

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

ALFONSO PINEDA BARBOSA

**Como o espaço e múltiplas escalas temporais  
estruturam a diversidade planctônica?**

Maringá  
2018

ALFONSO PINEDA BARBOSA

**Como o espaço e múltiplas escalas temporais  
estruturam a diversidade planctônica?**

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

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Dr.<sup>a</sup> Luzia Cleide Rodrigues

Maringá  
2018

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

P649c Pineda Barbosa, Alfonso, 1984-  
Como o espaço e múltiplas escalas temporais estruturam a diversidade planctônica? /  
Alfonso Pineda Barbosa.-- Maringá, 2018.  
77 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade  
Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2018.  
Orientadora: Dr.<sup>a</sup> Luzia Cleide Rodrigues.

1. Plâncton de água doce - Comunidades, Ecologia de - Amazonas, Rio, Bacia. 2.  
Plâncton de água doce - Comunidades, Ecologia de - Paraná, Rio, Bacia. I. Universidade  
Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em  
Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -577.60981  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

ALFONSO PINEDA BARBOSA

**Como o espaço e múltiplas escalas temporais  
estruturam a diversidade planctônica?**

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

COMISSÃO JULGADORA

Dr.<sup>a</sup> Luzia Cleide Rodrigues  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Luis Mauricio Bini  
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Prof. Dr. Nadson Ressayé Simões  
Universidade Federal do Sul da Bahia (UFSB)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Liliana Rodrigues  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Roger Paulo Mormul  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 7 de março de 2018

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

*Dedico esse trabalho a todos aqueles  
que nesses quatro anos alimentaram  
minhas alegrias.*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço enormemente as instituições que apoiaram esse trabalho e minha formação acadêmica durante o doutorado: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Universidade Estadual de Maringá (UEM), Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) e Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

Agradeço aos pesquisadores que forneceram os dados que foram analisados nesse trabalho: aos laboratórios de zooplâncton e protozoários da UEM, doutores Felipe Velho e Cláudia Bonecker (programa PELD) e à empresa ENERGIA SUSTENTÁVEL DO BRASIL – ESBR.

Agradeço às pessoas que aceitaram ser parte da banca de defesa da minha tese.

Agradeço o apoio nas análises, revisão de conceitos e sugestões às doutoras Jascieli Bortolini, Juliana Dias, Bianca Segovia, Larissa Pereira e Rosa Maria Dias.

Estou muito agradecido com o pessoal do laboratório de fitoplâncton: Aline, Bárbara, Geovani, Jasci, Luciane, Luzia, Patricia, Susi e Yasmin. Desde o fundo do meu coração, agradeço por serem meus mestres, por permitirem trabalhar com vocês e por me aguentar.

Agradeço às pessoas maravilhosas que conheci nesses quatro anos no Brasil e que fizeram minha vida mais divertida. Estou muito agradecido por me permitirem fazer parte das suas existências e por sempre estar por perto. É difícil para mim agradecer por coisas específicas, mas saibam que estou muito grato de cada um de vocês. A Camila, a nega mais linda e a sua família, pelo carinho, paciência e apoio sempre. A Ángela, David, Óscar, Aleja e Mirtha por serem minha família colombiana no Brasil. A Bárbara pelo carinho e a disposição sempre.

Lu, eu agradeço muito todas as coisas que você fez e faz por mim, por ser minha orientadora, mestre, amiga e família. Muito obrigado por tua confiança e por incentivar minhas ideias sempre. Agradeço também ao Rai e a família Rodrigues por me acolher sempre.

Peço desculpas se esqueci de mencionar seu nome aqui, meu/minha amig@, mas quero que saiba que se um dia compartilhamos uma risada genuína e uma cerveja de verdade, você contribuiu para esse trabalho fortalecendo minha saúde mental kkkkk, e por isso agradeço.

Finalmente agradeço à minha mãe e ao meu pai por me ensinar a sorrir sempre.

*“The improvement of understanding is for two ends:  
first, our own increase of knowledge; secondly, to  
enable us to deliver that knowledge to others”*

John Locke

## **Como o espaço e múltiplas escalas temporais estruturam a diversidade planctônica?**

### **RESUMO**

Investigou-se os processos que influenciam a diversidade de comunidades planctônicas no espaço e no tempo. Avaliou-se na primeira abordagem o efeito de diferentes escalas temporais sobre a estrutura de comunidades planctônicas (ciliados, zooplâncton e fitoplâncton). Utilizou-se como modelo duas lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná e uma série de dados de 15 anos. Os resultados obtidos indicaram que a variação da comunidade em escalas temporais finas (meses) e amplas (anos) tem grande importância para a diversidade de plâncton em lagoas de planície de inundação. No entanto, os processos que influenciam as mudanças na composição variam entre as comunidades. O fitoplâncton e o zooplâncton parecem responder a processos deterministas (disponibilidade de recursos e herbivoria), enquanto que a variação dos ciliados parece ser influenciada principalmente por processos estocásticos. Na segunda abordagem, avaliou-se o efeito da construção de um barramento sobre os padrões espaciais e temporais do plâncton (zooplâncton e fitoplâncton). Analisou-se também, como a influência da dispersão e o ambiente sobre essas comunidades muda no tempo. Os resultados obtidos indicaram que a construção de um reservatório afeta negativamente a diversidade regional do plâncton por diminuir a variação no espaço e no tempo das comunidades. E também, que a variação espacial das comunidades foi controlada principalmente por processos ambientais antes do barramento, e por processos espaciais associados com alta dispersão após o barramento devido ao aumento da conectividade.

**Palavras-chave:** ENSO. Metacomunidades. Partição aditiva da diversidade. Nicho. Mapas de autovetores assimétricos.



## **How the space and several temporal scales structure the plankton diversity?**

### ***ABSTRACT***

In this study, we investigate the processes that influence the diversity of planktonic communities in space and time. We split the research into two approaches. In the first, we evaluated the effect of different temporal scales on the structure of planktonic communities (ciliates, zooplankton and phytoplankton). We used as model two lakes located at the Upper Paraná River floodplain, and a data time series of 15 years. The results suggested that community variation in both fine (months) and broad (years) temporal scales had a high importance for plankton diversity in floodplain lakes. However, the processes that influenced the composition changes varied among communities. Phytoplankton and zooplankton seem to respond to deterministic processes (resource availability and grazing), while variation of ciliates seems to be influenced mainly by stochastic processes. In the second approach, we evaluated the effect of the construction of a reservoir on the spatial and temporal patterns of plankton (zooplankton and phytoplankton). In this study, we were also interested in analyzing how the influence of dispersion and the environment on these communities changes over time. The results suggested that the construction of a reservoir adversely affects the regional diversity of the plankton by reducing the variation in the space and time of the communities. Also, that the spatial variation of the communities was controlled primarily by environmental processes before the reservoir construction, and by spatial processes associated with high dispersion after the damming because of the increased connectivity.

***Keywords:*** ENSO. Metacommunities. Additive partitioning of the diversity. Niche. Asymmetric eigenvector maps.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da  
publicação científica “*Freshwater biology*”.

Disponível em:

<<http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/%28ISSN%291365-2427/homepage/ForAuthors.html>>

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b>	12
	<b>REFERÊNCIAS</b>	14
<b>2</b>	<b>DISENTANGLING THE IMPORTANCE OF TEMPORAL SCALES TO PLANKTON DIVERSITY IN FLOODPLAIN LAKES</b>	16
2.1	INTRODUCTION	16
2.2	METHODS	19
2.2.1	Study area	19
2.2.2	Sampling and data analyses	21
2.2.2.1	Plankton community	21
2.2.2.2	Environmental variables	21
2.2.2.3	Data analysis	22
2.3	RESULTS	25
2.3.1	Environmental characterization	25
2.3.2	Plankton communities	27
2.3.3	Importance of $\alpha$ and $\beta$ components to the $\gamma$ – diversity of planktonic communities	27
2.3.4	Predictors of planktonic communities	29
2.4	DISCUSSION	30
2.4.1	The $\alpha$ diversity of planktonic communities	30
2.4.2	Importance of temporal scales on planktonic communities	31
2.4.3	Factors driving community composition across time	32
2.4.4	Conclusions	34
	<b>REFERENCES</b>	34
	APPENDIX A - S1. Predictors selected by the forward selection procedure and used in the variation	40
	APPENDIX B - S2. Predictors selected by the forward selection procedure and used in the variation	42
	APPENDIX C – S3. Predictors selected by the forward selection procedure and used in the variation	43
<b>3</b>	<b>A FORMAÇÃO DE UM RESERVATÓRIO TROPICAL AFETA OS COMPONENTES DA DIVERSIDADE REGIONAL E A DINÂMICA DE METACOMUNIDADES DO PLÂNCTON</b>	44
3.1	INTRODUÇÃO	45
3.2	MATERIAIS E MÉTODOS	47
3.2.1	Área de estudo	47
3.2.2	Coleta de dados	50
3.2.2.1	Zooplâncton	51
3.2.2.2	Fitoplâncton	51
3.2.2.3	Variáveis ambientais	51
3.2.3	Análise de dados	52
3.3	RESULTADOS	54
3.4	DISCUSSÃO	61
3.4.1	A diversidade regional e a importância dos seus componentes variam com as fases de formação de um reservatório	62
3.4.2	Influência de processos ambientais e de dispersão sobre as comunidades planctônicas	64
3.4.3	Conclusões	66
	<b>REFERÊNCIAS</b>	67
	APÊNDICE A - S1. Fatores ambientais e espaciais selecionados pelo procedimento <i>forward</i>	72
	APÊNDICE A - S2. Fatores ambientais e espaciais selecionados pelo procedimento <i>forward</i>	73
	APÊNDICE A - S3. Fatores ambientais e espaciais selecionados pelo procedimento <i>forward</i>	74
	APÊNDICE D - S4. Fatores ambientais e espaciais selecionados pelo procedimento <i>forward</i>	75
	APÊNDICE E - S5. Distribuição da abundância das espécies fitoplanctônicas e zooplanctônicas	76
	APÊNDICE F – S6. Modelo conceitual mostrando como a influência do <i>mass effect</i> aumenta com o aumento do nível da água	77

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

Segundo a teoria do nicho, a persistência das espécies numa área determinada é influenciada pelo ambiente. O ambiente apresenta determinadas condições nas quais só as espécies com características apropriadas à essas permanecem (GRINNELL, 1917). Porém, se duas espécies suportam essas condições e além disso possuem os mesmos requerimentos, aquela espécie que for mais eficiente no uso dos recursos (refletido em descendência, biomassa, etc.) excluirá a outra (GAUSE, 1935; HARDIN, 1960). Dessa forma, o ambiente e a competição influenciam a distribuição das espécies (HUTCHINSON, 1957). A intensidade da competição, no entanto, pode diminuir se as duas espécies são predadas, pois o uso dos recursos diminui e as espécies podem coexistir (PAINE, 1966). Em algumas condições, a predação pode inclusive incrementar o número de espécies que podem coexistir (PAINE, 1966; PARRISH; SAILA, 1970). Desse modo, diversos processos ecológicos influenciam a distribuição das espécies e os padrões de diversidade, alguns com maior relevância em escala local (relações interespecíficas) e outros em escala regional (fatores ambientais).

A variação ambiental influencia a diversidade em diferentes escalas. Em escala local, a variação temporal das condições ambientais favorece a coexistência de um maior número de espécies, pois pode relaxar a intensidade da competição (CHESSON; WARNER, 1981). As mudanças ambientais regulam as populações das espécies e evitam que as espécies excluam seus competidores (CONNELL, 1978). Em escala regional, a variabilidade ambiental favorece o número de espécies (KOHN; WALSH, 1994) pois com maior heterogeneidade ambiental um maior número de nichos podem ser ocupados (CHESSON; WARNER, 1981; TILMAN; KILHAM; KILHAM, 1982).

Os padrões de diversidade são também dependentes da capacidade de dispersão das espécies, pois isso que determina as áreas que são acessíveis aos indivíduos (SOBERÓN, 2007). Essa dispersão pode estar associada com o próprio movimento dos organismos como no caso de animais de grande porte, ou com agentes externos (e.g., vento e animais) que favorecem a dispersão de indivíduos, como no caso de sementes e organismos microscópicos. Diversos autores ressaltam a influência da dispersão de espécies nos padrões regionais de diversidade (HUBBELL, 2001; MACARTHUR; WILSON, 1967). De fato, as comunidades

locais não são sistemas fechados e podem se relacionar com outras comunidades através da dispersão de espécies, como sugerido nos modelos de metacomunidades (LEIBOLD et al., 2004). A variação na taxa de dispersão das espécies influencia a distribuição das espécies nas metacomunidades. Nesse sentido por exemplo, se as espécies possuem uma baixa capacidade de dispersão, não conseguirão atingir todos os locais que possuem as condições ótimas para seu desenvolvimento. Por outro lado, em casos de alta dispersão, a extinção local de espécies pode ser aliviada pela chegada de indivíduos de locais próximos (SHMIDA; WILSON, 1985).

Os ecólogos têm proposto diversas explicações elegantes sobre os mecanismos que influenciam a diversidade (HUTCHINSON, 1957; MACARTHUR; WILSON, 1967; HUBBELL, 2001). A comprovação dessas explicações usando diversos grupos biológicos, assim como a proposta de novas hipóteses é de grande relevância em vista da alta taxa de perda de espécies. O desenvolvimento da nossa espécie está associado com a diminuição da diversidade biológica (MORRIS, 2010) devido as mudanças no uso da terra (fragmentação e destruição de habitats), a invasão de espécies, super-exploração, e efeitos indiretos das atividades antrópicas como as mudanças climáticas (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). De forma geral, esses fatores causam a diminuição da variabilidade ambiental, e conseqüentemente do número de nichos que podem ser ocupados pelas espécies. Além disso, espécies locais são extintas devido a atividades extrativistas (e.g. sobre-pesca), predação ou exclusão competitiva por parte de espécies invasoras. Assim, entender os processos que influenciam a diversidade, bem como os efeitos das atividades antrópicas e de mudanças climáticas é primordial para a criação de medidas de conservação e garantir os serviços oferecidos pelos ecossistemas.

Nesse trabalho, abordamos os processos que influenciam a diversidade de espécies tendo em conta o efeito de eventos climáticos (*El Niño* e *La Niña*) e o impacto da construção de um reservatório. Discutiu-se como os processos associados ao nicho e a dispersão influenciam a variação espacial e temporal das comunidades. O trabalho foi dividido em duas abordagens. Na primeira, avaliamos o efeito de diferentes escalas temporais sobre a estrutura de comunidades planctônicas (ciliados, zooplâncton e fitoplâncton). Utilizou-se como modelo duas lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná e uma série de dados de 15

anos. Na segunda abordagem, avaliou-se o efeito da construção de um barramento sobre os padrões espaciais e temporais do plâncton (zooplâncton e fitoplâncton). Analisou-se também, como a influência da dispersão e o ambiente sobre essas comunidades muda no tempo. Usou-se dados de antes e após a formação de um reservatório no rio Madeira (Amazônia Brasileira).

## REFERÊNCIAS

CHESSON, P. L.; WARNER, R. R. Environmental variable promotes coexistence in lottery competitive systems. **The American Naturalist**, v. 117, n. 6, p. 923–943, 1981.

CONNELL, J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science**, v. 199, n. 4335, p. 1302–1310, 1978.

GAUSE, G. F. Verification expérimentale de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. **Actualités scientifiques et industrielles**, v. 1, n. 277, p. 63, 1935.

GRINNELL, J. The niche-relationships of the California thrasher. **The Auk**, v. 34, n. 4, p. 427–433, 1917.

HARDIN, G. The competitive exclusion principle. **Science**, v. 131, n. 3409, p. 1292–1297, 1960.

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 2001.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, p. 415–427, 1957.

KOHN, D. D.; WALSH, D. M. Plant species richness - the effect of island size and habitat diversity. **Journal of Ecology**, v. 82, n. 2, p. 367–377, 1994.

LEIBOLD, M. A. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601–613, 2004.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1967.

MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. **Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis**. Washington, DC: World Resources Institute, 2005.

MORRIS, R. J. Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1558, p. 3709–3718, 2010.

PAINE, R. T. Food web complexity and species diversity. **The American Naturalist**, v. 100, n. 910, p. 65–75, 1966.

PARRISH, J. D.; SAILA, S. B. Interspecific competition, predation and species diversity. **Journal of Theoretical Biology**, v. 27, p. 207–220, 1970.

SHMIDA, A.; WILSON, M. V. Biological determinants of species diversity. **Journal of**

**biogeography**, v. 12, p. 1–20, 1985.

SOBERÓN, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. **Ecology Letters**, v. 10, n. 12, p. 1115–1123, 2007.

TILMAN, D.; KILHAM, S. S.; KILHAM, P. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p. 349–372, 1982.

## 2 DISENTANGLING THE IMPORTANCE OF TEMPORAL SCALES TO PLANKTON DIVERSITY IN FLOODPLAIN LAKES

### Abstract

1. Temporal processes acting at different scales influence the species distribution. Determining the importance of the temporal variation of communities at several scales could help to disentangle the processes driving the diversity.
2. We investigated the importance of the composition variation at several temporal scales to the diversity of zooplankton, phytoplankton, and ciliates of floodplain lakes by using a 16-year time-series dataset and the additive partitioning of gamma diversity. As in floodplain, the variation in water level is the main force that drives the communities structuring, we test the hypothesis that variation in species composition in temporal scales related to the flood pulse is the main variation source for the gamma diversity. Thus, we expected higher contribution of the variation among high and low-water periods, and between periods of *El Niño* and *La Niña* that influence the duration of flood pulse. We also investigate the role of environmental, biotic, and temporal predictors (AEM) to the composition variation of the planktonic communities by using a partial redundancy analysis.
3. The diversity of the three communities was mainly influenced by the variation at the broader temporal scales (among years and among *El Niño* and *La Niña* and normal periods). For phytoplankton and zooplankton, the composition variation was different from the null model at all temporal scales; while, the variation of ciliates did not differ from the expected by chance in all cases. Finally, in most cases, the temporal and biotic predictors explained most of the composition variation.
4. Our results suggest that the community variation at both fine and broad temporal scales contribute to maintaining the diversity of plankton in floodplain lakes. However, the processes influencing the changes in composition vary among communities. Phytoplankton and zooplankton seem to respond to deterministic processes, whereas mainly stochasticity seems to drives the temporal variation of ciliates at the studied temporal scales.

**Keywords:** asymmetric eigenvector maps, ENSO, time series

### 2.1 INTRODUCTION

Determining the processes affecting community composition is a long-standing issue in ecology. A way to understand such processes is to investigate the components of the



diversity. For example, the  $\gamma$  - diversity (sample collection in space or time) can be decomposed between the samples ( $\alpha$ ) and the variation among them ( $\beta$ ), and with a partitioning of gamma diversity (Lande, 1996), to evaluate the contribution of  $\alpha$  and  $\beta$ . However, there is some controversy about how to measure the  $\beta$  component and which type of partition of gamma diversity gives a better and intuitive interpretation of diversity (Jost, 2007). Additive and multiplicative decomposition of gamma diversity describe different aspects of communities and produce interpretable beta components, when diversity is expressed as Hill numbers (e.g. species richness) (Chao *et al.*, 2012). In the additive framework, the components of diversity are expressed as an effective number of species. Thus, the beta diversity measures the effective number of species in a pool of samples not contained in an average community or sample. Therefore, the gamma diversity could be understood as the sum of the average number of species within a sample ( $\alpha$ ) and the average number of species absent from a sample ( $\beta$ ). As samples accumulate over space or time it is possible to determine the contribution from  $\alpha$  and  $\beta$  across multiple scales in a hierarchical design ( $\beta_1$ ,  $\beta_2$ , etc.) (MacArthur, 1965; Lande, 1996; Veech *et al.*, 2002). Although several studies have analyzed the variation of the diversity at several spatial scales by using such a hierarchical design (Beck *et al.*, 2012; Dittrich *et al.*, 2016; Chaparro *et al.*, 2018), few studies have included the variation of diversity at temporal scales (Simões *et al.*, 2013).

Environmental filtering and biotic relationship influence the species distribution, as proposed by the niche theory (Hutchinson, 1957). Additionally, temporal variation in environmental conditions can affect species composition in a community because they relax the competition and offer niches to be occupied by different species (Chesson & Warner, 1981). Then, natural events acting at different temporal scales affect the temporal variation of the environment, and consequently the species composition. In floodplains, for example, the annual flood pulse causes an important variation in the water-level that influences the communities structure (Junk, Bayley & Sparks, 1989). In high-water periods, the connectivity among environments in the floodplain increases, favoring the dispersal of organisms and increasing the abiotic and biotic homogeneity (Thomaz, Bini & Bozelli, 2007; Bozelli *et al.*, 2015). In contrast, low-water periods result in low connectivity among habitats and the floodplain exhibit higher biotic and abiotic heterogeneity. On a broader temporal scale (i.e. years), climatic phenomena as *El Niño*-Southern Oscillation (ENSO) may cause

rainfall anomalies that affect the hydrological regime (Neiff, 1990). As a result, the floodplains presents long periods of high-water (ENSO's warm phase, *El Niño*) and low-water (ENSO's cold phase, *La Niña*), that alternate with periods non-affected by ENSO (neutral periods). Those anomalous periods of floods and droughts have a great effect on the distribution of the aquatic communities (Agostinho, Thomaz & Gomes, 2004; Bovo-Scomparin & Train, 2008; Bortolini, Train & Rodrigues, 2016).

