

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

DIOGO CASTANHO AMARAL

**Fatores determinantes das diversidades beta taxonômica e funcional
do zooplâncton em planícies de inundação neotropicais**

Maringá
2020

DIOGO CASTANHO AMARAL

**Fatores determinantes das diversidades beta taxonômica e funcional
do zooplâncton em planícies de inundação neotropicais**

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

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha

Maringá
2020

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

A485f Amaral, Diogo Castanho, 1987-
 Fatores determinantes das diversidades beta taxonômica e funcional do zooplâncton em planícies de inundação neotropicais / Diogo Castanho Amaral. -- Maringá, 2020. 56 f. : il. (algumas color.).

 Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2020.
 Orientador: Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha.

 1. Zooplâncton de água doce - Comunidades, Ecologia de - Planícies de inundação - Brasil. 2. Zooplâncton de água doce - Diversidades beta taxonômica e funcional - Planícies de inundação - Brasil. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -592.17820981

DIOGO CASTANHO AMARAL

**Fatores determinantes das diversidades beta taxonômica e funcional
do zooplâncton em planícies de inundação neotropicais**

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

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof.ª Dr.ª Juliana Déo Dias
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN)

Dr.ª Bianca Ramos de Meira
Centro Universitário de Maringá (Pós-doutoranda Unicesumar)

Dr.ª Cláudia Costa Bonecker
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Dr.ª Louizi de Souza Magalhães Braghin
Universidade Estadual de Maringá (Pós-doutoranda PEA/UEM)

Aprovada em: 31 de janeiro de 2020.

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

Dedico este trabalho aos meus pais Oneide
Gonçalves Amaral e Edénir de Lima Amaral.

AGRADECIMENTOS

Reservo estas páginas para deixar minha gratidão a todas as pessoas que ajudaram direta e indiretamente na minha formação acadêmica, e aos órgãos financiadores da pesquisa no Brasil, sem os quais não chegaria até esta fase da minha formação.

Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de doutorado concedida, e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio financeiro dos projetos de pesquisas do PELD/ site 6, SISBIOTA Brasil e o Alto Rio Paraná: Gradiente longitudinal de variáveis ambientais e comunidades aquáticas no último trecho não barrado, os quais eu tive o privilégio de ter participado desde as coletas até as análises de dados.

Agradeço aos funcionários do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) e do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) da Universidade Estadual de Maringá, pelo suporte, apoio logístico, atividades de campo e apoio pessoal sem os quais não conseguiria desenvolver as atividades inerentes ao doutorado. Quero agradecer especialmente à Elizabete e à Jocemara da secretaria do PEA, as quais me apoiaram e me deram força para concluir todas as etapas do doutorado, muito obrigado!

Agradeço aos professores do PEA e de outros programas de pós-graduação, inclusive de outras universidades do Brasil e do exterior, que contribuíram para a minha formação acadêmica.

Agradeço aos professores e amigos Claudinha e Horácio, pois fizeram parte desse processo que se estendeu além da sala de aula e/ou laboratório, deram-me suporte nos momentos mais difíceis da minha experiência em Maringá, muito obrigado!

Agradeço ao meu orientador, Prof. Fabinho, por gentilmente, desde o mestrado, ter aceitado as propostas de trabalho, por todo conhecimento profissional e suporte científico a mim confiado. Grande sorte a minha ter um orientador que recebe seus alunos com todo respeito e carinho. Nesse final de doutorado, que foi tão dramático, eu me senti muito acolhido, então nesse momento quero expressar toda minha gratidão e respeito pelo seu profissionalismo, professor Fábio, com certeza um exemplo que seguirei. Muito Obrigado!

Agradeço aos colegas e amigos do Laboratório de Fitoplâncton, pelos muitos momentos de boas conversas, e claro, aquele excelente café que só a Luzia sabe fazer. À Suzi sou grato por todo o acolhimento e carinho de todos esses anos.

Agradeço aos colegas e amigos do Laboratório de Perifíton, foram vários momentos agregados a essa turma. À Prof.^a Lica que sempre me deu incentivo profissional e pessoal. Agradeço a Lu, que foi minha grande irmã de coração, sempre junto, sempre perto, mesmo longe. Meu amigo Bira, meu parceiro de boate, obrigado meu amigo. A minha fofa Maria Gabi, obrigado pelos bons momentos e amizade. À Bárbara, agradeço o companheirismo desde os tempos da turma dos “hoplias”, depois veio o grande incentivo aos nossos trabalhos, muito obrigado.

Agradeço a galera do Laboratório Protozooplâncton, Nando, Bia e demais grandes parceiros de campo, de bares e conversas. Ao Prof. Felipe, agradeço por toda parceria e energia positiva, e por todo ensinamento em campo.

Ao Laboratório de Limnologia muito obrigado por todo conhecimento metodológico em laboratório e campo. Em especial a “Du” que foi uma grande parceira de campo, foram vários momentos de aprendizado e companheirismo.

Agradeço ao pessoal das macrófitas, e ao Prof. Nei, sempre dispostos a auxiliar nas tarefas diárias de campo, laboratório e sala de aula.

Agradeço aos meus amigos que firmemente me deram suporte e muito amor nesses anos em Maringá. “Just” Bia, Lou, Nat e Thaís, eu sou imensamente grato ao universo por ter me colocado no mesmo espaço/tempo que vocês, aquela frase bem padrão, “eu não seria nada sem vocês”, pois é, eu não seria, foi muita mudança positiva na minha vida por causa de vocês, minhas confidentes, recebi muito amor de vocês, obrigado! À Tati, Leidi, João, Gabi, Danilo, “Biazona”, Fê, Ju Dias, Nadson, Clarice, Ana Paula, Fabi, Vanessa, Rodrigo, Wellington, Leilane e Tássia, vocês são irados, quanta sorte a minha ter convivido diariamente com vocês. Agradeço a Fran, que foi minha parceira em todos os momentos, mesmo longe, do outro lado do Atlântico, com todas aquelas cervejas belgas, me mandava mensagem me apoiando e me dando força para continuar, gratidão imensa! RêGugli me apresentou o inesquecível carnaval de São Paulo, obrigado meu “mozão”. Agradeço a minha linda Maju, que prontamente aceitou ser minha fiadora de “apê”. À Kátia, minha

bruxa do coração, sempre confiante, passando-me positividade e erguendo-me, com certeza você é muito especial pra mim, muito obrigado. Agradeço à Renata, a Edilaine e o Rogério pelos bons momentos de distração. Agradeço aos amigos Flávio e Mateus, pela parceria nas corridas, e claro, daquela cerveja que nunca pôde faltar. Aos amigos Éder, Ageu, Vanessa, Moca, Carioca e Katy, muito obrigado pelos vários momentos de risadas, churrasco e a boa companhia.

Agradeço aos meus familiares, que são minha base, meus pilares, meu refúgio. Gratidão por terem acreditado em mim, por estarem do meu lado em todos os momentos e pelo amor e respeito que vocês me deram, tenham certeza que é recíproco, muito obrigado! Em especial quero agradecer aos meus pais Oneide e Edenir, pois tive a grande sorte de ser escolhido por eles para ser filho, com certeza fizeram o melhor sempre e tudo com muito amor!

Que permaneça em mim, por onde eu for, o espírito de união e de trabalho em equipe do pessoal da sala 25 do bloco H-90/UEM, esses zooplanctólogos mais fofinhos desse Brasil, quiçá desse mundo a fora, já faz oito anos que são minha família.

Agradeço a parceria e colaboração de todos os coautores.

A todos muito obrigado!

“Quando nossas emoções nos controlam,
perdemos qualquer luta, qualquer batalha.
Quando controlamos nossas emoções
podemos vencer muitos inimigos.”

(Monja Coen)

Fatores determinantes das diversidades beta taxonômica e funcional do zooplâncton em planícies de inundação neotropicais

RESUMO

Os ecossistemas de água doce estão passando por frequentes alterações nas suas condições naturais, influenciadas e aceleradas por atividades humanas. Esses processos são capazes de alterar o regime hidrológico e a composição das comunidades, deixando cada vez mais incerto o futuro da biodiversidade aquática. A construção de barramentos tem sido um dos principais responsáveis por modificações ambientais, como a redução de nutrientes, o aumento da transparência da água e a perda de biodiversidade em ecossistemas dulcícolas. O objetivo deste estudo foi analisar a dissimilaridade funcional e taxonômica da comunidade zooplânctônica e seus determinantes em resposta ao efeito do ciclo hidrológico (seca e chuva) em duas planícies de inundação altamente distintas, a planície do alto rio Paraná (rio com cascata de barramentos) e planície Amazônica. Foram coletadas 72 amostras (16 na seca e 16 na cheia na planície Amazônica e 20 na seca e 20 na cheia na planície do alto rio Paraná) das comunidades de zooplâncton como variável resposta, de fitoplâncton como variável preditora de alimentação, de peixes como preditor de potenciais predadores e as variáveis limnológicas. Foram calculadas a diversidade β -Total e particionada nos componentes β -Repl e β -Rich em uma abordagem taxonômica e funcional, e espera-se que a heterogeneidade ambiental conduza a maiores valores de diversidade beta. Na sequência, foi calculada através das matrizes de distância geradas na beta funcional e taxonômica a análise de redundância baseada em distância (db-RDA) para avaliar quais os determinantes da diversidade beta. Assim, foi hipotetizado que as interações bióticas apresentarão relações mais fortes com a dissimilaridade zooplânctônica na seca e as variáveis limnológicas e o espaço na cheia. Foi encontrada uma maior heterogeneidade ambiental na planície Amazônica e também no período de seca. A diversidade beta funcional e taxonômica do zooplâncton apresentou uma relação semelhante entre as planícies e entre os períodos hidrológicos, representados pelo componente β -Repl, exceto pelo período de seca na planície do alto rio Paraná onde a diversidade funcional apresentou os menores valores, não detectado pela abordagem taxonômica. Os fatores que influenciaram a diversidade beta funcional e taxonômica zooplânctônica nas duas planícies de inundação foram bem distintos dependendo do período hidrológico, refletindo mais uma vez a diferença na heterogeneidade ambiental e na força da hidrodinâmica dentro de cada planície. A análise da distribuição das espécies e dos traços funcionais, e de quais variáveis estruturam essa distribuição é de extrema importância para analisar os processos e serviços ecossistêmicos, especialmente em ambientes impactados como a planície de inundação do alto rio Paraná, e uma planície tão biodiversa como a Amazônica e, mesmo assim, com previsão de construção de inúmeros barramentos em sua bacia hidrográfica. Reforça-se a importância

da inundação periódica nessas planícies, para a manutenção da biodiversidade e dos serviços ecossistêmicos ao longo do tempo e, desta forma, prevenir a homogeneização biótica, e conseqüentemente, a conservação dos ecossistemas aquáticos.

Palavras-chave: Heterogeneidade ambiental. Interações ecológicas. Regime hidrológico. Barramentos. Funcionamento do ecossistema.

Drivers of the taxonomic and functional zooplankton beta diversity in Neotropical floodplains

ABSTRACT

Freshwater ecosystems are changing their natural conditions, influenced and accelerated by human activities. These processes are capable of changing the hydrological regime and the composition of the communities, letting the future of aquatic biodiversity unknown. The construction of dams has been one of the main factors responsible for environmental changes, such as nutrients depletion, increased water transparency and loss of biodiversity in freshwater ecosystems. The aim of our study was to analyze the functional and taxonomic dissimilarity of the zooplankton community and its drivers in response to the effect of the hydrological cycle (drought and rainy), in two highly distinct floodplains, the Upper Paraná River (river with a cascade of dams) and the Amazon. A total of 72 samples were collected (16AMA dry and 16 on rainy and 20PAR dry and 20 on rainy) from zooplankton communities as the response variable, phytoplankton as a predictor of food, fish as a predictor of potential predators and limnological variables. Were calculated β -Total diversity and partitioned in the components β -Repl and β -Rich (taxonomic and functional approach). We expect that environmental heterogeneity is going to drive higher values of beta diversity. In sequence, distance-based redundancy analysis (db-RDA) was calculated using the distance matrices generated in the functional and taxonomic beta to assess which are the determinants of zooplankton beta diversity. Thus, we hypothesized that biotic interactions will have stronger relationships with zooplankton dissimilarity during the drought and, limnological variables and spatial component will be more important during rainy season. Greater environmental heterogeneity was found in the Amazon floodplain and also in the dry season. The beta functional and taxonomic diversity of zooplankton showed a similar relationship between the floodplains and between the hydrological periods, represented by the β -Repl component, except for the drought season in the Upper Paraná River, where the functional diversity showed the lowest values, undetected by the taxonomic approach. The factors that influenced the zooplankton beta functional and taxonomic diversity in the two floodplains were different depending on the hydrological period, reflecting once again the difference in environmental heterogeneity and the strength of hydrodynamics within each plain. The analysis of the species and functional traits distribution and, which are the variables structuring this distribution is extremely important to analyze ecosystem processes and services, especially in impacted environments such as the Upper Paraná River floodplain, and a floodplain so biodiverse as the Amazon, and even so, with the prediction of the construction of numerous dams in its hydrographic basin. We reinforce the importance of periodic flooding in these floodplains, for the maintenance of biodiversity and ecosystem services over time, and in this way, prevent biotic homogenization, and consequently, conserve these aquatic ecosystems.

