

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

NADSON RESSYÉ SIMÕES

Variabilidade da comunidade zooplanctônica: testando a relação diversidade
estabilidade e identificando os efeitos de distúrbios hidrológicos (secas)
sobre a estabilidade da comunidade

Maringá
2010

NADSON RESSYÉ SIMÕES

Variabilidade da comunidade zooplanctônica: testando a relação diversidade
estabilidade e identificando os efeitos de distúrbios hidrológicos (secas)
sobre a estabilidade da comunidade

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

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Claudia Costa Bonecker
Co-orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini

Maringá
2010

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

S593v

Simões, Nadson Ressayé, 1982-

Variabilidade da comunidade zooplanctônica : testando a relação diversidade estabilidade e identificando os efeitos de distúrbios hidrológicos (secas) sobre a estabilidade da comunidade / Nadson Ressayé Simões. -- Maringá, 2010.

64f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2010.

Orientador: Prof.^a Dr.^a Claudia Costa Bonecker.

Co-Orientador: Prof. Dr. Luis Maurício Bini.

1. Zooplâncton de água doce - Comunidade - Planície de inundação - Alto rio Paraná.
2. Zooplâncton - Diversidade estabilidade - Variabilidade espaço-temporal - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -592.178209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

FOLHA DE APROVAÇÃO

NADSON RESSYÉ SIMÕES

Variabilidade da comunidade zooplanctônica: testando a relação diversidade estabilidade e identificando os efeitos de distúrbios hidrológicos (secas) sobre a estabilidade da comunidade

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

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Claudia Costa Bonecker
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Reinaldo Bozelli
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. José Luiz Attayde
Universidade Federal do Rio Grande do Norte

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

Prof. Dr. Luis Felipe Machado Velho
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 31 de agosto de 2010.

Local de defesa: Auditório do Nupélia, Bloco H-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico esta tese aos professores e amigos: Sérgio Luiz Sonoda, Sylvia Maria Moreira Susini Ribeiro, Claudia Costa Bonecker e Luis Maurício Bini.

AGRADECIMENTOS

Uma tese pode ser proposta, elaborada, conduzida, analisada, discutida e defendida por uma ou duas pessoas. Bem ... a minha não foi. A estas pessoas que contribuíram direta ou indiretamente, eu agradeço com profunda satisfação e sinceridade. Infelizmente, esquecerei alguns nomes, pela infelicidade de ter uma péssima memória. Se alguém que contribuiu e não foi citado nesta etapa, desculpe-me por esta falta.

À minha família: Dionísio (painho), Nassam (mainha) e Bitá e Nair (avós) pelo carinho, preocupações e suporte; Caroline (esposa) pela paciência, o amor, a compreensão e o companheirismo durante esta fase.

À Prof.^a Dr.^a Cláudia Costa Bonecker pela orientação, conselhos profissionais, oportunidades de desenvolvimento profissional, confiança, parceria, colaboração, compreensão das minhas limitações, e, principalmente por todos os incentivos.

Ao Prof. Dr. Luis Maurício Bini pela colaboração, paciência, dedicação nas discussões e sugestões para melhoria dos trabalhos.

Os professores do curso de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Em especial aqueles que contribuíram diretamente para a realização desta tese por meio de conversas que consolidaram vários parágrafos desta tese: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz, Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha, Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes, Prof. Dr. Horácio Ferreira Júlio Júnior, Prof. Dr. Luiz Felipe Machado Velho, Prof.^a Dr.^a Carolina Mente-Vera e Prof.^a Dr.^a Líliliana Rodrigues e Prof. Dr. Paulo De Marco da UFG.

Ao grupo de pessoas do laboratório de zooplâncton por todo esforço na elaboração dos projetos, contagem das amostras e troca de conhecimento.

Ao Professor Erivelto Goulart pelos sábios conselhos.

À Aldenir e Jocemara pelos sorrisos e boa vontade de resolver nossas pendências acadêmicas.

À Salete e João por resolverem todas as minhas necessidades bibliográficas.

Ao suporte logístico e infra-estrutura dada pela UEM/Nupélia.

À CAPES pela Bolsa de doutorado e pelo Programa de Cooperação Acadêmica (PROCAD).

Ao CNPq pelo financiamento do PELD sitio 6.

Ao Alfredo e Tião, pelo auxílio em atividades de campo sempre demonstrando experiência e preocupação.

Nesta segunda parte dos agradecimentos, quero agradecer àqueles que se fizeram oportunos para cultivar boas amizades, compartilhando momentos de felicidades e angustias, choros e risos. Estas pessoas me ajudaram em situações diversas e adversas.

A todos que contribuíram com a campanha “baiano vivo no inverno”.

O Leandro, Ciro, Luis (argentino), Danilão e Pepe, os “rifas cega” mais camaradas que conheço.

À Juliana, Erica, Claudinha, Clarice e Geziele, pelos cafezinhos, preocupação, conversas e companheirismo. Ana Paula, pelo trabalho com as planilhas do Peld.

Mais uma vez agradeço à Claudinha, Horácio, Ciro e Leandro pelos auxílios nos trabalhos de campo.

Aos colegas de turma que propiciaram bons momentos nas aulas e fora destas.

Ao Dirceu, Dilermando, Leandro, Pepe, Ciro e Rojer pelas discussões.

Às meninas do laboratório de fitoplâncton, Vânia, Susi e Luzia, pelos vários cafés de cinquenta centavos.

Aos amigos de Goiânia: Carla, Leandro Juen, Tiago Santos, Fernanda Melo, Fábio, Eduardo, Carol, Mariana, Vanessa, Joana, Daniel, Mirian e Ricardo.

Agradeço a Deus por todo este período, principalmente, pelas amizades constituídas durante este tempo em Maringá, que me ajudaram profissionalmente e pessoalmente.

Variabilidade da comunidade zooplanctônica: testando a relação diversidade estabilidade e identificando os efeitos de distúrbios hidrológicos (secas) sobre a estabilidade da comunidade

RESUMO

A variabilidade temporal das comunidades é uma propriedade natural dos sistemas ecológicos, influenciada pela diferença entre ambientes e também por atividades antropogênicas. Muitos estudos têm sugerido que a diversidade pode tamponar esta variabilidade. Isto levou a hipótese de que a diversidade produz estabilidade. Entretanto, o efeito estabilizante da diversidade sobre as propriedades ecossistêmicas tem sido contestado. Estudando dois conjuntos de lagoas (com e sem conectividade a rios) em planície de inundação, foi testada a hipótese de que a relação diversidade estabilidade depende da variabilidade ambiental, a qual conduz uma diferença no padrão de dinâmica de respostas das espécies (sincronia e assincronia). Além disso, também foi verificado como distúrbios produzidos por alterações no regime hidrológico afetaram a variabilidade temporal da comunidade zooplanctônica. Nas lagoas com variabilidade ambiental menor (lagoas conectadas), a variabilidade da comunidade esteve positivamente associada com a diversidade. Porém, nas lagoas com maior variabilidade ambiental, foi observado decréscimo da variabilidade da comunidade com a diversidade. Os ambientes sem conectividade tendem a apresentar maior variabilidade ambiental, e por isso, podem produzir diferentes respostas das espécies (dinâmica assíncrona) e um conseqüente decréscimo na variabilidade total da comunidade, produzindo uma relação positiva entre diversidade e estabilidade. Simulações computacionais corroboraram estes resultados mostrando que: quando respostas assíncronas prevalecem sobre respostas sincrônicas, a covariação tende a diminuir tornando-se negativa, diminuindo a variabilidade total da comunidade com o aumento da riqueza de espécies, ou seja, a diversidade aumenta a estabilidade temporal da comunidade. Também foi verificado que a ausência de inundações modificou a variabilidade da comunidade zooplanctônica nas lagoas conectadas, aumentando a dissimilaridade temporal da estrutura da comunidade. Isto sugere que nas planícies de inundação, a inundação é componente do sistema que auxilia na manutenção dos processos ecológicos e alta biodiversidade destes ambientes.

Palavras-chave: Zooplâncton. Diversidade ecológica. Dinâmica compensatória. PELD. Distúrbios de seca.

Variability of the zooplankton communities: testing the relationship between stability and diversity and identifying the effects of hydrological disturbance (drought) on the stability of the community

ABSTRACT

Temporal variability of communities is a natural property of ecological systems, which is influenced by the difference among environments and also by anthropogenic activities. Many studies have suggested that diversity can buffer this variability. This prompted the hypothesis that diversity produces stability. However, the stabilizing effect of diversity on ecosystem properties has been challenged. Studying two sets of lakes (with or without connectivity to the rivers) in the floodplain, we tested the hypothesis that the diversity-stability relationship depends on the environmental variability, which leads to a difference in the pattern of dynamic responses of species (synchrony and asynchrony). Moreover, it was also observed as disturbances produced by changes in hydrological regime affected the temporal variability of zooplankton community. In lakes with lower environmental variability (ponds connected), the variability of community was positively associated with diversity. However, in lakes with greater environmental variability, it was observed decrease in community variability with diversity. Environments without connectivity tend to have higher environmental variability, and therefore may produce different responses of species (asynchronous dynamics) and a consequent decrease in total variability of community, producing a positive relationship between diversity and stability. Computer simulations confirmed these results showing that, when asynchronous responses prevail over synchronous responses, the covariation tends to decrease becoming negative, decreasing the total community variability with increasing species richness, indicating that the diversity increases temporal stability community. It was also registered that the absence of floods changed the variability of zooplankton in connected lakes, increasing the temporal dissimilarity of community structure. This suggests that in the flood plains, flooding is the system component that aids in the maintenance of ecological processes and high biodiversity of these environments.

Keywords: Zooplankton. Ecological diversity. Compensatory dynamics. LTER. Drought disturbance.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação Aquatic Science. Disponível em: <<http://www.springer.com/birkhauser/biosciences/journal/27>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	11
	Referências	12
2	A DIVERGÊNCIA DA RELAÇÃO DIVERSIDADE ESTABILIDADE EM AMBIENTES AQUÁTICOS	13
2.1	Resumo	13
2.2	Abstract	13
2.3	Introdução	14
2.4	Materiais e métodos	15
2.4.1	Estratégia de amostragem e identificação do material biológico	15
2.4.2	Estimativa da Estabilidade Temporal da comunidade	16
2.4.3	Diversidade	17
2.4.4	Variabilidade ambiental	18
2.4.5	Análises estatísticas	18
2.5	Resultados	18
2.5.1	Caracterização e variação das condições ambientais	18
2.5.2	Diversidade	20
2.5.3	Variabilidade total da comunidade de microcrustáceos planctônicos	20
2.5.4	Influência da variabilidade ambiental sobre a estabilidade da comunidade	20
2.5.5	Associação entre estabilidade e diversidade da comunidade	21
2.6	Discussão	23
	Referências	26
3	SINCRONIA ENTRE POPULAÇÕES DEFINE A TENDÊNCIA DA RELAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE E ESTABILIDADE TEMPORAL DAS COMUNIDADES	32
3.1	Resumo	32
3.2	Abstract	32
3.3	Introdução	33
3.4	Métodos	34
3.4.1	Simulação e dinâmica da comunidade	34
3.5	Resultados	37
3.6	Discussão	39
	Referências	41
4	DISTÚRBIOS NO PULSO DE INUNDAÇÃO INFLUENCIAM A VARIABILIDADE TEMPORAL DAS COMUNIDADES EM PLANÍCIES DE INUNDAÇÃO	44
4.1	Resumo	44
4.2	Abstract	44
4.3	Introdução	45
4.4	Materiais e métodos	46
4.4.1	Análise de dados	49
4.5	Resultados	50
4.5.1	Variação hidrológica	50
4.5.2	Amplitude de variação dos fatores limnológicos	51
4.5.3	Atributos da comunidade zooplanctônica	52
4.5.4	Variabilidade da comunidade zooplanctônica	53
4.5.5	Tendência temporal da composição	54
4.5.6	Tendência temporal da abundância relativa	55
4.6	Discussão	56
	Referências	60

1 Introdução

No início desta tese, a primeira hipótese tinha como interesse estudar a estabilidade temporal das comunidades zooplanctônicas para identificar a intensidade de alterações ambientais capaz de produzir alterações na estrutura das comunidades. Isto significa que o objetivo era identificar distúrbios que alterassem a dinâmica natural da comunidade, ou seja, que alterassem a variabilidade natural. Ao longo do tempo, o termo estabilidade (em nível de conhecimento pessoal) tornou-se mais amplo, configurando um conjunto de condições e situações ecológicas que favorece o funcionamento natural dos ecossistemas.

Dentre estas, a hipótese da diversidade gerar estabilidade (MacArthur 1955) foi adotada como o ponto de partida desta tese. Primeiramente porque suas implicações práticas são relevantes para o atual momento de crise ambiental no Planeta, que apresenta significativa perda de diversidade devido ao aumento na demanda dos recursos naturais (Foley *et al.* 2005). Em segundo lugar, para contribuir com conhecimento científico sobre o tema em regiões tropicais, e ajudar a diminuir as confusões relacionadas às definições (Grimm e Wissel, 1997) e ideologias geradas por peculiaridades do processo avaliado (Ives 2005).

Buscar padrões é uma das grandes expectativas da macroecologia, os quais têm conhecimento que o funcionamento ambiental é complexo e peculiar. Algumas vezes, o padrão em análise pode ser mascarado por outro conjunto de fatores que invertem a expectativa. Por outro lado, entender o processo definindo os mecanismos que diferenciam os resultados, torna-se uma abordagem prática e relevante (Ives e Carpenter 2007). Desta forma, cada capítulo desta tese comparou situações ou condições ecológicas capazes de gerar diferentes respostas das comunidades para identificar possíveis mecanismos que diferenciam as respostas da comunidade.

No primeiro capítulo foi testada a hipótese da relação diversidade estabilidade temporal da comunidade (MacArthur 1955; Tilman 1996; Tilman 1999) em duas distintas situações para mostrar que uma mesma comunidade pode apresentar diferentes tendências quando sujeita a diferentes condições ambientais. A discussão dos resultados deste capítulo conduziu à elaboração do segundo capítulo, no qual os resultados do primeiro capítulo foram testados e reproduzidos em simulações computacionais. No terceiro capítulo foi identificado situações de variabilidade da comunidade produzida por distúrbios (Palmer *et al.*, 1997) que excedem a variabilidade natural da comunidade, e, conseqüentemente, afetam sua estabilidade.

Referências

- Foley JA, Defries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, Helkowski JH, Holloway T, Howard EA, Kucharik CJ, Monfreda C, Patz JA, Prentice IC, Ramankutty N, Snyder PK (2005) Global consequences of land use. *Science* (New York, N.Y.) 309:570-574.
- Grimm V, Wissel C (1997) Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109:323-334.
- Ives AR, Carpenter SR (2007) Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317:58-62.
- Ives AR (2005) Community diversity and stability: changing perspectives and changing definitions. In: Cuddington K, Beisner BE *Ecological Paradigms Lost: Routes to Theory Change*. Elsevier, p. 159-182.
- MacArthur R (1955) Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36:533-536.
- Palmer M, Hakenkamp C, Nelson-Baker K (1997) Ecological heterogeneity in streams: why variance matters. *Journal of the North American Benthological Society* 16:189-202.
- Tilman D (1996) Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77:350-363.
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474.

2 A divergência da relação diversidade estabilidade em ambientes aquáticos

2.1 Resumo

A hipótese de que a diversidade produz estabilidade tem ocupado uma posição relevante na ecologia, uma vez que, tem implicações diretas para a conservação dos recursos naturais. Estudando dois conjuntos de lagoas (com e sem conectividade a rios) em planície de inundação, caracterizadas pela diferente variabilidade das condições limnológicas, foi testada a hipótese de que a relação diversidade-estabilidade depende da variabilidade ambiental. A estabilidade foi avaliada utilizando variância temporal da abundância da comunidade, que foi particionada em: somatório das variâncias específicas e somatório das covariâncias. A medida de diversidade utilizada foi a riqueza de espécies. Nas lagoas com variabilidade ambiental menor (lagoas conectadas), a variabilidade da comunidade esteve positivamente associada com a diversidade. Porém, nas lagoas com maior variabilidade ambiental, foi observado decréscimo da comunidade com a diversidade. Os ambientes sem conectividade tendem a apresentar maior variabilidade ambiental, e por isso, podem produzir diferentes respostas das espécies (dinâmica assíncrona) e um conseqüente decréscimo na variabilidade total da comunidade, produzindo uma relação positiva entre diversidade e estabilidade. Desta forma, a variabilidade ambiental influenciou a dinâmica de respostas das espécies na comunidade e, por conseguinte, definiu a tendência positiva ou negativa da relação entre diversidade e estabilidade das comunidades de microcrustáceos planctônicos.

Palavras-chaves: Planície de inundação. Variabilidade ambiental. Sincronia. Dinâmica compensatória

2.2 Abstract

The hypothesis “diversity produces stability” has occupied an important position in ecology, once it has direct implications for the conservation of natural resources. Studying two types of floodplain lakes (with and without connectivity to rivers), characterized by distinct gradients of variability in the limnological conditions, we tested the hypothesis that the relationship between diversity stability depends on the gradient of environmental variability. Stability was assessed using temporal variance of the community, which was partitioned in sum of specific variances and sum of covariances. The diversity was measure using species richness. When the environmental variability was lower (lakes connected), the community's variability was positively associated with diversity. The variability of the community decreased with increasing diversity in places that had the greatest environmental variability (lakes without connection). Lakes without connectivity tend to have a gradient of environmental variability greatest, and therefore may produce different responses of species (asynchronous dynamics) and consequently decrease community's variability, producing a positive relationship between diversity and stability. The gradient of environmental variability influenced the dynamic of responses of the species defining the trend positive or negative between diversity and stability of microcrustaceans communities in floodplain lakes.

Keywords: Floodplain. Environmental variability. Synchrony. Compensatory dynamic.

2.3 Introdução

A hipótese de que diversidade produz estabilidade dos processos ecossistêmicos (MacArthur 1955) tem ocupado uma posição relevante na ecologia porque é fundamentada em princípios ecológicos básicos (tais como: diversidade, interações bióticas, respostas das espécies a fatores abióticos e funcionamento do ecossistema), e tem implicações diretas para a conservação de recursos naturais. Neste sentido, a redução da diversidade resultante, principalmente, de atividades antropogênicas (Loreau 2000) conduz a uma maior instabilidade ambiental e, conseqüentemente, promove prejuízos nos serviços dos ecossistemas utilizados pelo homem (Srivastava e Vellend 2005).

Desde que esta hipótese foi proposta, um intenso debate ecológico emergiu (McCann 2000) devido a diferentes perspectivas, que, segundo Ives (2005), são complementares ao invés de contraditórias. Além disso, o excesso de termos (Grimm e Wissel 1997) devido à “popularidade científica” (Paine 2002), inseriu este assunto dentre os mais complexos em ecologia. Mesmo assim, avanços consideráveis têm ocorrido para o desenvolvimento desta hipótese, a identificação de processos e mecanismos têm esclarecido as relações positivas ou negativas entre diversidade e estabilidade (Doak et al. 1998; Tilman 1999; Cottingham *et al.* 2001; Ives e Carpenter 2007).

