

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

LOUIZI DE SOUZA MAGALHÃES BRAGHIN

**Estruturação funcional do zooplâncton no espaço e no tempo em uma
planície de inundação Neotropical**

Maringá
2019

LOUIZI DE SOUZA MAGALHÃES BRAGHIN

Estruturação funcional do zooplâncton no espaço e no tempo em uma planície de inundação Neotropical

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: Dr.^a Claudia Costa Bonecker

Maringá
2019

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

B813e

Braghin, Louizi de Souza Magalhães, 1990-
Estruturação funcional do zooplâncton no espaço e no tempo em uma planície de
inundação Neotropical / Louizi de Souza Magalhães Braghin. -- Maringá, 2019.
83 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade
Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2019.

Orientadora: Dr.^a Cláudia Costa Bonecker.

1. Comunidades, Ecologia de - Diversidade funcional - Planície de inundação - Alto
rio Paraná. 2. Ecologia funcional - Escala espaço-temporal - Planície de inundação - Alto
rio Paraná. 3. Zooplâncton de água doce - Diversidade funcional - Planície de inundação
- Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia.
Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -577.8209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

LOUIZI DE SOUZA MAGALHÃES BRAGHIN

Estruturação funcional do zooplâncton no espaço e no tempo em uma planície de inundação Neotropical

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

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

Dr. Jean Carlo Gonçalves Ortega
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Dr. Reinaldo Luiz Bozelli
Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)

Dr.^a Anielly Galego de Oliveira
Universidade Estadual de Maringá (PEA/UEM)

Dr.^a Natália Carneiro Lacerda dos Santos
Universidade Estadual de Maringá (PEA/UEM)

Aprovada em: 02 de fevereiro de 2019.

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

Dedico este trabalho a minha avó Cida.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro nos estudos que realizei.

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 por todo o suporte pessoal e logístico durante o doutorado e pelos dados utilizados nessa tese.

Agradeço a todos os professores do PEA e outros PPGs que contribuíram para a minha formação acadêmica.

Agradeço aos doutores Juliana Deo Dias e Nadson Ressayé Simões por gentilmente terem me recebido durante estágios de curta duração e que auxiliaram efetivamente para a realização dessa tese.

Agradeço imensamente a Bete, Jocemara, Salete e João por todo o suporte. Aos meninos de campo, Tião, Tato e Alfredo.

Agradeço aos participantes da banca, por prontamente aceitarem participar desse processo da minha formação.

#####

Reservo este espaço para agradecer informalmente pessoas que foram muito importantes para a minha vida pessoal e profissional durante o doutorado:

Gratidão ao universo por todas as pessoas que estão ou passaram pelo meu caminho, que me auxiliaram de alguma forma a chegar até aqui. Gratidão por todos os obstáculos e conquistas que contribuíram para minha evolução profissional e pessoal!

À minha família, meu alicerce e fortaleza, por todo apoio incondicional durante toda essa etapa. Mãe, não há palavras que descrevam a mulher maravilhosa que você é. Obrigada por segurar a minha mão sempre! Mu, se juntos somos fortes, imagina juntos! Ao meu pai (*in memoriam*) que tenho certeza que assim como eu, está muito feliz com essa conquista!

Aos meus mestres por todo ensinamento, paciência e conhecimento transmitidos sempre com muita sabedoria. Em especial, gostaria de agradecer a grande responsável pela minha vida científica, a minha orientadora Dr.^a Claudia Costa Bonecker. Claudinha, obrigada por toda paciência e por todo apoio durante toda minha vida acadêmica. Obrigada por acreditar em mim e sempre me incentivar. Essa vitória também é sua!

Ao laboratório de zooplâncton. Pessoas queridas, eu tenho tanto orgulho do nosso time! Eu cheguei nessa casa ainda um “bebê” e foram longos 10 anos de convivência. Se posso afirmar uma coisa, é que em todos esses anos, foi uma honra dividir o laboratório com todos que passaram e com todos que ainda estão aqui. Obrigada pelas conversas diárias, abraços, conselhos, cafezinhos e por todo bom humor. Gratidão, família! Ao prof. Fábio, por todos os ensinamentos e discussões sobre o zooplâncton.

A família Nupeliana. Que sorte a minha ter o convívio diário com pessoas tão maravilhosas! Todos os abraços recebidos ao longo desses anos! Muitas vezes foram a força necessária para continuar! Obrigada em especial ao laboratório de fitoplâncton e macrófitas, por todos os cafezinhos e conversas compartilhadas, vocês são sensacionais!

Aos meus amigos do PEA, foram longos e lindos anos de convívio, discussões de ideias e de muita parceria. Obrigada, meus queridos! Não vou citar nomes, pois corro o risco de esquecer alguns, afinal, final de tese a gente sempre está com a cabeça doidinha!

Ao Nadson, Carol, D. Nete e Davi pelo apoio e acolhida e por serem sempre muito gentis durante o tempo que passei na UFSB. Obrigada pessoal, tornaram meus dias na Bahia muito mais felizes.

A Ju que me recebeu com muito carinho na UFRN e na sua casa em Natal. Obrigada por todo apoio e por sempre abraçar minhas ideias malucas!

Agradeço as amigas de longe que sempre me apoiaram, entendem e entenderam a minha ausência (Monicke, Jacqueline, Natália, Ana Paula e Sayuri). Eu amo vocês!

Agradeço aos amigos de perto. Obrigada por todo amor e carinho. Quem me conhece sabe que eu amo abraços, e os de vocês sempre foram os mais fortalecedores e reconfortantes durante esses anos. Obrigada pelos inúmeros almoços, tardes de cafés no domingo, cinema, churrascos entre tantas outras coisas! Obrigada por sempre estarem ao meu lado, me apoiando e incentivando. Vocês foram minha família aqui e eu sou imensamente grata ao universo por ter proporcionado o nosso encontro! Em especial, aos “tretas e agregados” mais amores desse Brasil, por todos nossos encontros e pela nossa caminhada desde a graduação. Mara, Robertson e família por todos os maravilhosos cafés da tarde. Bia e Luana, obrigada por serem tão amigas, tão mães, tão irmãs, tão colo! Tati e Leide, minhas coisinhas mais amadas, muito obrigada! Gabi, Maju, Diogo, Thaís e Nat, obrigada meus queridos! Obrigada aos amigos do fito, perifiton, macrófitas, peixes, Cíntia, Rosi...são muitos nomes, ainda bem!

Peço desculpas se esqueci de citar alguém, mas agradeço imensamente a todos que de alguma maneira, de longe ou de perto, contribuíram a realização dessa tese!

Um dia de chuva é tão belo
como um dia de sol. Ambos
existem; cada um como é.

(FERNANDO PESSOA)

Estruturação funcional do zooplâncton no espaço e no tempo em uma planície de inundação neotropical

RESUMO

Ecossistemas aquáticos promovem diversos serviços para a sociedade que estão diretamente relacionados as funções desempenhadas pelas espécies nesses ambientes. Variações espaciais e temporais na estrutura das comunidades podem ocorrer naturalmente pelo efeito da heterogeneidade ambiental e distúrbios, ou como consequência de alterações antrópicas. Dentre as comunidades aquáticas, o zooplâncton funciona como elo entre os produtores primários e os demais níveis tróficos, contribuindo com a produtividade e ciclagem de nutrientes do ecossistema. Em escala espacial, investigamos o padrão de distribuição dos atributos funcionais das espécies, do padrão de distribuição das espécies redundantes funcionalmente (atributos funcionais semelhantes) e das espécies funcionalmente raras (combinação de atributos funcionais distintos) entre sub-bacias (escala de paisagem) e entre ambientes com diferentes tipos de configurações espaciais (tipos de ambientes). Avaliou-se a distribuição dos atributos funcionais das espécies e os índices de redundância e raridade funcional em 36 ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná nos anos de 2000, 2001, 2010 e 2011, por meio de uma medida da proporção de indivíduos calculada para cada atributo categórico e da combinação desses atributos. Em geral, a heterogeneidade entre os tipos de ambientes foi mais importante na estruturação funcional do zooplâncton do que as diferenças das condições ambientais entre as sub-bacias. Em contrapartida, essas diferenças foram importantes na distribuição das espécies funcionalmente raras. O que implica que a configuração ambiental heterogênea entre os tipos de ambientes é importante para a estruturação funcional da comunidade como um todo. A manutenção das características pristinas das sub-bacias não barradas pode contribuir para a preservação de espécies funcionalmente raras. Avaliou-se as tendências temporais na riqueza funcional (FRic), equitabilidade funcional (FEve) e divergência funcional (FDiv) zooplanctônica em 12 ambientes, ao longo de 16 anos de estudo (2000-2016), e suas relações com preditores ambientais (clorofila-a, profundidade da água e turbidez). As tendências temporais e relação com preditores foram testadas por meio de Modelos Aditivos Generalizados (GAM). A FRic e a FEve flutuaram ciclicamente e de maneira oposta a cada cinco anos de estudo, com os maiores valores de FRic ocorrendo simultaneamente aos menores valores de FEve. A FDiv apresentou tendências semelhantes a FRic, contudo, entre 2005 e 2010 apenas decresceu. Todos os índices de diversidade funcional foram melhor explicados pela variação temporal, pela profundidade e pela concentração de clorofila-a. Contudo, a influência de cada variável preditora foi diferente para cada componente da diversidade. Essas variações corresponderam a picos de cheia e períodos de seca prolongada. A manutenção de períodos regulares de cheia e seca podem contribuir para a conservação da diversidade funcional da planície e, conseqüentemente, com a resiliência desse ecossistema. Portanto, a preservação da configuração espacial e temporal da planície é importante para sustentar o estado original funcional desse ecossistema.

Palavras-chave: Diversidade funcional. Atributos funcionais. Escala espacial. Escala temporal. Planície de inundação Neotropical.

Functional structuring of zooplankton in space and time in a Neotropical floodplain

ABSTRACT

Freshwater ecosystems provide many services to society directly related to species functions. Spatial and temporal variations on community structure may occur naturally due to environmental heterogeneity and seasonal disturbances or as consequence of anthropic changes. In freshwater systems, zooplankton is a link between primary producers and others trophic levels, contributing to ecosystem productivity and nutrients cycling. At spatial scale, we investigated the distribution pattern of species functional traits, distribution pattern of functionally redundant species (similar functional traits) and functionally rare species (distinct functional traits) among watersheds (landscape scale) and among habitats with different spatial configuration (habitat type scale). We evaluated functional species traits distribution, rarity and redundancy indexes in 36 habitats in the Upper Paraná River floodplain in 2000, 2001, 2010 and 2011, using a measure of individuals proportion estimated for each categorical trait and combination of these traits. In general, heterogeneity among habitat types was more important to structure functional zooplankton than differences on environmental conditions among watersheds. However, differences at watershed scale were important on functionally rare species distribution. Our findings suggest that heterogeneous environmental configuration among habitat types is important to structure all community, but keeping the pristine features of watersheds free of dams may contribute to conservation of functionally rare species. We also investigated temporal tendencies on zooplankton temporal richness (FRic), functional equitability (FEve) and functional divergence (FDiv) in 12 habitats along 16 monitoring years (2000-2016), and their relationships to environmental predictors (chlorophyll-a, depth and turbidity). We tested temporal tendencies and the relationships to predictors using Generalized Additive Models (GAM). FRic and FEve fluctuated cyclically and opposite to each other every five years of study, with the highest FRic values occurring simultaneously with the lowest FEve values. FDiv presented trends similar to Fric, but FDiv only declined between 2005 and 2010. All functional diversity indexes were better explained by temporal variation, depth and chlorophyll-a concentration. However, the influence of each predictor was different for each component of diversity. These variations corresponded to extreme floods and prolonged drought periods. This implies that the maintenance of regular periods of flood and drought can contribute to the conservation of the functional diversity in the floodplain and, consequently, to the resilience of this ecosystem. So, preserve the floodplain spatial and temporal configuration is important to sustain the original functional state of this ecosystem.

Keywords: Functional diversity. Traits. Spatial scale. Temporal Scale. Neotropical Floodplain.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das revistas científicas *Limnology and Oceanography e Freshwater Biology*.

Disponíveis em:

<https://aslopubs.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/19395590/about/author-guidelines>
<[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1600-0633/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1600-0633/homepage/ForAuthors.html)>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	13
	REFERÊNCIAS	16
2	HETEROGENEIDADE ENTRE AMBIENTES DIRECIONA A DISTRIBUIÇÃO DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS, RARIDADE E REDUNDÂNCIA FUNCIONAL DO ZOOPLÂNCTON	19
2.1	INTRODUÇÃO	20
2.2	MATERIAL E MÉTODOS	22
2.2.1	Área de estudo	22
2.2.2	Amostragens em campo e análise laboratorial	23
2.2.3	Abordagem funcional	24
2.2.4	Análise de dados	25
2.3	RESULTADOS	26
2.4	DISCUSSÃO	29
	REFERÊNCIAS	35
3	FLUTUAÇÕES TEMPORAIS DA DIVERSIDADE FUNCIONAL ZOOPLANCTÔNICA E SUAS RELAÇÕES COM PREDITORES AMBIENTAIS EM UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL	41
3.1	INTRODUÇÃO	42
3.2	MATERIAL E MÉTODOS	44
3.2.1	Área de estudo	44
3.2.2	Amostragens em campo	45
3.2.3	Caracterização dos preditores ambientais e nível hidrológico do rio Paraná	46
3.2.4	Caracterização funcional das espécies	48
3.2.5	Análise de dados	49
3.2.5.1	Obtenção dos componentes funcionais	49
3.2.5.2	Análise das tendências temporais e relação com preditores ambientais	50
3.3	RESULTADOS	51
3.4	DISCUSSÃO	54
	REFERÊNCIAS	60
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	66
	APÊNDICE A - Lista de espécies e seus atributos funcionais	70
	APÊNDICE B - Tabela 2. Valores de significância	82
	APÊNDICE C - Artigos publicados durante o doutorado	83

1 INTRODUÇÃO GERAL

A crescente ameaça à biodiversidade tem incentivado a busca pela compreensão da relação entre a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas (GROSS; LIANCOURT; BERDUGO, 2017). Medidas recentes que consideram as diferenças funcionais das espécies presentes em uma comunidade (diversidade funcional) parecem ser mais sensíveis para estabelecer essa relação biodiversidade-funcionamento e para detectar respostas das comunidades às mudanças ambientais do que as tradicionais medidas de diversidade (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009; LAURETO; CIANCIARUSO; MENEZES, 2015; BRAGHIN et al., 2018; OLIVEIRA et al., 2018). Apesar do aumento nos últimos anos do número de estudos com abordagem funcional, ainda são minoria entre os estudos ecológicos, principalmente para zooplâncton.

A diversidade funcional pode ser descrita em diferentes escalas (espacial e temporal) de acordo com a distribuição dos atributos funcionais das espécies, e o espaço funcional ocupado por elas em cada comunidade pode diferir em ambas escalas (VIOLE et al., 2007; MOUCHET et al., 2010). Cada métrica que determina a diversidade funcional (riqueza funcional, equitabilidade funcional, divergência funcional, redundância e raridade funcional) pode apresentar respostas distintas aos filtros ambientais naturais e alterações antrópicas (VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2010). Essa resposta reflete diretamente nos processos ecossistêmicos (por exemplo, produtividade primária, ciclagem de nutrientes e decomposição), visto que as funções desempenhadas pelas espécies estão diretamente relacionadas a esses processos. Interpretar a estrutura funcional das comunidades é um fator chave para a manutenção de funções importantes dos ecossistemas (LAURETO; CIANCIARUSO; MENEZES, 2015).

Os ecossistemas aquáticos são extremamente ricos em biodiversidade e fornecem serviços ecossistêmicos altamente valorativos (JUNK et al., 2013), o que justifica o interesse por essa abordagem. Nas últimas décadas, os impactos antrópicos sobre esses ambientes têm aumentado (WINEMILLER et al., 2016), e para as planícies de inundação, o principal deles é a construção de barragens que interferem na hidrodinâmica do sistema, regida pelos pulsos de cheia, seca e na conectividade entre os ambientes (JUNK; PIEDADE; LOURIVAL, 1989; AGOSTINHO; THOMAZ; GOMES, 2004; DUDGEON et al., 2006). A alta diversidade de espécies observadas nesses ambientes é resultante da alta diversidade estrutural desse ecossistema de planície (heterogeneidade) (WARD; TOCKNER, 2001). A diversidade estrutural é resultante da diferença dentro dos ambientes (por exemplo, região pelágica e região litorânea com e sem macrófitas), entre ambientes com diferentes tipos de configurações

espaciais e hidrológicas, como rios, canais secundários e lagoas (escala espacial entre tipos de ambientes), entre sub-bacias (escala espacial de paisagem) e da dinâmica temporal (JUNK; PIEDADE; LOURIVAL, 1989; WARD; STANFORD, 1995; WARD; TOCKNER, 2001). As barragens podem alterar essa configuração espacial e causar uma homogeneização física e biótica, levando a perda de serviços ecossistêmicos essenciais (PETSCH, 2016; WINEMILLER et al., 2016; OLIVEIRA et al., 2018).