Some environmental processes acting in different temporal scales, such as the annual flood pulse, are relatively easy to delimit in floodplains (Souza Filho & Stevaux, 1997; Bovo-Scomparin & Train, 2008). Hence, floodplains are suitable models to analyze the effect of temporal variation of environmental conditions on communities, and a hierarchical analysis, as the additive partitioning of diversity (Lande, 1996) could be a useful alternative to identify the importance of the variation of diversity at several temporal scales. The understanding of the effects of several temporal scales on diversity can help to develop practical tools to predict and manage the effect of environmental perturbations of local and global importance (e.g. deforestation and global warming) (Reynolds, 1990). Moreover, understanding temporal patterns of diversity could help to predict the sustainability in the long term of ecosystem services associated with diversity (Hooper *et al.*, 2005).

We investigated the importance of several temporal scales on plankton diversity of shallow floodplain lakes by using a 16-year time-series dataset of zooplankton, phytoplankton, and ciliates composition from one connected and one isolated lake. The analysis of temporal patterns of plankton is an important topic in ecology because those communities have an important role in ecosystem functioning (Azam *et al.*, 1983; Hooper *et al.*, 2002; Korhonen, Wang & Soininen, 2011). Phytoplankton, for example, can be the principal producer in aquatic environments (e.g. Scheffer *et al.*, 2001), and ciliates and zooplankton act on the recycling of carbon and as mediators in the flow of energy and matter (Pomeroy, 1974; Azam *et al.*, 1983; Sterner, 2009). Also, by analyzing different types of habitat we can make progress in the understanding of how temporal processes structure the diversity in floodplains ecosystems.

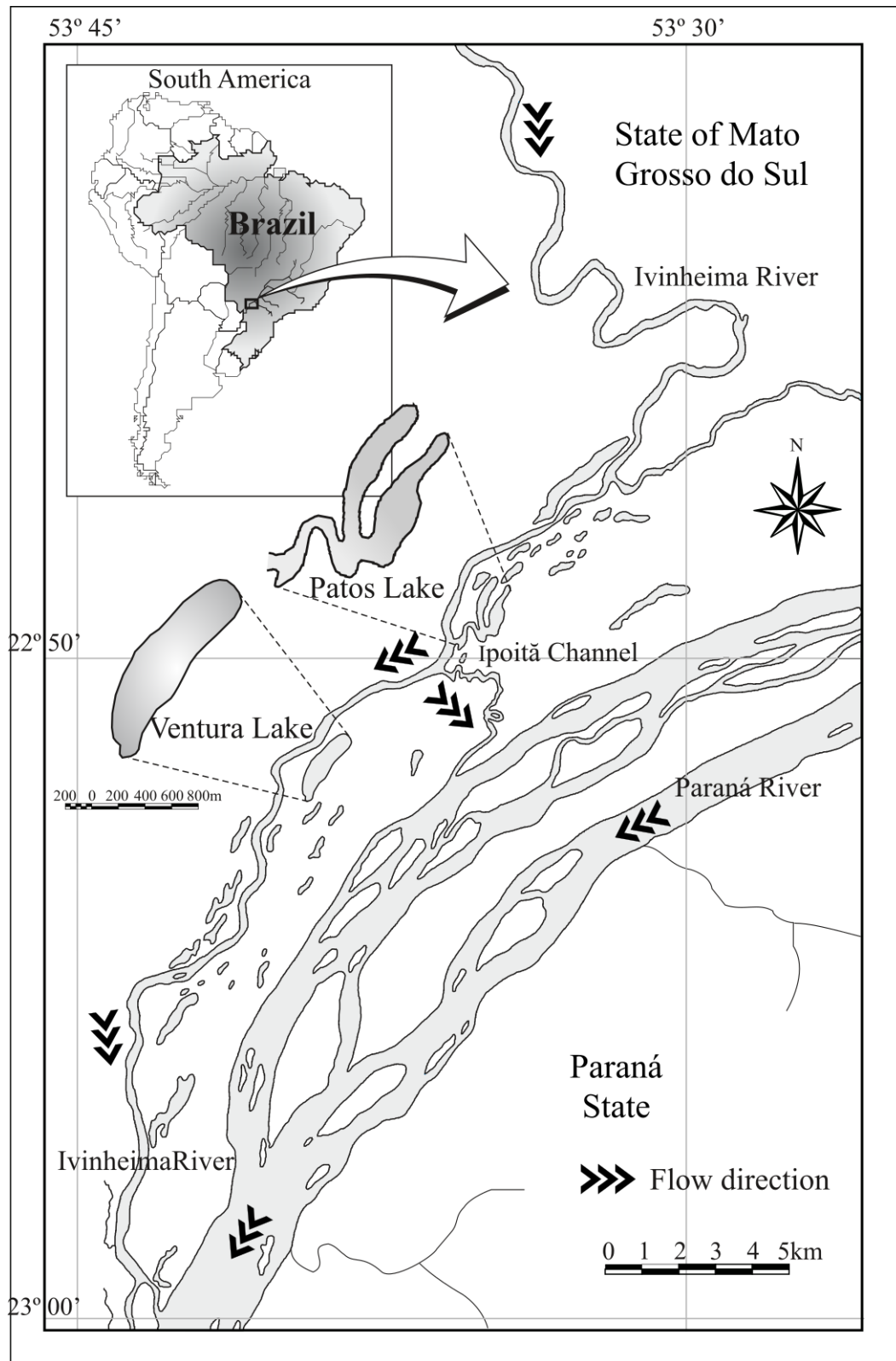
Variation in community structure (species composition) was partitioned according to a series of additive hierarchical temporal scales: the sample ( $\alpha$ ), intra-period variation ( $\beta_1$ ),

variation among periods ( $\beta_2$  – high and low-water), variation among years ( $\beta_3$ ), and variation among ENSO related events and normal periods ( $\beta_4$  – *La Niña*, *El Niño* and normal periods). We tested the hypothesis that the variation at temporal scales related to high water level variation ( $\beta_2$  and  $\beta_4$ ) are the most important for the gamma diversity of all the planktonic communities. As different processes could influence the species composition, we were also interested in determining the role of predation (or grazing), resource availability, environmental variables, and time in the variation of planktonic communities.

## 2.2 METHODS

### 2.2.1 Study area

We conducted this study in the Upper Paraná River floodplain (Southern Brazil). The region has a subtropical climate, mean monthly temperatures are above 15° C and precipitation above 1,500 mm.year<sup>-1</sup>. The hydrological regime is characterized by a high-water season (June - September) and a low-water season (October - February). However, the frequency, duration, and intensity of the floods have changed due to the construction of several dams upstream in the main channel (Souza Filho *et al.*, 2004). The samples were collected in one isolated and one connected lake to the main river (Figure 1). The connected lake (Patos Lake - 22°49'33.66" S; 53°33'9.9" W) is permanently connected to the Ivinhema River (an important tributary of Paraná River) and has an area of ca. 114 ha and a mean depth of 3.5 m. The isolated lake (Ventura Lake – 22°51'36.41" S; 53°36'4.89" W) is located 200 m from the Ivinhema River, it has an area of ca. 89.8 ha and mean depth of 2.5 m. Typically, the Paraná River flood reaches those lakes when it shows a water level higher than 4.5 m, while the Ivinhema River reaches the isolated lake when it presents a water level higher than 2.75 m (Souza Filho, 2009).



**Figure 1** Location of the sampling sites in the Paraná River floodplain.

## 2.2.2 *Sampling and data analyses*

### 2.2.2.1 *Plankton community*

Sample collection was carried in subsurface (20 cm deep) of the limnetic region for communities and limnological variables. Zooplankton (n=60) and phytoplankton (n=60) samples were collected quarterly from 2000 to 2015 (except in 2001 and 2003, when only two samplings were conducted), and ciliates (n=16) were collected twice a year from 2010 to 2016. In all cases, samplings covered both high (June - September) and low-water (October - February) periods. These sampling periods covered periods influenced by *El Niño*, *La Niña* and periods without the effect of these climatic events (hereafter referred as neutral periods).

Phytoplankton samples were taken directly with bottles, and preserved with 1% acetic Lugol solution. The counting of individuals (cells, colonies and filaments) was performed in random fields under an inverted microscope (Lund, Kipling & Le Cren, 1958; Utermöhl, 1958). Zooplankton samples were taken from the subsurface using a motorized pump to filter 600 l of water through a plankton net (68  $\mu\text{m}$ ), and fixed with 4% formaldehyde buffered with calcium carbonate. We identified testate amoebae, rotifers, cladocerans, and copepods at the species level (Deflandre, 1928, 1929; Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958; Koste, 1978; Reid, 1985; Matsumura-Tundisi, 1986; Segers, 1995; Elmoor-Loureiro, 1997) using slides and coverslips under an optical microscope. For ciliates, water samples were collected using 4-l polyethylene flasks. In the laboratory, samples were concentrated into 100 ml using a plankton net (10  $\mu\text{m}$ ) and immediately counted and identified *in vivo* within a maximum period of 5 h after sampling. The ciliates live counting method followed Madoni (1984). For the three communities, the number of taxa present in each quantitative sample was considered as species richness (alpha diversity). Gamma diversity was considered as the total taxa registered in each lake in the whole study period (i.e. the total of samples).

### 2.2.2.2 *Environmental variables*

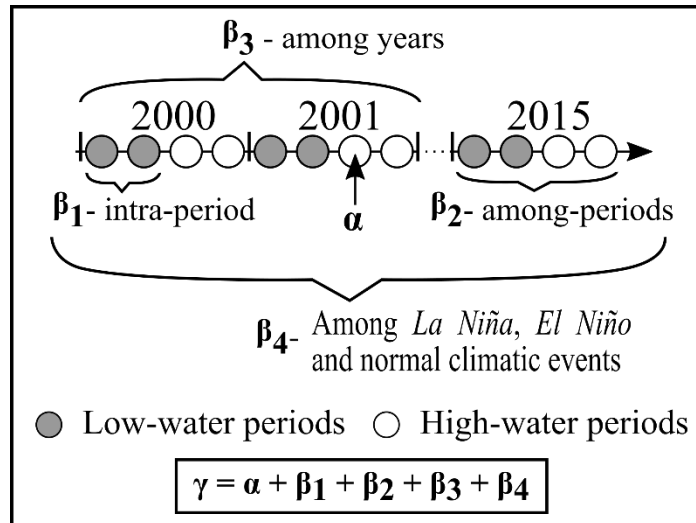
Water temperature (WT -  $^{\circ}\text{C}$ ), pH, dissolved oxygen (DO -  $\text{mg.L}^{-1}$ ), electrical conductivity (Cond. -  $\mu\text{S.cm}^{-1}$ ), phosphate ( $\text{PO}_4$  -  $\mu\text{g.L}^{-1}$ ), nitrite ( $\text{N-NO}_2^-$  -  $\mu\text{g.L}^{-1}$ ), nitrate ( $\text{N-NO}_3^-$  -  $\mu\text{g.L}^{-1}$ ), ammonium ( $\text{N-NH}_4^+$  -  $\mu\text{g.L}^{-1}$ ), suspended organic matter (SOM -  $\text{mg.L}^{-1}$ ), and alkalinity ( $\text{mEq.L}^{-1}$ ) were determined following the methods described in APHA (2005). The sum of the nitrate, nitrite, and ammonia was considered as the dissolved

inorganic nitrogen (DIN -  $\mu\text{g.L}^{-1}$ ). The maximum depth ( $Z_{\text{max}}$  - m) was measured at each sampling site. The depth of the euphotic zone ( $Z_{\text{eu}}$  - m) was calculated as 2.7 times the Secchi depth (Cole, 1994). The ratio between the euphotic and water depth ( $Z_{\text{eu}}:Z_{\text{max}}$ ) was used as a measure of light availability in the water column. Precipitation and water levels of the Paraná and Ivinhema Rivers were provided by the Agência Nacional de Águas (ANA) and Itaipu Binacional. The accumulated precipitation and the mean of the water level five days before sampling were considered as precipitation and water -level measurements, respectively.

### 2.2.2.3 Data analysis

We performed a Principal Components Analysis (PCA) to characterize the temporal variation of environmental conditions at the two lakes. The PCA with scaled measures was calculated with the “vegan” package (Oksanen *et al.*, 2012).

To compare species richness within communities in the isolated and connected lakes we constructed species accumulation curves. The curve was estimated by the method of data random permutation with subsamples without substitution (Gotelli & Colwell, 2001) by using the “vegan” package. We performed additive partitioning of diversity (species richness) to verify the contribution of alpha ( $\alpha$ ) and beta ( $\beta$ ) diversity to gamma diversity (Crist *et al.*, 2003). For phytoplankton and zooplankton, we considered the diversity in each sample ( $\alpha$ ), intra-period variation ( $\beta_1$ ), variation among high and low water periods ( $\beta_2$ ), variation among years ( $\beta_3$ ), and the variation among *La Niña*, *El Niño* and the normal periods ( $\beta_4$ ) (Figure 2). For ciliates, we considered  $\alpha$ ,  $\beta_3$  and  $\beta_4$  since for this community samplings were performed twice a year and we could not calculate the intra-period variation. In all cases, the total diversity ( $\gamma$ ) was obtained by the sum of the average number of species within samples ( $\alpha$ ) and among samples ( $\beta$ ). Thus, all three components are measured at the same dimension (number of species).



**Figure 2** Hierarchical design of diversity partitioning of total diversity ( $\gamma$ ).  $\alpha$  = sample diversity.  $\beta_1$  = intra-season variation.  $\beta_2$  = variation among periods.  $\beta_3$  = variation among years.  $\beta_4$  = diversity among ENSO climatic events and normal climatic events.  $\alpha + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3 + \beta_4 = \gamma$ .

Additive partitioning was performed for the communities in each lake by using the “vegan” package. Statistical significance of each component of diversity was tested through 999 randomizations according to a null model, in which species occurrences were randomly permuted among samples (Crist et al., 2003). This null hypothesis states that the components of gamma diversity can be a result of the random presence of species among samples at hierarchical levels (across temporal scales). When  $p$  values were lower than 5%, the observed component of the diversity was considered significantly different from the null model and interpreted as driven by deterministic processes. On the other hand,  $p$  values higher than 5% indicate that the observed component of the diversity are driven by stochastic processes.

Partial redundancy analysis (pRDA) was used to evaluate the relative importance of environmental, biotic, and temporal predictors on the species composition of phytoplankton, zooplankton, and ciliates. A temporal matrix was constructed based on asymmetric eigenvector maps (AEM) and the generated axes (temporal eigenvectors) were used as explanatory temporal variables (Blanchet, Legendre & Borcard, 2008). Eigen analyses like AEM allow modeling temporal patterns at different scales (broad and fine temporal scales) (Borcard, Gillet & Legendre, 2011). Moreover, AEMs are suitable to analyze time series because they consider the unidirectional characteristic of time (Legendre & Gauthier, 2014). The AEM calculation uses a matrix of the distance among sampling unities, the geographic

coordinates and the direction of the connectivity among samplings unities. In this way, we used the months among samplings as the distance, the months sequence as direction, and we created coordinates to draw a straight line.

For all the planktonic communities, the response matrices were composed of presence/absence data. We used the composition of communities as biotic predictors of the others. As the samplings of ciliates community were lower than for phytoplankton and zooplankton, we did not use ciliates as predictors of zooplankton and phytoplankton. For ciliates, we considered four explanatory matrices: environmental, temporal, and the composition of zooplankton (predation) and phytoplankton (resources). For phytoplankton, we split the environmental variables into two matrices, one including variables related to nutrients and light (resources), and other with the remaining environmental factors (environmental). Thus, for phytoplankton, we also considered four explanatory matrices: temporal, zooplankton (grazing), resources, and environmental. In the case of zooplankton, we used the phytoplankton composition (resources), and environmental and temporal predictors. Prior to the analyses, the composition matrices were Hellinger-transformed as recommended for matrices with many zeros and analyzed by lineal methods as pRDA (Legendre & Gallagher, 2001). The environmental factors were log transformed (except pH and  $Z_{eu}:Z_{max}$ ).

We performed a forward selection procedure of environmental, biotic and temporal variables ( $p < 0.05$ ; 999 permutations). Collinearity of the selected variables was investigated using the variance inflation factor (VIF) and variables exhibiting VIF values higher than 10 were removed (Borcard *et al.*, 2011). We considered adjusted  $R^2$  values as a result of variation partitioning, since those values are not affected by the number of predictor variables and also make the results comparable (Peres-Neto *et al.*, 2006); the significance of the components was tested at  $p < 0.05$ . To evaluate the influence of the time, environment, resources and predation (or grazing) on the communities, we retained the explanation of each pure fraction for interpretation. To perform the pRDA we used the “vegan” package and to calculate the asymmetric eigenvector maps we used the package “AEM” (Blanchet, 2009). All the analyses were performed using the R software (R Development Core Team, 2018).



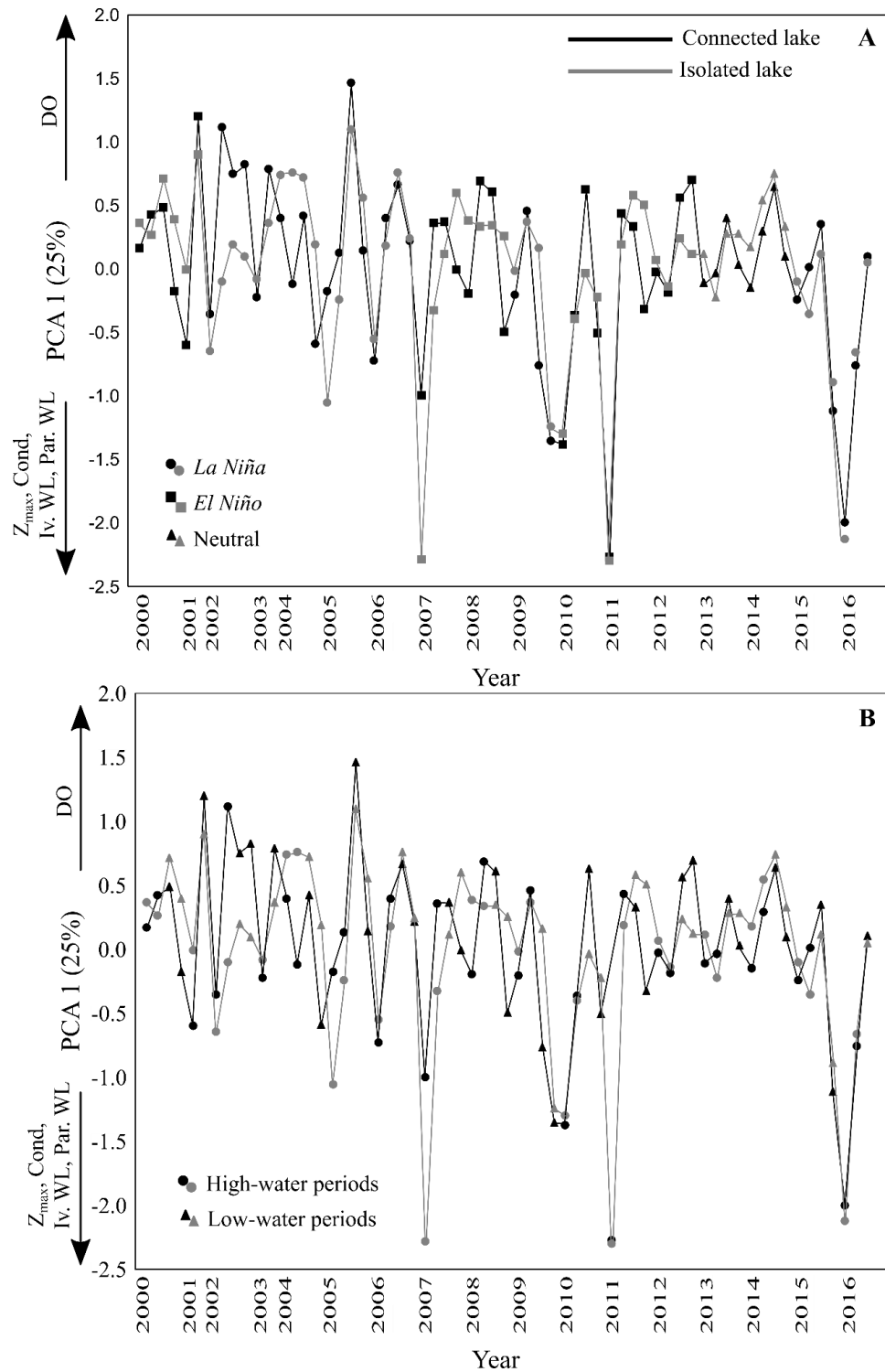
## 2.3 RESULTS

### 2.3.1 Environmental characterization

The two lakes showed a high temporal variation (variation coefficient > 50%) in nutrients concentration (DIN, PO<sub>4</sub>), soluble organic matter (SOM), light availability (Z<sub>eu</sub>, Z<sub>eu</sub>:Z<sub>max</sub>), and euphotic zone (Table 1). The first axis of PCA explained most of the environmental variation (29% in the isolated lake and 26% in the connected one) and it was retained for interpretation. The distribution of scores in the PCA showed extreme values in depth, conductivity and dissolved oxygen of the lakes, as well as the water level of the Paraná and Ivinhema rivers associated with periods influenced by the *El Niño* and *La Niña* climatic events (Figure 3-A).

