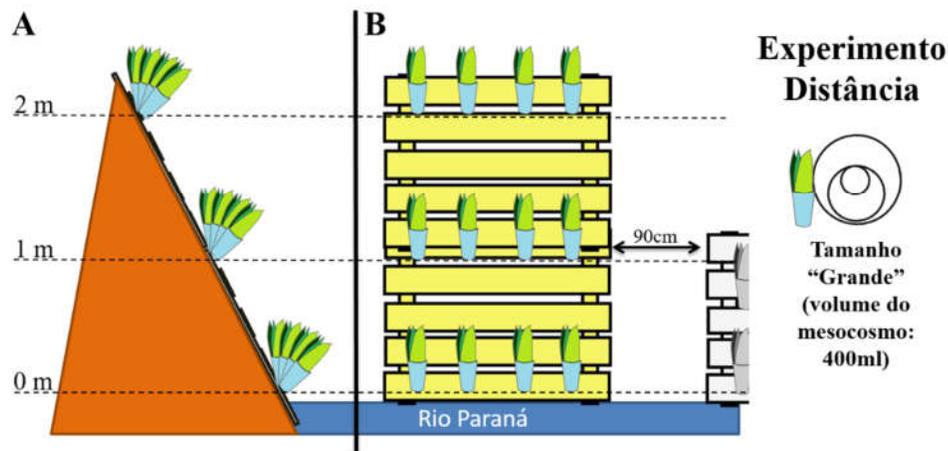


Figura 4. Diagrama estrutural do experimento “Distância”. Diferentes distâncias de instalação dos mesocosmos (A) (Estratos); Distribuição das bromélias artificiais no Experimento “Distância” (B)

2.2.3.2 Experimento “Área”

O segundo experimento teve por objetivo avaliar o efeito do tamanho da área dos fitotelmata sobre os atributos da comunidade zooplânctônica associada (Figura 5A). Para a realização deste experimento, foram utilizados mesocosmos artificiais com dois níveis de tamanho: os “pequenos”, construídos com copos plásticos de 200 ml; e os “grandes”, construídos com copos plásticos de 400 ml. Os dois modelos de mesocosmos utilizados nesse experimento foram construídos com três folhas cada e instalados na mesma altura nos paletes (aproximadamente 50cm do rio; Figura 5A), com o objetivo de controlar tanto os efeitos da complexidade estrutural quanto da estratificação sobre a comunidade presente nos mesocosmos. Foram utilizados seis mesocosmos artificiais de cada uma das classes de tamanho, totalizando 12 amostras ao fim do experimento.

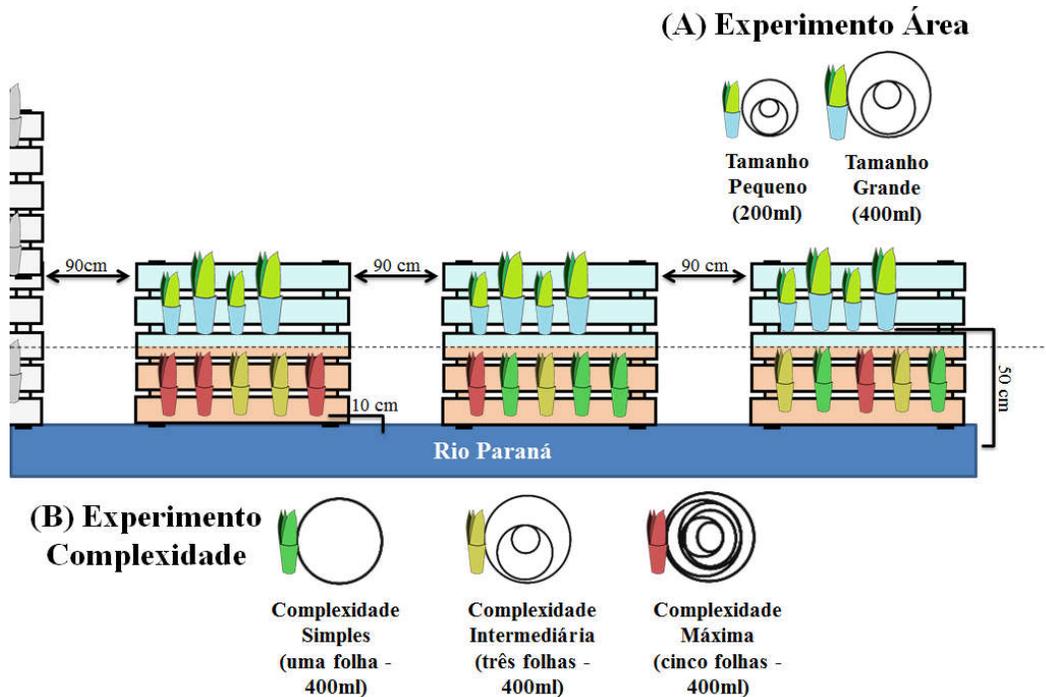


Figura 5. Diagrama estrutural dos experimentos “Área” e “Complexidade”. Experimento Área (A); Experimento de Complexidade (B).

2.2.3.3 Experimento “Complexidade”

No terceiro experimento, a fim de testar o efeito da complexidade estrutural do *habitat* sobre a comunidade zooplanctônica associada, foram construídos cinco mesocosmos artificiais para cada um dos três diferentes graus de complexidade testados: apenas uma folha (complexidade simples), três folhas (complexidade intermediária) e cinco folhas (complexidade máxima) – totalizando 15 amostras ao fim do experimento (Figura 4A). A fim de evitar a influência da estratificação e da área nos atributos da comunidade colonizadora, os mesocosmos foram instalados na mesma altura nos paletes (aproximadamente 10 cm do rio) e foram construídos com o mesmo tamanho (plantas com volume 400ml).

Ao fim do período experimental, as bromélias artificiais de cada um dos três experimentos foram removidas dos paletes e em laboratório as amostras de água de cada uma das plantas tiveram seus volumes aferidos com uso de uma proveta graduada. As amostras de água de cada planta foram concentradas em 75ml, acondicionadas em frascos de vidros devidamente etiquetados e fixadas com solução de formaldeído (4%),

tamponada com carbonato de cálcio. Essas amostras foram então levadas até o Laboratório de Zooplâncton do Nupélia, na Universidade Estadual de Maringá, onde foram realizadas a triagem, a contagem e a identificação da comunidade zooplanctônica associada.

2.2.4 *Análise laboratorial*

A análise da composição específica da comunidade zooplanctônica foi realizada por meio de subamostragem com o uso de pipetas de Hensen-Stempel e a contagem de pelo menos 10% da amostra concentrada em câmaras de Sedgewick-Rafter (modificado de Bottrell *et al.*, 1976). Para cada amostra, o esforço de identificação foi contínuo até que a curva de acumulação de espécies se estabilizasse e nenhuma nova espécie fosse encontrada. As amostras que apresentaram baixas densidades do zooplâncton foram totalmente contabilizadas. A abundância final dos organismos presentes nos mesocosmos foi expressa em indivíduos por litro (ind.L^{-1}). O corante Rosa de Bengala foi adicionado às amostras para facilitar a separação dos organismos dos detritos presentes nas amostras.

A identificação das amebas testáceas, rotíferos, cladóceros e copépodes foi realizada com o uso de literatura especializada (Deflandre, 1928, 1929; Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958; Koste, 1978; Reid, 1985; Matsumura-Tundisi, 1986; Nogrady, Pourriot & Segers, 1995; Velho, Lansac-Tôha & Serafim-Junior, 1996; Velho & Lansac-Tôha, 1996; Elmoor-Loureiro, 1997; Lansac-Tôha *et al.*, 2002, 2014; Alves *et al.*, 2007; Perbiche-Neves, 2011) em microscópio óptico (Olympus CX31) com ampliação de 40 a 400 \times (dependendo do grupo taxonômico) e uso de lâminas e lamínulas.

2.2.5 *Diversidade funcional*

Para a realização das análises de diversidade funcional dos organismos presentes em cada um dos experimentos, uma matriz de composição funcional foi criada para a comunidade zooplanctônica registrada neste estudo (Tabela 1).

Os traços escolhidos para compor essa matriz foram aqueles que melhor caracterizam a condição da espécie no ambiente, e em geral, dependem da combinação de fatores fisiológicos e morfológicos, bem como de fatores comportamentais e de história de vida dos organismos, sendo geralmente esses relacionados com a alimentação,

o crescimento, as taxas de reprodução e a sobrevivência dos organismos no meio (Litchman, Ohman & Kiorboe, 2013).

Tabela 1. Traços funcionais utilizados para descrever as espécies zooplancônicas presentes nos mesocosmos artificiais neste estudo.

Traços	Classificação
<i>Tamanho</i>	µm (micrômetro)
<i>Habitat</i>	Litorâneo Pelágico
<i>Hábito Alimentar</i>	Raptorial Raptorial - Lobosea Raptorial - Filosea "Stationary suspension feeder" Predador Filtrador B-Filtrador ("Bosmina-type") C-Filtrador ("Chydorus-type") Sugador
<i>Tipo de Reprodução</i>	Assexuada Sexuada

Assim, os traços funcionais utilizados foram obtidos seguindo a seguinte metodologia:

Tamanho: O tamanho dos organismos (µm) foi obtido por meio da média dos tamanhos de uma dada espécie, sendo estes dados provenientes preferencialmente de trabalhos realizados na planície de inundação do alto rio Paraná (Rotíferos: Joko, 2011; Dias, Bonecker & Miracle, 2014. Copépodes e Cladóceros: Canella, 2016. Amebas Testáceas: Velho, Lansac-Tôha & Serafim-Junior, 1996; Velho & Lansac-Tôha, 1996; Lansac-Tôha *et al.*, 2001; Alves *et al.*, 2007). Quando não foi possível encontrar dados para a área de estudo, a busca por esses valores foi ampliada para outros trabalhos realizados em território brasileiro (Copépodes: Silva, 2003; Perbiche-Neves, 2011.

Cladóceros: Elmoor-Loureiro, 1997. Amebas Testáceas: Lansac-Tôha *et al.*, 2008; Souza, 2008). Caso também não fosse possível encontrar os valores de tamanho dos organismos para trabalhos realizados no Brasil, os mesmos foram pesquisados na literatura (Amebas Testáceas: Deflandre, 1928, 1929. Rotíferos: (Koste, 1978; Nogrady, Pourriot & Segers, 1995; Smet, 1996; Smet & Pourriot, 1997; Nogrady & Segers, 2002).

Habitat: O traço funcional “*Habitat*” foi definido como sendo o local com a maior probabilidade de a espécie ser encontrada, sendo esse traço categorizado como litorâneo ou pelágico (Barnett, Finlay & Beisner, 2007). As espécies classificadas como litorâneas são aquelas cujos organismos estão comumente associados a algum tipo substrato (i.e. algas filamentosas, macrófitas e outros), enquanto que as espécies pelágicas compreendem aquelas que estão plenamente adaptadas à vida planctônica (livre-natantes na coluna de água).

Hábito alimentar: De acordo com Barnett, Finlay & Beisner (2007), o tipo de alimentação está relacionado com a forma em que as espécies ou grupos obtêm seu alimento. Dessa forma, os diversos grupos da comunidade zooplanctônica foram categorizados em: Raptoriais (Copépodes ciclopoídes: Barnett, Finlay & Beisner, 2007); Raptorial - Lobosea (Amebas Testáceas: Fenchel, 1987) e Raptorial - Filosea (Amebas Testáceas: Fenchel, 1987); “*Stationary suspension feeders*” (“Consumidores estacionários de suspensão” - Copépodes Calanóides: Barnett, Finlay & Beisner, 2007); Predadores (Rotíferos: Palazzo, 2013); Filtradores (Rotíferos: Palazzo, 2013); B-Filtradores (“*Bosmina-type*” – Cladóceros: Barnett, Finlay & Beisner, 2007); C- Filtradores (“*Chydorus-type*” – Cladóceros: Barnett, Finlay & Beisner, 2007) e Sugadores (Rotíferos: Palazzo, 2013).

Tipo de Reprodução: Dentro do tipo de traço funcional relacionado com a história de vida dos organismos, os organismos do zooplâncton encontrados nos mesocosmos artificiais foram classificados em assexuados e sexuados, com base no modo de reprodução que exibem na maior parte da sua história de vida (Litchman, Ohman & Kiorboe, 2013).

2.2.6 *Análise de dados*

2.2.6.1 Índices de diversidade

A riqueza de espécies (número de espécies presente em cada mesocosmo artificial dentro de cada experimento) e a equitabilidade de Pielou (J') foram utilizadas como medidas da diversidade taxonômica. A equitabilidade de Pielou (J') informa como a abundância dos organismos de uma dada comunidade está uniformemente distribuída entre as espécies. Esse índice apresenta uma variação de 0 a 1, com valores próximos do máximo representando distribuições mais equilibradas das abundâncias entre as espécies (Pielou, 1966).

Para inferir a diversidade funcional (FD) da comunidade zooplanctônica, foram calculados os índices complementares de diversidade funcional: Riqueza Funcional (FRic), Equitabilidade Funcional (FEve) e Divergência Funcional (FDiv) (Mason *et al.*, 2005; Villéger, Mason & Mouillot, 2008). A FRic representa o volume do espaço funcional utilizado pela comunidade (Villéger, Mason & Mouillot, 2008), a FEve descreve a uniformidade da distribuição da abundância das espécies de uma comunidade no espaço funcional) (Mason *et al.*, 2005; Villéger, Mason & Mouillot, 2008) e a FDiv relaciona-se com a divergência na distribuição da abundância dentro do volume do espaço de traços funcionais ocupados pelas espécies (Villéger, Mason & Mouillot, 2008). A divisão da diversidade funcional nesses três componentes ajuda a explicar o papel da biodiversidade no funcionamento dos processos ecossistêmicos e a influência dos filtros ambientais na estruturação das comunidades biológicas (Villéger, Mason & Mouillot, 2008).

O cálculo dos três índices de diversidade foi realizado com as matrizes de traços funcionais das espécies e de abundâncias das espécies em cada uma das plantas artificiais. Devido ao fato de a matriz de traços funcionais ser composta por dados categóricos e contínuos, foi utilizada a distância de Gower para a criação de uma matriz de distância funcional entre as espécies (Pavoine *et al.*, 2009). Então, a partir dessa matriz de distância os índices de riqueza, equitabilidade e divergência funcional foram calculados (Villéger, Mason & Mouillot, 2008). Os cálculos dos índices de diversidade funcional foram realizados no software R (R Core Team, 2013), utilizando os pacotes 'vegan' (Oksanen *et al.*, 2016) e 'FD' (Laliberté & Legendre, 2010, 2014).

2.2.7 Análises estatísticas

Com o objetivo de testar diferenças nos índices de diversidade (taxonômica e funcional) e na abundância da comunidade zooplancônica entre os tratamentos dentro de cada experimento foram realizadas Análises de Variância Uni-Fatorial (ANOVA One-way). Os valores de abundância e dos índices de diversidade da comunidade associada foram considerados como variáveis dependentes, enquanto que as variáveis categóricas foram alteradas de acordo com o experimento testado. Para o experimento “Distância”, à variáveis testadas foram as diferentes distâncias (estratos inferior, médio e superior); para o experimento “Área”, as variáveis utilizadas foram as duas classes de tamanho: “pequena” e “grande”; para o experimento “Complexidade”, as variáveis categóricas foram os diferentes graus de complexidade (simples, intermediária e máxima). Os pressupostos de normalidade e homocedasticidade foram testados para cada um dos experimentos, e quando os mesmos não foram atendidos, foi utilizado um teste não-paramétrico correspondente (Kruskal-Wallis). Os valores de abundância dos organismos foram log-transformados para atender a esses pressupostos. Formas imaturas de copépodes (náuplios e copepoditos) foram consideradas apenas nas análises de abundância. Foram considerados significativos os valores de $p < 0,05$. As Análises de Variância Uni-Fatorial (ANOVA One-way) foram realizadas no software Statística 8.

Com o objetivo de observar o efeito dos diferentes tratamentos experimentais (Experimentos “Complexidade”, “Área” e “Distância”) sobre a composição da comunidade de zooplancônica associada aos mesocosmos artificiais, foram realizadas análises de ordenação para cada um dos experimentos testados. O método utilizado foi o escalonamento multidimensional não métrico (NMDS: *nonmetric multidimensional scaling*), com a medida de distância de Jaccard sendo aplicada à matriz de dados de presença e ausência de espécies. O NMDS arranja objetos em um espaço com um número particular de dimensões, de modo a reproduzir as distâncias observadas. A distorção da resolução em duas dimensões da ordenação é expressa pelo valor S (chamado *stress*). Quanto mais próximo esse valor de zero, melhor é o ajuste entre a distância original dos objetos e a configuração obtida pela análise (Legendre & Legendre, 1998).

Para testar diferenças estatísticas nos padrões de composição observados em cada um dos experimentos, uma análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) foi utilizada. As comparações par a par entre os tratamentos dentro de cada experimento foram realizadas usando a medida de dissimilaridade de Jaccard com

dados de presença e ausência. A homogeneidade das variâncias dos dados entre os tratamentos foi testada como um pressuposto dessa análise. A significância dos resultados foi determinada por meio de 999 permutações. As análises NMDS e PERMANOVA foram realizadas no software R (R Core Team, 2013), utilizando o pacote ‘vegan’ (Oksanen *et al.*, 2016).

2.3 RESULTADOS

Considerando os três experimentos realizados, a comunidade zooplancônica foi composta por 118 espécies, distribuídas em 29 famílias (Tabela 2). Os rotíferos apresentaram os maiores valores de riqueza de espécie (65 espécies), seguidos pelas amebas testáceas (33 espécies), cladóceros (11 espécies) e copépodes (9 espécies).

Em relação à abundância, os rotíferos também tiveram os maiores valores médios nesse atributo (3115 ind.L⁻¹), sendo seguidos pelas formas imaturas de copépodes (náuplios e copepoditos; 283 ind.L⁻¹), amebas testáceas (190 ind.L⁻¹), e microcrustáceos (copépodes adultos: 31 ind.L⁻¹; cladóceros: 29 ind.L⁻¹).

Quando consideradas as famílias, os rotíferos foram os mais representativos (14 famílias), com os maiores valores de riqueza observados para Lecanidae e Notommatidae (12 espécies, para cada família). As amebas testáceas foram representadas por nove famílias, sendo Arcellidae a família mais representativa (10 espécies). Cladóceros e copépodes adultos apresentaram três famílias cada, com os maiores valores de riqueza observados para Chydoridae (sete espécies) e Cyclopidae (sete espécies), respectivamente (Tabela 2).

Tabela 2. Espécies presentes nos mesocosmos artificiais durante os três experimentos. (Experimento Distância – Inf: Inferior, Med: Médio, Sup: Superior. Experimento Área – Peq: Pequena, Gde: Grande. Experimento Complexidade – Simp: Simples, Inter: Intermediária, Max: Máxima).

	Distância			Área		Complexidade		
	Inf	Med	Sup	Peq	Gde	Simp	Inter	Max
Amebas testáceas								
Arcellidae								
<i>Arcella artocrea</i> Leidy, 1876					+			
<i>Arcella</i> cf. <i>conica</i> (Playfair, 1918)								+
<i>Arcella dentata</i> Ehrenberg, 1830	+							
<i>Arcella discoides</i> Ehrenberg, 1843	+		+				+	+
<i>Arcella gibbosa</i> Penard, 1890	+						+	

Cont.

Cont.

	Distância			Área		Complexidade		
	Inf	Med	Sup	Peq	Gde	Simp	Inter	Max
Amebas Testáceas								
<i>Arcella hemisphaerica</i> Perty, 1852								+
<i>Arcella megastoma</i> Penard, 1902					+			
<i>Arcella vulgaris</i> Ehrenberg, 1830	+		+			+	+	+
<i>Arcella</i> sp.1			+					
<i>Arcella</i> sp.2								+
Centropyxidae								
<i>Centropyxis aculeata</i> (Ehrenberg, 1838)	+				+	+	+	+
<i>Centropyxis aerophila</i> Deflandre, 1929					+			
<i>Centropyxis cassis</i> (Wallich) Deflandre, 1929					+			
<i>Centropyxis constricta</i> (Ehrenberg, 1841) Penard, 1890						+		+
<i>Centropyxis ecornis</i> (Ehrenberg, 1841)					+	+		+
<i>Centropyxis gibba</i> Deflandre, 1929						+		+
Diffugiidae								
<i>Cucurbitella dentata</i> f. <i>trilobada</i> LeClerc, 1815					+			+
<i>Cucurbitella dentata</i> f. <i>quinquelobata</i> LeClerc, 1815							+	
<i>Diffugia corona</i> Wallich, 1864					+			
<i>Diffugia elegans</i> Penard, 1890								+
<i>Diffugia limnetica</i> Penard, 1912							+	
<i>Diffugia lobostoma</i> Leidy, 1879					+			
<i>Diffugia</i> sp.1								+
Euglyphidae								
<i>Euglypha filifera</i> Penard, 1890								+
Lesquereusiidae								
<i>Lesquereusia spiralis</i> (Ehrenberg, 1840)					+			
<i>Netzelia oviformis</i> (Cash, 1909) Ogden, 1979							+	+
Phryganellidae								
<i>Phryganella hemisphaerica</i> Penard, 1902								+
Plagiopyxidae								
<i>Plagiopyxis callida</i> Penard, 1910						+		+
Rhopalodiaceae								
<i>Pyxidicula</i> sp.1					+			
Trigonopyxidae								
<i>Cyclopyxis</i> cf. <i>eurystoma</i> Deflandre, 1929					+			
<i>Cyclopyxis kahli</i> (Deflandre, 1929)					+			
Outros								
Ameba Testácea sp.1			+					
Ameba Testácea sp.2			+		+			
Rotifera								
Bdelloidea sp.1	+	+	+	+	+	+	+	+
Brachionidae								
<i>Brachionus mirus</i> Daday, 1905								+

Cont.