Os principais estudos sobre estabilidade das comunidades biológicas são estruturados sobre as seguintes propriedades: resistência a um distúrbio (resistência), tempo de retorno depois de um distúrbio (resiliência) e a constância (grau de variabilidade temporal) (Pimm 1984). Resistência e resiliência são mais facilmente medidas quando um ponto de equilíbrio determinístico é estabelecido. Porém, os sistemas ecológicos dispõem de inerentes flutuações ambientais, estocásticas, com distúrbios recorrentes, nos quais o equilíbrio determinístico nunca é alcançado (Ives 1995). Assim, a variabilidade da comunidade em torno de uma média é uma métrica razoável da estabilidade (Ives 1995; Tilman 1996; Neubert e Caswell 1997; Ives *et al.* 2003; Ives e Carpenter 2007). Frost *et al.* (1995) sugeriram que a variabilidade total de uma comunidade pode ser particionada analiticamente na soma das variâncias específicas e soma das covariâncias entre as espécies. A utilização desta abordagem tem auxiliado a compreensão dos mecanismos que influenciam a relação diversidade-estabilidade, sejam eles matemáticos ou biológicos (Tilman 1999).

Entender os efeitos da diversidade sobre a capacidade de um sistema ecológico responder às variações, naturais ou antropogênicas, auxiliará ecólogos e gerenciadores de recursos naturais no manejo de atividades que preservem o funcionamento dos mesmos.

Entretanto, estudos empíricos que discriminam os efeitos da diversidade sobre a estabilidade das comunidades e propriedades ecossistêmicas têm mostrado resultados contraditórios (ver revisões: Loreau *et al.* 2002; Hooper *et al.* 2005).

Este trabalho testou a hipótese de que a relação entre diversidade e estabilidade depende da variabilidade ambiental. Isto ocorreria porque a variabilidade ambiental pode promover situações de sincronia e assincronia entre as espécies conduzindo a uma divergência na relação diversidade estabilidade. Quando a variabilidade ambiental é alta, as espécies respondem antagonicamente ao gradiente ambiental, de forma que o aumento da diversidade aumenta a probabilidade de mais espécies se substituïrem, aumentando a estabilidade da comunidade. Por outro lado, quando a variabilidade ambiental é baixa, a probabilidade de substituição temporal das espécies é menor, e, por conseguinte, uma maior diversidade produzirá maior variabilidade da comunidade.

Este estudo foi desenvolvido em um complexo de lagoas divididas em dois grupos: com conectividade e sem conectividade com o rio principal. A conectividade nos sistemas rio planície de inundação é fundamental para o funcionamento destes ambientes porque permite a troca de matéria e energia entre os diversos biótopos (Amoros e Roux 1988; Ward *et al.* 1999; Pringle 2001), podendo ser uma importante característica para diferenciar as lagoas quanto a variabilidade ambiental. Os ambientes sem conectividade tendem a apresentar uma variabilidade ambiental maior, e por isso, podem produzir diferentes respostas das espécies e um conseqüente decréscimo na variabilidade total da comunidade, produzindo uma relação positiva entre diversidade e estabilidade. A conectividade influencia a comunidade de microcrutáceos planctônicos promovendo mudanças na viabilidade das populações, na composição e abundância de espécies e variabilidade das comunidades (Cottenie e De Meester 2003; Alves *et al.* 2005; José De Paggi e Paggi 2008).

2.4 Materiais e métodos

2.4.1 Estratégia de amostragem e identificação do material biológico

Amostragens trimestrais, durante o ano de 2000, foram realizadas em 29 lagoas da planície de inundação do Alto rio Paraná (22°30' e 22°00' de latitude sul e 53°00' e 53°30' de longitude oeste): 16 lagoas estavam constantemente conectadas (CC) com algum rio da planície e 13 lagoas não apresentaram conexão superficial com algum rio da região (SC). Sod

o intervalo trimestral de amostragens, as assembleias de microcrustáceos planctônicos tropicais passam por, no mínimo, três gerações completas (considerando o ciclo de vida de copépodes variando de 16 a 31 dias (Melão 1999) e cladóceros até 25 dias (Rocha e Matsumura-Tundisi 1990)). Logo, a escala observacional de tempo foi suficiente para a substituição de todos os adultos, ou no mínimo, o período de tempo estabelecido permitiu uma mudança de todos os indivíduos na comunidade (como sugerido por: Connel e Sousa 1983; Jiang e Pu 2009). Isto é importante para que as interpretações dos resultados reflitam as variações da estrutura da comunidade.

Os microcrustáceos planctônicos foram amostrados no período matutino, à sub-superfície da zona pelágica de cada ambiente utilizando uma bomba motorizada, filtrando 1000 L de água por amostra com uma rede de plâncton (68 μm) e fixados em solução de formaldeído 4% tamponado com carbonato de cálcio. As espécies foram identificadas com auxílio da literatura especializada para a América do Sul (Reid 1985; Elmoor-Loureiro 1997; Matsumura-Tundisi 1986). Os organismos foram quantificados utilizando uma lâmina tipo Sedgewick-Rafter (Bottrell *et al.* 1976) sob microscópio óptico. No mínimo 80 indivíduos foram contados em três sub-amostragens obtidas com uma pipeta tipo Hensen-Stempell.

2.4.2 Estimativa da Estabilidade Temporal da comunidade

A variabilidade temporal da comunidade (Tilman 1999) foi calculada utilizando a seguinte estatística (Box *et al.* 1978):

$$\text{var}(N_c) = \text{var}\left(\sum_{i=1}^S (N_i)\right) = \sum_{i=1}^S \text{var}(N_i) + 2\left(\sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^{i-1} \text{cov}(N_i, N_j)\right)$$

onde, N_i é a densidade da espécie i , N_c é a densidade total, S é o número de espécies, var é a variância e cov é a covariância. Assim, a variância temporal total da comunidade foi particionada nos componentes soma das variâncias específicas e soma das covariâncias. O componente soma de variância específica reflete a variabilidade individual das espécies e a componente covariância mensura a variabilidade conjunta.

Biologicamente, o componente soma das variâncias específicas está mais associado a respostas individuais das espécies às flutuações ambientais. Ou seja, se as espécies apresentam amplas respostas à variabilidade ambiental, este componente aumenta a variância total da comunidade. Por outro lado, se as respostas são de baixa magnitude a variância tende a diminuir.

A covariância também pode aumentar ou diminuir a variabilidade total da comunidade. Quando as espécies variam independentemente, sua covariância tende a zero e a variância total da comunidade iguala a soma das variâncias das espécies. Por outro lado, a covariância diminui a variabilidade total da comunidade quando as espécies variam assincronicamente. Para comunidades multiespecíficas a covariância negativa, pode significar o efeito de competição (Tilman 1999), ou quando um efeito ambiental influencia antagonicamente as espécies (Houlahan *et al.* 2007). A covariância positiva aumenta a variabilidade total devido a sincronia na variação das espécies, demonstrando respostas similares a um determinado efeito ambiental.

Para reduzir à discrepância da dominância de algumas espécies, os dados foram transformados em raiz quadrada. Outras transformações, como logaritmos, podem mascarar a covariação das espécies (Frost *et al.* 1995).

Evidências de dinâmica compensatória entre as espécies foram avaliadas utilizando a razão entre variâncias – VR (Frost *et al.* 1995). Esta abordagem provê uma medida de covariação entre as espécies. Valores menores que 1 resultam de covariâncias negativas, indicando uma dinâmica compensatória entre as espécies. Por outro lado, valores maiores que 1 resultam de covariância positiva, indicando uma dinâmica sincrônica entre as espécies (Fischer *et al.* 2001).

$$VR = \frac{\text{var}\left(\sum_{i=1}^S (N_i)\right)}{\sum_{i=1}^S \text{var}(N_i)}$$

2.4.3 Diversidade

A diversidade de microcrustáceos planctônicos foi mensurada utilizando a forma mais simples de medida de diversidade, a riqueza de espécies (número de espécies encontradas nas lagoas) e um estimador de riqueza “Bootstrap” com a finalidade de estimar a riqueza de espécies por local, minimizando possíveis efeitos que prejudicaram o processo de amostragem (Magurran 2003). Em seguida, foram realizadas comparações entre a riqueza encontrada e estimada para verificar se a riqueza de espécies encontrada difere daquela que poderia ser extrapolada por um estimador.

2.4.4 Variabilidade ambiental

Análise de componentes principais (PCA) foi realizada por lagoa com a finalidade de sumarizar a variabilidade limnológica. Os dados foram transformados em $\log_2 x$ (exceto pH) para reduzir a discrepância de variabilidade entre amostras e a análise foi realizada utilizando a matriz de covariância. As variáveis utilizadas foram profundidade, temperatura da água, concentração de oxigênio dissolvido (medidor YSI), pH, condutividade elétrica da água (medidores DIGIMED), alcalinidade total (Carmouze 1994), turbidez (turbidímetro), concentração de clorofila *a* (Golterman *et al.* 1978), nitrogênio total (Bergamin *et al.* 1978) e fósforo total (Golterman *et al.* 1978). Considerando que as lagoas analisadas tinham o mesmo número de amostras no tempo e as mesmas variáveis ambientais descritoras, a soma dos dois primeiros autovalores ($\sum \lambda_i$), os quais contemplam a maior variabilidade dos dados, foi a estratégia utilizada para expressar a variabilidade dos dados por local.

2.4.5 Análises estatísticas

O teste U de Mann-Whitney foi realizado para testar a diferença entre os tipos de lagoas (com ou sem conexão) quanto à variabilidade ambiental ($\sum (\lambda_1 + \lambda_2)$), diversidade de microcrustáceos e variabilidade agregada das comunidades.

Uma análise de regressão simples foi utilizada em três situações. Primeiro, para verificar a contribuição de cada componente da variância (soma da variância específica e soma da covariância) sobre a variância total da comunidade. Segundo, para verificar o efeito da variabilidade ambiental sobre os componentes da soma de variâncias específicas das espécies e da covariância. Terceiro, para verificar o efeito da diversidade sobre os componentes da variabilidade da comunidade.

As análises foram realizadas com o programa R versão 2.8.1 (Development Core Team 2008).

2.5 Resultados

2.5.1 Caracterização e variação das condições ambientais

A profundidade total e a concentração de oxigênio dissolvido foram maiores nas lagoas com conexão do que nas lagoas sem conexão (Tabela 1). As lagoas com conexão tiveram profundidade mediana de 2,3 m, enquanto 2,0 m foram encontrados entre as lagoas sem conexão. As lagoas com conexão tiveram concentração de oxigênio dissolvido mediana

de 6,0 mg.L⁻¹ enquanto as lagoas sem conexão tiveram uma mediana de 5,1 mg.L⁻¹. As concentrações de fósforo total (mediana 61,0 µg.L⁻¹), nitrogênio total (mediana 438,1 µg.L⁻¹) e clorofila *a* (mediana 10,5 µg.L⁻¹) foram estatisticamente maiores nas lagoas sem conexão.

A variação das características ambientais, representada pela soma dos dois primeiros autovalores das análises de componentes principais por tipo de ambiente, foi significativamente maior ($U = 5,925$; $p < 0,01$; Figura 1) nas lagoas sem conexão do que nas lagoas conectadas. Logo, estes últimos ambientes tiveram em média menor variação ambiental dos fatores limnológicos do que as outras lagoas. Todas as PCAs apresentaram porcentagem de explicação da variabilidade dos dados entre 80 – 99%.

Tabela 1: Descrição das características ambientais das lagoas com e sem conexão a rios na planície de inundação do alto rio Paraná durante amostragens trimestrais no ano de 2000 e resultados do teste de Mann-Whitney. 1° Qt e 3° Qt, refere-se ao primeiro e terceiro quartil, respectivamente.

	Lagoas com conexão			Lagoas sem conexão			Mann-Whitney	
	1° Qt	Mediana	3° Qt	1° Qt	Mediana	3° Qt	U	<i>p</i> -valor
Profundidade total	2,0	2,3	3,1	1,2	2,0	2,3	1228	0,015
Temperatura da água	21,0	25,3	27,4	20,7	24,3	27,2	1579	0,637
pH	6,3	6,5	6,8	6,2	6,4	6,6	1349	0,800
Condutividade elétrica da água	34,5	41,9	53,5	29,6	40,8	57,0	1624	0,826
Alcalinidade total	178,6	287,6	359,7	146,8	250,0	415,7	1569	0,598
Turbidez	7,7	10,2	19,9	5,9	13,8	46,5	1479	0,304
Oxigênio dissolvido	4,9	6,0	7,6	3,4	5,1	6,3	1118	0,002
Clorofila <i>a</i>	3,7	5,5	9,1	5,4	10,5	22,0	932	<0,001
Nitrogênio total	258,9	310,1	366,1	318,4	438,1	594,8	935	<0,001
Fósforo total	19,0	31,0	49,5	36,0	61,0	100,3	829	<0,001

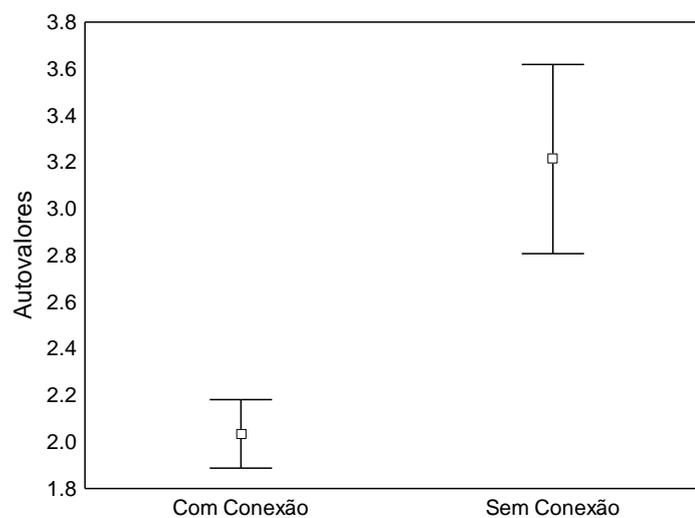


Figura 1. Média e erro padrão dos autovalores das PCAs, representando a variabilidade limnológica nas lagoas com conexão (CC) e sem conexão (SC).

2.5.2 Diversidade

A diversidade regional de microcrustáceos nas lagoas CC e SC foi de 63 espécies, sendo a diversidade alfa média nas primeiras lagoas, 16 espécies com variação entre 10 e 22 espécies. Valores similares foram encontrados nas demais lagoas (diversidade alfa média de 16 espécies, variando de 12 e 21 espécies). Não houve diferenças significativas entre os tipos de lagoas analisados ($U=98,5$, $p=0,809$). Utilizando o estimador de riqueza Bootstrap, a variação local da riqueza de espécies foi de 10 a 25 espécies nas lagoas com conexão, enquanto as lagoas sem conexão tiveram uma variação de 13 a 24 espécies. Isto significa que a riqueza registrada esteve entre 91 e 96% daquela estimada.

2.5.3 Variabilidade total da comunidade de microcrustáceos planctônicos

A variância total dos microcrustáceos nas lagoas esteve entre 142 em uma lagoa sem conexão e 4,617 em uma lagoa com conexão. Os tipos de lagoas não diferiram quanto à variabilidade total da comunidade ($U=96$, $p=0,726$), que esteve mais associada à estrutura de covariância do que à soma das variâncias individuais (Figura 2), sugerindo que a covariação entre as espécies foi mais importante para a variabilidade total da comunidade do que a variância individual.

A razão entre a variância total e soma das variâncias específicas variou de 0,18 a 8,34. Apenas 3 lagoas sem conexão tiveram valores menores que 1, indicando predomínio de variação assíncrona, e os outros 26 locais estudados tiveram valores maiores que 1, indicando predomínio de sincronia entre as populações.

2.5.4 Influência da variabilidade ambiental sobre a estabilidade da comunidade

Os componentes da variabilidade da comunidade foram influenciados pela variabilidade ambiental (Tabela 2) nas lagoas sem e com conexão.

A soma das variâncias específicas aumentou com os autovalores nos dois tipos de ambientes analisados, indicando que quanto maior a variabilidade ambiental (representada pelos fatores físicos e químicos da água) mais variáveis tornam-se as populações. Por outro lado, a covariância diminuiu com o aumento dos autovalores, indicando que o aumento de variabilidade ambiental diminui a estrutura de covariação das espécies de microcrustáceos, ou seja, os efeitos ambientais promovem diferentes respostas das espécies.

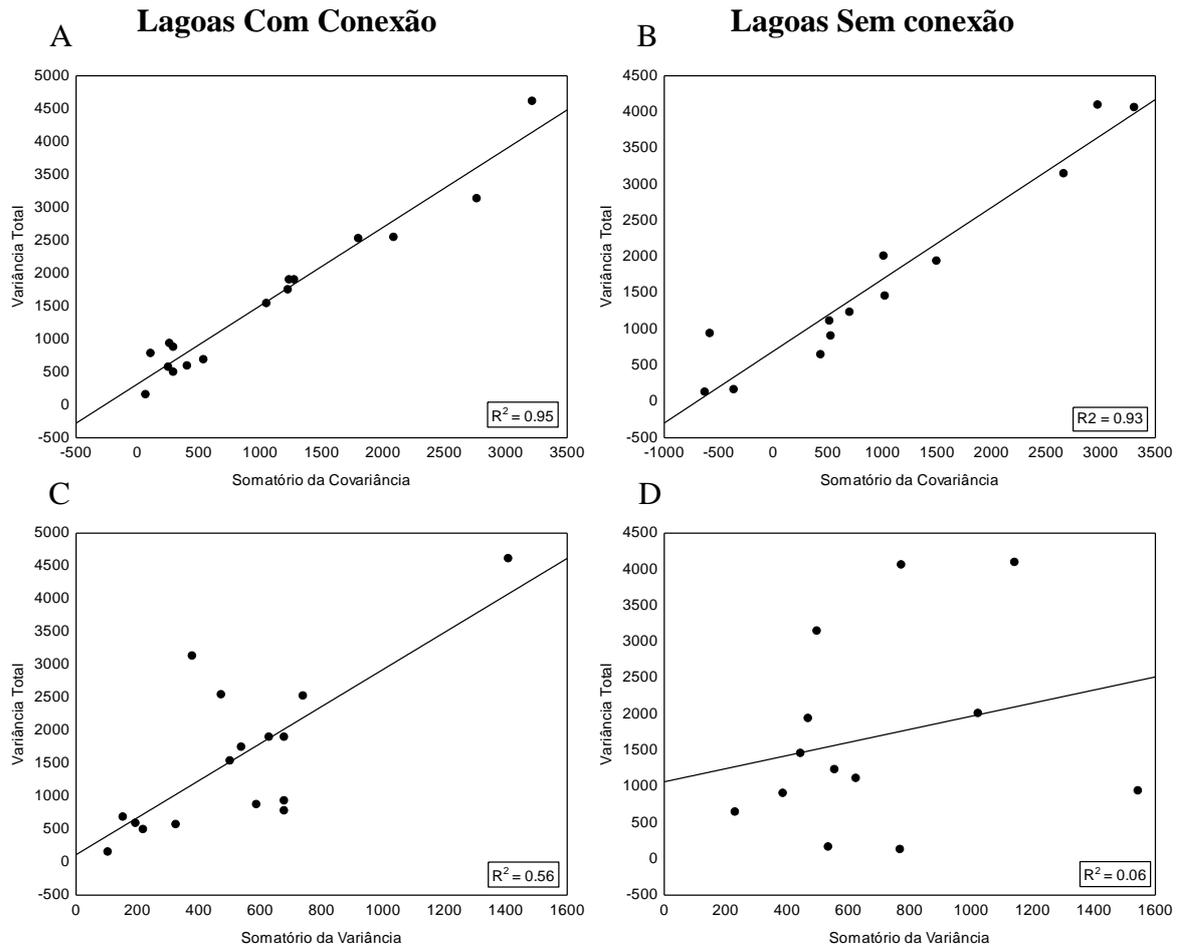


Figura 2. Relação entre as somas das variâncias específicas e das covariâncias e a variâncias total da comunidade de microcrustáceos planctônicos A e C – Lagoas com conexão; B e D – Lagoas sem conexão.