De acordo com a hipótese heterogeneidade-diversidade, ambientes heterogêneos proporcionam maior diversidade de nichos do que os homogêneos, refletindo na estrutura taxonômica (i. e. riqueza e abundância) e funcional das comunidades (i. e. um aumento da diversidade funcional) (MACARTHUR; MACARTHUR, 1961; STARK et al., 2017; ORTEGA; THOMAZ; BINI, 2018). Em planícies de inundação, a heterogeneidade ambiental entre os ambientes (JUNK; PIEDADE; LOURIVAL, 1989) pode influenciar na ocorrência de espécies com diferentes atributos funcionais, que contribuem em diferentes intensidades com funções ecossistêmicas, como produtividade secundária, respiração e excreção do ecossistema, transferência de energia e ciclagem de nutrientes. Os atributos funcionais é que irão determinar a afinidade da espécie em um gradiente de habitats (STARK et al., 2017). Espécies com combinações de atributos funcionais semelhantes (redundância funcional) geralmente são as mais frequentes em uma comunidade e tendem a responder similarmente às flutuações naturais e alterações ambientais (MORI; FURUKAWA; SASAKI, 2013). De acordo com a hipótese da razão de massa (GRIME, 1998) essas espécies mais frequentes são responsáveis pela manutenção das funções imediatas do ecossistema. Por outro lado, as espécies com combinações de atributos funcionais diferentes (raridade funcional), por sua vez, tendem a responder de maneira divergente aos distúrbios ambientais (VIOLLE et al., 2017), contribuindo complementarmente nos processos de produtividade secundária e ciclagem de nutrientes e da manutenção da resiliência do ecossistema a longo prazo (efeito portfólio – SCHINDLER, 2015).

Além da variação espacial, a estrutura funcional das comunidades pode variar ao longo do tempo de forma natural ou resultante das alterações antrópicas. Estudos de longo prazo podem fornecer informações de tendências ou variabilidade das comunidades que não são detectados em estudos espaciais ou de curta duração (CRAWLEY, 2007; HAMPTON et al., 2018). Compreender como as comunidades variam ao longo do tempo pode fornecer subsídios para direcionar políticas de mitigação da perda de espécies e a relação com funções ecossistemas e serviços ecossistêmicos, uma vez que, os serviços ecossistêmicos providos por

um ecossistema estão intimamente relacionados com a função que as espécies exercem nesses ambientes (DORNELLAS et al., 2013).

A comunidade zooplanctônica é das mais abundantes em planícies de inundação (LANSAC-TÔHA et al., 2009; CHAPARRO et al., 2011; BOZELLI et al., 2015) e exerce um importante papel funcional nesses ambientes, como na produtividade do ecossistema e na ciclagem de nutrientes (LITCHMAN et al., 2013; DIAS et al., 2014). Ela é o elo entre os produtores primários e os demais níveis tróficos (ALLAN, 1976), contribuindo com a dinâmica trófica desse ecossistema. As espécies possuem diferentes características morfológicas, anatômicas e fisiológicas (tamanho do corpo, tipo de alimentação, habitat de vida, tempo de vida, tipos de reprodução e capacidade de escape de predador) que irão influenciar a função que elas desempenham no ecossistema. A ocorrência das espécies é influenciada pelos filtros ambientais (COTTENIE et al., 2003; SIMÕES et al., 2013), como, disponibilidade de alimento, fluxo de água e turbidez. Compreender como comunidades estão funcionalmente estruturadas nos ambientes aquáticos, espacial e temporalmente, pode aumentar a nossa capacidade de prever como os distúrbios e eventos naturais afetam as comunidades (BARNETT; FINLAY; BEISNER, 2007). Os processos ecossistêmicos ocorrem mais rapidamente nos ambientes aquáticos do que nos terrestres, devido a rápida renovação das comunidades (HAMPTON et al., 2018). Além disso, os consumidores aquáticos exercem uma maior influência na redução da biomassa dos produtores primários quando comparados ao ambiente terrestres (O'CONNOR et al., 2017).

Diante disso, essa tese avaliou a estrutura funcional zooplanctônica em escala espacial (tipos de ambientes e sub-bacias) e escala temporal (16 anos de estudo) em dois estudos independentes com a comunidade zooplanctônica na planície de inundação do alto rio Paraná. O primeiro estudo avaliou, em escala espacial, como atributos funcionais das espécies, espécies redundantes funcionalmente (combinação de atributos funcionais semelhantes) e espécies funcionalmente raras (combinação de atributos funcionais distintos) distribuem-se entre sub-bacias (escala de paisagem) e ambientes com diferentes tipos de configurações espaciais (tipos de ambientes), em 36 ambientes, em três sub-bacias, durante quatro anos. O segundo estudo avaliou, em uma abordagem temporal, tendências temporais nos componentes da diversidade funcional (riqueza, equitabilidade e divergência funcional) do zooplâncton em 12 ambientes, ao longo de 16 anos (2000-2016) e suas relações com preditores ambientais (clorofila-a, profundidade da água e turbidez). Avaliar espacial e temporalmente as tendências funcionais do zooplâncton é um passo à frente nos estudos sobre a dinâmica biológica funcional em planícies de inundação, contribuindo para o conhecimento da ecologia funcional

e ecologia de comunidades. Até o momento, não encontramos outros estudos com essas abordagens, o que torna essa tese pioneira nesse sentido.

REFERÊNCIAS

- AGOSTINHO, A. A.; THOMAZ, S. M.; GOMES, L. C. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. **Ecohydrology and Hydrobiology**, v.4, p.255-268, 2004.
- ALLAN, J. D. Life history patterns in zooplankton. **The American Naturalist**, v.110, p.165–180, 1976.
- BARNETT, A. J.; FINLAY, K.; BEISNER, B. E. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: Towards a trait-based classification. **Freshwater Biology**, v.52, p.796-813, 2007.
- BOZELLI, R. L.; THOMAZ, S. M.; PADIAL, A. A.; et al. Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. **Hydrobiologia**, v.753, p.233-241, 2015.
- BRAGHIN, L. S. M.; ALMEIDA, B. A.; AMARAL, D. C.; et al. Effects of dams decrease zooplankton functional b-diversity in river-associated lakes. **Freshwater Biology**, v.6, p.1-10, 2018.
- CHAPARRO G.; MARINONE, M. C.; LOMBARDO, R.; et al. Zooplankton succession during extraordinary drought-flood cycles. A case study in a South American floodplain lake. **Limnologica**.v.41, p.371-381, 2011.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Phylogenetic and functional diversities: new approaches to community. **Biota Neotropica**, v.9, p.93-103, 2009.
- COTTENIE, K.; MICHELS, E.; NUYTTEN, N. et al. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. **Ecology**, v.84, p.991-1000, 2013.
- CRAWLEY, M. J. **The R book**. Chichester, West Sussex, United Kingdom: Wiley, 2007. 1076 p.
- DIAS, J. D.; BONECKER, C. C.; MIRACLE, M. R. The rotifer community and its functional role in lakes of a neotropical floodplain. **International Review of Hydrobiology**, v.99, p.72-83, 2014.
- DORNELAS, M.; MAGURRAN, A. E.; BUCKLAND, S. T.; et al. Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. **Proceedings of the Royal Society**. v.280, p.1-10, 2013.

- DUDGEON, D., ARTHINGTON, A. H., GESSNER, M. O.; et al. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**. v.81, p.163-182, 2006.
- GROSS, N.; LIANCOURT, P.; BERDUGO, M. Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. **Nature Ecology & Evolution**, v.1, p.1-9, 2017.
- HAMPTON, S. E.; SCHEUERELL, M. D.; CHURCH, M. J.; et al. Long-term perspectives in aquatic research. **Limnology and Oceanography**, v.0, p.1-9, 2018.
- JUNK, W. J.; BAYLEY, P. B.; SPARKS, R. E. The flood pulse concept in river-floodplain systems. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v.106, p.110–127, 1989.
- JUNK, W. J.; PIEDADE, M. T. F.; LOURIVAL, R. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v.24, p.5-22, 2013.
- LANSAC-TOHA, F. A.; BONECKER, C. C.; VELHO, L. F. M.; et al. Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Parana River floodplain: Interannual variation from long-term studies. **Brazilian Journal of Biology**, v.69, p.539–549, 2009.
- LAURETO, L. M. O.; CIANCIARUSO, M. V.; MENEZES, D. S. Functional diversity: an overview of its history and applicability. **Natureza & Conservação**, v.13, p.112-116, 2015.
- LITCHMAN, E; OHMAN, M. D.; KIØRBOE, T. Trait-based approaches to zooplankton communities. **Journal of Plankton Research**, v.35, p.473-484, 2013.
- MACARTHUR, R.; MACARTHUR, J. On bird species diversity. **Ecology**, v.42, p.594-598, 1961.
- MORI, A. S.; FURUKAWA, T.; SASAKI, T. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. **Biological Reviews**, v.88, p.349-364, 2013.
- MOUCHET, M. A.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v.24, p.867-876, 2010.
- O'CONNOR, M. I.; GONZALEZ, A.; BYRNES, J. E. K.; et al. A general biodiversity–function relationship is mediated by trophic level. **Oikos**, v.126, p.18–31, 2017.
- OLIVEIRA, A. G.; BAUMGARTNER, M. T.; GOMES, L. C.; et al. Long-term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. **Freshwater Biology**, v.63, p.293-305, 2018.

- ORTEGA, J. C.; THOMAZ, S. M.; BINI, L. M. Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. **Oecologia**, v.188, p.11-22, 2018.
- PETSCH, D. K. Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems. **International Review of Hydrobiology**, v.101, p.113-122, 2016.
- SCHINDLER, D. E.; ARMSTRONG, J. B.; REED, T. E. The portfolio concept in ecology and evolution. **Frontiers in Ecology and the Environment Journal**, v. 13, p. 257–263, 2015.
- SIMÕES, N. R.; DIAS, J. D.; LEAL, C. M. et al. Floods control the influence of environmental gradients on the diversity of zooplankton communities in a Neotropical floodplain. **Aquatic Sciences**, v.75, p.607-617, 2013.
- STARK, J.; LEHMAN, R.; CRAWFORD, L. et al. Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? A test in montane and alpine meadows. **Oikos**, v.126, p.1650-1659, 2017.
- VILLÉGER, S.; MASON, N.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v.89, p.2290-2301, 2010.
- VIOLLE, C.; NAVAS, M. L.; VILE, D.; et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v.116, p.882-892, 2007.
- VIOLLE, C.; THUILLER, W.; MOUQUET, N.; et al. Functional Rarity: The Ecology of Outliers. **Trends in Ecology and Evolution**, v.32, p.356–367, 2017.
- WARD, J. V.; STANFORD, J. A. The serial discontinuity concept: extending the model to floodplain river. **Regulated Rivers: Research & Management**, v.10, p.59-168, 1995.
- WARD, J.; TOCKNER, K. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. **Freshwater Biology**, v.46, p.807–820, 2001.
- WINEMILLER, K. O.; MCINTYRE, P. B.; CASTELLO, L.; et al. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. **Science**, v.351, p.128–129, 2016.
- YACHI, S.; LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.96, p.1463–1468, 1999.

2 HETEROGENEIDADE ENTRE AMBIENTES DIRECIONA A DISTRIBUIÇÃO DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS, RARIDADE E REDUNDÂNCIA FUNCIONAL DO ZOOPLÂNCTON

Resumo

Os atributos funcionais das espécies permitem sua distribuição nos diferentes ambientes, a partir de suas respostas frente a heterogeneidade físico-química e biológica do sistema. A heterogeneidade ambiental gerada pela diversidade estrutural de planícies de inundação, influenciam a estrutura funcional de zooplâncton. Testamos (i) como distribui-se os atributos funcionais das espécies em diferentes escalas espaciais; e (ii) como distribui-se atributos funcionalmente redundantes e aqueles raros em diferentes escalas espaciais. Foram amostrados 36 ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil) durante quatro anos. O cálculo da distribuição dos atributos funcionais ocorreu a partir de uma medida da proporção de indivíduos calculada para cada atributo categórico, e os índices de redundância funcional e raridade funcional foram calculados baseados na combinação desses atributos. Em geral, o tipo de ambiente foi mais importante na estruturação funcional do zooplâncton do que a heterogeneidade entre as sub-bacias. O que reforça que a heterogeneidade ambiental entre os tipos de ambientes é importante para a estruturação funcional da comunidade e, conseqüentemente, para a manutenção das funções ecossistêmicas, como ciclagem de nutrientes e produção secundária. Em contrapartida, a escala de paisagem foi importante na distribuição das espécies funcionalmente raras. Propõe-se que a manutenção das características mais pristinas, tal como em sub-bacias sem efeito de barramentos pode contribuir para a preservação de espécies funcionalmente raras. Essas espécies podem contribuir com funções complementares e garantir a resiliência e estabilidade do ecossistema contra as alterações ambientais. Portanto, os padrões encontrados na distribuição dos atributos funcionais das espécies, sugerem que a contribuição funcional das espécies nos processos ecossistêmicos depende da escala espacial abordada.

Palavras – chave: Estrutura funcional; hipótese do seguro; hipótese da razão de massa; efeito portfólio; heterogeneidade espacial, zooplâncton, planície de inundação; água doce.

2.1 INTRODUÇÃO

A estabilidade e resiliência do ecossistema podem ser explicadas pela resposta das espécies diante de alterações naturais ou antrópicas. De acordo com a hipótese da razão de massa (Grime 1998), as espécies mais frequentes em uma comunidade são responsáveis pela

manutenção imediata de funções ecossistêmicas. A perda dessas espécies pode acarretar em perda ou alteração nas funções ecossistêmicas (i. e. diminuição da produtividade secundária) e consequente alteração nos serviços ecossistêmicos essenciais (produção de alimento).

Os distúrbios ambientais podem produzir efeitos semelhantes (sincrônicos) ou divergentes (assíncronicos) nas espécies (Fischer et al. 2001), que por mecanismos compensatórios garantem a resiliência do ecossistema (Klug et al. 2000). As respostas assíncronas ocorrerão quando um distúrbio aumenta a taxa de crescimento de algumas espécies e diminui a taxa de crescimento de outras espécies, enquanto as síncronas, ocorrerão quando um distúrbio provoca um efeito redundante sobre as espécies, diminuindo ou aumentando a taxa de crescimentos das espécies de maneira semelhante. Nestas situações, para ocorrer manutenção de processos ecossistêmicos, as espécies com combinações de atributos funcionais semelhantes (redundância funcional) devem responder similarmente ao distúrbio e as espécies com combinação de atributos únicos ou menos comuns (raridade funcional) devem responder de forma distinta as alterações ambientais (Violle et al. 2017). Neste sentido, as funções complementares desempenhadas pelas espécies raras (Efeito portfólio - Schindler et al. (2015)) e as funções similares desempenhadas pelas espécies redundantes (Hipótese do seguro - Yachi et al. (1999)) devem garantir a estabilidade dos processos ecossistêmicos. Os estudos que avaliam a redundância e a raridade funcional das espécies e onde essas espécies predominam podem permitir uma maior percepção da capacidade de resiliência do ecossistema (Mori et al. 2013).

A influência da heterogeneidade ambiental sobre a estrutura das comunidades é amplamente abordada na ecologia para explicar a distribuição das espécies (Ortega et al. 2018). Ambientes heterogêneos proporcionam maior diversidade de nichos, refletindo na estrutura taxonômica (i. e. riqueza e abundância) e funcional (i. e. distribuição dos atributos funcionais) (MacArthur e MacArthur 1961; Stark et al. 2017). Ambientes mais heterogêneos podem comportar uma maior co-ocorrência de espécies com atributos funcionais distintos e com combinações distintas desses atributos do que ambientes homogêneos.

Ecossistemas como planície de inundação são ótimos modelos para estudar a relação entre heterogeneidade ambiental e atributos funcionais, pois são formados por ambientes com diferentes estruturas e funcionamentos (rios, canais secundários e lagoas), que se modificam funcionalmente no tempo e espaço (Junk et al. 1989; Ward e Tockner 2001). A diversidade estrutural desse ecossistema é formada principalmente pela diferença entre ambientes com distintos tipos de configurações espaciais (tipos de ambientes) e entre sub-bacias (escala de paisagem) que conferem uma heterogeneidade que influencia a diversidade das comunidades

(Ward e Tockner 2001). Essa heterogeneidade, por um efeito de filtro ambiental, pode influenciar na ocorrência de espécies com diferentes atributos funcionais, pois esses atributos é que irão determinar a afinidade da espécie em um gradiente de habitats (Stark et al. 2017).