	Distância			Área		Complexidade		
	Inf	Med	Sup	Peq	Gde	Simp	Inter	Max
Rotifera								
<i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)					+			
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)					+	+	+	+
<i>Plationus patulus</i> (Müller, 1786)	+							
<i>Platyias quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	+							
Conochilidae								
<i>Conochilus dossuarius</i> Hudson, 1885			+					
<i>Conochilus</i> sp.1			+					
Dicranophoridae								
<i>Dicranophorus epicharis</i> Harring & Myers, 1928	+							
<i>Dicranophorus grandis</i> (Ehrenberg, 1832)	+							
<i>Dicranophorus</i> sp.1	+							
<i>Encentrum</i> cf. <i>arvicola</i> Wulfert, 1936					+			
<i>Encentrum</i> cf. <i>lutra</i> Wulfert, 1936						+		
<i>Encentrum saundersiae</i> (Hudson, 1885)								+
Epiphanidae								
<i>Epiphanes macroura</i> (Barrois & Daday, 1894)	+				+			
Euchlanidae								
<i>Beauchampiella eudactylota</i> (Gosse, 1886)	+	+					+	
<i>Euchlanis meneta</i> Myers, 1930	+							
Flosculariidae								
<i>Floscularia</i> sp.1					+			
<i>Ptygura</i> cf. <i>crystallina</i> (Ehrenberg, 1834)		+	+	+		+		
<i>Ptygura</i> cf. <i>melicerta</i> Ehrenberg, 1832	+	+	+	+	+	+	+	+
Lecanidae								
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	+	+						+
<i>Lecane cornuta</i> (Müller, 1786)	+							
<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	+				+		+	+
<i>Lecane curvicornis</i> (Murray, 1913)	+							
<i>Lecane haliclysta</i> Harring & Myers, 1926						+	+	+
<i>Lecane hamata</i> (Stokes, 1896)	+							
<i>Lecane hastata</i> (Murray, 1913)					+			
<i>Lecane leontina</i> (Turner, 1892)					+			+
<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+					+	+
<i>Lecane papuana</i> (Murray, 1913)					+			
<i>Lecane pyriformis</i> (Daday, 1905)					+	+	+	+
<i>Lecane</i> sp.1	+							
Lepadellidae								
<i>Colurella</i> cf. <i>obtusa</i> (Gosse, 1886)						+		
<i>Lepadella patella</i> (Müller, 1773)	+				+	+		
<i>Lepadella ovalis</i> (Müller, 1786)	+					+	+	
<i>Squatinella</i> sp.1	+							

Cont.

	Distância			Área		Complexidade		
	Inf	Med	Sup	Peq	Gde	Simp	Med	Gde
Rotifera								
<i>Squatinella</i> sp.2						+		
Notommatidae								
<i>Cephalodella auriculata</i> (Müller, 1773)	+							
<i>Cephalodella</i> cf. <i>dentata</i> Wulfert, 1937							+	
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1830)	+				+	+	+	+
<i>Cephalodella gracilis</i> (Ehrenberg, 1830)	+	+						
<i>Cephalodella</i> cf. <i>speciosa</i> Myers, 1924	+							
<i>Cephalodella</i> cf. <i>stenroosi</i> Wulfert, 1937	+							
<i>Cephalodella</i> sp.1	+							
<i>Cephalodella</i> sp.2	+							
<i>Eosphora</i> sp.1							+	
<i>Monommata dentata</i> Wulfert, 1940					+			
<i>Monommata</i> sp.1	+							
<i>Notommata copeus</i> Ehrenberg, 1834	+						+	
Proalidae								
<i>Proales</i> cf. <i>gigantea</i> (Glascott, 1893)	+							
<i>Proales</i> cf. <i>similis</i> Beauchamp, 1907	+							
<i>Proales reinhardti</i> (Ehrenberg, 1834)	+						+	
Synchaetidae								
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)							+	
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	+				+			+
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943								+
Trochosphaeridae								
<i>Filinia limnetica</i> (Zacharias, 1893)	+							
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	+							
<i>Horaella brehmi</i> Donner, 1949			+					
Testudinellidae								
<i>Testudinella ohlei</i> Koste, 1972	+							
<i>Testudinella</i> sp.1							+	
Trichocercidae								
<i>Trichocerca iernis</i> (Gosse, 1887)	+							
Outros								
Rotifera sp.01					+			
Rotifera sp.02					+			
Rotifera sp.03			+					
Rotifera sp.04							+	
Cladocera								
Chydoridae								
<i>Acroperus tupinamba</i> Sinev & Elmoor-Loureiro, 2010	+							
<i>Alona guttata</i> Sars, 1862	+							
<i>Alona intermedia</i> Sars, 1862	+							

Cont.

Cont.

	Distância			Área		Complexidade		
	Inf	Med	Sup	Peq	Gde	Simp	Inter	Max
Cladocera								
<i>Alona cf. ossiani</i> Sinev, 1998			+					
<i>Chydorus parvireticulatus</i> Frey, 1987			+					
<i>Karualona muelleri</i> (Richard, 1897)			+					
<i>Ovalona glabra</i> (Sars, 1901)			+					
Bosminidae								
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1895								+
Macrothricidae								
<i>Macrothrix sioli</i> (Smirnov, 1982)			+					
Outros								
Cladocera sp.1								+
Cladocera sp.2			+				+	
Copepoda								
Cyclopidae								
<i>Eucyclops ensifer</i> Kiefer, 1936			+					
<i>Eucyclops prionophorus</i> Kiefer, 1931			+					
<i>Mesocyclops meridianus</i> (Kiefer, 1926)			+					
<i>Mesocyclops cf. ogunnus</i> Onabamiro, 1957			+					
<i>Microcyclops anceps anceps</i> (Ricard, 1897)			+					
<i>Microcyclops finitimus</i> Dussart, 1984							+	
Cyclopoida sp.1			+					
Diaptomidae								
<i>Notodiaptomus cearensis</i> (Wright S., 1936)							+	
Harpacticoida								
Harpacticoida sp.1			+					+

2.3.1 Experimento “Distância”

No experimento “Distância”, foram registradas 70 espécies, distribuídas em 20 famílias (Tabela 2). Assim como o observado para a comunidade zooplanctônica total, os rotíferos apresentaram os maiores valores médios de abundância (1835 ind.L⁻¹), seguidos pelas formas imaturas de copépodes (náuplios e copepoditos; 522 ind.L⁻¹) e pelas amebas testáceas (146 ind.L⁻¹). Cladóceros apresentaram valores de abundância média (65 ind.L⁻¹) superiores aos dos copépodes adultos (51 ind.L⁻¹).

Os maiores valores de riqueza de espécies foram observados para os rotíferos (45 espécies; 14 famílias), sendo Notommatidae a família mais especiosa (nove espécies). Os cladóceros foram representados por 10 espécies, distribuídas em duas famílias, com Chydoridae apresentando a maior contribuição para a riqueza (sete espécies). As amebas

testáceas foram representadas por oito espécies, distribuídas em duas famílias, com Arcellidae apresentando os maiores valores para esse atributo (cinco espécies). Para os copépodes, foram registradas sete espécies distribuídas em duas famílias, sendo Cyclopidae a família que apresentou os maiores valores desse atributo (seis espécies).

Diferenças significativas na riqueza de espécies (Anova One-way - $F_{(2, 9)} = 24,240$; $p = 0,00024$; Figura 6A) e na abundância (Anova One-way - $F_{(2, 9)} = 7,679$; $p = 0,011$; Figura 6B) foram encontradas entre os diferentes tratamentos testados (estratos inferior, médio e superior). Os resultados do teste *post-hoc* de Fisher (LSD) mostraram que tanto para a abundância quanto para a riqueza o estrato inferior diferenciou-se dos estratos médio e superior. A equitabilidade (J') apresentou diferenças significativas entre os diferentes tratamentos testados (Kruskal-Wallis test: $H_{(2, N=12)} = 6,000$ $p = 0,049$), sendo os maiores valores deste índice observados para os estratos inferior e médio (Figura 6C).

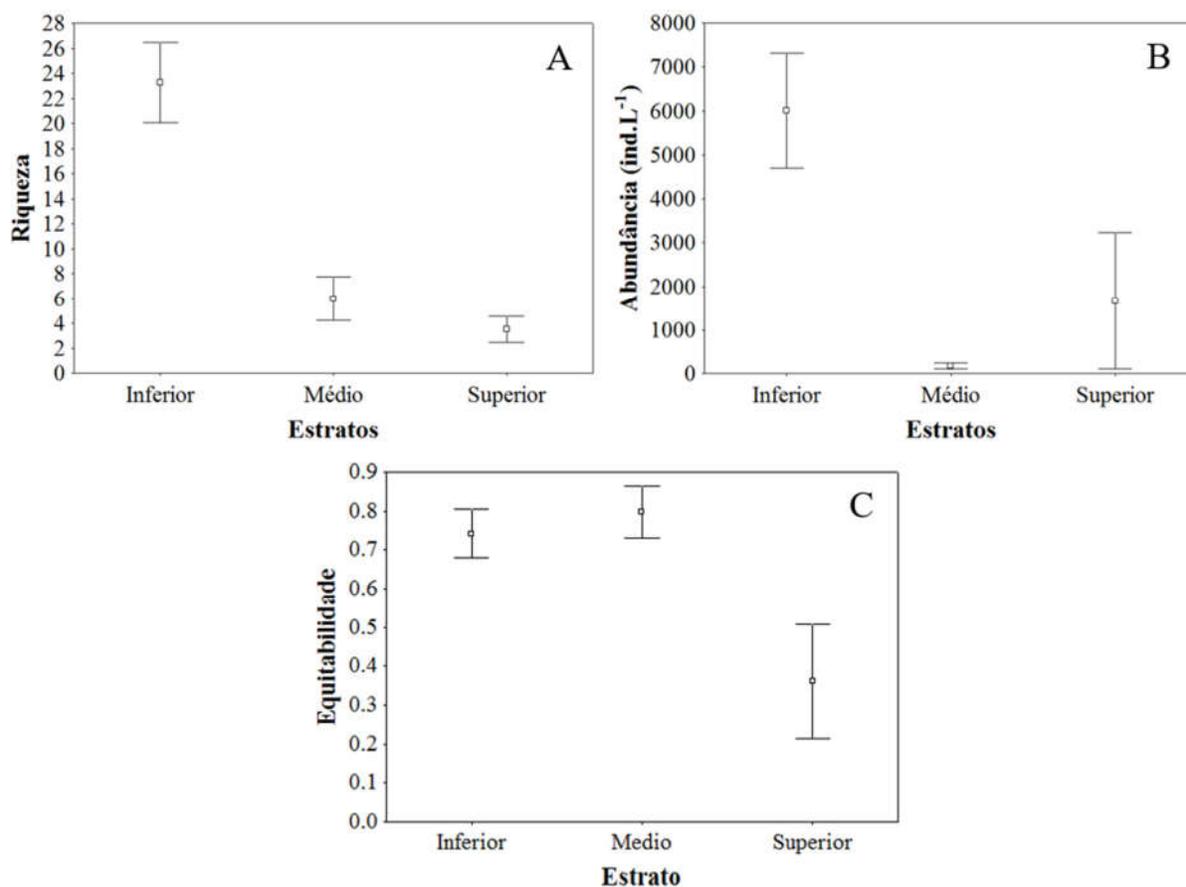


Figura 6. Valores de riqueza de espécies (A), abundância (B) e equitabilidade (C) da comunidade zooplancônica nos três estratos do experimento “Distância”. Os pontos representam as médias e as barras, o erro padrão.

Os maiores valores de riqueza (Figura 6A) foram observados no estrato inferior, com uma média de 23 espécies (variando de 18 a 32 espécies; total de 58 espécies), sendo este seguido pelos estratos médio (média de seis espécies; variando de três a 11; total de 15 espécies) e superior (valores de riqueza médios de três espécies, variando de uma a seis espécies por planta; total de nove espécies observadas no tratamento).

Em relação aos valores de abundância médios observados nos diferentes estratos do experimento “Distância” (Figura 6B), os maiores valores desse atributo foram registrados para o estrato inferior, com uma média de 6.011 ind.L⁻¹ (variando de 2.746 ind.L⁻¹ a 8.885 ind.L⁻¹). Este foi seguido pelo estrato superior, com 1.669 ind.L⁻¹ (com variação de 37 ind.L⁻¹ a 6.375 ind.L⁻¹) e, por último, o estrato médio (valor médio de abundância de 175 ind.L⁻¹, com variação de 36 ind.L⁻¹ a 358 ind.L⁻¹)

Em relação aos índices de diversidade funcional, apenas a riqueza funcional (FRic) apresentou diferenças significativas para as diferentes distâncias testadas (Kruskal-Wallis test - $H_{(2, N=12)}=8,769$; $p=0,012$). Os resultados desse índice seguiram os mesmos padrões observados para a riqueza taxonômica, com os maiores valores observados para o estrato inferior, sendo esse seguido pelo médio e superior (Figura 7A).

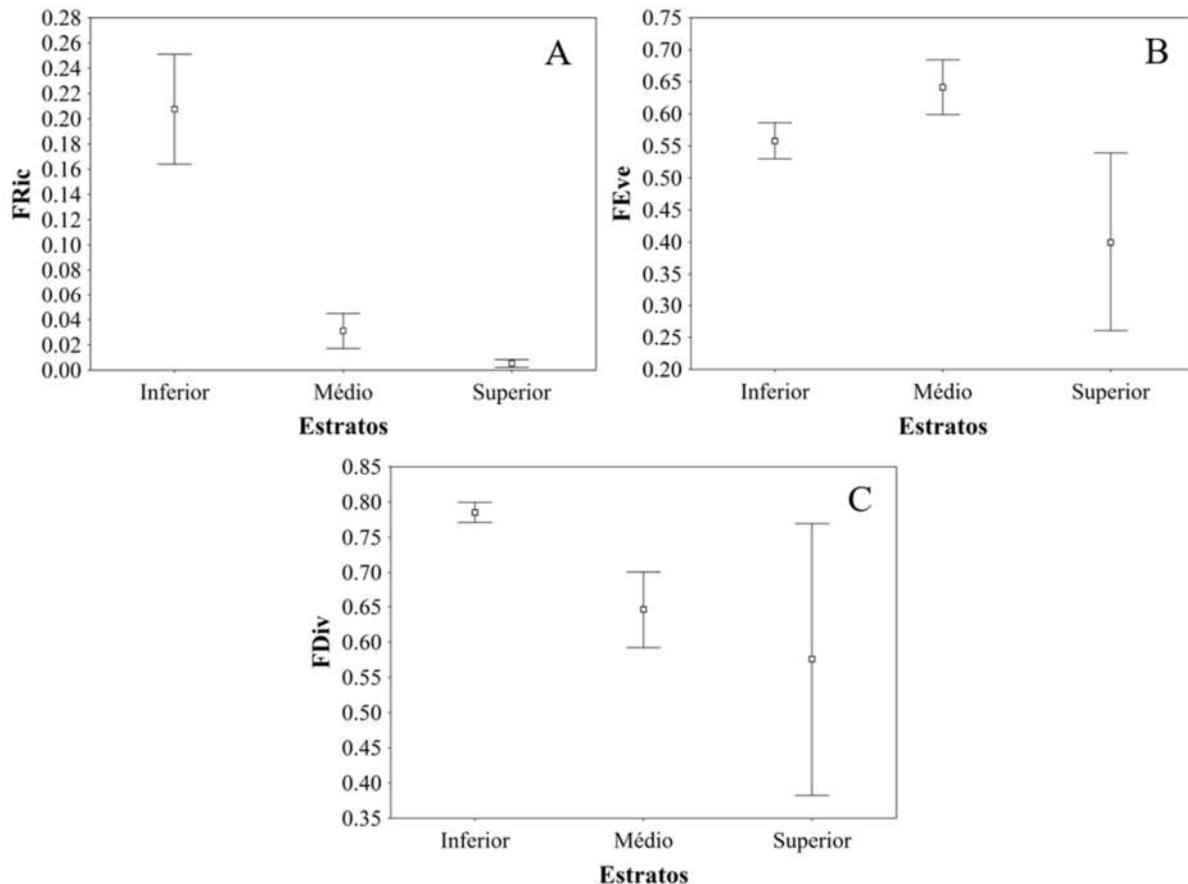


Figura 7. Valores de riqueza funcional (A) (FRic), equitabilidade funcional (B) (FEve) e divergência funcional (C) (FDiv) para da comunidade zooplancônica nos três estratos do experimento “Distância”. Os pontos representam as médias e as barras, o erro padrão.

A equitabilidade funcional (FEve) (Anova One-way - $F_{(2, 9)}=2,054$; $p=0,184$; Figura 7B) e a divergência funcional (FDiv) (Kruskal-Wallis test - $H_{(2, N= 12)}= 4,769$; $p=0,092$ Figura 7C) não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos. Contudo, apesar dos resultados observados para os dois índices, é possível observar uma maior equitabilidade funcional para o estrato médio (Figura 7B), o mesmo padrão observado para a equitabilidade de Pielou (J') (Figura 6C), e os maiores valores de divergência funcional para o estrato inferior (Figura 7C).

Com o objetivo de observar os padrões de composição das espécies zooplancônicas nos diferentes estratos do experimento “Distância”, foi realizada uma análise de ordenação (NMDS). Os resultados dessa análise apontam para uma separação na composição da comunidade zooplancônica entre os diferentes estratos ($Stress: 0,0427$; Figura 8). Os resultados da PERMANOVA obtidos para a composição das espécies corroboram os dados obtidos pela NMDS. Os resultados desse teste mostraram diferenças

significativas na composição entre os estratos, com o estrato inferior se diferenciando dos estratos médio (Pseudo-F=3,548; $p=0,024$) e superior (Pseudo-F=3,229; $p=0,021$). A composição entre os estratos superior e médio não foi significativamente diferente (Pseudo-F=1,0131; $p=0,432$).

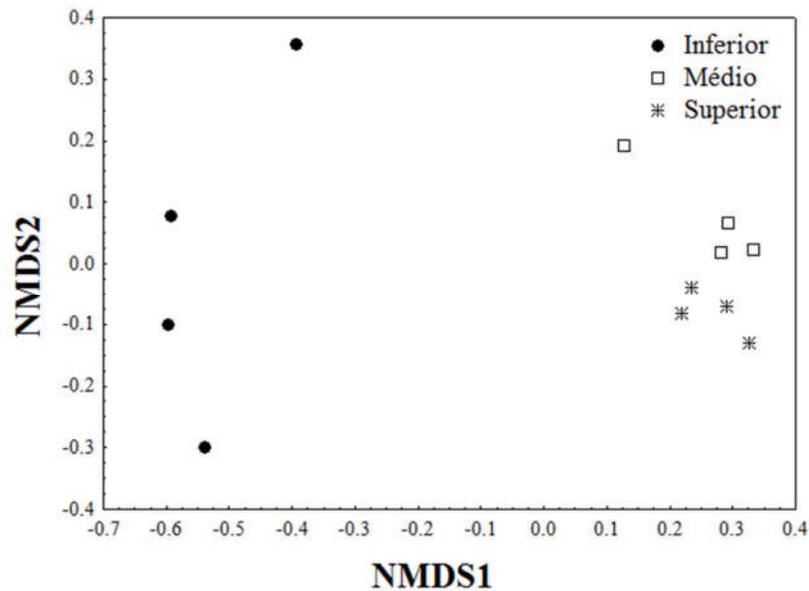


Figura 8. Ordenação pelo método de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) para os três diferentes estratos (inferior, médio e superior), baseada na composição da comunidade zooplanctônica associadas aos mesocosmos artificiais do experimento “Distância”.