Keywords: Environmental heterogeneity. Ecologic interactions. Hydrologic regime. Dams. Ecosystem functioning.

Tese formatada e elaborada conforme as normas da publicação científica *FreshwaterBiology*. Disponível em:

<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/13652427/homepage/forauthors.html>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	16
2 MATERIAIS E MÉTODOS	20
2.1 Área de estudo.....	20
2.2 Amostragens do zooplâncton.....	22
2.3 Amostragem das variáveis preditoras	22
2.4 Traços funcionais.....	23
2.5 Variáveis preditoras	24
2.6 Análise de dados	25
3 RESULTADOS	27
3.1 Heterogeneidade ambiental	27
3.2 Diversidade beta funcional e taxonômica.....	28
3.3 Contribuição das variáveis limnológicas, disponibilidade de alimento, predação e componente espacial para a dissimilaridade zooplanctônica.....	29
3.4 Determinantes da diversidade beta taxonômica	30
3.5 Determinantes da diversidade beta funcional.....	31
4 DISCUSSÃO	33
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	40
REFERÊNCIAS	41
APÊNDICE A- Lista dos pontos amostrados com o nome de cada lagoa e a coordenada geográfica.....	50
APÊNDICE B- Mínimo e máximo das variáveis ambientais amostradas nos pontos de cada planície de inundação ...	51
APÊNDICE C- Lista de espécies contendo a presença (x) em cada planície de inundação (Amazônia e Paraná) separadas por períodos hidrológicos (seca e chuva) e a caracterização funcional das espécies.....	51
APÊNDICE D- Variáveis selecionadas através do critério de seleção direta... ..Erro! Indicador não definido.	

1 INTRODUÇÃO

Em sistemas de planícies de inundação, o regime hidrológico é o fator chave para o funcionamento desses ecossistemas, pois afeta diretamente os atributos da diversidade de espécies (Junk, Bayley & Sparks, 1989; Neiff, 1990; Simões *et al.*, 2013a; Dias *et al.*, 2016), sendo que em períodos de inundação a biota se torna mais similar entre os ambientes conectados (Thomaz, Bini & Bozelli, 2007). Já em períodos de águas baixas os ambientes estão isolados uns dos outros, e conseqüentemente, há uma maior heterogeneidade ambiental (Thomaz *et al.*, 2007; Simões, Lansac-Tôha & Bonecker, 2013b), aumentando também a diversidade de espécies devido a uma maior disponibilidade de nichos (Hutchinson, 1957; MacArthur & MacArthur, 1961; Cramer & Willig, 2002). Desta forma, as planícies de inundação apresentam uma alta biodiversidade associada a variabilidade espacial e temporal causada pelo pulso de inundação (Junk *et al.*, 1989; Opperman *et al.*, 2010).

Os ecossistemas de água doce estão passando por frequentes alterações nas suas condições naturais, influenciadas e aceleradas por atividades humanas (Friberg *et al.*, 2011) que são capazes de alterar o regime hidrológico e a composição das comunidades (Meerhoff *et al.*, 2007, 2012; Agostinho, Pelicice & Gomes, 2008; Jeppesen *et al.*, 2010), deixando cada vez mais incerto o futuro da biodiversidade aquática. A construção de barramentos tem sido um dos principais responsáveis por modificações ambientais, como a redução de nutrientes, o aumento da transparência da água e a perda de biodiversidade em ecossistemas dulcícolas (Simões *et al.*, 2015; Santos *et al.*, 2016; Winemiller *et al.*, 2016; Bortolini *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2018). Os barramentos regulam, ainda, o nível hidrológico a jusante do barramento (Agostinho, Bonecker & Gomes, 2009).

No Brasil, a bacia do rio Paraná apresenta uma série de barramentos ao longo do curso principal do rio e de seus tributários, causando um efeito em cascata, com consequentes alterações abióticas e bióticas desde a montante até a jusante dos barramentos (Agostinho *et al.*, 2009). Na Amazônia, muitas áreas ainda preservadas estão ameaçadas pela construção de barramentos (Winemiller *et al.*, 2016), o que consequentemente poderá causar a redução dos peixes, incluindo espécies endêmicas (que não são encontrados em nenhum outro lugar) (Winemiller *et al.*, 2016) e/ou peixes que representam a atividade econômica e sobrevivência dos habitantes locais (Almeida, Lorenzen & McGrath, 2009).

Com base nessas alterações dos ecossistemas aquáticos e em uma perspectiva de conservação dos ambientes de água doce, a diversidade beta pode ser usada para compreender como a composição das espécies está variando do ponto de vista taxonômico (Baselga & Leprieur, 2015), ou como as comunidades divergem funcionalmente (Villéger, Grenouillet & Brosse, 2013). Através do particionamento da diversidade beta total (dissimilaridade entre os locais) nos componentes β -Repl (*replacement*, substituição de espécies/traços entre as comunidades), e β -Rich (*richness difference*, diferença de riqueza que pode ser por perda ou ganho de espécies/traços) (Podani & Schmera, 2011; Carvalho, Cardoso & Gomes, 2012) é possível diferenciar quais processos ecológicos, gradientes biogeográficos ou históricos estão atuando para estruturar as comunidades (Baselga, 2010; Heino *et al.*, 2019). Então, se altos valores de diversidade beta forem representados em uma maior proporção pelo β -Repl pode ser atribuído pela tolerância das espécies ao filtro ambiental, competição ou eventos históricos (Legendre, 2014). Já, se o componente β -Rich representar a maior proporção da diversidade beta total

reflete então a diversidade de nichos disponíveis entre os locais ou outros processos ecológicos, como por exemplo, barreiras físicas que limitam a dispersão (Baselga, 2010; Legendre, 2014; Lansac-Tôha *et al.*, 2019).

O zooplâncton apresenta alta diversidade nos ambientes aquáticos (Lansac-Tôha *et al.*, 2009) e é o maior consumidor primário nesses ambientes, o que consequentemente, impacta outros níveis na cadeia trófica e a ciclagem de matéria e energia (Litchman, Ohman & Kiørboe, 2013). Através dos seus traços funcionais, como o tamanho do corpo, resposta de escape ao predador, tipo de alimentação, *habitat*, reprodução e tempo de vida pode-se generalizar sobre as condições dos ecossistemas (Barnett, Finlay & Beisner, 2007; Kiorboe, 2011; Litchman *et al.*, 2013; Hébert, Beisner & Maranger, 2017). Assim, o conhecimento das variações na composição e as estratégias funcionais do zooplâncton, é essencial para proteger a diversidade regional, para a contribuição nos planos de conservação e na manutenção dos serviços ecossistêmicos.

Em um estudo com o zooplâncton na planície de inundação do alto rio Paraná, Braghin *et al.* (2018) mostraram padrões distintos entre a diversidade beta taxonômica e funcional em ambientes que são conectados a um rio barrado em relação à ambientes conectados a um rio sem barramento. Em geral, os autores mostram que os ambientes conectados ao rio barrado apresentaram maior valor de beta taxonômica com maior substituição de espécies. Já na abordagem funcional, esses mesmos ambientes apresentaram valores de beta funcional menores do que os ambientes conectados ao rio sem barramento, sendo isso o resultado de uma significativa perda de espécies. Porém, não são conhecidos quais fatores são determinantes na estruturação da diversidade beta taxonômica e funcional em uma planície de inundação com a ação de um barramento, e outra que

mantém as características de fluxo normal da água. Também, é pouco conhecido se os determinantes da diversidade beta funcional mudam com a hidrodinâmica(período de chuva e seca), que por si só são importantes estruturadores das comunidades aquáticas em ecossistemas de planícies de inundação(Bozelli *et al.*, 2015).

Com base no exposto acima, esse trabalho teve o objetivo de analisar a diversidade betataxonômica e funcional da comunidade zooplanctônica em resposta ao efeito do período hidrológico (seca e chuva) em duas planícies de inundação altamente distintas nas características ambientais e de composição biótica, a planície do alto rio Paraná e planície Amazônica. Tendo como hipótese que devido a maior heterogeneidade espacial e temporal da planície Amazônica, os valores de dissimilaridade taxonômica e funcional entre os ambientes serão maiores nessa planície comparada a planície do Paraná que sofre pelo efeito de barramentos. Ainda, como o ciclo hidrológico é mais intenso na planície Amazônica predizemos que o período de chuva apresentará menores valores de diversidade beta taxonômica e funcional devido ao efeito de homogeneização e maiores valores de beta entre os ambientes nos períodos de seca. Em relação a planície do Paraná como os eventos hidrológicos são controlados pelo barramento espera-se que haja uma maior homogeneização funcional com baixos valores de diversidade beta nos dois períodos, e uma maior dissimilaridade taxonômica na chuva comparada a seca. Em relação as variáveis que conduzem as mudanças nos traços funcionais e nas espécies nas duas planícies, hipotetizou-se que no período de seca as variáveis ligadas a interações ecológicas (disponibilidade de alimento e predação) serão mais importantes em estruturar a diversidade beta taxonômica e funcional devido a força de fatores locais, enquanto que as

variáveis limnológicas e o componente espacial será importante em estruturar a diversidade beta funcional e taxonômica no período de chuva.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Este estudo foi conduzido em duas grandes planícies de inundação brasileiras, a planície do rio Amazonas e a do alto rio Paraná (Figura 1; as coordenadas geográficas dos pontos de amostragem estão no apêndice A). A primeira planície é composta por áreas inundáveis por grandes rios de águas brancas, como o Amazonas/Solimões, e seus afluentes, Purus, Juruá e Madeira, que atingem cerca de 400.000 km², sendo essas áreas inundadas conhecidas regionalmente como várzeas. Além disso, a planície de inundação Amazônica também possui áreas com rios de águas negras, como o rio Negro e seus afluentes, que atingem cerca de 118.000 km², sendo que essas áreas têm baixa fertilidade e são denominadas igapós (Junk, 1993; Melack & Hess, 2010; Junk *et al.*, 2011). A precipitação média anual varia entre 2.200 mm e 3.500 mm. As amostragens desse estudo foram realizadas em ambientes de águas brancas e em ambientes influenciados por rios de águas negras. Normalmente, o período de cheia começa em novembro e atinge seu máximo em julho, com a vazante começando em agosto, quando a água corre do lago para o rio; e outubro é o mês mais seco (Yamamoto, Soares & Freitas, 2004).

Já a planície de inundação do Alto Rio Paraná apresenta um grande acúmulo de sedimentos no leito do rio principal, formando ilhas de vários tamanhos (de algumas centenas de metros a quilômetros de comprimento). A bacia do rio Paraná cobre uma área de cerca de 802.150 km² em território brasileiro, e a precipitação média anual é de 1.500

mm. O período de cheia é geralmente entre novembro e março, e o período seco é de maio a outubro (Souza Filho & Stevaux, 2004; Roberto, Santana & Thomaz, 2009; Souza Filho, 2009). Essa planície é altamente impactada pelo efeito de inúmeras barragens a montante, sendo possível observar que nos últimos anos devido a grande sedimentação de nutrientes nas barragens a água do rio Paraná apresenta características oligotróficas (Roberto *et al.*, 2009; Santana *et al.*, 2017), com consequências para o desenvolvimento das comunidades aquáticas.

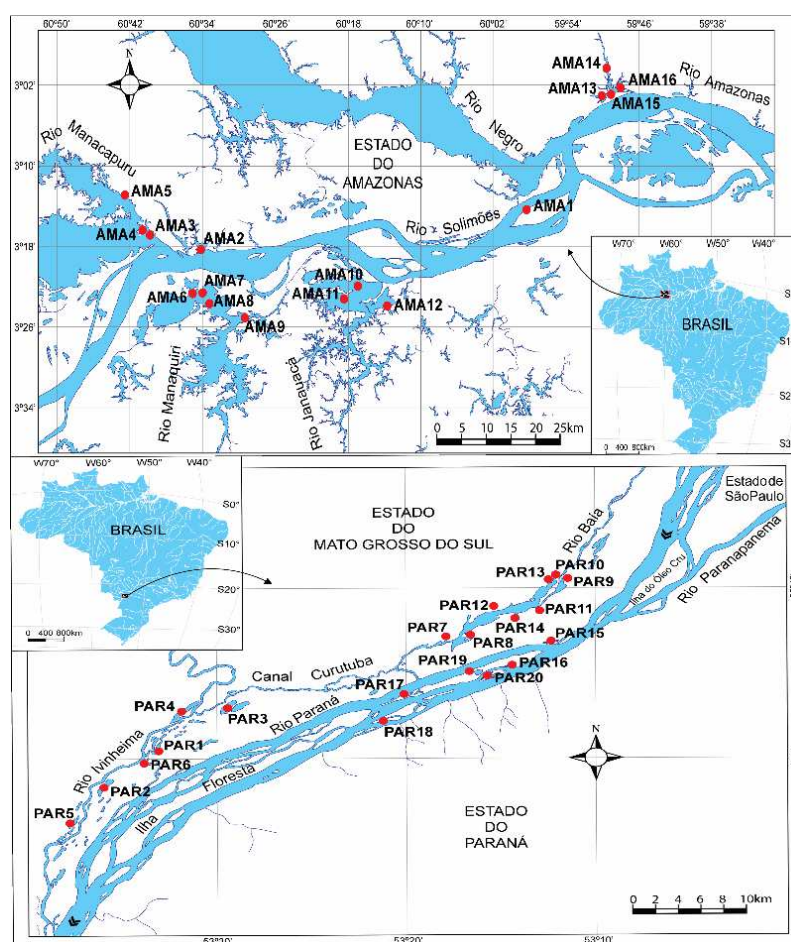


Figura 1 - Planícies de inundação da Amazônia (AMA) e Alto Rio Paraná (PAR), Brasil. Locais de amostragem representados pelos pontos em vermelho.