Dentre as comunidades aquáticas em planícies de inundação, a zooplânctônica é altamente diversa (Lansac-Tôha et al. 2009; Chaparro et al. 2011; Bozelli et al. 2015). É constituída principalmente por rotíferos, cladóceros e copépodes e têm sua distribuição influenciada pelos filtros ambientais (Cottenie et al. 2003; Simões et al. 2013), como, disponibilidade de alimento, fluxo de água e turbidez. O zooplâncton funciona como o elo entre os produtores primários (fitoplâncton) e os demais níveis tróficos (Allan 1976), além de contribuir com a produtividade do ecossistema e ciclagem de nutrientes (Litchman et al. 2013; Dias et al. 2014). As espécies possuem diferentes características morfológicas, anatômicas e fisiológicas (tamanho do corpo, tipo de alimentação, habitat de vida, tempo de vida, capacidade de fuga de predador) (Allan 1976) que estão associadas ao papel que elas desempenham no ecossistema. Além disso, os consumidores aquáticos exercem uma maior influência na redução da biomassa dos produtores primários quando comparados à influência que os consumidores terrestres exercem nos produtores primários terrestres (O'Connor et al. 2017). Portanto, consumidores devem contribuir mais intensamente para processos como ciclagem de nutrientes e produtividade em ambientes aquáticos que os consumidores terrestres. Desse modo, compreender como as espécies estão funcionalmente estruturadas nos ambientes aquáticos pode aumentar a nossa capacidade de prever como os distúrbios e eventos naturais afetarão as comunidades (Barnett et al. 2007).

Avaliamos i) a distribuição espacial dos atributos funcionais das espécies em escala espacial de paisagem (sub-bacias) e entre ambientes com diferentes tipos de configuração espacial (escala espacial entre tipos de ambientes) e; ii) a distribuição das espécies com combinação de atributos funcionais mais semelhantes (redundantes) e mais distintos (raras) em ambas escalas espaciais. Predizemos que H1: a distribuição dos atributos funcionais é determinada pela heterogeneidade ambiental em escala de paisagem e em escala entre tipos de ambientes; H2: a distribuição de espécies redundantes funcionalmente não difere em escala de paisagem; e H3: o maior número de espécies raras funcionalmente está associado aos ambientes mais preservados em escala de paisagem e é determinado pela heterogeneidade dos ambientes em ambas escalas.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

A planície de inundação do alto rio Paraná (22°40' - 22°50' S; 53°10' - 53°24' W), em território brasileiro, abrange aproximadamente 802,150 km². Está localizada entre os reservatórios de Porto Primavera (SP) e Itaipu (PR) (Figura 1). Este ecossistema é caracterizado por possuir uma heterogeneidade de ambientes aquáticos com diferentes graus de conectividade entre eles (rios, canais secundários e lagoas) (Souza Filho 2009). A conectividade entre os ambientes da planície é mantida pelo pulso de inundação, embora esse seja menos intenso devido à barramentos a montante da planície (Junk et al. 1989; 2013; Ward e Stanford 1995).

O rio Paraná, principal rio desta planície, vem sofrendo um processo de oligotrofização em decorrência da retenção de nutrientes causada pela cadeia de reservatórios a montante (Roberto et al. 2009). Como consequência, o rio principal e os ambientes adjacentes têm características ambientais diferentes dos demais rios formadores dessa planície, como maior transparência da água e menor concentração de nutrientes (fósforo). Sua velocidade de fluxo é de 0,60 m/s após o represamento. Os rios Baía e Ivinhema são os principais tributários não represados da margem direita do rio Paraná, e apresentam alto teor de matéria orgânica, maior turbidez e maior concentração de nutrientes (Roberto et al. 2009). O rio Ivinhema tem velocidade de fluxo média de 0,85 m/s, enquanto o rio Baía tem fluxo de água variando bastante entre as épocas do ano (Rodrigues et al. 2009). Esses três rios juntos com os ambientes associados a eles formam a escala de paisagem da planície.

Os rios e canais (ambientes lóticos) são caracterizados por maior velocidade de fluxo e maior profundidade quando comparados as lagoas. As lagoas abertas têm conexão direta com os rios o que favorece um maior intercâmbio de fauna e renovação de nutrientes e recursos. As lagoas fechadas são conectadas aos rios esporadicamente na época das cheias. Em geral, têm menor velocidade de fluxo, menor renovação de nutrientes e recurso. Esses três tipos de ambientes formam a escala de tipo de ambiente da planície.

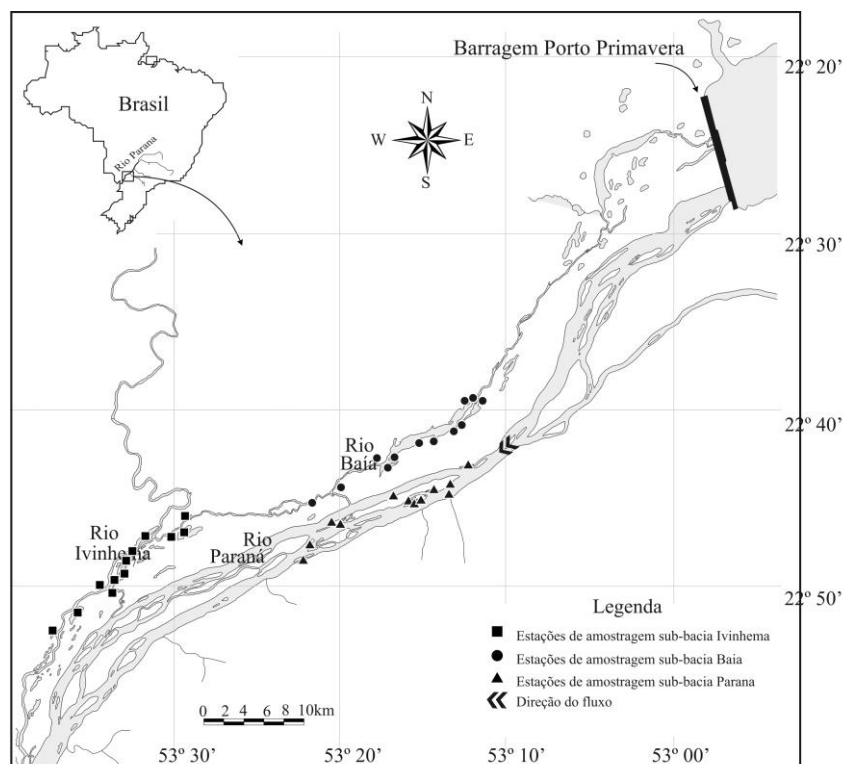


Figura 1. Planície de inundação do alto Rio Paraná (PR/MS). Os 36 locais amostrados estão representados por quadrados representando os diferentes tipos de ambientes amostrados na sub-bacia do rio Ivinhema, círculos representando aqueles amostrados na sub-bacia do Baía e os triângulos representando aqueles amostrados na sub-bacia do rio Paraná.

2.2.2 Amostragens em campo e análise laboratorial

As amostragens foram realizadas em 36 ambientes desta planície, sendo 3 rios, 4 canais, 16 lagoas conectadas aos rios e 13 lagoas fechadas, trimestralmente, e compreendendo o ciclo hidrológico anual de 2000 e 2001 (período atípico com seca extrema) e 2010 e 2011 (período típico com inundações pronunciadas). Esses períodos propiciaram uma maior variabilidade dos dados ao longo da escala espacial, devido a distinta dinâmica hidrológica na planície.

As amostras foram obtidas à sub-superfície da região pelágica de cada ambiente, com o auxílio de moto-bomba e rede de plâncton (68 μ m), sendo filtrados 600 L de água por amostra. A velocidade da moto-bomba foi controlada a fim de evitar danos na morfologia dos organismos. O barco que portava a moto-bomba foi movimentado lentamente para uma melhor amostragem espacial. O material coletado foi acondicionado em frascos e fixado em solução de formaldeído a 4%, tamponada com carbonato de cálcio e com solução de sucralose. A identificação das espécies e a estimativa da abundância dos indivíduos ocorreram de acordo com a metodologia especificada em Lansac-Tôha et al. (2009).

2.2.3 Abordagem funcional

No total, 312 espécies foram caracterizadas de acordo com cinco atributos funcionais: tamanho do corpo, tipo de habitat, tipo de alimentação, tempo de vida e escape de predador (Apêndice A). Essas características podem indicar como essas espécies participam dos processos ecossistêmicos, como ciclagem de nutrientes e produtividade secundária (Barnett et al. 2007). Todos os valores de traços específicos foram obtidos de estudos realizados na planície de inundação do alto rio Paraná (Paggi 1978; Bonecker et al. 1998; Lansac-Tôha et al. 2002; Barnett et al. 2007; Perbiche-Neves et al. 2015; Braghin et al. 2018; C. Y. Joko unpubl.; T. F. Canella unpubl.; F. Palazzo unpubl.). O tamanho do corpo é o único atributo quantitativo do estudo. Ele pode refletir a produtividade secundária (espécies com maior tamanho, em geral, apresentam maior produtividade (Dias et al. 2014)) a posição da espécie na teia trófica (consumidor primário) e a transferência de energia (indivíduos maiores tem maior biomassa para transferir aos níveis tróficos superiores) (Litchman et al. 2013). O tipo de habitat (litorâneo e pelágico) define o habitat preferencial de distribuição ou ocorrência da espécie, usado para desenvolver suas atividades vitais e funcionais para o ecossistema. Representa a participação da espécie na cadeia trófica desses diferentes compartimentos do ambiente aquático, afetando os processos de transferência energética e na ciclagem de nutriente. As espécies pelágicas contribuem mais efetivamente para transferência de energia na região pelágica e as espécies litorâneas contribuem mais efetivamente com a transferência de energia na região litorânea. O tipo de alimentação representa a variabilidade morfofuncional para aquisição de alimento, refletindo na diversidade de nicho trófico, e pode estar relacionado com a produtividade secundária e ciclagem de nutrientes (para rotífero: sugador-R, predador-R e filtrador-R; para cladóceros: raspador-Clad, e filtrador-Clad; para copépodes: raptorial-Cop e filtrador-Cop). O tempo de vida (curto e longo) reflete a duração do ciclo de vida. Rotíferos e cladóceros, por exemplo, tem ciclo de vida mais curto e desenvolvem um maior número de gerações que outros grupos do zooplâncton em um mesmo intervalo de tempo (Allan 1976). Copépodes, por sua vez, apresentam um ciclo de vida mais longo, com dois estágios de desenvolvimento (Brooks e Dodson 1965). Ciclos de vida curtos refletem em entrada constante de energia no ambiente e novos organismos na cadeia trófica. Embora ciclos longos restrinjam a participação dos organismos nessa constante entrada de nova energia, os estágios de vida longos permitem a participação desses indivíduos em níveis tróficos superiores. O escape de predador descreve diferentes adaptações morfológicas e/ou comportamentais (migração vertical e horizontal, presença de espinhos, entre outros) para evitar a predação (sem comportamento de escape, baixa capacidade de escape, escape

intermediário e escape eficiente) (Allan 1976). Este último atributo funcional pode funcionar como indicador de predação, uma vez que neste estudo, não foi possível obter dados de peixes para avaliar a predação.

2.2.4 Análise de dados

Para as análises, os ambientes foram classificados em duas escalas: agrupamento em escala de paisagem e em escala local. 1) na escala de paisagem, o agrupamento dos locais (lagoas abertas, lagoas fechadas, rios e canais) foi realizado em função das sub-bacias e corresponde ao agrupamento de ambientes em função dos rios: ambientes associados ao rio Baía - sub-bacia Baía, ambientes associados ao rio Ivinhema - sub-bacia Ivinhema e os associados ao rio Paraná - sub-bacia Paraná e 2) na escala baseada nos tipos de configurações dos ambientes, o agrupamento foi realizado por tipo de ambiente: lagoas com conexão direta aos rios - lagoas abertas, lagoas sem conexão direta com o rio - lagoas fechadas, rios e canais adjacentes – lóticos. Rios e canais foram considerados no mesmo grupo por apresentarem características semelhantes como velocidade de fluxo. A medida de proporção de indivíduos por atributo foi calculada para cada local amostrado. Para as análises foi calculada uma média dessas proporções por agrupamento dos locais em sub-bacias ou tipos de ambientes (Figura 2), e as réplicas são as 16 amostragens em cada ambiente.

O cálculo da distribuição dos atributos funcionais das espécies ocorreu a partir de uma medida da proporção de indivíduos calculada para cada atributo categórico (tipo de habitat, tipo de alimentação, tempo de vida e escape de predador). Para o atributo do tamanho do corpo, essa proporção foi calculada a partir de uma medida de CWM (Community-Weighted Means – Garnier et al. (2004)), que define o valor médio mais frequente do atributo para cada comunidade, ponderado pela abundância relativa (Garnier et al. 2004). Para isso, multiplicamos uma matriz de espécies (coluna) por locais (linha) por uma matriz de tamanhos (colunas) por espécies (linhas). Quanto maior os valores das proporções por atributo ou o valor do CWM, maior a contribuição dos organismos com aquele atributo na sub-bacia e tipo de ambiente.

A redundância funcional (Fred) foi calculada a partir do complemento do índice de singularidade (“*uniqueness*”; $Fred = 1 - \text{singularidade}$) segundo Ricotta et al. (2016). O Fred descreve quão similar é a combinação de atributos funcionais das espécies de uma comunidade em relação a combinação de atributos das espécies de outras comunidades, ponderada pela abundância relativa das espécies (Ricotta et al. 2016).

A raridade funcional foi calculada a partir da “Distinção funcional – Di”, que descreve o quão diversa é a combinação de atributos funcionais da espécie em questão comparada a combinação de atributos das outras espécies da comunidade (Violle et al. 2017), ponderada pela abundância relativa das espécies. Ambos Fred e Di são computados a partir de uma matriz de composição de espécies (espécies x locais) e uma matriz de distância funcional. A matriz de distância funcional foi construída pela transformação da matriz de atributos funcionais por espécie utilizando a distância de Gower (Gower 1966). As medidas dos índices variam de 0 (se os atributos funcionais de uma espécie são idênticos a de todas as outras espécies) até 1 (se os atributos funcionais da espécie são totalmente diferentes das demais espécies). Os resultados dos índices foram expressos pela média dos seus valores por sub-bacia e por tipo de ambiente. O erro padrão representa a variabilidade temporal dos dados.

Os valores de tamanho do corpo (CWM), frequência de indivíduos de cada tipo de habitat, frequência de organismos com cada tipo de alimentação, tempo de vida, escape de predador e número de espécies com raridade e redundância funcional foram comparados entre as sub-bacias e tipo de ambientes usando testes de Kruskal-Wallis. Testes significativos foram seguidos de testes post hoc de Wilcoxon-Mann-Whitney para avaliar diferenças em cada no traço funcional entre pares de níveis de cada fator (sub-bacia ou tipo de ambiente). Utilizou-se a estatística não paramétrica, pois não observou-se distribuição normal para as variáveis resposta (todas as comparações com $p < 0,05$ pelo Teste de Shapiro-Wilk).

Todas as análises foram realizadas no ambiente R (R Development Core Team 2018). O CWM foi calculado com a função *functcomp* do pacote “FD” (Laliberté e Legendre 2010). A raridade funcional com a função *funrar* do pacote “funrar” (Grenié 2017) e redundância com a função *uniqueness* proposta em Ricotta et al. (2016). Os gráficos foram construídos com o pacote “ggplot2” (Wickham 2016).

2.3 RESULTADOS

A maioria das distribuições dos atributos funcionais variaram significativamente em ambas as escalas, mas principalmente entre tipos de ambientes (Apêndice B). As maiores médias do tamanho do corpo foram verificadas na sub-bacia do Ivinhema e do Baía, e nas lagoas fechadas e ambientes lóticos (Figuras 2a e 2b). As espécies de habitat pelágico foram as mais representativas nas comunidades em ambas escalas, e predominaram nos ambientes lóticos (Figuras 2c e d). As espécies com hábito litorâneo apresentaram maiores abundâncias nas lagoas fechadas do que em outros ambientes (Figura 2d).

As espécies filtradoras foram as mais representativas nas comunidades (Figura 2e, 2f, 2g e 2h), embora com resultados distintos. A frequência dos rotíferos filtradores foi maior na sub-bacia Paraná e nos ambientes lóticos (Figura 2e e 2f); enquanto que os cladóceros e copépodes filtradores foram mais abundantes na sub-bacia Baía e maiores nas lagoas abertas e ambientes lóticos (Figura 2g e 2h). Os rotíferos sugadores e predadores não variaram significativamente nas duas escalas abordadas (Figuras 2e e 2f). A abundância dos cladóceros raspadores foi maior na sub-bacia Paraná e nas lagoas fechadas e ambientes lóticos (Figura 2g e 2h). A frequência de ocorrência dos copépodes raptorais variou somente entre os tipos de ambiente, sendo maior nas lagoas abertas e ambientes lóticos (Figura 2g e 2h).