2.3.2 Experimento “Área”

Nos mesocosmos do experimento “Área” foram registradas 39 espécies, distribuídas em 17 famílias (Tabela 2). Os rotíferos foram os mais representativos, com um total de 19 espécies, distribuídas em oito famílias. As amebas testáceas apresentaram o segundo maior valor de riqueza (17 espécies em sete famílias), sendo seguidas pelos copépodes, com duas espécies presentes em duas famílias. Os cladóceros apresentaram apenas uma espécie para este experimento.

Quando consideradas as famílias, Centropyxidae (amebas testáceas) e Lecanidae (rotíferos) foram as famílias mais especiosas, com seis espécies e cinco espécies, respectivamente. Os copépodes apresentaram apenas duas famílias: Cyclopidae e Diaptomidae, com apenas uma espécie em cada.

Neste experimento, os maiores valores de abundância foram observados para os rotíferos (2592 ind.L⁻¹) e para as amebas testáceas (293 ind.L⁻¹), enquanto que os microcrustáceos apresentaram os menores valores para esse atributo (formas imaturas de copépodes: 1,94 ind.L⁻¹; formas adultas de copépodes: 0,96 ind.L⁻¹; cladóceros: 0,166 ind.L⁻¹).

Em relação à riqueza, os valores de médios de abundância e a equitabilidade da comunidade zooplancônica neste experimento não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos para esses atributos (Anovas One-way - Riqueza: $F_{(1,4)}=1,423$; $p=0,298$; Figura 9A; Abundância: $F_{(1,4)}=0,427$; $p=0,548$; Figura 9B; Equitabilidade: $F_{(1,4)}=0,882$; $p=0,400$; Figura 9C) nos diferentes tratamentos experimentais (mesocosmos pequenos e grandes).

Nos mesocosmos de tamanho “pequeno” foram registrados os maiores valores de riqueza, média de 14 espécies (variando de três a 25 espécies por planta, com 31 espécies nesse tratamento), enquanto que para os mesocosmos de tamanho “grande” foram observadas em média 5 espécies (com variação de uma a 11 espécies por planta artificial, total de 14 espécies; Figura 9A).

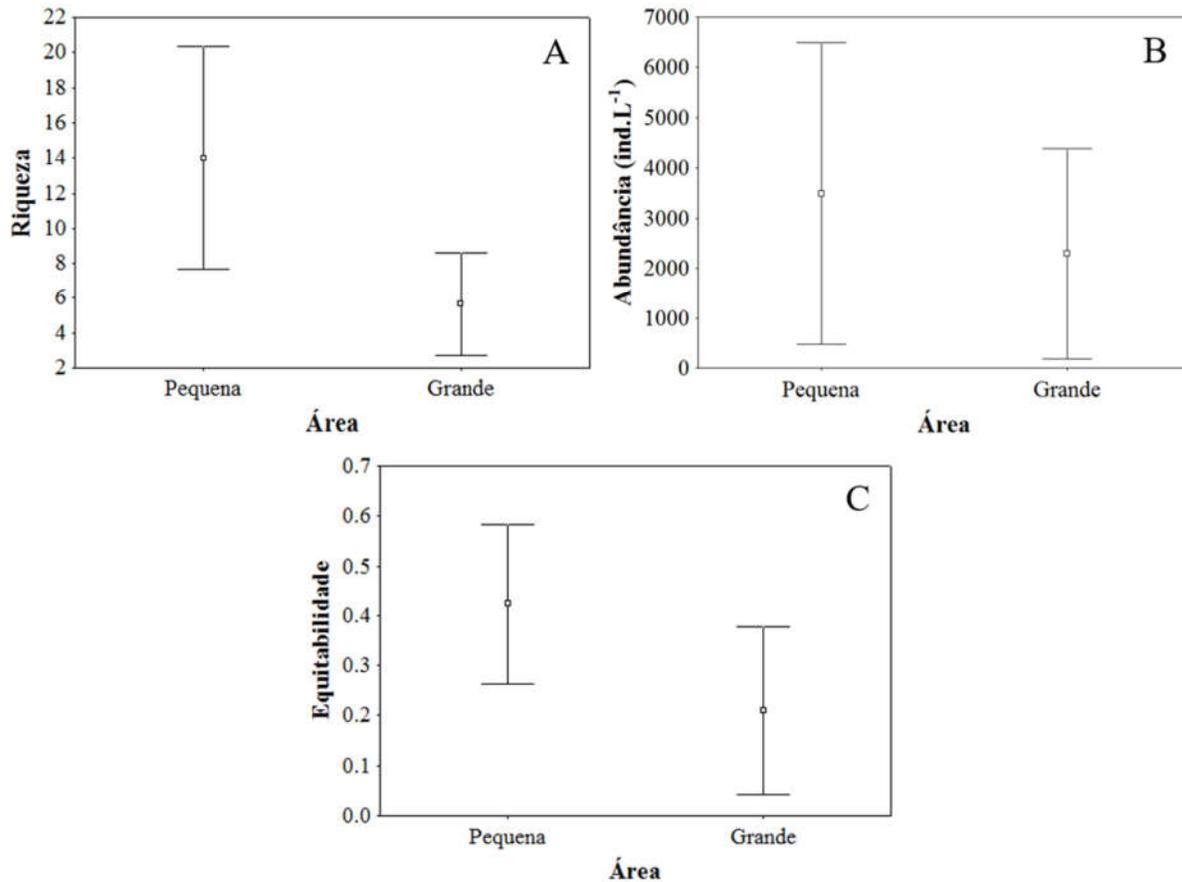


Figura 9. Valores de riqueza de espécies (A), abundância (B) e equitabilidade (C) da comunidade zooplancônica nos dois tamanhos de mesocosmos do experimento “Área”. Os pontos representam as médias e as barras, o erro padrão.

Os valores médios de abundância seguiram o mesmo padrão de distribuição da riqueza (Figura 9B), com os maiores valores sendo observados para os mesocosmos de tamanho “pequeno” (média 3.488 ind.L⁻¹, variando de 266 ind.L⁻¹ a 9.506 ind.L⁻¹). As plantas de tamanho “grande” apresentaram em média 2.289 ind.L⁻¹ (variação de 10 ind.L⁻¹ a 6.487 ind.L⁻¹). Os maiores valores de equitabilidade foram também observados para os mesocosmos de tamanho pequeno (Figura 9C).

Para a diversidade funcional, nenhum dos três índices testados apresentou diferenças significativas para os dois tamanhos de área testados neste experimento (FRic - Anova One-way: $F_{(1, 4)}=0,750$; $p=0,435$; Figura 10A; FEve - Anova One-way: $F_{(1, 4)}=0,065$; $p=0,810$; Figura 10B; FDiv - Kruskal-Wallis test: $H_{(1, N= 6)}= 0,428$; $p =0,512$; Figura 10C).

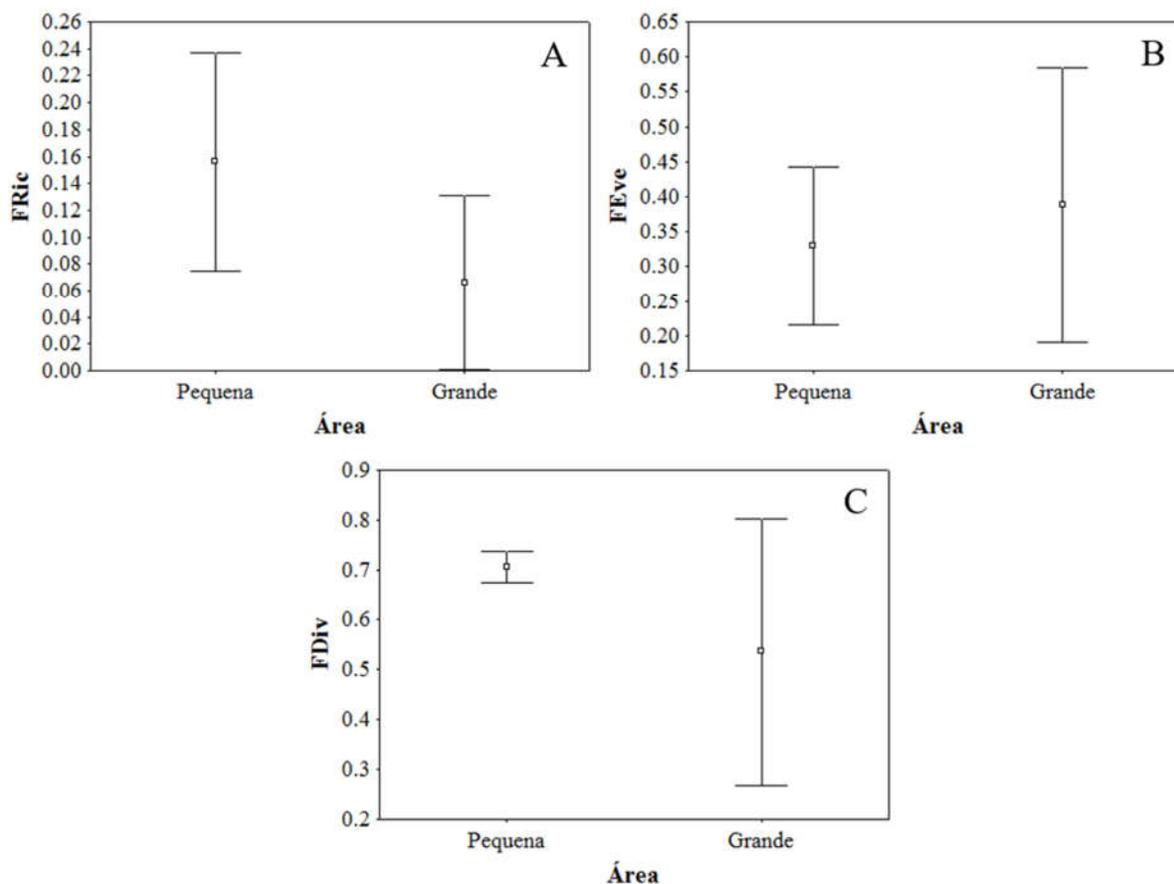


Figura 10. Valores de riqueza funcional (A) (FRic), equitabilidade funcional (B) (FEve) e divergência funcional (C) (FDiv) para da comunidade zooplancônica nos três estratos do experimento “Área”. Os pontos representam as médias e as barras, o erro padrão.

Os maiores valores para os índices de FRic e de divergência funcional foram observados para os mesocosmos com área “pequena” (Figura 10A, C). Os mesocosmos com tamanhos de área “grande” apresentaram os maiores valores de FEve no experimento (Figura 10B), apresentando um padrão inverso da equitabilidade de Pielou (Figura 9C).

A composição da comunidade zooplancônica não apresentou um padrão evidente de distribuição entre os tratamentos testados (mesocosmo “pequenos” e “grandes”) para o experimento (NMDS; $Stress < 0,001$; Figura 11). Os resultados da PERMANOVA também demonstraram não haver diferenças significativas quanto aos dados de composição entre os tratamentos testados (Pseudo-F=0,954; $p=0,6$).

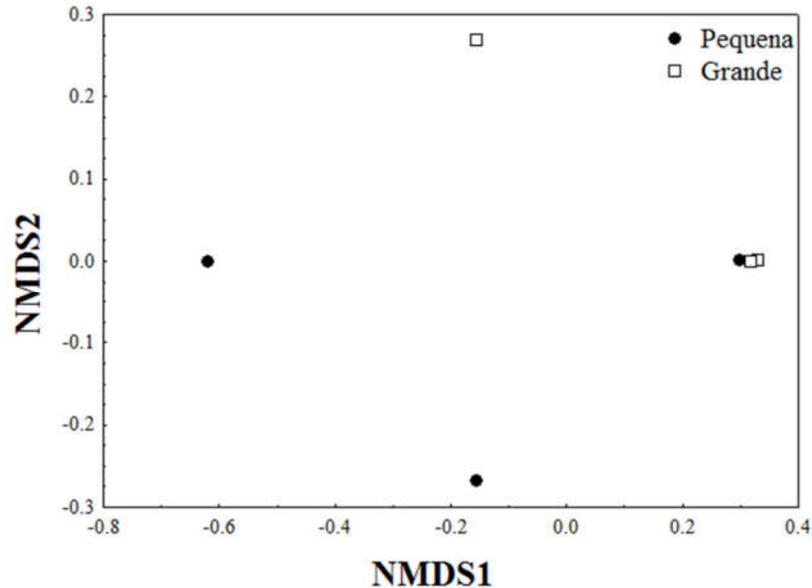


Figura 11. Ordenação pelo método de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) para os dois tamanhos de área testados (mesocosmos “pequeno” e “grandes”) baseada na composição da comunidade zooplancônica associadas aos mesocosmos artificiais do experimento “Área”.

2.3.3 Experimento “Complexidade”

Considerando os três tratamentos utilizados, a comunidade zooplancônica foi composta por 46 espécies, distribuídas em 19 famílias (Tabela 2). Os maiores valores de riqueza foram registrados para os rotíferos (25 espécies, distribuídas em 10 famílias) e amebas testáceas (19 espécies e 7 famílias). O cladóceros e copépodes adultos apresentaram os menores valores para esse atributo, com apenas uma espécie cada.

Em relação às famílias, Lecanidae (rotíferos) e Arcellidae (amebas testáceas) apresentaram as maiores riquezas de espécies (com seis espécies cada). Os microcrustáceos apresentaram a menor representatividade entre as famílias no experimento “Complexidade”, com a família Bosminidae (cladóceros) e uma família não identificada da Ordem Harpacticoida (copépode), apresentando apenas uma espécie cada.

Os rotíferos e as amebas testáceas registraram os maiores valores médios de abundância no experimento (5.170 ind.L⁻¹ e 180 ind.L⁻¹, respectivamente), sendo seguidos pelas formas imaturas de copépodes (náuplios e copepoditos; 152 ind.L⁻¹). Os copépodes adultos apresentaram valores de abundância média (23 ind.L⁻¹) superiores aos dos cladóceros (0,111 ind.L⁻¹).

Não houve diferenças significativas para a riqueza (Anova One-way - $F_{(2, 6)}=1,667$; $p=0,265$; Figura 12A), para os valores médios de abundância (Kruskal-Wallis test - $H_{(2, N=9)}=1,688$; $p=0,429$; Figura 12B) e para a equitabilidade (Anova One-way - $F_{(2, 6)}=4,543$; $p=0,062$; Figura 12 C) entre os três níveis de complexidade testados.

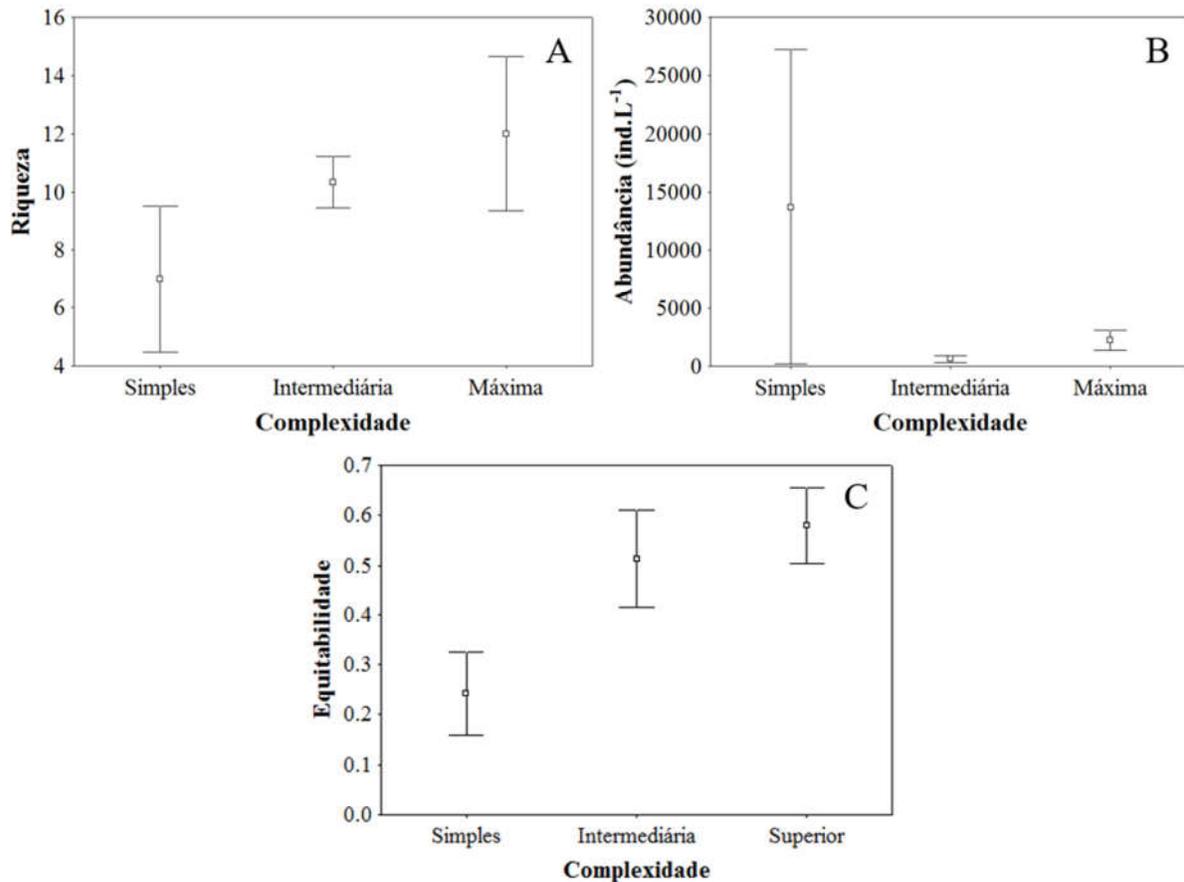


Figura 12. Valores de riqueza de espécies (A), abundância (B) e equitabilidade (C) da comunidade zooplancônica nos três níveis de complexidade estrutural dos mesocosmos do experimento “Complexidade”. Os pontos representam as médias e as barras, o erro padrão.

A comunidade zooplancônica no experimento “Complexidade” apresentou os maiores valores de riqueza para os mesocosmos com complexidade “máxima”, média de 12 espécies (com variação de sete a 16 espécies, total de 26 espécies), sendo estes seguidos pelos mesocosmos de complexidade “intermediária” (média de 10 espécies por planta, variando de nove a 12 espécies, total de 24 espécies) e “simples” (média de sete espécies por planta, variação de quatro a 12 espécies, total de 17 espécies; Figura 12A).

Em relação aos valores de abundância (Figura 12B), os mesocosmos com complexidade “simples” apresentaram os maiores valores médios para esse atributo

(média de 13.708 ind.L⁻¹, variando de 86 ind.L⁻¹ a 41 ind.L⁻¹), sendo seguidos pelas plantas artificiais com complexidade “máxima” (média de 2.236 ind.L⁻¹, com variação de 547 ind.L⁻¹ a 3.143 ind.L⁻¹). Os mesocosmos de complexidade “intermediária”, registraram os menores valores médios de abundância, média de 632 ind.L⁻¹ (variação de 231 ind.L⁻¹ a 1.226 ind.L⁻¹). Embora a equitabilidade (J') não tenha apresentado diferenças significativas para o experimento, foi possível observar um aumento nos valores desse índice junto com o aumento da complexidade dos mesocosmos artificiais (Figura 12C).

Os índices de riqueza funcional (Anova One-way: $F_{(2, 6)}=1,00$; $p=0,420$; Figura 13A), equitabilidade funcional (Anova One-way: $F_{(2, 6)}=0,631$; $p=0,563$; Figura 13B) e divergência funcional (Anova One-way: $F_{(2, 6)}=0,526$; $p=0,615$; Figura 13C) não apresentaram diferenças significativas entre os diferentes níveis de complexidade utilizados. Todavia, foi possível observar uma tendência de aumento nos valores da FRic com o aumento da complexidade (Figura 13A), como também foi observado para a riqueza de espécies (Figura 12A). A Equitabilidade Funcional (FEve) e a Divergência Funcional apresentaram os maiores valores para a complexidade intermediária (Figura 13 B, C).