2.2 Amostragens do zooplâncton

O zooplâncton foi coletado em 36 lagoas conectadas ao rio principal ou tributário das duas planícies de inundação, sendo 16 lagoas na planície Amazônica e 20 lagoas na planície do alto rio Paraná (Tabela MS I). Foram obtidas amostras durante dois períodos hidrológicos (seca e chuva) nos anos 2011 e 2012, totalizando 72 amostras. O zooplâncton foi amostrado à superfície da região limnética de cada lagoa. Para cada amostra, foram filtrados 500 litros de água com o auxílio de uma rede de plâncton (68 μm), utilizando uma bomba motorizada. As amostras foram armazenadas em frascos de polietileno e fixadas em formaldeído 4% tamponado com carbonato de cálcio. Em laboratório, a contagem e identificação das espécies zooplanctônicas (rotíferos, cladóceros e copépodes) foram realizadas seguindo metodologia descrita em (Lansac-Tôha *et al.*, 2009), a densidade final de organismos foi expressa em indivíduos m^{-3} .

2.3 Amostragem das variáveis preditoras

As variáveis ambientais foram amostradas juntamente com a amostragem do zooplâncton. Foram mensuradas as seguintes variáveis: profundidade (m), temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido (mg L^{-1}), pH, condutividade elétrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$), turbidez (NTU), nitrogênio total ($\mu\text{g L}^{-1}$), nitrato ($\mu\text{g L}^{-1}$), amônia ($\mu\text{g L}^{-1}$), fósforo total ($\mu\text{g L}^{-1}$), fosfato ($\mu\text{g L}^{-1}$) e clorofila *a* ($\mu\text{g L}^{-1}$), seguindo metodologia de amostragem e análise descrita em Roberto *et al.* (2009) (para a caracterização ambiental ver apêndice B). A amostragem de fitoplâncton foi realizada concomitante à amostragem do zooplâncton, e o método de amostragem, a determinação da abundância e a caracterização fitoplanctônica podem ser encontrados em Moresco *et al.* (2017). As coletas da ictiofauna foram realizadas

nos dois períodos hidrológicos (seca e chuva) em 2011 e 2012. Para a captura dos peixes foram utilizadas redes de arrasto de 20 metros, com um esforço padronizado em cada lagoa. Os peixes foram anestesiados com benzocaína diluída conforme orientações do AVMA (2007). A abundância das espécies amostradas foi definida pela captura por unidade de esforço (CPUE)(Costa *et al.*, 2012). Exemplares testemunhos de todas as espécies foram depositados na Coleção Ictiológica do Núcleo de Pesquisas em Ictiologia Limnologia e Aquicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá (UEM).

Todas as comunidades biológicas foram devidamente coletadas com todas as permissões necessárias ao Ministério do Meio Ambiente (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), autorização no Sistema e Informação da Biodiversidade (SISBIO)), através do protocolo número 29652.

2.4 Traços funcionais

Foram identificadas 180 espécies de zooplâncton, das quais 98 são de rotíferos, 57 de cladóceros e 25 de copépodes, que foram categorizadas em seis traços funcionais: tamanho do corpo, *habitat* (litoral ou limnético), tipo de alimentação (filtrador-R, sugador-R, predador-R, filtrador-Clad, raspador-Clad, filtrador-Cop, raptorial-Cop), resposta de escape ao predador (baixa, média, alta e máxima), reprodução (sexuada e assexuada) e tempo de vida (curto e longo)(Apêndice C). Os tipos de traço, categorias e a importância ecossistêmica seguem o descrito em Braghin *et al.* (2018). O tamanho do corpo foi obtido concomitantemente com a quantificação do zooplâncton pela medida de tamanho do corpo (μm) de até 20 indivíduos de cada espécie e a média destes valores foi utilizada na análise. Para os rotíferos (para algumas espécies de rotíferos o tamanho do corpo foi retirado da

bibliografia), para cladóceros as medidas foram tomadas de acordo com o formato do corpo, e os exemplares medidos entre a parte superior da cabeça e o fim da carapaça, sem o elmo ou espinhos quando presentes (Ruttner-Kolisko, 1977; Hardy, 1989). Já para os copépodes, as medidas de comprimento do corpo foram feitas entre a cabeça e o último segmento abdominal, exceto as cerdas do ramo caudal (Azevedo *et al.*, 2012).

2.5 Variáveis preditoras

A matriz de variáveis limnológicas foi composta pelas variáveis limnológicas padronizadas ($\log x+1$, exceto a variável pH). Verificou-se a multicolinearidade entre as variáveis ambientais por meio de fatores de inflação de variância (VIF) e eliminaram-se variáveis que estavam fortemente correlacionadas ($VIF > 10$) antes das análises estatísticas (Oksanen *et al.*, 2019). Assim, foram preparadas as variáveis preditoras para a análise de redundância baseada em distância (db-RDA), e para tal foram feitas oito Análises de Coordenadas Principais (PCoA) utilizando-se os pacotes "vegan" e "ape" no programa R, quatro para transformar em distâncias a abundância do fitoplâncton (recurso alimentar - durante a seca e chuva (2) das duas planícies (2)) e quatro para transformar em distâncias as abundâncias de peixes (variável de potencial predação - durante a seca e chuva (2) das duas planícies (2)). Esta transformação foi utilizada para dar maior precisão aos dados, assim foram utilizados os dois primeiros eixos (eixos 1 e 2) de cada distância gerada para o fitoplâncton e para os peixes.

A obtenção do componente espacial seguiu os seguintes passos: 1)- foram determinadas as distâncias em quilômetros entre todos os pontos de cada planície, com a função "caminho" do "Google Earth", 2)- sendo as distâncias transformadas em uma matrix

triangular através da função “as.dist”, 3)- assim, a matrix triangular foi transformada através da Análise de Coordenadas Principais de Matriz de Distância Truncada (PCNM) criando uma matrix retangular, para isso foi usada a função “pcnm”. 4)- Após isso, os eixos foram selecionados usando o critério de Moran com a função “moran.randtest”, sendo que todas essas funções citadas estão incluídas nos pacotes “vegan” “adespatial” “spdep” e “stats” do programa R. Os eixos da PCNM escolhidos pelo critério Moran ($p < 0,05$) para a planície do Paraná foram PCNM1, PCNM2, PCNM11 e PCNM13, e para a planície Amazônica foram PCNM1, PCNM2, PCNM10, PCNM11 e PCNM12. Assim, as quatro variáveis preditoras para db-RDA foram as variáveis limnológicas (**Lim**), a comunidade fitoplânctônica como variável de recurso alimentar (**Ali**) (eixo 1 e 2 da PCoA, abundância total de indivíduos por ponto e riqueza de espécies por ponto), a comunidade de peixes como variável de potenciais predadores (**Pre**) (eixo 1 e 2 da PCoA, abundância total de indivíduos por ponto e riqueza de espécies por ponto) e a variável do componente espacial (**Esp**) (eixos das PCNMs).

2.6 Análise de dados

A heterogeneidade ambiental em cada planície e em cada período hidrológico foi calculada através da Análise Permutational de Variância (PERMANOVA). As variáveis analisadas foram todas as limnológicas citadas acima, as variáveis relacionadas ao fitoplâncton e aos peixes. Para isso, os dados foram primeiro estandardizados através da função “decostand”; após isso, distâncias foram criadas utilizando o método “euclidiano” através da função “vegdist”; e por fim as distâncias foram usadas como variáveis resposta para a análise da PERMANOVA e as planícies e os períodos como variáveis preditoras. Para essa análise foi utilizada a função “adonis2”, e todas as funções citadas são

do pacote “vegan” do programa R (R Core Team, 2019). A significância foi considerada $p < 0,05$. Foi realizada uma análise de homogeneidade das variâncias para dispersões multivariadas, da qual foram retirados os centroides para comparação entre as planícies e períodos, e para isso, foi utilizada a função “betadisper” no R. Os resultados foram expressos através de uma NMDS (Escalonamento Multidimensional Não Métrico), realizada com o pacote “ggplot2” no R.

Foram calculados os componentes da diversidade beta funcional e taxonômica (matriz de dissimilaridade, entre pontos/período/planície por pontos/período/planície) com base no coeficiente de dissimilaridade de Soerensen usando dados de incidência. Foi aplicada a abordagem proposta por Podani & Schmera (2011) e a de Carvalho, Cardoso & Gomes (2012), onde, o componente beta total (β -Total) é dividido nos componentes de substituição (β -Repl) e diferença de riqueza (β -Rich). O β repl refere-se apenas à substituição na identidade das espécies/traços funcionais, e o β rich refere-se apenas às diferenças de perda e/ou ganho na riqueza de espécies/traços funcionais. Assim, foram criadas três matrizes de dissimilaridade para cada período hidrológico e para cada planície de inundação.

As matrizes de distância geradas beta funcional e taxonômica foram utilizadas na análise de redundância baseada em distância (db-RDA, Legendre & Anderson, 1999). Para o cálculo de cada db-RDA foi aplicado o critério de seleção direta com duas regras de parada (“*two stopping rules*”) para identificar os conjuntos finais das variáveis limnológicas (Lim), das variáveis de disponibilidade de alimentos (Ali), potenciais predadores (Pred) e do componente espacial (Esp), que influenciam a diversidade beta taxonômica e funcional (β -Total, β -Repl e β -Rich) em cada período hidrológico em cada planície de inundação (as

variáveis selecionadas estão no apêndice D). A fim de analisar a contribuição relativa dos efeitos puros e compartilhados das variáveis Lim, Ali, Pred e Esp para explicar a variação da diversidade beta taxonômica e funcional, foram realizadas análises de partição da variância (Peres-Neto *et al.*, 2006). A significância estatística das quatro frações puras foi testada utilizando-se uma ANOVA ($p < 0,05$). Para essas análises foram utilizados os pacotes "vegan", "FD", "stats" e "BAT" no programa R.

3 RESULTADOS

3.1 Heterogeneidade ambiental

A planície Amazônica apresentou maior heterogeneidade ambiental (média de distância do centroide = 4,051) do que a planície do Paraná (média de distância do centroide = 2,852) (pseudoF=8,085; $p = 0,001$). Da mesma forma que o período de seca apresentou maior heterogeneidade ambiental (média de distância do centroide = 3,561) do que o período de chuva (média de distância do centroide = 3,034) (pseudoF=14,691; $p = 0,001$) (Figura 2).

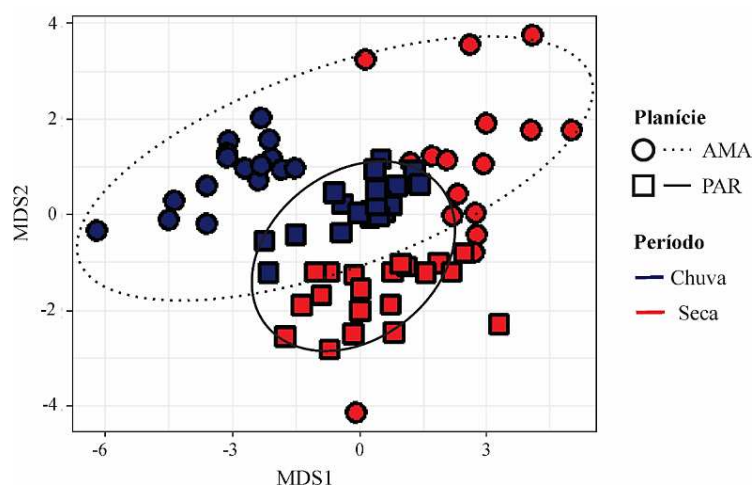


Figura 2 Gráfico da NMDS representando a heterogeneidade ambiental baseado na dissimilaridade euclidiana entre as planícies de inundação e períodos hidrológicos. AMA = planície Amazônica, PAR = planície do alto rio Paraná.