**Table 1** Mean values, standard deviation (SD), and coefficient of variation (CV) of the environmental variables measured from 2000 to 2016 in the connected (n=63) and isolated (n=63) lakes. WT—water temperature; DO—dissolved oxygen; pH; Alk—alkalinity, Z<sub>max</sub>—maximum depth; Z<sub>eu</sub>—euphotic zone; Z<sub>eu</sub>:Z<sub>max</sub>—euphotic zone: maximum depth ratio; Cond—electrical conductivity; DIN—dissolved inorganic nitrogen; PO<sub>4</sub>—phosphate; SOM—suspended organic matter; Iv. R—rainfall at the Ivinhema River; Iv. WL—Ivinhema water level; Par. R—rainfall at the Paraná River; Par. WL—Paraná water level.

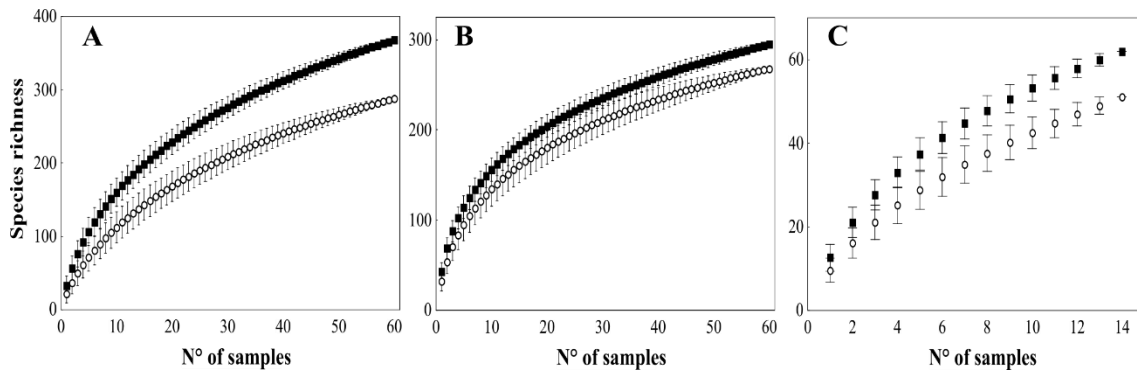
	Connected lake			Isolated lake		
	Mean	SD	CV	Mean	SD	CV
WT (°C)	25.3	3.9	15%	25.4	4.0	16%
DO (mg.L <sup>-1</sup> )	5.2	2.6	50%	6.6	1.5	23%
pH	6.6	0.6	9%	6.9	0.5	7%
Alk (mEq L <sup>-1</sup> )	271.2	75.0	28%	294.0	126.5	43%
Z <sub>max</sub> (m)	3.8	1.0	26%	2.6	0.8	32%
Z <sub>eu</sub> (m)	1.8	1.2	68%	1.1	0.9	82%
Z <sub>eu</sub> :Z <sub>max</sub>	0.5	0.3	56%	0.4	0.2	58%
Cond (µS.cm <sup>-1</sup> )	38.7	7.8	20%	43.1	9.1	21%
DIN (µg.L <sup>-1</sup> )	35.6	36.3	102%	88.6	81.2	92%
PO <sub>4</sub> (µg.L <sup>-1</sup> )	10.3	6.9	67%	17.1	15.1	88%
SOM	0.5	0.4	72%	0.6	0.4	67%
Iv. R (mm)	21.1	26.9	127%	21.1	26.9	127%
Iv. WL (m)	1.9	0.8	42%	1.9	0.8	42%
Par. R (mm)	15.7	24.1	154%	15.7	24.1	154%
Par. WL (m)	2.9	0.9	31%	2.9	0.9	31%



**Figure 3.** Dispersion scores from the Principal components analysis (first axis) in the connected (black) and isolated lakes (grey) in the Upper Paraná River floodplain from 2000 to 2016. The variables with the higher scores are shown. A) Temporal variation related to the *El Niño* and *La Niña* climatic events. B) Temporal variation related to the rainfall regime in the Paraná River floodplain.

### 2.3.2 Plankton communities

In total 443 taxa of phytoplankton, 353 of zooplankton, and 78 of ciliates were registered in the studied lakes in the Upper Paraná River floodplain. The connected lake showed the highest gamma diversity for the three communities (Fig. 1).



**Figure 4** Species accumulation curve for phytoplankton (A), zooplankton (B), and ciliates (C) samples, in a connected (black) and in an isolated (white) lake.

### 2.3.3 Importance of $\alpha$ and $\beta$ components to the $\gamma$ – diversity of planktonic communities

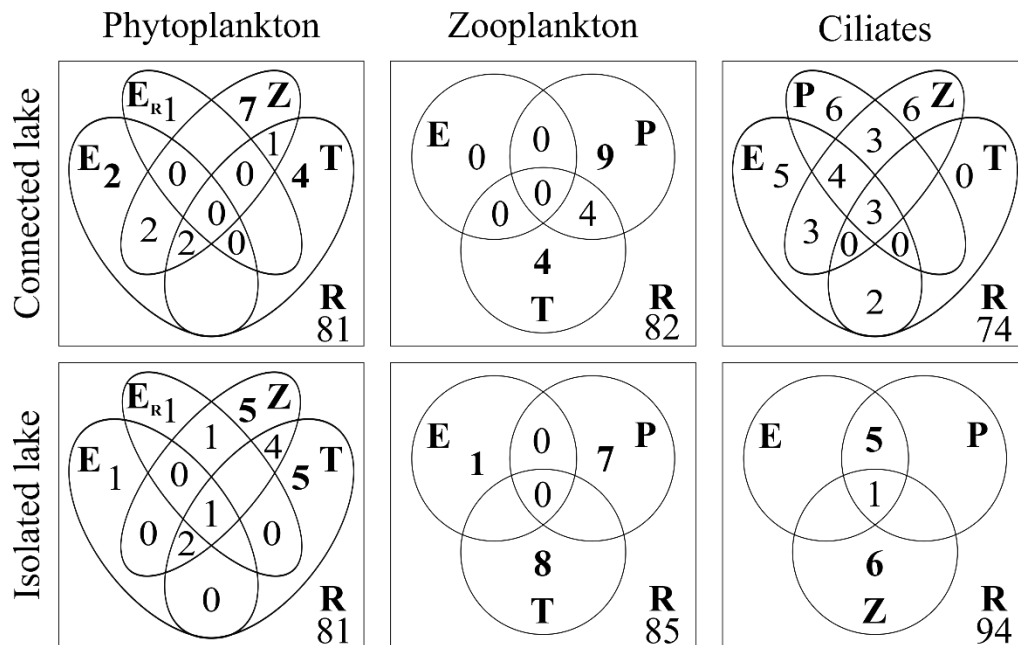
The additive partitioning analysis revealed that, for all planktonic communities, the  $\alpha$  component (sample level) was significantly higher than expected ( $p < 0.05$ ). The variation in the composition of phytoplankton and zooplankton was significantly different from the null model in all the temporal scales analyzed (Table 2). For those communities, the observed components  $\beta_1$  (intra-period variation),  $\beta_2$  (variation among periods), and  $\beta_3$  (variation among years) were lower than expected by chance ( $p < 0.05$ ); and  $\beta_4$  (variation among ENSO climatic events and normal periods) was higher than expected by a random distribution ( $p < 0.05$ ). For ciliates, the observed beta ( $\beta$ ) components were not different from the null model. The observed patterns were similar in the connected and isolated lakes (Table 2).

**Table 2.** Additive partitioning of total species richness of phytoplankton, zooplankton, and ciliates registered in a connected and in an isolated lake.

Lake Community	Variation level	Diversity component	Observed	Expected	SES	P value
Connected lake						
Phytoplankton	Lake	$\alpha$	<b>8.9</b>	<b>7.8</b>	<b>22.1</b>	<b>0.001</b>
	Intra - period	$\beta_1$	<b>5.2</b>	<b>5.4</b>	<b>-2.6</b>	<b>0.011</b>
	Among periods	$\beta_2$	<b>8.3</b>	<b>9.2</b>	<b>-6.2</b>	<b>0.001</b>
	Among years	$\beta_3$	<b>32.8</b>	<b>35.0</b>	<b>-3.7</b>	<b>0.001</b>
	Among climatic events	$\beta_4$	<b>44.7</b>	<b>42.6</b>	<b>3.7</b>	<b>0.001</b>
	Total diversity	$\gamma$	373			
Zooplankton	Lake	$\alpha$	<b>14.5</b>	<b>12.1</b>	<b>30.0</b>	<b>0.001</b>
	Intra - periods	$\beta_1$	<b>7.0</b>	<b>7.7</b>	<b>-6.1</b>	<b>0.001</b>
	Among periods	$\beta_2$	<b>9.9</b>	<b>11.6</b>	<b>-7.7</b>	<b>0.001</b>
	Among years	$\beta_3$	<b>31.3</b>	<b>34.4</b>	<b>-4.8</b>	<b>0.001</b>
	Among climatic events	$\beta_4$	<b>37.3</b>	<b>34.2</b>	<b>4.7</b>	<b>0.001</b>
	Total diversity	$\gamma$	295			
Ciliates	Lake	$\alpha$	<b>19.1</b>	<b>16.9</b>	<b>5.6</b>	<b>0.001</b>
	Among periods	$\beta_1$	13.7	13.5	0.3	0.853
	Among years	$\beta_2$	24.6	24.7	-0.1	0.069
	Among climatic events	$\beta_3$	42.6	44.9	-1.5	0.789
	Total Diversity	$\gamma$	61			
Isolated lake						
Phytoplankton	Lake	$\alpha$	<b>7.4</b>	<b>6.4</b>	<b>18.4</b>	<b>0.001</b>
	Intra - periods	$\beta_1$	<b>4.1</b>	<b>4.6</b>	<b>-6.4</b>	<b>0.001</b>
	Among periods	$\beta_2$	<b>6.7</b>	<b>8.1</b>	<b>-9.7</b>	<b>0.001</b>
	Among years	$\beta_3$	<b>33.1</b>	<b>35.5</b>	<b>-3.6</b>	<b>0.001</b>
	Among climatic events	$\beta_4$	<b>48.7</b>	<b>45.4</b>	<b>5</b>	<b>0.001</b>
	Total diversity	$\gamma$	294			
Zooplankton	Lake	$\alpha$	<b>12.0</b>	<b>10.3</b>	<b>24.1</b>	<b>0.001</b>
	Intra – periods	$\beta_1$	<b>6.1</b>	<b>6.9</b>	<b>-6.9</b>	<b>0.001</b>
	Among periods	$\beta_2$	<b>9.2</b>	<b>11.0</b>	<b>-8.8</b>	<b>0.001</b>
	Among years	$\beta_3$	<b>33.6</b>	<b>35.6</b>	<b>-2.7</b>	<b>0.013</b>
	Among climatic events	$\beta_4$	<b>39.1</b>	<b>36.3</b>	<b>3.8</b>	<b>0.001</b>
	Total diversity	$\gamma$	268			
Ciliates	Lake	$\alpha$	<b>18.9</b>	<b>16.4</b>	<b>5.6</b>	<b>0.001</b>
	Among periods	$\beta_1$	12.2	12.7	-0.7	0.473
	Among years	$\beta_2$	22.5	23.7	-0.9	0.627
	Among climatic events	$\beta_3$	46.4	47.2	-0.5	0.219
	Total diversity	$\gamma$	51			

### 2.3.4 Predictors of planktonic communities

The pRDA showed that the measured factors explained only part of the variation of the composition of planktonic communities in most of the cases. In both lakes, biotic and temporal predictors explained the highest proportion of the variation of phytoplankton and zooplankton (Figure 5). For phytoplankton, biotic predictors belonged mainly to Cladocera and Rotifera groups. For zooplankton, biotic predictors belonged mainly to the groups Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Cyanobacteria and Euglenophyceae (supplementary material – S1). Temporal predictors affecting phytoplankton and zooplankton were related to both broad (e.g. AEM 1) and fine (e.g. AEM 44) scales (supplementary material –S1 e S2). The composition of ciliates was not significantly explained by any set of predictors (pure fraction) in the connected lake. In the isolated lake, ciliates variation was explained by zooplankton composition (Rotifera group, supplementary material – S3).



**Figure 5** Relative importance (% of explanation) of the environment (E), nutrients and light ( $E_R$ ), zooplankton (Z), phytoplankton (P), time (T) and shared components for the composition of planktonic communities in the connected and isolated lakes. For phytoplankton, we separated the light and nutrients ( $E_R$ ) from the environmental factors (E). For ciliates in the isolated, no AEMs were selected. Significant values are in bold and Zeros indicate values lower than 0.5%. The significance of the shared components is not testable. R represents the residuals of the analysis.

## 2.4 DISCUSSION

Our results showed that the variation in diversity at both fine and broad temporal scales are important to the plankton diversity in floodplain lakes. Most of the studies that have investigated the contribution of components of  $\gamma$  diversity focused at spatial scales (Beck *et al.*, 2012; Dittrich *et al.*, 2016; Chaparro *et al.*, 2018). Moreover, several studies have focused on the temporal variation of planktonic communities among years (e.g. Lansac-Tôha *et al.*, 2009; Simões *et al.*, 2012; Tian *et al.*, 2015), seasons, and extreme climatic periods scales (e.g. Sommer *et al.*, 2011; Bortolini *et al.*, 2016; Dias *et al.*, 2016). Thus, our goal was to evaluate the variation at multiple temporal-scales simultaneously and to determine the relative importance of each one of them. In our study, we demonstrated that broad temporal scales (associated to ENSO climatic events) were the main source of variation for planktonic communities. We evidenced that the importance of the temporal scales was similar among organisms, but the processes driving the assemblage of communities can vary. While both deterministic and stochastic processes influenced the temporal variation in the composition of zooplankton and phytoplankton, mainly stochasticity influenced the variation of ciliates at all the temporal scales. This result is in line with previous studies and shows that distinct aquatic communities perceive the habitat in different manners (Heino, 2010; Padial *et al.*, 2012).

### 2.4.1 *The $\alpha$ diversity of planktonic communities*

The result of the partitioning of gamma diversity show that the observed values of alfa diversity was different from the null model, suggesting that determinism drive the richness of the planktonic communities in the two lakes. Indeed, several ecological processes influenced the variation of communities as will be discussed below. On the other hand, the connectivity seems to favor the  $\alpha$ -diversity in the lakes of Paraná floodplain, as the phytoplankton, zooplankton and ciliates showed the highest species number at the connected lake. The two lakes show differences in area that may have influenced the species number (MacArthur & Wilson, 1967). However, several studies demonstrate that the connectivity favors the exchange of organisms among environments, increasing local diversity during high-water periods (Medley & Havel, 2007; May *et al.*, 2012; Simões *et al.*, 2013). Additionally, the fact that the accumulation curves did not stabilize suggest that the regional

species pool has an important contribution to the species richness in both the isolated and connected lakes. Indeed, several studies show the importance of dispersal in structuring the planktonic communities in floodplain lakes (Padiál *et al.*, 2014; Dias *et al.*, 2016; Lansac-Tôha *et al.*, 2016; Moresco *et al.*, 2017).

#### **2.4.2 Importance of temporal scales on planktonic communities**

For ciliates, the variation in richness at all the temporal scales did not differ from the null model, suggesting that the gain and losses of species across the temporal scales (among periods and climatic events) were related to stochastic processes. Stochasticity in colonization or extinction can lead to temporally variable communities with high variation in composition (beta diversity) and multiple stable equilibria (Fukami *et al.*, 2005). In addition, it is likely that processes resulting from differences in colonization histories present a higher importance than niche-based processes in systems with high productivity, such as tropical and subtropical ecosystems (Chase, 2010). On the other hand, it has been suggested that the random assemblage of planktonic community is related to the high level of noise in the data (Attayde & Bozelli, 1998) and to the lack of important explanatory factors included in the analysis (Beisner *et al.*, 2006; Hessen *et al.*, 2006). However, the pRDA result showed that deterministic processes as predation (zooplankton composition) influenced the composition of ciliates communities across time. Hence, it is probably that the temporal variation of the ciliates community was related to deterministic processes in a temporal scale that was not considered in the gamma partitioning analysis. In this way, as ciliates community is highly dynamic (Dolan, 2005), processes acting in a finer temporal scale could drive the community structure in a deterministic way.

We expected that a temporal scale considering the seasonal variation ( $\beta_2$ ) would be enough to explain most of the variation in the planktonic community, since the flood pulse is denoted as the main dynamic force regulating the structure of communities in floodplains (Junk *et al.*, 1989; Agostinho *et al.*, 2004). Although the seasonal variation had a significant effect on the diversity of part of the planktonic community (zooplankton and phytoplankton), the importance of the  $\beta_2$  was lower than we predicted. The low effect of  $\beta_2$  on the total diversity could be influenced by the dams building in the Paraná River floodplain, that has

diminished its intensity and, therefore, the variation between the high and low-waters (Agostinho *et al.*, 2004; Agostinho, Gomes & Pelicice, 2007).

Several studies have shown the importance of seasonal variation associated with the flood pulse to plankton diversity (Simões *et al.*, 2013). However, we showed that processes acting in a broader temporal scale could have a greater importance to the maintenance of diversity in floodplains. The variation among years ( $\beta_3$ ) and among normal and periods influenced by ENSO ( $\beta_4$ ) were the main source of variation (more than 50%) to the total diversity of zooplankton and phytoplankton in the floodplain lakes. *El Niño* and *La Niña* events probably triggered important changes in the planktonic communities due to changes in the conditions of the flood regime (Zalocar de Domitrovic *et al.*, 2007) and related to extreme values in environmental conditions as was showed (PCA - Figure 3). In this sense, previous studies have demonstrated the importance of environmental variability associated with the *El Niño* and *La Niña* to guarantee plankton diversity (Bovo-Scomparin & Train, 2008; Simões *et al.*, 2013; Solari *et al.*, 2014).

As the intensity of the flood pulse has decreased due to dam construction (Agostinho, Thomaz & Gomes, 2005), the effect of climatic events could be of great importance to the plankton diversity in the Paraná River floodplain because it promotes environmental heterogeneity (Zalocar de Domitrovic *et al.*, 2007), allowing a high number of species to establish (Chesson & Warner, 1981). The disturbance caused by climatic events such as *El Niño* and *La Niña* could also increase the diversity by reducing the effect of competitive exclusion and allowing the coexistence of a higher number of species over time, as proposed by the intermediate disturbance hypothesis (Connell, 1978). In addition, as ENSO has an important influence on the connectivity among the environments in a floodplain, it could structure the communities by influencing the arrival of species (Medley & Havel, 2007; Lansac-Tôha *et al.*, 2016) from the regional pool (Simões *et al.*, 2013).

### **2.4.3 Factors driving community composition across time**

Niche-based processes influenced the temporal variation in the composition of the planktonic communities, as the pRDA showed that the pure fraction of environmental or biotic predictors or both were significant. For phytoplankton and ciliates, top-down processes seem to be more important than bottom-up processes for variations in the composition, as the



pure effect of zooplankton (grazing) was higher than the environmental one (resources). This fact suggests that the environmental filters had a low effect on the temporal distribution of the species in the studied lakes and that the grazing pressure has an important influence in their persistence. In this sense, predators can strongly influence food webs (Paine, 1966), and, specifically, zooplankton grazing can structure the phytoplankton community (Margalef, 1978; Timms & Moss, 1984; Acevedo-Trejos, Brandt & Merico, 2015) through size selection (Bogdan & Gilbert, 1984; Sinistro, 2010; Acevedo-Trejos *et al.*, 2015; Ger, Leitao & Panosso, 2016).

Phytoplankton composition was the main predictor influencing the composition of zooplankton, suggesting that feeding resources diversity has an important role in zooplankton structuring (Lynam *et al.*, 2017). Phytoplankton can influence the structure of zooplankton (Dias *et al.*, 2011) because traits of phytoplankton species, such as size, shape, and nutrients content can filter some zooplankton species by selecting organisms based on their size and trophic structures (Danielsdottir, Brett & Arhonditsis, 2007). Moreover, blooms of toxic cyanobacteria species can influence the zooplankton community because the negative effects at population level (Engström-Öst *et al.*, 2015). On the other hand, we suggest that part of the variation that was not explained for our predictors could be related to the predation by fishes, as several studies has showed the importance of top-down processes on the zooplankton structure (e.g. Sinistro, 2010; Dias *et al.*, 2016; Lynam *et al.*, 2017).

Temporal predictors explained an important proportion of the variation of phytoplankton and zooplankton suggesting that neutral processes were important in influencing the composition of these communities (Legendre & Gauthier, 2014; Zhou *et al.*, 2014). Our results are in line with studies suggesting that niche-based and neutral processes can simultaneously shape communities (e.g. Hubbell, 2001; Legendre & Gauthier, 2014; Bortolini *et al.*, 2017). It is difficult to determine which neutral processes influence the structure of communities (Zhou *et al.*, 2014) and our design did not allow a direct approach on such topic, but that neutral processes could be related to competitive exclusion, random dispersal and ecological drift (Hu, He & Hubbell, 2006). The AEM, however, could be also associated with temporally structured environmental factors that we did not measured (Legendre & Gauthier, 2014).