Tabela 2: Resumo da análise de regressão entre variabilidade das características limnológicas e os componentes da variabilidade da comunidade

	Com conexão			Sem conexão		
	B	R^2	<i>p</i> -value	β	R^2	<i>p</i> -value
Soma das variâncias específicas X variabilidade ambiental (autovalores)	0,63	0,40	0,01	0,94	0,46	0,00
Soma da covariância X variabilidade ambiental (autovalores)	-0,52	0,27	0,04	-0,55	0,30	0,05

2.5.5 Associação entre estabilidade e diversidade da comunidade

Os componentes da variabilidade (soma da variância específica e soma da covariância) apresentaram diferentes tendências de associação com a diversidade entre os tipos de lagoas analisados: associações positivas ocorreram nas lagoas com conexão (Figura 3a e 3c), enquanto, associações negativas foram registradas nas lagoas sem conexão (Figura 3b e 3d).

Nas lagoas com conexão, o somatório da covariância aumentou significativamente com a diversidade (Figura 3c), indicando que quanto maior a diversidade maior é a variabilidade conjunta das espécies. Nas lagoas sem conexão, o somatório da variância específica e a covariância diminuíram com o aumento da diversidade (Figura 3b e 3d), indicando que nestes locais a diversidade está associada ao decréscimo da variabilidade da comunidade. Entretanto, associação significativa do somatório da covariância ocorreu somente quando os locais que tiveram covariação negativa foram removidos, sugerindo que elevada covariação negativa pode alterar a relação entre diversidade e estabilidade.

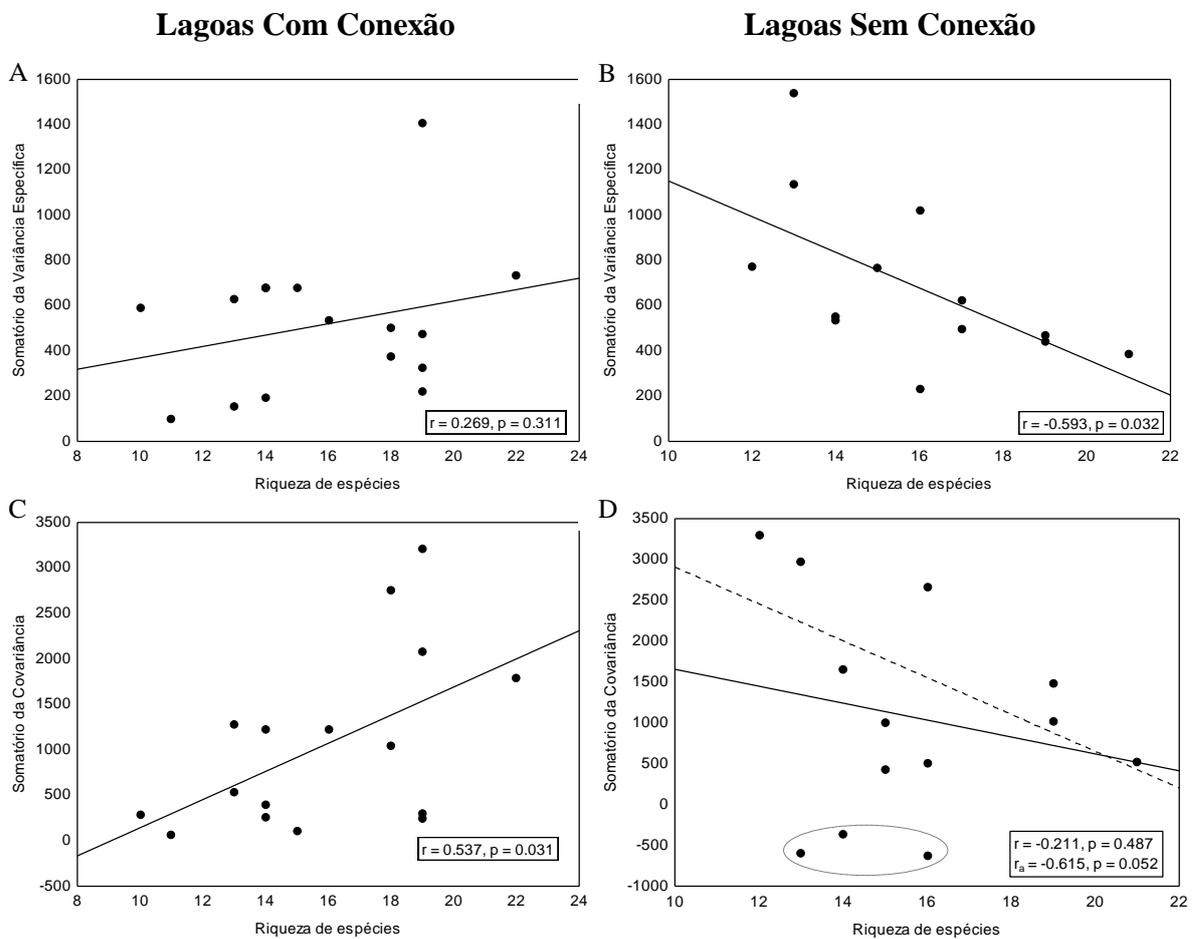


Figura 3. Relação da diversidade com os componentes da variabilidade total da comunidade de microcrustáceos em lagoas com e sem conexão com a planície de inundação do Alto rio Paraná. r = coeficiente de correlação; p = significância da regressão linear; r_a = coeficiente de correlação sem os locais que tiveram razão de variância menor que um (linha tracejada).

2.6 Discussão

A conectividade com o rio diferenciou os tipos de lagoas quanto à variabilidade limnológica na planície de inundação do Alto rio Paraná. Isso ocorre porque a frequente entrada de água dos rios adjacentes produz um efeito tamponador das características limnológicas nas lagoas com conexão (Hein *et al.* 2003; Roberto *et al.* 2009). Nos ambientes não conectados, as condições locais diferenciam-se mais temporalmente por causa da dinâmica específica em cada local. A importância da conectividade para a troca de matéria e energia entre os corpos hídricos de uma planície de inundação bem como seu papel em manter a entrada de nutrientes nas lagoas tem sido constantemente ressaltada na literatura (Amoros e Roux 1988; Camargo e Esteves 1995; Tockner *et al.* 1999; Ward *et al.* 1999; Pringle 2001; Roberto *et al.* 2009).

As lagoas com e sem conexão não tiveram diferenças quanto a riqueza de espécies. Portanto, a conectividade não parece restringir o número de espécies entre os tipos de lagoas. Embora as lagoas conectadas tenham um constante intercâmbio de fauna com o rio principal (Ward *et al.* 1999; Aoyagui e Bonecker 2004), em ocasiões de grandes inundações, as lagoas sem conexão podem conectar-se temporalmente com o rio principal aumentando a similaridade entre lagoas e rios devido ao efeito homogeneizador da inundação (Thomaz *et al.* 2007). Durante a seca, quando a ausência de conectividade promove maior diferenciação entre as lagoas sem conexão (maior diversidade beta), fatores locais podem limitar o desenvolvimento de algumas espécies, que não conseguem manter suas populações na coluna de água. Mas, estas espécies podem reaparecer na coluna de água porque ovos de resistência encontrados no sedimento constituem uma importante estratégia de recolonização e manutenção da diversidade em lagoas sem conexão na planície em estudo (Palazzo *et al.* 2008).

Ao contrário da variabilidade das características físicas e químicas da água, a variabilidade total das comunidades de microcrustáceos não foi diferente entre os tipos de ambientes analisados, mostrando que esta propriedade da comunidade não foi influenciada pela conectividade das lagoas. Nos dois tipos de ambientes analisados, a covariância esteve mais associada com a variância total da comunidade do que a soma das variâncias específicas, indicando que a estrutura de covariação entre as espécies teve maior peso para definir a variância total da comunidade. Como a covariação resulta de respostas sincrônicas (covariâncias positivas) ou assíncronas (covariâncias negativas) das espécies, significa que a

dinâmica de respostas das espécies foi mais importante para a variância da comunidade. Isto pode ocorrer quando as espécies respondem similarmente ou antagônicamente às flutuações ambientais, e a mecanismos competitivos (Fischer *et al.* 2001; Gonzalez e Loreau 2009).

O aumento da variabilidade limnológica entre os locais causou maior variabilidade específica nos dois tipos de lagoas analisadas, indicando que as populações têm maior variância com o aumento da variabilidade das condições ambientais, como salientado por Bengtsson *et al.* (1997). A soma da variabilidade específica é sempre positiva, e, biologicamente, depende da amplitude de respostas individuais das espécies aos efeitos ambientais (abióticos ou bióticos). A soma de variabilidade individual é mais importante para a variância total quando as espécies flutuam independentemente (Doak *et al.* 1998). A covariância diminuiu com o aumento da variabilidade limnológica. Isto ocorreu porque o aumento da variabilidade ambiental tende a promover respostas diferenciadas entre as espécies, estabelecendo uma dinâmica compensatória, embora apenas três lagoas tiveram RV menor que 1. Resultados semelhantes foram registrados em estudos teóricos (Ives *et al.* 1999a) e experimentais (Klug *et al.* 2000; Fischer *et al.* 2001). Estes resultados significam que a variabilidade das comunidades é influenciada por um conjunto de fatores extrínsecos que aumentam a variabilidade das populações individuais e diminuem a variabilidade da comunidade total (Pimm 1984; Tilman 1996).

Como previsto, a relação diversidade-estabilidade pode ser positiva ou negativa e depende da variabilidade ambiental dos sistemas ecológicos em análise. Nas situações em que a variabilidade ambiental foi menor (lagoas conectadas), a variabilidade da comunidade esteve positivamente associada com a diversidade. Isso ocorreu porque nestes locais os efeitos ambientais não foram suficientes para promover significativas variações assíncronas entre as espécies. Como nestes locais a variabilidade ambiental é menor, qualquer que seja, a entrada de nutrientes, relativo aos locais com maior variabilidade, influencia mais eficientemente as respostas de crescimento das espécies de microcrustáceos aumentando a sincronia, e consequentemente, tornando a covariância das espécies positiva (Downing *et al.* 2008).

Por outro lado, nos ambientes com maior variabilidade ambiental (lagoas sem conexão), as populações tendem a variar mais assincronicamente: o aumento da abundância de algumas espécies está associado ao decréscimo de outras. Ou seja, a elevada variabilidade ambiental nestes ambientes tem efeito negativo sobre algumas espécies e positivo em outras, consequentemente, diminuindo a covariância da comunidade. Isto ocorre porque o aumento na variabilidade ambiental excede o limite de tolerância de algumas espécies, promovendo uma alta taxa de substituição (turnover) (Shurin *et al.* 2007). Embora Downing *et al.* (2008)

tenham avaliado a estabilidade da comunidade em mesocosmos e sob uma diferente escala temporal, seus resultados coadunam com o presente estudo, pois a desestabilização das comunidades dependeu do grau de variabilidade ambiental ao qual as populações estavam sujeitas. Stienen (2005), estudando comunidades zooplancônicas em um conjunto de lagoas sem conexões superficiais de água, também registrou o decréscimo da variabilidade da comunidade com o aumento da diversidade, devido à covariação entre as espécies. Semelhantemente, Shurin *et al.* (2007) apontaram que a taxa de substituição de espécies, como uma medida de estabilidade da comunidade, também apresenta relação positiva com a diversidade em ambientes com maior amplitude de variação das condições ambientais, sugerindo que as maiores diversidades diminuem as taxas de extinção e colonização local. Portanto, os efeitos preditos pela hipótese de que a diversidade produz estabilidade ocorrerão quando às espécies diferirem em suas respostas às mudanças ambientais (Ives *et al.* 1999b; Petchey *et al.* 2002).

A divergência de resultados entre os tipos de ambientes analisados com relação as tendências das associações da diversidade com a variância específica e covariância sugerem a ausência de mecanismos puramente matemáticos, tal como o efeito portfólio, como explicação para as relações entre diversidade e estabilidade registradas nesta planície. O efeito portfólio sugere que a relação positiva entre diversidade e estabilidade é decorrente de um artefato matemático, porque na ausência de covariação ($cov=0$) o somatório da variância específica tende a diminuir com o incremento de espécies (Doak *et al.* 1998). Tilman *et al.* (1998) sugeriram que mesmo na presença de artefatos matemáticos, o significado biológico sob condições naturais deve ser esclarecido, pois a variação das abundâncias das espécies na natureza não ocorre aleatoriamente ou devido a reescalagem proporcional, mas em resposta a interações interespecíficas e mudanças das variáveis ambientais.

A dinâmica compensatória, indicada pela covariação negativa entre as espécies, é um mecanismo frequentemente citado para promover uma relação positiva entre diversidade e estabilidade, pois diminui o somatório da covariação entre as espécies (Ives *et al.* 1999a; Tilman 1999; Lehman e Tilman 2000; Cottingham *et al.* 2001; Steiner 2005; Downing *et al.* 2008). Esta covariação negativa pode ser decorrente tanto da competição entre as espécies, quanto de respostas diferenciais à variação ambiental. Neste sentido, a competição interespecífica (Tilman 1999; Lehman e Tilman 2000) e a variação de resposta das espécies às flutuações ambientais (Ives *et al.* 1999a; Downing *et al.* 2008) têm sido sugeridas como as explicações biológicas para sustentar a relação diversidade estabilidade.

Embora a dinâmica compensatória (covariância negativa) seja um fenômeno raro em comunidades ecológicas naturais (Houlahan *et al.* 2007) e o presente estudo registrou apenas 3 locais com covariação negativa, nós argumentamos a favor da dinâmica compensatória porque mesmo que a maioria dos valores não tenham sido negativos, a covariação negativa de algumas espécies reduz a covariação positiva da comunidade. Assim, a dinâmica compensatória realizada por algumas espécies torna-se mascarada pela variação conjunta, sincrônica, da maioria das espécies (Vasseur e Gaedke 2007; Hector *et al.* 2010).

Ainda com relação à variação de resposta das espécies às flutuações ambientais, a hipótese de “segurança do ambiente” sustenta que a diversidade de espécies aumenta o potencial de ocorrer uma dinâmica compensatória devido a um aumento na probabilidade de espécies tolerantes estarem presentes (Yachi e Loreau 1999). Consequentemente, em termos de funcionamento do ecossistema, a maior estabilidade das comunidades em ambientes mais diversos contribui para manter processos ecossistêmicos porque as espécies são substituídas por outras que desempenham o mesmo papel funcional (Klug *et al.* 2000).

Certamente, múltiplos mecanismos estão envolvidos na relação entre diversidade e estabilidade em comunidades, os quais dependem, também, de múltiplos fatores ambientais bióticos e abióticos, e da própria habilidade das espécies e da comunidade em responder a estes fatores. Devido a esta complexidade de interações, o estabelecimento de uma generalização dos efeitos da diversidade sobre a estabilidade tem falhado por misturar diferentes e importantes situações ecológicas. Neste estudo, nós registramos que a variabilidade ambiental influencia a dinâmica de respostas das espécies na comunidade, e, por conseguinte, define a tendência positiva ou negativa da relação entre diversidade e estabilidade das comunidades de microcrustáceos planctônicos.

Referências

- Alves G, Velho L, Lansac-Tôha F, Robertson B, Bonecker C (2005) Effect of the connectivity on the diversity and abundance of cladoceran assemblages in lagoons of the Upper Paraná River Floodplain. *Acta Limnol Bras* 17:317-327.
- Amoros C, Roux AL (1988) Interaction between waterbodies with the floodplain of large rivers: function and development of connectivity. In: Schriber K Connectivity in landscape ecology, proceedings of the 2^o International Seminar of the International Association of Landscape Ecology. *Münstersche Geographische Arbeiten, Münster*, pp. 125-130.

- Aoyagui AS, Bonecker CC (2004) Rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain (Brazil): richness, abundance and the relationship with connectivity. *Hydrobiologia* 522:281-290.
- Bengtsson, J, Baillie, S, Lawton, J (1997) Community variability increases with time. *Oikos*, 249–256.
- Bergamin H, Reis B, Zagatto E (1978) A new device for improving sensitivity and stabilization in flow injection analysis. *Anal Chim Acta* 97:427–431.
- Bottrell H, Duncan, Gliwicz Z, Grygierek E, Herzig A, Hillbricht-Ilkowska A, Kuruasawa H, Larsson P, Weglenska T (1976) A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw J Zoo* 24:419-456.
- Box G, Hunter W, Hunter J (1978) *Statistics for experimenters*. Wiley Interscience Publication, New York.
- Camargo A, Esteves F (1995) Influence of water level variation on fertilization of an oxbow lake of Rio Mogi-Guaçu, state of São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* 299:185-193.
- Carmouze J (1994) *O Metabolismo dos Ecossistemas Aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas*. Edgard Blücher/FAPESP.
- Connell J, Sousa W (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *Am Nat* 121:789-823.
- Cottenie K, De Meester L (2003) Connectivity and cladoceran species richness in a metacommunity of shallow lakes. *Freshw Biol* 48:823–832.
- Cottingham K, Brown B, Lennon J (2001) Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecol Lett* 4:72–85.
- Doak D, Bigger D, Harding E, Marvier M, O'malley R, Thomson D (1998) The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *Am Nat* 151:264–276.
- Downing AL, Brown BL, Perrin EM, Keitt TH, Leibold Ma (2008) Environmental Fluctuations Induce Scale-Dependent Compensation and Increase Stability in Plankton Ecosystems. *Ecology* 89:3204-3214.
- Elmoor-Loureiro L (1997) *Manual de identificação de cladóceros Limnéticos do Brasil*. Universa, Brasília.
- Fischer J, Frost T, Ives A (2001) Compensatory dynamics in zooplankton community responses to acidification: measurement and mechanisms. *Ecol Appl* 11:1060-1072.