3.2 Diversidade beta funcional e taxonômica do zooplâncton

As diversidades beta funcional e taxonômica do zooplâncton apresentaram uma relação semelhante entre as planícies e entre os períodos hidrológicos (chuva e seca), exceto pelo período de seca na planície do alto rio Paraná onde a diversidade β -Total (0,18) funcional apresentou os menores valores (Figura 3). Em geral, o componente com maior representatividade foi β -Repl tanto para a diversidade funcional quanto taxonômica em ambas planícies de inundação e períodos hidrológicos, exceto no período de seca na planície do alto rio Paraná, onde o componente β -Rich (0,11) funcional foi mais representativo do que o componente β -Repl (0,06). A diversidade beta funcional apresentou menores valores do que a diversidade beta taxonômica para tais categorias explanatórias (Figura 3).

Durante o período de chuva a planície do alto rio Paraná apresentou os maiores valores de dissimilaridade taxonômica, tanto β -Total (0,57) quanto β -Repl (0,45) do que no período de seca (0,55 e 0,38, respectivamente), e também quando comparado com a planície Amazônica (0,51 e 0,38, respectivamente) no mesmo período (chuva). Porém, foi o mesmo valor de diversidade β -Total (0,57) taxonômica para a planície Amazônica no período de seca. Já os valores de diversidade β -Total funcional foram iguais no período de chuva tanto para a planície Amazônica quanto para a do alto rio Paraná (0,38). O período chuvoso apresentou o maior valor de dissimilaridade funcional (β -Total) do que o período seco (β -Total AMA= 0,36 e β -Total PAR= 0,18) (Figura 3).

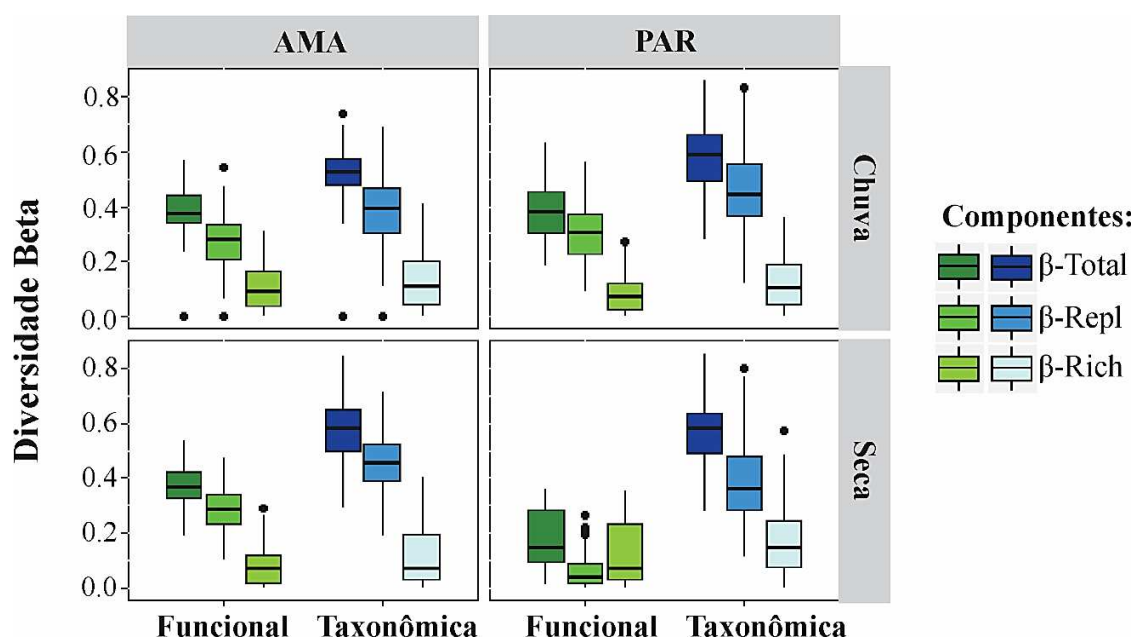


Figura 3 Box-plots mostrando as dissimilaridades funcionais e taxonômicas do zooplâncton com seus componentes total = β -Total, substituição = β -Repl e diferença de riqueza = β -Rich, nos dois períodos hidrológicos nas duas planícies de inundação (AMA = Amazônica, PAR = Paraná). As linhas centrais são os valores da média, a caixa indica os percentis 25 e 75, as linhas representam respectivamente o menor e o maior valor em 1,5 vezes no intervalo interquartil abaixo e acima dos percentis.

3.3 Contribuição das variáveis limnológicas, disponibilidade de alimento, predação e componente espacial para a dissimilaridade zooplanctônica

As variáveis escolhidas pela seleção direta para cada variável preditora (limnológica, alimento, predação e espacial) para cada período (chuva e seca), para β -Total, β -Repl, e β -Rich taxonômica e para β -Total, β -Repl, e β -Rich funcional foram diferentes. Em geral, as variáveis limnológicas foram mais relacionadas aos nutrientes, profundidade, temperatura e oxigênio dissolvido. As variáveis de alimento selecionadas foram bem distribuídas entre a abundância e riqueza de fitoplâncton e os eixos da PCoA (ver metodologia); enquanto que as variáveis de predação selecionadas foram relacionadas

aos eixos da PCoA e o componente espacial foram os eixos da PCNM: 1, 2 e 11 (para mais detalhes, ver material suplementar MS IV).

3.4 Determinantes da diversidade beta taxonômica

A maior porcentagem de explicação de todas as variáveis preditoras juntas para β -taxonômica foi observado para o componente β -Rich com valores variando entre 70% na planície Paraná durante a chuva e 41% na mesma planície durante a seca, sendo que a planície Amazônica apresentou 63% e 53% na seca e na chuva, respectivamente (Figura 4). De modo geral, as variáveis limnológicas foram as mais importantes para estruturar a variação da diversidade β -taxonômica zooplanctônica nas duas planícies e nos dois períodos, especialmente para β -Rich na planície do Paraná (seca= 18%, chuva=21%) (Figura 4k, l). O segundo preditor com maior importância em explicar a variação da diversidade β -taxonômica foi o recurso alimentar, especialmente para β -Rich na planície Amazônica durante o período de seca (24%) e na planície do Paraná durante o período de chuva (31%) (Figura 4e, l). A variável preditora predação foi importante para explicar a variação da diversidade β -Rich na planície Amazônica em ambos os períodos (seca= 13% e chuva=12%) (Figura 4e, f). Já o componente espacial explicou 9% da variação da β -Repl na planície Amazônica durante o período de chuva e 7% da β -Rich na planície do Paraná durante a seca (Figura 4d, k).

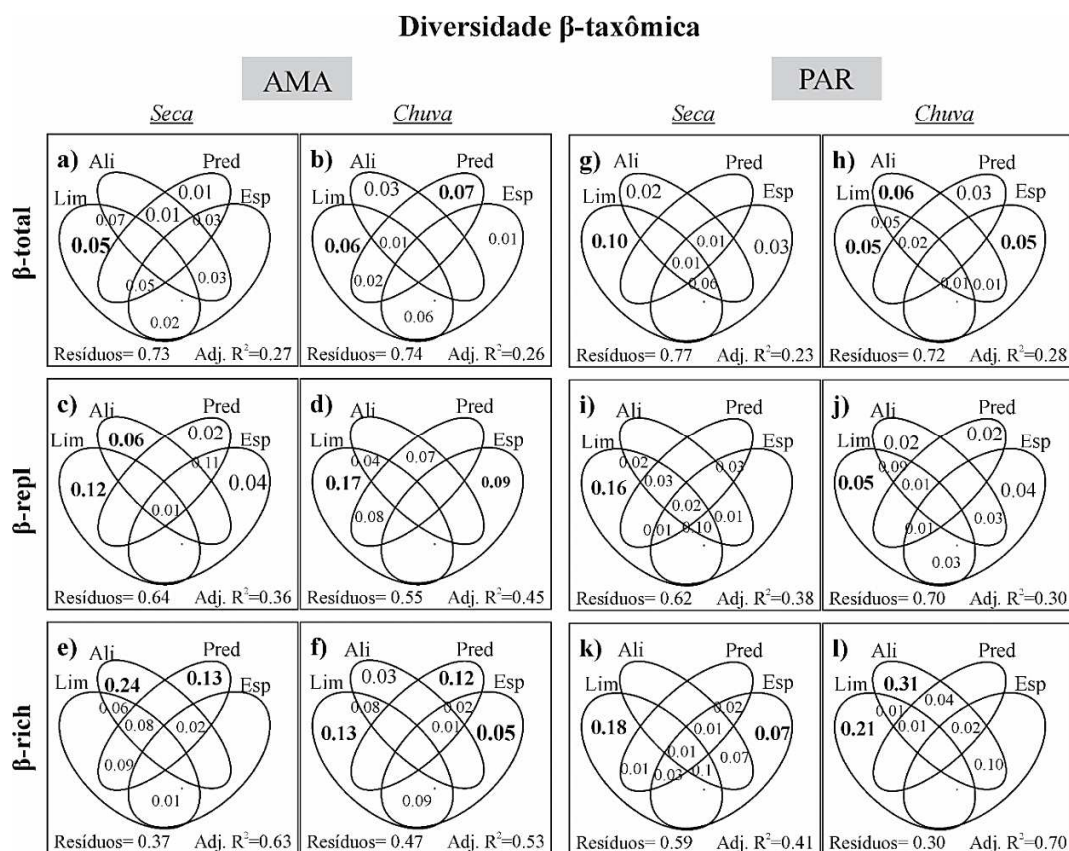


Figura 4 Diagramas de Venn baseados na partição de variações mostrando a contribuição relativa das variáveis limnológicas (Lim), disponibilidade de alimentos (Ali), predação (Pred) e componente espacial (Esp) para a variação da diversidade beta taxonômica do zooplâncton (β -Total, β -Repl e β -Rich) em cada período hidrológico, a-f são os resultados da planície Amazônica (AMA) enquanto que g-l são os resultados da planície Paraná (PAR). Os valores representam os valores R² ajustados. Os valores de fração negativa não são apresentados. Valores em negrito representam resultados significativos $p < 0,05$.

3.5 Determinantes da diversidade beta funcional

Os maiores valores de explicação da variação da diversidade β -funcional com todas as variáveis predictoras juntas foram observadas na planície do alto rio Paraná para β -Rich (chuva= 62% e seca= 56%) (Figura 5k, l). Os componentes compartilhados entre as variáveis predictoras tiveram grande importância para explicar a variação da diversidade β -funcional zooplanctônica (Figura 5). As variáveis limnológicas explicaram 23% da

variação da diversidade β -Rich na planície do alto rio Paraná durante a chuva e 14% da diversidade β -Repl durante a seca nessa mesma planície (Figura 5l, i); ainda, 14% da diversidade β -Rich na planície Amazônica durante o período de chuva (Figura 5f). O fator disponibilidade de alimento foi importante em explicar a variação da diversidade β -Rich na planície Amazônica durante a seca (19%) e na planície do alto rio Paraná durante a chuva (35%) (Figura 5e, l). O fator predação explicou 9% e 8% da variação da β -Rich funcional na planície Amazônica durante a seca e chuva respectivamente (Figura 5e, f). Já o componente espacial explicou 7% da variação da β -Total e 8% da β -Repl na planície do Paraná durante a chuva (Figura 5h, j), e ainda, 7% da β -Rich nessa mesma planície durante o período de seca (Figura 5k).

Diversidade β -funcional

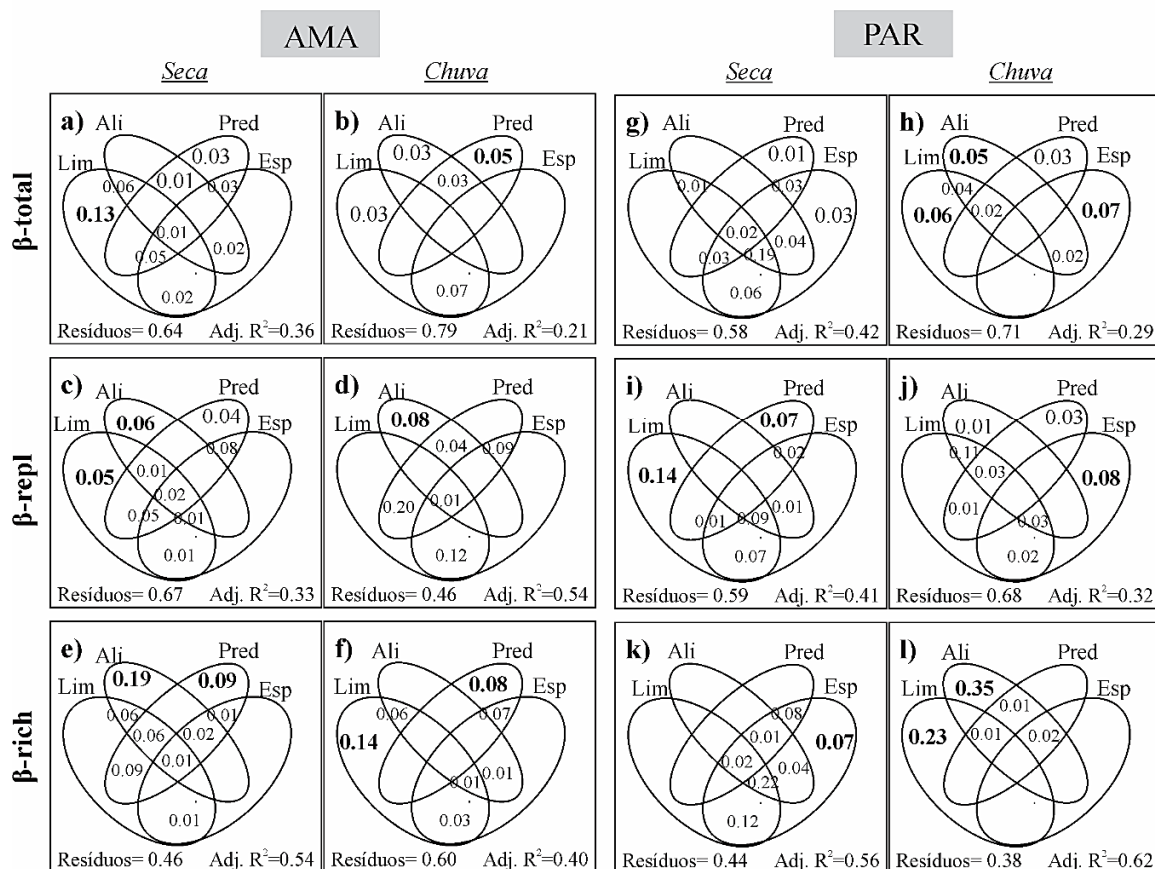


Figura5 - Diagramas de Venn baseados na partição de variações mostrando a contribuição relativa das variáveis limnológicas (Lim), disponibilidade de alimentos (Ali), predação (Pred) e componente espacial (Esp) para a variação da diversidade beta funcional do zooplâncton (β -Total, β -Repl e β -Rich) em cada período hidrológico, a-f são os resultados da planície Amazônica (AMA) enquanto que g-l são os resultados da planície Paraná (PAR). Os valores representam os valores R² ajustados. Os valores de fração negativa não são apresentados. Valores em negrito representam resultados significativos $p < 0,05$.