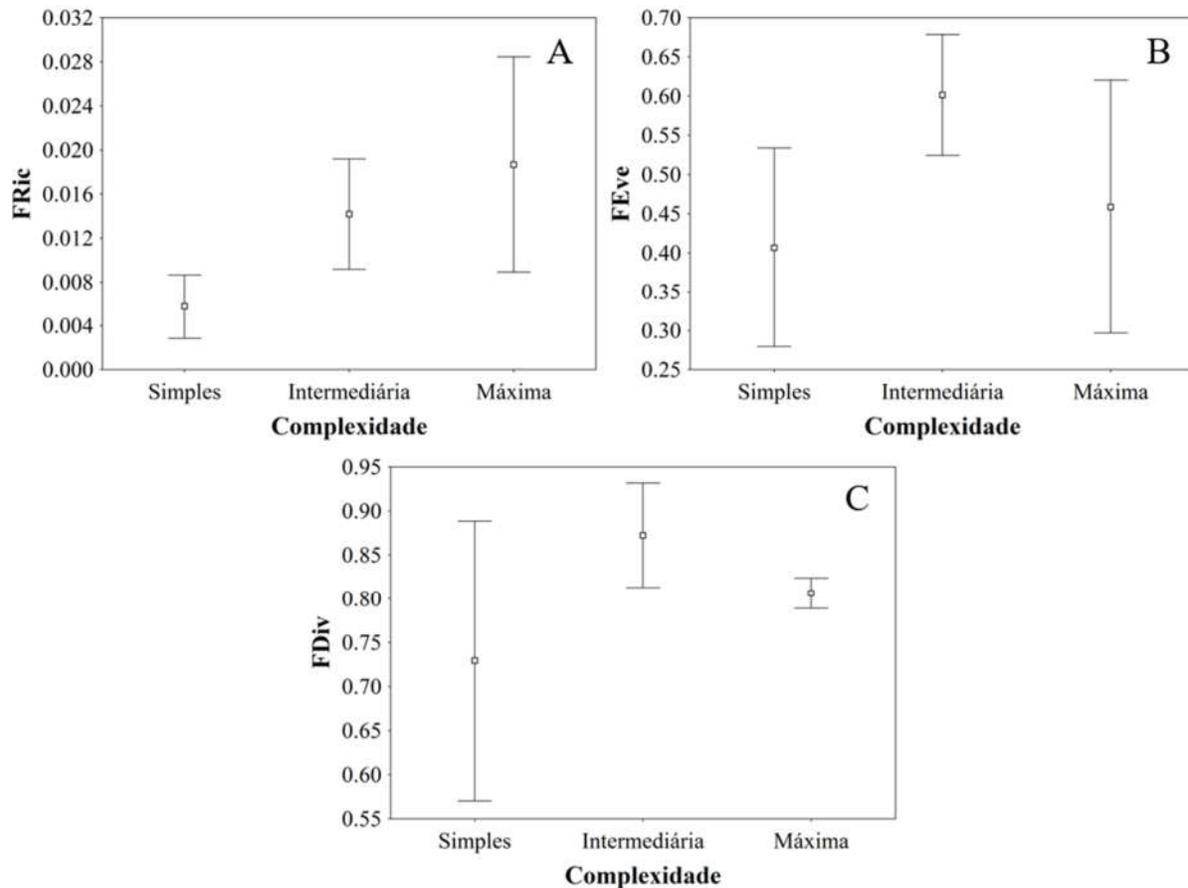


Figura 13. Valores de riqueza funcional (A) (FRic), equitabilidade funcional (B) (FEve) e divergência funcional (C) (FDiv) para da comunidade zooplancônica nos três estratos do experimento “Complexidade”. Os pontos representam as médias e as barras, o erro padrão.

Os resultados da análise de ordenação (NMDS - *Stress*: 0,1073) sugerem uma separação na composição da comunidade zooplancônica entre as diferentes complexidades testadas (simples, intermediária e máxima), com a complexidade “simples” apresentando padrões de composição diferentes das complexidades “intermediária” e “máxima” (Figura 14).

Contudo, os resultados da PERMANOVA não mostraram diferenças significativas entre as complexidades testadas (Simples vs. Intermediária: Pseudo-F=0,995, $p=0,4$; Simples vs. Superior: Pseudo-F=0,954, $p=0,6$; Intermediária vs. Superior: Pseudo-F: 0,911, $p=0,4$).

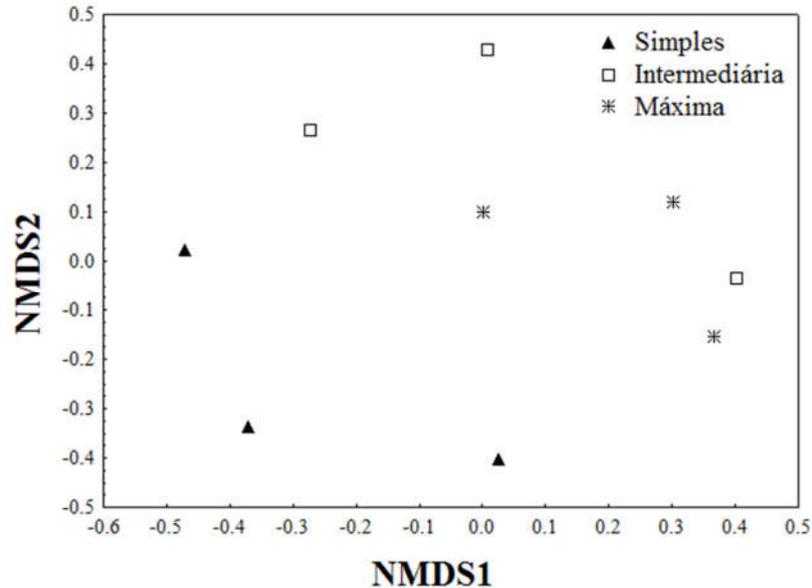


Figura 14. Ordenação pelo método de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) para os três níveis de complexidade testados (simples, intermediária e máxima) baseada na composição da comunidade zooplancônica associadas aos mesocosmos artificiais do experimento “Complexidade”.

2.4 DISCUSSÃO

Os maiores valores médios de riqueza e abundância nas bromélias artificiais apresentados para os rotíferos e as amebas testáceas, também foram observados para fitotelmatas naturais de bromélias (Janetzky & Vareshi, 1993; Brouard *et al.*, 2012; Zotz & Traunspurger, 2016; Kolicka *et al.*, 2016) e para fitotelmatas artificiais (Ptatscheck & Traunspurger, 2015). Esses organismos têm um importante papel para a ecologia desses *micro-habitats*, onde representam um elo trófico entre os consumidores primários (i.e. bactérias) e os níveis tróficos superiores (i.e. formas imaturas de insetos) (Brouard *et al.*, 2011; Zotz & Traunspurger, 2016).

Sendo considerados como dispersores passivos pelo seu pequeno tamanho (Rundle, Bilton & Foggo, 2007), rotíferos e amebas testáceas chegam continuamente aos fitotelmata através do vento, chuva e por organismos maiores (foresia, i.e. insetos) (Frank & Lounibos, 1987; Heger, Lara & Mitchell, 2011; Ptatscheck & Traunspurger, 2015) e por meio de “*spray de água*” (gotículas de água formadas pelo choque das ondas contra a barranca onde foram instalados os experimentos). Devido ao seu rápido ciclo de vida (curto tempo de geração), sua capacidade de sobrevivência em condições adversas e a

habilidade de se reproduzir assexuadamente, esses organismos são capazes de colonizar e estabelecer populações nos fitotelmata em um curto período de tempo (Ptatscheck & Traunspurger, 2014), explicando, assim, os resultados encontrados para os maiores valores de abundância e riquezas desses organismos no estudo.

A Teoria da Biogeografia de Ilhas (TBI) postula que a área e o isolamento geográfico são os principais responsáveis pela diversidade de espécies em ilhas ou *habitats* insulares (MacArthur & Wilson, 1963, 1967; Kadmon & Allouche, 2007; Jocque & Field, 2014), sendo que a riqueza de espécies em uma dada comunidade seria o reflexo direto do balanço dinâmico entre os processos de colonização (para o presente estudo a *colonização* é considerada apenas como a chegada de novas espécies de um *pool* adjacente) e de extinção das espécies presentes nessa comunidade (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). Baseada nos pressupostos que as taxas de colonização de uma dada ilha são determinadas em função do seu isolamento geográfico e que as taxas de extinção são determinadas pelo tamanho da área, a TBI aponta que a diversidade de espécies é positivamente relacionada com o tamanho da ilha (área) e negativamente correlacionada com seu isolamento (MacArthur & Wilson, 1963, 1967).

Formados naturalmente pelo acúmulo de água em plantas e com uma fauna associada característica (Srivastava *et al.*, 2004; Kitching, 2004), os fitotelmata (com especial atenção aqueles formadas nas rosetas foliares de bromélias) podem ser considerados como “*ilhas de habitats aquáticos*” inseridas em uma matriz terrestre (Frank & Lounibos, 1987; Kitching, 2001; Hagen *et al.*, 2012; Jocque & Field, 2014), e por essa razão, Kitching (2001) aponta que as comunidades associadas a esses micro-*habitats* podem estar sujeitas aos mesmos processos que estruturam as comunidades presentes em ilhas naturais (TBI) (MacArthur & Wilson, 1963, 1967).

Em relação ao isolamento geográfico, muito pouco tem sido relatado sobre como os organismos presentes no interior dos fitotelmata de bromélias respondem a este componente da TBI. Para os macroinvertebrados, em especial os insetos, Jocque & Field (2014) mostraram que o isolamento das plantas não afeta os valores de riqueza desses organismos, principalmente devido ao fato das altas taxas de dispersão dos mesmos entre os locais. Contudo, esses mesmos autores sugerem que para os organismos com dispersão passiva presentes em seu estudo, como os organismos da comunidade planctônica, o isolamento das plantas pode ser importante, de modo que esses organismos seguiriam os padrões mais clássicos da TBI.

Desse modo, foi possível observar maiores valores de riqueza de espécies, de abundância e riqueza funcional (FRic) no estrato inferior, além da composição desse estrato ser diferente dos estratos médio e superior. Uma possível explicação para esses resultados pode ser a atuação do efeito resgate (*rescue effect*) nos mesocosmos do estrato inferior, mais próximos do rio Paraná (*pool* de espécies). Brown & Kodric-Brown (1977), em um desenvolvimento posterior da TBI, sugerem que o grau de isolamento, assim como a área das ilhas, também pode influenciar nas taxas de extinção das espécies presentes nas comunidades insulares (efeito resgate). Segundo esses autores, quanto maior o isolamento das ilhas em relação ao *pool* de espécies imigrantes, mais difícil será para essas espécies alcançarem essas ilhas e colonizá-las. Dessa forma, as bromélias artificiais do estrato superior do experimento (mais isoladas) possivelmente tiveram menores taxas de imigração do que aquelas próximas da fonte de espécies, aumentando as chances de extinções em suas comunidades. Em contrapartida, os mesocosmos instalados no estrato inferior (próximas do *pool* de espécies), por terem maiores taxas de imigração, acabam recebendo mais indivíduos e mais espécies de forma contínua, sofrendo dessa forma menos com o efeito das extinções estocásticas (Brown & Kodric-Brown, 1977; Gaston & Blackburn, 2000; Kadmon & Allouche, 2007).

A ação do efeito resgate sobre os valores de riqueza pode ter também afetado os resultados apresentados pela FRic. De acordo com Villéger, Mason & Mouillot (2008), a FRic e a riqueza de espécies são fortemente e positivamente correlacionadas. E assim como ocorre com o efeito de amostragem (*sampling effect*), é esperado que se obtenha um maior número de traços funcionais (maiores valores de FRic) com o incremento do número de espécies observado. Assim, a menor distância em relação ao *pool* de espécies, que favorece maiores taxas de imigração, levaria a um aumento não só da riqueza e abundância, com também do volume de traços da comunidade presente nos mesocosmos do estrato inferior.

Os valores de equitabilidade foram significativamente maiores nos estratos inferior e médio. A proximidade desses estratos com o *pool* de espécies facilita o aporte de indivíduos nesses mesocosmos, alterando as interações entre as espécies em seus fitotelmata, como por exemplo, as taxas de competição entre os organismos. Dessa forma, a alta taxa de migração nesses estratos reduz a probabilidade de algumas espécies de se tornarem dominantes. Assim, a equitabilidade acaba sendo maior nos mesocosmos mais próximos do que nos mais distantes (isolados), resultando em uma relação positiva entre

a equitabilidade e a distância (Marini *et al.*, 2014). Resultados semelhantes foram observados por Ding *et al.* (2013), para a comunidade de pássaros presentes em ilhas em um lago na China.

A relação espécie-área (SAR) (Arrhenius, 1921), juntamente com o isolamento geográfico, constitui um dos principais componentes da TBI e descreve que o aumento no número de espécies está diretamente relacionado com o aumento na área amostrada, sendo esse um dos padrões mais recorrentes na ecologia (MacArthur & Wilson, 1963, 1967; Ovaskainen & Hanski, 2003; Scheiner, 2003). Simberloff (1974) observa que desde 1835, mais de um século antes da publicação da TBI, já era observado que o número de espécies sofre um incremento com um aumento da extensão da área, seja para áreas continentais ou para arquipélagos.

Para alguns dos grupos de organismos presentes nos fitotelmata, como os macroinvertebrados, estudos recentes têm indicado que os padrões observados para relação espécie-área já estão bem estabelecidos. Assim, Jocque & Field (2014) apontam que os valores de riqueza de espécies e de abundâncias dos macroinvertebrados presentes nas bromélias de seu estudo apresentaram uma relação positiva com a área. Por sua vez, Jabiol *et al.* (2009), estudando a diversidade da comunidade de insetos aquáticos em diferentes espécies de bromélias tanque, observaram que o número de indivíduos e táxons presentes nos fitotelmata dessas plantas aumentou em função do aumento do volume de água no interior das mesmas, sendo esse volume um *proxy* para o tamanho do *habitat* (relação espécie-área). Armbruster, Hutchinson & Cotgreave (2002), investigando quais seriam os fatores responsáveis pela estruturação da fauna associada as cisternas de bromélias, apontaram que diversas características físicas das plantas, como a capacidade de retenção de água (volume de água como *proxy* da área) e o número de folhas (indicativo da complexidade estrutural), foram as principais responsáveis pela variação significativa nos valores riqueza das espécies entre as plantas.

Contudo para este estudo, os diferentes tamanhos de área parecem não ter causado diferenças significativas nos atributos da comunidade zooplanctônica presente nas bromélias artificiais. Similarmente, Schäfer (2004) não encontrou relações significativas entre a riqueza de espécies de invertebrados e a área de seis planícies de inundação, na região central da Suécia. Báldi (2008), examinando a importância relativa da área e da heterogeneidade de *habitat* na riqueza de espécies em reservas naturais, observou que a maioria dos grupos de artrópodes em seu estudo não apresentaram relações espécie-área-

significativas. Maguire (1971), em estudos sobre a colonização de fitotelmata, também observou a ausência de relações espécie-área significativas entre os organismos e a área destes *micro-habitats*.

Uma possível explicação para as relações não significativas observadas entre os diferentes tamanhos de área das bromélias artificiais e os atributos das comunidades zooplancônicas é que a qualidade do *habitat* (número e tipo de nichos) pode ser mais importante do que apenas o tamanho do mesmo. Isso porque com o incremento do tamanho da área, em geral, há um aumento do número de tipos de *habitats* (maior heterogeneidade), e por, consequência, um aumento no número de espécies (Maguire, 1971; Simberloff, 1974; Gaston & Blackburn, 2000). De fato, como o objetivo do experimento “área” era testar os efeitos deste componente de maneira isolada sobre a comunidade associada, a complexidade dos mesocosmos foi padronizada (três folhas). Assim, como não houve um aumento no número de tipos de *habitats* com o aumento da área, uma relação espécie-área significativa não foi encontrada.

A complexidade do *habitat* é tida como uma das forças mais importantes na estruturação das comunidades bióticas, sendo que, de maneira geral, um aumento na complexidade estrutural do *habitat* resulta em um incremento na diversidade de espécies (MacArthur & MacArthur, 1961; Kovalenko *et al.*, 2012). Assim, além do tamanho/volume de água presente nos fitotelmata (relação espécie-área) e da distância em relação ao *pool* de espécies (isolamento), a estrutura do *habitat* também pode exercer uma grande influência nos padrões de diversidade das comunidades. Embora, a complexidade não tenha afetado de forma significativa a comunidade zooplancônica nos diferentes graus de complexidade testados, foi possível constatar uma tendência de aumento nos valores de riqueza taxonômica e funcional, bem como na equitabilidade de Pielou neste experimento.

Em bromélias, o número de folhas é considerado como bom indicativo da complexidade (Armbruster, Hutchinson & Cotgreave., 2002; Srivastava, 2006). A configuração tridimensional característica em forma de roseta das bromélias permite a compartimentalização do fitotelmata dessas plantas em múltiplas cisternas (sub-reservatórios), sendo que cada folha forma um compartimento separado com água e detritos próprios (Srivastava, 2006). Essa compartimentalização do *habitat* leva então a um gradiente das condições ambientais para comunidade associada. Entretanto, essas cisternas não são completamente isoladas, sendo que a maioria dos invertebrados

presentes nesse micro-*habitat* consegue se mover entre esses compartimentos, levando a coexistência de diversos organismos no interior dos fitotelmata. Dessa forma, o aumento no número de folhas e, conseqüentemente, o aumento da complexidade, leva a um incremento da diversidade e da equitabilidade por promover um maior número de nichos no interior dessas plantas e por diminuir a competição entre os organismos nos fitotelmata (Srivastava, 2006; Jabiol *et al.*, 2009), podendo esse fato explicar as tendências observadas para os atributos da comunidade zooplanctônica.

2.5 CONCLUSÃO

Os resultados mostraram que os organismos presentes nos fitotelmata podem responder de forma diferente do esperado aos pressupostos da TBI e a complexidade estrutural do *habitat*. A hipótese 1, de que a proximidade dos fitotelmata artificiais com o rio poderia influenciar de maneira positiva os atributos da comunidade zooplanctônica associada foi corroborada (experimento “distância”), com os valores de riqueza, abundância, equitabilidade de Pielou e FRic das comunidades presentes no estrato inferior sendo significativamente maiores do que dos outros estratos. A atuação do efeito resgate nos mesocosmos do estrato inferior, mais próximos do rio Paraná (*pool* de espécies) possivelmente explicaria esses resultados.

A hipótese 2, de que os atributos da comunidade zooplanctônica associada aos mesocosmos artificiais poderiam variar significativamente em função área dos mesmos foi refutada. Com o aumento da área, em geral, ocorre um aumento no número de *habitats* e com isso um aumento do número de espécies. Contudo, como a complexidade estrutural dos mesocosmos foi a mesma no experimento “área”, não houve um aumento no número de *habitats* e por isso a relação espécie-área não foi significativa.

A última hipótese de que o aumento na complexidade estrutural dos fitotelmata artificiais (aumento do número de folhas) elevaria os valores de diversidade taxonômica e funcional do zooplâncton (hipótese 3) também foi refutada. Contudo, foi possível observar uma tendência de aumento dos valores de alguns dos atributos da comunidade zooplanctônica com o aumento da complexidade. Essa tendência pode ser explicada pelo fato de o aumento da complexidade promover um maior número de nichos no interior dos fitotelmata e diminuir a competição entre os organismos nesses micro-*habitats*.