- Frost T, Carpenter S, Ives A, Kratz T (1995) Species compensation and complementarity in ecosystem function. In: Jones CG, Lawton JH Linking species and ecosystems. Chapman and Hall, New York, p. 224–239.
- Golterman HL, Clymno RS, Ohnstad MA (1978) Methods for Physical & Chemical Analysis for Fresh Waters.: IBP Handbook no. 8. Blackwell Scientific Publ.. Oxford. GB.
- Gonzalez A, Loreau M (2009) The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 40:393-414.
- Grimm V, Wissel C (1997) Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109:323-334.
- Hector A, Hautier Y, Saner P, Wacker L, Bagchi R, Joshi J, Scherer-Lorenzen M, Spehn EM, Bazeley-White E, Weilenmann M, Caldeira MC, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Huss-Danell K, Jumpponen A, Mulder CP, Palmberg C, Pereira JS, Siamantziouras AS, Terry AC, Troumbis AY, Schmid B, Loreau M (2010) General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology* 91:2213-2220.
- Hein T, Baranyi C, Herndi G, Wanek W, Schiemer F (2003) Allochthonous and autochthonous particulate organic matter in floodplains of the River Danube: the importance of hydrological connectivity. *Freshw Biol* 48:220-232.
- Hooper DU, Chapin Iii FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, others (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol Monogr* 75:3-35.
- Houlahan JE, Currie DJ, Cottenie K, Cumming GS, Ernest SK, Findlay CS, Fuhlendorf SD, Gaedke U, Legendre P, Magnuson JJ, Mcardle BH, Muldavin EH, Noble D, Russell R, Stevens RD, Willis TJ, Woiwod IP, Wondzell SM (2007) Compensatory dynamics are rare in natural. *PNAS* 104:3273-3277.
- Ives AR, Carpenter SR (2007) Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317:58-62.
- Ives A, Gross K, Klug J (1999a) Stability and variability in competitive communities. *Science* 286:542-544.
- Ives A, Carpenter S, Dennis B (1999b) Community interaction webs and zooplankton responses to planktivory manipulations. *Ecology* 80:1405–1421.
- Ives A, Dennis B, Cottingham K, Carpenter S (2003) Estimating community stability and ecological interactions from time-series data. *Ecol Monogr* 72:301-330.

- Ives A (2005) Community diversity and stability: changing perspectives and changing definitions. In: Cuddington K, Beisner BE *Ecological Paradigms Lost: Routes to Theory Change*. Elsevier, p. 159–182.
- Ives AR (1995) Measuring resilience in stochastic systems. *Ecol Monogr*:217-233.
- Jiang L, Pu Z (2009) Different effects of species diversity on temporal stability in single-trophic and multitrophic communities. *Am Nat* 174:651-659.
- José De Paggi SB, Paggi JC (2008) Hydrological Connectivity as a Shaping Force in the Zooplankton Community of Two Lakes in the Paraná River Floodplain. *Int Rev Hydrobiol* 93:659-678.
- Klug J, Fischer J, Ives A, Dennis B (2000) Compensatory dynamics in planktonic community responses to pH perturbations. *Ecology* 81:387–398.
- Lehman C, Tilman D (2000) Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities. *Am Nat* 156:534-552.
- Loreau M, Downing A, Emmerson M, Gonzalez A, Hughes J, Inchausti P, Joshi J, Norberg J, Sala O (2002) A new look at the relationship between diversity and stability. In: Loreau M, Naeem S, Inchausti P *Biodiversity and ecosystem functioning. Synthesis and perspectives*. Oxford Uni. Oxford University Press, New York, p. 79–91.
- Loreau M (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91:3–17.
- MacArthur R (1955) Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36:533–536.
- Magurran A (2003) *Measuring biological diversity*. Wiley-Blackwell, USA.
- Matsumura-Tundisi T (1986) Latitudinal distribution of Calanoida copepods in freshwater aquatic systems of Brazil. *Rev Bras Biol = Braz J Biol* 46:527–553.
- McCann K (2000) The diversity-stability debate. *Nature* 405:228–233.
- Melão M (1999) Desenvolvimento e aspectos reprodutivos de cladóceros e copépodos de águas continentais brasileiras. In: Pompêo M Pompêo, MLM *Perspectivas da Limnologia no Brasil*. Gráfica e Editora União, São Luis. Editora União, São Luiz.
- Neubert M, Caswell H (1997) Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbations. *Ecology* 78:653–665.
- Paine RT (2002) Advances in Ecological Understanding: By Kuhnian Revolution or Conceptual Evolution? *Ecology* 83:1553-1559.

- Palazzo F, Bonecker C, Fernades A (2008) Resting cladoceran eggs and their contribution to zooplankton diversity in a lagoon of the upper Paraná River floodplain. *Lakes & Reserv* 13:207-214.
- Petchey OL, Casey T, Jiang L, McPhearson PT, Price J (2002) Species richness, environmental fluctuations, and temporal change in total community biomass. *Oikos* 99:231-240.
- Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307:321-326.
- Pringle C (2001) Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: A global perspective. *Ecol Appl* 11:981-998.
- Reid J (1985) Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bol Zoo* 9:17-143.
- Roberto MC, Santana NN, Thomaz SM (2009) Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Braz J Biol* 69:717-725.
- Rocha O, Matsumura-Tundisi T (1990) Growth rate longevity and reproductive performance of *daphnia laevis* birge *daphnia gessneri* herbst and *daphnia ambigua* scourfield in laboratory cultures. *Braz J Biol* 50:915-921.
- Shurin J, Arnott S, Hillebrand H, Longmuir A, Pinel-Alloul B, Winder M, Yan N (2007) Diversity-stability relationship varies with latitude in zooplankton. *Ecol Lett* 10:127-134.
- Srivastava DS, Vellend M (2005) Biodiversity-Ecosystem function research: Is It Relevant to Conservation? *Ann Rev Ecol Evol Syst* 36:267-294.
- Steiner C (2005) Temporal stability of pond zooplankton assemblages. *Freshw Biol* 50:105-112.
- Thomaz SM, Bini LM, Bozelli RL (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579:1-13.
- Tilman D, Lehman C, Bristow C (1998) Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *Am Nat* 151:277-282.
- Tilman D (1996) Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77:350-363.
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474.

- Tockner K, Pennetzdorfer D, Reiner N, Schiemer F, Ward J (1999) hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danube, Austria). *Freshw Biol* 41:521-535.
- Vasseur Da, Gaedke U (2007) Spectral analysis unmasks synchronous and compensatory dynamics in plankton communities. *Ecology* 88:2058-2071.
- Ward J, Tockner K, Schiemer F (1999) Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regul Riv* 15:125–139.
- Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *PNAS* 96:1463-1468

3 Sincronia entre populações define a tendência da relação entre diversidade e estabilidade temporal das comunidades

3.1 Resumo

O efeito estabilizante da diversidade sobre as propriedades ecossistêmicas tem sido constantemente contestado. Primeiro, porque resultados contraditórios são frequentemente registrados nas avaliações empíricas. Segundo, a grande quantidade de definições gera mais problemas do que podem resolvê-los. Terceiro, artefatos analíticos, tal como o efeito portfólio, geram dúvidas da existência de mecanismos biológicos. Este estudo avaliou como a dinâmica de respostas das espécies (sincronia e assincronia) influencia a relação diversidade estabilidade em um determinado nível trófico. Para isso, foram simuladas comunidades e suas respectivas dinâmicas temporais. Verificou-se que a dinâmica temporal das espécies é um dos mecanismos que torna positiva ou negativa a relação entre diversidade e estabilidade. Quando as populações respondem sincronicamente às variações ambientais, a estabilidade temporal da comunidade é menor em comunidades mais ricas porque o incremento do número de espécies aumenta a covariação positiva da comunidade. Quando repostas assíncronas prevalecem sobre respostas sincrônicas, a covariação tende a diminuir tornando-se negativa, diminuindo a variabilidade total da comunidade com o aumento da riqueza de espécies, ou seja, a diversidade aumenta a estabilidade temporal da comunidade.

Palavras-chave: Variabilidade ambiental. Dinâmica compensatória. Comunidade.

3.2 Abstract

The stabilizing effect of diversity on ecosystem properties has been constantly challenged. First, contradictory results are often reported in empirical researches. Second, many terms created cause more problems than it can solve them. Third, analytical artifacts, such as the portfolio effect, generate doubts the existence of biological mechanisms. This study assessed how responses dynamic of the populations (synchronous and asynchronous) influence the relationship between diversity and stability in a particular trophic level. For this, we simulated communities and their temporal dynamics. It was found that the temporal dynamics of species is a mechanism that makes positive or negative the relationship between diversity and stability. When the populations respond synchronously to environmental variations, the temporal stability of the community is lower in communities more diverse because the increase in the number of species increases the covariation of the community. When responses asynchronous take precedence over synchronous responses, the covariation tends to decrease becoming negative; decreasing the total community variability with increasing species richness. In this way, diversity enhances the temporal stability of the community.

Keyword: Environmental variability. Compensatory dynamic. Community.

3.3 Introdução

Ao longo de décadas, a hipótese de que a diversidade aumenta a estabilidade do ecossistema (MacArthur 1955) tem sido testada em diferentes perspectivas resultando implicações contraditórias (Hooper *et al.* 2005; Loreau *et al.* 2002). Para um determinado nível trófico, a teoria tem sugerido que o aumento da diversidade contribui para a manutenção dos processos ecológicos inerentes a este determinado nível trófico (Tilman 1996), porque na ausência de desempenho funcional de uma determinada espécie, o aumento da diversidade aumenta a probabilidade de outras espécies executarem tal função, corroborando MacArthur (1956). Como consequência, o aumento da diversidade tampona os efeitos das flutuações ambientais sobre os processos ecossistêmicos, tal como predito pela hipótese de segurança do ecossistema (Yachi e Loreau 1999).

A diferenciação temporal de nicho é um mecanismo ecológico que promove o processo de assincronia temporal entre populações de um mesmo local. Este processo de assincronia tem sido definido por dinâmica compensatória entre as populações de uma comunidade, ou seja, enquanto a variação de um fator ambiental influencia negativamente algumas espécies, ele maximiza o sucesso reprodutivo de outras promovendo uma assincronia entre elas (Frost *et al.* 1995; Gonzalez e Loreau 2009). No entanto, uma dinâmica temporal assíncrona é um evento raro em comunidades naturais (Houlahan *et al.* 2007) porque, em geral, as populações tendem a responder similarmente às variações ambientais, produzindo uma sincronia na dinâmica temporal das populações. Nestas circunstâncias, o aumento da diversidade gera uma expectativa contrária daquela sugerida por Tilman (1996) porque mais espécies variando sincronicamente tendem a promover uma maior variabilidade total da comunidade.

O objetivo deste estudo foi avaliar como a sincronia influencia a relação diversidade estabilidade em um determinado nível trófico. Para isso, foi simulada a dinâmica temporal de comunidades em diferentes níveis de sincronia, com a finalidade de discriminar como a relação entre diversidade e estabilidade pode ser influenciada pelas tendências de respostas das populações às flutuações ambientais. O modelo foi estruturado sob uma dinâmica temporal de comunidades sujeitas a distúrbios periódicos, tal como em planícies de inundação. Foram diferenciadas duas principais categorias de distúrbios: aqueles que produzem pequena variação das condições ambientais e aqueles que produzem grandes variações das condições ambientais. O mecanismo subjacente a esta diferenciação refere-se à dinâmica de respostas das espécies, gerando as expectativas de que: situações com menor

variação ambiental as populações apresentam repostas sincronizadas e a relação diversidade-estabilidade toma uma forma negativa; enquanto que, sob uma maior variação ambiental quando as repostas das populações são mais diferenciadas, a dinâmica assíncrona conduz a uma tendência positiva da relação diversidade-estabilidade.

3.4 Métodos

3.4.1 Simulação e dinâmica da comunidade

1º passo: criando a comunidade, taxas de crescimento e capacidades suporte das espécies.

O número de espécies em cada comunidade foi criado aleatoriamente utilizando uma distribuição uniforme com um mínimo de quatro e máximo de 20 espécies. Uma vez criado o número de espécies, foi gerado uma taxa de crescimento (r) e uma capacidade suporte (K) para cada uma delas. A taxa de crescimento de cada espécie em cada comunidade simulada foi gerada aleatoriamente utilizando uma distribuição beta com os parâmetros a e b iguais a dois e um, respectivamente, com a finalidade de gerar valores maiores que 0,5 com mais frequência do que menores que 0,5. A capacidade suporte (K) de cada espécie foi baseada no modelo de distribuição lognormal (Preston 1948). Assim, a dinâmica temporal da espécie flutuou em torno de sua capacidade suporte. As espécies de cada comunidade foram sequencialmente divididas em quatro grupos. Estes grupos serão usados no passo quatro, e eles definirão o número de repostas das espécies às perturbações. Foram utilizados quatro grupos porque é o número mínimo de espécies que pode ocorrer na comunidade. Assim, quando a comunidade for composta por quatro espécies, uma assincronia máxima poderá ser produzida quando todas as espécies estiverem comportamento diferenciado em relação às perturbações.

2º passo: modelo de dinâmica temporal das comunidades

A dinâmica temporal das espécies foi simulada sem considerar qualquer componente de interação entre as espécies. Para produzir a dinâmica temporal de cada espécie foi utilizado o modelo de Ricker (1954):

$$N(t+1) = N(t) \times \exp \left\{ r \left[1 - \frac{N(t)}{K} \right] \right\} + \varepsilon$$

O erro (ε) foi definido uniformemente em torno de um décimo da densidade da espécie. Todas as espécies tiveram o mesmo número inicial de indivíduos ($N=10$).

3º passo: inserindo a perturbação

Perturbações foram inseridas temporalmente para diminuir a densidade de indivíduos de cada população. Estas perturbações foram equidistantes, para simular variações ambientais periódicas (situações recorrentes em planícies de inundação e em vários outros sistemas ecológicos, sujeitos a variações sazonais). O efeito da perturbação foi o decréscimo do número de indivíduos de cada espécie no tempo $t+1$:

$$EP(t+1) = -N(t) \times U(0,0.3)$$

Onde, U é uma distribuição uniforme com mínimo zero e máximo 0,3, EP é o efeito da perturbação. Com esta configuração o efeito das perturbações não tem a mesma magnitude para as espécies.

4º passo: medida de estabilidade temporal da comunidade

Tradicionalmente, o coeficiente de variação de uma propriedade agregada (biomassa ou densidade) tem sido utilizado para medir a variabilidade das comunidades. Esta variabilidade pode ser particionada nos componentes soma das variâncias específicas e covariâncias somadas (Frost *et al.* 1995).

$$\text{var}(N_t) = \text{var}\left(\sum_{i=1}^s (N_i)\right) = \sum_{i=1}^s \text{var}(N_i) + 2\left(\sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^{i-1} \text{cov}(N_i, N_j)\right)$$

onde, N_i é a densidade da espécie i , N_t é a densidade total da comunidade formada pela soma das densidades de todas as espécies, var é a variância e cov é a covariância. A componente soma da variância das espécies individuais reflete a variabilidade das espécies e a componente covariância mensura a variabilidade conjunta. Sobre o componente soma das variâncias individuais atua o efeito portfólio, no qual, a soma de vários itens, flutuando aleatoriamente e independentemente, é menos variável que a média do item (Doak *et al.* 1998; Tilman 1999; Frost *et al.* 1995).

A componente soma de covariância é um indicativo da relação de covariação entre as espécies. Valores próximos a zero significam que as espécies variam independentemente uma das outras; maiores que zero, que as espécies tendem a apresentar uma mesma variação; e

valores menores que zero significa que as espécies tendem a variar em caminhos opostos.

Predomínio de assincronia e sincronia entre as populações simuladas foi indicado utilizando a razão entre variâncias (Frost *et al.* 1995). Esta abordagem provê uma medida de covariação entre séries. Valores menores que um resulta de covariâncias negativas, indicando uma dinâmica compensatória entre as espécies. Por outro lado, valores maiores que um, resultam de covariância positiva, indicando uma dinâmica sincrônica entre as espécies (Fischer *et al.*, 2001a).

$$VR = \frac{\text{var}\left(\sum_{i=1}^S (N_i)\right)}{\sum_{i=1}^S \text{var}(N_i)}$$

5º passo: produção dos cenários

Os cenários observados foram produzidos manipulando o número de respostas das espécies à perturbação, utilizando diferentes defasagens temporais para os grupos pré-definidos no 1º passo.

Foram simulados três cenários: um com sincronia e outros dois com diferentes níveis de assincronia. Os dois diferentes níveis de assincronia foram definidos em: baixa assincronia, no qual um terço das espécies desempenha uma dinâmica temporal sincrônica; e, alta assincronia, no qual metade das espécies na comunidade desempenha dinâmica temporal assíncrona. No primeiro nível, processos sincrônicos continuam predominando sobre a estrutura de covariação da comunidade, enquanto no segundo nível, os processos assincrônicos e sincrônicos são igualmente importantes.

O cenário com sincronia foi simulado para que todas as espécies respondessem similarmente ao efeito da perturbação (mas, com erro aleatório). Assim, a perturbação diminuiu a densidade de todas as espécies no tempo posterior, a cada intervalo de perturbação.

No cenário com baixa assincronia, um dos grupos pré-definidos respondeu em tempos diferentes à perturbação. O cenário com maior assincronia, cada um dos quatro grupos respondeu em tempos diferentes à perturbação. Assim, o efeito de uma perturbação afetou o grupo um no tempo $t+1$, o grupo dois no tempo $t+2$, o grupo três no tempo $t+3$ e o grupo quatro no tempo $t+4$. Este procedimento objetivou aumentar o número de respostas das espécies frente às variações ambientais. Assim, no primeiro cenário, foi produzido uma dinâmica temporal com predomínio de sincronia; enquanto no segundo, a assincronia predominou sobre a sincronia.

A dinâmica temporal da comunidade foi simulada 100 vezes. Para os cálculos de

estabilidade foram descartados os 50 primeiros tempos, com a finalidade de retirar o efeito sincrônico esperado pelo simples crescimento inicial das populações.

A relação entre diversidade e estabilidade foi analisada utilizando uma regressão linear simples. As simulações e as análises de dados foram realizadas com o programa R versão 2.8.1 (Development Core Team 2008).

3.5 Resultados

Os cenários de dinâmica temporal das populações produziram diferentes resultados dos efeitos do aumento da diversidade sobre os padrões de variabilidade, mostrando que a dinâmica de covariação das espécies contribui para modificar a tendência da relação entre diversidade e estabilidade.

No primeiro cenário, quando as perturbações afetam de maneira similar as respostas das populações (Fig. 1A), o aumento da riqueza de espécies aumentou a covariação das populações (Fig. 1C). Assim, a elevada sincronia (média da razão de variância = 4,31) produziu uma relação positiva entre riqueza de espécies e somatório da covariância, e consequentemente, diminuiu a relação entre diversidade e estabilidade.