4 DISCUSSÃO

As planícies de inundação Amazônica e do alto rio Paraná apresentam distintas características históricas de formação, de colonização de espécies, de tamanho e de uso da bacia (Perbiche-Neves *et al.*, 2014). Essas características podem ter sido fundamentais para criar as distintas características ambientais, de heterogeneidade limnológica e de

espécies, tanto espacial quanto temporal, observadas em nosso estudo. A planície Amazônica apresentou tanto maior heterogeneidade ambiental, considerando os dois períodos hidrológicos juntos (seca e chuva), comparada a planície do Rio Paraná, quanto entre os períodos hidrológicos, apresentando maior heterogeneidade ambiental no período de seca e homogeneização das características limnológicas no período de chuva. Esse fato refletiu em padrões constantes de diversidade beta taxonômica e funcional, que pode representar, que de fato, a alta heterogeneidade ambiental criada pelo ciclo hidrológico age mantendo a diversidade de espécies e de suas funcionalidades ecossistêmicas ao longo do tempo (Bozelli *et al.*, 2015; Pineda *et al.*, 2019).

Enquanto que a planície do Paraná apresentou uma caracterização ambiental mais homogênea entre os ambientes e entre os períodos hidrológicos, mostrou também valores extremamente baixos de diversidade beta funcional (homogeneização funcional) durante o período seco (Chase, 2007), o que representa a perda de funções ecossistêmicas nesses ambientes. Esse padrão não foi encontrado para a diversidade beta taxonômica, mostrando que ainda existe uma alta substituição de espécies entre os ambientes da planície do Paraná, mas essas espécies são funcionalmente similares. A homogeneização limnológica e funcional pode ser reflexo da falta de inundação na planície nos últimos anos, devido ao controle hidrológico imposto pelos barramentos, com períodos mais intensos e prolongados de seca (Bertoncin *et al.*, 2019), criando, assim, longos períodos de isolamento entre os ambientes e fortalecendo os filtros ambientais (Chase, 2007) que selecionaram os traços funcionais.

As barragens a montante da planície do alto rio Paraná têm causado grandes modificações ambientais nos últimos anos, tais como a oligotrofização do rio Paraná e

perda da biodiversidade (Roberto *et al.*, 2009; Santana *et al.*, 2017; Braghin *et al.*, 2018; Bertoncin *et al.*, 2019). Sendo que as inundações naturais dessa planície são fundamentais para a manutenção da heterogeneidade ambiental e manutenção da alta biodiversidade (Pineda *et al.*, 2019) e, assim, dos serviços ecossistêmicos. Em resumo, a primeira hipótese foi parcialmente corroborada, pois de fato a planície Amazônica apresentou maior heterogeneidade ambiental especialmente na seca, mas a distinta heterogeneidade da planície entre os períodos não refletiu em uma maior diversidade beta. E o barramento na planície de inundação do alto rio Paraná de fato impacta negativamente a diversidade beta funcional do zooplâncton no período de seca.

Os determinantes da diversidade beta taxonômica podem estar relacionados com as peculiaridades de cada sistema de planície de inundação, como por exemplo a quantidade de nutrientes disponíveis no sistema, a transparência da água e o uso dos recursos para atividades humanas, o que reflete em diferentes fatores que agem juntos na estruturação das comunidades, como mostram nossos resultados nas planícies Amazônica e do Rio Paraná que apresentam características distintas. Tão importante quanto a dinâmica com que os grupos taxonômicos (rotíferos, cladóceros e copépodes) respondem aos processos estruturadores (Dias *et al.*, 2016), é a variação dos fatores que podem contribuir para que mais de uma variável ambiental explique a dissimilaridade taxonômica entre os ambientes. Por exemplo, nas relações de predação, copépodes e cladóceros estão mais susceptíveis aos peixes predadores do que os rotíferos (Iglesias *et al.*, 2011), ou ainda, a relação de herbivoria dos grupos zooplânctônicos com o fitoplâncton, a qual é influenciada pela morfologia de cada grupo zooplânctônico e pelo tipo e a qualidade da alga disponível (Jiang *et al.*, 2017; Bomfim *et al.*, 2018).

No período de seca, com a redução no volume de água e o isolamento dos ambientes, as relações bióticas se tornam mais intensas(Thomaz *et al.*, 2007), como observado nos altos valores explicativos das variáveis preditoras de alimentação e de densidade de peixes (potenciais predadores). Isto ocorre, porque a concentração de organismos por unidade de área aumenta, então a competição por recursos, a predação (chance do predador encontrar a presa) e a produtividade autóctone também aumentam(Simões *et al.*, 2013b)e, conseqüentemente, promovem a variação na comunidade entre os ambientes.

Considerando as variáveis limnológicas, é possível inferir que os filtros ambientais estão agindo com grande intensidade em ambos os períodos hidrológicos,aumentando a dissimilaridade da comunidade zooplanctônica. Porém, as características limnológicasalteram-se entre os períodos hidrológicos e de uma planície para outra, assim as variáveis também foram diferentes. Por exemplo, enquanto que o período de chuva aumentou os nutrientes e clorofila na planície do RioParaná, na planície Amazônica durante o mesmo período, o grande volume hídrico causou uma depleção na quantidade de nutrientes, o que pode ter levado a uma escassez nos recursos alimentares, ou uma simples diluição nesses recursos, o que, provavelmente impactounegativamente a diversidade β -Total (6%) e a β -Repl (17%) na planície Amazônica durante a chuva. Já na planície do Alto Rio Paraná, no período de seca, a turbidez e o oxigênio dissolvido foram responsáveis por determinar a diversidade β -Total em 10%, assim como, essas variáveis juntamente com o pH determinaram a diversidade β -Repl em 16% nesta planície. Ainda, a profundidade determinou o componente β -Rich em 18% na seca e 21% no período de chuva na planície do Paraná. Estes achados evidenciam a problemática que envolve a cascata de barramentos

no rio Paraná, pois, os ambientes estão se tornando cada vez mais transparentes(Santana *et al.*, 2017), e sofrendo com período de seca prolongado(Bertoncin *et al.*, 2019), impactando,desta maneira,a variação da comunidade zooplanctônica tanto pela substituição de espécies quanto pelo ganho/perda de riqueza de espécies.

Ainda, os processos relacionados ao espaço são importantes para manter a diversidade beta taxonômica,assim esse processo pode ser interpretado de duas formas como estruturador das comunidades, dependendo do período hidrológico: I) na seca, os organismos estão dependentes de suas estratégias de dispersão, então para os organismos zooplanctônicos há uma limitação na dispersão(Dias *et al.*, 2016), enquanto que II) na chuva, como os organismos são carreados pela água, a dispersão ocorre naturalmente (exceto nos ambientes do rio Paraná, pois alguns continuaram desconectados mesmo no período de chuva), e então o efeito “masseffect”, onde há uma fonte dispersora, é que tem função importante na estrutura da diversidade zooplanctônica(Dias *et al.*, 2016; Lansac-Tôha *et al.*, 2016).

Os fatores que influenciaram a diversidade beta funcional zooplanctônica nas duas planícies de inundação foram bem distintos dependendo do período hidrológico, refletindo mais uma vez a diferença na heterogeneidade ambiental e na força da hidrodinâmica dentro de cada planície. A grande influência das variáveis limnológicas, como profundidade (23% de explicação para β -Rich), profundidade mais o oxigênio dissolvido (6% de explicação para β -Repl) e da disponibilidade de alimento (35% e 5% de explicação para β -Rich e β -Total, respectivamente) sobre a variação da diversidade funcional durante o período de chuva na planície do Paraná pode ser explicado pelo carreamento de nutrientes e matéria orgânica das margens e de ambientes adjacentes pelo fluxo e nível da água nesse

período(Bianchini Jr., Cunha-Santino & Peret, 2008). Esse fato favorece o estabelecimento das espécies e traços e, assim, aumenta a diferença da riqueza e substituição de traços funcionais entre os ambientes, já que esse sistema tem características oligotróficas sendo que o aporte de matéria orgânica dos ambientes adjacentes pode ser uma importante fonte de nutrientes(Roberto *et al.*, 2009). Por outro lado, a contribuição do fator espacial tanto independente quanto nas porções compartilhadas que explicou a diversidade β -Rich (7%) durante a seca, e β -Repl (8%) e β -Total (7%), durante a chuva, nesta mesma planície, está possivelmente relacionada a facilitação (durante chuva) ou limitação de dispersão (durante a seca) dos organismos planctônicos através do fluxo de água (Padial *et al.*, 2014; Lansac-Tôha *et al.*, 2019), aumentando a diferença de riqueza de traços entre os ambientes durante a seca (β -Rich) e aumentando a substituição de traços entre os ambientes durante a chuva (β -Repl), como observado neste estudo.

Já o fator predação foi representativo apenas para β -Repl durante a seca na planície do Rio Paraná (7%), ao mesmo tempo que a variável turbidez explicou 14% da variação na substituição dos traços funcionais entre os ambientes. Alguns trabalhos demonstram a interação entre turbidez e predação sobre a comunidade zooplânctônica, onde ambientes com baixa turbidez da água favorecem a predação de peixes sobre o zooplâncton, já que facilita a predação visual. O, oposto também é verdadeiro, em ambientes com maiores valores de turbidez existem menores valores de predação por peixes (Hart, 1986; Šorf *et al.*, 2015). Os períodos de seca nesta planície foram caracterizados por uma grande variação nos valores de turbidez (0,7 – 107,6 NTU) o que pode ter favorecido a predação em alguns ambientes e prejudicado em outros, o que refletiu na substituição de traços funcionais entre os ambientes. O efeito da predação sobre o zooplâncton é bem conhecido, com mudança no

tamanho do corpo, densidade da comunidade, e outras características de história de vida (Jeppesen *et al.*, 2000; Iglesias *et al.*, 2011; Santangelo *et al.*, 2018), que estão diretamente relacionadas aos traços funcionais, assim a predação tem efeito direto sobre a diversidade funcional do zooplâncton (Sodré & Bozelli, 2019).

Ao contrário do ocorrido na planície do Paraná, na planície Amazônica o fator espacial (independente) não teve força para explicar a variação da diversidade beta funcional zooplanctônica, provavelmente devido ao efeito hidrológico intenso onde a dispersão causada pelos períodos regulares de chuvas não se torna um fator limitante para as espécies (Padial *et al.*, 2014; Heino *et al.*, 2015). Ainda, a predação foi importante para explicar a variação da diversidade β -Total durante o período de chuva (5%) e β -Rich em ambos os períodos hidrológicos na planície Amazônica (9% e 8%, seca e chuva, respectivamente). A inundação promove uma dinâmica nos fatores físicos e químicos, aumentando a oferta de alimento, desfragmentando os ambientes, e possibilitando a colonização dos ambientes pelos peixes (Agostinho *et al.*, 2004; Fernandes *et al.*, 2009), o que pode favorecer o aumento da pressão de predação em alguns ambientes durante o período de chuva, aumentando, assim, a diferença de riqueza e substituição de traços funcionais zooplanctônicos. Por outro lado, durante a seca com uma nova fragmentação, a densidade de peixes pode variar bastante entre os ambientes (Fernandes *et al.*, 2009), mas a força de predação ainda pode estruturar a variação na riqueza dos traços funcionais (estabelecimento das espécies com determinadas características funcionais) nos ambientes da planície Amazônica.