REFERÊNCIAS

- Agostinho A.A. & Zalewski M. (1996) *A planície de inundação do alto rio Paraná: importância e preservação*. EDUEM, Maringá.
- Alves G.M., Lansac-Tôha F.A., Velho L.F.M., Joko C.Y. & Costa D.M. (2007) New records of testate lobose amoebae (Protozoa, Arcellinida) for the Upper Paraná River floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia* **19**, 175–195.
- Araújo V.A., Melo S.K., Araújo A.P.A., Gomes M.L.M. & Carneiro M.A.A. (2007) Relationship between invertebrate fauna and bromeliad size. *Brazilian Journal of Biology* **67**, 611–617.
- Armbruster P., Hutchinson R.A. & Cotgreave P. (2002) Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. *Oikos* **96**, 225–234.
- Arrhenius O. (1921) Species and Area. *The Journal of Ecology* **9**, 95–99.
- Báldi A. (2008) Habitat heterogeneity overrides the species–area relationship. *Journal of Biogeography* **35**, 675–681.
- Barnett A.J., Finlay K. & Beisner B.E. (2007) Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology* **52**, 796–813.
- Bottrell H.H., Duncan A., Gliwicz Z.M., Grygierek E., Herzig A., Hillbricht-Ilkowska, A. Kurasawa H., *et al.* (1976) A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* **24**, 419–456.
- Brouard O., Le Jeune A.H., Leroy C., Cereghino R., Roux O., Pelozuelo L., *et al.* (2011) Are algae relevant to the detritus-based food web in tank-bromeliads? *PLoS ONE* **6**, 1–10.
- Brouard O., Céréghino R., Corbara B., Leroy C., Pelozuelo L., Dejean A., *et al.* (2012) Understorey environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems. *Freshwater Biology* **57**, 815–823.
- Brown J.H. & Kodric-Brown A. (1977) Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. *Ecology* **58**, 445–449.
- Cáceres C. & Soluk D. (2002) Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and

- colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia* **131**, 402–408.
- Campos J.B. & Souza M.C. (1997) Vegetação. In: *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. (Eds A.E.A.M. Vazzoler, A. Agostinho & N.S. Hahn), pp. 333–344. EDUEM.
- Canella T.F. (2016) *Heterogeneidade ambiental explica os padrões de diversidade β taxonômica e funcional em planícies de inundação do Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Cunha E.R., Thomaz S.M., Mormul R.P., Cafofo E.G. & Bonaldo A.B. (2012) Macrophyte structural complexity influences spider assemblage attributes in wetlands. *Wetlands* **32**, 369–377.
- Deflandre G. (1928) Le genre *Arcella* Ehrenberg. *Archiv für Protistenkunde* **64**, 152–287.
- Deflandre G. (1929) Le genre *Centropyxis* Stein. *Archiv für Protistenkunde* **67**, 322–375.
- Dézerald O., Talaga S., Leroy C., Carrias J.-F., Corbara B., Dejean A., *et al.* (2014) Environmental determinants of macroinvertebrate diversity in small water bodies: insights from tank-bromeliads. *Hydrobiologia* **723**, 77–86.
- Dias J.D., Bonecker C.C. & Miracle M.R. (2014) The rotifer community and its functional role in lakes of a neotropical floodplain. *International Review of Hydrobiology* **99**, 72–83.
- Ding Z., Feeley K.J., Wang Y., Pakeman R.J. & Ding P. (2013) Patterns of bird functional diversity on land-bridge island fragments. *Journal of Animal Ecology* **82**, 781–790.
- Elmoor-Loureiro M.A.L. (1997) *Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil*. Editora Universa, Brasília.
- Fenchel T. (1987) *Ecology of protozoa: The biology of free-living phagotrophic protists*. Springer-Verlag, Berlin.
- Frank J.H. & Lounibos L.P. (1987) Phytotelmata: Swamps or Islands? *The Florida Entomologist* **70**, 14–20.
- Gaston K.J. & Blackburn T.M. (2000) *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Malden.
- Gauthier-Lièvre L. & Thomas R. (1958) Le genre *Diffflugia*, *Pentagonia*, *Maghrebica* et

- Hoogenraadia (Rhizopodes Testacès) en Afrique. *Archiv für Protistenkunde* **103**, 1–370.
- Hagen M., Kissling W.D., Rasmussen C., De Aguiar M.A.M., Brown L.E., Carstensen D.W., *et al.* (2012) Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. *Advances in Ecological Research* **46**, 89–210.
- Heger T.J., Lara E. & Mitchell E.A.D. (2011) Arcellinida testate amoebae (Amoebozoa: Arcellinida): model of organisms for assessing microbial biogeography. In: *Biogeography of Microscopic Organisms Is Everything Small Everywhere?* (Ed. D. Fontaneto), pp. 111–129. Cambridge University Press, Cambridge.
- IAPAR (2000) *Cartas climáticas do Estado do Paraná*. Instituto Agrônômico do Paraná, Londrina.
- IBGE (1990) *Geografia do Brasil: região sul. v.2*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Jabiol J., Corbara B., Dejean A. & Céréghino R. (2009) Structure of aquatic insect communities in tank-bromeliads in a East-Amazonian rainforest in French Guiana. *Forest Ecology and Management* **257**, 351–360.
- Jacquet C., Mouillot D., Kulbicki M. & Gravel D. (2017) Extensions of Island Biogeography Theory predict the scaling of functional trait composition with habitat area and isolation. *Ecology Letters* **20**, 135–146.
- Janetzky W. & Vareschi E. (1993) Phytotelmata in bromeliads as microhabitats for limnetic organisms. In: *Animal–plant interactions in tropical environments*. pp. 199–209. Proceedings of the Annual Meeting of the German Society for Tropical Ecology. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.
- Jocque M. & Field R. (2014) Aquatic invertebrate communities in tank bromeliads: how well do classic ecological patterns apply? *Hydrobiologia* **730**, 153–166.
- Joko C.Y. (2011) *Taxonomia de rotíferos monogonontas da planície de inundação do alto rio Paraná (MS/PR)*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Kadmon R. & Allouche O. (2007) Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory. *The American Naturalist* **170**, 443–54.

- Kitching R.L. (2001) Food Webs In Phytotelmata: “ Bottom-Up ” and “ Top-Down ” Explanations for Community Structure. *Annual Review of Entomology* **46**, 729–760.
- Kitching R.L. (2004) *Food Webs and Container Habitats: The Natural History and Ecology of Phytotelmata*. Cambridge University Press.
- Kolicka M., Gwiazdowicz D.J., Hupało K., Jabłonska A., Kotwicki L., Kornobis F., *et al.* (2016) Hidden invertebrate diversity – phytotelmata in Bromeliaceae from palm houses and florist wholesalers (Poland). *Biologia* **71**, 194–203.
- Koste W. (1978) *Rotatoria die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voight. Monogononta*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Koste W., Janetzky W. & Vareschi E. (1991) Über die Rotatorienfauna in Bromelien-Phytotelmata (Aschelminthes: Rotatoria). *Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen* **17**, 143–170.
- Kovalenko K.E., Thomaz S.M. & Warfe D.M. (2012) Habitat complexity: Approaches and future directions. *Hydrobiologia* **685**, 1–17.
- Laliberté E. & Legendre P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* **91**, 299–305.
- Laliberté E. & Legendre P. (2014) FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.
- Lansac-Tôha F.A., Velho L.F.M., Zimmermann-Callegari, M. C. Bonecker C.C. & Takahashi E.M. (2001) On the occurrence of testate amoebae (Protozoa, Rhizopoda) in Brazilian inland waters. III. Family Diffugiidae: genus Diffugia. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* **23**, 305–321.
- Lansac-Tôha F.A., Velho L.F.M., Higuti J. & Takahashi E.M. (2002) Cyclopidae (Crustacea, Copepoda) from the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **62**, 125–133.
- Lansac-Tôha F., Alves G., Velho L., Robertson B. & Joco C. (2008) Composition and occurrence of testate amoebae in the Curuá-Una Reservoir (State of Pará, Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia* **20**, 177–195.
- Lansac-Tôha F., Velho L., Costa D., Simões N. & Alves G. (2014) Structure of the testate

- amoebae community in different habitats in a neotropical floodplain. *Brazilian Journal of Biology* **74**, 181–190.
- Legendre P. & Legendre L. (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Litchman E., Ohman M.D. & Kiorboe T. (2013) Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research* **35**, 473–484.
- Lomolino M. V. (2000) A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* **9**, 1–6.
- Lopez L.C.S., Da Nóbrega Alves R.R. & Rios R.I. (2009) Micro-environmental factors and the endemism of bromeliad aquatic fauna. *Hydrobiologia* **625**, 151–156.
- MacArthur R.H. & MacArthur J.W. (1961) On Bird Species Diversity. *Ecology* **42**, 594–598.
- MacArthur R.H. & Wilson E. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *International Journal of Organic Evolution* **17**, 373–387.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Maguire B. (1971) Phytotelmata: Biota and Community Structure Determination in Plant-Held Waters. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**, 439–464.
- Marini L., Öckinger E., Bergman K.O., Jauker B., Krauss J., Kuussaari M., *et al.* (2014) Contrasting effects of habitat area and connectivity on evenness of pollinator communities. *Ecography* **37**, 544–551.
- Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W.G. & Wilson J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* **111**, 112–118.
- Matsumura-Tundisi T. (1986) Latitudinal distribution of Calanoida copepods in freshwater aquatic systems of Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **46**, 527–553.
- Nogrady T., Pourriot R. & Segers H. (1995) Rotifera 3: The Notommatidae and The Scardiidae. In: *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World* 8. p. 248. SPB Academic, The Hague.
- Nogrady T. & Segers H. (2002) Rotifera 6: The Asplanchnidae, Gastropodidae,

- Lindiidae, Microcodinidae, Synchaetidae, Trochosphaeridae. In: *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 18*. (Ed. H.J. Dumont), Backhuys Publishers BV, Dordrecht.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., *et al.* (2016) Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-1. <https://cran.r-project.org/package=vegan>.
- Ovaskainen O. & Hanski I. (2003) The species-area relationship derived from species-specific incidence functions. *Ecology Letters* **6**, 903–909.
- Palazzo F. (2013) *Variação interanual da estrutura funcional da comunidade de rotíferos em uma planície Neotropical*. Exame de Qualificação Geral. Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- 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.
- Perbiche-Neves G. (2011) *Copépodes planctônicos (Crustacea, Calanoida e Cyclopoida) em reservatórios e trechos lóticos da bacia do Rio da Prata (Brasil, Paraguai, Argentina e Uruguai): taxonomia, distribuição geográfica e alguns atributos ecológicos*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Botucatu.
- Petermann J.S., Kratina P., Marino N.A.C., MacDonald A.A.M. & Srivastava D.S. (2015) Resources alter the structure and increase stochasticity in bromeliad microfauna communities. *PLoS ONE* **10**, 1–16.
- Pielou E.C. (1966) The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* **13**, 131–144.
- Ptatscheck C. & Traunspurger W. (2014) The meiofauna of artificial water-filled tree holes: Colonization and bottom-up effects. *Aquatic Ecology* **48**, 285–295.
- Ptatscheck C. & Traunspurger W. (2015) Meio-and macrofaunal communities in artificial water-filled tree holes: Effects of seasonality, physical and chemical parameters, and availability of food resources. *PLoS ONE* **10**, 1–16.
- R Core Team (2013) R: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Available online at

<http://www.R-project.org/>.

- Reid J.W. (1985) Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia* **9**, 17–143.
- Reid J.W. (2001) A human challenge: Discovering and understanding continental copepod habitats. *Hydrobiologia* **453/454**, 201–226.
- Rundle S.D., Bilton D.T. & Foggo A. (2007) By wind, wings or water: body size, dispersal and range size in aquatic invertebrates. In: *Body size: the structure and function of aquatic ecosystems*. (Eds A.G. Hildrew, D.G. Raffaelli & R. Edmonds-Brown), pp. 186–209. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schäfer M. (2004) *Mosquitoes as a Part of Wetland Biodiversity*. Uppsala University.
- Scheiner S.M. (2003) Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography* **12**, 441–447.
- Silva W.M. (2003) *Diversidade dos Cyclopoida (Copepoda, Crustácea) de água doce do estado de São Paulo: taxonomia, ecologia e genética*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- Simberloff D.S. (1974) Equilibrium Theory of Island Biogeography and Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**, 161–182.
- Smet W.H. (1996) Rotifera 4: The Proalidae (Monogononta). In: *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 9*. (Ed. H.J.F. Dumont), pp. 1–102. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Smet W.H. & Pourriot R. (1997) Rotifera 5: The Dicranophoridae and the Ituridae (Monogononta). In: *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 2*. SPC Academics, The Hague.
- Souza M.B.G. (2008) *Guia das Tecamebas. Bacia do rio Peruaçu - Minas Gerais. Subsídio para conservação e monitoramento da Bacia do Rio São Francisco*. Editora UFMG, Belo Horizonte.
- Souza M.C. & Kita K.K. (2002) *Formações vegetais ripárias da planície alagável do alto rio Paraná e Mato Grosso do Sul, Brasil. A planície de inundação do alto rio*

- Paraná: Site 6 – PELD/CNPq* (ed. by Agostinho A. A., Thomaz S. M., Rodrigues L. & Gomes L. C.) pp.197-201. Technical Report. Maringá.
- Srivastava D.S., Kolasa J., Bengtsson J., Gonzalez A., Lawler S.P., Miller T.E., *et al.* (2004) Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 379–384.
- Srivastava D.S. (2006) Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: Interactive effects in a bromeliad-insect community. *Oecologia* **149**, 493–504.
- Strecker A.L., Milne R. & Arnett S.E. (2008) Dispersal limitation and climate-related environmental gradients structure microcrustacean composition in freshwater lakes, Ellesmere Island, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**, 1905–1918.
- Talaga S., Dézerald O., Carteron A., Petitclerc F., Leroy C., Céréghino R., *et al.* (2015) Tank bromeliads as natural microcosms: A facultative association with ants influences the aquatic invertebrate community structure. *Comptes Rendus - Biologies* **338**, 696–700.
- Tilman D. (2001) Functional Diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity*. pp. 109–120. Elsevier.
- Tomazini V. (2003) *Epífitas vasculares em vegetação ripária da Planície Alagável do alto Rio Paraná, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Tomazini V. (2007) *Estrutura de epífitas vasculares e de forófitos em formação florestal ripária do Parque Estadual do Rio Ivinhema, Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Maringá, Maringá
- Velho L.F.M., Lansac-Tôha F.A. & Serafim-Junior M. (1996) Testate Amoebae (Rhizopodea-Sarcodina) from Zooplankton of the High Paraná River Floodplain, State of Mato Grosso do Sul, Brazil: I. Families Arcellidae and Centropyxidae. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **31**, 35–50
- Velho L.F.M. & Lansac-Tôha F.A. (1996) Testate Amoebae (Rhizopodea-Sarcodina) from Zooplankton of the High Paraná River Floodplain, State of Mato Grosso do Sul, Brazil: II. Family Diffflugidae. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*

31, 179–192.

Villéger S., Mason N.W.H. & Mouillot D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* **89**, 2290–2301.

Whittaker R.J. & Fernández-Palacios J.M. (2007) *Island Biogeography Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford University Press.

Whittaker R.J., Rigal F., Borges P.A. V, Cardoso P., Terzopoulou S., Casanoves F., *et al.* (2014) Functional biogeography of oceanic islands and the scaling of functional diversity in the Azores. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**, 13709–13714.

Williams D.D. (2006) *The Biology of Temporary Waters*. Oxford University Press.

Zotz G. & Traunspurger W. (2016) What's in the tank? Nematodes and other major components of the meiofauna of bromeliad phytotelms in lowland Panama. *BMC Ecology* **16**, 9.

3 A IMPORTÂNCIA DO ISOLAMENTO GEOGRÁFICO E DO TAMANHO DO CORPO NA ESTRUTURAÇÃO DA COMUNIDADE ZOOPLANCTÔNICA EM FITOTELMATA ARTIFICIAIS

RESUMO

Tendo em vista a importância dos processos de dispersão para a estruturação das metacomunidades, fatores que alterem as taxas de dispersão dos organismos entre os *habitats* também poderiam influenciar a estrutura das comunidades. A distância influencia as taxas de dispersão dos organismos, porque *habitats* mais isolados são mais difíceis de serem alcançados e colonizados. O tamanho do corpo influencia na capacidade de dispersão das espécies pois organismos com pequeno tamanho de corpo possuem grandes tamanhos populacionais e produzem estágios de resistência. Um experimento utilizando bromélias artificiais foi realizado na margem esquerda do rio Paraná (PR, Brasil) para testar o efeito da distância e do tamanho do corpo nos atributos da comunidade zooplanctônica, usando o rio como *pool* de espécies. Os rotíferos apresentaram os maiores valores de abundância (1.663 ind.L⁻¹) e de riqueza (44 espécies). Os valores de abundância e riqueza do zooplâncton total foram maiores nos mesocosmos mais próximos à fonte dispersora, que permitiu a chegada constante de espécies, diminuindo as chances de extinções locais. Foram verificadas diferenças significativas nos valores de abundância e de riqueza entre os grupos do zooplâncton, com maiores valores registrados para os rotíferos, uma vez que seu pequeno tamanho garante alta capacidade de dispersão e o sucesso no estabelecimento de populações viáveis. Quando testada a variação dos atributos dentro de cada grupo entre os estratos, foi verificado que todos os grupos apresentaram os maiores valores de abundância e riqueza para o estrato inferior. Isso sugere que o efeito do isolamento foi suficientemente forte para que essa dispersão variasse entre os estratos causando a estruturação espacial de todos os grupos da comunidade zooplanctônica, independentemente do tamanho do corpo. Desse modo, os resultados mostraram que o tamanho do corpo e a distância em relação ao *pool* de espécies são fatores importantes que alteram as taxas de dispersão, e conseqüentemente, influenciam na estruturação da comunidade zooplanctônica.

Palavras chaves: Dispersão. Tamanho do corpo. Isolamento geográfico. Metacomunidades.

THE IMPORTANCE OF GEOGRAPHIC ISOLATION AND BODY SIZE IN STRUCTURING THE ZOOPLANKTON COMMUNITY IN ARTIFICIAL PHYTOTELMATA

ABSTRACT

Considering the importance of dispersal processes in metacommunity structuring, factors altering the dispersal rates of organisms among *habitats* may also influence community structure. Distance influences dispersal rates because more isolated *habitats* are more difficult to reach and to be colonized. Body size influences species dispersal capacity because small sized organisms usually exhibit large population size and produce resting stages. We performed an experiment using artificial bromeliads at the left margin of the Paraná River (PR, Brasil) to test the effects of distance and body size on the attributes of the zooplankton community, using the river as the species pool. Rotifers showed the higher values of abundance (1,663 ind.L⁻¹) and richness (44 species). Higher values of richness and abundance of total zooplankton were registered at the mesocosms located closer to the dispersal source, which allowed the constant arrival of species, decreasing the chance of local extinctions. Significant differences in the values of richness and abundance among zooplankton groups were verified, with higher values registered for rotifers, since their small size favours a high dispersal capacity and the success in establishing viable populations. Considering the variation of the attributes within each group among strata, we verified that all groups showed higher richness and abundance in the lower strata. This suggests that the effect of isolation was strong enough for this dispersal to vary among strata causing the spatial structuring of all zooplankton groups, regardless of the body size. In this way, results evidence that body size and distance from the species pool are important factors altering dispersal rates, and consequently influencing the structure of zooplankton communities.

Keywords: Dispersal. Body size. Geographic isolation. Metacommunity.

3.1 INTRODUÇÃO

Os padrões de abundância, de distribuição e de interações das espécies no ambiente variam em função da escala espacial e temporal. A Teoria de Metacomunidades (um conjunto de comunidades ligadas pela dispersão de espécies), proposta por Leibold et al. (2004), busca entender como as comunidades ecológicas variam em diferentes escalas espaciais, levando em conta como os processos de interações locais das espécies, bem como os processos regionais (i.e. dispersão) afetam a dinâmica ecológica das comunidades biológicas (Leibold, 2011). Essa teoria propõe quatro paradigmas (*Patch Dynamics*, *Species Sorting*, *Mass Effects* e *Neutral*) que sintetizam os conceitos de dinâmicas inter- e intracomunidade, descrevendo como determinadas características das espécies influenciam os padrões de distribuição espacial dos organismos e os efeitos da dispersão sobre a estrutura das comunidades (Leibold et al., 2004; Winegardner et al., 2012).

Considerando o efeito central dos processos de dispersão para a Teoria de Metacomunidades, Winegardner et al. (2012) sugerem uma nova abordagem, onde os paradigmas de *Patch Dynamics*, *Species Sorting*, *Mass Effects* e *Neutral* não deveriam ser vistos como modelos discretos, mas sim pensados em função de seus significados ecológicos para as metacomunidades, principalmente no que concerne aos padrões de dispersão dos organismos. Dessa forma, com foco nos processos de dispersão, esses autores sugerem que os modelos de *Mass Effect* e *Patch Dynamics* deveriam ser considerados como casos especiais de *Species Sorting* (Winegardner et al., 2012). As altas taxas de dispersão para o modelo de *Mass Effects* garantiriam um constante aporte de novos colonizadores em novas áreas, permitindo a existência das espécies em locais que não atenderiam seus requisitos ecológicos, enquanto que para *Patch Dynamics*, a limitação de dispersão impediria que as espécies alcançassem todos os *habitats*, mesmo os que fossem favoráveis ao seu desenvolvimento. *Species Sorting* continuaria com o conceito original, onde a maioria das espécies conseguiria se dispersar de maneira eficiente, chegando aos *habitats* e neles sendo selecionadas pelos filtros ambientais (Winegardner et al., 2012).

Tendo em vista a importância dos processos de dispersão para a estruturação das metacomunidades, fatores que causem alterações nas taxas de dispersão dos organismos entre os *habitats* também poderiam influenciar a estrutura das comunidades. Nesse contexto, a distância (ou isolamento geográfico) possui um papel relevante, uma vez que

influencia as taxas de dispersão dos organismos, com *habitats* mais isolados sendo mais difíceis de serem alcançados e colonizados (MacArthur & Wilson, 1963, 1967). Esse aumento na distância entre os *habitats* levaria à comunidades cada vez mais estruturadas pela limitação por dispersão. Assim, é possível esperar diferentes efeitos de dispersão em função da distância/grau de isolamento na estruturação das comunidades (Heino et al., 2015).