Quando o efeito das perturbações foi diferenciado, com defasagem temporal de um tempo, o padrão sincrônico continuou predominando na simulação (média da razão de variância = 1,23, Fig. 1D), também produzindo uma relação positiva entre riqueza de espécies e somatório da covariância (Fig. 1F). O aumento do tempo de respostas entre as diferentes populações, com algumas respondendo imediatamente após a perturbação, outras respondendo até uma defasagem temporal de três, produziu uma dinâmica assíncrona entre as espécies com média da razão de variância igual a 0,64 (Fig. 1G), demonstrando uma dinâmica compensatória. Neste cenário, quando as populações apresentam diferentes dinâmicas temporais, observou-se uma relação negativa entre a soma das covariâncias e a riqueza de espécies (Fig. 1I). Em todos os cenários o componente soma da variância específica não foi influenciado pelo número de espécies (Fig. 1 B, E e H).

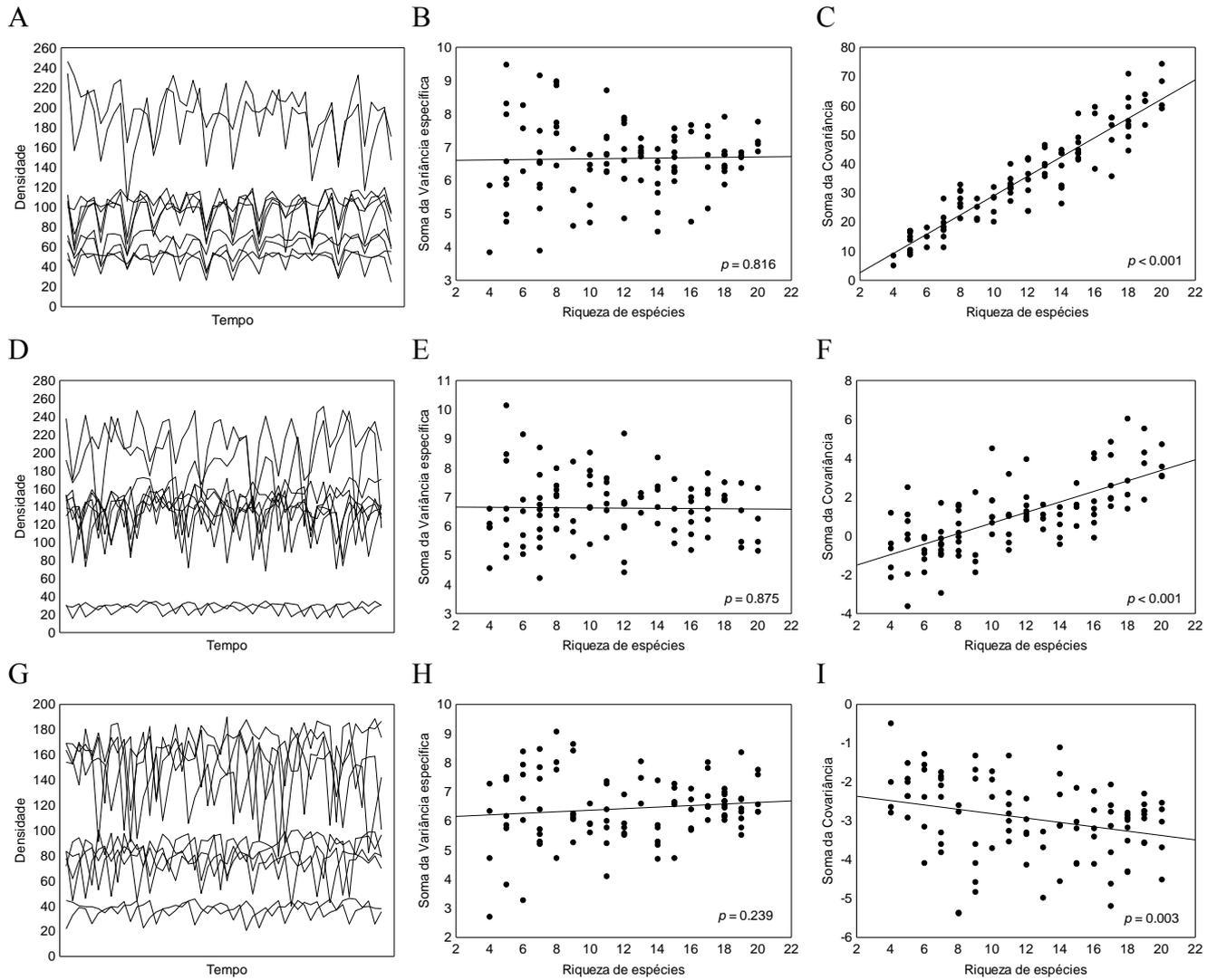


Figura 1. Exemplos de dinâmica temporal da comunidade: A, sincronia com razão de variância 4,31; D, predomínio de sincronia com razão de variância 1,23; G, assincronia com razão de variância 0,64. B, E, H: Relação entre riqueza e soma da variância específica para os diferentes níveis de sincronia, respectivamente, listados acima. C, F e I: Relação entre riqueza e a covariância total da comunidade para os diferentes níveis de sincronia, respectivamente, listados acima. p – significância da regressão linear simples entre riqueza e os componentes da variação da comunidade (soma da variância específica e soma da covariância)

3.6 Discussão

A comunidade científica tem ampla concordância sobre a relação entre diversidade biológica e funcionamento do ecossistema, com atenção especial para utilizar esta abordagem como uma estratégia para conservação e manejo dos ecossistemas (Hooper *et al.* 2005). No entanto, revisões recentes têm mostrado divergência tanto nos resultados empíricos quanto nos teóricos (Ives 2005; Hooper *et al.* 2005; Cottingham *et al.* 2001; Loreau *et al.* 2002; Grimm e Wissel 1997). Segundo Grimm e Wissel (1997), um dos principais motivos para tal divergência é a confusão gerada pela diversidade de termos (163 termos) relacionados à variabilidade de populações, comunidades e ecossistemas. Além disso, a busca por padrões descritivos nos mais variados sistemas ecológicos tornam difícil uma generalização por causa da complexidade biológica, fazendo-se necessário compreender os mecanismos que esclarecem a existência destes padrões (Ives e Carpenter 2007).

Nós mostramos que a dinâmica temporal das espécies é um dos mecanismos que torna positiva ou negativa a relação entre diversidade e estabilidade quando a variabilidade total da comunidade é analisada. Quando as populações respondem sincronicamente às variações ambientais, a estabilidade temporal da comunidade é menor em comunidades mais ricas porque o incremento do número de espécies aumenta a covariação positiva da comunidade. Quando as populações das diferentes espécies respondem em diferentes tempos à perturbação (causando apenas um decréscimo da sincronia), há um aumento da dinâmica compensatória, mas não o suficiente para aumentar a estabilidade temporal da comunidade (segundo cenário) porque a dinâmica compensatória realizada por algumas espécies torna-se mascarada pela variação conjunta, sincrônica, da maioria das espécies (Vasseur e Gaedke 2007). Quando repostas assíncronas prevaleceram sobre respostas sincrônicas, a covariação tende a diminuir tornando-se negativa, diminuindo a variabilidade total da comunidade com o aumento da riqueza de espécies. Desta forma, as comunidades tendem a estabilização quando a sincronia temporal entre as populações é reduzida, coadunando com estudos teóricos (Loreau e de Mazancourt 2008), sob condições naturais (Steiner 2005; capítulo 1) e experimentais (Downing *et al.* 2008; Klug *et al.* 2000; Fischer *et al.* 2001).

A dinâmica de sincronia entre populações em uma mesma comunidade pode ser influenciada por fatores endógenos relativos à competição interespecífica e fatores exógenos relativo às respostas das populações às flutuações ambientais (Ives e Carpenter 2007; Loreau e de Mazancourt 2008). No entanto, respostas às flutuações ambientais têm sido o fator mais comumente utilizado para explicar a dinâmica de variação das espécies (Ives *et al.* 1999;

Downing *et al.* 2008; Fischer *et al.* 2001). Quando as flutuações ambientais são suficientemente grandes para produzir uma diferença de respostas das espécies, a diferenciação temporal de nicho diminui a sincronia das espécies produzindo uma dinâmica de compensação (declínio na abundância de espécies dominantes é compensando pelo aumento de outras espécies (Klug *et al.* 2000)) e co-existência local das espécies (Loreau e de Mazancourt 2008).

A presença de dinâmica compensatória em comunidades ecológicas naturais foi questionada porque poucas comunidades exibiram tal comportamento (Houlahan *et al.* 2007). No entanto, é importante ressaltar que para ocorrer uma compensação temporal de espécies é necessário que a variação ambiental seja suficiente para limitar o crescimento de algumas espécies e favorecer outras, sem implicar em extinção local. Entretanto, algumas perturbações apresentam efeito sincronizador na variação das populações porque afetam similarmente as espécies, por exemplo: populações planctônicas, em geral, respondem similarmente a pulsos de nutrientes aumentando suas densidades (Downing *et al.* 2008); ou, remoção de indivíduos da comunidade bentônica após um aumento repentino do fluxo do rio.

A dinâmica compensatória resulta em uma reorganização da comunidade em respostas às mudanças ambientais (Gonzalez e Loreau 2009). Em termos de funcionamento do ecossistema, a dinâmica compensatória contribui para a manutenção das funções ecossistêmicas porque espécies são substituídas por outras que desempenham o mesmo papel funcional (Klug *et al.* 2000). Isto resalta a importância do aumento da diversidade em aumentar a probabilidade de variação das respostas das espécies às flutuações ambientais, como indicada pela hipótese de “segurança do ambiente” (Yachi e Loreau 1999), a qual sustenta que a diversidade de espécies aumenta o potencial de ocorrer uma dinâmica compensatória devido a um aumento na probabilidade de espécies tolerantes estarem presentes.

Desta forma, a relação entre diversidade e estabilidade da comunidade depende da dinâmica temporal das populações (Figura 2). Se as comunidades exibem uma forte variação sincrônica, a relação positiva entre diversidade e estabilidade não será encontrada (Figura 2, lado esquerdo), porém isto não significa que a diversidade não contribui para a manutenção dos processos ecossistêmicos, e sim que a diversidade aumenta a instabilidade temporal da comunidade como um todo. A hipótese será sustentada quando houver variabilidade ambiental suficiente para gerar dinâmicas temporais assíncronas (Figura 2, lado direito). Quando as comunidades analisadas têm populações com dinâmicas sincronizadas, os resultados da simulação indicam uma relação positiva entre diversidade e soma da covariância, enquanto

que em comunidades compostas por populações com dinâmicas assíncronas, a relação entre diversidade e soma da covariância é negativa, ou seja, é esperado um aumento da estabilidade da comunidade.

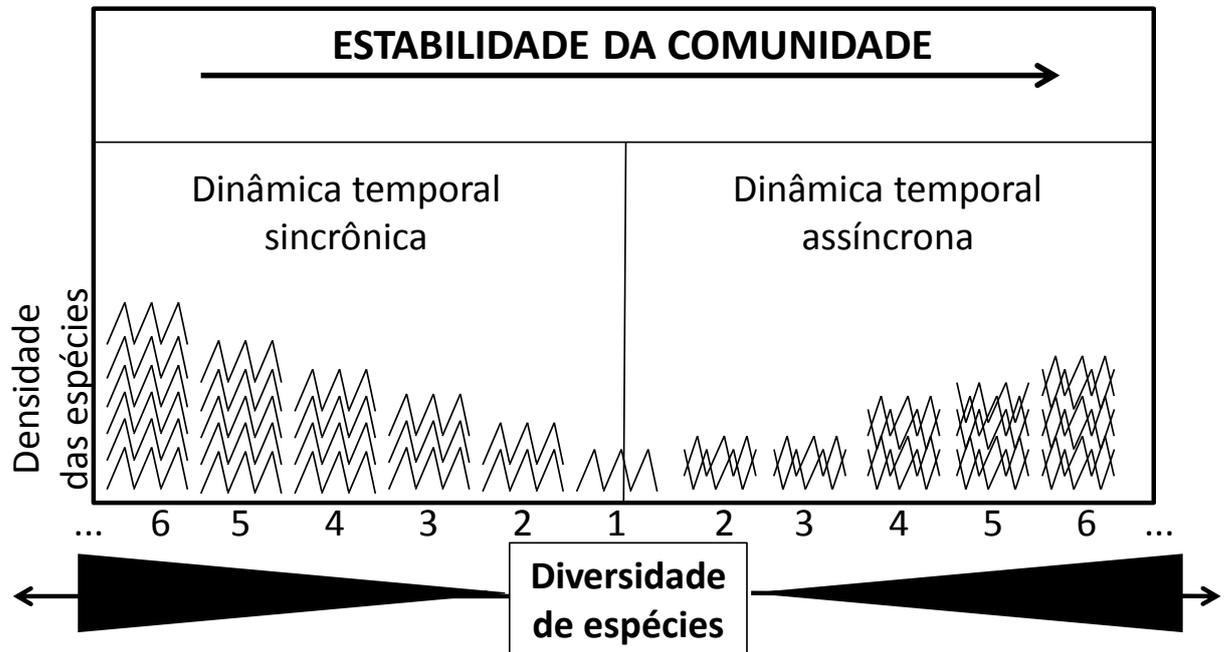


Figura 2. Modelo conceitual dos efeitos da diversidade sobre a estabilidade da comunidade considerando comunidades compostas por populações de espécies (diferentes linhas) com variações sincronizadas e assíncronas.

Em um contexto de conservação da biodiversidade, no qual os ecossistemas naturais estão constantemente enfrentando distúrbios naturais e antropogênicos, os resultados deste estudo sugerem que distúrbios capazes de promover distintas respostas entre populações da comunidade são atenuados pelo aumento da diversidade biológica, diminuindo a probabilidade de perda de funcionalidade no ecossistema.

Referências

- Cottingham K, Brown B, Lennon J (2001) Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecol Lett* 4:72–85.
- Doak D, Bigger D, Harding E, Marvier M, O'malley R, Thomson D (1998) The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *Am Nat* 151:264–276.
- Downing AL, Brown BL, Perrin EM, Keitt TH, Leibold Ma (2008) Environmental Fluctuations Induce Scale-Dependent Compensation and Increase Stability in Plankton

- Ecosystems. *Ecology* 89:3204-3214.
- Fischer JM, Frost TM, Ives AR (2001) Compensatory Dynamics in Zooplankton Community Responses To Acidification: Measurement and Mechanisms. *Ecol Appl* 11:1060-1072.
- Frost T, Carpenter S, Ives A, Kratz T (1995) Species compensation and complementarity in ecosystem function. In: Jones CG, Lawton JH Linking species and ecosystems. Chapman and Hall, New York, p. 224–239.
- Gonzalez A, Loreau M (2009) The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 40:393-414.
- Grimm V, Wissel C (1997) Babel, or the ecological stability discussion: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109:323-334.
- Hooper DU, Chapin Iii FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, others (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol Monogr* 75:3-35.
- Houlahan JE, Currie DJ, Cottenie K, Cumming GS, Ernest SK, Findlay CS, Fuhlendorf SD, Gaedke U, Legendre P, Magnuson JJ, Mcardle BH, Muldavin EH, Noble D, Russell R, Stevens RD, Willis TJ, Woiwod IP, Wondzell SM (2007) Compensatory dynamics are rare in natural. *PNAS* 104:3273-3277.
- Ives AR, Carpenter SR (2007) Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317:58-62.
- Ives AR, Carpenter S, Dennis B (1999) Community interaction webs and zooplankton responses to planktivory manipulations. *Ecology* 80:1405-1421.
- Ives AR (2005) Community diversity and stability: changing perspectives and changing definitions. In: Cuddington K, Beisner BE *Ecological Paradigms Lost: Routes to Theory Change*. Elsevier, p. 159–182.
- Klug J, Fischer J, Ives AR, Dennis B (2000) Compensatory dynamics in planktonic community responses to pH perturbations. *Ecology* 81:387–398.
- Loreau M, de Mazancourt C (2008) Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *Am Nat* 172:48-66.
- Loreau M, Downing AL, Emmerson MC, Gonzalez A, Hughes J, Inchausti P, Joshi J, Norberg J, Sala O (2002) A new look at the relationship between diversity and stability. In: *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press, p. 79-91.
- MacArthur R (1955) Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36:533–536.
- Preston F (1948) The commonness, and rarity of species. *Ecology* 29:254–283.

- Ricker, WE (1954) Stock and recruitment. *J Fish Res* 11: 559–623.
- Steiner C (2005) Temporal stability of pond zooplankton assemblages. *Freshw Biol* 50:105–112.
- Tilman D (1996) Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77:350–363.
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474.
- Vasseur Da, Gaedke U (2007) Spectral analysis unmasks synchronous and compensatory dynamics in plankton communities. *Ecology* 88:2058-2071.
- Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *PNAS* 96:1463-1468.

4 Distúrbios no pulso de inundação influenciam a variabilidade temporal das comunidades em planícies de inundação

4.1 Resumo

A variabilidade das comunidades é uma propriedade natural dos sistemas ecológicos, que tem sido modificada por atividades antropogênicas, as quais aumentam ou diminuem a variabilidade natural, e, conseqüentemente, comprometem a biodiversidade local. O objetivo do presente estudo foi verificar como distúrbios produzidos por alterações no regime hidrológico afetam a variabilidade temporal da comunidade zooplanctônica em planícies de inundação. A tendência temporal da comunidade foi avaliada utilizando a variabilidade temporal das comunidades e relacionando as matrizes de dissimilaridade de Simpson e a correlação de Kendall com a matriz de defasagem temporal utilizando o teste de Mantel. A ausência de inundações modificou a variabilidade da comunidade zooplanctônica nas lagoas conectadas, aumentando a dissimilaridade temporal tanto considerando a composição quanto a relação de dominância entre as espécies. Nestes ambientes, a entrada periódica de água, devido ao pulso de inundação, mantém uma menor amplitude de variação das características limnológicas, sustentando uma menor variabilidade temporal da comunidade. Isto sugere que nas planícies de inundação, a inundação é um componente do sistema que auxilia na manutenção dos processos ecológicos e alta biodiversidade destes ambientes. Desta forma, este estudo sugere que estabilidade temporal das comunidades em planícies de inundação é afetada devido ao prolongamento da seca, ressaltando a importância da dinâmica de inundação para manter a estabilidade temporal da comunidade zooplanctônica nos sistemas rio-planície de inundação.

Palavras-chave: Zooplâncton. PELD. Distúrbios de Seca. Biodiversidade

4.2 Abstract

The variability of communities is a natural property of ecological systems, which has been modified by anthropogenic activities, which increase or diminish natural variability, and thus undermine the local biodiversity. The aim of this study was to determine how disturbances produced by changes in hydrologic regime affect the temporal variability of zooplankton community in floodplain. The temporal trend of the community was evaluated using the temporal variability of communities and relating the dissimilarity matrices of Simpson and correlation of Kendall with the time lag using the Mantel test. The absence of floods changed the variability of zooplankton in connected lakes, increasing the temporal dissimilarity both considering composition and relation of dominance between species. In these environments, the periodic entry of water due to flood pulse, keep smaller amplitude of variation in limnological characteristics, maintaining a lower temporal variability of the community. This suggests that in the floodplain, flood is a systems' component that aids in the maintenance of ecological processes and high biodiversity. Thus, this study suggests that temporal stability of communities in floodplain is affected due to prolonged drought, highlighting the importance of the dynamics of flooding to maintain the temporal stability of zooplankton communities in the systems river-floodplain.