As espécies com ciclo de vida curto foram as mais representativas nas comunidades em ambas as escalas espaciais. As frequências de cada tipo de ciclo de vida variaram somente entre os tipos de ambientes, com os maiores valores nos ambientes lóticos e lagoas fechadas (Figura 2j). A frequência média de organismos com ausência de estratégia de escape do predador foi maior na sub-bacia do Paraná e em nas lagoas fechadas. Espécies com capacidade média de escape predominaram na sub-bacia do Baía e ambientes lóticos. As demais estratégias pouco diferiram entre as sub-bacias e os tipos de ambientes (Figuras 2k e 2l).

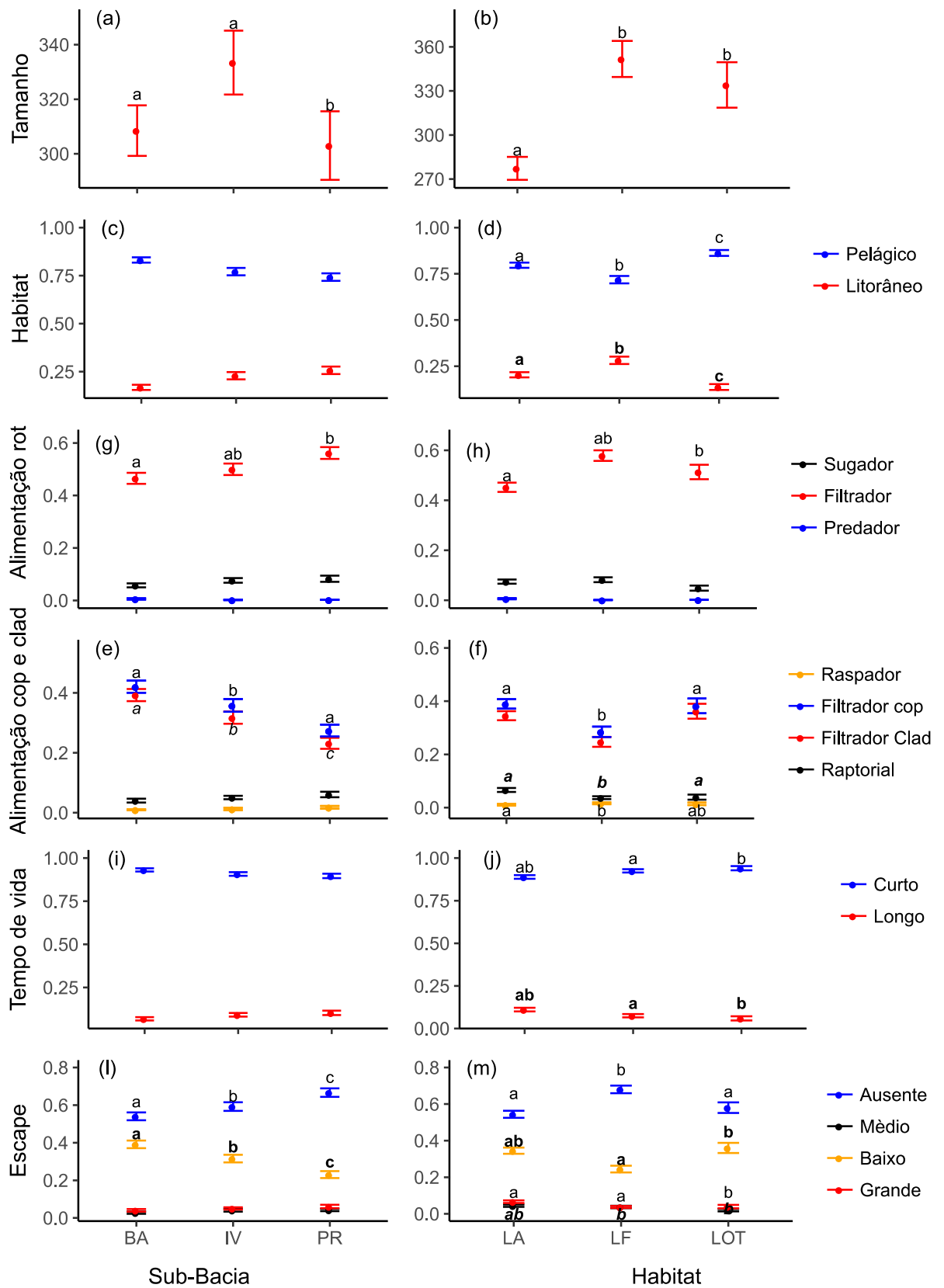


Figura 2. Valores médios de frequência relativa para cada atributo funcional entre as sub-bacias e tipos de ambientes. BA = Baía; IV = Ivinhema; PR = Paran; LA = lagoa aberta; LF = lagoa fechada; LOT = lticos. Alimentao cop e clad = representa a junao de raspador e filtrador cladceros e raptorial e filtrador coppodes. Alimentao rot = representa a junao de sugador, filtrador e predador rotferos. Os crculos so as mdias e as barras, o erro padro. Letras no compartilhadas sobre as barras

indicam uma diferença significativa ($p < 0,05$) entre as sub-bacias e tipos de ambientes de acordo com os testes post-hoc.

O número de espécies raras variou entre sub-bacias (chi-quadrado = 5,86; $p < 0,05$) e entre os tipos de ambientes (chi-quadrado = 17,65; $p < 0,05$). A maior média para raridade funcional foi observada na sub-bacia do Baía e a menor na sub-bacia do Paraná (Figura 3a). As lagoas abertas apresentaram espécies mais raras funcionalmente e as lagoas fechadas a menor raridade funcional (Figura 3b). O índice de redundância funcional variou significativamente apenas entre os tipos de ambientes, sendo os maiores valores observados para as lagoas fechadas e ambientes lóticos (Figuras 3c e 3d).

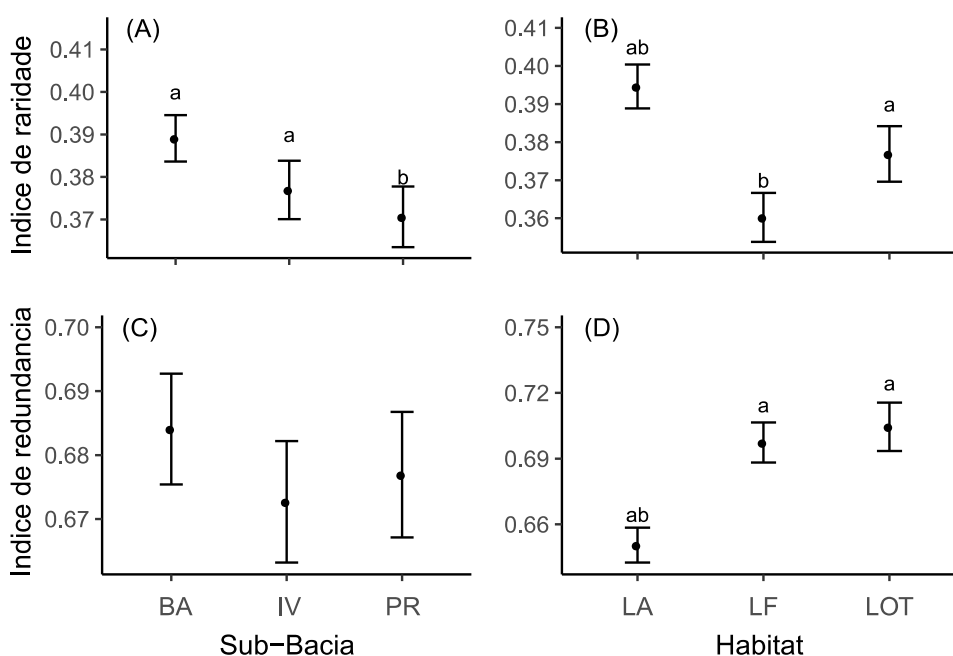


Figura 3. Variação do índice de raridade funcional (a e b) e redundância funcional (c e d) entre as diferentes sub-bacias e tipos de habitat. BA = Baía; IV = Ivinhema; PR = Paraná; LA = lagoa aberta; LF = lagoa fechada; LOT = lóticos. Os círculos são as médias e as barras, o erro padrão. Letras não compartilhadas sobre as barras indicam uma diferença significativa ($p < 0,05$) entre as sub-bacias e tipos de ambientes, de acordo com os testes post-hoc.

2.4 DISCUSSÃO

A distribuição dos atributos funcionais do zooplâncton foi influenciada principalmente pela diferença entre os tipos de ambientes, representando como a hidrodinâmica pode influenciar a estruturação da comunidade. Contudo, a predominância dos atributos não foi consistente entre os tipos de ambientes, isso é, um atributo em particular predominou em um ambiente e outros atributos predominaram em outros ambientes. A ausência de um padrão único de distribuição dos atributos pode estar relacionada ao efeito que as características locais (clorofila, nível de água, turbidez, concentração) exercem na ocorrência das espécies

(Hutchinson et al. 1957; Simões et al. 2013). Diversos estudos apontaram que esses fatores locais são mais importantes na estruturação das comunidades do que os fatores regionais (Cottenie et al. 2003; Lopes et al. 2011; Machado et al. 2016). Esses filtros locais podem favorecer ou inibir a seleção de espécies com diferentes atributos do conjunto regional de espécies. Por exemplo, o favorecimento da ocorrência de indivíduos com habitat litorâneo em lagoas abertas é devido à presença de macrófitas (Meerhoff et al. 2007; Braghin et al. 2016).

Os maiores tamanhos do corpo observados nas sub-bacias Baía e Ivinhema indicam que esses sistemas são representados por espécies com maior capacidade de absorção de carbono e transferência de energia para os níveis tróficos superiores. Essa maior capacidade reflete em maior produtividade secundária nesses ambientes e maior ciclagem de nutrientes, por meio da respiração e excreção (Hebert et al. 2016). O predomínio de grandes tamanhos corporais em uma comunidade pode refletir um maior número de relações dentro das teias alimentares, pois organismos zooplancônicos maiores possuem a capacidade de se alimentar não só de algas, mas também de ciliados, bactérias e flagelados (Brooks e Dodson 1965; Auer et al. 2004; Segovia et al. 2015; Bomfim et al. 2018), refletindo na estabilidade do ecossistema. Além disso, a taxa de filtração desses indivíduos de maior tamanho corporal, copépodes e cladóceros, é maior do que a taxa de filtração dos indivíduos menores, como os rotíferos (Allan 1976).

O predomínio de organismos menores na sub-bacia Paraná reflete a atual situação dessa sub-bacia. O barramento do rio Paraná vem causando um processo de oligotrofização (Roberto et al. 2009), o que reduz a oferta de recursos, tais como abundância das algas (Bovo-Scomparin et al. 2013), além de outras fontes de alimento para o zooplâncton, como os ciliados (Segovia et al. 2015). Além disso, os organismos maiores são mais suscetíveis a predação em água claras, diminuindo a ocorrência dos mesmos nos ambientes (Brooks e Dodson 1965; Kimbell e Morrell 2016). Um estudo experimental realizado nesta mesma planície, comprovou que a oligotrofização reduz a produtividade secundária do zooplâncton (Melo et al. 2018). A redução na produtividade secundária acarreta na diminuição da energia e biomassa disponíveis para os níveis tróficos superiores, como os peixes, e, como consequência, pode causar a redução do estoque pesqueiro de espécies com valor comercial. Outros estudos realizados nessa mesma planície, também apontaram uma homogeneização funcional em peixes (Oliveira et al. 2018) e no zooplâncton (Braghin et al. 2018) como uma das consequências dos barramentos do rio Paraná.

A diferença entre o predomínio de tamanho do corpo entre os tipos de ambientes reflete as características intrínsecas desses locais. As lagoas fechadas são ambientes mais

estáveis em relação a movimentação das massas de água, o que favorece a permanência do zooplâncton, bem como o investimento energético para o crescimento (Dias et al. 2014). Por outro lado, as lagoas abertas, que apresentaram maior ocorrência de espécies de menor tamanho, são caracterizadas pela constante renovação da água devido a influência direta dos rios, e pela maior predação sobre o zooplâncton de maior tamanho por peixes pequenos (Dias et al. 2014). Essas lagoas funcionam como berçários para larvas de peixes, além de possuírem macrófitas aquáticas que favorecem a ocorrência de peixes pequenos (Cunha et al. 2011; Garcia et al. 2018) que predam o zooplâncton de maior tamanho (Bonecker et al. 2011; Iglesias et al. 2011).

Em relação ao hábito de vida das espécies, a escala espacial de paisagem não foi determinante na distribuição das espécies litorâneas e pelágicas. O que seria esperado, pois essas espécies são influenciadas pelas características locais em cada ambiente, como por exemplo, a presença de bancos de macrófitas estruturados que favorecem a presença de espécies litorâneas (Declerck et al. 2007; Maia-Barbosa et al. 2008; Braghin et al. 2016), e a profundidade da região pelágica, favorecendo a distribuição de recursos na coluna de água e a ocorrência de espécies com hábito pelágico. Tanto as espécies pelágicas como litorâneas possuem adaptações morfológicas (ramificações dos apêndices, aumento da razão superfície/volume, presença de pés e espinhos para fixação) e fisiológicas (reduzida natação, migração vertical) para sobreviverem nestes compartimentos. Por outro lado, a escala entre os tipos de ambientes parece ter favorecido a ocorrência de uma maior proporção de espécies litorâneas nas lagoas fechadas e uma maior proporção de espécies pelágicas nas lagoas abertas e ambientes lóticos. Em geral, nas lagoas fechadas há um maior desenvolvimento de bancos de macrófitas heterogêneos na região litorânea, que podem se estender até a região pelágica, favorecendo a maior ocorrência dessas espécies (Braghin et al. 2016). Um estudo realizado comparando a produtividade secundária entre diferentes tipos de ambientes, destacou maior produtividade em lagoas fechadas do que nas lagoas abertas e rios (Dias et al. 2014), ressaltando a importância das espécies litorâneas para o funcionamento do ecossistema (Maia-Barbosa et al. 2008).

A maior proporção de espécies pelágicas, no geral, quando comparada a de espécies litorâneas, pode ser resultante do efeito de amostragem, uma vez que as amostras foram obtidas na região pelágica dos ambientes. A presença das espécies pelágicas na coluna de água contribui para o aumento da produtividade secundária nos ambientes frente ao amplo espectro alimentar que essas espécies pelágicas possuem (Buosi et al. 2011). Além disso, a excreção do zooplâncton é fundamental para suprir a demanda de nutrientes para o

fitoplâncton (Hebert et al. 2016), e conseqüentemente, auxilia na manutenção da produtividade desses ambientes.

Em geral, o tipo de alimentação mais frequente do zooplâncton é o filtrador (Allan 1976), o que foi corroborado pelos resultados. No entanto, a escala de paisagem foi importante na determinação dos grupos de filtradores predominantes em cada sub-bacia. O domínio de copépodes e cladóceros filtradores nos rios Baía e Ivinhema e rotíferos no Paraná pode estar associado às características dessa sub-bacia. Assim como o resultado encontrado para o tamanho do corpo, a maior oferta de alimento nas sub-bacias do Baía e Ivinhema pode ter contribuído para essa diferença de filtradores. Esses organismos maiores são mais seletivos em relação aos itens alimentares, desempenham a filtração com melhor eficiência e também se alimentam de um espectro maior de itens, o que confere uma vantagem competitiva sobre os organismos menores (Bomfim et al. 2018). Além disso, a maior turbidez dificulta a predação dos copépodes e cladóceros pelos peixes (Figueiredo et al. 2013). A maior proporção de rotíferos filtradores na sub-bacia Paraná, por sua vez, reflete a capacidade que esse grupo tem de sobreviver em ambientes com reduzida quantidade e qualidade alimentar (Bovo-Scomparin et al. 2013). São considerados oportunistas e generalistas em sua dieta (Allan 1976), obtêm seu alimento por meio de correntes de água que arrastam algas e bactérias (Arndt 1993). Do ponto de vista funcional, um sistema dominado por cladóceros e copépodes filtradores pode ser mais eficiente na ciclagem de nutrientes e na produtividade secundária. Esses organismos contribuem melhor com os níveis tróficos superiores, pois possuem maior produção secundária (Dias et al. 2014). Além do tipo de alimentação filtrador, a distribuição dos outros tipos foi significativamente influenciada pela escala de tipo de ambiente, embora em menor proporção. Alguns tipos de alimentação predominaram em determinados tipos de ambientes, o que reforça a importância da manutenção da heterogeneidade entre os ambientes para manutenção de todos os nichos tróficos e relações energéticas nas teias alimentares.