#### 2.4.4 Conclusions

We showed that composition variation at several temporal scales maintained the diversity of planktonic communities in lakes of a tropical floodplain. The environmental variability related to the ENSO events was reflected in the high temporal variation of species richness, suggesting that *El Niño* and *La Niña* have a great importance to the plankton diversity. Thus, our findings highlight the importance of a continuing monitoring in order to understand the processes behind the diversity variation at several temporal scales. Moreover, analysis of long time series are necessary to understand the effects of climatic change on the diversity. On the other hand, planktonic communities showed similar temporal patterns of variation while the processes driving the species assemblages varied among communities. In this way, by using a contrasting null model we could evaluate if the evidenced temporal pattern was the result of deterministic processes, as observed for zooplankton and phytoplankton, or stochasticity, as observed for ciliates.

#### REFERENCES

- Acevedo-Trejos E., Brandt G. & Merico A. (2015) Mechanisms shaping phytoplankton community structure and diversity in the ocean. *Scientific Reports* **5**, 1–8.
- Agostinho A.A., Gomes L.C. & Pelicice F.M. (2007) *Ecologia e Manejo de Recursos Pesqueiros em Reservatórios do Brasil*. EDUEM, Maringá.
- Agostinho A.A., Thomaz S.M. & Gomes L.C. (2005) Conservation of the biodiversity of Brazil's inland waters. *Conservation Biology* **19**, 646–652.
- Agostinho A.A., Thomaz S.M. & Gomes L.C. (2004) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecology & Hydrobiology* **4**, 255–256.
- APHA (2005) *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. American Public Health Association, American Water Works Association, and Water Environment Federation, Washington DC (USA).
- Attayde J.L. & Bozelli R.L. (1998) Assessing the indicator properties of zooplankton assemblages to disturbance gradients by canonical correspondence analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 1789–1797.
- Azam F., Fenchel T., Field J.G., Gray J.C., Meyer-Reil L.A. & Thingstad F. (1983) The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series* **10**, 257–263.
- Beck J., Holloway J.D., Khen C.V. & Kitching I.J. (2012) Diversity partitioning confirms the importance of beta components in Tropical Rainforest Lepidoptera. *The American Naturalist* **180**, E64–E74.

- Beisner B.E., Peres-Neto P.R., Lindström E.S., Barnett A. & Longhi M.L. (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* **87**, 2985–2991.
- Blanchet F.G. (2009) AEM: Tools to construct asymmetric eigenvector maps (AEM) spatial variables.
- Blanchet F.G., Legendre P. & Borcard D. (2008) Modelling directional spatial processes in ecological data. *Ecological Modelling* **215**, 325–336.
- Bogdan K.G. & Gilbert J.J. (1984) Body size and food size in freshwater zooplankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **81**, 6427–31.
- Borcard D., Gillet F. & Legendre P. (2011) *Numerical Ecology with R*. (Eds R. Gentleman, K. Hornik & G.G. Parmigiani), Springer New York.
- Bortolini J.C., Pineda A., Rodrigues L.C., Jati S. & Velho L.F.M. (2017) Environmental and spatial processes influencing phytoplankton biomass along a reservoirs-river-floodplain lakes gradient: A metacommunity approach. *Freshwater Biology* **62**, 1756–1767.
- Bortolini J.C., Train S. & Rodrigues L.C. (2016) Extreme hydrological periods: effects on phytoplankton variability and persistence in a subtropical floodplain. *Hydrobiologia* **763**, 223–236.
- Bovo-Scomparin V.M. & Train S. (2008) Long-term variability of the phytoplankton community in an isolated floodplain lake of the Ivinhema River State Park, Brazil. *Hydrobiologia* **610**, 331–344.
- Bozelli R.L., Thomaz S.M., Padial A.A., Lopes P.M. & Bini L.M. (2015) Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia* **753**, 233–241.
- Chao A., Chiu C.H., Hsieh T.C. & Inouye B.D. (2012) Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* **93**, 2037–2051.
- Chaparro G., Farrell O., Ptacnik R. & Hein T. (2018) Plankton metacommunities in floodplain wetlands under contrasting hydrological conditions. *Freshwater Biology*, 1–12.
- Chase J.M. (2010) Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science* **328**, 1388–1391.
- Chesson P.L. & Warner R.R. (1981) Environmental variable promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist* **117**, 923–943.
- Cole A.G. (1994) *Textbook of Limnology*, 4th Ed. Waveland Press, Inc. Prospect Heights, Illinois.
- Connell J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**, 1302–1310.
- Crist T.O., Veech J.A., Gering J.C. & Summerville K.S. (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. *The American naturalist* **162**, 734–743.
- Danielsdottir M.G., Brett M.T. & Arhonditsis G.B. (2007) Phytoplankton food quality

- control of planktonic food web processes. *Hydrobiologia* **589**, 29–41.
- Deflandre G. (1928) Le genre *Arcella* Ehrenberg. *Archiv für Protistenkunde* **64**, 152–287.
- Deflandre G. (1929) Le genre *Centropyxis* Stein. *Archiv für Protistenkunde* **67**, 322–375.
- Dias J.D., Simões N.R., Meerhoff M., Lansac-Tôha F.A., Velho L.F.M. & Bonecker C.C. (2016) Hydrological dynamics drives zooplankton metacommunity structure in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia* **1**, 16–28.
- Dias J.D., Takahashi É.M., Santana N.F. & Bonecker C.C. (2011) Impact of fish cage-culture on the community structure of zooplankton in a tropical reservoir. *Iheringia, Série Zoologia* **101**, 75–84.
- Dittrich J., Dias J.D., Bonecker C.C., Lansac-Tôha F.A. & Padial A.A. (2016) Importance of temporal variability at different spatial scales for diversity of floodplain aquatic communities. *Freshwater Biology* **61**, 316–327.
- Dolan J.R. (2005) An introduction to the biogeography of aquatic microbes. *Aquatic Microbial Ecology* **41**, 39–48.
- Elmoor-Loureiro L.M.A. (1997) *Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil*.
- Engström-Öst J., Brutemark A., Vehmaa A., Motwani N.H. & Katajisto T. (2015) Consequences of a cyanobacteria bloom for copepod reproduction, mortality and sex ratio. *Journal of Plankton Research* **37**, 388–398.
- Fukami T., Bezemer T.M., Mortimer S.R. & Van Der Putten W.H. (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters* **8**, 1283–1290.
- Gauthier-Lièvre L. & Thomas R. (1958) Le genre *Diffflugia*, *Pentagonia*, *Maghrebia* et *Hoogenraadia* (Rhizopodes Testacés) en Afrique. *Archiv für Protistenkunde* **103**, 1–370.
- Ger K.A., Leitao E. & Panosso R. (2016) Potential mechanisms for the tropical copepod *Notodiaptomus* to tolerate *Microcystis* toxicity. *Journal of Plankton Research* **38**, 843–854.
- Heino J. (2010) Are indicator groups and cross-taxon congruence useful for predicting biodiversity in aquatic ecosystems? *Ecological Indicators* **10**, 112–117.
- Hessen D.O., Faafeng B.A., Smith V.H., Bakkestuen V. & Walseng B. (2006) Extrinsic and intrinsic controls of zooplankton diversity in lakes. *Ecology* **87**, 433–443.
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., *et al.* (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**, 3–35.
- Hooper D.U., Solan M., Symstad A., Diaz S., Gessner M.O., Buchmann N., *et al.* (2002) Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: *Biodiversity and Ecosystem Functioning Synthesis and Perspectives*. (Eds M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti), pp. 195–208. Oxford University Press, Oxford.
- Hu X.-S., He F. & Hubbell S.P. (2006) Neutral theory in macroecology and population genetics. *Oikos* **113**, 548–555.
- Hubbell S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. (Eds S.A.

- Levin & H.S. Horn), Prince-ton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**, 415–427.
- Jost L. (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* **88**, 2427–2439.
- Junk W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* **106**, 127.
- Korhonen J.J., Wang J. & Soininen J. (2011) Productivity-diversity relationships in lake plankton communities. *PLoS ONE* **6**, 1–11.
- Koste W. (1978) *Rotatoria die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voight. Monogononta*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Lande R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* **76**, 5–13.
- Lansac-Tôha F.A., Bonecker C.C., Velho L.F.M., Simões N.R., Dias J.D., Alves G.M., *et al.* (2009) Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies. *Brazilian Journal of Biology* **69**, 539–549.
- Lansac-Tôha F.M., Meira B.R., Segovia B.T., Lansac-Tôha F.A. & Velho L.F.M. (2016) Hydrological connectivity determining metacommunity structure of planktonic heterotrophic flagellates. *Hydrobiologia* **781**, 81–94.
- Legendre P. & Gallagher E.D. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**, 271–280.
- Legendre P. & Gauthier O. (2014) Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**, 20132728.
- Lund J.W.G., Kipling C. & Le Cren E.D.E. (1958) The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* **11**, 980–985.
- Lynam C.P., Llope M., Möllmann C., Helaouët P., Bayliss-Brown G.A. & Stenseth N.C. (2017) Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **114**, 1952–1957.
- MacArthur R. (1965) Patterns of Species Diversity. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **40**, 510–533.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Madoni P. (1984) Estimation of the size of freshwater ciliate populations by a sub-sampling technique. *Hydrobiologia* **111**, 201–206.
- Margalef R. (1978) Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* **1**, 493–509.
- Matsumura-Tundisi T. (1986) Latitudinal distribution of Calanoida copepods in freshwater

- aquatic systems of Brazil. *Brazilian journal of Biology* **46**, 527–553.
- May F., Giladi I., Ziv Y. & Jeltsch F. (2012) Dispersal and diversity - unifying scale-dependent relationships within the neutral theory. *Oikos* **121**, 942–951.
- Medley K.A. & Havel J.E. (2007) Hydrology and local environmental factors influencing zooplankton communities in floodplain ponds. *Wetlands* **27**, 864–872.
- Moresco G.A., Bortolini J.C., Dias J.D., Pineda A., Jati S. & Rodrigues L.C. (2017) Drivers of phytoplankton richness and diversity components in Neotropical floodplain lakes, from small to large spatial scales. *Hydrobiologia* **799**, 203–215.
- Neiff J.J. (1990) Ideas Para La Interpretación Ecológica Del Paraná. *Interciencia* **15**, 424–441.
- Oksanen M.J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P., O’Hara R., *et al.* (2012) vegan: Community Ecology Package.
- Padiál A.A., Ceschin F., Declerck S.A.J., De Meester L., Bonecker C.C., Lansac-Tôha F.A., *et al.* (2014) Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PloS one* **9**, e111227.
- Padiál A.A., Declerck S.A.J., De Meester L., Bonecker C.C., Lansac-Tôha F.A., Rodrigues L.C., *et al.* (2012) Evidence against the use of surrogates for biomonitoring of Neotropical floodplains. *Freshwater Biology* **57**, 2411–2423.
- Paine R.T. (1966) Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* **100**, 65–75.
- Pomeroy L.R. (1974) The ocean’s food web, a changing paradigm. *Bioscience* **24**, 499–504.
- R Development Core Team (2018) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Reid L.W. (1985) Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia USP* **9**, 17–143.
- Reynolds C.S. (1990) Temporal scales of variability in pelagic environments and the response of phytoplankton. *Freshwater Biology* **23**, 25–53.
- Scheffer M., Carpenter S., Foley J.A., Folke C. & Walker B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* **413**, 591–596.
- Segers H. (1995) *The Lecanidae (Monogononta). Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 6.* (Eds H. Dumont & T. Nogrady), PB Academic Publishing BV.
- Simões N.R., Dias J.D., Leal C.M., Braghin S.M.L., Lansac-Tôha F.A. & Bonecker C.C. (2013) Floods control the influence of environmental gradients on the diversity of zooplankton communities in a neotropical floodplain. *Aquatic Sciences* **75**, 607–617.
- Simões N.R., Lansac-Tôha F.A., Velho L.F.M. & Bonecker C.C. (2012) Intra and inter-annual structure of zooplankton communities in floodplain lakes: a long-term ecological research study. *Revista de Biologia Tropical* **60**, 1819–1836.

- Sinistro R. (2010) Top-down and bottom-up regulation of planktonic communities in a warm temperate wetland. *Journal of Plankton Research* **32**, 209–220.
- Solari L.C., Gabbellone N.A., Claps M.C., Casco M.A., Quaini K.P. & Neschuk N.C. (2014) Phytoplankton chlorophyte structure as related to ENSO events in a saline lowland river (Salado River, Buenos Aires, Argentina). *Ecology and Evolution* **4**, 918–932.
- Sommer U., Adrian R., De Senerpont Domis L., Elser J.J., Gaedke U., Ibelings B., *et al.* (2011) Beyond the plankton ecology group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **43**, 429–448.
- Souza Filho E. (2009) Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. *Brazilian journal of Biology* **69**, 707–716.
- Souza Filho E.E., Rocha P.C., Comunello E. & Stevaux J.C. (2004) Effects of the Porto Primavera Dam on physical environment of the downstream floodplain. In: *The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. (Eds S.M. Thomaz, A. Agostinho & N.S. Hahn), pp. 55–74. Backhuys Publishers, Leiden.
- Souza Filho E.E. & Stevaux J.C. (1997) Geologia e geomorfologia do complexo rio Baía, Corutuba, Ivinhema. In: *A Planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos limnológicos e sócio-econômicos*. (Eds A.E. Vazzoler, A.A. Agostinho & N.S. Hahn), pp. 3–43. EDUEM, Maringá.
- Sterner R. (2009) Role of zooplankton in aquatic ecosystems. In: *Encyclopedia of inland waters*, 1st edn. (Ed. G.E. Likens), pp. 678–688. Elsevier, Oxford, UK.
- Thomaz S.M., Bini L.M. & Bozelli R.L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* **579**, 1–13.
- Tian C., Pei H., Hu W., Hao D., Doblin M.A., Ren Y., *et al.* (2015) Variation of phytoplankton functional groups modulated by hydraulic controls in Hongze Lake, China. *Environmental Science and Pollution Research* **22**, 18163–18175.
- Timms R.M. & Moss B. (1984) Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. *Limnology and Oceanography* **29**, 472–486.
- Utermöhl H. (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **9**, 1–38.
- Veech J.A., Summerville K.S., Crist T.O. & Gering J.C. (2002) The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* **99**, 3–9.
- Zalocar de Domitrovic Y., Poi de Neiff A. S. G., Casco S.L. (2007) Abundance and diversity of phytoplankton in the Paraná River (Argentina) 220 km downstream of the Yacyretá reservoir. *Brazilian journal of biology* **67**, 53–63.
- Zhou J., Deng Y., Zhang P., Xue K., Liang Y., Van Nostrand J.D., *et al.* (2014) Stochasticity, succession, and environmental perturbations in a fluidic ecosystem. *PNAS* **111**, E836-45.

## APPENDIX A - S1. Predictors selected by the forward selection procedure and used in the variation partitioning...

S1. Predictors selected by the forward selection procedure and used in the variation partitioning analysis with phytoplankton community as response. DO, dissolved oxygen; Iv. WL, Ivinhema water-level; SOM, suspended organic matter;  $Z_{eu}$ , euphotic zone;  $Z_{max}$ , max deep; DIN, dissolved inorganic nitrogen, AEM, temporal eigenvectors based on asymmetric eigenvector maps.

Biotic (zooplankton taxa)	Environmental	Environmental - resources	Temporal
<b>Connected lake</b>			
<b>Cladocera</b>	DO	$Z_{eu}$	AEM1
<i>Euryalona brasiliensis</i> Brehm & Thomson, 1936	Iv. WL	DIN	AEM2
<i>Diaphanosoma spinulosum</i> Herbst, 1975	SOM		AEM3
<i>Diaphanosoma brevireme</i> Sars, 1901			AEM4
<b>Copepoda</b>			AEM23
<i>Thermocyclops decipiens</i> Kiefer, 1929			AEM25
<b>Rotifera</b>			AEM27
<i>Brachionus falcatus</i> Zacharias, 1898			AEM40
<i>Brachionus caudatus</i> Barrois & Daday, 1894			
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832			
<i>Floscularia</i> sp.			
<i>Lecane leontina</i> Turner, 1892			
<i>Lecane furcata</i> Murray, 1913			
<i>Lepadella dactyliseta</i> Stenroos, 1898			
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943			
<i>Trichocerca bidens</i> Lucks, 1912			
<i>Trichotria tetractis</i> Ehrenberg, 1830			
<b>Tecameba</b>			
<i>Arcella discoides</i> Ehrenberg, 1843			
<i>Centropyxis discoides</i> Penard, 1902			
<i>Diffugia muriformis crucilobata</i> G.L. & Th., 1958			
<i>Hoogenraadia criptostoma</i> G.L. & Th., 1958			
<b>Isolated lake</b>			
<b>Cladocera</b>	Iv. WL	$Z_{eu}$	AEM1
<i>Bosmina freyi</i> Melo & Hebert, 1994	$Z_{max}$		AEM2
<i>Camptocercus australis</i> Sars, 1896	SOM		AEM4
<i>Simocephalus serrulatus</i> Koch, 1841			AEM3
<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick, 1882			AEM5
<i>Diaphanosoma birgei</i> Korinek, 1981			AEM10
<b>Copepoda</b>			AEM31



Biotic (zooplankton taxa)	Environmental	Environmental - resources	Temporal
<i>Notodiaptomus iheringi</i> Wright, 1935			AEM44
<b>Rotifera</b>			
<i>Conochilus natans</i> Seligo, 1900			
<i>Epiphanes clavatula</i> Ehrenberg, 1832			
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832			
<i>Lecane pusilla</i> Haring, 1914			
<i>Synchaeta stylata</i> Wierzejski, 1893			
<i>Phompholyx complanata</i> Gosse, 1851			
<i>Trichocerca pusilla</i> Jennings, 1903			
<b>Tecameba</b>			
<i>Arcella brasiliensis</i> Cunha, 1913			
<i>Arcella hemisphaerica undulata</i> Deflandre, 1928			

## APPENDIX B - S2. Predictors selected by the forward selection procedure and used in the variation partitioning...

S2. Predictors selected by the forward selection procedure and used in the variation partitioning analysis with zooplankton community as response.  $Z_{eu}:Z_{max}$ , ratio euphotic zone – maximum deep; DIN, dissolved inorganic nitrogen, AEM, temporal eigenvectors based on asymmetric eigenvector maps.

Biotic predictors (phytoplanktonic taxa)	Environmental	temporal
<b>Connected lake</b>		
<b>Bacillariophyceae</b>	$Z_{eu}:Z_{max}$	AEM1
<i>Aulacoseira alpigena</i> (Grun.) Kram.	DIN	AEM2
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Sim. var. <i>granulata</i>		AEM3
<b>Chlorophyceae</b>		AEM4
<i>Eutetramorus fottii</i> (Hind.) Kom. Sensus Kom.		AEM6
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thur.) Kom. – Legn.		AEM7
<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berk.) Kom.-Legn.		AEM12
<b>Chrysophyceae</b>		AEM21
<i>Dinobryon cylindricum</i> Imh.		AEM27
<b>Cryptophyceae</b>		
<i>Cryptomonas curvata</i> Ehr. Emend. Pen.		
<b>Cyanobacteria</b>		
<i>Aphanocapsa</i> sp.		
<i>Aphanothece smithii</i> Komárková-Legnerová & G.Cronberg		
<i>Aphanothece</i> sp.		
<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauv.		
<b>Euglenophyceae</b>		
<i>Phacus longicauda</i> var. <i>longicauda</i> (Ehr.) Duj.		
<i>Trachelomonas cylindrica</i> Playf.		
<i>Trachelomonas</i> sp2		
<b>Isolated lake</b>		
<b>Bacillariophyceae</b>	$Z_{eu}:Z_{max}$	AEM1
<i>Aulacoseira distans</i> (Ehr.) Sim.		AEM2
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Sim. var. <i>granulata</i>		
<b>Chlorophyceae</b>		AEM3
<i>Ankistrodesmus gracilis</i> (Reins.) Kors.		AEM4
<i>Ankyra ancora</i> (G.W. Sm.) Fott		AEM10
<i>Desmodesmus communis</i> (Hegew.) Hegew.		
<b>Chrysophyceae</b>		AEM12
<i>Mallomonas</i> cf. <i>akrokomos</i> Rut.		
<b>Cyanobacteria</b>		AEM19
<i>Microcystis smithii</i> Kom. e Anag.		
<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauv.		
<b>Euglenophyceae</b>		
<i>Trachelomonas scabra</i> Playf.		
<i>Tetraplektron acutum</i> (Pasch.) Fott		
<b>Zygnemaphyceae</b>		
<i>Staurastrum</i> sp1		

**APPENDIX C – S3. Predictors selected by the forward selection procedure and used in the variation partitioning...**

**S3.** Predictors selected by the forward selection procedure and used in the variation partitioning analysis with ciliates community as response.  $Z_{eu}$ , euphotic zone; DIN, dissolved inorganic nitrogen, SOM, suspended organic matter; AEM, temporal eigenvectors based on asymmetric eigenvector maps.