Keywords: Zooplankton. LTER. Drought disturbance. Biodiversity.

4.3 Introdução

Sistemas ecológicos são naturalmente dinâmicos e estão constantemente se reorganizando em função das variações ambientais (Brown *et al.* 2001). Desta forma, a variabilidade é uma propriedade natural das comunidades ecológicas (Landres *et al.* 1999). Entretanto, alguns níveis de condições e recursos excedem a amplitude de tolerância dos organismos, produzindo um efeito adverso sobre as populações (Vinebrooke *et al.* 2004) e ocasionando alterações no funcionamento do ecossistema devido a alterações na estrutura da comunidade, perda de biodiversidade e mudanças no fluxo de energia.

Recentemente, a variabilidade das comunidades tem sido utilizada como uma maneira para designar a estabilidade dos ecossistemas, com a finalidade de entender como os sistemas ecológicos respondem a distúrbios naturais e antropogênicos (Milner *et al.* 2006; Angeler e Moreno 2007; Fraterrigo e Rusak 2008; Brown *et al.* 2006; Scarsbrook 2002). A estabilidade nos sistemas ecológicos significa a habilidade do sistema se opor a um distúrbio (McCann, 2000), os quais são eventos no tempo que interrompe o desenvolvimento natural do ecossistema, comunidade ou populações, alterando a disponibilidade de recursos e condições físicas (White e Pickett 1985). Em geral, o distúrbio remove indivíduos, ou atua sob os limites de tolerância dos organismos afetando a reprodução, crescimento e sobrevivência (Sousa 1984). Desta forma, um distúrbio atua no nível dos indivíduos, mas com consequência sobre as populações e comunidades.

A variabilidade temporal das comunidades se expressa por meio de alterações das abundâncias populacionais, riqueza, diversidade, composição e densidade relativa das espécies. Entender esta variabilidade é fundamental para estudos teóricos e aplicados em ecologia. Palmer *et al.* (1997) citaram pelo menos quatro razões para estudar a variabilidade nos sistemas ecológicos: (i) identificar efeitos de fatores extrínsecos sobre os processos ecológicos; (ii) entender a dinâmica dos sistemas ecológicos; (iii) uma vez compreendido as etapas anteriores, identificar a amplitude de variação ambiental suportada pelos organismos; e, (iv) intervir racionalmente sobre atividades de manejo ambiental, auxiliando na implementação de estratégias de planejamento e conservação da biodiversidade.

Para isso, faz-se necessário identificar e diferenciar a variabilidade produzida por situações naturais e antropogênicas. Neste sentido, este estudo foi desenvolvido em uma região de conspícuas flutuações ambientais naturais, e, sujeita a impactos antropogênicos devido a uma cascata de reservatórios localizada a montante, que tem produzido diversas alterações nos aspectos hidrodinâmicos, físicos, químicos e biológicos da água (Souza Filho

2009; Lansac-Tôha *et al.* 2009; Rodrigues *et al.* 2009; Roberto *et al.* 2009; Behrend *et al.* 2009; Fernandes *et al.* 2009). Os reservatórios alteram a dinâmica das comunidades aquáticas reduzindo a amplitude de variação dos níveis hidrométricos (Ward e Stanford 1995), e, portanto, alterando a principal função de força que controla a dinâmica ecológica desses ambientes aquáticos, o pulso de inundação (Neiff 1990; Ward e Stanford 1995; Junk *et al.* 1989). Entretanto, os ambientes aquáticos de uma planície de inundação apresentam uma característica peculiar que diferencia a magnitude dos processos ecológicos locais, a conectividade. A conectividade superficial de água permite a troca constante de matéria e energia dos rios com as lagoas conectadas (Ward *et al.* 1999; Pringle 2001). Por outro lado, lagoas não conectadas estão sujeitas a processos autóctones de dinâmica interna entre os compartimentos aquáticos e de uma fonte externa de energia oriunda do meio terrestre circundante. Logo, sendo menos dependente das elevações hidrométricas do rio principal do que as lagoas conectadas.

Neste sentido, o objetivo do presente estudo foi verificar se a variabilidade da comunidade zooplanctônica em dois conjuntos distintos de lagoas (com e sem conexão a rios) responde diferentemente a distúrbios hidrológicos relacionados a presença e ausência de a inundação. Nossa hipótese é que a variabilidade temporal da comunidade é influenciada por distúrbios que modificam a dinâmica de variabilidade natural da comunidade. Como os dois tipos de lagoas dispõem de processos ecológicos diferentes, provavelmente, as respostas das comunidades aos eventos de distúrbios hidrológicos também serão diferenciadas. Assim, se uma alta variabilidade ambiental é uma característica inerente a um determinado local, modificações que diminuam esta variabilidade constituem distúrbios que alteram a estabilidade temporal da comunidade. Enquanto que, locais que apresentam variações ambientais menores, têm a variabilidade temporal da comunidade afetada quando um evento alóctone interrompe sua dinâmica de variação natural, configurando uma situação de distúrbio.

4.4 Materiais e métodos

A bacia hidrográfica do rio Paraná é a segunda maior da América do Sul em comprimento e área de drenagem (Neiff 1995). No seu trecho superior, onde está localizada a planície inundável do Alto rio Paraná (22°30' e 22°00' de latitude sul e 53°00' e 53°30' de longitude oeste), a paisagem hídrica é formada por rios, canais secundários, ressacos, lagoas temporárias e permanentes (Agostinho *et al.* 2004). A planície de inundação do Alto rio Paraná ocupa em território brasileiro uma área superior a 802.150km² (Souza-Filho e Stevaux

1997) e tem um importante papel social e econômico por meio de atividades pesqueiras e turísticas implementadas nesta planície (Tomanik *et al.* 2009), bem como ambiental por ser um sistema com elevada diversidade biológica, mas que recentemente tem tido sua integridade ecológica ameaçada por meio da operação de reservatórios (Agostinho *et al.* 2004; Souza Filho 2009).

Este trabalho foi desenvolvido no âmbito de um programa de pesquisas ecológicas de longa duração (PELD/CNPq – sítio 6). Foi realizada uma avaliação da dinâmica temporal da comunidade zooplancônica em dois diferentes tipos de lagoas (lagoas com conexão e sem conexão com o rio principal) em dois períodos com distintas características hidrológicas. Isto permitirá identificar se a variabilidade da comunidade em cada lagoa analisada difere nos distintos períodos hidrológicos (na presença e ausência de inundação); bem como se as repostas da comunidade podem ser diferenciadas pela conectividade. O primeiro período compreendeu amostragens trimestrais entre 2000-2001 porque foi um período caracterizado por uma seca na região da planície de inundação, devido ao fechamento de um reservatório (Porto Primavera), à montante da planície no ano de 1998, e também devido a ocorrência de “La Niña”. No segundo período, as amostragens trimestrais foram realizadas entre 2005-2006, e foi caracterizado pela ocorrência de pulsos de inundação típicas para este trecho entre os meses de dezembro a março.

As amostragens foram realizadas em seis lagoas associadas a três grandes rios da região (rios Paraná, Ivinheima e Baía) que formam três subsistemas distintos (Figura 1). Em cada subsistema foram selecionadas duas lagoas, observando o critério conectividade: uma lagoa conectada e outra sem conexão com o rio principal (lagoas isoladas).

A variação hidrológica foi caracterizada utilizando a intensidade, amplitude das inundações (Neiff 1995) e o índice de conectividade fluvial (razão entre o número de dias de potamofase com o número de dias do ano). O nível hidrométrico de referência utilizado para indicar o limite entre potamofase e limnofase foi o nível de transbordamento da água do rio para as lagoas marginais não conectadas: 3,5 para o rio Paraná e 2,6 para o rio Ivinheima (Rocha 2002; Thomaz *et al.* 2004). Os níveis hidrométricos diários utilizados foram cedidos pela Itaipu binacional.

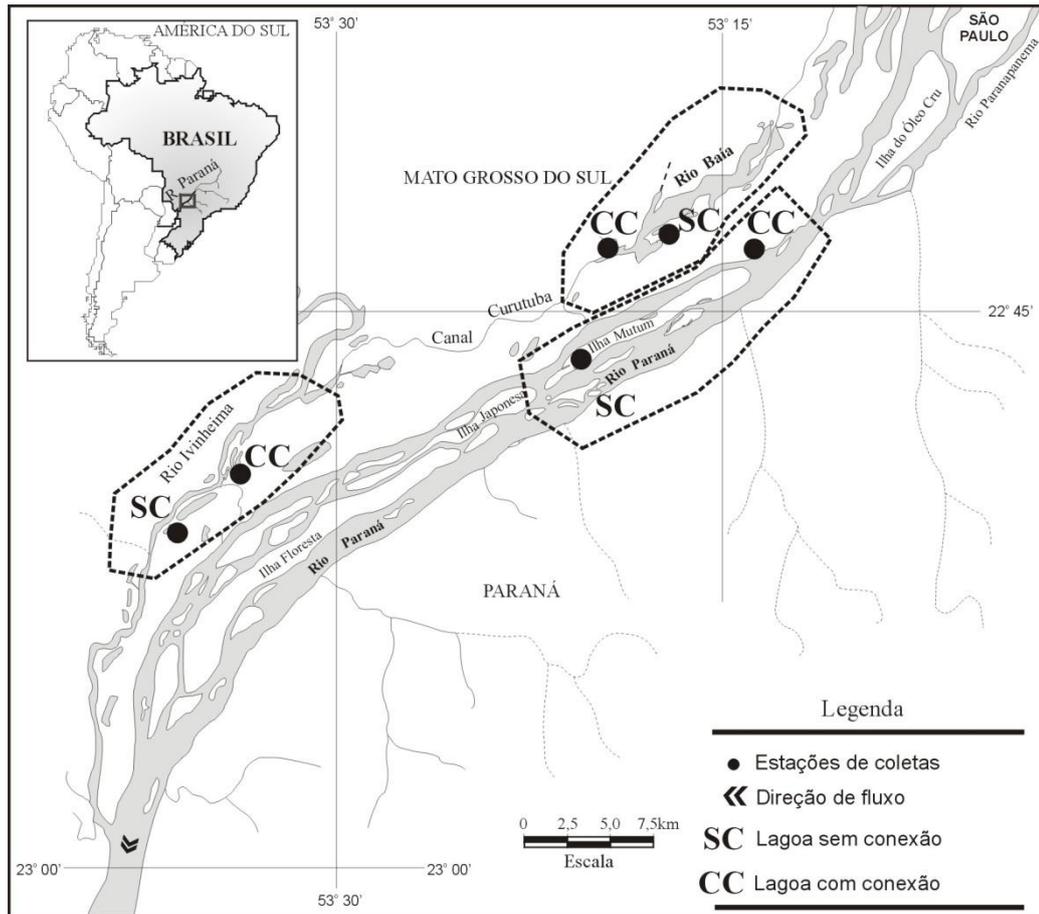


Figura 1. Localização dos pontos amostrados na planície de inundação do Alto rio Paraná. Cada subsistema foi amostrado em uma lagoa sem conexão e outra com conexão com o rio principal.

Os organismos zooplancônicos foram amostrados na sub-superfície da zona pelágica de cada ambiente utilizando uma bomba motorizada, filtrando 1000 L de água por amostra em uma rede de plâncton (68 μ m). O material foi preservado em solução de formaldeído 4% tamponado com carbonato de cálcio. As espécies foram identificadas com auxílio da literatura especializada (Segers 1995; Reid 1985; Elmoor-Loureiro 1997; Matsumura-Tundisi 1986; Koste 1978). Os organismos zooplancônicos foram quantificados utilizando uma lâmina de contagem tipo Sedgewick-Rafter sob microscópio óptico. No mínimo, 80 indivíduos foram contados em três sub-amostragens obtidas com uma pipeta tipo Hensen-Stempel (2,5 ml). As espécies que ocorreram apenas uma vez em cada período foram retiradas da análise para minimizar erros de identificação e facilitar o registro de padrões nas análises multivariadas.

As características limnológicas analisadas foram a temperatura da água, concentração de oxigênio dissolvido (medidor YSI), pH, condutividade elétrica da água (medidores DIGIMED), alcalinidade total (Carmouze 1994), profundidade do disco de Secchi,

concentração de clorofila *a* (Golterman *et al.* 1978), nitrogênio total (Bergamin *et al.* 1978) e fósforo total (Golterman *et al.* 1978).

4.4.1 Análise de dados

Para verificar se existe diferença da riqueza e abundância da comunidade zooplanctônica entre os tipos de lagoas (com e sem conexão) nos dois períodos analisados (2000-2001 e 2005-2006), foram realizadas análises de variância bi-fatorial. Os dados foram log transformados com a finalidade de normalizá-los e homogeneizar a variância.

A variabilidade ambiental foi estimada calculando a amplitude de variação dos de cada fator limnológico. Para testar a diferença da amplitude de variação entre os tipos de lagoas e os períodos analisados, também foi realizada uma análise de variância bi-fatorial. Os pressupostos de normalidade e homocedasticidade foram testados utilizando os testes de Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente. Condutividade elétrica da água e pH não foram testadas porque o pressuposto de homocedasticidade foi violado. Além destes, também não foi testada a concentração de Fósforo total porque o pressuposto de normalidade não foi alcançado.

A variabilidade temporal da comunidade zooplanctônica foi expressa tanto por aspectos qualitativos (presença e ausência temporal das espécies) quanto quantitativos (relação de dominância temporal entre as espécies), utilizando o método proposto por Anderson *et al.* (2006). Este método implementa uma medida de variabilidade entre grupos previamente definidos, calculando a variabilidade temporal da comunidade utilizando uma PCoA (Análise de Coordenada Principais), no qual um centróide para cada grupo é calculado em um espaço de coordenadas principais e as distâncias entre as unidades amostrais e seus respectivos centróides são avaliadas: maiores distâncias dos centróides expressam maior variabilidade em relação ao grupo com menores distâncias. A significância é estimada por meio de um teste de permutação. Este procedimento é um teste de homocedasticidade multivariado. Os dados foram transformados em $\log_2(x) + 1$ e os valores inexistentes (quando $x=0$) foram substituídos por zeros com a finalidade de definir uma ordem geométrica na abundância relativa entre as espécies (Anderson *et al.* 2006).

Para identificar a tendência de variabilidade temporal da comunidade em cada período analisado, foi analisada a similaridade temporal entre as amostras, tanto considerando a composição quanto a dominância entre as espécies, separadamente. Para composição, presença e ausência, foi utilizado o índice de dissimilaridade de Simpson (Legendre e

Legendre 1998). Este índice varia de zero a um, sendo que os valores próximos a zero indicam alta similaridade entre as amostragens e valores próximos a um indicam decréscimo de similaridade.

A manutenção dos postos das espécies durante cada período de coleta foi mensurada utilizando o coeficiente de correlação de Kendall. Elevados coeficientes de correlação de Kendall, com sinais positivos, indicam que as espécies mantêm suas posições em uma distribuição de abundância, sugerindo predomínio de relações ecológicas similares ao longo do tempo porque os padrões de dominância e raridade das espécies são mantidos. Valores próximos a zero indicam que a distribuição da abundância entre as espécies tem sido alterada de forma imprevisível, enquanto valores negativos indicam uma inversão no padrão de distribuição da abundância entre as espécies, sugerindo alterações ecológicas que modificam a estrutura da comunidade.

A tendência temporal da comunidade foi analisada utilizando o procedimento de análise de defasagem temporal proposta por Collins *et al.* (2000). A significância foi estimada utilizando o teste de Mantel para comparara a relação entre as matrizes de dissimilaridade e matriz de defasagem temporal. Considerando a matriz de dissimilaridade de Simpson, uma associação positiva e significativa com a defasagem temporal indica um aumento de dissimilaridade da comunidade com o tempo, sugerindo divergência da comunidade de sua configuração inicial. O inverso demonstra o aumento similaridade da comunidade ao longo do tempo. Para o coeficiente de correlação de Kendall, uma associação significativa positiva sugere que os postos de abundâncias das espécies na comunidade tendem a tornarem-se mais similares ao longo do tempo, enquanto uma associação significativa negativa indica tendência da comunidade inverter o padrão de dominância entre as espécies.

As análises de dados foram realizadas com o programa R versão 2.8.1 (Development Core Team) utilizando os pacotes “vegan” (Oksanen *et al.* 2008) e “simba” (Jurasinski 2010).

4.5 Resultados

4.5.1 Variação hidrológica

A variação do nível hidrométrico no rio Paraná durante o período de 2000-2001 foi caracterizada por pulsos de inundação com baixa intensidade e amplitude, enquanto no período 2005-2006 ocorreram pulsos de potamofase evidentes tanto com relação à intensidade quanto à amplitude (Figura 2A). No período de 2000-2001, os pulsos de potamofase alcançaram 5,07 m de intensidade máxima, 37 dias de amplitude e índice de conectividade anual variando de 0,08 (2000) a 0,03 (2001), demonstrando baixa conectividade. Por outro lado, no período de

2005-2006 a intensidade máxima foi 6,76 m, a amplitude de potamofase atingiu 154 dias e o índice de conectividade variou de 0,22 (2005) a 0,32 (2006).

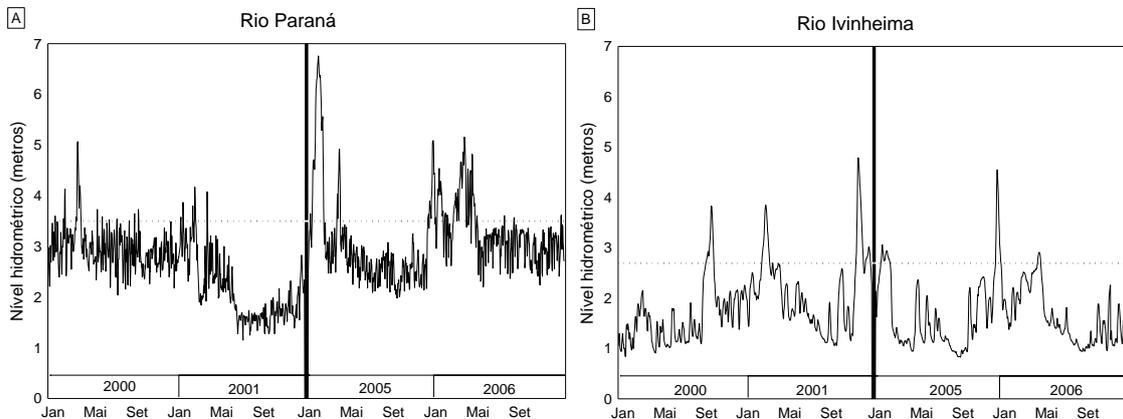


Figura 2. Variação diária do nível hidrométrico dos rios Paraná e Ivinheima durante os períodos de 2000-2001 e 2005-2006. Linha pontilhada representa o nível que transborde dos diques marginais.