Os fatores limnológicos, como condutividade elétrica, NH_4 e pH, que foram importantes para estruturar a diversidade beta funcional na planície Amazônica

apresentaram grande variação dentro do mesmo período hidrológico entre os ambientes, demonstrando a grande heterogeneidade dessa planície (para mais detalhes ver Tabela MS II). A heterogeneidade dos fatores limnológicos pode ser relacionada a oferta de mais nichos e a alta diversidade de espécies (Heino *et al.*, 2015), permitindo também a ocorrência de mais traços funcionais e uma alta diversidade beta. A temperatura, que em nosso estudo variou de 31,4 a 33,3°C e explicou 14% da diversidade β -Rich na chuva nesta mesma planície, é um fator chave na estruturação das populações e comunidades e está diretamente ligada a vários traços funcionais zooplantônicos, como por exemplo, o tamanho do corpo, taxas de reprodução e tempo de vida (Brown *et al.*, 2004). Assim como a abundância de fitoplâncton, que estruturou a variação da diversidade β -Rich (19%) durante a seca e β -Repl em ambos os períodos hidrológicos (6% e 8%, seca e chuva, respectivamente), e representa uma das principais fontes de alimentação do zooplâncton, estando ligada aos traços funcionais zooplantônicos, como por exemplo, o tamanho do corpo e o tipo de alimentação (Colina *et al.*, 2016; Bomfim *et al.*, 2018).

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

As duas planícies de inundação analisadas apresentaram diferenças na heterogeneidade ambiental, quando comparadas entre si e entre os períodos hidrológicos (seca e chuva), induzindo as diferenças na distribuição das espécies e dos traços funcionais entre os ambientes dentro de cada planície, como observado neste estudo. As variáveis abióticas (limnológicas), bióticas (predação por peixes e distribuição do fitoplâncton) e espaciais estruturam as proporções da diversidade beta funcional e taxonômica (β -Total, β -Repl e β -Rich), porém, de forma diferente, dependendo das características de cada planície de inundação e de cada período hidrológico. Sendo que de fato em alguns casos como

hipotetizado, os fatores locais (descritos aqui como as interações ecológicas entre zooplâncton e fitoplâncton, e entre zooplâncton e peixes) foram mais importantes durante a seca e os fatores regionais (limnológicos e espaciais) durante a chuva, corroborando em parte a segunda hipótese. A análise da distribuição das espécies e dos traços funcionais e de quais variáveis estruturam essa distribuição é de extrema importância para analisar os processos e serviços ecossistêmicos (Heino *et al.*, 2019), especialmente em ambientes impactados como a planície de inundação do Rio Paraná, e uma planície tão biodiversa como a Amazônica, que corre riscos com previsões de construção de inúmeros barramentos em sua bacia hidrográfica (Winemiller *et al.*, 2016). Por fim, uma vez mais, reforça-se a importância da manutenção da inundação periódica nessas planícies, para a manutenção da biodiversidade e dos serviços ecossistêmicos ao longo do tempo, e desta forma, prevenir a homogeneização biótica e funcional, imprescindível para a conservação dos ecossistemas aquáticos.

REFERÊNCIAS

- Agostinho A.A., Bonecker C.C. & Gomes L.C. (2009) Effects of water quantity on connectivity: the case of the upper Paraná River floodplain. *Ecohydrology & Hydrobiology* **9**, 99–113.
- Agostinho A.A., Gomes L.C., Veríssimo S. & Okada E.K. (2004) Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: Effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **14**, 11–19.
- 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.
- Almeida O.T., Lorenzen K. & McGrath D.G. (2009) Fishing agreements in the lower

- Amazon : for gain and restraint. *Fisheries Management and Ecology***16**, 61–67.
- AVMA (2007) AVMA guidelines on euthanasia. Available from AVMA Animal Welfare Division.
- Azevedo F. de, Dias J.D., Braghin L. de S.M. & Bonecker C.C. (2012) Length-weight regressions of the microcrustacean species from a tropical floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia***24**, 01–11.
- Barnett A.J., Finlay K. & Beisner B.E. (2007) Functional diversity of crustacean zooplankton communities: Towards a trait-based classification. *Freshwater Biology***52**, 796–813.
- Baselga A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography***19**, 134–143.
- Baselga A. & Leprieur F. (2015) Comparing methods to separate components of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution***6**, 1069–1079.
- Bertoncin A.P.S., Pinha G.D., Baumgart M.T. & Mormul R.P. (2019) Extreme drought events can promote homogenization of benthic macroinvertebrate assemblages in a floodplain pond in Brazil. *Hydrobiologia***826**, 379–393.
- Bianchini Jr. I., Cunha-Santino M.B. & Peret A.M. (2008) Oxygen demand during mineralization of aquatic macrophytes from an oxbow lake. *Brazilian Journal of Biology***68**, 61–67.
- Bomfim F.F., Braghin L.S.M., Bonecker C.C. & Lansac-Tôha F.A. (2018) High food availability linked to dominance of small zooplankton in a subtropical floodplain. *International Review of Hydrobiology***103**, 26–34.
- 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.
- 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.
- Braghin L. de S.M., Almeida B. de A., Amaral D.C., Canella T.F., Gimenez B.C.G. & Bonecker C.C. (2018) Effects of dams decrease zooplankton functional β -diversity in river-associated lakes. *Freshwater Biology***63**, 721–730.
- Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M. & West G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology***85**, 1771–1789.
- Carvalho J.C., Cardoso P. & Gomes P. (2012) Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity. *Global Ecology and Biogeography***21**, 760–771.
- Chase J.M. (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America***104**, 17430–17434.
- Colina M., Calliari D., Carballo C. & Kruk C. (2016) A trait-based approach to summarize zooplankton–phytoplankton interactions in freshwaters. *Hydrobiologia***767**, 221–233.
- Costa R.S., Okada E.K., Agostinho A.A. & Gomes L.C. (2012) Variação temporal no rendimento e composição específica da pesca artesanal do alto rio Paraná, PR – Brasil: os efeitos crônicos dos barramentos. *Boletim do Instituto de Pesca***38**, 199–213.
- Cramer M.J. & Willig M.R. (2002) Habitat heterogeneity, habitat associations, and rodent species diversity in a sand – shinnery-oak landscape. *Journal of Mammalogy***83**, 743–753.
- 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***781**, 109–125.
- Fernandes R., Agostinho A., Ferreira E., Pavanelli C., Suzuki H., Lima D., *et al.* (2009) Effects of the hydrological regime on the ichthyofauna of riverine environments of the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology***69**, 669–680.
- Friberg N., Bonada N., Bradley D.C., Dunbar M.J., Edwards F.K., Grey J., *et al.* (2011)

- Biomonitoring of Human Impacts in Freshwater Ecosystems : The Good , the Bad and the Ugly. In: *Advances in Ecological Research*. pp. 1–68. Elsevier.
- Hardy E. (1989) Effect of temperature, food concentration and turbidity on the life cycle characteristics of planktonic cladocerans in a tropical lake. Central Amazon: Field and Experimental work, London.
- Hart R.C. (1986) Zooplankton abundance, community structure and dynamics in relation to inorganic turbidity, and their implications for a potential fishery in subtropical Lake le Roux , South Africa. *Freshwater Biology***16**, 351–371.
- Hébert M., Beisner B.E. & Maranger R. (2017) Linking zooplankton communities to ecosystem functioning : toward an effect-trait framework. *Journal of Plankton Research***39**, 3–12.
- Heino J., Alahuhta J., Fattorini S. & Schmera D. (2019) Predicting beta diversity of terrestrial and aquatic beetles using ecogeographical variables : insights from the replacement and richness difference components. *Journal of Biogeography***46**, 304–315.
- 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.
- Hutchinson G. (1957) Population studies- animal ecology and demography- concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology***22**, 415–427.
- Iglesias C., Mazzeo N., Meerhoff M., Lacerot G., Clemente J.M., Scasso F., *et al.* (2011) High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: Evidence from lakes, fish exclosures and surface sediments. *Hydrobiologia***667**, 133–147.
- Jeppesen E., Meerhoff M., Holmgren K., Gonzáles-Bergonzoni I., Mello F.T. de, Declerck S.A.J., *et al.* (2010) Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia***646**, 73–90.
- Jeppesen E., Lauridsen T.L., Mitchell S.F., Christoffersen K. & Burns C.W. (2000) Trophic

- structure in the pelagial of 25 shallow New Zealand lakes: changes along nutrient and fish gradients. *Journal of Plankton Research***22**, 951–968.
- Jiang X., Xie J., Xu Y.A.O., Zhong W., Zhu X. & Zhu C. (2017) Increasing dominance of small zooplankton with toxic cyanobacteria. *Freshwater Biology***62**, 429–443.
- Junk W.J. (1993) Wetlands of Tropical South America. In: *Wetlands of the world I: inventory, ecology and management*. (Eds D. Whigham, S. Hejny & D. Dykyjova), pp. 679–739. Dr. W. Junk Publishing, Boston.
- 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 pp.
- Junk W.J., Piedade M.T.F., Schöngart J., Cohn-Haft M., Adeney J.M. & Wittmann F. (2011) A Classification of Major Naturally-Occurring Amazonian Lowland Wetlands. *Wetlands***31**, 623–640.
- Kiorboe T. (2011) How zooplankton feed: Mechanisms, traits and trade-offs. *Biological Reviews***86**, 311–339.
- 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., Heino J., Quirino B.A., Moresco G.A., Peláez O., Meira B.R., *et al.* (2019) Differently dispersing organism groups show contrasting beta diversity patterns in a dammed subtropical river basin. *Science of the Total Environment***691**, 1271–1281.
- 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. (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography***23**, 1324–1334.
- Legendre P. & Anderson M.J. (1999) Distance-based redundancy analysis: testing

- multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs***69**, 1–24.
- Litchman E., Ohman M.D. & Kiørboe T. (2013) Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research***35**, 473–484.
- MacArthur R.H. & MacArthur J.W. (1961) On bird species diversity. *Ecology***42**, 594–598.
- Meerhoff M., Clemente J.M., de Mello F.T., Iglesias C., Pedersen A.R. & Jeppesen E. (2007) Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes? *Global Change Biology***13**, 1888–1897.
- Meerhoff M., Mello F.T., Kruk C., Alonso C., González-Bergonzoni I., Pacheco J.P., *et al.* (2012) Environmental Warming in Shallow Lakes. A Review of Potential Changes in Community Structure as Evidenced from Space-for-Time Substitution Approaches. In: *Advances in Ecological Research*. pp. 259–349. Elsevier.
- Melack J.M. & Hess L.L. (2010) Remote sensing of the distribution and extent of wetlands in the Amazon basin. In: *Amazon floodplain forests: Ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. (Eds W. Junk, M. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart & P. Parolin), pp. 43–59. Springer.
- 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 interpretacion ecologica del Parana. *Interciencia***15**, 424–441.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., *et al.* (2019) vegan: community ecology package.
- Oliveira A.G., Baumgartner M.T., Gomes L.C., Dias R.M. & Agostinho A.A. (2018) Long-term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. *Freshwater Biology***63**, 293–305.
- Opperman J.J., Luster R., Mckenney B.A., Roberts M. & Meadows A.W. (2010) Ecologically functional floodplains : connectivity , flow regime , and scale. *Journal of the American Water Resources Association***46**, 211–226.