<b>Biotic (zooplankton taxa)</b>	<b>Biotic (phytoplankton taxa)</b>	<b>Environmental</b>	<b>Temporal</b>
<i>Connected lake</i>			
<b>Rotifera</b>	<b>Chlorophyceae</b>		
<i>Brachionus bidentata</i> Anderson, 1889	<i>Scenedesmus indicus</i> Phil.	DO	AEM2
<i>Ascomorpha ovalis</i> Bergendal, 1892		$Z_{eu}$	
<i>Isolated lake</i>			
<b>Rotifera</b>	<b>Chlorophyceae</b>		
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1895	<i>Desmodesmus denticulatus</i> var. <i>fenestratus</i> (Teil.) Hegew.	DO	---
<i>Lecane ludwigii</i> Eckstein, 1883	<i>Desmodesmus intermedius</i> var. <i>acutispinus</i> (Roll) Hegew.	SOM	
	<b>Bacillariophyceae</b>		
	<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Sim. var. <i>granulata</i>		

### 3 A FORMAÇÃO DE UM RESERVATÓRIO TROPICAL AFETA OS COMPONENTES DA DIVERSIDADE REGIONAL E A DINÂMICA DE METACOMUNIDADES DO PLÂNCTON

#### Resumo

1. A perda da variabilidade ambiental afeta negativamente a diversidade porque diminui a disponibilidade de nichos que podem ser ocupados pelas espécies. Em rios, os reservatórios são a principal causa de perda de variabilidade ambiental e diversidade biológica. Reservatórios também causam mudanças na conectividade dos ambientes, que influenciam a forma na qual a dispersão e o ambiente estruturam as comunidades biológicas.
2. Avaliamos o efeito da construção de um reservatório tropical sobre os componentes da diversidade regional (riqueza e Shannon) do fitoplâncton e zooplâncton. Usamos partição aditiva da diversidade para avaliar se o barramento aumenta a diversidade local aumentava, e a variação espacial e temporal decresciam, como esperado para um cenário de perda de variabilidade ambiental. Em relação ao componente espacial, usamos partição da variância para avaliar o efeito do espaço e do ambiente nas diferentes fases de formação do reservatório. Com análises de variância testamos se com o aumento do nível da água a importância do espaço diminuía e do ambiente aumentava, de acordo com um cenário de maior conectividade.
3. A construção do reservatório esteve relacionada com a perda de espécies. A contribuição da diversidade local aumentou para o fitoplâncton e diminuiu para o zooplâncton, enquanto que mudanças da variação espacial e temporal das comunidades foram dependentes da comunidade analisada e da métrica considerada. Em todas as fases de formação do reservatório a variação espacial das comunidades foi influenciada pelo ambiente e pelo espaço. Para o zooplâncton, o efeito do ambiente diminuiu e do espaço aumentou após o barramento.
4. Os resultados sugerem que a construção de um reservatório afeta negativamente a diversidade regional do plâncton por diminuir a variação no espaço e no tempo das comunidades. Também, que a variação espacial das comunidades foi controlada principalmente por processos ambientais (*species sorting*) antes do barramento, e por processos espaciais associados com alta dispersão (*mass effect*) após o barramento devido ao aumento da conectividade.

### 3.1 INTRODUÇÃO

Um dos principais objetivos da ecologia é entender os mecanismos que estruturam a diversidade em escala local e regional, e os efeitos da perda de espécies associada com distúrbios. A teoria do nicho (Hutchinson, 1957) oferece uma explicação determinística dos padrões da diversidade, sugerindo que a distribuição das espécies é influenciada por fatores abióticos e pela competição. Em linha com essa ideia, diversos autores têm sugerido que maior heterogeneidade ambiental possibilita o estabelecimento de um maior número de espécies pois há maior número de nichos a serem ocupados. Além disso, a variação temporal das condições ambientais favorece a diversidade pois pode diminuir a dominância de espécies (Chesson & Warner, 1981) e o efeito da exclusão competitiva (Connell, 1978).

As barragens causam importantes mudanças nas características físicas e químicas dos rios (Thornton *et al.*, 1990). Em geral, os reservatórios diminuem a heterogeneidade ambiental (Agostinho, Thomaz & Gomes, 2004) e transformam ambientes lóticos em semi-lênticos ou lênticos. Tais mudanças têm efeitos negativos sobre a diversidade local pois modificam as condições naturais às quais as espécies estão adaptadas (Agostinho, Pelicice & Gomes, 2008; Xiao *et al.*, 2016), e favorecem espécies generalistas não dependentes da heterogeneidade de *habitat* (Gomes & Miranda, 2001). Além disso, os reservatórios afetam a variação temporal natural dos ambientes (Agostinho *et al.*, 2008) por diminuir a intensidade dos eventos de cheia (Agostinho *et al.*, 2004). Assim, a falta de variabilidade ambiental afeta negativamente a diversidade regional (Chase, 2003; Mouquet *et al.*, 2006) pois diminui a variabilidade espacial e temporal das comunidades (Chesson & Warner, 1981; Bonecker, Aoyagui & Santos, 2009).

A diversidade regional ( $\gamma$  – diversidade total de um número de amostras) pode ser decomposta entre a diversidade local ( $\alpha$  – diversidade em cada amostra) e sua variação no espaço e/ou tempo ( $\beta$  – diferença entre as amostras) (Whittaker, 1972). A análise desses componentes permite entender os mecanismos responsáveis pela variação da diversidade no espaço e no tempo. A partição aditiva da diversidade (Crist *et al.*, 2003), por exemplo, permite determinar se processos determinísticos controlam a variação das espécies em diferentes escalas espaciais e temporais, e ainda determinar a contribuição de cada componente para a diversidade regional. Além disso, esse tipo de análise também permite avaliar o efeito de distúrbios sobre os componentes da diversidade (Beck *et al.*, 2012) e

identificar as escalas nas quais os esforços de conservação podem ter maior relevância (Gering, Crist & Veech, 2003).

Na escala espacial, processos ambientais e de dispersão influenciam a distribuição das espécies (Hutchinson, 1957; Shmida & Wilson, 1985; Hubbell, 2001; Leibold *et al.*, 2004). Para organismos aquáticos, a construção de barragens pode alterar a influência desses processos. Por exemplo, considerando que as barragens alterarem o fluxo e diminuam a conectividade longitudinal dos rios (Ward & Stanford, 1983), algumas espécies apresentam limitação de dispersão das regiões a montante para jusante (Pelicice, Pompeu & Agostinho, 2015). Nesse caso, a limitação na dispersão seria de grande importância para a estrutura das comunidades, pois algumas espécies são incapazes de atingir todos os locais. Por outro lado, devido ao aumento do nível de água em regiões a montante, a conectividade lateral aumenta, e os processos de dispersão apresentariam pouca importância para a estrutura das comunidades dessas regiões, pois as espécies poderiam chegar em todos os locais.

Nesse sentido, o conceito de metacomunidades [conjunto de comunidades locais relacionadas pela dispersão de organismos (Holt, 1997)] propõe quatro modelos (*species sorting, mass effect, patch dynamics* e *neutral*) para explicar os processos que estruturam as comunidades. Esses modelos diferem quanto a importância dos processos ambientais e de dispersão (Leibold & Norberg, 2004; Thompson & Townsend, 2006). A variação espacial de microrganismos tem sido relacionada principalmente com processos ambientais pois apresentam alta capacidade de dispersão (e.g., Finlay, 2002; Fenchel & Finlay, 2004). No entanto, sua distribuição pode ser altamente imprevisível (Beisner *et al.*, 2006; Borges, Train & Rodrigues, 2008; Nabout *et al.*, 2009; Bovo-Scomparin, Train & Rodrigues, 2013). Por serem organismos de dispersão passiva, as metacomunidades dos microrganismos é fortemente influenciada por processos estocásticos associados com a dispersão (Soininen, Korhonen & Luoto, 2013). Em rios, por exemplo, a estocasticidade influencia a distribuição dos microrganismos pois o fluxo e curto tempo de retenção da água que promovem a distribuição aleatória dos organismos (Naselli-Flores & Padisák, 2016).

Nesse trabalho estivemos interessados em avaliar o efeito da construção de um reservatório tropical sobre a diversidade regional de microrganismos e sobre os processos que influenciam a montagem das metacomunidades. Usamos uma série temporal de dados de seis anos de incidência e abundância de espécies de fitoplâncton e zooplâncton amostrados

antes e após a construção de um reservatório em um rio amazônico. Acreditamos que o uso de diferentes comunidades biológicas para testar o efeito de fatores antrópicos permite um avanço no entendimento de como a diversidade responde a mudanças da paisagem. Assim, nós abordamos dois tópicos principais:

1) Considerando que os barramentos diminuem a variação espacial e temporal das condições ambientais, avaliamos se a contribuição da diversidade local e da sua variação espacial e temporal para a diversidade regional de microrganismos, muda com a construção de um reservatório. Para isso, nós testamos a hipótese de que a construção da barragem tem efeito negativo sobre a diversidade regional do plâncton devido à perda de variabilidade espacial e temporal dessas comunidades (Hipótese 1). Nesse sentido predizemos que após a construção do reservatório a diversidade regional será menor, e que a contribuição da diversidade local para a diversidade regional incrementará em detrimento da variação espacial e temporal.

2) Considerando que os reservatórios modificam a conectividade entre ambientes, nós investigamos se a importância do ambiente e da dispersão como processos estruturadores das metacomunidades mudam com o barramento. Para isso testamos as hipóteses de que em todas as fases de formação do reservatório (antes, enchimento e depois) as comunidades planctônicas são estruturadas principalmente pelo ambiente devido à alta dispersão (Hipótese 2); e que após a construção do reservatório a importância da dispersão diminui devido ao aumento da conectividade (Hipótese 3).

## **3.2 MATERIAIS E MÉTODOS**

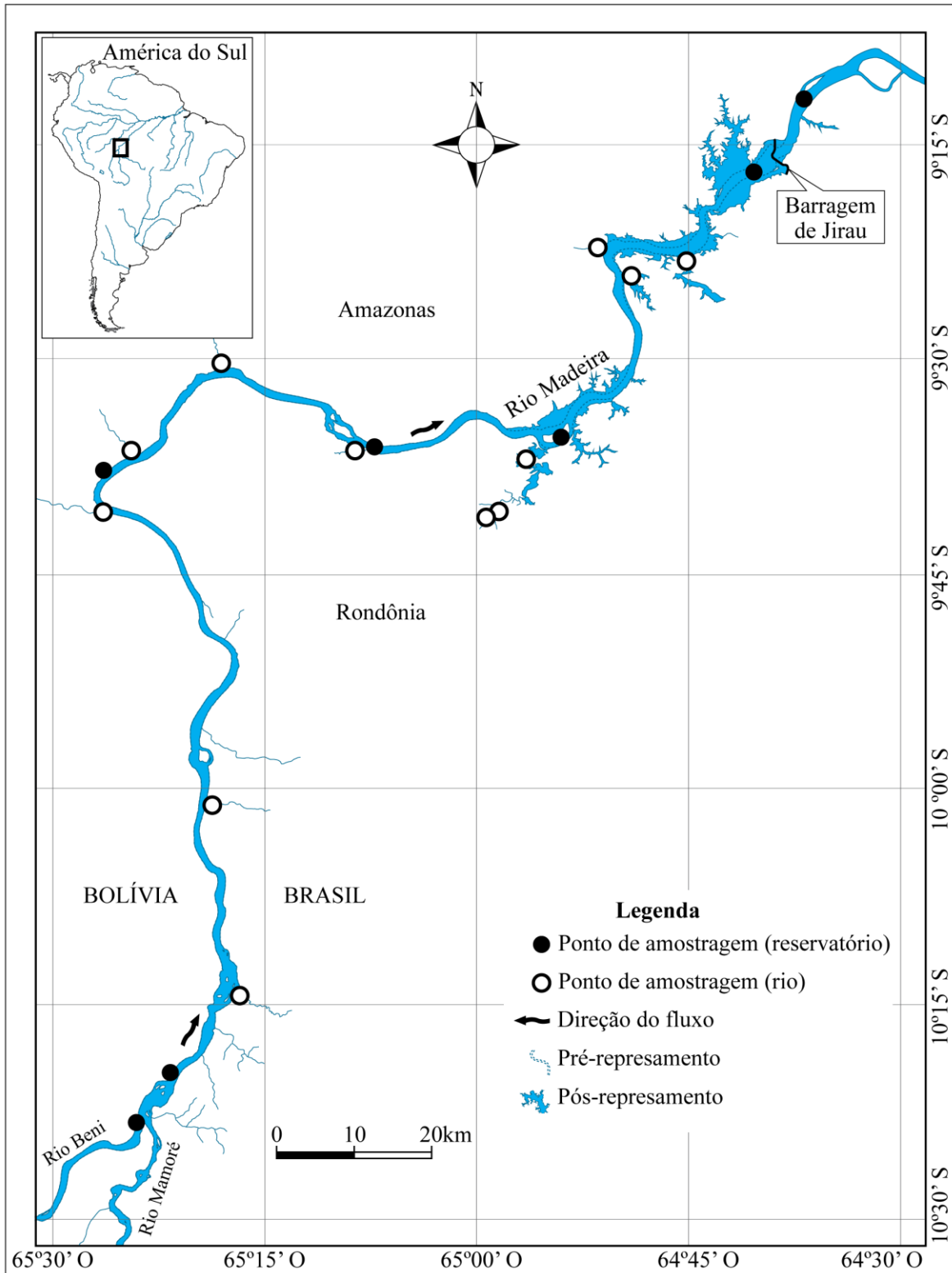
### **3.2.1 Área de estudo**

A bacia do rio Madeira abrange Peru, Bolívia e Brasil e drena cerca de 35 % da região Andino – Amazônica (Guyot *et al.*, 1996). O Rio Madeira é o quarto rio tropical com maior descarga, o quinto com maior área drenada e o maior tributário do Rio Amazonas (Latrubesse, Stevaux & Sinha, 2005). O nível desse rio varia em função do regime de chuvas, apresentando o maior nível no período de chuva (Março – Abril) e o menor no período de seca (setembro) (Cochrane *et al.*, 2017). Atualmente, o rio Madeira apresenta os reservatórios tipo fio d'água de Santo Antônio e Jirau que constituem o complexo Hidrelétrico Rio

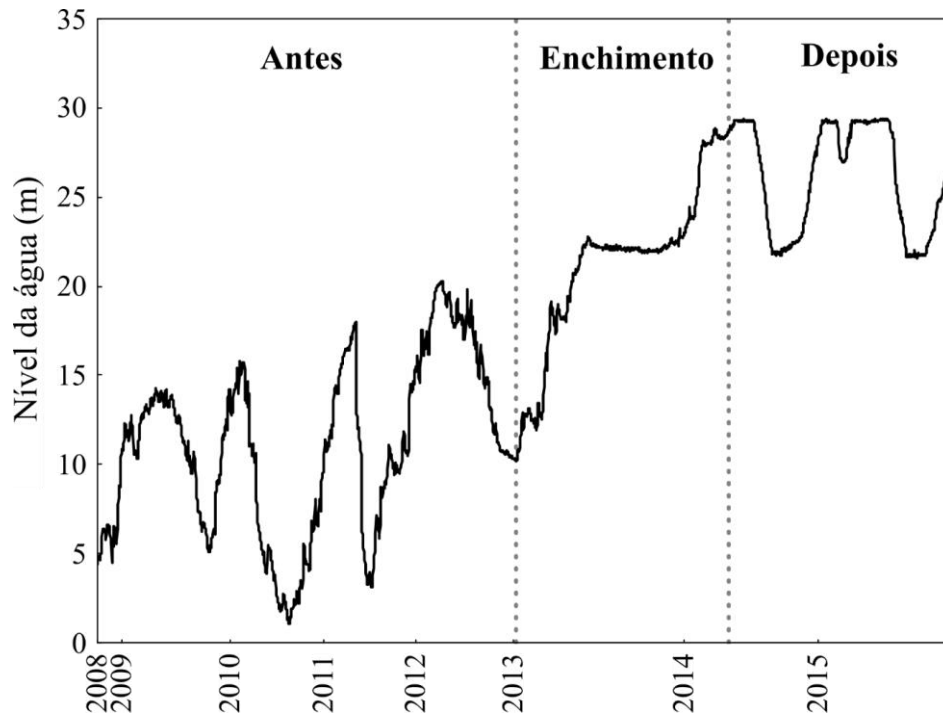
Madeira. Além disso, mais dois reservatórios estão programados para construção, um em território Boliviano e outro na divisa Brasil – Bolívia (Latrubesse *et al.*, 2005).

O nosso estudo abrangeu a zona de influência da usina hidrelétrica Jirau, entre as coordenadas 10°23'18.24" S, 65°24'3.96" O e 9°11'53.88" S, 64°36'46.80" O, totalizando 226 km de extensão em território Brasileiro (Figura 1). A barragem apresenta uma extensão de aproximadamente 6.4 km. O incremento do espelho da água após a construção do barramento foi de 258 km<sup>2</sup> (Cochrane *et al.*, 2017). A vegetação da zona é caracterizada como floresta tropical. O valor médio anual da temperatura é de 25 °C e da humidade relativa é de 85%. O valor médio da precipitação da região é de 2500 mm, com aproximadamente 180 dias de chuva no ano. Com a construção do reservatório o nível da água passou de ser entre 1 m e 20 m, a 21 m e 29 m (Figura 2). Além disso, a variação temporal do nível da água do rio Madeira decresceu após o barramento.





**Figura 1.** Mapa mostrando as estações de amostragem no Rio Madeira e a localização do reservatório de Jirau, Brasil.



**Figura 2.** Variação do nível da água do rio Madeira a montante da usina hidrelétrica Jirau, Brasil.

### 3.2.2 Coleta de dados

Os dados das espécies e das variáveis ambientais foram obtidos por meio de pesquisa realizados pelo NUPÉLIA (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura), financiados principalmente pelo CNPq (programa PELD) e por empresa privada (ENERGIA SUSTENTÁVEL DO BRASIL – ESBR). As coletas e análises foram padronizadas para todos os ambientes e comunidades analisadas (fitoplâncton e zooplâncton).

Foram estabelecidas 20 estações de amostragem (P1 - P20) que incluíram zonas do rio Madeira e alguns dos seus tributários. A maior parte dos pontos estiveram localizados a montante da barragem. As amostragens de fitoplâncton, zooplâncton e dados ambientais foram realizadas a subsuperfície na região central do rio entre 2010 e 2015, abrangendo o período seco (junho – outubro) e chuvoso (dezembro – abril). As amostragens foram trimestrais em 2010, 2011 e 2015, e bimestrais de 2013 e 2014. Em 2012 foram realizadas 5 coletas. Nas coletas de fevereiro e abril de 2014, os pontos P1-P4 não foram amostrados devido a dificuldades de acesso causadas pelo aumento no nível do rio Madeira. Mesmo assim, nosso delineamento amostral foi suficiente para representar as questões levantadas ( $n = 565$  para fitoplâncton e  $n = 568$  para zooplâncton).

### **3.2.2.1 Zooplâncton**

As amostragens de zooplâncton foram realizadas com auxílio de uma moto-bomba, tendo sido filtrados 1000 litros de água por amostra, em uma rede de plâncton de 68 µm de abertura de malha. O material coletado foi acondicionado em frascos de polietileno e fixado em solução de formaldeído a 4%, tamponado com carbonato de cálcio. As amostras foram concentradas em um volume conhecido e variável (75 a 300 ml), considerando a quantidade de organismos e, principalmente, a quantidade de sedimento na amostra, o que dificultava a visualização dos espécimes na amostra. Previamente às análises, as amostras foram coradas com Rosa de Bengala, a fim de aprimorar a visualização dos organismos. A abundância dos quatro principais grupos aqui considerados (protozoários testáceos, rotíferos, cladóceros e copépodes) foi estimada através da contagem, em câmaras de Sedgwick-Rafter, de 5 subamostras, de 1,5 ml (total de 7,5 ml), obtidas com pipeta do tipo Hensen-Stempel, sendo os resultados de densidade final expressos em ind.m<sup>-3</sup>. Visto que o método de subamostragem não é suficiente para fornecer resultados satisfatórios de riqueza de espécies, após as contagens das subamostras, procedeu-se uma análise qualitativa das mesmas. Amostras com densidades muito baixas foram analisadas na íntegra. Como riqueza de espécies, considerou-se o número de espécies presentes em cada unidade amostral.

### **3.2.2.2 Fitoplâncton**

As amostras de fitoplâncton para a análise quantitativa foram coletadas diretamente com frascos de vidro e fixadas com solução de lugol 1%. O estudo taxonômico e quantitativo do fitoplâncton foi efetuado através de microscópio invertido, com aumento de 400X. A contagem dos indivíduos (células, cenóbios, colônias ou filamentos) esteve de acordo com o método de Utermöhl (1958), com prévia sedimentação da amostra. A densidade fitoplanctônica foi calculada de acordo com APHA (2005) e o resultado foi expresso em indivíduos por mililitro.