O tempo de vida do zooplâncton, que reporta uma maior biomassa disponível (ciclo longo) ou uma rápida renovação populacional (ciclo curto), foi variou entre os tipos de ambientes. A maior contribuição de espécies com tempo de vida mais longo nas lagoas fechadas reflete uma maior produtividade secundária nesse tipo de ambiente. Ao passo que as espécies de ciclo de vida mais curto contribuíram para renovação da população nos ambientes lóticos, onde a velocidade de corrente é maior e não propicia o estabelecimento de espécies com ciclos mais longos (Allan 1976; Braghin et al. 2018). Em condições desfavoráveis, pode haver um número maior de espécies com ciclo de vida curto, uma vez que como o custo

energético para reprodução e sobrevivência das espécies de vida longa é maior (aquelas que tem fase larval e reprodução sexuada), essas investem em proles menores (Dias et al. 2014).

A ausência de capacidade de escape do predador foi o atributo que predominou na comunidade. O predomínio desse atributo na sub-bacia do rio Paraná é importante para garantir a transferência de energia e ciclagem de nutrientes nesse ambiente oligotrófico, principalmente nas lagoas fechadas, onde a renovação das condições ambientais ocorre apenas na cheia (Thomaz et al. 2007). Por outro lado, as espécies que apresentaram reduzida capacidade de escape do predador são responsáveis pela manutenção das relações tróficas na sub-bacia do Baía, principalmente nas lagoas abertas e nos ambientes lóticos. As larvas e jovens de peixes na várzea utilizam as lagoas para o seu crescimento (Garcia et al. 2018) e os adultos de espécies de pequeno porte, utilizam os bancos de macrófitas aquáticas que se desenvolvem nos ambientes lóticos para alimentação e fuga de predadores, como é o caso do rio Baía (Russo e Hahn 2006; Cunha et al. 2011). As demais espécies com capacidade grande e média de escape variaram entre os tipos de ambientes, embora pouco representativas na comunidade. Essas espécies apresentam estratégias como a produção de espinhos por cladóceros, e a produção de proles grandes pelos copépodes. Ressalta-se que indivíduos maiores e com estágio de desenvolvimento mais longo também variaram significativamente entre os tipos de ambientes.

Em geral, os atributos funcionais mais representativos foram relacionados aos rotíferos, independente da escala analisada. Esse fato pode estar relacionado à maior frequência e abundância desses organismos em ambientes de planície de inundação (Sharma 2005; Lansac-Tôha et al. 2009; Chaparro et al. 2011; Bozelli et al. 2015) e conseqüentemente, ser um efeito da amostragem. Contudo, na história evolutiva do zooplâncton, esse grupo pode ter obtido sucesso por serem oportunistas, terem um rápido ciclo de vida, sobreviverem a condições adversas de temperatura, disponibilidade de recurso e são menos vulneráveis a predação, devido ao seu pequeno tamanho em relação aos outros grupos zooplanctônicos (Allan 1976).

De acordo com a Hipótese da Razão de Massa (Grime 1998), as propriedades do ecossistema são influenciadas pelas características das espécies dominantes na comunidade. Para a manutenção das funções imediatas do ecossistema essas espécies dominantes devem responder de maneira sincrônica as alterações ambientais (naturais ou antrópicas). Essa resposta sincrônica ocorre por meio das espécies com combinação de atributos funcionais mais semelhantes (redundância funcional), que serão influenciadas pelos mesmos filtros ambientais. O número de espécies redundantes funcionalmente não variou em escala de

paisagem, indicando que, independente das características de cada sub-bacia, a capacidade de resiliência do ecossistema é igualmente garantida. No entanto, esse número variou entre os tipos de ambientes, indicando que frente a distúrbios, os ambientes lóticos e as lagoas fechadas podem contribuir mais eficientemente para a resiliência do ecossistema, por possuírem uma maior proporção de espécies redundantes do que as lagoas abertas.

Espécies com combinações de atributos funcionais distintos (raridade funcional) também podem contribuir para a resiliência do ecossistema (Efeito portfólio – Schindler et al. 2015). Essas espécies respondem de maneira assíncrona aos distúrbios ambientais. Quando várias espécies desempenham papéis diferentes no ecossistema, elas podem garantir melhor estabilidade temporal frente aos distúrbios. Essa assincronia pode reduzir o risco de perda de funções ecossistêmicas pela resposta agregada e garantir a estabilidade do ecossistema a longo prazo (Fonseca e Ganade 2001; Schindler et al. 2015). Tanto a heterogeneidade entre as sub-bacias, quanto entre os tipos de ambientes foram determinantes na distribuição das espécies funcionalmente raras no nosso estudo. O maior número de espécies raras nas sub-bacias Baía e Ivinhema reforça a importância da manutenção dos ambientes de várzea preservados para a garantia da manutenção dos processos ecossistêmicos, a longo prazo. Um estudo que avaliou a dissimilaridade funcional entre as sub-bacias Ivinhema e Paraná, encontrou uma superdispersão dos atributos funcionais do zooplâncton no Ivinhema, indicando que essa sub-bacia favorece a ocorrência de espécies com diferentes respostas aos filtros ambientais, promovendo a maior dissimilaridade dos atributos funcionais (Braghin et al. 2018). Outro estudo realizado com peixes nesta mesma planície reforçou a importância desses ambientes de várzea e dos próprios tributários preservados para a manutenção da “saúde funcional” desse ecossistema (Oliveira et al. 2018). O maior número de espécies funcionalmente raras nas lagoas abertas reforça a importância desse tipo de ambiente para a resiliência do ecossistema a longo prazo. Além disso, essas lagoas podem fornecer essas espécies para todo o ecossistema devido a sua constante comunicação com os ambientes lóticos, que representam um sistema coletor de informações ambientais para todo o ecossistema, e durante os períodos de cheia, onde todos os ambientes da planície são interligados.

Nosso estudo teve como escala principal o espaço, avaliando a importância dele na estrutura funcional da comunidade zooplancônica, embora a variabilidade decorrente da dinâmica temporal desses ecossistemas, regime hidrológico não incluída nas análises, não possa ser descartada. A comunidade foco é relevante devido a sua importância na transferência de energia e processos ecossistêmicos, como produtividade secundária e

ciclagem de nutrientes. Apesar de ser realizado em apenas um ecossistema de planície de inundação, os resultados também podem ser generalizados para outros ecossistemas aquáticos e terrestres que apresentem um mosaico de ambientes heterogêneos. Os resultados confirmam a importância da heterogeneidade entre os ambientes para a distribuição de diferentes atributos funcionais e de espécies com combinações raras e redundantes desses atributos.

Reforçamos a importância da manutenção da heterogeneidade ambiental dos habitats aquáticos e terrestres para a manutenção dos diversos serviços ecossistêmicos que estes ecossistemas fornecem a sociedade. Especificamente para ambientes aquáticos, a construção de barragens tem causado uma homogeneização entre os ambientes, devido ao alagamento das áreas próximas as barragens e o controle do fluxo de água. Essa alteração afeta a estrutura funcional das comunidades e, conseqüentemente, pode afetar serviços ecossistêmicos dos quais a humanidade dependa: armazenamento de carbono orgânico, recurso pesqueiro e entre outros que são essenciais à manutenção da vida.

REFERÊNCIAS

- Allan, J. D. 1976. The University of Chicago life history patterns in zooplankton. *Am. Naturalist*. 110: 165–180.
- Arndt, H. 1993. Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) — a review, p. 231-246. In J. J. Gilbert, E. Lubzens and M. R. Miracle [eds.], *Rotifer Symposium VI*.
- Arriera, R. L., G. M. Alves, L. T. F. Schwind, and F. A. Lansac-Tôha. 2015. Local factors affecting the testate amoeba community (Protozoa: Arcellinida; Euglyphida) in a neotropical floodplain. *J Limnol*. 74: 444-452.
- Auer, B., U. Elzer, and H. Arndt. 2004. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: Influence of resource and predation. *J Plankton Res*. 26: 697–709.
- Barnett, A. J., K. Finlay, and B. E. Beisner. 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: Towards a trait-based classification. *Freshwater Biol*. 52: 796–813.
- Bomfim, F. F.; L. S. M. Braghin, C. C. Bonecker, and F. A. Lansac-Toha. 2018. High food availability linked to dominance of small zooplankton in a subtropical floodplain. *Int Rev Hydrobiol*. 103: 26-34.
- Bonecker, C. C., F. A. Lansac-Toha, and D. C. Rossa. 1998. Planktonic and non-planktonic rotifers in two environments of the Upper Parana River floodplain, state of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Brazilian Braz Arch Biol Technol*. 41: 447-456.

- Bonecker, C. C., F. Azevedo, and N. R. Simões. 2011. Zooplankton body-size structure and biomass in tropical floodplain lakes: relationship with planktivorous fishes. *Acta Limnol. Bras.* 3: 217–228.
- Bovo-Scomparin, V. M., S. Train, and L. C. Rodrigues. 2013. Influence of reservoirs to dispersion and seasonal variation of the phytoplankton community in the Upper Paraná River, Brazil. *Hydrobiologia.* 702: 115–127.
- Bozelli, R. L., S. M. Thomaz, A. A. Padial, P. M. Lopes, and L. M. Bini. 2015. Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia.* 753: 233–241.
- Braghin, L. S. M., N. R. Simões, and C. C. Bonecker. 2016. Hierarchical effects of local factors on zooplankton species diversity. *Inland Waters.* 6: 645-654.
- Braghin, L. S. M., B. A. Almeida, D. C. Amaral, T. F. Canella, B. C. G. Gimenez, and C. C. Bonecker. 2018. Effects of dams decrease zooplankton functional b-diversity in river-associated lakes. *Freshwater Biol.* 6: 1-10.
- Brooks, J. L., and S. I. Dodson. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science.* 150: 28–35.
- Buosi, P. R. B., G. M. Pauleto, F. A. Lansac-Toha, and L. F. M. Velho. 2011. Ciliate community associated with aquatic macrophyte roots: Effects of nutrient enrichment on the community composition and species richness. *Eur J Protistol.* 47: 86-102.
- Chaparro G., M. C. Marinone, R. Lombardo, M. R. Schiaffino, A. Guimarães, and I. O'Farrell. 2011. Zooplankton succession during extraordinary drought-flood cycles. A case study in a South American floodplain lake. *Limnologica.* 41: 371–381.
- Cottenie, K., E. Michels, N. Nuytten, and De Meester, L. 2003. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology.* 84: 991–1000.
- Cunha, E. R., S. M. Thomaz, H. B. A. Evangelista, N. C. Carniato, C. F. Souza, and R. Fugi. 2011. Small-sized fish assemblages do not differ between a native and a recently established non-indigenous macrophyte in a Neotropical ecosystem. *Nat Conservacao.* 9: 61-66.
- Declerck, S., A. Vanderstukken, A. Pals, K. Muylaert, and L. De Meester. 2007. Plankton biodiversity along a gradient of productivity and its mediation by macrophytes. *Ecology.* 88: 2199–2210.
- Dias, J.D., C. C. Bonecker, and M. R. Miracle. 2014. The rotifer community and its functional role in lakes of a neotropical floodplain. *Int Rev Hydrobiol.* 99: 72-83.
- Dornelas, M., and others. 2013. Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proc R Soc B.* 280: 20121931, DOI: 10.1098/rspb.2012.1931.

- Elmoor-Loureiro, L. M. 1997. Manual de identificação de cladóceros Límnicos do Brasil.
- Figueiredo, B. R. S., R. P. Mormul, and E. Benedito. 2013. Non-additive effects of macrophyte cover and turbidity on predator-prey interactions involving an invertivorous fish and different prey types. *Hydrobiologia*. 716: 21–38.
- Fischer, J. M., T. M. Frost, and A. R. Ives. 2001. Compensatory dynamics in zooplankton community responses to acidification: measurement and mechanisms. *Ecol. Appl.* 11: 1060–1072.
- Fonseca, C. R., and Ganade, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *J. Ecol.* 89: 118–125.
- Fryer, G. 1996. Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiologia*. 320: 1–14.
- Garcia, D. A. Z., A. D. A. Costa, F. S. Almeida, A. Bialecki, and M. L. Orsi. 2018. Spatial distribution and habitat use by early fish stages in a dammed river basin, Southern Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 66: 605-621.
- Garnier, E., and others. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*. 85: 2630–2637.
- Gower, J. C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*. 53: 325–38.
- Grenié, M., P. Denelle, C. M. Tucker, F. Munoz, and C. Violle. 2017. funrar: an R package to characterize functional rarity. *Divers. Distrib.* 23: 1365–1371.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J Ecol.* 86: 902-910.
- Hebert, M. P., B. E. Beisner, and R. Maranger. 2016. A meta-analysis of zooplankton functional traits influencing ecosystem function. *Ecology*. 97: 1069–1080.
- Hutchinson, G. 1957. Concluding remarks. *Population studies: Animal ecology and demography*. Cold Spring Harbor Symp Quant Biol. 22: 415–427.
- Iglesias, C., and others. 2011. High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: Evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments. *Hydrobiologia*. 667:133–147.
- Schindler, D. E.; Armstrong, J. B.; Reed, T. E. 2015. The portfolio concept in ecology and evolution. *Frontiers in Ecology and the Environment Journal*.13: 257–263.
- Junk, W. J., P. B. Bayley, and R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can J Fish Aquat Sci.* 106:110–127.

- Junk, W. J., and others. 2013. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 24: 5-22.
- Klug, J. L., J. M. Fischer, A. R. Ives, and B. Dennis. 2000. Compensatory dynamics in planktonic community responses to pH perturbations. *Ecology.* 81: 387–398.
- Laliberté, E., and P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology.* 91 :299-305.
- Lansac-Tôha, F. A., L. F. M. Velho, J. Higuti, and E. M. Takahashi. 2002. Cyclopidae (Crustacea, Copepoda) from the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Braz J Biol.* 62: 125–133.
- Lansac-Toha, F. A., C. C. Bonecker, L. F. M. Velho, N. R. Simões, J. D. Dias, G. M. Alves, and E. M. Takahashi. 2009. Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Parana River floodplain: Interannual variation from long-term studies. *Braz J Biol.* 69: 539-549.
- Lynch, M. 1980. The Evolution of Cladoceran Life Histories. *Q Rev Biol.* 55: 23-42.
- Litchman, E., M. D. Ohman, and T. Kiørboe. 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *J Plankton Res.* 35: 473– 484.
- Lopes, P. M., A. Caliman, L. S. Carneiro, L. M. Bini, F. A. Esteves, V. Farjalla, and R. L. Bozelli. 2011. Concordance among assemblages of upland Amazonian lakes and the structuring role of spatial and environmental factors. *Ecol Indic.* 11: 1171-1176.
- MacArthur, R., and J. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology.* 42: 594–598.
- Machado, K. B., F. B. Teresa, L. C. G. Vieira, V. L. de M. Huszar, and J. C. Nabout. 2016. Comparing the effects of landscape and local environmental variables on taxonomic and functional composition of phytoplankton communities. *J Plankton Res,* 38: 1334–1346.
- Maia-Barbosa, P. M., R. S. Peixoto, and A. S. Guimaraes. 2008. Zooplankton in littoral waters of a tropical lake: a revisited biodiversity. *Braz J Biol.* 68:1069–1078.
- Meerhoff, M., C. Iglesias, F. Teixeira De Mello, J. M. Clemente, E. Jensen, T. L. Lauridsen, and E. Jeppesen. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biol.* 52:1009–1021.
- Melo, T. X., J. D. Dias, N. R. Simões, and Bonecker, C. C. 2018. Effects of nutrient enrichment on primary and secondary productivity in a subtropical floodplain system: an experimental approach. *Hydrobiologia.* 827: 171–181.
- Mori, A. S., T. Furukawa, T. Sasaki. 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biol. Rev.* 88: 349–364.

- O'Connor, M. I., and others. 2017. A general biodiversity–function relationship is mediated by trophic level. *Oikos*. 126: 18–31.
- Oliveira, A. G., M. T. Baumgartner, Gomes, L. C., R. M. Dias, and A. A. Agostinho. 2018. Long-term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. *Freshwater Biol.* 63: 293–305.
- Ortega, J. C. G., S. M. Thomaz, and L. M. Bini. 2018. Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. *Oecologia*. doi: 10.1007/s00442-018-4150-2.
- Paggi, S. J. 1978. Introduccion al estudio de los rotíferos. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Li.* 9: 19-49.
- Perbiche-Neves, G., G. A. Boxshall, D. Previattelli, M. G. Nogueira, and C. E. F. da Rocha. 2015. Identification guide to some Diaptomid species (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) of “de la Plata” River Basin (South America). *ZooKeys*. 111: 1-111.
- R Development Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ricotta, C., F. Bello, M. Moretti, M. Caccianiga, B. E. L. Cerabolini, and S. Pavoine. 2016. Measuring the functional redundancy of biological communities: A quantitative guide. *Methods Ecol Evol.* 7: 1386–1395.
- Roberto, M. C., N. F. Santana, and S. M. Thomaz. 2009. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazil J Biol.* 69: 717-725.
- Rodrigues, L., S. Train, V. M. Bovo-Scomparin, S. Jati, C. C. J. Borsalli, and E. Marengoni, E. 2009. Interannual variability of phytoplankton in the main rivers of the Upper Paraná River floodplain, Brazil: Influence of upstream reservoirs. *Braz J Biol.* 69: 501–516.
- Russo, M. R., and N. S. 2006. Importance of zooplankton in the diet of a small fish in lagoons of the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Acta Limnol Bras.* 18:357–366.
- Segovia, B. T., D. G. Pereira, L. M. Bini, B. R. Meira, V. S. Nishida, F. A. Lansac-Tôha, and L. F. M. Velho. 2015. The role of microorganisms in a planktonic food web of a floodplain lake. *Microbiol Ecology.* 69: 225–233.
- Sharma, B. K. 2005. Rotifer communities of floodplain lakes of the Brahmaputra basin of lower Assam (N.E. India): biodiversity, distribution and ecology. *Hydrobiologia.* 533: 209–221.
- Simões, N. R., J. D. Dias, C. M. Leal, L. S. M. Braghin, F. A. Lansac-Tôha, and C. C. Bonecker. 2013. Floods control the influence of environmental gradients on the diversity of zooplankton communities in a Neotropical floodplain. *Aquatic Sciences*, 75: 607–617.