Além do efeito da distância geográfica/isolamento, o tamanho do corpo pode influenciar a capacidade de dispersão das espécies, e por consequência, ter uma importância fundamental para o sucesso de colonização nos diferentes *habitats* (Rundle et al., 2007; Bie et al., 2012; Heino et al., 2015). A capacidade de dispersão é influenciada por uma combinação de características únicas de cada espécie (i.e. produção de ovos de resistência ou cistos, o tamanho dos propágulos e a eficiência no transporte destes) que, de maneira geral, estão relacionadas ao tamanho do corpo do organismo (Rundle et al., 2007). Para dispersores passivos, cuja dispersão é realizada através de vetores (chuva, vento ou animais), a eficiência na capacidade de dispersão diminui com o aumento do tamanho do corpo, enquanto que para dispersores ativos a relação pode ser inversa (Bie et al., 2012; Padial et al., 2014). Dessa forma, a relação entre o tamanho do corpo dos organismos e sua capacidade de dispersão pode oferecer respostas sobre como ocorre a distribuição das espécies no espaço, sendo por essa razão, considerada um importante *driver* da estrutura das metacomunidades (Bie et al., 2012; Padial et al., 2014; Heino et al., 2015; Lansac-Tôha et al., 2016; Rocha et al., 2017).

O efeito do tamanho do corpo na capacidade dispersão e sucesso de colonização dos *habitats* está atrelado ao tamanho populacional das espécies (Bie et al., 2012; Incagnone et al., 2015), sendo a alta capacidade de dispersão suportada pelos grandes tamanhos populacionais dos pequenos organismos (Finlay, 2002; Fenchel & Finlay, 2004) e pela produção de uma grande quantidade de estágios de resistência (Foissner, 2006; Incagnone et al., 2015). Esse incremento no número de propágulos em função do aumento do tamanho populacional junto com o tamanho do corpo, eleva as chances dos eventos de dispersão (Fenchel & Finlay, 2004), fazendo com que as espécies estejam menos sujeitas aos efeitos da limitação por dispersão (Van der Gucht et al., 2007) e das extinções locais nos *habitats* mais isolados (Fenchel & Finlay, 2004; Bie et al., 2012).

Contudo, o teste de hipóteses acerca do papel estruturador da dispersão nas comunidades naturais pode apresentar algumas dificuldades relacionadas a própria

definição das comunidades locais, uma vez que nem sempre essas apresentam fronteiras bem definidas (Leibold et al., 2004), dificultando, assim, estabelecimento de padrões de dispersão dos organismos entre os *habitats*. O uso dos fitotelmata (pequenos *habitats* formados pelo acúmulo de água em plantas e ocupados organismos aquáticos; Srivastava et al., 2004) e seus análogos, podem ser ferramentas úteis na investigação de diversos conceitos teóricos que levam a estruturação da comunidade e ao equilíbrio no número de espécies nos *habitats*, tais como a dispersão, a colonização, a interação entre as espécies, entre outros (Maguire, 1971; Kitching, 2004). O que torna atrativo o uso destes micro-*habitats* na investigação desses processos ecológicos é que eles são pequenos, numerosos, existem em vários graus de isolamento, são relativamente simples (tanto faunística quanto estruturalmente), além de serem passíveis de experimentação e manipulação (Maguire, 1971). Muitas das vantagens do uso dos fitotelmata naturais também se aplicam aos fitotelmata artificiais, podendo se argumentar que os últimos possuem vantagens adicionais, como o maior controle das variáveis a serem testadas, o que se adequaria melhor aos testes de teorias ecológicas, garantindo assim resultados robustos (Srivastava et al., 2004).

Entre os organismos que podem ocupar os fitotelmata estão as amebas testáceas, os rotíferos e os microcrustáceos (copépodes e cladóceros) (Koste et al., 1991; Janetzky & Vareshi, 1993; Reid, 2001; Brouard et al., 2012; Ptatscheck & Traunspurger, 2015; Kolicka et al., 2016; Zotz & Traunspurger, 2016), que atuam nesses micro-*habitats* como filtradores e/ou predadores (Kitching, 2004). Esses organismos representam bons modelos para testes acerca de como a dispersão atua na estruturação das comunidades, já que não são relacionados filogeneticamente, possuem traços de história de vida e capacidade de dispersão únicos, além de seus propágulos e tamanhos corporais divergirem entre os grupos (Cáceres & Soluk, 2002; Frisch et al., 2012; Dias et al., 2016).

Considerando que a estrutura da comunidade zooplancônica pode ser influenciada pela distância entre os *habitats* (grau de isolamento) e pelas diferentes capacidades de dispersão dos organismos dessa comunidade, as seguintes hipóteses foram testadas: i) a riqueza e a abundância total da comunidade zooplancônica serão maiores quanto mais próximo os mesocosmos (*sink*) estiverem da fonte de dispersão (*source*) desses organismos (rio Paraná); ii) as abundâncias e os valores de riqueza dos organismos de menor tamanho (rotíferos e amebas testáceas) serão significativamente maiores do que os valores desses mesmos atributos para os organismos de maior tamanho (cladóceros e

copépodes), independente da distância em relação a fonte dispersora (rio Paraná); iii) devido as diferenças nas capacidades de dispersão dos diferentes grupos da comunidade zooplancônica, espera-se que a abundância e a riqueza de espécies de rotíferos e das amebas testáceas (maior capacidade dispersão e menor tamanho) estejam igualmente distribuídas entre os estratos, enquanto que, por conta de sua menor capacidade de dispersão, os organismos de maior tamanho (cladóceros e copépodes) apresentariam as maiores abundâncias e valores de riqueza apenas nos mesocosmos mais próximos ao rio Paraná.

3.2 MATERIAIS E MÉTODOS

3.2.1 *Área de estudo*

Os trabalhos foram realizados em uma área adjacente à planície de inundação do alto Rio Paraná, sendo esta a última extensão desse rio livre de barramentos em território nacional (Agostinho & Zalewski, 1996). Os experimentos foram conduzidos na margem esquerda do rio Paraná, na Base Avançada de Pesquisas do Nupelia/Universidade Estadual de Maringá, no município de Porto Rico (PR, Brasil) (Figura 1).

A vegetação da área de estudo está inserida no Bioma Mata Atlântica e ocorre como fragmentos de florestas estacionais semidecíduais e cordões de matas ciliares próximos às margens do rio Paraná (Campos & Souza, 1997; Souza & Kita, 2002). A precipitação na região varia de 1400–1600 mm/ano (com máximo de chuvas no verão e mínimo no inverno), a umidade relativa anual é de aproximadamente 70% e a temperatura média é de 24°C (IBGE, 1990; IAPAR, 2000).

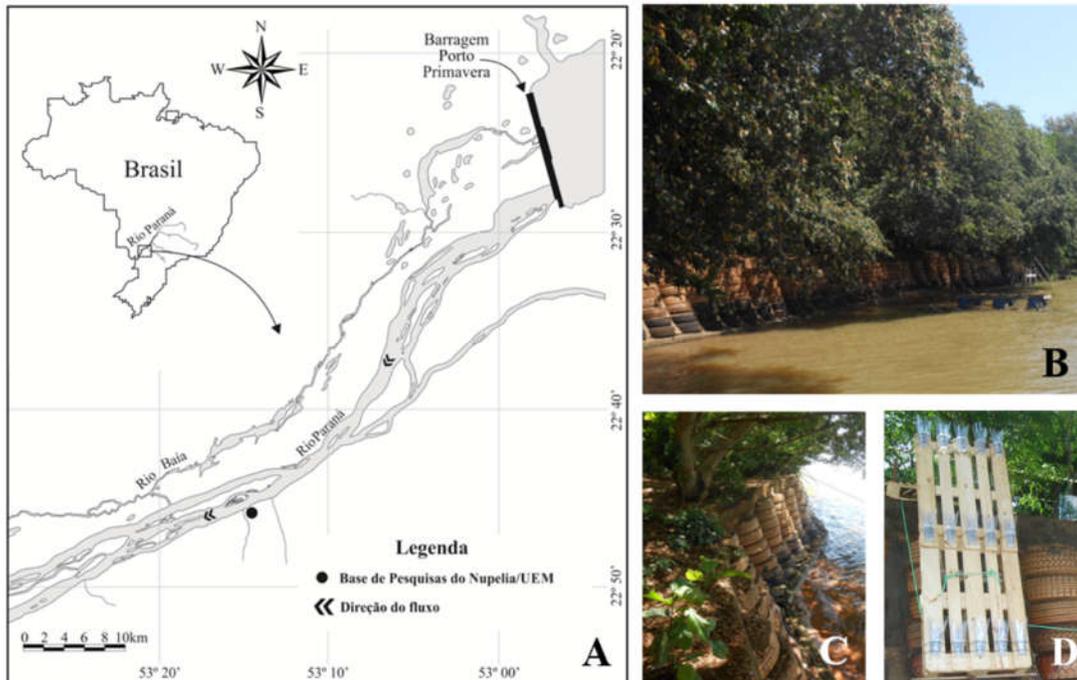


Figura 2. Mapa da área de estudo (A); Local de instalação do experimento (B); Local antes da instalação do experimento (C); Experimento instalado (D).

3.2.2 Mesocosmos artificiais

Para a realização do experimento, foram construídos mesocosmos artificiais baseados na arquitetura tridimensional da roseta de bromélias, seguindo o modelo proposto por Srivastava (2006). A escolha pela realização dos experimentos com o uso de bromélias artificiais foi necessária para garantir a ausência de qualquer propágulo antes do início do experimento, bem como evitar a influência que a planta poderia causar nos fitotelmata presentes em suas cisternas.

Para a construção de cada um dos fitotelmata artificiais foram utilizadas placas de PVC transparente (chapa de PVC cristal 0,25mm 0,60x1,20m), cortadas no formato das folhas de bromélias, sendo unidas uma as outras com fita adesiva dupla face (espuma 24mmx1,5m), de modo a reproduzir a arquitetura tridimensional presente nas rosetas foliares de bromélias naturais (Figura 2A, B). A folha mais externa dessa roseta artificial foi então fixada dentro de um copo de plástico com o uso de fita dupla face (Figura 2B), de modo a garantir a sustentação e assegurar a estrutura física desses mesocosmos no experimento.

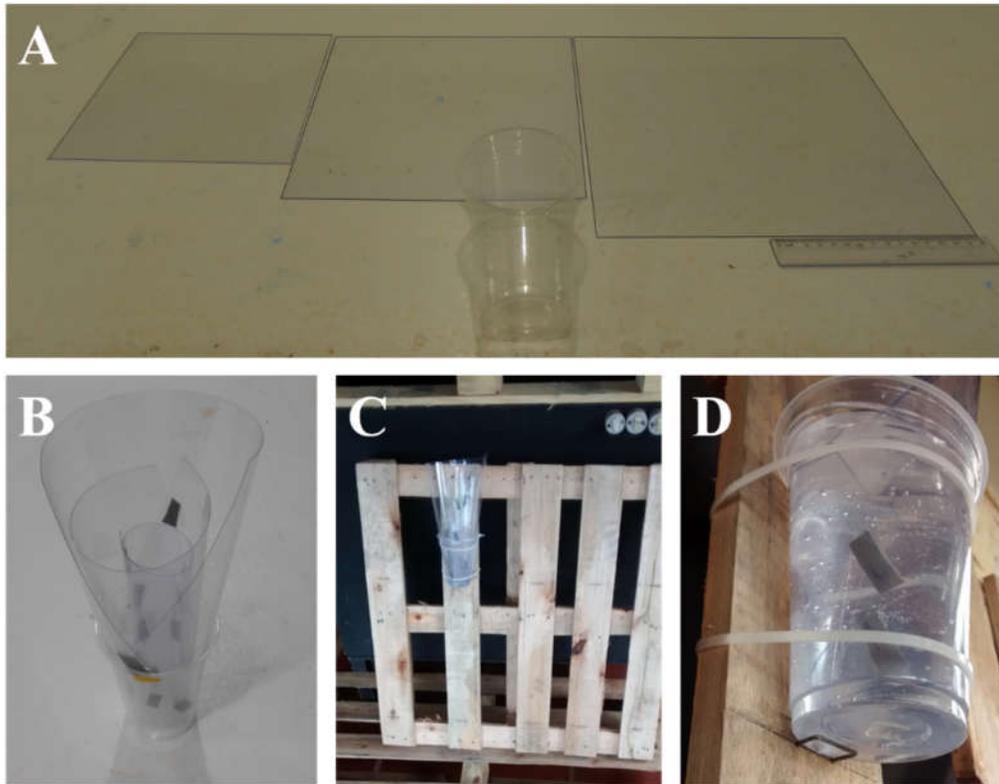


Figura 2. Materiais utilizados na confecção dos mesocosmos artificiais (A); Modelo de mesocosmo utilizado no experimento (B); Palete com planta fixada (C); Detalhamento da fixação da planta: braçadeiras plásticas e grampo de metal (D).

A fim de padronizar as distâncias entre as plantas no espaço e garantir suporte as bromélias artificiais durante todo o período experimental, foram utilizados paletes de madeira previamente adaptados (Figura 2C). A posição de cada uma das bromélias artificiais foi aleatorizada nesses suportes, e então esses mesocosmos foram fixados com o uso de braçadeiras plásticas ao redor do copo e grampos metálicos em sua base (Figura 2D). Para evitar a colonização prematura dos mesocosmos antes do experimento cada planta foi coberta com saco plástico. Com os mesocosmos instalados, os paletes de sustentação foram firmemente fixados com cordas e apoios de madeira à barranca da margem esquerda do rio Paraná (Figura 3A, B).



Figura 3. Paletes de sustentação e bromélias artificiais no início do experimento (A); Experimento em andamento (B).

Antes do início do experimento, foram coletados 40 litros de água do rio Paraná em frente ao local de instalação dos mesmos para serem utilizados no preenchimento dos mesocosmos artificiais. Para garantir a ausência de qualquer organismo no início do período de colonização, esse volume de água foi filtrado em filtros de fibra de vidro GF3 com abertura de poro de $1,2 \mu\text{m}$ para a retirada dos organismos. Após o preenchimento dos mesocosmos artificiais, as plantas ficaram expostas as condições ambientais durante 31 dias, período no qual foram colonizadas pela comunidade zooplanctônica presente no rio Paraná.

3.2.3 *Desenho experimental*

Com o objetivo de verificar o efeito das diferentes distâncias (graus de isolamento) na estruturação dos diferentes grupos da comunidade zooplanctônica, bromélias artificiais foram instaladas em três estratos com diferentes alturas em relação a fonte dispersora (rio Paraná): estrato inferior (0,1 m; dispersão máxima); estrato médio (1 m; dispersão intermediária); estrato superior (2 m; dispersão mínima). Em cada um dos três estratos foram instalados quatro mesocosmos artificiais, totalizando 12 amostras ao fim do experimento. As plantas artificiais foram construídas com o mesmo número de folhas (três folhas) e o mesmo tamanho (plantas artificiais com volume de 400 ml), controlando

assim os efeitos da complexidade estrutural e da área na estruturação das comunidades associadas a esses mesocosmos (Figura 4A, B).

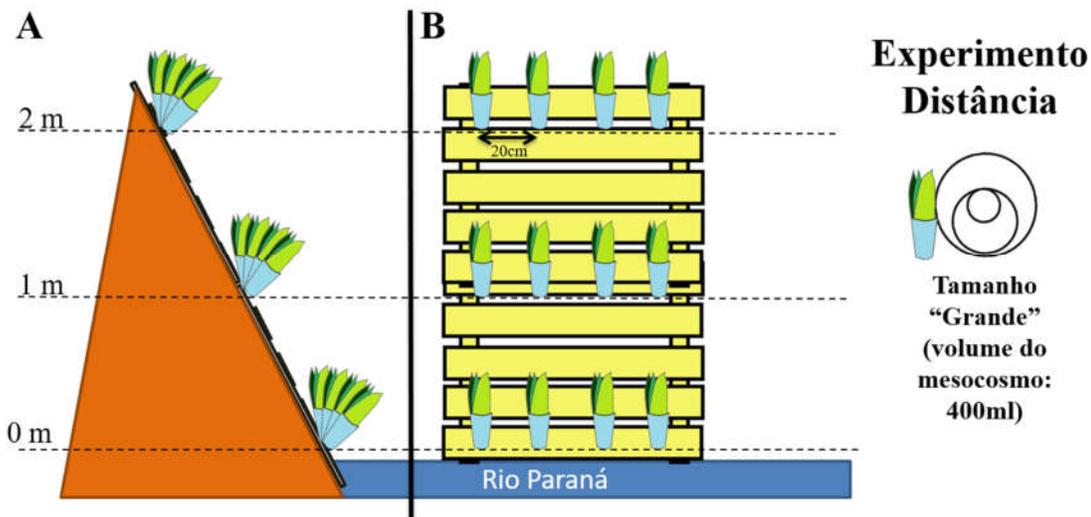


Figura 4. Diagrama estrutural do experimento “Distância”. Diferentes distâncias de instalação dos mesocosmos (A) (Estratos); Distribuição das bromélias artificiais no Experimento “Distância” (B)

3.2.4 Análise laboratorial

A contagem e identificação dos organismos presentes nos mesocosmos artificiais foi realizada por meio de subamostragem com o uso de pipetas Hensen-Stempel e a contagem de pelo menos 10% da amostra concentrada em câmaras de Sedgewick-Rafter (modificado de Bottrell et al., 1976). O corante Rosa de Bengala foi adicionado nas amostras para facilitar a visualização dos organismos. Para cada amostra, o esforço de identificação foi contínuo até que a curva de acumulação de espécies se estabilizasse e nenhuma nova espécie fosse encontrada, sendo que para amostras com baixas densidades do zooplâncton, o volume total foi contabilizado. A abundância final dos organismos presentes em cada um dos mesocosmos foi expressada em indivíduos por litro (ind.L⁻¹).

A identificação dos diferentes grupos do zooplâncton (amebas testáceas, rotíferos, cladóceros e copépodes) foi realizada com o uso de literatura especializada (Deflandre, 1928, 1929; Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958; Koste, 1978; Reid, 1985; Matsumura-Tundisi, 1986; Nogrady et al., 1995; Velho & Lansac-Tôha, 1996; Velho et al., 1996; Elmoor-Loureiro, 1997; Lansac-Tôha et al., 2002, 2014; Alves et al., 2007; Perbiche-Neves, 2011) em microscópio óptico (Olympus CX31) com ampliação de 40 a 400× (dependendo do grupo taxonômico) e uso de lâminas e lamínulas.

3.2.5 Análises estatísticas

Com o intuito de testar diferenças nos valores de abundância e de riqueza totais da comunidade zooplantônica em função dos diferentes estratos (hipótese 1), foi realizada uma Análise de Variância Uni-Fatorial (ANOVA One-way). As diferentes distâncias (graus de isolamento) em relação a fonte dispersora (rio Paraná) foram consideradas como variáveis categóricas, enquanto que os valores de abundância e riqueza total da comunidade zooplantônica foram consideradas como variáveis dependentes. Com o objetivo de testar diferenças nos valores de abundância e riqueza dos grupos do zooplâncton em função do tamanho, independente da distância (hipótese 2), foi realizada uma Anova One-way considerando os diferentes grupos (amebas testáceas, rotíferos, cladóceros e copépodes) como variáveis categóricas e os valores desses atributos como variáveis dependentes. Para testar as diferenças nos valores de abundância e riqueza de cada grupo nos diferentes estratos (hipótese 3) foram realizadas Anovas One-way usando os valores de abundância e riqueza de cada grupo como variáveis dependentes e as diferentes distância (estratos) como variáveis categóricas. Os valores de abundância e de riqueza das espécies foram log-transformados para atender os pressupostos de normalidade de homocedasticidade. Quando esses pressupostos não foram atendidos, testes não-paramétricos equivalentes foram realizados (Kruskal-Wallis). Foram considerados significativos os valores de $p < 0,05$. As Análises de Variância Uni-Fatorial (ANOVA One-way) foram realizadas no software Statistica 8.

3.3 RESULTADOS

Os maiores valores de abundância nos mesocosmos artificiais foram registrados para os rotíferos (1.663 ind.L^{-1}), seguidos pelas amebas testáceas (163 ind.L^{-1}), cladóceros (56 ind.L^{-1}) e copépodes (50 ind.L^{-1}). Para a riqueza, os maiores valores desse atributo foram também foram observados para os rotíferos (44 espécies), sendo seguidos pelos cladóceros (nove espécies), amebas testáceas (oito espécies) e copépodes (quatro espécies) (Tabela 1)

Quando analisados em função das diferentes distâncias testadas, os rotíferos apresentaram os maiores valores médios de abundância para todos os estratos (inferior: 4.781 ind.L^{-1} ; médio: 110 ind.L^{-1} ; superior: 98 ind.L^{-1}), sendo seguidos pelas amebas testáceas (inferior: 484 ind.L^{-1} ; médio: 3 ind.L^{-1} ; superior: 2 ind.L^{-1}), cladóceros (inferior:

168 ind.L⁻¹; médio: 1 ind.L⁻¹; não foram observados cladóceros no estrato superior) e copépodes (foram apenas observados no estrato inferior: 150 ind.L⁻¹).