No rio Ivinheima, a diferença hidrológica entre os períodos analisados foi menor do que a registrada no rio Paraná, com o período 2005-2006 mais seco do que 2000-2001 (Figura 2B). Durante 2000-2001, a intensidade máxima foi 4,79 m, a amplitude de potamofase foi de 82 dias e a conectividade variou entre 0,07 (2000) e 0,19 (2001). Em 2005-2006, a intensidade máxima foi de 4,55 m, a amplitude de potamofase foi de 56 dias e o índice de conectividade variou de 0,13 (2005) a 0,04 (2006).

4.5.2 Amplitude de variação dos fatores limnológicos

As amplitudes da temperatura da água, concentração de oxigênio dissolvido e alcalinidade total não apresentaram diferenças quanto ao tipo de lagoas ou períodos. A amplitude da concentração de clorofila *a* foi maior nas lagoas sem conexão ($F_{1,8} = 14,02$; $p = 0,005$; Figura 3A) em ambos os períodos, e também foi maior no período de 2000-2001 ($F_{1,8} = 9,57$; $p = 0,014$). A amplitude da concentração de nitrogênio total apresentou uma interação significativa ($F_{1,8} = 8,64$; $p = 0,018$; Figura 3B). Isto ocorreu porque no período de 2000-2001 as lagoas não apresentaram diferenças significativas, enquanto que no período de 2005-2006 as lagoas sem conexão tiveram maiores amplitudes de variação da concentração de nitrogênio total.

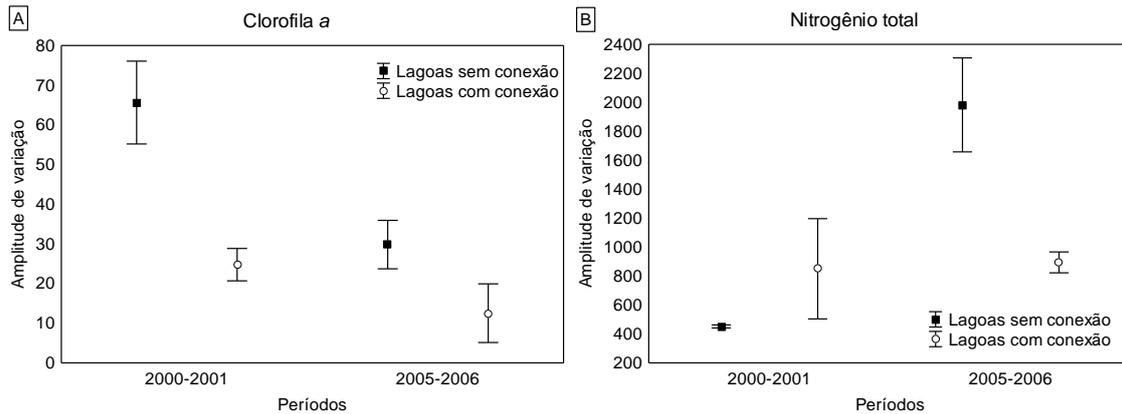


Figura 3. Média da amplitude de variação da concentração de clorofila *a* ($\mu\text{g.L}^{-1}$) (A) e concentração de nitrogênio total ($\mu\text{g.L}^{-1}$) (B) nas lagoas com e sem conexão nos dois períodos amostrados (média e erro padrão).

4.5.3 Atributos da comunidade zooplanctônica

A riqueza de espécies acumulada, por período, variou de 86 táxons na lagoa Osmar (lagoa sem conexão) a 150 táxons na lagoa Guaraná (lagoa com conexão) (Tabela 1). A riqueza de espécies diferiu entre os tipos de lagoas analisadas ($F_{1, 8} = 16,43$; $p = 0,003$), independente do período analisado (interação não significativa $F_{1, 8} = 3,64$; $p = 0,093$), com maiores valores registrados nas lagoas com conexão (Tabela 1). A abundância variou de 1×10^3 a $8504 \times 10^3 \text{ ind.m}^{-3}$ com diferenças na amplitude de variação entre os períodos apenas nas lagoas com conexão (Tabela 1).

Tabela 1: Atributos da comunidade zooplanctônica nas lagoas estudadas durante o período de 2000-2001 e 2005-2006 na planície de inundação do alto rio Paraná: S – riqueza média de espécies; * Abundância em $\text{ind.m}^{-3} \times 10^3$; sd – desvio padrão.

Tipo de lagoa	Lagoas	2000-2001			2005-2006		
		S total	S (sd)	Variação da abundância*	S total	S (sd)	Variação da abundância*
Lagoas com conexão	Garças	120	39(8)	7 – 8504	134	46(8)	1 – 24
	Guaraná	150	52(15)	14 – 1808	125	45(7)	1 – 93
	Patos	129	41(10)	38 – 369	117	43(5)	3 – 49
Lagoas sem conexão	Ventura	87	32(8)	9 – 93	107	32 (7)	1 – 276
	Fechada	111	39(5)	19 – 401	110	39(6)	6 – 151
	Osmar	86	33(10)	29 – 245	115	34(8)	1 – 575

Em geral, oito espécies foram recorrentemente dominantes nos dois períodos analisados (*Keratella cochlearis*, *Lecane proiecta*, *Hexarthra mira*, *Moina minuta*, *Bosmina hagmanni*, *Ceriodaphnia cornuta*, *Notodiptomus amazonicus* e *Thermocyclops minutus*).

Apenas a lagoa das Garças teve uma espécie que permaneceu dominante (*N. amazonicus*) nos períodos analisados (Tabela 2).

Tabela 2: Espécies dominantes de cada grupo zooplanctônico (Rotífera, Cladocera e Copepoda) das lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná durante o período de 2000-2001 e 2005-2006.

	2000-2001	2005-2006
Garças	<i>Lecane proiecta</i> , <i>Keratella tropica</i> , <i>Filinia longiseta</i> , <i>K.cochlearis</i> , <i>Bosmina hagmanni</i> , <i>Diaphanosoma spinulosum</i> , <i>Notodiaptomus amazonicus</i> e <i>Thermocyclops minutus</i> .	<i>Conochilus natans</i> , <i>Synantherina spinosa</i> , <i>Poliartra vulgaris</i> , <i>D.birgei</i> , <i>Bosminopsis deitersi</i> , <i>N.amazonicus</i> e <i>T.deciapiens</i> .
Guaraná	<i>Brachionus mirus</i> , <i>B.dolabratus</i> , <i>B.falcatus</i> , <i>Kellicotia bostoniensis</i> , <i>P.dolicoptera</i> , <i>C.coenobasis</i> , <i>B.hagmanni</i> , <i>C.cornuta</i> , <i>Moina minuta</i> , <i>N.amazonicus</i> e <i>T.minutus</i> .	<i>F.longiseta</i> , <i>P.dolicoptera</i> , <i>C.coenobasis</i> , <i>F.terminalis</i> , <i>M.minuta</i> , <i>B.deitersi</i> , <i>C.cornuta</i> , <i>B.longirostris</i> e <i>N.amazonicus</i> , <i>T.minutus</i> .
Patos	<i>F.opoliensis</i> , <i>Hexarthra mira</i> , <i>Lecane proiecta</i> , <i>F.longiseta</i> , <i>B.hagmanni</i> , <i>Ceriodaphnia cornuta</i> , <i>M.minuta</i> , <i>B.deitersi</i> , <i>N.amazonicus</i> e <i>T.minutus</i> .	<i>F.terminalis</i> , <i>H.intermedia</i> , <i>Synchaeta oblonga</i> , <i>F.opoliensis</i> , <i>H.mira</i> , <i>C.cornuta</i> , <i>M.minuta</i> , <i>Daphnia gessneri</i> , <i>T.minutus</i> e <i>T.deciapiens</i> .
Ventura	<i>Phompholix complanata</i> , <i>B.falcatus</i> , <i>H.mira</i> , <i>S.pectinita</i> , <i>C.cornuta</i> , <i>B.hagmanni</i> , <i>M.minuta</i> , <i>B.deitersi</i> , <i>T.deciapiens</i> e <i>N.amazonicus</i> .	<i>P.trilobata</i> , <i>B.calyciflorus</i> , <i>C.cornuta</i> , <i>B.hagmanni</i> , <i>M.minuta</i> , <i>T.minutus</i> e <i>N.amazonicus</i> .
Fechada	<i>F.opoliensis</i> , <i>B.mirus</i> , <i>H.mira</i> , <i>F.longisetus</i> , <i>L.proiecta</i> , <i>B.hagmanni</i> , <i>M.minuta</i> , <i>C.cornuta</i> , <i>N.amazonicus</i> e <i>T.minutus</i> .	<i>L.proiecta</i> , <i>K.cochlearis</i> , <i>F.terminalis</i> , <i>B.dolabratus</i> , <i>B.falcatus</i> , <i>M.minuta</i> , <i>C.cornuta</i> , <i>D.gessneri</i> e <i>N.amazonicus</i> , <i>T.deciapiens</i> .
Osmar	<i>T.cylindrica</i> , <i>K.lenzi</i> , <i>C.coenobasis</i> , <i>K.cochlearis</i> , <i>B.hagmanni</i> , <i>C.cornuta</i> , <i>D.spinulosum</i> , <i>N.amazonicus</i> e <i>T.minutus</i> .	<i>K.cochlearis</i> , <i>B.falcatus</i> , <i>K.tropica</i> , <i>T.cylindrica</i> , <i>B.hagmanni</i> , <i>M.minuta</i> , <i>T.deciapiens</i> e <i>T.minutus</i> .

4.5.4 Variabilidade da comunidade zooplanctônica

A variabilidade temporal da comunidade zooplanctônica nas lagoas com conexão diferiu entre os períodos analisados (Figura 4), com menor variabilidade durante o período de 2005-2006, para as lagoas Guaraná e Garças, e 2000-2001 na lagoa dos Patos. Nas lagoas sem conexão, a variabilidade temporal da estrutura da comunidade zooplanctônica não diferiu entre os períodos, mostrando que nestes locais a variabilidade temporal da estrutura da comunidade foi mais semelhante entre os dois períodos hidrológicos. Na lagoa Osmar, embora a área formada no primeiro período pela representação gráfica (Figura 4F) tenha sido relativamente maior do que a área do segundo, o teste multivariado não detectou diferenças significativas (em 2000-2001 o número de amostras foi menor por causa do completo dessecamento desta lagoa).

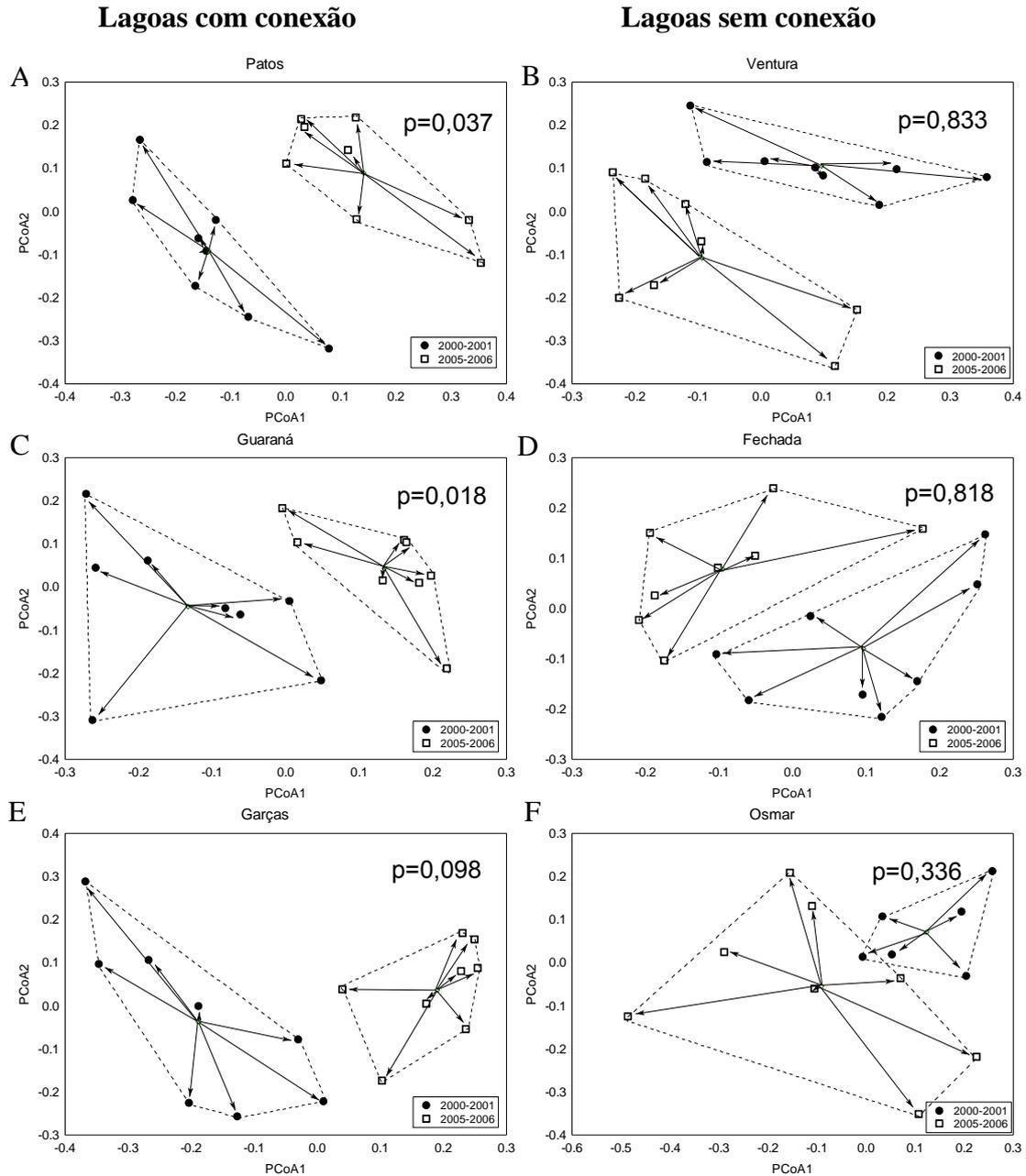


Figura 4. Representação bi-dimensional da PCoA da estrutura da comunidade zooplancônica em dois períodos hidrológicos na planície de inundação do Alto rio Paraná. Os escores representam os diferentes meses de amostragens entre os períodos analisados. *P*-valor das diferenças entre os períodos.

4.5.5 Tendência temporal da composição

As lagoas com conexão tiveram relação positiva entre a matriz do coeficiente de dissimilaridade e a matriz de defasagem temporal (Mantel, Tabela 3), durante os períodos mais secos (2000-2001 para as lagoas Garças e do Guaraná, e 2005-2006 para a lagoa dos Patos). Isto sugere que nos períodos mais secos, a comunidade zooplancônica das lagoas com

conexão divergiu temporalmente alterando sua composição de espécies, enquanto no período de inundação a composição não apresentou tendência de modificação temporal.

As lagoas sem conexão não tiveram um padrão de dissimilaridade temporal (Tabela 3) tendo em vista que a lagoa Osmar não teve tendência de variação da comunidade ao longo do tempo nos dois períodos analisados; a lagoa Fechada tendeu para um aumento de dissimilaridade apenas durante o período de 2005-2006; e, a lagoa Ventura tendeu há um aumento de dissimilaridade nos dois períodos de amostragem.

Tabela 3: Resultado do teste de Mantel entre a matriz de defasagem temporal e a matriz do coeficiente de similaridade de Simpson nos diferentes tipos de lagoas (com e sem conexão) da planície de inundação em períodos hidrológicos diferentes. Número de meses é igual a oito nos dois períodos analisados (exceto Osmar em 2000-2001, com seis amostragens porque a lagoa estava seca).

<i>Lagoas com conexão</i>			<i>Lagoas sem conexão</i>		
	<i>r</i> -Mantel	<i>p</i> value		<i>r</i> -Mantel	<i>p</i> value
Guaraná			Fechada		
2000-2001	0,454	0,013	2000-2001	0,068	0,343
2005-2006	0,010	0,457	2005-2006	0,298	0,038
Garças			Osmar		
2000-2001	0,683	0,002	2000-2001	-0,381	0,935
2005-2006	0,095	0,290	2005-2006	0,037	0,551
Patos			Ventura		
2000-2001	0,050	0,393	2000-2001	0,303	0,065
2005-2006	0,528	0,002	2005-2006	0,463	0,021

4.5.6 Tendência temporal da abundância relativa

As lagoas conectadas apresentaram relação negativa (Tabela 4) entre as matrizes de similaridade de Kendall e defasagem temporal, durante o período mais seco (2000-2001 para as lagoas Garças e Guaraná, e 2005-2006 para a lagoa Patos). Assim, a ausência de inundação produziu uma alteração temporal na dominância da comunidade, invertendo a distribuição de abundância das espécies ao longo do tempo nas lagoas com conexão. Por outro lado, nenhuma tendência temporal foi registrada nas comunidades nas lagoas conectadas durante os períodos hidrométricos mais cheios, indicando que sob maiores amplitudes de inundação, a distribuição dos postos de abundância das espécies é indiferente a defasagem temporal.

As lagoas sem conexão tiveram resultados diferenciados de inversão dos postos das espécies com relação aos períodos analisado (Tabela 4). Na lagoa Osmar não houve associação da defasagem temporal das amostragens com a matriz de correlação de Kendall; a lagoa Fechada apresentou tendência negativa apenas durante o período de 2005-2006; e, a lagoa Ventura teve tendência de inversão dos postos nos dois períodos amostrados.

Tabela 4: Resultado do teste de Mantel entre a matriz de defasagem temporal e a matriz do coeficiente de similaridade de Kendall nos diferentes tipos de lagoas (com e sem conexão) da planície de inundação em períodos hidrológicos diferentes. Número de meses é igual a oito nos dois períodos analisados (exceto Osmar em 2000-2001, com seis amostragens porque a lagoa estava seca).