- Souza Filho, E. 2009. Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. *Braz. J. Biol.* 69: 707–716.
- Stark, J., R. Lehman, L. Crawford, B.J. Enquist, and B. Blonder. 2017. Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? A test in montane and alpine meadows. *Oikos* 126: 1650–1659.
- Thomaz, S. M., L. M. Bini, and R. L. Bozelli. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia.* 579: 1–13.
- Violle, C., W. Thuiller, N. Mouquet, F. Munoz, N. J. B. Kraft, M. W. Cadotte, S. W. Livingstone, and D. Mouillot. 2017. Functional Rarity: The Ecology of Outliers. *Trends Ecol Evol.* 32: 356–367.
- Ward, J. V., and J. A. Stanford. 1995. The serial discontinuity concept: extending the model to floodplain river. *Regul. Rivers: Res.* 10: 59-168.
- Ward, J., and K. Tockner. 2001. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshw Biol.* 46: 807–820.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.* ed. Springer-Verlag New York.
- Yachi, S. and M. Loreau. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 96: 1463–1468.

3 FLUTUAÇÕES TEMPORAIS DA DIVERSIDADE FUNCIONAL ZOOPLANCTÔNICA E SUAS RELAÇÕES COM PREDITORES AMBIENTAIS EM UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL

Resumo

1. A acelerada perda da biodiversidade nessas últimas décadas reforça a importância de avaliar componentes da diversidade funcional como subsídio para compreender e prever os impactos de possíveis mudanças temporais no funcionamento dos ecossistemas. O zooplâncton é elo entre os produtores primários e os demais níveis tróficos e contribui com a produtividade do ecossistema e a ciclagem de nutrientes, funções importantes para a manutenção dos serviços ecossistêmicos.

2. O objetivo deste estudo foi avaliar tendências temporais nos componentes da diversidade funcional (riqueza, equitabilidade e divergência funcional) do zooplâncton em 12 ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil) ao longo de 16 anos (2000-2016) e suas relações com o tempo e os preditores ambientais (clorofila, profundidade da água e turbidez).

3. A riqueza e a equitabilidade funcional flutuaram ciclicamente a cada cinco anos, mas de maneira oposta. A divergência funcional apresentou tendências semelhantes à riqueza funcional, entretanto, entre 2005 e 2010 apenas decresceu. Todos os índices de diversidade funcional foram melhor explicados pela variação temporal, pela profundidade e pela concentração de clorofila. Contudo, a influência de cada variável foi diferente para cada componente da diversidade funcional.

4. Os pulsos de inundação parecem favorecer o aumento do volume do espaço funcional, assim como a disponibilidade de recursos (clorofila-a), refletindo em uma maior especialização de nicho. Essas comunidades que ocupam um espaço funcional maior podem conter mais espécies especialistas contribuindo complementarmente para as funções ecossistêmicas. A adição dessas espécies nas comunidades, em altas ou baixas abundâncias, parece depender da intensidade da inundação, assim como a distribuição da abundância dessas espécies no espaço funcional.

5. A seca resulta em uma diminuição do volume de água dos ambientes, aumento da disponibilidade de recursos e maior estabilidade, o que favorece a ocorrência e desenvolvimento do zooplâncton. Contudo, longos períodos de seca promovem uma redução de espaço funcional, podendo refletir em uma perda de funções ecossistêmicas e na resiliência do ecossistema. Esses longos períodos de seca favorecem a dominância de espécies mais

similares funcionalmente, que podem contribuir similarmente com as funções ecossistêmicas (intensidade ou tipo de função exercida).

6. Propomos que a manutenção do regime hidrológico das planícies de inundação (secas e cheias periódicas) pode contribuir com a sustentação dos serviços ecossistêmicos extremamente valiosos para a vida humana. E que, em ecossistemas que sofrem impacto por cascata de reservatórios, o sistema de controle de vazão deve priorizar a periodicidade do regime hidrológico como medida mitigadora dos impactos causados pelos barramentos dos rios.

Palavras-chave: Atributos funcionais; diversidade funcional; estudos de longa duração; análises temporais; água doce.

3.1 INTRODUÇÃO

A acelerada perda da biodiversidade nessas últimas décadas (Brooks & Dodson, 2006) reforça a importância de avaliar a estrutura das comunidades como subsídio para compreender e prever os impactos de possíveis mudanças temporais no funcionamento dos ecossistemas. Medidas que consideram as características morfológicas, fisiológicas e ecológicas dos indivíduos (e.g. atributos funcionais (Violle et al., 2007)), são mais sensíveis para a detecção de processos que regem as comunidades e na avaliação e monitoramento de impactos ambientais do que as medidas tradicionais de diversidade (Laureto, Cianciaruso, & Menezes, 2015; Braghin et al., 2018; Oliveira, Baumgartner, Gomes, Dias, & Agostinho, 2018).

Assim como as medidas tradicionais, a diversidade funcional pode ser mensurada em escala local, que seria o espaço funcional ocupado pelas espécies em cada comunidade. Cada componente da diversidade funcional pode responder de maneira distinta aos filtros ambientais naturais e alterações antrópicas (Villéger, Mason, & Mouillot, 2008). E essa resposta reflete diretamente nos processos ecossistêmicos, uma vez que, estão intimamente relacionados às funções desempenhadas pelas espécies (por exemplo, produtividade primária, ciclagem de nutrientes e decomposição) (Violle et al., 2007). Interpretar a estrutura funcional das comunidades é um fator chave para manter importantes funções e serviços dos

ecossistemas (Laureto, Cianciaruso, & Menezes, 2015). Além disso, estudos de longo prazo fornecem dados que permitem observar tendências, dependência serial e estacionariedade (Crawley, 2007), possibilitando uma visão acurada do passado que pode ajudar a prever com maior eficiência tendências futuras. No entanto, o déficit de investimentos e dificuldade em manter a padronização de metodologias por um tempo longo contribui para a escassez de estudos com essa abordagem (Magnusson et al., 2018).

Ecossistemas de água doce são conhecidos por promoverem diversos serviços para a sociedade, além de contribuir significativamente com a biodiversidade global (Junk et al., 2013). Eles são um dos mais afetados por perturbações antropogênicas (barramento dos rios, despejo de resíduos urbanos, introdução de espécies) (Dudgeon et al., 2006; Agostinho, Bonecker, & Gomes, 2009). Especificamente em planícies de inundação, o barramento dos rios interfere na hidrodinâmica do sistema, regida pelos pulsos de cheia e pela seca, e na conectividade entre os ambientes (Junk, Bayley, & Sparks, 1989; Neiff, 1990, Agostinho, Thomaz, & Gomes, 2004). Essas alterações podem refletir nos serviços ecossistêmicos essenciais para a vida (por exemplo, qualidade da água e do ar, pesca e madeira), devido a relação entre as funções desempenhadas pelas espécies e o funcionamento dos ecossistemas (Violle et al., 2007).

O zooplâncton, altamente diverso e abundante nos ambientes de planície de inundação (Lansac-Tôha et al., 2009; Chaparro et al., 2011; Bozelli, Thomaz, Padial, Lopes, & Bini, 2015), é formado por organismos com diferentes atributos funcionais e têm sua distribuição influenciada pelos filtros ambientais (por exemplo, concentração de nutrientes e clorofila, nível da água e turbidez) (Cottenie, Michels, Nuytten, & De Meester, 2003; Simões et al., 2013). Eles funcionam como elo entre os produtores primários e os demais níveis tróficos, além de contribuir com a produtividade do ecossistema e ciclagem de nutrientes (Litchman, Ohman, & Kiørboe, 2013). Esses organismos apresentam um rápido ciclo de vida, o que os

torna ótimos modelos para estudos com abordagem temporal que procuram por tendências e padrões da estrutura funcional das comunidades. As funções que essas espécies desempenham nos ecossistemas estão intimamente relacionadas aos serviços ecossistêmicos essenciais à manutenção da vida humana (Dornellas et al., 2013). Portanto, avaliar temporalmente as tendências funcionais do zooplâncton é um passo à frente nos estudos sobre a dinâmica biológica funcional das planícies de inundação, ecologia funcional e da comunidade zooplanctônica. Até o momento, não encontramos outros estudos com essa abordagem, o que torna nosso estudo o pioneiro nesse sentido.

O objetivo deste estudo foi avaliar tendências temporais na estrutura funcional do zooplâncton em 12 ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná ao longo de 16 anos e suas relações com preditores ambientais. Para alcançar esses objetivos, avaliamos a tendência temporal na riqueza funcional (FRic), equitabilidade funcional (FEve) e divergência funcional (FDiv) e suas relações com profundidade da água, turbidez e clorofila-a (preditores dos impactos do represamento na planície). Predizemos que cada componente da diversidade funcional responde de maneira distinta ao tempo por refletirem aspectos distintos da diversidade. Espera-se um aumento da FRic com aumento da concentração de clorofila-a e aumento da turbidez e uma diminuição desse componente com aumento da profundidade. Em relação a FEve, espera-se uma diminuição desse componente com aumento da clorofila-a e turbidez e um aumento da FEve com aumento da profundidade. Por fim, espera-se um aumento de FDiv com aumento da concentração de clorofila-a e turbidez e uma diminuição com o aumento da profundidade.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

Este estudo conta com a utilização de 16 anos (2000-2016) de dados produzidos pelo monitoramento da planície de inundação do alto rio Paraná (PR/MS), realizado pelo projeto

de pesquisa ecológica de longa duração - PELD sítio 6. A planície de inundação do alto rio Paraná ($22^{\circ}40' - 22^{\circ}50' S$; $53^{\circ}10' - 53^{\circ}24' W$), está localizada entre os reservatórios de Porto Primavera (SP) e Itaipu (PR) (Figura 1). Em território brasileiro, abrange aproximadamente $802,150 \text{ km}^2$ e é o único trecho livre de barramento na porção brasileira do rio Paraná. Este ecossistema é caracterizado por possuir uma diversidade de ambientes aquáticos com diferentes graus de conectividade entre eles, incluindo três rios principais, que formam o complexo ecossistema rio-planície de inundação (Souza Filho, 2009).

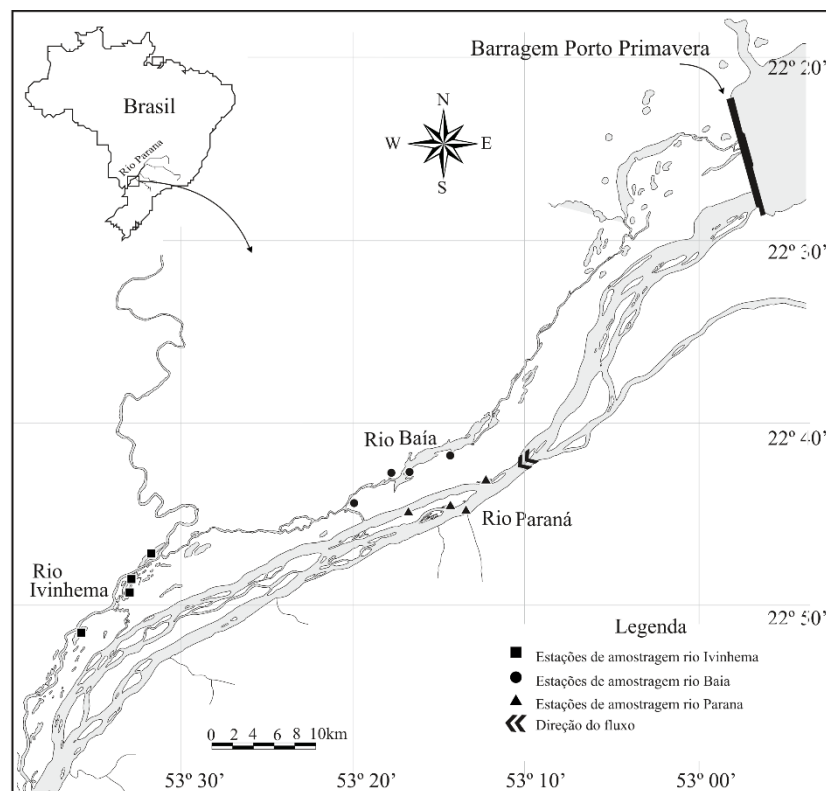


Figura 1. Planície de inundação do alto Rio Paraná (PR/MS). Os 12 locais amostrados estão representados pelos diferentes símbolos de acordo com a respectiva sub-bacia a que pertencem.

3.2.2 Amostragens em campo

A comunidade zooplanctônica foi amostrada em 12 ambientes de março de 2000 até março de 2016, totalizando 65 amostragens. São três rios, quatro lagoas permanentemente conectadas aos rios, três lagoas isoladas que se conectam durante eventos de cheia e dois

canais secundários que conectam os rios. Diferentes tipos de ambientes foram amostrados para representar a variabilidade espacial da planície. As amostragens ocorreram periodicamente a cada três meses, compreendendo o ciclo hidrológico anual.

O mesmo protocolo amostral foi empregado em todas as amostragens para evitar viés nos resultados. As amostras foram obtidas à sub-superfície da região pelágica de cada ambiente (aproximadamente 0,5 a 1 metro de profundidade), com o auxílio de moto-bomba e rede de plâncton com abertura de malha de 68 μm , sendo filtrados 600 litros de água por amostra. O material coletado foi acondicionado em frascos e fixado em solução de formaldeído a 4%, tamponada com carbonato de cálcio. A identificação das espécies e a estimativa da abundância dos indivíduos foram realizadas de acordo com a metodologia especificada em Lansac-Tôha et al. (2009).

3.2.3 Caracterização dos preditores ambientais e nível hidrológico do rio Paraná

A profundidade da água (m), turbidez (NTU) e clorofila-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) foram coletadas simultaneamente e com a mesma periodicidade que a amostragem do zooplâncton. A profundidade da água foi medida com um profundímetro no mesmo local da amostragem da comunidade e a turbidez com medidor portátil (LaMotte). A concentração de clorofila foi determinada por alíquotas de água filtradas por meio de filtros de fibra de vidro Whatman GF/F, com extração de pigmentos com acetona 90% em espectrofotômetro a 663 e 775 nm processadas de acordo com Golterman & Clymo (1969). A profundidade da água afeta o zooplâncton promovendo maior dispersão e uma diluição no plâncton entre os ambientes nos maiores níveis (Simões et al., 2012). Além disso, essa variável pode afetar, por exemplo, o tipo de alimentação, pois também afeta a disponibilidade de recurso e pressão de predação (Simões et al., 2012). A concentração de clorofila-a foi usada como indicador da biomassa de algas planctônicas e pode ser uma variável substituta a disponibilidade de alimento e produtividade do ecossistema (Declerck et al., 2007). A disponibilidade de alimento pode

afetar o tamanho dos organismos e o recrutamento de populações (Brooks & Dodson, 1965; Nicolle, Hansson, Brodersen, Nilson, & Brönmark, 2011; Bomfim, Braghin, Bonecker, & Lansac-Tôha, 2018). Por fim, a turbidez pode afeta a distribuição de atributos funcionais como tamanho do corpo e estratégias de escape ao predador (Kimbell & Morrell, 2016). Os níveis de turbidez vêm diminuindo ao longo do tempo na planície devido a retenção de nutrientes pelo reservatório a montante (Roberto, Santana, & Thomaz, 2009).