### **3.2.2.3 Variáveis ambientais**

Foram mensurados *in situ* com sondas digitais portáteis a temperatura (°C), pH, condutividade (µS.cm<sup>-1</sup>), turbidez (NTU), carbono orgânico (mg.L<sup>-1</sup>) e inorgânico (mg.L<sup>-1</sup>). A transparência da coluna da água foi calculada como o disco de Secchi. A zona eufótica ( $Z_{eu}$ , m) foi estimada como 2,7 vezes a transparência da coluna da água (Cole, 1994). Foi

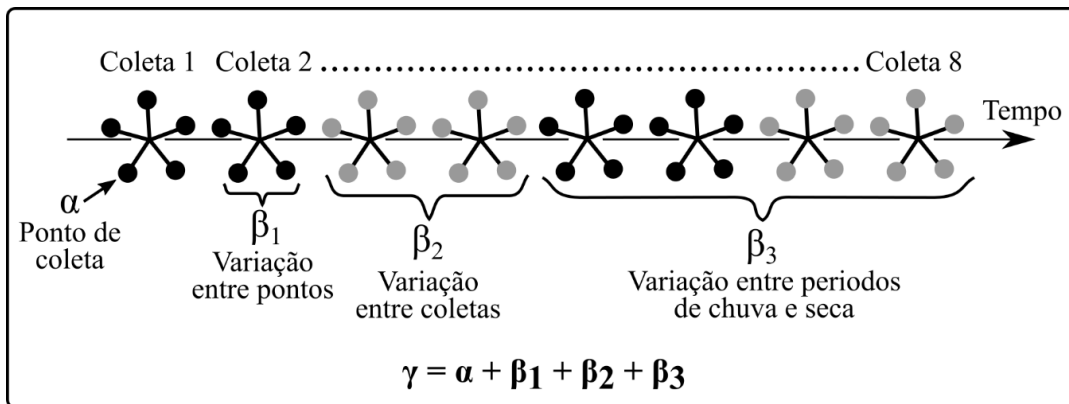
medida a profundidade máxima ( $Z_{\max}$ , m) e calculada a relação  $Z_{\text{eu}}:Z_{\max}$  como medida de disponibilidade de luz. A alcalinidade ( $\text{Eq.L}^{-1}$ ), demanda bioquímica de oxigênio ( $\text{mg.L}^{-1}$ ), demanda química de oxigênio ( $\text{mg.L}^{-1}$ ), e as concentrações de sílica ( $\mu\text{g.L}^{-1}$ ), ferro ( $\mu\text{g.L}^{-1}$ ), ortofosfato ( $\text{PO}_4 - \mu\text{g.L}^{-1}$ ), nitrato ( $\text{NO}_3^- - \mu\text{g.L}^{-1}$ ), nitrito ( $\text{NO}_2^- - \mu\text{g.L}^{-1}$ ) e amônia ( $\text{NH}_4^+ - \mu\text{g.L}^{-1}$ ) foram calculados segundo APHA (2005). A concentração de nitrogênio inorgânico dissolvido (DIN) foi considerado como a soma das concentrações de nitrito, nitrato e amônia.

### 3.2.3 *Análise de dados*

Foi realizada uma análise de componentes principais (ACP) com as variáveis ambientais para caracterizar a variação espacial e temporal da área de estudo. Usamos o critério de *Broken-Stick* para selecionar os eixos a serem interpretados. Avaliamos diferenças ambientais entre as fases de formação do reservatório (antes, enchimento e após) usando análise de variância (ANOVA) para os escores dos eixos selecionados. A posteriori, com teste de Tukey, identificamos as fases que apresentaram diferenças.

Para comparar a variação da riqueza de espécies entre as fases de formação do reservatório, nós realizamos curvas de acumulação de espécies com o método de permutação aleatória de subamostras sem substituição (Gotelli & Colwell, 2001). Usamos análise permutacional de dispersão multivariada (PERMDISP) para avaliar possíveis diferenças na variação da composição e abundância das espécies planctônicas entre as fases de formação do reservatório. Os valores de probabilidade usados para determinar diferenças entre as fases do reservatório foram calculados através da permutação dos resíduos (999 permutações). Realizamos comparações *post hoc* usando testes de permutações (999 permutações) baseados no teste *t* da dispersão dos diferentes grupos (Anderson, 2006). Para a PERMDISP transformamos a matriz de presença-ausência em uma matriz de dissimilaridade pelo método de Jaccard (Jaccard, 1912), e a de abundância de espécies em uma matriz de dissimilaridade pelo método de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957). Para avaliar a contribuição da diversidade local, da variação espacial e da variação temporal para a diversidade regional de fitoplâncton e zooplâncton em cada fase de construção do reservatório, nós usamos uma análise de partição aditiva da diversidade. A análise foi realizada tanto para dados de riqueza (matriz de incidência) quanto para a diversidade de Shannon (matriz de abundância). Consideramos a diversidade local (cada amostra –  $\alpha$ ), a variação entre locais ( $\beta_1$ ), a variação

entre coletas ( $\beta_2$ ) e a variação entre períodos de chuva e seca ( $\beta_3$ ). Em todos os casos, a diversidade regional ( $\gamma$ ) foi a soma dos componentes  $\alpha$  e  $\beta_{1-3}$  (Figura 3). A significância de cada componente foi testada com aleatorizações de acordo ao modelo nulo, com permutação aleatória da ocorrência (ou abundância) das espécies entre as amostras (Crist *et al.*, 2003). Valores de  $p$  menores do que 5% e maiores do que 95% foram considerados como significativamente diferentes do modelo nulo. Quando a contribuição do componente foi diferente do modelo nulo consideramos que processos determinísticos foram responsáveis da sua variação.



**Figura 3.** Modelo hierárquico usado na análise de partição aditiva da diversidade. Os pontos pretos representam locais em períodos de chuva, e os cinza locais em períodos secos.

Para avaliar a contribuição do ambiente e do espaço na variação da composição e abundância do fitoplâncton e zooplâncton em cada coleta, nós usamos análises de redundância parcial (pRDA). A matriz de variáveis espaciais foi construída de acordo com mapas assimétricos de autovetores (AEM) (Blanchet, Legendre & Borcard, 2008) Usamos AEM pois na modelagem espacial nos permite incluir a direção do fluxo dos rios e a conectividade entre os locais. Para o cálculo dos AEM usamos uma matriz de distância entre os locais, as coordenadas geográficas e uma matriz de conectividade. A matriz ambiental esteve composta pelas variáveis mensuradas transformadas com  $\log + 1$  (exceto pH e a razão  $Z_{eu}:Z_{max}$ ). No caso do fitoplâncton, incluímos também a abundância total de zooplâncton como variável ambiental. Como variável resposta, usamos uma matriz com dados de presença – ausência e outra com dados de abundância das espécies, sendo aplicada transformação de Hellinger a ambas.

Em cada pRDA as variáveis ambientais e espaciais foram submetidas a um processo de seleção de *forward* ( $p < 0,05$ ; 999 permutações). A colinearidade das variáveis selecionadas foi investigada por meio do fator de inflação da variância (VIF), sendo removidas as variáveis com  $VIF > 10$  (Legendre & Legendre, 1998). Como resultado da importância de cada fração interpretamos o valor do  $R^2$  ajustado, uma vez que esses valores não são afetados pelo número de variáveis e fazem com que os resultados entre análises sejam comparáveis (Peres-Neto *et al.*, 2006). Para esta análise retivemos somente os valores das frações puramente ambiental e puramente espacial. A significância das frações foi testada com  $p < 0,05$ . Usamos regressão linear para testar a relação entre o nível hidrométrico e a explicação das frações puramente ambiental e espacial.

Para avaliar o efeito das fases de construção da barragem na influência do espaço e do ambiente sobre as comunidades usamos ANOVA one way. Consideramos como variáveis resposta as frações puramente ambiental e puramente espacial, e como fator as fases de formação do reservatório. Usamos Welch ANOVA quando o pressuposto de homocedasticidade não foi atingido (Ruxton, 2006). Em todos os casos os resíduos apresentaram distribuição normal.

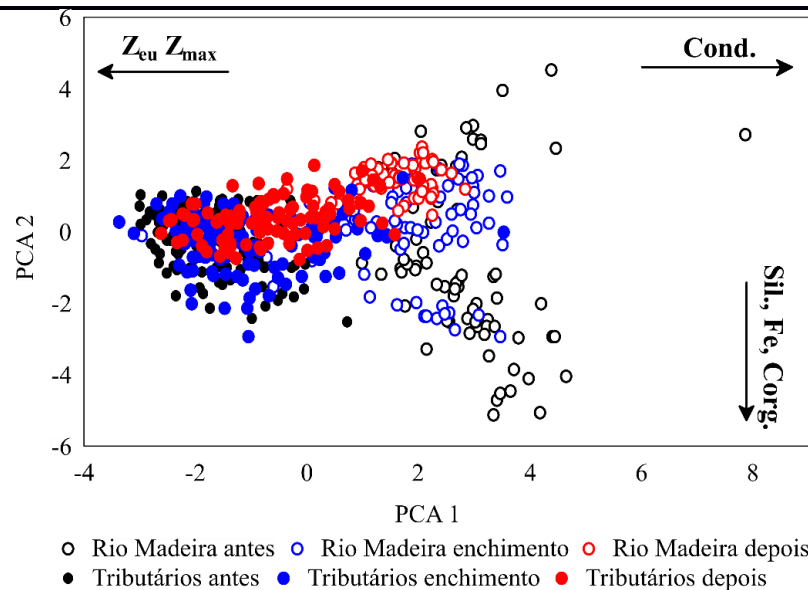
Todas as análises foram realizadas utilizando o programa R (R Development Core Team, 2018) e os pacotes *vegan* (Oksanen *et al.*, 2007) e *AEM* (Blanchet, 2009)

### 3.3 RESULTADOS

Nós registramos menor variação da maioria das variáveis ambientais após a construção do reservatório (Tabela 1). Apenas o eixo 1 da ACP foi retido para interpretação e explicou 29 % da variabilidade ambiental. Identificamos diferenças significativas das condições ambientais entre as fases de formação do reservatório ( $F = 3.72$ ;  $p = 0.025$ ), com diferenças entre as fases antes e após o represamento (teste de Tukey,  $p = 0,021$ ). A dispersão dos escores do eixo 1 foi menor após o barramento (Figura 4).

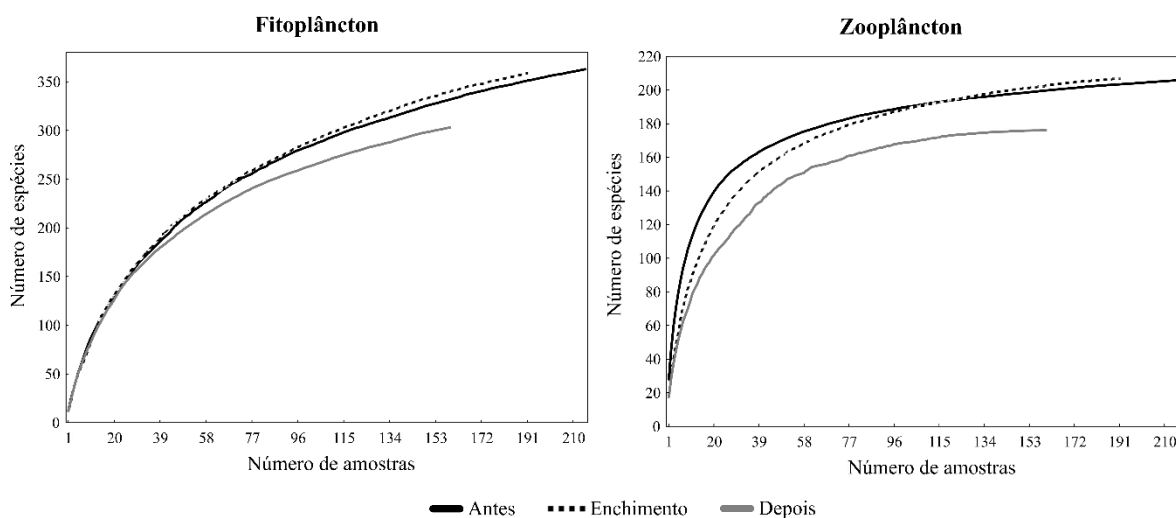
**Tabela 1.** Valores médios e coeficiente de variação (CV - %) das variáveis ambientais mensuradas nos 20 pontos de amostragem nas diferentes fases de formação do reservatório de Jirau, no Rio Madeira, Brasil. T°, temperatura da água; Z<sub>max</sub>, profundidade máxima; Z<sub>eu</sub>, zona eufótica; Z<sub>eu</sub>:Z<sub>max</sub>, relação zona eufótica:profundidade máxima; Cond, condutividade; Alc, alcalinidade; OP, ortofosfato; NID, nitrogênio inorgânico dissolvido; DBO, demanda bioquímica de oxigênio; DQO, demanda química orgânica; C<sub>org</sub>, carbono orgânico; C<sub>inorg</sub>, carbono orgânico; Fe, ferro; Sil, sílica.

	Antes (n = 220)		Enchimento (n = 191)		Depois (n = 157)	
	Média	CV%	Média	CV%	Média	CV%
T° (°C)	27.2	7.6	27.4	6.3	27.9	6.9
Z <sub>max</sub> (m)	8	81	8.7	67.2	8.2	65.9
Z <sub>eu</sub> (m)	1.5	96.6	1.1	98.6	1	110.7
Z <sub>eu</sub> :Z <sub>max</sub>	0.4	94.6	0.2	116.7	0.2	126.3
pH	6.6	12.9	6.2	13.9	6.4	10.6
Cond (µS.cm <sup>-1</sup> )	39.1	117.8	41.7	83.6	47.5	76
Alc (Eq.L <sup>-1</sup> )	14.5	88.9	15	68.6	23.6	87.9
OP (µg.L <sup>-1</sup> )	42.2	306	55.9	111.7	43	102.7
NID (µg.L <sup>-1</sup> )	1199.5	66.7	1665.7	80	1185.3	64.2
DBO (mg. L <sup>-1</sup> )	1.5	62.3	1.3	57.2	1.7	56.4
DQO (mg. L <sup>-1</sup> )	10.6	66.2	16.7	56.5	13.9	70.6
C <sub>inorg</sub> (mg. L <sup>-1</sup> )	4.4	74.5	4.9	63.2	6.1	45.6
C <sub>org</sub> (mg. L <sup>-1</sup> )	6.3	44.8	5.5	41.6	4	27.4
Sil (µg.L <sup>-1</sup> )	13.2	128.8	8.9	83.5	7.7	53.1
Fe (µg.L <sup>-1</sup> )	2.7	119.7	1.2	84.3	1.3	66.4



**Figura 4.** Ordenação dos pontos de amostragem ao longo dos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (PCA). O gráfico inclui as variáveis com maior relação com cada eixo. Z<sub>eu</sub>:Z<sub>max</sub> – relação zona eufótica - profundidade máxima; Sil – Sílica (µg.L<sup>-1</sup>); Fe – Ferro µg.L<sup>-1</sup>; Corg – Carbono orgânico (mg. L<sup>-1</sup>)

Foram identificadas 565 espécies de fitoplâncton e 392 espécies de zooplâncton. A riqueza de espécies das duas comunidades foi menor após a construção do reservatório (Figura 5). O resultado do PERMDISP revelou diferenças na composição e da abundância de espécies entre as fases do reservatório (Tabela 2). Para o fitoplâncton, a fase anterior ao enchimento apresentou maior heterogeneidade (maior distância para a mediana) na composição ( $p = 0,002$ ) e abundância ( $p = 0,001$ ) quando comparado com a fase pós-enchimento. Para o zooplâncton, após o barramento foi registrada maior heterogeneidade para os dois atributos ( $p = 0,001$  nos dois casos).



**Figura 5.** Curvas de acumulação de espécies para fitoplâncton e zooplâncton nas fases de formação do reservatório de Jirau, rio Madeira, Brasil.

**Tabela 2.** Resultado da PERMDISP. Variação (distância média para a mediana) da composição (Jaccard) e abundância (Bray) das espécies nas fases de formação do reservatório. Valores de  $p < 0,05$  indicam diferenças significativas entre as fases de formação do reservatório.

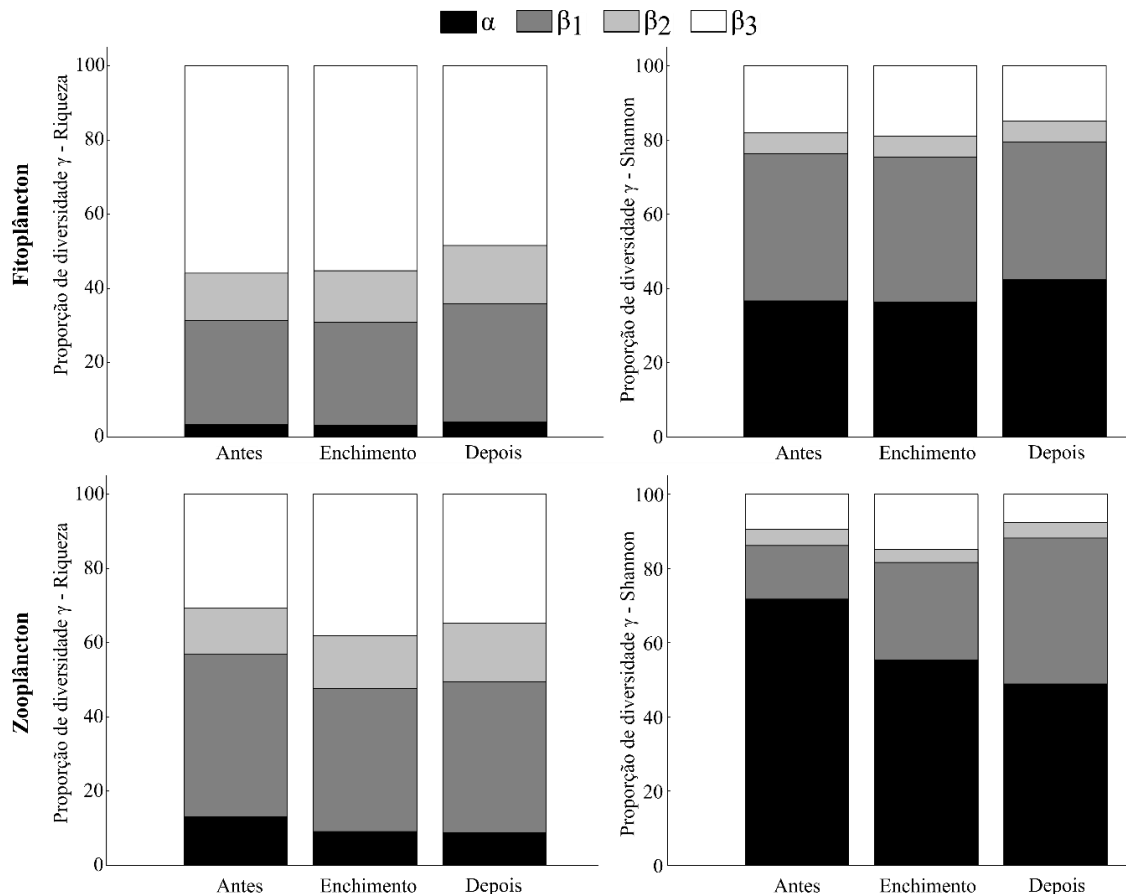
	Medida	Antes	Enchimento	Após	F	$p$
Fitoplâncton	Jaccard	0,672	0,674	0,664	6,26	0,002
	Bray	0,659	0,662	0,645	7,72	0,001
Zooplâncton	Jaccard	0,563	0,600	0,599	30,86	0,001
	Bray	0,518	0,578	0,574	38,51	0,001

Para a diversidade  $\gamma$  baseada na riqueza e na diversidade de Shannon, a proporção da diversidade explicada por cada uma das frações foi significativamente diferente de uma distribuição aleatória. Para as duas comunidades os componentes da diversidade  $\gamma$  variaram com a construção do reservatório (Figura 6).



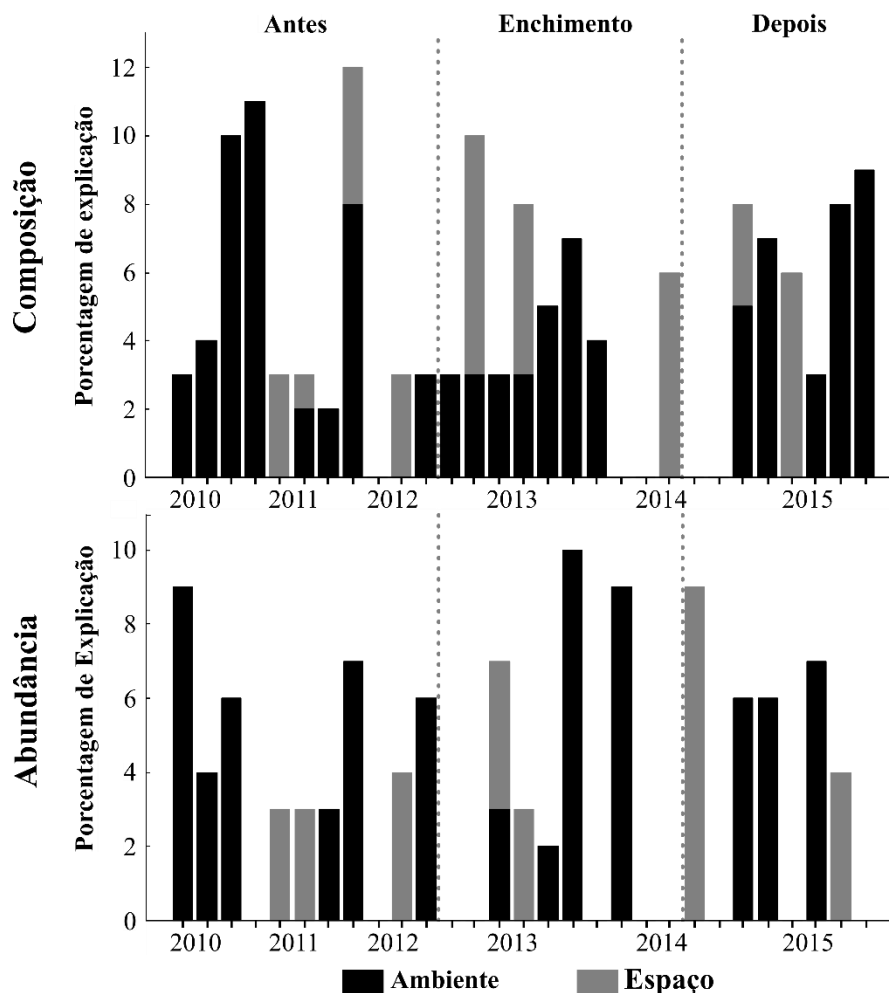
Para o fitoplâncton, a variação espacial ( $\beta_1$ ) e entre períodos hidrológicos ( $\beta_3$ ) tiveram a maior proporção de explicação da diversidade  $\gamma$  – riqueza em todas as fases de formação do reservatório. Porém, após o barramento,  $\beta_1$  ganhou importância em detrimento de  $\beta_3$  (Figura 6). Para a diversidade  $\gamma$  – Shannon, o componente  $\alpha$  e  $\beta_1$  apresentaram a maior contribuição. Com a construção do reservatório a contribuição de  $\alpha$  apresentou acréscimo, enquanto  $\beta_1$  e  $\beta_3$  apresentaram decréscimos.