Os rotíferos também tiveram os maiores valores de riqueza de espécie ao longo das diferentes distâncias testadas (inferior: 36 espécies; médio: 11 espécies; superior: seis espécies), sendo seguidos amebas testáceas (inferior: cinco espécies; médio: três espécies; superior: uma espécie), cladóceros (inferior: oito espécies; médio: uma espécie, não foi observada nenhuma espécie de cladóceros no estrato superior) e copépodes (quatro espécies observadas apenas no estrato inferior) (Tabela 1).

Tabela 2: Valores médios de abundância (em ind.L⁻¹) das espécies presentes nos mesocosmos artificiais nos diferentes estratos durante o experimento

	Distância		
	Inferior	Médio	Superior
Amebas testáceas			
Arcellidae			
<i>Arcella dentata</i> Ehrenberg, 1830	32,8	0	0
<i>Arcella discoides</i> Ehrenberg, 1843	97,5	0	1,9
<i>Arcella gibbosa</i> Penard, 1890	112,8	0	0
<i>Arcella vulgaris</i> Ehrenberg, 1830	132,3	0	0
<i>Arcella</i> sp.1	0	1,0	0
Centropyxidae			
<i>Centropyxis aculeata</i> (Ehrenberg, 1838)	109,3	0,0	0
Outros			
Ameba Testácea sp.1	0	1,1	0
Ameba Testácea sp.2	0	0,9	0
Rotifera			
Bdelloidea sp.1	341,3	29,7	58,0
Brachionidae			
<i>Platyonus patulus</i> (Müller, 1786)	76,5	0	0
<i>Platytias quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	65,6	0	0
Conochilidae			
<i>Conochilus dossuarius</i> Hudson, 1885	0	3,7	0
<i>Conochilus</i> sp.1	0	1,1	0
Dicranophoridae			
<i>Dicranophorus epicharis</i> Haring & Myers, 1928	10,1	0	0
<i>Dicranophorus grandis</i> (Ehrenberg, 1832)	20,2	0	0
<i>Dicranophorus</i> sp.1	10,1	0	0
Epiphanidae			
<i>Epiphanes macroura</i> (Barrois & Daday, 1894)	10,3	0	0
Euchlanidae			
<i>Beauchampiella eudactylota</i> (Gosse, 1886)	414,1	1,8	0
<i>Euchlanis meneta</i> Myers, 1930	10,1	0	0

Cont.

<i>Cont.</i>			
Flosculariidae			
<i>Floscularia</i> sp.1	0	0	1,0
<i>Ptygura</i> cf. <i>crystallina</i> (Ehrenberg, 1834)	0	6,3	2,8
<i>Ptygura</i> cf. <i>melicerta</i> Ehrenberg, 1832	479,1	56,8	33,8
Lecanidae			
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	416,2	1,0	0
<i>Lecane cornuta</i> (Müller, 1786)	64,7	0	0
<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	10,3	0	0
<i>Lecane curvicornis</i> (Murray, 1913)	30,3	0	0
<i>Lecane hamata</i> (Stokes, 1896)	10,1	0	0
<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	240,2	1,0	0
<i>Lecane</i> sp.1	10,3	0	0
Lepadellidae			
<i>Lepadella patella</i> (Müller, 1773)	74,0	0	0
<i>Lepadella ovalis</i> (Müller, 1786)	205,1	0	0
<i>Squatinella</i> sp.1	121,2	0	0
Notommatidae			
<i>Cephalodella auriculata</i> (Müller, 1773)	10,3	0	0
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1830)	10,1	0	0
<i>Cephalodella gracilis</i> (Ehrenberg, 1830)	30,3	2,7	0
<i>Cephalodella</i> cf. <i>speciosa</i> Myers, 1924	10,3	0	0
<i>Cephalodella</i> sp.1	40,6	0	0
<i>Cephalodella</i> sp.2	10,1	0	0
<i>Monommata</i> sp.1	10,1	0	0
<i>Notommata copeus</i> Ehrenberg, 1834	50,5	0	0
Proalidae			
<i>Proales</i> cf. <i>gigantea</i> (Glascott, 1893)	80,8	0	0
<i>Proales</i> cf. <i>similis</i> Beauchamp, 1907	40,4	0	0
<i>Proales reinhardti</i> (Ehrenberg, 1834)	90,9	0	0
Synchaetidae			
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	1224,0	0	0
Trochosphaeridae			
<i>Filinia limnetica</i> (Zacharias, 1893)	10,1	0	0
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	10,1	0	0
<i>Horaella brehmi</i> Donner, 1949	0	3,9	0
Testudinellidae			
<i>Testudinella ohlei</i> Koste, 1972	10,3	0	0
Trichocercidae			
<i>Trichocerca iernis</i> (Gosse, 1887)	522,8	0	0
Outros			
Rotifera sp.01	0	0	1,0
Rotifera sp.02	0	0	1,9
Rotifera sp.03	0	2,7	0
<i>Cont.</i>			

Cont.

Cladocera			
Chydoridae			
<i>Acroperus tupinamba</i> Sinev & Elmoor-Loureiro, 2010	10,3	0	0
<i>Alona guttata</i> Sars, 1862	62,2	0	0
<i>Alona intermedia</i> Sars, 1862	10,1	0	0
<i>Alona cf. ossiani</i> Sinev, 1998	10,9	0	0
<i>Karualona muelleri</i> (Richard, 1897)	20,5	0	0
<i>Ovalona glabra</i> (Sars, 1901)	10,3	0	0
Macrothricidae			
<i>Macrothrix sioli</i> (Smirnov, 1982)	10,9	0	0
Outros			
Cladocera sp.1	0	0,9	0
Cladocera sp.2	32,8	0	0
Copepoda			
Cyclopidae			
<i>Eucyclops ensifer</i> Kiefer, 1936	117,7	0	0
<i>Eucyclops prionophorus</i> Kiefer, 1931	10,1	0	0
<i>Microcyclops anceps anceps</i> (Richard, 1897)	10,9	0	0
Harpacticoida			
Harpacticoida sp.1	10,9	0	0

Os valores de abundância e de riqueza totais da comunidade zooplanctônica apresentaram diferenças significativas entre os estratos (Hipótese 1: Abundância: Anova One-way - $F_{(2, 6)} = 35,119$; $p \leq 0,001$. Riqueza: Anova One-way - $F_{(2, 6)} = 12,408$; $p = 0,007$), com os maiores valores desses atributos sendo observados nos mesocosmos do estrato inferior, mais próximos do rio Paraná (Figura 5A, B). Os resultados do teste *post-hoc* de Fisher (LSD) mostraram que os valores de abundância e riqueza observados no estrato inferior são significativamente diferentes dos valores encontrados para esses atributos nos estratos médio e superior.

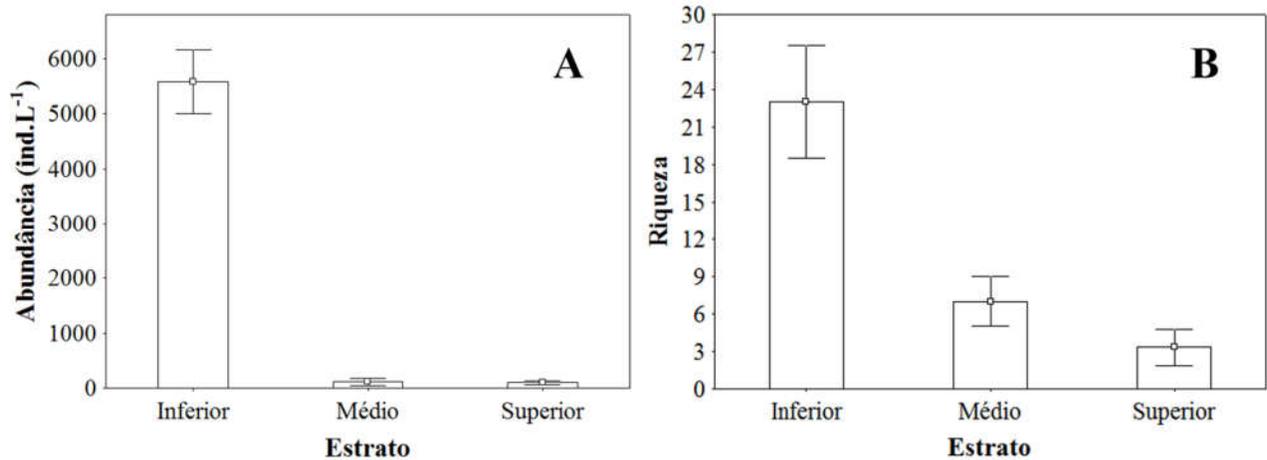


Figura 5. Valores médios de abundância (A) e de riqueza (B) da comunidade zooplancônica total nos três estratos do experimento.

Diferenças significativas também foram observadas para os valores de abundâncias e de riqueza dos diferentes grupos do zooplâncton, independente da distância em relação à fonte de dispersão (Hipótese 2: Abundância: Anova One-way - $F_{(3, 32)} = 6,8742$; $p = 0,00106$. Riqueza: Anova One-way - $F_{(3, 32)} = 11,650$; $p \leq 0,001$. Figura 6A, B). Os resultados do teste de *post-hoc* de Fisher (LSD) mostraram que apenas os valores de abundância e de riqueza dos rotíferos (maiores valores observados) se diferenciaram significativamente dos valores de abundância e riqueza dos outros grupos do zooplâncton.

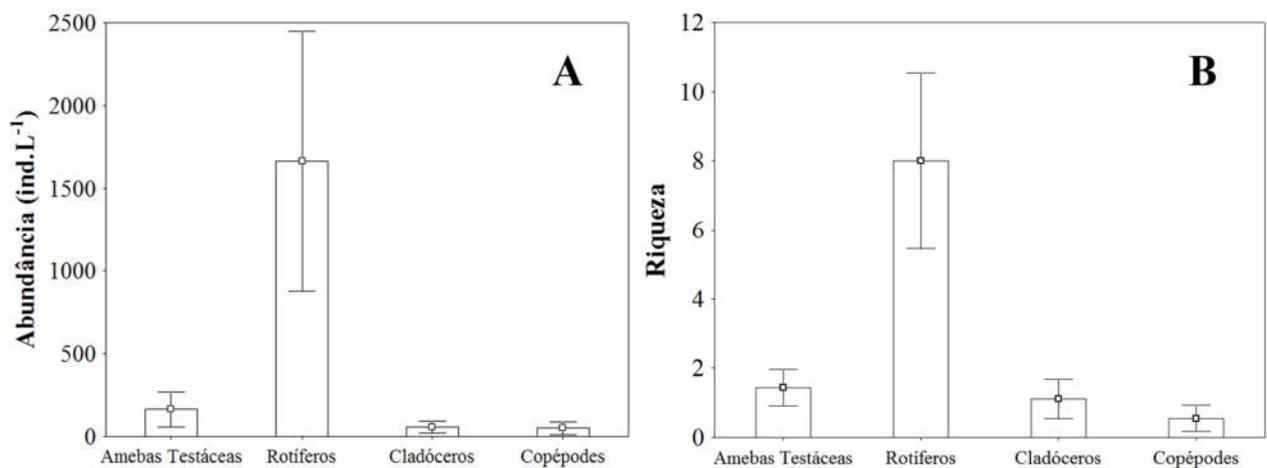


Figura 6. Valores médios de abundância (A) e de riqueza (B) dos diferentes grupos da comunidade zooplancônica observados nos mesocosmos artificiais do experimento.

Quando analisada a variação dos valores de abundância e de riqueza dos diferentes grupos do zooplâncton em função dos estratos (Hipótese 3), foi possível observar para as

amebas testáceas diferenças significativas quanto aos valores de riqueza entre os estratos testados (Anova One-way - $F_{(2,6)} = 5,415$; $p = 0,045$. Figura 7B). Os valores de abundância desses organismos apresentaram valores marginalmente significativos entre as diferentes distâncias testadas (Kruskal-Wallis test: $H_{(2, N=9)} = 5,647$; $p = 0,059$. Figura 7A). Resultados dos testes de *post-hoc* de Fisher (LSD) demonstraram diferenças significativas apenas entre os estratos inferior e superior, com os maiores valores desses atributos sendo observados nos mesocosmos mais próximos ao rio Paraná (estrato inferior).

Para os rotíferos foi possível observar diferenças significativas tanto para os valores de abundância quanto para os valores de riqueza entre os diferentes estratos (Abundância: Anova OneWay $F_{(2,6)} = 32,733$; $p < 0,001$. Riqueza: Anova One-way - $F_{(2,6)} = 5,1825$; $p = 0,049$. Figura 7A, B). Resultados dos testes de *post-hoc* de Fisher (LSD) demonstraram que os valores de abundância desses organismos no estrato inferior são significativamente maiores do que os valores observados para esse atributo nos estratos médio e superior. Para os valores de riqueza, esse mesmo teste de *post-hoc* mostrou diferenças significativas apenas entre os estratos inferior e superior, com os maiores valores desse atributo sendo observados no estrato inferior.

Os cládoceros apresentaram valores de abundância e riqueza significativamente diferentes entre as distâncias testadas no experimento (Abundância: Kruskal-Wallis test: $H_{(2, N=9)} = 6,720$; $p = 0,034$. Riqueza: Kruskal-Wallis test: $H_{(2, N=9)} = 6,231293$; $p = 0,044$. Figura 7A, B), sendo os maiores valores desses atributos observados para os mesocosmos do estrato inferior, mais próximos da fonte dispersora. A abundância e a riqueza dos copépodes não puderam ser testadas entre os estratos, uma vez que esses organismos foram encontrados exclusivamente nos mesocosmos do estrato inferior (Figura 7A, B).

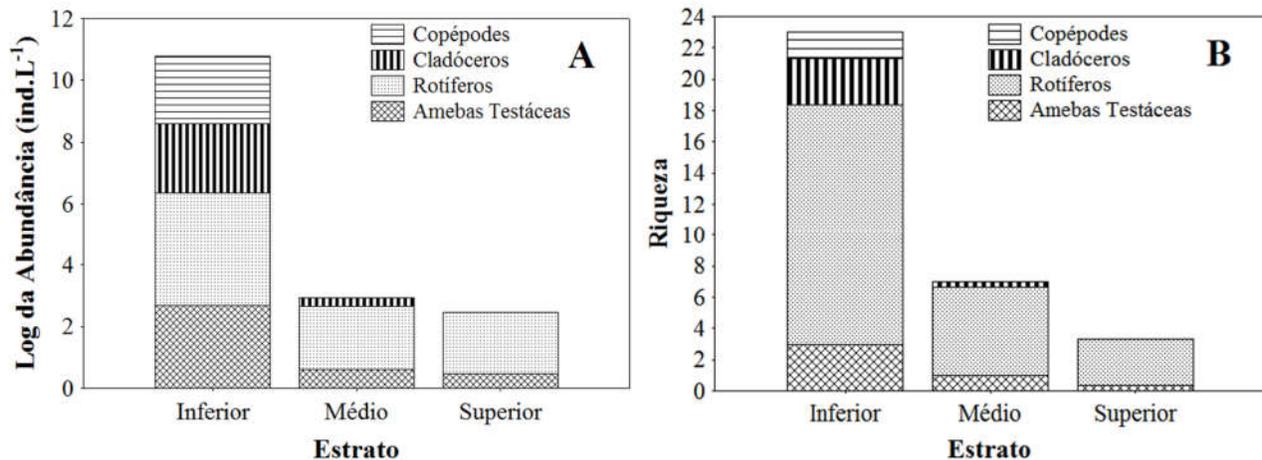


Figura 7. Distribuição dos valores de abundância (A) e dos valores de riqueza (B) da comunidade zooplancônica nos diferentes estratos do experimento.

3.4 DISCUSSÃO

O efeito da dispersão dos organismos entre as comunidades locais é um dos temas recorrentes na ecologia, sendo estudado através de diversos trabalhos teóricos (MacArthur & Wilson, 1963, 1967; Brown & Kodric-Brown, 1977), testes laboratoriais (Jenkins & Underwood, 1998; Pinceel et al., 2016), ensaios experimentais em micro- e mesocosmos artificiais (Cáceres & Soluk, 2002; Cohen & Shurin, 2003; Vogt & Beisner, 2011) e em estudos de campo (Louette & De Meester, 2005; Vanschoenwinkel et al., 2008; Bie et al., 2012; Horváth et al., 2016), e por esse motivo a dispersão é tida como um processo chave para a estruturação das comunidades naturais dentro dos paradigmas da teoria de metacomunidades (Winegardner et al., 2012).

As distâncias e a natureza das barreiras presentes entre os *habitats* possuem uma grande importância para a dispersão e o estabelecimento das espécies no ambiente (Maguire, 1963). Neste estudo, as diferentes distâncias (graus de isolamento) causaram diferenças significativas nos valores de abundância e de riqueza totais da comunidade zooplancônica, com os maiores valores desses atributos sendo observados para os mesocosmos próximos à fonte de dispersão dos organismos (o rio Paraná), corroborando assim a hipótese 1. Por estarem isolados em meio a uma matriz terrestre inabitável, a dispersão entre os *habitats* aquáticos temporários (piscinas rochosas, lagoas, fitotelmata e seus análogos artificiais) pode constituir um fator limitante para a estruturação das comunidades (Havel & Shurin, 2004), uma vez que os *habitats* mais distantes da fonte

dispersora serão alcançados por apenas poucas espécies (MacArthur & Wilson, 1963, 1967), levando, assim, a menores valores de abundância e riquezas totais nessas comunidades mais isoladas. Dessa forma, a proximidade com a fonte dispersora garantiria o aporte constante de espécies (maiores taxas de dispersão) nos mesocosmos mais próximos do rio Paraná, diminuindo as chances de extinções locais nos mesmos (efeito resgate - Brown & Kodric-Brown, 1977). Resultados similares foram observados em outros estudos, onde a dispersão do zooplâncton foi mais efetiva a curtas distâncias e as taxas de colonização declinaram em função do aumento da distância em relação a fonte de origem das espécies (Cáceres & Soluk, 2002; Cohen & Shurin, 2003).

Além do efeito da distância, o sucesso da dispersão entre os *habitats* pode variar entre as espécies ou grupos taxonômicos em função de diversas características dos organismos (Cohen & Shurin, 2003), como o tamanho do corpo (Finlay, 2002; Rundle et al., 2007; Bie et al., 2012), histórias de vida (i.e. tamanho populacionais – Finlay, 2002; Fenchel & Finlay, 2004); produção de estágios de resistência - Foissner, 2006; Incagnone et al., 2015) e a identidade dos vetores de dispersão (Vanschoenwinkel et al., 2008; Frisch et al., 2012). As divergências entre essas características podem levar a diferenças quanto as capacidades de dispersão das espécies nas comunidades locais (Beisner et al., 2006; Vanschoenwinkel et al., 2008; Frisch et al., 2012), com algumas espécies geralmente apresentando maiores taxas de dispersão em função de seu menor tamanho e características de vida únicas (Bie et al., 2012). Neste estudo, apenas os rotíferos distinguiram-se dos demais grupos com os valores de abundância e riqueza de espécies significativamente maiores, corroborando parcialmente a hipótese 2, já que as amebas testáceas (também consideradas como organismos de pequeno tamanho) não apresentaram resultados significativos para esses atributos, como era esperado.

Uma possível explicação para os resultados não significativos apresentados pelas amebas testáceas, é que embora esses organismos possuam pequenos tamanhos, que favoreceriam a dispersão entre os *habitats*, os mesmos podem não ter se estabelecido nos mesocosmos. A colonização de um novo *habitat* representa a habilidade do organismo chegar ao local, invadir e persistir na comunidade presente, estabelecendo, assim, uma população viável (Cáceres & Soluk, 2002). Desse modo, embora as amebas testáceas apresentem um grande potencial de dispersão (*sensu* Weisse, 2008), essa capacidade pode não ser traduzida em uma dispersão efetiva (*sensu* Weisse, 2008), considerando que a última é dependente de filtros ambientais como as interações bióticas com um

competidor superior (i.e. rotíferos). Outro possível fator que poderia explicar esses resultados é que as amebas testáceas são encontradas em maiores abundâncias em regiões litorâneas, associadas à macrófitas aquáticas, ou no sedimento (Velho et al., 2004; Alves et al., 2012). Desse modo, apesar do pequeno tamanho, as amebas testáceas exibiriam menores taxas de dispersão devido ao menor tamanho populacional, que diminui as chances dos eventos de dispersão para os fitotelmata artificiais instalados na margem esquerda do rio Paraná.