O regime hidrológico, aqui representado pelo nível de água do rio Paraná (metros), é dos principais fatores estruturadores das comunidades, influenciando na manutenção dos processos ecossistêmicos e padrões de biodiversidade (Junk, Bayley, & Sparks, 1989; Neiff 1990; Thomaz, Bini, & Bozelli, 2007). Valores acima de 3,5 metros correspondem ao nível de referência de transbordamento do rio Paraná, quando se inicia a inundação na planície (Thomaz, Bini, & Bozelli, 2007; Souza-Filho et al., 2009). Analisando os valores diários do rio Paraná, fornecidos pela Agência Nacional de Águas, observou-se dois períodos longos de seca entre 2000-2005 e 2011-2015 (com valores de nível não ultrapassando 3,5 metros), e um período com cheias periódicas de 2005-2010 (Figura 2).

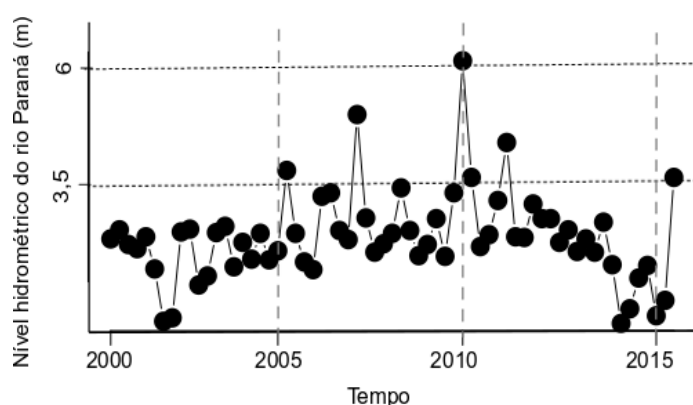


Figura 2. Valores médios trimestrais de níveis hidrométricos do rio Paraná referentes a 16 anos de estudo na planície de inundação do alto rio Paraná. 3,5 metros correspondem ao nível de referência de transbordamento do rio Paraná, quando se inicia a inundação na planície. 6 metros o nível mais elevado de inundação.

2.2.4 Caracterização funcional das espécies

No total, 368 espécies de rotíferos, cladóceros e copépodes foram caracterizadas de acordo com seis atributos funcionais: tamanho do corpo, tipo de habitat (litorâneo ou pelágico), tipo de alimentação (para rotífero: sugador-R, predador-R e filtrador-R; para cladóceros: raspador-Clad, e filtrador-Clad; para copépodes: raptorial-Cop e filtrador-Cop), tipo de reprodução (assexuada ou sexuada), ciclo de vida (curto ou longo) e escape ao predador (sem comportamento de escape, baixa capacidade de escape, escape intermediário e escape eficiente). Essas características podem indicar como essas espécies influenciam e representam processos ecossistêmicos como ciclagem de nutrientes, transferência de energia e produtividade secundária (Barnett, Finlay, & Beisner, 2007; Tabela 1). Todas as informações dos atributos das espécies foram de estudos realizados na planície de inundação do alto rio Paraná ou próximos a ela (Paggi, 1978; Bonecker, Lansac-Tôha, & Rossa, 1998; Lansac-Tôha, Velho, Higut, & Takahashi, 2002; Barnett, Finlay, & Beisner, 2007; Perbiche-Neves, Boxshall, Previattelli, Nogueira, & Rocha, 2015; Braghin et al. 2018; C. Y. Joko unpubl.; T. F. Canella unpubl.; F. Palazzo unpubl.).

Tabela 1. Atributos funcionais das espécies zooplancônicas incluindo o tipo do atributo e sua importância.

Atributos funcionais	Tipo	Importância do atributo
Média do tamanho do corpo	Contínuo	O tamanho do corpo pode refletir a produtividade secundária, a participação da espécie na teia trófica e a transferência de energia (Litchman, Ohman, & Kiørboe, 2013). Esse atributo reflete a quantidade de energia alocada (Hébert, Beisner, & Maranger, 2016) e a excreção de nutrientes.
Tipo de habitat	Categórico	O tipo de habitat define onde a espécie é mais facilmente encontrada. Representa a participação da espécie na cadeia trófica de diferentes compartimentos, afetando os processos de transferência energética e na ciclagem de nutriente.
Tipo de alimentação	Categórico	O tipo de alimentação é a maneira pelo qual a espécie obtém o alimento. Representa variabilidade morfofuncional para aquisição de alimento, refletindo a diversidade de nicho trófico e pode

		estar relacionado com a produtividade secundária e ciclagem de nutriente (Andersen & Hessen, 1991).
Tempo de vida	Categórico	O tempo de vida reflete a duração do ciclo de vida. Rotíferos e cladóceros, por exemplo, têm ciclo de vida menores e desenvolvem maiores gerações. Copépodes, por sua vez, apresentam um ciclo de vida mais longo e gerações menores (Allan, 1976).
Tipo de reprodução	Categórico	Pode indicar condições ambientais, investimento em reprodução, gasto energético (Villegger et al., 2017).
Escape do predador	Ordinal	O escape de predador descreve diferentes adaptações para evitar a predação (sem comportamento de escape, baixa capacidade de escape, escape intermediário e escape eficiente).

3.2.5 Análise de dados

3.2.5.1 Obtenção dos componentes funcionais

Todos os componentes funcionais foram calculados a partir de uma matriz de comunidade (espécies (colunas) por locais (linhas)) e uma matriz de atributos funcionais (atributos (colunas) por espécies (linhas)). Para evitar dar mais peso a alguns atributos funcionais, foram construídas variáveis do tipo *dummy* para cada categoria de atributo, exceto o tamanho corporal. Uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA - Laliberté & Legendre (2010)) foi realizada com a matriz de atributos funcionais, transformada em uma matriz de distância de Gower (Gower, 1966), para ordenação das espécies em um espaço funcional multivariado. Os seis primeiros eixos da PCoA foram retidos e representaram 48% da variância nas distâncias da PCoA.

Foram computadas três medidas complementares de diversidade funcional propostas por Villéger, Mason, & Mouillot (2008) baseada no espaço funcional ocupado pelas espécies. A riqueza funcional (FRic) representa o tamanho do espaço funcional ocupado pela comunidade, independente da abundância. Quanto maior a Fric maior a riqueza funcional da comunidade. A equitabilidade funcional (FEve) quantifica a regularidade com a qual o espaço funcional é preenchido por espécies, ponderado por suas abundâncias. A FEve diminui

quando a abundância é menos distribuída uniformemente entre espécies ou quando as distâncias funcionais entre as espécies são menos regulares. A divergência funcional (FDiv) define a distância de cada espécie para o centroide dos traços de toda a comunidade, ponderada pela abundância de cada espécie. O índice se aproxima de zero quando as espécies altamente abundantes estão muito perto do centro de gravidade em relação às espécies raras, e se aproxima de um quando as espécies mais abundantes são muito distantes do centro de gravidade em relação às espécies raras. As três medidas são complementares e em conjunto, representam uma quantificação completa da diversidade funcional (Mouchet, Villéger, Mason, & Mouillot, 2010).

3.2.5.2 *Análise das tendências temporais e relação com preditores ambientais*

Para verificar as tendências temporais da estrutura funcional da comunidade ao longo de 16 anos e a relação dos atributos funcionais com os preditores ambientais foram ajustados Modelos Aditivos Generalizados (GAM – Hastie & Tibishirani (1990)) aos valores de FRic, FEve e FDiv. Esses modelos são não-lineares e a relação entre a resposta de cada variável preditora é ditada pelos próprios dados. São indicados para quando se procura tendências sem uma determinação prévia da relação entre os dados e podem ser usados para explorar e obter ajustes não lineares para qualquer estrutura de dados (Wood, 2006). Testou-se a autocorrelação temporal dos dados com a função *acf* (Material suplementar). Todos os componentes funcionais foram transformados em logaritmo natural ($x + 1$) antes da construção do modelo e distribuição normal foi a que melhor se ajustou aos dados (Material suplementar).

Os modelos para testar tendência entres os dados seguiram a seguinte equação genérica: $g(\text{Índice}) = b_0 + s(\text{tempo})$. Onde g é a função de ligação, índice é o componente funcional da comunidade (FRic, FEve e FDiv), b_0 é o intercepto, s é a curva de suavização ajustada ao modelo (Wood, 2006) e o tempo corresponde às 65 amostragens (números

contínuos e inteiros de 1 até 65). O ajuste do modelo ocorreu pelo método de verossimilhança. A curva de tendência foi obtida pelo método de suavização LOESS (Locally-Weighted Scatterplot Smoother), onde para cada alvo define-se uma vizinhança e então os pontos são ajustados de maneira mais robusta e parcimoniosa escolhido a partir dos dados.

Os modelos para testar a relação das variáveis preditoras com cada componente da comunidade seguiram a seguinte equação genérica: $g(\text{Índice}) = b_0 + s(\text{tempo}) + s(\text{clorofila-a}) + s(\text{turbidez}) + s(\text{profundidade})$. Eles foram construídos da mesma forma descrita acima para os modelos de tendência. Antes da construção dos modelos, calculamos o Fator de Inflação da Variância (VIF) e inspeção visual gráfica para testar multicolinearidade entre as variáveis. Nenhuma variável foi excluída do modelo. Essas variáveis foram transformadas em logaritmo natural ($x+1$) para diminuir a discrepância entre os dados. Utilizou-se a função *dredge* do pacote “MuMIn” para construir todas as combinações de modelos possíveis para todos os componentes da diversidade funcional. A seleção de modelos mais parcimoniosos ocorreu de acordo com o critério de seleção de Akaike (AIC – Burnham & Anderson (2002)), onde foram selecionados os modelos com $\Delta\text{AICc} < 2$.

Todas as análises foram realizadas no ambiente R (R Development Core Team, 2018). O cálculo de FRic, FEve e FDiv ocorreu utilizando a função *dbFD* do pacote “FD” (Laliberté & Legendre, 2010). A multicolinearidade foi testada com a função *vif* do pacote “stats”. A autocorrelação temporal foi testada com a função *acf* do pacote “stats” (R Core Team). Os modelos GAM foram construídos com a função *gam* do pacote “mgcv” (Wood, 2017). Os gráficos foram construídos com o pacote ggplot2 (Wickham, 2016).

3.3 RESULTADO

Todos os componentes da diversidade funcional variaram significativamente ao longo do tempo (Figura 3). A riqueza funcional e a equitabilidade funcional flutuaram ciclicamente a cada cinco anos, mas de maneira oposta ao longo do tempo (Figura 3a e 3b; FRic (coef =

8,14; $p < 0,00001$; desvio explicado = 9,26%); FEve (coef = 8,69; $p < 0,00001$; desvio explicado = 13,3%). Os maiores valores de riqueza funcional ocorreram simultaneamente aos menores valores de equitabilidade (Figura 3a e 3b). A divergência funcional apresentou tendências semelhantes a riqueza; contudo, apenas decresceu entre 2005 e 2010 (Figura 3c; coef = 6,97; $p < 0,00001$; desvio explicado = 6,07%).

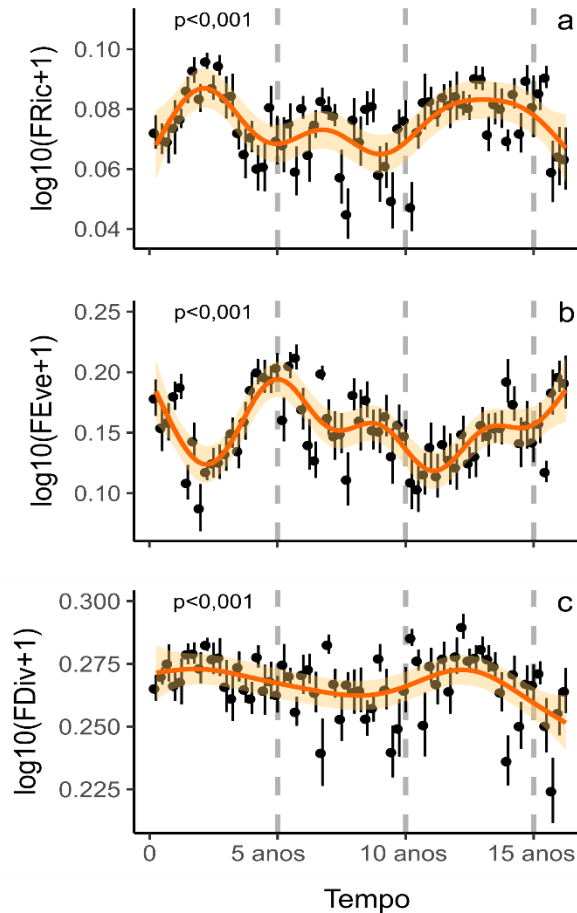


Figura 3. Curvas suavizadas (LOESS) obtidas pelos modelos aditivos generalizados (GAM) com tendências temporais de riqueza funcional (a) equitabilidade funcional (b) e divergência funcional do zooplâncton ao longo de 16 anos (2000-2016) de estudo na planície de inundação do alto rio Paraná. FRic = riqueza funcional; FEve = equitabilidade funcional; FDiv = divergência funcional. As linhas pontilhadas em cinza representam amostragens a cada cinco anos.

Os melhores modelos preditivos para os componentes da diversidade funcional incluíram o tempo, a profundidade e a concentração de clorofila-a (Tabela 2). O próximo melhor modelo incluiu os mesmos preditores e a turbidez (Tabela 2). A influência de cada variável foi diferente para cada componente da diversidade (Figura 4). A FRic e a FDiv

aumentaram linearmente com o aumento da concentração de clorofila-a (Figuras 4c e 4i). A FEve, por sua vez, decresceu linearmente em concentrações inferiores a $4,5 \mu\text{g L}^{-1}$ e cresceu linearmente em valores superiores à essa concentração (Figura 4f). Em relação a profundidade, a FEve e a FDiv responderam positivamente e de modo próximo ao linear ao aumento da profundidade (Figura 4e). A FRic diminuiu linearmente com o aumento da profundidade até aproximadamente 2 m, a partir de então a FRic apresentou uma redução brusca em maiores profundidades (Figura 4b).

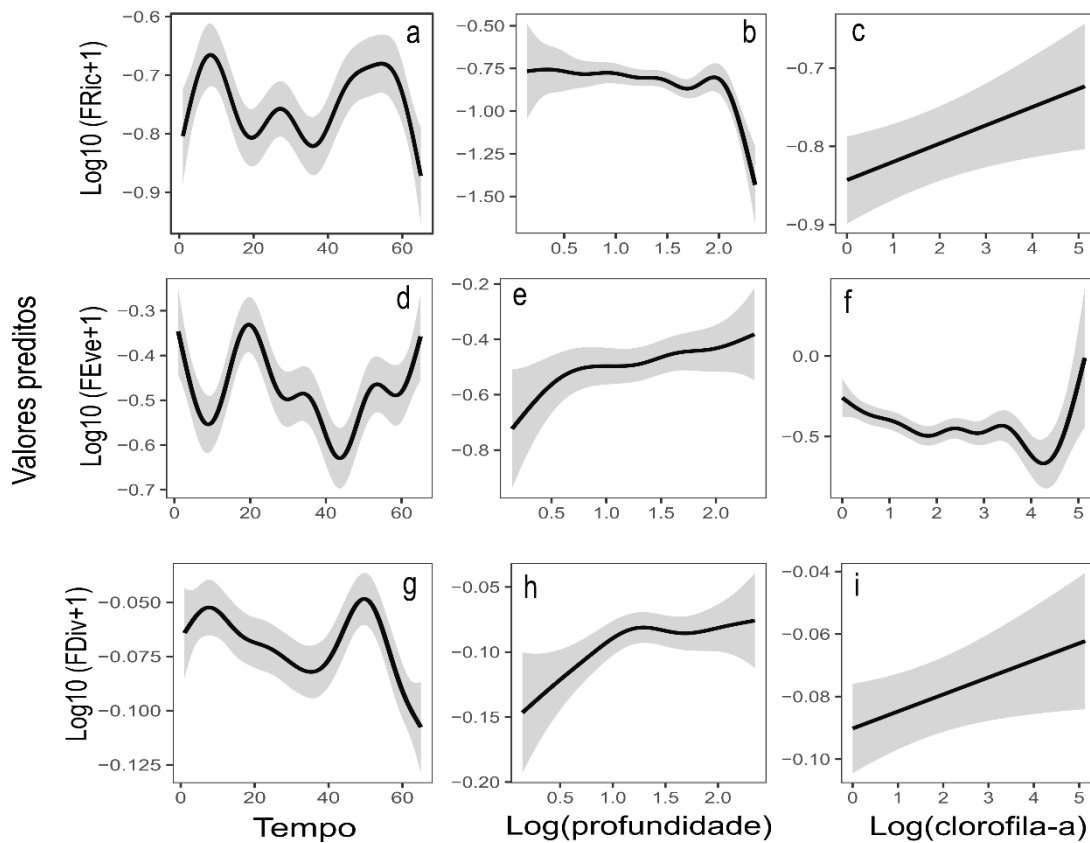


Figura 4. Relação entre os componentes da diversidade funcional e as variáveis predictoras tempo (a, d, g), profundidade (b, e, h) e clorofila-a (c, f, i) ao longo de 16 anos de estudo na planície de inundação do alto rio Paraná. FRic = riqueza funcional, FEve = equitabilidade funcional e FDiv = divergência funcional. A curva e a área em cinza representam os valores preditos pelos modelos aditivos generalizados e o intervalo de confiança de 95% das estimativas, respectivamente.