Para o zooplâncton, a diversidade  $\gamma$  – riqueza, a variação espacial ( $\beta_1$ ) apresentou a maior proporção de explicação em todas as fases de formação do reservatório. Depois do barramento, a contribuição do componente  $\alpha$  e  $\beta_1$  foram menores, enquanto  $\beta_2$  e  $\beta_3$  aumentaram em importância. Para a diversidade  $\gamma$  – Shannon,  $\alpha$  teve a maior contribuição. Após a construção do reservatório a contribuição de  $\alpha$  decresceu, enquanto  $\beta_1$  aumentou.

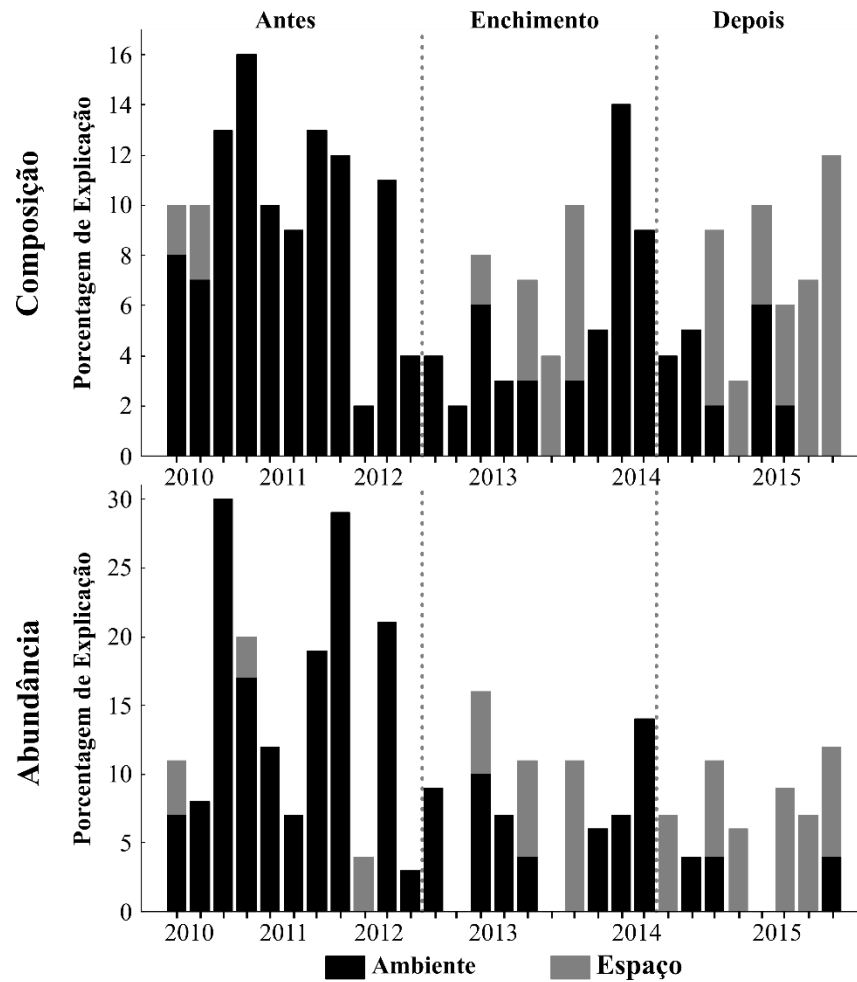


**Figura 6.** Contribuição dos componentes observados da diversidade  $\gamma$  nas diferentes fases de formação do reservatório de Jirau, rio Madeira, Brasil. Diversidade  $\alpha$ , variação espacial ( $\beta_1$ ), variação entre coletas ( $\beta_2$ ) e variação entre períodos de chuva e seca ( $\beta_3$ ). Todas as frações foram significativamente diferentes do modelo nulo.

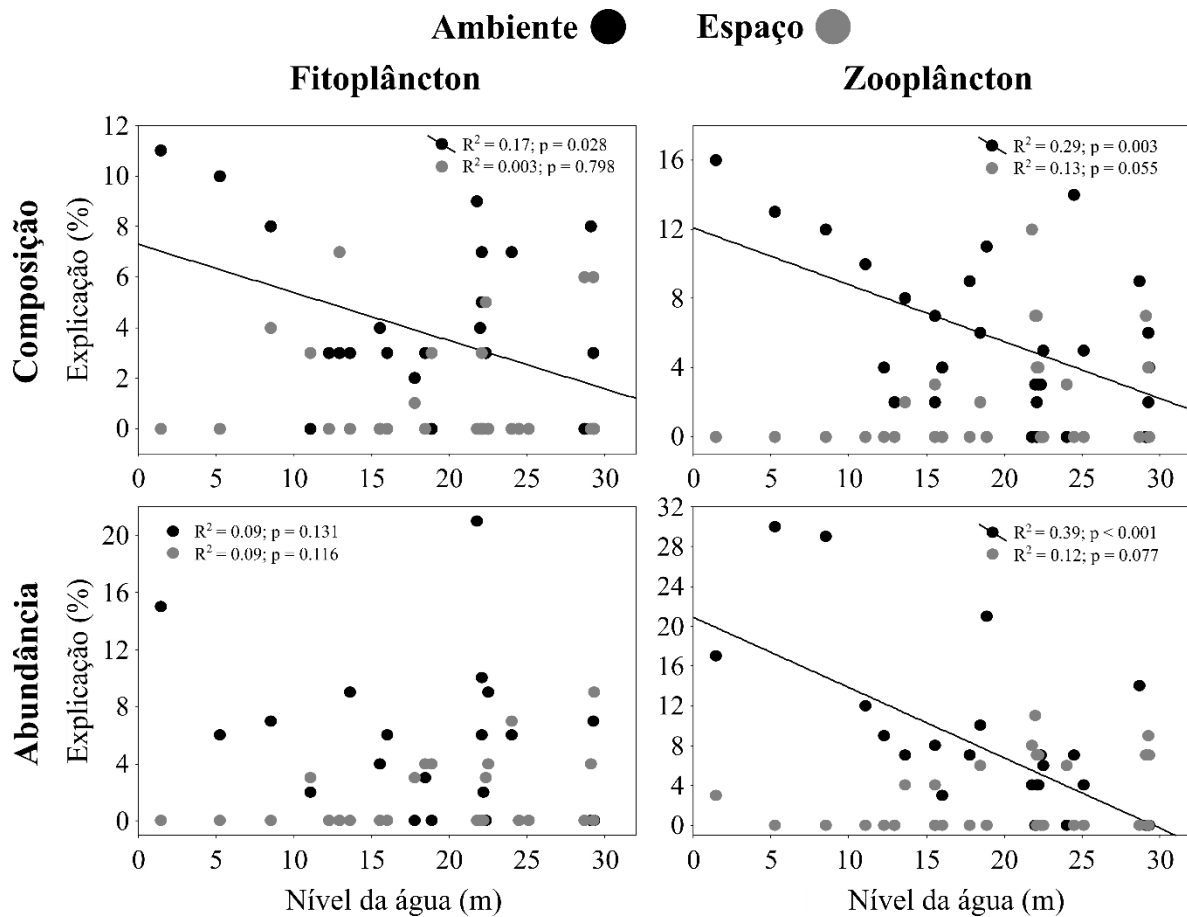
Quando considerada a importância dos componentes ambientais e espaciais sobre os padrões da composição e abundância, o preditor ambiental apresentou maior explicação da variação espacial do fitoplâncton em todas as fases de formação do reservatório (Figura 7). Para o zooplâncton, antes do barramento, a explicação do ambiente foi mais importante do que o espaço, entretanto, após a formação do reservatório, o preditor espacial apresentou maior explicação (Figuras 8 e 9). Para as duas comunidades o nível da água do rio Madeira apresentou uma relação negativa como a explicação do preditor ambiental (Figura 10).



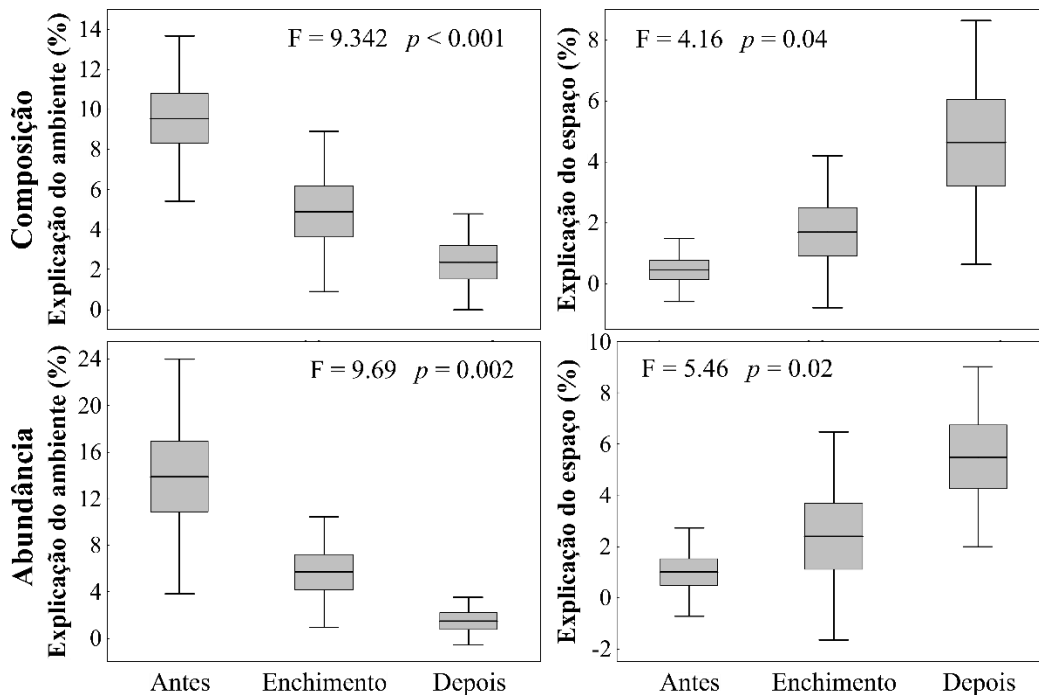
**Figura 7.** Variação temporal da explicação dos preditores ambientais e espaciais para a composição e abundância do fitoplâncton. Os valores apresentados fazem referência ao  $R^2$  ajustado (%) das frações puras ambiental e espacial que foram significativas. Ausência de barras indica que nenhum tipo de preditor explicou a variação da comunidade.



**Figura 8.** Variação temporal da explicação dos preditores ambientais e espaciais para a composição e abundância do zooplâncton. Os valores apresentados fazem referência ao  $R^2$  ajustado (%) das frações puras ambiental e espacial que foram significativas. Ausência de barras indica que nenhum tipo de preditor explicou a variação da comunidade.



**Figura 10.** Relação entre o nível da água e a explicação dos preditores ambientais e espaciais das comunidades planctônicas no reservatório de Jirau, no rio Madeira, Brasil.



**Figura 9.** Porcentagem de explicação dos preditores ambientais e espaciais sobre a variação da composição e abundância do zooplâncton nas fases de formação do reservatório. São mostrados os resultados da análise variância (F e p). A linha central representa a média, a caixa o erro padrão, e os whiskers o desvio padrão.

### 3.4 DISCUSSÃO

Nesse estudo mostramos que a construção de um reservatório tropical em um rio amazônico influenciou mudanças na riqueza e abundância de comunidades planctônicas, e esteve associado com a diminuição da diversidade regional. Nossos resultados sugerem que o decréscimo da riqueza de espécies ocorreu pela redução da variabilidade das comunidades na escala espacial, para o zooplâncton, e na escala temporal, para o fitoplâncton. Os valores da diversidade local ( $\alpha$ ), e da variação espacial ( $\beta_1$ ) e temporal ( $\beta_2$  e  $\beta_3$ ) foram diferentes do esperado pelo modelo nulo, sugerindo que processos determinísticos foram responsáveis pelos padrões de distribuição das espécies (Crist *et al.*, 2003) em todas as fases de formação do reservatório. De fato, mostramos que a variação espacial das comunidades planctônicas é controlada por processos ambientais e de dispersão, e que a importância desses processos se altera ao longo do tempo. Com a construção do reservatório a dispersão entre comunidades aumentou, mascarando o efeito do ambiente. Assim, uma dinâmica de *species sorting* controlou a variação das comunidades planctônicas antes do barramento, enquanto o *mass effect* ganhou importância após a construção.

### **3.4.1 A diversidade regional e a importância dos seus componentes variam com as fases de formação de um reservatório**

Os resultados mostram que a construção do reservatório esteve relacionada com o decréscimo da variabilidade ambiental, mudanças na estrutura das comunidades e perda de diversidade regional. Esse resultado está em linha com estudos prévios que mostram o efeito negativo de barramentos sobre a diversidade de espécies de diferentes níveis tróficos (e.g., peixes, Lima *et al.*, 2016; insetos, Rodrigues *et al.*, 2017). Com a construção do reservatório ocorreu um decréscimo na heterogeneidade ambiental associada a mudanças no nível da água, e a perda de nichos associada com falta de variabilidade ambiental (Chase & Leibold, 2003), o que muito provavelmente influenciou no decréscimo da diversidade regional. Em planícies de inundação, a diversidade regional é mantida pela alternância de períodos de alta conectividade e períodos de alta heterogeneidade ambiental (menor conectividade) associadas com o nível hidrométrico (Thomaz, Bini & Bozelli, 2007). A variabilidade ambiental associada com mudanças no nível da água incrementam a diversidade, pois podem prevenir a dominância de espécies e reduzir a intensidade da exclusão competitiva (Connell, 1978; Chesson & Warner, 1981).

Os componentes da diversidade regional analisados apresentaram uma distribuição diferente do modelo nulo, sugerindo que as espécies não tiveram uma distribuição aleatória e que, ao contrário, responderam a processos determinísticos (Crist *et al.*, 2003; Gering *et al.*, 2003; Simões *et al.*, 2013). Embora esse resultado tenha sido observado para todas as fases de formação do reservatório, nossos resultados sugerem que o reservatório afetou a contribuição dos componentes da diversidade regional. Mostramos que a importância da diversidade local, e da variação espacial ( $\beta_1$ ) e temporal ( $\beta_2$ ) foi alterada com a construção do reservatório. Essas mudanças foram registradas tanto para a riqueza quanto para a abundância das espécies, mostrando que o reservatório afetou diversos atributos da diversidade, e em diferentes escalas espaciais e temporais.

As mudanças dos componentes da diversidade regional após o barramento, no entanto, não corresponderam com nossa predição inicial na maioria dos casos. Esperávamos que o decréscimo da heterogeneidade ambiental estivesse relacionado com o incremento de  $\alpha$ , e com decréscimo da variação espacial e temporal das comunidades (Hipótese 1). Além disso, esperávamos que esse resultado fosse consistente para as comunidades e métricas

usadas (i.e., riqueza e Shannon). Entretanto, embora tenhamos verificado o decréscimo da variação ambiental, a variação dos componentes da diversidade foi diferente para cada uma das comunidades e medidas de diversidade consideradas. Era esperado que a partição da diversidade nos diversos níveis hierárquicos fosse diferente para as duas métricas, pois cada uma avalia diferentes atributos da estrutura das comunidades (Magurran, 1988). Porém, esperávamos que o padrão de aumento da diversidade  $\alpha$  e decréscimo da diversidade  $\beta$  fosse mantido. Nossos resultados sugerem, portanto, que diferentes atributos das comunidades respondem de forma diferente aos distúrbios ambientais (Komonen & Elo, 2017), e são consistentes com trabalhos que mostram que organismos têm diferentes respostas ao ambiente (ex., Thomaz *et al.*, 2007; Padial *et al.*, 2014).

Para o fitoplâncton, o barramento afetou negativamente a variação espacial e temporal da abundância, e a variação temporal da riqueza. É provável que o decréscimo da variação temporal das comunidades seja o resultado do decréscimo da frequência e intensidade das flutuações no nível de água. Assim, com a diminuição da variabilidade temporal das condições ambientais, a intensidade da competição provavelmente pode ter apresentado um aumento (Chesson & Warner, 1981), diminuindo a variação temporal das comunidades. Por outro lado, é provável que a formação de zonas lênticas tenha favorecido a dominância de espécies (Reynolds, 1999; Nogueira, 2000), como sugerido pelo aumento do componente alfa da diversidade de Shannon (Crist *et al.*, 2003; Gering *et al.*, 2003), e o gráfico a distribuição da densidade entre as espécies (Material suplementar – S1). Além disso, o aumento da contribuição da variação espacial sugere que as mudanças na paisagem restringiram a distribuição das espécies (Simões *et al.*, 2013).

Para o zooplâncton, após o barramento, a riqueza de espécies decresceu e a diversidade de Shannon aumentou, sugerindo que a perda de espécies esteve associada com um decréscimo da dominância (Crist *et al.*, 2003; Gering *et al.*, 2003). É provável que a mudança de zonas lólicas a semilênticas tenha afetado negativamente a dominância de espécies (Material suplementar – S5) adaptadas a condições de maior correnteza. Por outro lado, a variação espacial da riqueza decresceu, provavelmente como consequência da homogeneização de algumas zonas devido ao aumento do nível de água. No entanto, a variação temporal da riqueza apresentou um acréscimo, sugerindo que nesse ambiente com

maior homogeneização ambiental, a variabilidade temporal ganhou relevância para manter a diversidade regional.

### **3.4.2 *Influência de processos ambientais e de dispersão sobre as comunidades planctônicas***

Nossos resultados mostraram que processos ambientais e espaciais foram responsáveis pela estruturação das metacomunidades planctônicas no sistema analisado, entretanto, a influência desses processos muda temporalmente. Esse resultado está em linha com estudos que mostram que os mecanismos que influenciam a montagem das metacomunidades não são estáticos (Langenheder *et al.*, 2012; Bortolini *et al.*, 2017). Adicionalmente, conseguimos identificar que para comunidades planctônicas esses mecanismos são influenciados pelo nível da água, provavelmente porque as mudanças no nível influenciam a conectividade dos ambientes (Thomaz *et al.*, 2007).

Os processos locais associados ao ambiente tiveram maior importância em períodos de menor nível, e com o aumento do nível de água, o efeito do *species sorting* (Leibold *et al.*, 2004) decresceu. Esse resultado refuta nossa terceira hipótese, na qual esperávamos que o aumento do nível estivesse relacionado com diminuição da importância dos processos espaciais. O decréscimo do sinal ambiental com o aumento do nível, provavelmente esteve associado com o incremento da importância de processos de dispersão, que podem mascarar o efeito do ambiente sobre a distribuição das espécies (Shmida & Wilson, 1985; Leibold *et al.*, 2004). De fato, observamos que a fração puramente espacial teve maior poder preditivo em períodos de maior nível da água.

A significância da fração espacial nesses períodos pode indicar que a estrutura das comunidades é influenciada por processos espaciais de ampla escala como a limitação na dispersão (Hubbell, 2001), ou por processos em uma escala menor, como a alta dispersão de indivíduos entre comunidades próximas (Shmida & Wilson, 1985). No nosso caso, é provável que os dois tipos de processos influenciaram as comunidades planctônicas, pois os modelos incluíram variáveis espaciais (AEMs - Material suplementar – S1-S4) relacionados com processos de fina (AEM 17) e ampla (AEM1) escala (Heino *et al.*, 2015).

A influência do ambiente e da dispersão sobre as comunidades planctônicas não mudou com o barramento como esperado. Apenas para o zooplâncton foram observadas



diferenças na importância desses processos, com aumento da importância da fração espacial e diminuição da fração ambiental após a construção do reservatório. Sugerimos que os maiores valores da fração espacial registrados após o barramento refletem principalmente no aumento da dispersão, pois o aumento do nível do rio, incrementa a conectividade entre ambientes e favorece a dispersão entre locais (Thomaz *et al.*, 2007). Assim, é provável que comunidades mais próximas apresentaram homogeneização biótica devido à alta dispersão, aumentando o sinal espacial e mascarando o efeito do ambiente (Shmida & Wilson, 1985). Esse resultado pode ser atribuído a dois mecanismos complementares. Primeiro, devido ao aumento do nível do rio Madeira foram formadas zonas semilênticas na confluência com os tributários que provavelmente permitiram maior desenvolvimento do zooplâncton. Segundo, as regiões com maior desenvolvimento do zooplâncton serviram como fontes de dispersão para outros locais. Dessa forma, é provável que para o zooplâncton o efeito do *mass effect* ganhou relevância após a formação do reservatório (Material suplementar – S6).