- Padial A.A., Ceschin F., Declerck S.A.J., Meester L. De, 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.
- Perbiche-Neves G., Previattelli D., Pie M.R., Duran A., Suárez-Morales E., Boxshall G.A., *et al.* (2014) Historical biogeography of the neotropical Diaptomidae (Crustacea : Copepoda). *Frontiers in Zoology***11**, 1–8.
- 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.
- Pineda A., Peláez Ó., Dias J.D., Segovia B., Bonecker C.C., Velho L.F.M., *et al.* (2019) The El Niño Southern Oscillation (ENSO) is the main source of variation for the gamma diversity of plankton communities in subtropical shallow lakes. *Aquatic Sciences***81**, 1–15.
- Podani J. & Schmera D. (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence - absence data. *Oikos***120**, 1625–1638.
- R Core Team R. (2019) The R Foundation for Statistical Computing Platform.
- Roberto M.C., Santana N.N. & Thomaz S.M. (2009) Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology***69**, 717–725.
- Ruttner-Kolisko A. (1977) Suggestion for biomass calculations of plankton rotifers. *Archiv für Hydrobiologie-Beiheft Ergebnisse der Limnologie***8**, 71–76.
- Santana N.F., Pereira L.S., Roberto M. do C., Gomes S.E. do A., Pagioro T.A. & Mormul R.P. (2017) Longitudinal gradient in limnological variables in the Upper Paraná River: a brief description and the importance of undammed tributaries. *Acta Limnologica Brasiliensia***29**, e116.
- Santangelo J.M., Soares B.N., Paes T., Maia-Barbosa P., Tollrian R. & Bozelli R.L. (2018) Effects of vertebrate and invertebrate predators on the life history of *Daphnia similis* and *Moina macrocopa* (Crustacea: Cladocera). *Annales de Limnologie***54**, 1–6.
- Santos N.C.L., Santana H.S., Dias R.M., Borges H.L.F., Melo V.F., Severi W., *et al.* (2016)

- Distribution of benthic macroinvertebrates in a tropical reservoir cascade. *Hydrobiologia***765**, 265–275.
- Simões N.R., Dias J.D., Leal C.M., Braghin L. de S.M., Lansac-Tôha F.A. & Bonecker C.C. (2013a) 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. & Bonecker C.C. (2013b) Drought disturbances increase temporal variability of zooplankton community structure in floodplains. *International Review of Hydrobiology***98**, 24–33.
- Simões N.R., Nunes A.H., Dias J.D., Lansac-Tôha F.A., Velho L.F.M. & Bonecker C.C. (2015) Impact of reservoirs on zooplankton diversity and implications for the conservation of natural aquatic environments. *Hydrobiologia***758**, 3–17.
- Sodré E. de O. & Bozelli R.L. (2019) How planktonic microcrustaceans respond to environment and affect ecosystem: a functional trait perspective. *International Aquatic Research***11**, 207–223.
- Šorf M., Davidson T.A., Brucet S., Menezes R.F., Søndergaard M., Lauridsen T.L., *et al.* (2015) Zooplankton response to climate warming: a mesocosm experiment at contrasting temperatures and nutrient levels. *Hydrobiologia***742**, 185–203.
- Souza Filho E. & Stevaux J. (2004) Geology and geomorphology of the Baía-Curutuba-Ivinheima complex. In: *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. (Eds S. Thomaz, A. Agostinho & N. Hahn), pp. 1–30. Backhuys Publishers, Leiden.
- Souza Filho E.E. (2009) Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. *Brazilian Journal of Biology***69**, 707–716.
- Thomaz S.M., Bini L.M. & Bozelli R.L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia***579**, 1–13.
- Villéger S., Grenouillet G. & Brosse S. (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish

assemblages. *Global Ecology and Biogeography***22**, 671–681.

Winemiller K.O., McIntyre P.B., Castello L., Fluet-Chouinard E., Giarrizzo T., Nam S., *et al.* (2016) Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science***351**, 128–129.

Yamamoto K.C., Soares M.G.M. & Freitas C.E.D.C. (2004) Alimentação de *Triportbeus angulatus* (Spix & Agassiz, 1829) no lago Camaleão , Manaus , AM , Brasil. *Acta Amazonica***34**, 653–659.

APÊNDICE A - Lista dos pontos amostrados com o nome de cada lagoa e a coordenada geográfica.

Amazônia	Coordenadas geográficas	Paraná	Coordenadas geográficas
AMA1 L COMPRIDO	S 03° 14' 34.2" W 059° 58' 23.2"	PAR1 L PATOS	S 22° 49' 490"W 053° 33' 176"
AMA2 L CALADO	S 03° 18' 29.5" W 060° 34' 16.9"	PAR2 L VENTURA	S 22° 51' 389"W 053° 35' 902"
AMA3 L PIRANHA	S 03° 16' 59.5" W 060° 39' 51.5"	PAR3 L SUMIDA	S 22° 46' 895"W 053° 29' 393"
AMA4 L MONTE CRISTO	S 03° 16' 37.3" W 060° 40' 32.7"	PAR4 L FINADO RAIMUNDO	S 22° 47' 901"W 053° 32' 388"
AMA5 L MANACAPURU	S 03° 12' 57.3" W 060° 42' 32.2"	PAR5 L PEROBA	S 22° 54' 508"W 053° 38' 348"
AMA6 L GRANDE	S 03° 22' 51.3" W 060° 35' 03.0"	PAR6 L BOCA DO IPOITÁ	S 22° 50' 084"W 053° 33' 919"
AMA7 L POÇO CURUÇA	S 03° 22' 42.4" W 060° 34' 07.5"	PAR7 L GUARANÁ	S 22° 43' 263"W 053° 18' 176"
AMA8 L CADETE	S 03° 23' 54.9" W 060° 33' 15.7"	PAR8 L FECHADA	S 22° 40' 669"W 053° 16' 618"
AMA9 L JACAQUI	S 03° 25' 10.8" W 060° 29' 16.8"	PAR9 L ONÇA	S 22° 39' 777"W 053° 12' 041"
AMA10 L GRANDE II	S 03° 22' 04.7" W 060° 16' 54.5"	PAR10 L GAVIÃO	S 22° 40' 825"W 053° 12' 939"
AMA11 L TATUÍ	S 03° 23' 20.8" W 060° 18' 31.7"	PAR11 L AURÉLIO	S 22° 41' 618"W 053° 13' 840"
AMA12 L CASTANHO	S 03° 24' 00.0" W 060° 13' 35.9"	PAR12 L POUSADA GARÇAS	S 22° 41' 988"W 053° 15' 357"
AMA13 L PORAQUEQUARA I	S 03° 03' 07.5" W 059° 50' 03.6"	PAR13 L MARIA LUIZA	S 22° 40' 558"W 053° 13' 236"
AMA14 L PORAQUEQUARA II	S 03° 00' 31.2" W 059° 49' 32.0"	PAR14 L PORCOS	S 22° 42' 108"W 053° 14' 685"
AMA15 L PORAQUEQUARA III	S 03° 02' 59.1" W 059° 49' 06.0"	PAR15 L GARÇAS	S 22° 43' 470"W 053° 13' 040"
AMA16 L PORAQUEQUARA IV	S 03° 02' 23.9" W 059° 48' 02.9"	PAR16 L PAU VÉIO	S 22° 44' 868"W 053° 15' 338"
		PAR17 L MANEZINHO	S 22° 46' 754"W 053° 20' 972"
		PAR18 L POMBAS	S 22° 47' 959"W 053° 21' 578"
		PAR19 L BILÉ	S 22° 45' 232"W 053° 17' 178"
		PAR20 L LEOPOLDO	S 22° 45' 542"W 053° 16' 351"

APÊNDICE B - Mínimo e máximo das variáveis ambientais amostradas nos pontos de cada planície de inundação e nos dois períodos hidrológicos (seca e chuva). Prof.= profundidade; Turb.= turbidez; Temp.= temperatura da água; OD= oxigênio dissolvido; Cond.= condutividade elétrica; Clorof.= clorofila a; NT= nitrogênio total; PT= fósforo total.

	Amazônia		Paraná	
	seca	chuva	seca	chuva
Prof. (m)	0.3 - 3.0	9 - 15.7	0.9 - 4.4	1.7 - 3.7
Turb. (NTU)	8.8 - 251.6	1.5 - 16.4	0.7 - 107.6	2.1 - 80.0
Temp. (°C)	26.5 - 36.3	31.4 - 33.3	22.5 - 24.5	26.7 - 29.5
pH	5.0 - 8.9	6.4 - 9.5	6.2 - 8.9	5.4 - 7.2
OD (mg L⁻¹)	2.1 - 11.9	0.3 - 4.3	5.6 - 10.0	3.8 - 7.3
Cond. (µS cm⁻¹)	5.3 - 223.2	41.5 - 69.7	15.8 - 60.7	18.3 - 60.5
Clorof. (µg L⁻¹)	1.3 - 139.2	0.4 - 10.9	1.1 - 39.8	2.1 - 74.2
NT (µg L⁻¹)	642.2 - 6740.8	633.8 - 762.4	633.5 - 2814.9	478.0 - 2368.9
Nitrato (µg L⁻¹)	0.0 - 259.9	0.0 - 51.8	0.0 - 422.9	0.0 - 250.6
Amônia (µg L⁻¹)	5.5 - 262.8	2.8 - 52.9	3.0 - 85.9	4.4 - 42.4
PT (µg L⁻¹)	6.6 - 309.8	5.4 - 33.4	12.0 - 127.5	12.6 - 165.7
Fosfato (µg L⁻¹)	6.2 - 32.9	2.3 - 13.8	5.7 - 29.3	5.6 - 31.0

APÊNDICE C - Lista de espécies contendo a presença (x) em cada planície de inundação (Amazônia e Paraná) separadas por períodos hidrológicos (seca e chuva) e a caracterização funcional das espécies.

Rotifera	Ama seca	Ama chuva	Par seca	Par chuva	Tamanho do corpo	Habitat	Tipo de alimentação	Resp. escape ao pred.	Reprodução	Tempo de vida
<i>Lecaneamazonica</i> (Murray, 1913)	x	x	-	-	115	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. bulla</i> (Gosse, 1886)	x	x	x	x	114,6	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. cornuta</i> (Muller, 1786)	x	x	x	x	109,4	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. curvicornis</i> (Murray, 1913)	x	x	x	x	131,3	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. leontina</i> (Turner, 1892)	x	x	x	x	175	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. ludwigii</i> (Eckstein, 1883)	-	-	x	x	134,4	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. luna</i> (Müller, 1776)	x	x	x	-	126,9	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	-	x	x	x	101,9	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. mira</i> (Murray, 1913)	-	-	x	-	145	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. monostyla</i> (Daday, 1897)	x	x	-	-	69	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. papuana</i> (Murray, 1913)	x	x	x	x	107,7	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. proiecta</i> Hauer, 1956	x	x	x	x	113	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. roberstsonae</i> Segers, 1993	x	-	-	-	98	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto

<i>L. rhytida</i> Harring and Myers, 1926	x	-	-	-	81	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. signifera</i> (Jennings, 1896)	x	-	-	-	113	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. stichaea</i> Harring, 1913	x	x	x	-	173	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Brachionusangularis</i> Gosse, 1851	x	-	-	-	107,5	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>B. bidentatus</i> Anderson, 1889	x	-	-	x	368	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>B. calyciflorus</i> (Pallas, 1766)	x	x	x	x	201,2	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>B. caudatus</i> Barrois&Daday, 1894	x	x	x	x	270	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>B. dolabratus</i> Harring, 1914	x	x	x	x	167	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>B. falcatus</i> Zacharias, 1898	x	x	x	x	430	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>B. forficula</i> Wierzejski, 1891	-	-	x	x	145	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>B. mirus</i> Daday, 1905	x	x	x	x	138,8	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>B. plicatilis</i> Müller, 1786	x	-	-	-	239	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783	x	x	-	x	143,8	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>B. urceolaris</i> Muller, 1773	x	-	-	-	187,5	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>B. zahniseri</i> Ahlstrom, 1934	x	x	-	-	250	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Kellicottiabostoniensis</i> (Rousselet, 1908)	-	-	x	x	113,9	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Keratellaamericana</i> Carlin, 1943	x	x	x	x	159,7	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>K. cochlearis</i> (Gosse, 1851)	x	x	x	x	107,2	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>K. lenzi</i> Hauer, 1953	x	-	x	-	112,5	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>K.tropica</i> (Apstein, 1907)	x	x	x	x	115,4	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Plationuspatulus</i> (Müller,1786)	x	x	x	x	122,5	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Platylasleloupi</i> Gillard, 1967	x	x	x	x	218,8	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>P. quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	x	x	x	x	141,7	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Trichocercabicristata</i> (Gosse, 1887)	-	x	x	x	660	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>T. bidens</i> (Lucks, 1912)	-	-	x	-	133,3	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>T. cylindrica</i> (Imhof, 1891)	x	x	x	x	325	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>T. heterodactyla</i> (Tschugunoff, 1921)	-	-	-	x	225	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>T. iernis</i> (Gosse, 1887)	x	-	x	x	135	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>T. inermis</i> (Linder, 1904)	x	-	x	-	88,5	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>T. pusilla</i> (Jennings, 1903)	x	-	-	-	175	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>T. ruttneri</i> Donner, 1953	-	-	x	-	85,5	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>T. similis</i> (Wierzejski, 1893)	x	-	x	x	300	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>T. tenuidens</i> (Hauer, 1931)	-	x	-	-	178	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Beuchampiellaeadactylota</i> (Gosse, 1886)	x	x	x	-	760	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Dipleuchlanispropatula</i> (Gosse, 1886)	x	x	x	x	508	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Euchlanisdilatata</i> Ehrenberg, 1832	x	x	x	x	187,8	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>E. incisa</i> Carlin, 1939	x	-	-	x	229,3	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Mytilinamacrocerca</i> (Jennings, 1894)	-	-	-	x	320	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>M. mucronata</i> (Müller, 1773)	-	-	x	-	212,5	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>M. ventralis</i> (Ehrenberg, 1830)	x	x	x	x	175	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>T. mucronata</i> (Gosse, 1886)	-	-	-	x	181,5	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>T. ohlei</i> Koste, 1972	-	-	x	-	140	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>T. patina</i> (Hermann, 1783)	x	x	x	x	350	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Phompholyxtriloba</i> Pejler, 1957	-	-	x	-	83,5	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Filimialongiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	x	x	x	x	140,6	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>F.opoliensis</i> Zacharias, 1891	x	x	x	x	220,2	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto

<i>F. saltator</i> (Gosse, 1886)	-	-	-	x	149	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>F. terminalis</i> (Plate, 1886)	x	x	x	x	138,3	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Ploesomatruncatum</i> (Levander, 1894)	x	x	x	-	131,5	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Polyarthradolichoptera</i> Idelson, 1925	x	x	-	x	96,5	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>P. vulgaris</i> (Carlin, 1943)	x	x	x	x	115,3	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Synchaetapectinata</i> Ehrenberg 1832	x	x	x	x	86	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>S. oblonga</i> Ehrenberg, 1831	x	-	x	x	110,4	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Floscularia</i> .sp.	-	-	-	x	112,5	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Cephalodellagibba</i> (Ehrenberg, 1830)	x	x	x	x	114	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Monommataardnti</i> Remane, 1933	-	-	x	-	210	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Notommatacopeus</i> Ehrenger, 1834	x	x	-	x	544,5	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>N. pachyura</i> (Gosse, 1886)	-	x	x	x	482	Litoral	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Lepadellaovalis</i> (Müller, 1786)	x	-	x	x	150	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>L. (L.) patella</i> (Müller, 1773)	-	x	x	-	145	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Conochiluscoenobasis</i> (Skorikov, 1914)	x	-	x	x	112,5	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>C. natans</i> (Seligo, 1900)	-	-	-	x	75	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>C. unicornis</i> Rousselet, 1892	x	-	x	-	175	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Ascomorphaecaudis</i> Perty, 1850	x	-	x	x	170	Limnético	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>A. ovalis</i> (Bergendal, 1892)	-	-	-	x	176,5	Limnético	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>A. saltans</i> Bartsch, 1870	x	-	x	x	165	Limnético	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Gastropushyptopus</i> (Ehrenberg, 1938)	-	x	x	x	96,9	Limnético	Sugador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Proalessp.</i>	x	-	-	-	120	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Dicranophoroidescaudatus</i> (Ehrenberg, 1834)	x	x	-	-	310	Litoral	Predador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>D. claviger</i> (Hauer, 1965)	-	-	-	x	187	Litoral	Predador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Dicranophorusforcipatus</i> (Müller, 1786)	-	-	-	x	296	Litoral	Predador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Macrochaetuscollinsii</i> (Gosse, 1867)	-	x	x	-	250	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>M. longipes</i> Myers, 1934	-	-	x	-	87	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>M. sericus</i> (Thorpe, 1893)	-	-	-	x	112	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Trichotriatetractis</i> Ehrenberg, 1830	-	x	x	x	295	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Collothecasp.</i>	-	-	x	x	380	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Hexarthra intermedia</i> (Wiszniewski, 1929)	x	-	x	x	234	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>H. mira</i> (Hudson, 1871)	x	-	x	x	151,9	Limnético	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Asplanchnasieboldii</i> (Leydig, 1854)	x	x	x	x	1500	Limnético	Predador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Epiphanesclavulata</i> (Ehrenberg, 1832)	x	x	x	x	125	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>E. macrourus</i> Barrois and Daday, 1894	x	x	x	x	187,5	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Epiphanesp.</i>	x	-	-	-	156,3	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Scaridiumsp.</i>	x	-	-	-	400	Litoral	Predador-R	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Ituraderidderae</i> Segers, 1993	-	-	-	x	305	Limnético	Predador-R	Baixa	Assexuada	Curto
Bdelloidea	x	x	x	x	625	Litoral	Filtrador-R	Baixa	Assexuada	Curto
Cladocera										
<i>Moina micrura</i> Kurz, 1874	x	x	-	x	440	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>M. minuta</i> Hansen, 1899	x	x	x	x	612	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>M. reticulata</i> (Daday, 1905)	x	x	-	x	750	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>M. rostrata</i> McNair, 1980	x	x	-	-	760	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>Bosminafrey</i> De Melo & Hebert, 1994	x	-	x	-	300	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>B. hagmanni</i> Stingelin, 1904	x	x	x	x	301,18	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto

<i>B. tubicen</i> Brehm, 1939	x	x	x	x	294,54	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>Bosminopsisbrandorffi</i> Rey& Vásquez, 1989	-	x	-	-	230	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>B. deitersi</i> Richard, 1895	x	x	x	x	227,13	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>Ceriodaphniacornuta</i> Sars, 1886	x	x	x	x	289,11	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>C. reticulata</i> (Jurine, 1820)	-	x	-	-	1000	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>C. richardi</i> Sars, 1901	-	x	-	-	647	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>C. silvestrii</i> Daday, 1902	-	x	-	-	450	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>Daphniagessneri</i> (Herbst, 1967)	x	x	x	x	812,5	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>Simocephaluslatirostris</i> Stingelin, 1906	-	x	-	-	1600	Litoral	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>Diaphanosomabirgei</i> Korineck, 1981	x	x	x	x	506,42	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>D. brevireme</i> Sars, 1901	-	x	x	x	612,5	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>D. fluviatile</i> Hansen, 1899	x	x	x	-	538,28	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>D. spinulosum</i> Herbst, 1967	x	x	x	x	550,31	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>D. polyspina</i> Korovchink, 1982	-	x	-	-	630	Limnético	Filtrador-Clad	Média	Assexuada	Curto
<i>Acroperustupinamba</i> Sinev&Elmoor-Loureiro, 2010	-	x	x	x	350	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Alonellaclathratula</i> Sars, 1896	-	x	-	-	450	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>A. dadayi</i> Birge, 1910	x	x	x	x	213,95	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Alonacfguttata</i> Sars, 1862	-	x	x	-	250	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>A. intermedia</i> Sars, 1862	-	x	x	-	425	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>A. ossiani</i> Sinev, 1998	-	-	x	-	800	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Anthalonaverrucosa</i> Sars, 1901	x	-	x	-	300	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Magnospinadentifera</i> (Sars, 1901)	-	-	x	-	480	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Coronatellamonocantha</i> (Sars, 1901)	x	-	x	x	264	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>C. poppei</i> (Richard, 1897)	x	x	x	x	393,5	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Bergaminalineolata</i> (Sars, 1901)	-	-	x	-	310	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Camptocercusaustralis</i> Sars, 1896	-	-	x	-	680	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Chydoruseurynotus</i> Sars, 1901	x	x	x	x	241,67	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>C. parvireticulatus</i> Frey, 1897	-	x	x	x	300	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>C. pubescens</i> Sars, 1901	x	x	-	x	287,5	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Dunhevediaodontoplax</i> Sars, 1901	-	x	x	x	460	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Ephemeroporusbarroisi</i> (Richard, 1894)	-	-	x	-	270	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>E hybridus</i> (Daday, 1905)	-	-	x	-	260	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>E. tridentatus</i> (Bergamin, 1931)	-	-	x	-	310	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Euryalona brasiliensis</i> Brehm&Thomsen, 1936	-	x	x	x	362,5	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>E. orientalis</i> (Daday, 1898)	x	x	-	-	450	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Karualonamuelleri</i> (Richard, 1897)	x	x	-	-	462	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Kurziapolyspina</i> Hudec, 2000	-	x	x	-	600	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>K. longirostris</i> Daday, 1898	-	x	-	-	420	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Leydigiaipojucae</i> Brehm, 1938	-	-	x	-	700	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Leygidiopsisbrevirostris</i> Brehm, 1938	-	x	-	-	770	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Nicsmirmoviuspaggii</i> Sousa &Elmoor-Loureiro, 2017	-	x	-	x	325	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>N. incredibilis</i> (Smirnov, 1984)	-	x	-	-	440	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Notoalona sculpta</i> (Sars, 1901)	-	x	x	x	430	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrich, 1882	x	x	x	x	265,97	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Guemellaraphaelis</i> Richard, 1892	-	x	-	-	415	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>Grimaldinabrazzai</i> Richard, 1892	-	x	x	-	775	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto

<i>Macrothryx elegans</i> (Sars, 1901)	x	-	x	x	300	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>M. laticornis</i> (Jurine, 1820)	-	-	x	-	375	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>M. mira</i> Smirnov, 1982	-	x	-	-	490	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>M. superaculeata</i> (Smirnov, 1982)	x	x	-	-	350	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
<i>M. squamosa</i> Sars, 1901	x	-	x	x	400	Litoral	Raspador-Clad	Baixa	Assexuada	Curto
Copepoda										
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine, 1820)	-	x	-	-	1285	Litoral	Raptorial-Cop	Alta	Sexuada	Longo
<i>Mesocyclops longisetus</i> (Trhiébaud, 1914)	x	-	-	-	1517	Litoral	Raptorial-Cop	Alta	Sexuada	Longo
<i>M. meridianus</i> (Kiefer, 1926)	x	x	x	x	767,41	Limnético	Raptorial-Cop	Alta	Sexuada	Longo
<i>Metacyclops laticornis</i> (Lowndes, 1934)	-	x	-	-	772	Litoral	Raptorial-Cop	Alta	Sexuada	Longo
<i>Microcyclops salius</i> (Kiefer, 1935)	-	x	-	x	575	Litoral	Raptorial-Cop	Alta	Sexuada	Longo
<i>M. anceps</i> (Richard, 1887)	x	x	x	-	750	Litoral	Raptorial-Cop	Alta	Sexuada	Longo
Paracyclops sp.	-	-	x	-	819,5	Litoral	Raptorial-Cop	Alta	Sexuada	Longo
<i>Thermocyclops decipiens</i> (Kiefer, 1929)	x	x	x	x	691,1	Limnético	Raptorial-Cop	Alta	Sexuada	Longo
<i>T. minutus</i> (Lowndes, 1934)	x	x	x	x	523,13	Limnético	Raptorial-Cop	Alta	Sexuada	Longo
<i>Dactyloidiaptomus pearsei</i> (Wright, 1927)	x	x	-	-	1400	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>Dasyloidiaptomus coronatus</i> (Sars, 1901)	x	-	-	-	975	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>Diaptomus ohlei</i> Brandorff, 1978	x	x	-	-	952	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>Notodiaptomus amazonicus</i> (Wright, 1935)	x	x	-	-	1461	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>N. anisitsi</i> (Daday, 1905)	-	-	x	-	1144	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>N. cearensis</i> (Wright, 1936)	-	-	-	x	1100	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>N. coniferoides</i> (Wright, 1927)	-	-	-	x	1050	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>N. deitersi</i> (Poppe, 1891)	-	-	-	x	1240	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>N. henseni</i> (Dahl, 1894)	-	-	x	x	1208,07	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>N. iheringi</i> (Wright, 1935)	-	-	-	x	922	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>N. isabelae</i> (Wright, 1936)	-	-	x	x	1058,5	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>N. simillimus</i> Cicchino et al., 2001	x	x	-	-	1271	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>Rhacodiaptomus calatus</i> Brandorff, 1973	x	-	-	-	1017	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>R. retroflexus</i> Brandorff, 1973	x	x	-	-	1017	Limnético	Filtrador-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>Oithona amazonica</i> Burckhardt, 1913	x	x	-	-	550	Limnético	Raptorial-Cop	Máxima	Sexuada	Longo
<i>O. gessneri</i> Kiefer, 1954	x	x	-	-	508	Limnético	Raptorial-Cop	Máxima	Sexuada	Longo

APÊNDICE D - Variáveis selecionadas através do critério de seleção direta com duas regras de parada (“two stopping rules”) para compor as quatro variáveis preditoras da db-RDA. Significância de $p < 0,05$.

Período	Variáveis limnológicas				Disponibilidade de alimento				Predação por peixes				Espaço				
	Ama		Par		Ama		Par		Ama		Par		Ama		Par		
	Func.	Taxo.	Func.	Taxo.	Func.	Taxo.	Func.	Taxo.	Func.	Taxo.	Func.	Taxo.	Func.	Taxo.	Func.	Taxo.	
Seca	β -Total	Cond., NH ₄ , pH	Cond., pH	Turb., NH ₄	Turb., OD	Abund.	Abund.	Eixo 1	Eixo 1	Eixo 1	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 2	PCNM1	PCNM1	PCNM2	PCNM2
	β -Replac.	Cond.	pH	Turb.	Turb., OD, pH	Eixo 2	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 1	Eixo 1	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 2	PCNM1	PCNM1	PCNM2	PCNM2, PCNM1
	β -Richness	OD	OD	Turb.	Prof.	Abund.	Abund.	Eixo 1	Riqueza	Abund.	Abund.	Eixo 1	Riqueza	PCNM2	PCNM2	PCNM2	PCNM2
Chuva	β -Total	PO ₄	PO ₄ , NO ₃	OD, Prof.	OD, Temp.	Abund.	Eixo 2	Riqueza, Eixo 1	Riqueza, Eixo 1	Eixo 2	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 1	PCNM1	PCNM1	PCNM2	PCNM2
	β -Replac.	PO ₄ , NO ₃	NO ₃ , OD	OD, pH	OD, Temp.	Abund.	Eixo 2	Riqueza, Eixo 1	Riqueza, Eixo 1	Eixo 1, Eixo 2	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 1	PCNM1	PCNM11	PCNM2	PCNM2
	β -Richness	Temp.	Temp.	Prof.	Prof.	Eixo 2	Eixo 2	Eixo 2	Eixo 2	Eixo 2	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 1	PCNM10	PCNM1	PCNM2	PCNM11