<i>Lagoas com conexão</i>			<i>Lagoas sem conexão</i>		
	<i>r</i> -Mantel	<i>p</i> value		<i>r</i> -Mantel	<i>p</i> value
Guaraná			Fechada		
2000-2001	-0,567	0,001	2000-2001	0,150	0,787
2005-2006	-0,279	0,102	2005-2006	-0,620	0,002
Garças			Osmar		
2000-2001	-0,721	0,001	2000-2001	-0,122	0,344
2005-2006	-0,066	0,292	2005-2006	0,079	0,335
Patos			Ventura		
2000-2001	0,045	0,566	2000-2001	-0,343	0,044
2005-2006	-0,394	0,024	2005-2006	-0,397	0,028

4.6 Discussão

O regime de inundações na planície do Alto rio Paraná foi caracterizado por anomalias no regime hidrológico durante o período de 2000-2001, quando uma seca atípica ocorreu na região. Este período coincidiu com o evento climático La Niña (que diminuiu o volume de precipitação e o nível hidrométrico na região) e o período posterior ao barramento do rio Paraná para a operação de um reservatório localizado à montante. Esta variação na dinâmica natural da inundação compromete a biodiversidade local porque, juntamente com a heterogeneidade de hábitat o pulso de inundação é responsável pelo funcionamento e manutenção da biodiversidade dos sistemas rio-planície de inundação (Neiff 1990; Junk *et al.* 1989; Ward e Tockner 2001),

A variabilidade temporal da comunidade zooplanctônica foi diferente entre os períodos analisados nas lagoas conectadas, as quais tiveram maior variabilidade no período mais seco (ou seja, maior dispersão entre amostragens no tempo; ver Figura 4). Como indicado pelos testes de Mantel, a ausência de inundações modificou a composição da comunidade devido ao aumento da dissimilaridade temporal, e, promoveu inversão da distribuição das abundâncias das espécies. Isto significa que nas lagoas conectadas a comunidade zooplanctônica diverge com o prolongamento da seca alterando a composição e o padrão de dominância das espécies. Provavelmente, a recorrência de inundações nas lagoas com conexão mantém condições ambientais que favorecem a menor variabilidade da comunidade, e, portanto, a ausência de inundações, como evidenciado no período de 2000-2001 para as lagoas Garças e Guaraná e

2005-2006 para a lagoa dos Patos, produziu um efeito perturbador aumentando a variabilidade da comunidade.

Um dos efeitos das inundações nas planícies de inundação é tamponar a variabilidade local, principalmente nas lagoas com conexão, porque a constante entrada de água mantém o “input” de nutrientes (Roberto *et al.* 2009; Hein *et al.* 2003), e, conseqüentemente, deixa o espectro de variação ambiental mais estreito e constante porque diminui a amplitude de variação das características limnológicas (Figura 3). Em resposta, as comunidades variam menos porque o espectro de condições ambientais é mantido sob uma faixa de variação constante (Bengtsson *et al.* 1997), resultando em uma menor variação da amplitude de nichos das espécies (Hutchinson 1957) e, conseqüentemente, menor taxa de substituição temporal. Porém, na ausência de inundações processos autóctones de produtividade superam os processos alóctones de entrada de energia (Hein *et al.* 2003), promovendo um aumento da variação ambiental, e conseqüentemente, das comunidades (Bengtsson *et al.* 1997).

Nas lagoas sem conexão, a variabilidade temporal da comunidade zooplanctônica (Figura 4) não foi diferente entre os períodos analisados. Entretanto, na lagoa Fechada foi observada diferentes tendências temporais da comunidade entre os períodos: no período de 2005-2006 houve um aumento da dissimilaridade temporal e inversão no padrão de distribuição das espécies. As lagoas sem conexão apresentaram maior variabilidade das condições ambientais (maiores amplitudes de variação das concentrações de clorofila *a* e nitrogênio total), principalmente, dos fatores limnológicos relacionados com o grau de trofia do ambiente. Tal variabilidade ambiental promove uma maior taxa de substituição de espécies devido ao paracionamento temporal de nicho (Shurin *et al.* 2010), permitindo a persistência de comunidades multiespecíficas ao longo do tempo (Lehman e Tilman 2000), que mantêm a elevada variabilidade natural das comunidades. Nesta perspectiva, a variabilidade das comunidades nas lagoas sem conexão é naturalmente elevada porque estes locais estão recorrentemente experimentando condições que excedem o limite de tolerância de algumas espécies (Shurin *et al.* 2007; Shurin *et al.* 2010), de forma que, condições que desfavoreçam o desenvolvimento de algumas populações são requeridas para o desenvolvimento de outras.

O resultado das lagoas sem conexão apresentarem maior variabilidade do que lagoas com conexão não é intuitivo porque o ambiente conectado está sujeito a constantes flutuações no nível hidrométrico do rio, dando a impressão de maior variabilidade. No entanto, outros estudos mostraram maior variabilidade limnológica em lagoas sem conexão (Hein *et al.* 2003; Junk e Wantzen 2004). Desta forma, a conectividade é uma característica das planícies de inundação que define a amplitude de variação ambiental nas lagoas com e sem conexão. Isto

ocorre porque a constante troca de água entre as lagoas conectadas possibilita maior similaridade temporal das características ambientais, enquanto que, as lagoas sem conexão funcionam como sistemas mais fechados com uma dinâmica própria, que apresenta menor similaridade temporal das condições ambientais. Sob este cenário, as comunidades nas lagoas sem conexão flutuam com diferentes tendências, resultando em uma maior variabilidade e dissimilaridade regional porque as condições limnológicas desenvolvidas por cada local, especificamente, conduzem distintos processos sucessionais da comunidade (Jenkins e Buikema Jr 1998; Junk e Wantzen 2004; Thomaz *et al.* 2007).

No presente estudo não foi avaliado como as interações entre as espécies contribuíram para os padrões de variabilidade das comunidades (como sugerido pelo modelo de competição por recurso (Lehman e Tilman 2000)), mas sugeriu-se que a variabilidade da comunidade resulta de interações das espécies com o ambiente, que pode ser devido a diferenças na sensibilidade das espécies às flutuações ambientais (Ives *et al.* 1999).

Algumas definições trazem os distúrbios como eventos discretos que causam abruptas alterações nas comunidades (Sousa 1984; White e Pickett 1985; Flöder e Sommeer 1999). Em planícies de inundação o pulso de inundação é frequentemente tido como distúrbio porque altera a estrutura das comunidades por meio da remoção de indivíduos (Baranyi *et al.* 2002;). Mas recentes estudos também mostraram o pulso de inundação como um agente estimulante de algumas populações e da diversidade (Mihaljevic *et al.* 2009; Paidere *et al.* 2007). Há também abordagens que consideram as inundações como eventos regulares sazonais e que, portanto não seriam agentes perturbadores (Huszar e Reynoldes 1997). Se a inundação em uma planície de inundação é um distúrbio, este distúrbio é um componente do sistema (Hobbs e Huenneke, 1992), que auxilia na manutenção dos processos ecológicos e das altas biodiversidades dos sistemas rios-planície de inundação (Junk *et al.* 1989; Ward e Tockner 2001). Hobbs e Huenneke (1992) sugeriram que a diversidade de espécies nativas em uma paisagem será maior quando os distúrbios ocorrerem em suas frequências e padrões históricos. Desta forma, ausência destes distúrbios aumenta a variabilidade temporal das comunidades podendo configurar uma situação de estresse, comprometendo a biodiversidade local, como registrado no presente estudo, em que nas lagoas conectadas, a comunidade tem sua variabilidade afetada na ausência de inundação, ou seja, o padrão histórico de distúrbio não existiu.

Os efeitos dos distúrbios sobre a dinâmica temporal da comunidade podem ser: produzir uma convergência devido ao aumento da similaridade temporal; ou, divergência, no qual as comunidades tornam-se menos similares temporalmente. Houseman *et al.* (2008)

também observaram divergência da comunidade, mas os distúrbios foram remoção de espécies e fertilização. No estudo citado acima, a divergência resultou da formação de estados múltiplos na comunidade, ou seja, comunidades menores com dinâmicas próprias. Esta divergência (maior dispersão) pode ser um ajuste da comunidade a um novo estado de equilíbrio, como proposto pelos estados estáveis alternativos (Van Nes e Scheffer 2007).

Em geral, as lagoas sem conexão não apresentaram diferenças quanto à variabilidade temporal da comunidade e nem diferentes tendências entre os períodos (exceto a lagoa Fechada). Assim, as comunidades nestes locais apresentam elevada variabilidade independente do nível hidrométrico. Por outro lado, as comunidades das lagoas com conexão apresentaram um resultado diferenciado, sendo mais dependentes da variabilidade hidrométrica do rio. Este contexto sugere que as comunidades das lagoas sem conexão são naturalmente mais variáveis persistindo temporalmente mesmo na ausência inundações. Desta forma, sugere-se que sejam comunidades mais resilientes, uma vez que, sua variabilidade natural é mantida quando pulsos estão presentes ou quando também são ausentes; e apresentam tendências de variação das comunidades menos evidentes que as lagoas com conexão.

Estudos em rios sugerem que a estabilidade das comunidades é maior onde as condições ambientais são relativamente constantes (Milner *et al.* 2006; Brown *et al.* 2006; Scarsbrook 2002). Entretanto, sob uma escala de variação anual, ou do ciclo hidrosedimentológico, isto não implica que situações estáveis sejam destituídas de variabilidade da comunidade porque em planícies de inundação, situações estáveis são aquelas em que a variabilidade temporal natural é mantida. Nesta perspectiva, a dinâmica natural da comunidade (por exemplo: presença de pulsos de inundação para as lagoas com conexão) deve ser uma característica considerada nos estudos de variabilidade temporal em planícies.

4.7 Considerações finais

As comunidades das lagoas de planície de inundação são naturalmente resilientes. Porém as comunidades presentes nas lagoas com conexão sofrem mais do que as comunidades nas lagoas sem conexão quando secas atingem a região. As secas longas configuram uma situação de estresse para a comunidade zooplancônica nas lagoas com conexão, enquanto nas lagoas sem conexão permanente com o rio, o efeito da seca é atenuado pela elevada variabilidade natural destes locais.

Este trabalho sugeriu que a estabilidade das comunidades tem um componente de ajuste com às flutuações ambientais locais. Se uma comunidade local tem baixa amplitude de variação natural, sua estabilidade é afetada quando um evento externo excede o alcance normal de variação da comunidade. Por outro lado, comunidades presentes em ambientes com variações recorrentes podem tornar-se instáveis quando deixam de ocorrer tais flutuações. Assim, a dinâmica de inundação é uma importante característica para manter a estabilidade da comunidade zooplanctônica nos sistemas rio-planície de inundação.

Referências

- Agostinho A, Thomaz S, Gomes L (2004) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Int J Ecohydrol Hydrobiol* 4:255-268.
- Anderson MJ, Ellingsen KE, McArdle BH (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecol Lett* 9:683-693.
- Angeler DG, Moreno JM (2007) Zooplankton community resilience after press-type anthropogenic stress in temporary ponds. *Ecol Appl* 17:1105-1115.
- Baranyi C, Hein T, Holarek C, Keckeis S, Schiemer F (2002) Zooplankton biomass and community structure in a Danube River floodplain system: effects of hydrology. *Freshw Biol* 47:473-482.
- Behrend RD, Fernandes SE, Fujita DS, Takeda aM (2009) Eight years of monitoring aquatic Oligochaeta from the Baía and Ivinhema Rivers. *Braz J Biol* 69:559-571.
- Bengtsson J, Baillie S, Lawton J (1997) Community variability increases with time. *Oikos*:249-256.
- Bergamin H, Reis B, Zagatto E (1978) A new device for improving sensitivity and stabilization in flow injection analysis. *Anal Chim Acta* 97:427-431.
- Brown L, Milner A, Hannah D (2006) Stability and persistence of alpine stream macroinvertebrate communities and the role of physicochemical habitat variables. *Hydrobiologia* 560:159 - 173.
- Brown JH, Whitham TG, Morgan Ernest SK, Gehring Ca (2001) Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: long-term experiments. *Science (New York, N.Y.)* 293:643-650.
- Carmouze J (1994) O Metabolismo dos Ecossistemas Aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas. Edgard Blücher/FAPESP.

- Collins S, Micheli F, Hartt L (2000) A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. *Oikos* 91:285-293.
- Elmoor-Loureiro L (1997) Manual de identificação de cladóceros Limnicos do Brasil. Universa, Brasília.
- Fernandes R, Agostinho AA, Ferreira EA, Pavanelli CS, Suzuki HI, Lima DP, Gomes LC (2009) Effects of the hydrological regime on the ichthyofauna of riverine environments of the Upper Paraná River floodplain. *Braz J Biol* 69:669-680.
- Flöder S, Sommer U (1999) Diversity in planktonic communities: an experimental test of the intermediate disturbance hypothesis. *Limnol Oceanogr* 44:1114-1119.
- Fraterrigo JM, Rusak JA (2008) Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes. *Ecol Lett* 11:756-770.
- Golterman HL, Clymo RS, Ohnstad MA (1978) *Methods for Physical & Chemical Analysis for Fresh Waters.*: IBP Handbook no. 8. Blackwell Scientific Publ. Oxford. GB.
- Hein T, Baranyi C, Herndi G, Wanek W, Schiemer F (2003) Allochthonous and autochthonous particulate organic matter in floodplains of the River Danube: the importance of hydrological connectivity. *Freshw Biol* 48:220-232.
- Hobbs R, Huenneke L (1992) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conserv Biol* 6:324-337.
- Houseman GR, Mittelbach GG, Reynolds HL, Gross KL (2008) Perturbations alter community convergence, divergence, and formation of multiple community states. *Ecology* 89:2172-80.
- Hutchinson G (1957) Concluding remarks. *Population studies: Animal ecology and demography. Cold Spring Harbor Symp Quant Biol* 22:415-427
- Huszar V, Reynolds C (1997) Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Pará, Brasil): responses to gradual environmental change. *Hydrobiologia* 346:169-181.
- Ives A, Gross K, Klug J (1999) Stability and variability in competitive communities. *Science* 286:542-286.
- Jenkins D, Buikema Jr A (1998) Do similar communities develop in similar sites? A test with zooplankton structure and function. *Ecol Monogr* 68:421-443.
- Junk W, Wantzen K (2004) The flood pulse concept: new aspects, approaches, and applications—an update. In: *Proceedings of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries. FAO Regional Office for Asia and the Pacific*RAP Publication, p. 117-140.

- Junk W, Bayley P, Sparks R (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. J. Fish Aquat Sci* 106:110–127.
- Jurasinski G (2010) A Collection of functions for similarity analysis of vegetation data. R package version 1.8-8. Online at: <http://r-forge.r-project.org/projects/vegan>.
- Koste W (1978) Rotatoria die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voight. Monogononta. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Landres P, Morgan P, Swanson F (1999) Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecol Appl* 9:1179-1188.
- Lansac-Tôha F, Bonecker C, Velho L, Simões N, Dias J, Alves G, Takahashi E (2009) Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies. *Braz J Biol* 69:145–190.
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology. Elsevier Science Ltd.
- Lehman C, Tilman D (2000) Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities. *Am Nat* 156:534-552.
- Matsumura-Tundisi T (1986) Latitudinal distribution of Calanoida copepods in freshwater aquatic systems of Brazil. *Rev Bras Biol=Braz J Biol* 46:527–553.
- McCann K (2000) The diversity-stability debate. *Nature* 405:228–233.
- Mihaljević M, Stević F, Horvatić J, Hackenberger Kutuzović B (2008) Dual impact of the flood pulses on the phytoplankton assemblages in a Danubian floodplain lake (Kopački Rit Nature Park, Croatia). *Hydrobiologia* 618:77-88.
- Milner A, Conn S, Brown L (2006) Persistence and stability of macroinvertebrate communities in streams of Denali National Park, Alaska: implications for biological monitoring. *Freshw Biol* 51:373-387.
- Neiff J (1990) Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15:424-441.
- Neiff J (1995) Large rivers of South America: toward the new approach. *Verein Theor Ang Limnol* 26:167-180.
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Stevens M (2007) vegan: Community Ecology Package. R package version 1.8-8. Online at: <http://r-forge.r-project.org/projects/vegan>.
- Paidere J, Gruberts D, Škute A, Druvietis I (2007) Impact of two different flood pulses on planktonic communities of the largest floodplain lakes of the Daugava River (Latvia). *Hydrobiologia* 592:303-314.
- Palmer M, Hakenkamp C, Nelson-Baker K (1997) Ecological heterogeneity in streams: why variance matters. *J North Am Benthol Soc* 16:189–202.

- Pringle C (2001) Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: A global perspective. *Ecol Appl* 11:981–998.
- Reid J (1985) Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bol Zoo* 9:17-143.
- Roberto MC, Santana NN, Thomaz SM (2009) Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Braz J Biol* 69:717-25.
- Rocha, PC, 2002. Dinâmica dos canais no sistema rio–planície fluvial do alto rio Paraná, nas proximidades de Porto Rico-PR. Maringá: Universidade Estadual de Maringá. 169p. Tese de Doutorado.
- Rodrigues LC, Train S, Bovo-Scomparin VM, Jati S, Borsalli CC, Marengoni E (2009) Interannual variability of phytoplankton in the main rivers of the Upper Paraná River floodplain, Brazil: influence of upstream reservoirs. *Braz J Biol* 69:501-516.
- Scarsbrook M (2002) Persistence and stability of lotic invertebrate communities in New Zealand. *Freshw Biol* 47:417-431.
- Segers H (1995) Rotifera: the Lecanidae (Monogonta). Guides to the identification of the micro invertebrates of the continental water of the world. SPB Academic Publishing, p.226.
- Shurin J, Arnott S, Hillebrand H, Longmuir A, Pinel-Alloul B, Winder M, Yan N (2007) Diversity-stability relationship varies with latitude in zooplankton. *Ecol Lett* 10:127-134.
- Shurin JB, Winder M, Adrian R, Keller WB, Matthews B, Paterson AM, Paterson MJ, Pinel-Alloul B, Rusak JA, Yan ND (2010) Environmental stability and lake zooplankton diversity - contrasting effects of chemical and thermal variability. *Ecol Lett* 13:453-463.
- Sousa W (1984) The role of disturbance in natural communities. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 15:353–391.
- Souza Filho E (2009) Evaluation of the Upper Parana River discharge controlled by reservoirs. *Braz J Biol* 69:707–716.
- Souza-Filho EE, Stevaux JC (1997) Geologia e geomorfologia do complexo rio Baía, Curutuba e Ivinheima. In: Vazzoler AE, Agostinho AA, Hann NS A planície de inundação do alto Rio Paraná: Aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. EDUEM, Maringá, p. 3 - 46.
- Thomaz SM, Bini LM, Bozelli RL (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579:1-13.

- Thomaz, SM, Pagioro, TA, Bini, LM, Roberto, MC and Rocha, RRA, 2004. Limnology of the Upper Paraná Floodplain habitats: patterns of spatio-temporal variations and influence of the water levels. In Agostinho, AA, Rodrigues, L, Gomes, LC, Thomaz, SM and Miranda, LE (Eds.). Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain. Maringá: Eduem. p. 37-42.
- Tockner K, Pennetzdorfer D, Reiner N, Schiemer F, Ward J (1999) Hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danube, Austria). *Freshw Biol* 41:521-535.
- Tomanik E, Paiola L, Martinez-Fernández J, Fernandes S (2009) Environmental changes and human work in the region of the Upper Paraná River floodplain: processes and interactions. *Braz J Biol* 69:583–589.
- Vinebrooke RD, Cottingham KL, Norberg J, Scheffer M, Dodson SI, Maberly SC, Sommer U (2004) Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *Oikos* 104:451.
- Ward J, Stanford J (1995) The serial discontinuity concept: extending the model to floodplain rivers. *Regul Riv* 10:159-168.
- Ward J, Tockner K (2001) Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshw Biol* 46:807-819.
- White P, Pickett S (1985) Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In: Pickett S, White P. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic press, San Diego, p. 3 -13.
- Van Nes EH, Scheffer M (2007) Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584:455-466.