Diversos autores apontam que os rotíferos podem se dispersar de maneira eficiente entre os *habitats*. Cáceres & Soluk (2002), investigando os potenciais vetores de dispersão e sua influência sobre a colonização do zooplâncton, observaram que os primeiros organismos a se estabelecerem nos mesocosmos artificiais de seus experimentos foram os rotíferos. Cohen & Shurin (2003), examinando o papel da distância em relação a fonte de dispersão e o papel da foresia na dispersão e sucessão das comunidades zooplancônicas, observaram que embora não tenham sido encontradas diferenças entre os diferentes grupos do zooplâncton quanto à capacidade de dispersão, os rotíferos foram os primeiros organismos a colonizarem seus mesocosmos e apresentaram altos valores de riqueza de espécies.

A alta capacidade de dispersão e o sucesso no estabelecimento de populações viáveis nos mesocosmos do experimento podem ser explicadas em função das características de história de vida dos rotíferos que estão atreladas ao seu pequeno tamanho. Os rotíferos reproduzem-se por partenogênese (formação de ovos que não requerem fertilização), o que evita a necessidade de se encontrar um parceiro para reprodução, garantindo, dessa forma, que a dispersão de um único indivíduo possa formar uma nova população em um novo *habitat* (Havel & Shurin, 2004; Artois et al., 2011). Ademais, o curto tempo de geração permite o estabelecimento de populações com muitos indivíduos em um curto espaço de tempo (Artois et al., 2011; Dias et al., 2016), aumentando as chances dos eventos de dispersão. A maioria dos rotíferos pode produzir ovos de resistência que são capazes de tolerar condições adversas e podem ser transportados por uma grande variedade de vetores, como animais, vento e chuva (Havel & Shurin, 2004; Artois et al., 2011). Para *habitats* discretos, como os mesocosmos utilizados no experimento, o vento e a chuva podem ser considerados importantes agentes de dispersão passiva para a comunidade zooplancônica (Havel & Shurin, 2004; Horváth et al., 2016). Jenkins & Underwood (1998), em um estudo sobre a capacidade de

dispersão do zooplâncton pelo vento e pela chuva, conseguiram interceptar poucos propágulos de rotíferos (bdelloideos) a uma distância de 150 m da fonte dispersora. Para curtas distâncias, como as utilizadas neste estudo, diversos autores apontam a eficácia do vento como agente de dispersão dos organismos do zooplâncton (Cáceres & Soluk, 2002; Cohen & Shurin, 2003; Horváth et al., 2016).

Apesar de os grupos de menor tamanho (i.e. amebas testáceas e rotíferos) apresentarem uma alta capacidade de dispersão (como discutido anteriormente), quando seus valores de abundância e de riqueza são testados em função dos diferentes estratos (graus de isolamento), é possível observar diferenças significativas nos atributos desses organismos, com os maiores valores de abundância e riqueza dos grupos das amebas testáceas e dos rotíferos sendo observados no estrato inferior, refutando parcialmente a hipótese 3. Uma possível explicação para esses resultados é que embora o pequeno tamanho do corpo desses organismos garanta uma grande capacidade de dispersão, o efeito do isolamento foi forte o suficiente para que essa dispersão variasse entre os estratos, levando a estruturação espacial desses grupos na comunidade zooplanctônica. Embora alguns autores apontem uma ausência do efeito do espaço para a estruturação das comunidades de rotíferos e amebas testáceas (Dias et al., 2016), os resultados obtidos apontam que mesmo organismos de menor tamanho podem sofrer algum grau de limitação de dispersão com o aumento da distância em relação à fonte de origem (Cáceres & Soluk, 2002; Cohen & Shurin, 2003). O tempo de duração do experimento também pode ter influenciado os resultados observados para os grupos de menor tamanho. Bohonak & Jenkins (2003) sugerem que apesar de várias espécies conseguirem se dispersar em escalas de tempo longas, a dispersão do zooplâncton em escalas de tempo relativamente curtas seriam mais restritas e menos frequentes, uma vez que nem todos os organismos dispersos realmente colonizam um novo *habitat* nessa escala de tempo menor.

Os organismos de maior tamanho (cladóceros e copépodes) apresentaram diferenças significativas para a abundância e a riqueza entre as distâncias testadas, sugerindo padrões de dispersão mais restritos para esses organismos (cladóceros presentes no estrato inferior e médio; copépodes encontrados exclusivamente no estrato inferior), como era esperado na hipótese 3. Uma possível explicação para esses resultados é que esses organismos podem não ter conseguido se dispersar até os mesocosmos mais

distantes da fonte de dispersão, ou embora alguns indivíduos tenham se dispersado, eles não foram capazes de estabelecer uma população viável nesses *habitats*.

3.5 CONCLUSÃO

Considerando os resultados obtidos para os organismos presentes nos fitotelmata artificiais deste experimento, algumas inferências podem ser feitas para as hipóteses testadas. A primeira hipótese de que os valores de abundância e riqueza do zooplâncton total seriam maiores próximos a fonte dispersora foi corroborada. A proximidade dos mesocosmos do estrato inferior (*sink*) com o rio Paraná (*source*) permitiu a chegada constante de espécies (maiores taxas de dispersão), diminuindo as chances de extinções locais nesse fitotelmata artificiais. Os mesocosmos mais distantes da fonte dispersora, por sua vez, foram alcançados por apenas poucas espécies.

A segunda hipótese de que as abundâncias e os valores de riqueza dos organismos de menor tamanho (rotíferos e amebas testáceas) seriam significativamente maiores do que os valores desses mesmos atributos para os organismos de maior tamanho (cladóceros e copépodes) foi parcialmente corroborada, uma vez que essas diferenças significativas foram observadas apenas para os rotíferos. Esses resultados podem ser explicados em função das características de história de vida dos rotíferos que estão atreladas ao seu pequeno tamanho e que garantiram uma alta capacidade de dispersão e o sucesso no estabelecimento de populações viáveis nos mesocosmos do experimento.

A terceira hipótese de que devido às diferenças nas capacidades de dispersão dos diferentes grupos, as abundâncias e os valores de riqueza de rotíferos e das amebas testáceas (maior capacidade dispersão e menor tamanho) estivessem uniformemente distribuídas entre os estratos, enquanto que para os cladóceros e copépodes (menor capacidade de dispersão e maior tamanho de propágulo) os maiores valores seriam observados no estrato inferior, foi parcialmente refutada. Embora os cladóceros e copépodes tenham realmente apresentado os maiores valores de abundância e riqueza para o estrato inferior, os organismos de menor tamanho não apresentaram uma distribuição uniforme desses atributos entre os estratos.

Embora o pequeno tamanho do corpo das amebas testáceas e rotíferos garanta uma grande capacidade de dispersão, o efeito do isolamento foi suficientemente forte para que essa dispersão variasse entre os estratos, levando a estruturação espacial desses grupos na comunidade zooplanctônica.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., & M. Zalewski, 1996. A planície de inundação do alto rio Paraná: importância e preservação. EDUEM, Maringá.
- Alves, G. M., F. A. Lansac-Tôha, L. F. M. Velho, C. Y. Joko, & D. M. Costa, 2007. New records of testate lobose amoebae (Protozoa, Arcellinida) for the Upper Paraná River floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia* 19: 175–195.
- Alves, G. M., L. F. M. Velho, D. M. Costa, & F. A. Lansac-Tôha, 2012. Size structure of testate amoebae (Arcellinida and Euglyphida) in different habitats from a lake in the upper Paraná River floodplain. *European Journal of Protistology Elsevier GmbH* 48: 169–177.
- Artois, T., D. Fontaneto, W. D. Hummon, S. J. McInnes, M. A. Todaro, M. V. Sørensen, & A. Zullini, 2011. Ubiquity of microscopic animals? Evidence from the morphological approach in species identification In Fontaneto, D. (ed), *Biogeography of Microscopic Organisms Is Everything Small Everywhere?.* : 244–283.
- Beisner, B. E., P. R. Peres-Neto, E. S. Lindström, A. Barnett, & M. L. Longhi, 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87: 2985–2991.
- Bie, T., L. Meester, L. Brendonck, K. Martens, B. Goddeeris, D. Ercken, H. Hampel, L. Denys, L. Vanhecke, K. Gucht, J. Wichelen, W. Vyverman, & S. A. J. Declerck, 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters* 15: 740–747.
- Bohonak, A. J., & D. G. Jenkins, 2003. Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecology Letters* 6: 783–796.
- Bottrell, H. H., A. Duncan, Z. M. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, H. Hillbricht-Ilkowska, A. Kurasawa, P. Larsson, & T. Weglenska, 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* 24: 419–456.
- Brouard, O., R. Céréghino, B. Corbara, C. Leroy, L. Pelozuelo, A. Dejean, & J. F. Carrias, 2012. Understorey environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems. *Freshwater Biology* 57: 815–823.

- Brown, J. H., & A. Kodric-Brown, 1977. Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445–449.
- Cáceres, C. E., & D. A. Soluk, 2002. Blowing in the wind: A field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia* 131: 402–408.
- Campos, J. B., & M. C. Souza, 1997. Vegetação In Vazzoler, A. E. A. M., A. Agostinho, & N. S. Hahn (eds), A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. EDUEM: 333–344.
- Cohen, G. M., & J. B. Shurin, 2003. Scale-dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zooplankton. *Oikos* 103: 603–617.
- Deflandre, G., 1928. Le genre *Arcella* Ehrenberg. *Archiv für Protistenkunde* 64: 152–287.
- Deflandre, G., 1929. Le genre *Centropyxis* Stein. *Archiv für Protistenkunde* 67: 322–375.
- Dias, J. D., N. R. Simões, M. Meerhoff, F. A. Lansac-Tôha, L. F. M. Velho, & C. C. Bonecker, 2016. Hydrological dynamics drives zooplankton metacommunity structure in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia* 781: 109–125.
- Elmoor-Loureiro, M. A. L., 1997. Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Editora Universa, Brasília.
- Fenchel, T., & B. J. Finlay, 2004. The Ubiquity of Small Species: Patterns of Local and Global Diversity. *BioScience* 54: 777.
- Finlay, B. J., 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* 296: 1061–1063.
- Foissner, W., 2006. Biogeography and dispersal of micro-organisms: A review emphasizing protists. *Acta Protozoologica* 45: 111–136.
- Frisch, D., K. Cottenie, A. Badosa, & A. J. Green, 2012. Strong spatial influence on colonization rates in a pioneer zooplankton metacommunity. *PLoS ONE* 7: e40205.
- Gauthier-Lièvre, L., & R. Thomas, 1958. Le genre *Diffugia*, *Pentagonia*, *Maghrebica* et *Hoogenraadia* (Rhizopodes Testacés) en Afrique. *Archiv für Protistenkunde* 103: 1–370.
- Havel, J. E., & J. B. Shurin, 2004. Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography* 49: 1229–1238.

- Heino, J., A. S. Melo, T. Siqueira, J. Soininen, S. Valanko, & L. M. Bini, 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* 60: 845–869.
- Horváth, Z., C. F. Vad, & R. Ptacnik, 2016. Wind dispersal results in a gradient of dispersal limitation and environmental match among discrete aquatic habitats. *Ecography* 39: 726–732.
- IAPAR, 2000. Cartas climáticas do Estado do Paraná. Instituto Agrônômico do Paraná, Londrina.
- IBGE, 1990. Geografia do Brasil: região sul. v.2. IBGE, Rio de Janeiro.
- Incagnone, G., F. Marrone, R. Barone, L. Robba, & L. Naselli-Flores, 2015. How do freshwater organisms cross the “dry ocean”? A review on passive dispersal and colonization processes with a special focus on temporary ponds. *Hydrobiologia* 750: 103–123.
- Janetzky, W., & E. Vareschi, 1993. Phytotelmata in bromeliads as microhabitats for limnetic organisms Animal–plant interactions in tropical environments. Proceedings of the Annual Meeting of the German Society for Tropical Ecology. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn: 199–209.
- Jenkins, D. G., & M. O. Underwood, 1998. Zooplankton may not disperse readily in wind, rain, or waterfowl. *Hydrobiologia* 387/387: 15–21.
- Kitching, R. L., 2004. Food webs and container habitats: The natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press.
- Kolicka, M., D. J. Gwiazdowicz, K. Hupało, A. Jabłonska, L. Kotwicki, F. Kornobis, M. Lamentowicz, W. Magowski, K. Marcisz, M. Pronin, M. K. Reczuga, Z. Olszanowski, & K. Zawierucha, 2016. Hidden invertebrate diversity – phytotelmata in Bromeliaceae from palm houses and florist wholesalers (Poland). *Biologia* 71: 194–203.
- Koste, W., 1978. Rotatoria die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voight. Monogononta. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Koste, W., W. Janetzky, & E. Vareschi, 1991. Über die Rotatorienfauna in Bromelien-Phytotelmata (Aschelminthes: Rotatoria). *Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen* 17: 143–170.

- Lansac-Tôha, F. A., L. F. M. Velho, J. Higuti, & E. M. Takahashi, 2002. Cyclopidae (Crustacea, Copepoda) from the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 62: 125–133.
- Lansac-Tôha, F., L. Velho, D. Costa, N. Simões, & G. Alves, 2014. Structure of the testate amoebae community in different habitats in a neotropical floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 74: 181–190.
- Lansac-Tôha, F. M., B. R. Meira, B. T. Segovia, F. A. Lansac-Tôha, L. F. M. Velho, 2016. Hydrological connectivity determining metacommunity structure of planktonic heterotrophic flagellates. *Hydrobiologia* 781: 81–94.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, & A. Gonzalez, 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Leibold, M. A., 2011. The metacommunity concept and its theoretical underpinnings In Scheiner, S. M., & M. R. Willig (eds), *The Theory of Ecology*. University Of Chicago Press: 416.
- Louette, G., & L. De Meester, 2005. High dispersal capacity of cladoceran zooplankton in newly founded communities. *Ecology* 86: 353–359.
- MacArthur, R. H., & E. Wilson, 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *International Journal of Organic Evolution* 17: 373–387.
- MacArthur, R. H., & E. O. Wilson, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Maguire, B., 1963. The passive dispersal of Small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecological Monographs* 33: 161–185.
- Maguire, B., 1971. Phytotelmata: Biota and community structure determination in plant-held waters. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 439–464.
- Matsumura-Tundisi, T., 1986. Latitudinal distribution of Calanoida copepods in freshwater aquatic systems of Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 46: 527–553.
- Nogrady, T., R. Pourriot, & H. Segers, 1995. *Rotifera* 3: The Notommatidae and the

Scaridiidae guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 8. SPB Academic, The Hague: 248.

Padial, A. A., F. Ceschin, S. A. J. Declerck, L. De Meester, C. C. Bonecker, F. A. Lansac-Tôha, L. Rodrigues, L. C. Rodrigues, S. Train, L. F. M. Velho, & L. M. Bini, 2014. Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PLoS ONE* 9: e111227.

Perbiche-Neves, G., 2011. Copépodes planctônicos (Crustacea, Calanoida e Cyclopoida) em reservatórios e trechos lóticos da bacia do Rio da Prata (Brasil, Paraguai, Argentina e Uruguai): taxonomia, distribuição geográfica e alguns atributos ecológicos. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Botucatu.

Pinceel, T., L. Brendonck, & B. Vanschoenwinkel, 2016. Propagule size and shape may promote local wind dispersal in freshwater zooplankton—a wind tunnel experiment. *Limnology and Oceanography* 61: 122–131.

Ptatscheck, C., & W. Traunspurger, 2015. Meio- and macrofaunal communities in artificial water-filled tree holes: Effects of seasonality, physical and chemical parameters, and availability of food resources. *PLoS ONE* 10: 1–16.

Reid, J. W., 1985. Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia* 9: 17–143.

Reid, J. W., 2001. A human challenge: Discovering and understanding continental copepod habitats. *Hydrobiologia* 453/454: 201–226.

Rocha, M. P., J. Heino, L. F. M. Velho, F. M. Lansac-Tôha, F. A. Lansac-Tôha, 2017. Fine spatial grain, large spatial extent and biogeography of macrophyte-associated cladoceran communities across Neotropical floodplains. *Freshwater Biology* 62: 559–569.

Rundle, S. D., D. T. Bilton, & A. Foggo, 2007. By wind, wings or water: body size, dispersal and range size in aquatic invertebrates. In Hildrew, A. G., D. G. Raffaelli, & R. Edmonds-Brown (eds), *Body size: the structure and function of aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge: 186–209.

Souza, M. C., & K. K. Kita, 2002. Formações vegetais ripárias da planície alagável do

alto rio Paraná e Mato Grosso do Sul, Brasil. A planície de inundação do alto rio Paraná: Site 6 – PELD/CNPq (ed. by Agostinho A. A., Thomaz S. M., Rodrigues L. & Gomes L. C.) pp.197-201. Technical Report. Maringá.

Srivastava, D. S., J. Kolasa, J. Bengtsson, A. Gonzalez, S. P. Lawler, T. E. Miller, P. Munguia, T. Romanuk, D. C. Schneider, & M. K. Trzcinski, 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology?. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 379–384.

Srivastava, D. S., 2006. Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: Interactive effects in a bromeliad-insect community. *Oecologia* 149: 493–504.

Van der Gucht, K., K. Cottenie, K. Muylaert, N. Vloemans, S. Cousin, S. Declercq, E. Jeppesen, J.-M. Conde-Porcuna, K. Schwenk, G. Zwart, H. Degans, W. Vyverman, & L. De Meester, 2007. The power of species sorting: Local factors drive bacterial community composition over a wide range of spatial scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 20404–20409.

Vanschoenwinkel, B., S. Gielen, H. Vandewaerde, M. Seaman, & L. Brendonck, 2008. Relative importance of different dispersal vectors for small aquatic invertebrates in a rock pool metacommunity. *Ecography* 31: 567–577.

Velho, L. F. M., F. A. Lansac-Tôha, & M. Serafim-Junior, 1996. Testate Amoebae (Rhizopodea-Sarcodina) from zooplankton of the high Paraná River floodplain, State of Mato Grosso do Sul, Brazil: I. Families Arcellidae and Centropyxidae. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31: 35–50

Velho, L. F. M., & F. A. Lansac-Tôha, 1996. Testate amoebae (Rhizopodea-Sarcodina) from zooplankton of the high Paraná River floodplain, State of Mato Grosso do Sul, Brazil: II. Family Diffflugidae. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31: 179–192.

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

Vogt, R. J., & B. E. Beisner, 2011. Assessing the impact of dispersal on zooplankton community structure. *Journal of Plankton Research* 33: 1757–1761.

Weisse, T., 2008. Distribution and diversity of aquatic protists: an evolutionary and ecological perspective. *Biodiversity and Conservation* 17: 243–259.

Winegardner, A. K., B. K. Jones, I. S. Y. Ng, T. Siqueira, & K. Cottenie, 2012. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 253–254.

Zotz, G., & W. Traunspurger, 2016. What's in the tank? Nematodes and other major components of the meiofauna of bromeliad phytotelms in lowland Panama. *BMC Ecology* 16: 9.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O desenvolvimento desta tese contribuiu para o conhecimento acerca dos processos de dispersão para a estruturação das comunidades. Entre os principais resultados encontrados, foi observado que o isolamento geográfico é o principal fator interveniente para a organização das comunidades de organismos do zooplâncton. Isso porque quanto maior o isolamento dos habitats em relação ao *pool* de espécies imigrantes, mais difícil será para essas espécies alcançarem esses locais e colonizá-los, enquanto que os *habitats* mais próximos, por apresentarem maiores taxas de imigração, acabam recebendo mais indivíduos e mais espécies de forma contínua, sofrendo dessa forma menos com o efeito das extinções estocásticas.

Além disso, foi observado que o tamanho do corpo é uma característica importante pois influencia na capacidade de dispersão das espécies, uma vez que o menor tamanho corporal está atrelado a grandes tamanhos populacionais e produção de estágios de resistência, o que eleva as chances dos eventos de dispersão, fazendo com que esses organismos estejam menos sujeitos aos efeitos da limitação por dispersão e das extinções locais nos *habitats* mais isolados.

Considerando que a maior parte dos estudos que abordam metacomunidades são realizados com dados de campo, torna-se difícil desentrelaçar os efeitos dos gradientes ambientais daqueles exercidos pelo gradiente espacial. Por meio da abordagem experimental utilizada foi possível controlar o efeito de outras variáveis (como os fatores ambientais), permitindo assim atribuir as mudanças na estrutura da comunidade somente aos processos de dispersão.