Em alguns casos, a estrutura das comunidades não apresentou relação com os preditores ambientais e espaciais. A falta de relação entre a estrutura das comunidades planctônicas e os fatores ambientais não é incomum para organismos planctônicos (Beisner *et al.*, 2006; Nabout *et al.*, 2009; Dias *et al.*, 2016; Rodrigues *et al.*, 2018), e pode evidenciar que processos estocásticos controlam a distribuição das espécies (Hubbell, 2001). A análise dos componentes da diversidade regional, no entanto, evidenciou que a variação espacial das espécies não seguiu um padrão aleatório (i.e., o padrão observado foi significativamente diferente do modelo nulo). Assim, é provável que nesses casos processos ecológicos que não consideramos, como a distribuição de formas de resistência (Leibold & Norberg, 2004; Fontaneto, 2011) e dinâmicas interespecíficas (Hardin, 1960; Hutchinson, 1961) possam ter influenciado os padrões observados.

Contudo, nossos resultados suportam parcialmente nossa segunda hipótese (em todas as fases de formação do reservatório as comunidades planctônicas são estruturadas principalmente pelo ambiente devido à alta dispersão) e refutam a terceira (após a construção do reservatório a importância da dispersão diminui devido ao aumento da conectividade). Embora para o fitoplâncton o ambiente tenha apresentado a maior explicação nas diferentes

fases do reservatório, a explicação do espaço não diminuiu. Para zooplâncton a explicação do espaço foi maior após a construção do reservatório.

### 3.4.3 Conclusões

É prevista a construção de um grande número de reservatórios ao redor do mundo para suprir a demanda crescente de energia elétrica (Latrubesse *et al.*, 2017). Estudos como este, de cunho espacial e temporal, incluindo a análise de diferentes comunidades biológicas e diferentes medidas de diversidade, permitem identificar a forma na qual os reservatórios podem afetar a diversidade regional. Nossos resultados sugerem que reservatórios podem causar mudanças na diversidade regional de comunidades planctônicas, pois alteram diretamente a paisagem, além de afetar a variação espacial e temporal das comunidades de microrganismos aquáticos. Assim, acreditamos que os esforços de conservação da diversidade biológica e mitigação dos efeitos negativos sobre a biota devem priorizar a manutenção da variação espacial e temporal das condições ambientais das zonas influenciadas direta e indiretamente pelos reservatórios. O fato de que as comunidades planctônicas não apresentaram uma distribuição aleatória é importante para a conservação, pois sugere que a diversidade regional responderá às medidas de conservação que possam ser implementadas. Do ponto de vista das metacomunidades, nós evidenciamos que a estrutura espacial das comunidades planctônicas foi controlada principalmente por uma dinâmica de *species sorting* antes da construção do reservatório. Após o barramento, o fitoplâncton continuou sendo estruturado pelo *species sorting*, enquanto o zooplâncton passou a ser controlado por processos de dispersão, principalmente pelo *mass effect*.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho A.A., Pelicice F.M. & Gomes L.C. (2008) Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian journal of biology* **68**, 1119–1132.
- Agostinho A.A., Thomaz S.M. & Gomes L.C. (2004) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecology & Hydrobiology* **4**, 255–256.
- Anderson M.J. (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* **62**, 245–253.
- APHA (2005) *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. American Public Health Association, American Water Works Association, and Water Environment Federation, Washington DC (USA).
- Beck J., Holloway J.D., Khen C.V. & Kitching I.J. (2012) Diversity partitioning confirms the importance of beta components in Tropical Rainforest Lepidoptera. *The American Naturalist* **180**, E64–E74.
- Beisner B.E., Peres-Neto P.R., Lindström E.S., Barnett A. & Longhi M.L. (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* **87**, 2985–2991.
- Blanchet F.G. (2009) AEM: Tools to construct asymmetric eigenvector maps (AEM) spatial variables.
- Blanchet F.G., Legendre P. & Borcard D. (2008) Modelling directional spatial processes in ecological data. *Ecological Modelling* **215**, 325–336.
- Bonecker C., Aoyagui A. & Santos R. (2009) The impact of impoundment on the rotifer communities in two tropical floodplain environments : interannual pulse variations. *Brazilian Journal of Biology* **69**, 529–537.
- Borges P.A.F., Train S. & Rodrigues L.C. (2008) Spatial and temporal variation of phytoplankton in two subtropical Brazilian reservoirs. *Hydrobiologia* **607**, 63–74.
- Bortolini J.C., Pineda A., Rodrigues L.C., Jati S. & Velho L.F.M. (2017) Environmental and spatial processes influencing phytoplankton biomass along a reservoirs-river-floodplain lakes gradient: A metacommunity approach. *Freshwater Biology* **62**, 1756–1767.
- Bovo-Scomparin V.M., Train S. & Rodrigues L.C. (2013) Influence of reservoirs on phytoplankton dispersion and functional traits: a case study in the Upper Paraná River, Brazil. *Hydrobiologia* **702**, 115–127.
- Bray J.R. & Curtis J.T. (1957) An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* **27**, 325–349.
- Chase J.M. (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia* **136**, 489–498.
- Chase J.M. & Leibold M.A. (2003) *Ecological Niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago.

- Chesson P.L. & Warner R.R. (1981) Environmental variable promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist* **117**, 923–943.
- Cochrane S.M.V., Matricardi E.A.T., Numata I. & Lefebvre P.A. (2017) Landsat-based analysis of mega dam flooding impacts in the Amazon compared to associated environmental impact assessments: Upper Madeira River example 2006–2015. *Remote Sensing Applications: Society and Environment* **7**, 1–8.
- Cole A.G. (1994) *Textbook of Limnology*, 4th Ed. Waveland Press, Inc. Prospect Heights, Illinois.
- Connell J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**, 1302–1310.
- Crist T.O., Veech J.A., Gering J.C. & Summerville K.S. (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. *The American naturalist* **162**, 734–743.
- Dias J.D., Simões N.R., Meerhoff M., Lansac-Tôha F.A., Velho L.F.M. & Bonecker C.C. (2016) Hydrological dynamics drives zooplankton metacommunity structure in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia* **1**, 16–28.
- Fenchel T. & Finlay B.J. (2004) The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity. *BioScience* **54**, 777.
- Finlay B.J. (2002) Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* **296**, 1061–1063.
- Fontaneto D. (2011) *Biogeography of microscopic organisms is everything small everywhere?* The University of Chicago Press, Chicago.
- Gering J.C., Crist T.O. & Veech J.A. (2003) Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology* **17**, 488–499.
- Gomes L.C. & Miranda L.E. (2001) Riverine characteristics dictate composition of fish assemblages and limit fisheries in reservoirs of the Upper Paraná River basin. *River Research and Applications* **17**, 67–76.
- Gotelli N.J. & Colwell R.K. (2001) Estimating species richness. In: *Frontiers in measuring biodiversity*. Oxford University Press, New York.
- Guyot J.L., Filizola N., Quintanilla J. & Cortez J. (1996) Dissolved solids and suspended sediment yields in the Rio Madeira basin, from the Bolivian Andes to the Amazon. In: *Erosion and Sediment Yield: Global and Regional Perspectives*. pp. 55–63. IAHS Publication, Exeter.
- Hardin G. (1960) The competitive exclusion principle. *Science* **131**, 1292–1297.
- Heino J., Melo A.S., Siqueira T., Soininen J., Valanko S. & Bini L.M. (2015) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: Patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* **60**, 845–869.
- Holt R.D. (1997) From metapopulation dynamics to community structure. In: *Metapopulation Biology*. (Eds M.E. Gilpin & I. Hanski), pp. 149–164. Elsevier, London.

- Hubbell S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. (Eds S.A. Levin & H.S. Horn), Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**, 415–427.
- Hutchinson G.E. (1961) The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist* **95**, 137–145.
- Jaccard P. (1912) The distribution of the flora in the alpine zone. *The New Phytologist* **XI**, 37–50.
- Komonen A. & Elo M. (2017) Ecological response hides behind the species abundance distribution: Community response to low-intensity disturbance in managed grasslands. *Ecology and Evolution* **7**, 8558–8566.
- Langenheder S., Berga M., Östman Ö. & Székely A.J. (2012) Temporal variation of  $\beta$ -diversity and assembly mechanisms in a bacterial metacommunity. *The ISME journal* **6**, 1107–1114.
- Latrubesse E.M., Arima E.Y., Dunne T., Park E., Baker V.R., D’Horta F.M., *et al.* (2017) Damming the rivers of the Amazon basin. *Nature* **546**, 363–369.
- Latrubesse E.M., Stevaux J.C. & Sinha R. (2005) Tropical rivers. *Geomorphology* **70**, 187–206.
- Legendre P. & Legendre L. (1998) *Numerical Ecology*, Elsevier. Elsevier, Amsterdam.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**, 601–613.
- Leibold M.A. & Norberg J. (2004) Biodiversity in metacommunities: Plankton as complex adaptive systems? *Limnology and Oceanography* **49**, 1278–1289.
- Lima A.C., Agostinho C.S., Sayanda D., Pelicice F.M., Soares A.M.V.M. & Monaghan K.A. (2016) The rise and fall of fish diversity in a neotropical river after impoundment. *Hydrobiologia* **763**, 207–221.
- Magurran A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey.
- Mouquet N., E. Miller T., Daufresne T. & M. Kneitel J. (2006) Consequences of varying regional heterogeneity in source-sink metacommunities. *Oikos* **113**, 481–488.
- Nabout J.C., Siqueira T., Bini L.M. & Nogueira I.D.S. (2009) No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica* **35**, 720–726.
- Naselli-Flores L. & Padisák J. (2016) Blowing in the wind: how many roads can a phytoplankton walk down? A synthesis on phytoplankton biogeography and spatial processes. *Hydrobiologia* **764**, 303–313.
- Nogueira M.G. (2000) Phytoplankton composition, dominance and abundance as indicators of environmental compartmentalization in Jurumirim Reservoir (Paranapanema River), São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* **431**, 115–128.

- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., Stevens M.H.H., Oksanen M.J., *et al.* (2007) The vegan package. *Community ecology package* **10**.
- Padiál A.A., Ceschin F., Declerck S.A.J., De Meester L., Bonecker C.C., Lansac-Tôha F.A., *et al.* (2014) Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PloS one* **9**, e111227.
- Pelicice F.M., Pompeu P.S. & Agostinho A.A. (2015) Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish. *Fish and Fisheries* **16**, 697–715.
- Peres-Neto P.R., Legendre P., Dray S. & Borcard D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* **87**, 2614–2625.
- R Development Core Team (2018) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Reynolds C.S. (1999) Phytoplankton assemblages in reservoirs. In: *Theoretical Reservoir Ecology and its applications*. (Ed. M. Tundisi, J.G., Straškraba), pp. 439–456. International Institute of Ecology, Brazilian Academy of Sciences and Backhuys Publishers, São Carlos.
- Rodrigues L.C., Pivato B.M., Vieira L.C.G., Bovo-Scomparin V.M., Bortolini J.C., Pineda A., *et al.* (2018) Use of phytoplankton functional groups as a model of spatial and temporal patterns in reservoirs: a case study in a reservoir of central Brazil. *Hydrobiologia* **805**, 147–161.
- Rodrigues M.S., Batista E.P., Silva A.A., Costa F.M., Neto V.A.S. & Gil L.H.S. (2017) Change in Anopheles richness and composition in response to artificial flooding during the creation of the Jirau hydroelectric dam in Porto Velho, Brazil. *Malaria Journal* **16**, 87–93.
- Ruxton G.D. (2006) The unequal variance t-test is an underused alternative to Student's t-test and the Mann-Whitney U test. *Behavioral Ecology* **17**, 688–690.
- Shmida A. & Wilson M. V (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of biogeography* **12**, 1–20.
- Simões N.R., Dias J.D., Leal C.M., Braghin S.M.L., Lansac-Tôha F.A. & Bonecker C.C. (2013) Floods control the influence of environmental gradients on the diversity of zooplankton communities in a neotropical floodplain. *Aquatic Sciences* **75**, 607–617.
- Soininen J., Korhonen J.J. & Luoto M. (2013) Stochastic species distributions are driven by organism size. *Ecology* **94**, 660–670.
- Thomaz S.M., Bini L.M. & Bozelli R.L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* **579**, 1–13.
- Thompson R. & Townsend C. (2006) A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology* **75**, 476–484.
- Thornton K.W., Kimmel B.L.L.B.L., Payne F.E., LIND O.T.O.T. & Paulson L.J.L.J. (1990) *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. John Wiley & Sons, Somerset, NJ.
- Utermöhl H. (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **9**, 1–38.

Ward J. V & Stanford J. a (1983) Serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In: *Dynamics of Lotic Systems, Ann Arbor Science, Ann Arbor*. pp. 29–42.

Whittaker R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**, 213–251.

Xiao Y., Li Z., Guo J., Fang F. & Smith V.H. (2016) Succession of phytoplankton assemblages in response to large-scale reservoir operation: a case study in a tributary of the Three Gorges Reservoir, China. *Environmental monitoring and assessment* **188**, 1–20.





7 **APÊNDICE A – S2. Fatores ambientais e espaciais selecionados pelo procedimento *forward* e usados nas análises**

8 **S2. Fatores ambientais e espaciais selecionados pelo procedimento *forward* e usados nas análises de redundância parcial. Matriz resposta dados**  
 9 **de abundância de fitoplâncton.**

fase	ano	mês	AEM	Z <sub>max</sub>	T°	pH	Cond	Z <sub>eu</sub>	Z <sub>eu</sub> Z <sub>max</sub>	OP	NID	Alc	C <sub>inorg</sub>	Sil	Zoop	DQO	Fe	DBO	C <sub>org</sub>
pre	2010	janeiro	---					x			x				x				
pre	2010	abril	1							x									
pre	2010	julho	---						x	x									
pre	2010	outubro	7						x					x			x		
pre	2011	janeiro	7					x											
pre	2011	abril	6,17						x										
pre	2011	julho	---							x									
pre	2011	outubro	3,10						x										
pre	2012	janeiro	2,7			x													
pre	2012	abril	5,4,3					x											
pre	2012	julho	7				x								x			x	
ench	2012	outubro	7				x												
ench	2012	dezembro	12																
ench	2013	fevereiro	4,8,9										x						
ench	2013	abril	4,2						x										
ench	2013	junho	---						x										
ench	2013	agosto	---					x	x						x			x	
ench	2013	outubro	---							x									
ench	2013	dezembro	7,3,8									x			x			x	
ench	2014	fevereiro	---																
ench	2014	abril	---																
pos	2014	junho	9,13,1																
pos	2014	agosto	8					x											
pos	2014	outubro	7					x											
pos	2014	dezembro	9,7									x		x					
pos	2015	fevereiro	7																
pos	2015	abril	8			x													
pos	2015	julho	4																
pos	2015	outubro				x		x		x									



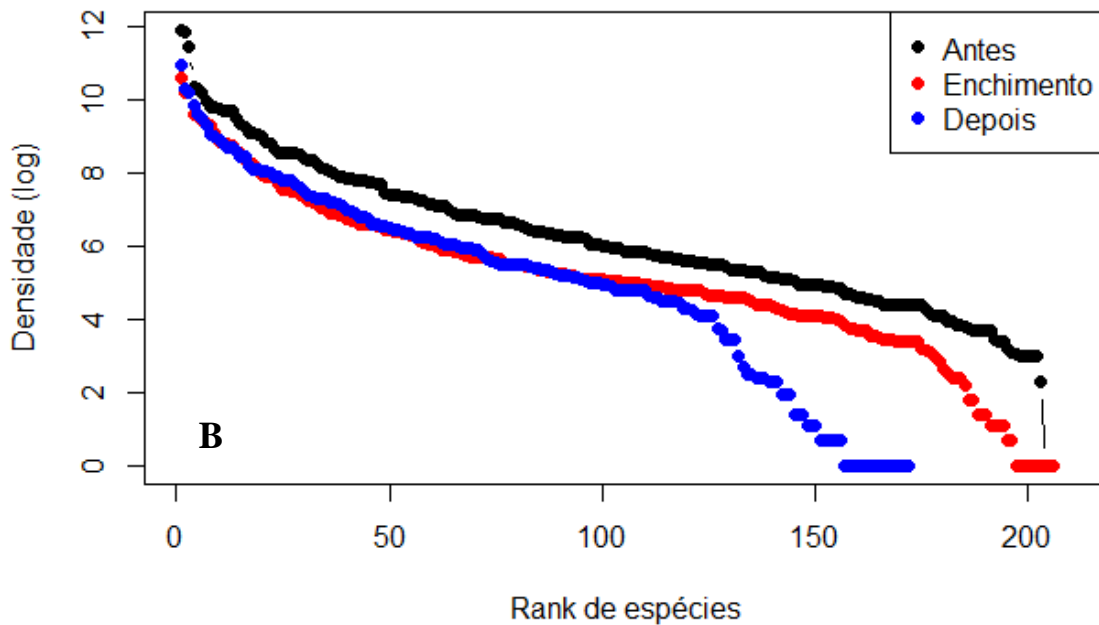
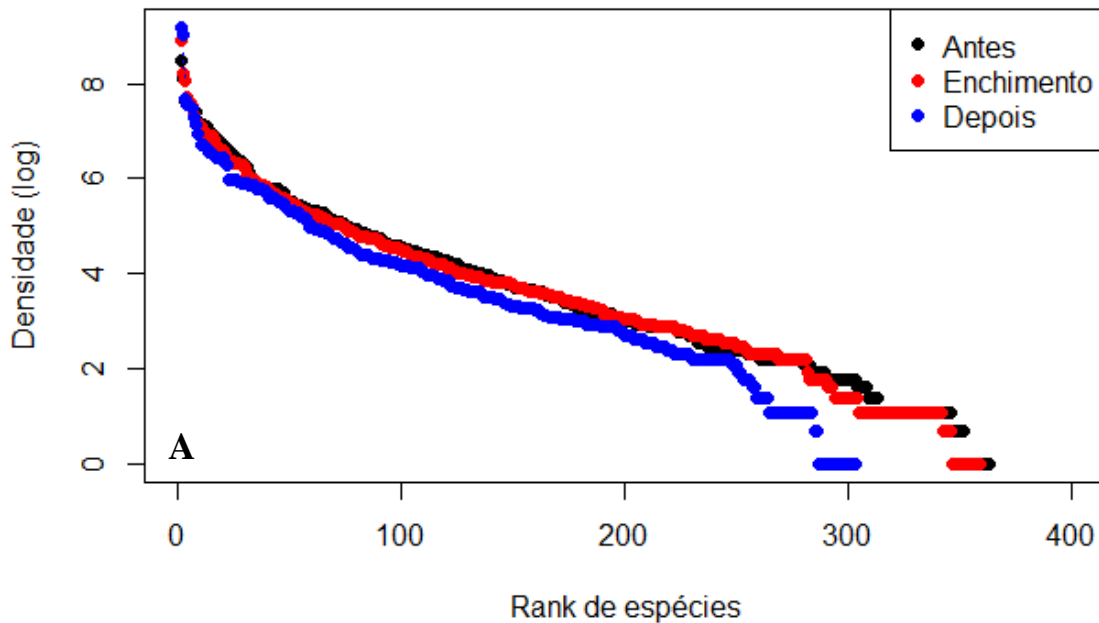
14 **APÊNDICE D – S4. Fatores ambientais e espaciais selecionados pelo procedimento *forward* e usados nas análises**

15 **S4. Fatores ambientais e espaciais selecionados pelo procedimento *forward* e usados nas análises de redundância parcial. Matriz resposta dados**  
 16 **abundância de zooplâncton**

fase	ano	mês	AEM	Z <sub>max</sub>	T°	PH	Cond	Z <sub>eu</sub>	Z <sub>eu</sub> Z <sub>max</sub>	OP	NID	Aalc	C <sub>inorg</sub>	Sil	DQO	Fe	DBO	C <sub>org</sub>
pre	2010	janeiro	5													x		
pre	2010	abril	2							x								
pre	2010	julho	7					x					x		x			
pre	2010	outubro	10	x					x									
pre	2011	janeiro	---					x										
pre	2011	abril	7					x										
pre	2011	julho	7						x	x								
pre	2011	outubro	7			x		x	x					x	x			
pre	2012	janeiro	11,7			x												
pre	2012	abril	---					x		x		x					x	x
pre	2012	julho	---					x										
ench	2012	outubro	5					x	x									
ench	2012	dezembro	13															
ench	2013	fevereiro	7,5,14							x			x			x		
ench	2013	abril	---					x										
ench	2013	junho	17,13					x										
ench	2013	agosto	1										x					
ench	2013	outubro	1,2															
ench	2013	dezembro	---							x								
ench	2014	fevereiro	---						x									
ench	2014	abril	---						x									
pos	2014	junho	9,2															
pos	2014	agosto	1				x											
pos	2014	outubro	1,12			x												
pos	2014	dezembro	4,7															
pos	2015	fevereiro	17															
pos	2015	abril	3,17															
pos	2015	julho	3															
pos	2015	outubro	1,16,2					x										

**APÊNDICE E – S5. Distribuição da abundância (densidade) das espécies fitoplanctônicas e zooplanctônicas.**

**S5.** Distribuição da abundância (densidade) das espécies fitoplanctônicas (A) e zooplanctônicas (B) no Rio Madeira e tributários, Brasil, nas fases de formação do reservatório de Jirau.



**APÊNDICE F – S6. Modelo conceitual mostrando como a influência do *mass effect* aumenta com o aumento do nível da água.**

S6. Modelo conceitual mostrando como a influência do *mass effect* aumenta com o aumento do nível da água