Tabela 2. Melhores modelos explicando a variação da riqueza funcional (FRic), equitabilidade funcional (FEve) e divergência funcional (FDiv) na planície de inundação do alto rio Paraná. Cl = clorofila, prof = profundidade, turb = turbidez, df = graus de liberdade, logLike= razão

de verossimilhança, AICc = Critério de seleção de Akaike. R²adj = coeficiente de determinação ajustado. DE = desvio explicado.

Componentes do modelo	df	logLik	AICc	delta	weight	R ² adj j	DE
FRic							
cl + prof + tempo	18	110.48	-182.57	0.00	0.58	0.13	15.20%
cl + prof + tempo + turb	19	110.73	-181.08	1.49	0.27		
FEve							
cl + prof + tempo	23	57.13	-66.22	0.00	0.58	0.17	20.20%
cl + prof + tempo + turb	17	50.28	-64.30	1.96	0.27		
FDiv							
cl + prof + tempo	13	1070.23	-2113.00	0.00	0.58	0.07	8.53%
cl + prof + tempo + turb	15	1071.90	-2112.00	1.43	0.27		

3.5 DISCUSSÃO

Observou-se que os componentes da diversidade funcional variaram diferentemente ao longo do tempo, possivelmente por refletirem características distintas da estrutura funcional das comunidades (Villéger, Mason, & Mouillot, 2008), como (i) o espaço funcional ocupado pelas espécies em uma comunidade (riqueza funcional); como (ii) a abundância dessas espécies está distribuída dentro do espaço funcional (equitabilidade funcional); e como (iii) o peso que as espécies que ocupam os extremos do espaço funcional exercem na comunidade (divergência funcional). Isso demonstra a importância de avaliar cada componente separadamente para obter informações complementares e mais precisas sobre a estrutura funcional das comunidades (Mouchet, Villéger, Mason, & Mouillot, 2010). Em geral, observou-se três cenários distintos de flutuações dos componentes durante os anos de estudos, que parecem depender do período hidrológico. O primeiro cenário corresponde a ciclos observados durante os anos de 2000-2005, quando foi constatado um longo período de seca, o segundo de 2005-2010, com eventos de cheias periódicas, e o terceiro de 2010-2016, com um longo período de seca, após um nível de inundação bem elevado (em 2015, nível do rio Paraná, em média, acima de 6 metros).

Na seca, ocorre a desconexão entre os ambientes, configurando uma heterogeneidade espacial na planície (Thomaz, Bini, & Bozelli, 2007). De acordo com a teoria da heterogeneidade-diversidade (MacArthur & MacArthur, 1961), ambientes mais heterogêneos entre si (diferenças de disponibilidade de alimento, fluxo de água, transparência, profundidade, entre outros) sustentam um maior número de espécies do que ambientes homogêneos (Ortega, Thomaz, & Bini, 2018 e referências citadas), pela maior disponibilidade de nichos disponíveis. Diversos estudos encontraram uma relação positiva entre a riqueza taxonômica e a riqueza funcional (Villéger, Mason, & Mouillot, 2008; Abonyi, Horváth, & Ptačnik, 2018; Oliveira, Baumgartner, Gomes, Dias, & Agostinho, 2018). Eles discutem que quanto mais espécies em uma comunidade maior é a probabilidade de conter espécies raras, e, por conseguinte, maior a probabilidade dessas espécies raras apresentarem combinações de atributos funcionais distintos (Mouchet, Villéger, & Mouillot, 2010). Assim, espera-se que ambientes heterogêneos apresentem maior diversidade funcional do que ambientes homogêneos. Este fato pode ser corroborado pelos resultados obtidos, nos quais observou-se que em 2000, ocorreu o incremento no espaço funcional ocupado pelas espécies, indicando que essas espécies adicionadas possuíam alta especialização de nicho.

Além dessa configuração heterogênea, durante a seca, o menor volume de água e a maior estabilidade nos ambientes (Thomaz, Bini, & Bozelli, 2007; Simões et al., 2012) favorecem um aumento da produtividade primária (Simões et al., 2012; Bovo-Scoparin, Train, & Rodrigues, 2013), que, favorece o estabelecimento e desenvolvimento do zooplâncton (Lansac-Tôha et al., 2009; Simões et al., 2012). Essa fase permite o aumento do tamanho populacional das diferentes espécies (Simões et al., 2012), bem como a eclosão de formas de resistência (Palazzo, Bonekcer, & Nagae, 2018). Essas características permitem que essas espécies com combinações extremas de atributos funcionais passem a ser mais representativas na comunidade. Esse fato pode ser corroborado conforme os resultados, onde observou-se que

as espécies adicionadas durante o início da seca, além de apresentares combinações extremas de atributos no espaço funcional (maiores valores de FRic), foram altamente abundantes (maiores valores de divergência funcional).

A maior disponibilidade e variedade de alimento registrada na seca (Bovo-Scoparin, Train, & Rodrigues, 2013; Pauletto et al., 2009; Segóvia et al., 2015) também contribui para o aumento do espaço funcional ocupado pelas espécies. A quantidade do recurso facilita ou inibe a ocorrência e o desenvolvimento populacional das espécies com diferentes tipos de combinação de atributos funcionais. Ambientes com recurso em abundância e de diferentes tipos (algas fitoplanctônicas, bactérias, ciliados e flagelados) favorecem a co-ocorrência de espécies, com diferentes requerimentos de nicho (tamanhos do corpo e tipos de alimentação) (Segóvia et al., 2015; Bomfim, Braghin, Bonecker, & Lansac-Tôha, 2018). Além disso, grupos de espécies que são menos abundantes no plâncton (rotíferos predadores, sugadores, cladóceros raspadores e copépodes raptorais) podem co-ocorrer com os grupos mais predominantes (rotíferos, cladóceros e copépodes filtradores). Apesar de só testada com a clorofila-a, a relação positiva dessa variável com a riqueza funcional e com a divergência funcional encontrada, também, corrobora essa relação em que locais com maior disponibilidade de recurso favorecem a ocorrência de espécies com nichos ecológicos distintos e em grandes abundâncias (Segóvia et al., 2015).

No zooplâncton, indivíduos com maior tamanho do corpo (i.e. copépodes e grandes cladóceros) possuem vantagem competitiva sobre os indivíduos menores (i.e. rotíferos) (Bomfim, Braghin, Bonecker, & Lansac-Tôha, 2018) e, por isso, podem ocorrer em maior abundância. Os menores valores de equitabilidade funcional observados durante o período de seca corroboram essa ideia, indicando que algumas combinações de atributos funcionais foram mais dominantes do que outras no espaço funcional ocupado pela comunidade. A diminuição da uniformidade de distribuição das abundâncias no espaço funcional com o

aumento da concentração de clorofila-a reforça essa ideia. No entanto, o aumento da equitabilidade, observado em altas concentrações de clorofila-a, sugerem que quando o recurso está altamente disponível no ambiente e de boa qualidade, até mesmo as espécies com menor vantagem competitiva passam a investir em aumento populacional e não só em sobrevivência, como a formação de estruturas de resistência, aumentando a uniformidade na distribuição das abundâncias (Simões et al., 2013).

Após longos períodos de seca, ocorre a depleção de nutrientes resultante do uso dos mesmos pelas espécies produtoras (Bovo-Scoparin, Train, & Rodrigues, 2013). A falta da renovação desses nutrientes faz com que apenas as algas com a capacidade de sobreviver a essas condições se mantenham no ambiente, e essas podem não ser tão palatáveis para o zooplâncton (Bortolini, Moresco, Paula, Jati, & Rodrigues, 2015), o que também seleciona as espécies zooplânctônicas que permanecem no ambiente. Portanto, a seca prolongada faz com que os fatores locais exerçam forte influência nas comunidades (Bortolini, Moresco, Paula, Jati, & Rodrigues, 2015; Simões et al., 2013), apenas espécies resistentes a essa nova condição ambiental conseguem sobreviver. Além disso, a limitação de dispersão, que ocorre pela falta de conectividade entre os ambientes durante secas prolongadas, não permite a renovação de espécies na comunidade (Cottenie, Michels, Nuytten, & De Meester, 2003; Thomaz, Bini, & Bozelli, 2007; Petsch, Pinha, & Takeda, 2017). Não menos importante, as interações interespecíficas, como predação e exclusão competitiva, são mais intensificados nesse período (Simões et al., 2012). Essas duas hipóteses podem explicar a redução do espaço funcional, de divergência funcional e o aumento da equitabilidade observados em longos períodos de seca. A redução no espaço funcional pode resultar ainda em uma perda de diferentes funções ecossistêmicas exercidas pelas espécies ou diminuição da eficiência dessas funções prestadas (O’Conor & Crowe, 2005), como, alteração na ciclagem de nutrientes e produtividade secundária.

Observou-se que o aumento da profundidade dos ambientes promove um aumento da equitabilidade funcional e da divergência funcional, indicando que o pulso de inundação é importante para regulação da distribuição das abundâncias, e que favorece a ocorrência de espécies com combinação de atributos funcionais extremos em altas abundâncias. Em períodos de cheia e seca típicas, como observado entre 2005 e 2010, a seca favorece o incremento de espaço funcional e diminuição da equitabilidade funcional. No entanto, as espécies adicionadas à comunidade após a cheia apresentaram baixas abundâncias, e as espécies mais abundantes continuaram sendo aquelas com combinações de atributos funcionais mais semelhantes. Contudo, a renovação das condições ambientais que ocorrem após a cheia (Thomaz, Bini, & Bozelli, 2007) favorece a ocorrência de diferentes tipos de alimentos (Rodrigues et al., 2009), o que permite que as espécies com diferentes requerimentos de nicho colonizem ambientes inundados. Para o funcionamento do ecossistema, tanto as espécies similares (redundantes) em grandes abundâncias, quanto as espécies menos similares (raras) em pequenas abundâncias, podem contribuir para a resiliência e manutenção dos processos ecossistêmicos (Grime, 1998; Yachi & Loreau, 1999). As espécies redundantes podem contribuir para a manutenção imediata das funções ecossistêmicas, enquanto aquelas funcionalmente raras, por responder de maneira assíncrona aos distúrbios ou filtros ambientais, podem funcionar como garantia da manutenção dos processos ecossistêmicos a longo prazo (Fonseca & Ganade, 2001).

O último cenário de seca observado entre 2010 e 2015 ocorreu após um pico de inundação (nível do rio Paraná acima de 6 metros), raramente registrado nos últimos anos, devido ao controle da vazão pela cascata de reservatórios a montante (Agostinho, Thomaz, & Gomes, 2004). Essa cheia incomum contribuiu para uma adição de espécies com espaço funcional distinto em grandes abundâncias, assim como entre os anos de 2000 e 2005. Contudo, essa grande cheia afetou a distribuição das abundâncias nos espaços funcionais de

maneira distinta, pois no ano anterior ao primeiro cenário (1999) não foram constatadas cheias extremas (Pereira, Bonecker, & Rodrigues, 2007). A equitabilidade entre 2010 e 2015 não seguiu a relação unimodal observada para a riqueza e divergência funcional, indicando que uma grande cheia favorece uma maior uniformidade na distribuição das abundâncias, independente da duração do período de seca. As inundações proeminentes podem reduzir os efeitos das interações (predação e competição) e permitir a coexistência de um número maior de espécies com populações numericamente semelhantes (Simões et al., 2012).

Alterações do regime de chuvas, como consequências das mudanças climáticas, são previstas para as próximas décadas (Collins et al., 2013), o que pode favorecer um aumento na frequência e na ocorrência de eventos hidrológicos extremos, como as secas prolongadas e cheias extremas (Milly, Dunne, & Vecchia, 2005). Especificamente para planícies de inundação, cujo o volume de água é regulado por reservatórios, a ocorrência desses eventos extremos pode se tornar mais frequente e alterar a estrutura funcional das comunidades, e, conseqüentemente, os processos ecossistêmicos.

Os resultados ressaltam que é extremamente importante manter o regime hidrológico dos ecossistemas de planície de inundação para que o estado original do seu funcionamento seja garantido, resultando na sustentação dos serviços ecossistêmicos valiosos para a vida humana, assim como para outros atributos de comunidades nesses ecossistemas. Essa preocupação é intensificada quando o fluxo de água desses ecossistemas é regulado por reservatórios. O sistema de controle de vazão deve priorizar a periodicidade do regime hidrológico como medida mitigadora dos impactos causados pelos barramentos dos rios.

REFERÊNCIAS

- Abonyi, A., Horváth, Z., & Ptacnik, R. (2017). Functional richness outperforms taxonomic richness in predicting ecosystem functioning in natural phytoplankton communities. *Freshwater Biology*, 63, 178-186.
- Agostinho, A. A., Thomaz, S. M., & Gomes, L. C. (2004). Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology and Hydrobiology*, 4(3), 255-268.
- 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 and Hydrobiology*, 9, 99-113.
- Andersen, T., & Hessen, D. O. (1991). Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 36, 807-814.
- 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.
- Bomfim, F. F., Braghin, L. S. M., Bonecker, C. C., & Lansac-Toha, 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., Moresco, G. A., Paula A. C. M., Jati, S. J., & Rodrigues L. C. (2015). Functional approach based on morphology as a model of phytoplankton variability in a subtropical floodplain lake: a long-term study. *Hydrobiologia*, 767, 151-163.
- Bovo-Scomparin, V. M., Train, S., & Rodrigues, L. C. (2013). Influence of reservoirs to dispersion and seasonal variation of the phytoplankton community in the Upper Paraná River, Brazil. *Hydrobiologia*, 702, 115-127.

- 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. S. M., Almeida, B. A., Amaral, D. C., Canella, T. F., Gimenez, B. C. G., & Bonecker, C. C. (2018). Effects of dams decrease zooplankton functional b-diversity in river-associated lakes. *Freshwater Biology*, 6, 1-10.
- Bonecker, C. C., Lansac-Toha, F. A., & Rossa, D. C. (1998). Planktonic and non-planktonic rotifers in two environments of the Upper Parana River floodplain, state of Mate Grosso do Sul, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 41, 447-456.
- Brooks, J. L., & Dodson, S. I. (1965). Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150, 28-35.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., da Fonseca, G. A. B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., Mittermeier, C. G., Pilgrim, J. D., & Rodrigues, A. S. L. (2006). Global Biodiversity Conservation Priorities. *Science*, 313, 58-61.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd Edition, Springer-Verlag, New York.
- Chaparro, G., Marinone, M. C., Lombardo, R., Schiaffino, M., Guimarães, R. A., & O'Farrell, I. (2011). Zooplankton succession during extraordinary drought-flood cycles. A case study in a South American floodplain lake. *Limnologia*, 41, 371-381.
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne J-L., Fichet, T., Friedlingstein, P., Gao, X., Gutowski, W. J., Wehne, M. (2013). *Chapter 12 - Long-term climate change: Projections, commitments and irreversibility*. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. IPCC Working Group I Contribution to AR5. Eds. IPCC, Cambridge: Cambridge University Press.
- Cottenie, K., Michels, E. Nuytten, N., & De Meester, L. (2003). Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology*, 84, 991-1000.

- Crawley, M. J. (2007). *The R book*. Chichester, West Sussex, United Kingdom: Wiley.
- Declerck, S., Vanderstukken, A. Pals, Muylaert, A. K., & De Meester, L. (2007). Plankton biodiversity along a gradient of productivity and its mediation by macrophytes. *Ecology*, 88, 2199-2210.
- Dornelas, M., Magurran, A. E., Buckland, S. T., Chao, A., Chazdon, R. L., Colweel, R. K., ... Velend, M. (2013). Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proceedings of the Royal Society*, 280, 1-10.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Lévêque, C., ... Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81, 163-182.
- Fonseca, C. R., & Ganade, G. (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 89: 118-125.
- Golterman, H. L., & Clymo, R. S. (1969). *Methods for chemical analysis of freshwaters*. Oxford (UK): Blackwell Science.
- Gower, J. C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53, 325-38.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86: 902-910.
- Hastie, T. J.; & Tibshirani, R. J. (1990). *Generalized Additive Models*. London: Chapman and Hall.
- Hebert, M. P., Beisner, B. E., & Maranger, R. (2016). A meta-analysis of zooplankton functional traits influencing ecosystem function. *Ecology*, 97, 1069-1080.
- Hobbs, R. J., & Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation. *Conservation Biology*, 6, 324-337.

- Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106, 110-127.
- Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Lourival, R., Wittmann, F., Kandus, P., Lacerda, L. D., ... Agostinho, A. A. (2013). Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 24, 5-22.
- Kimbell, H. S., & Morrell, L. J. (2016). Turbidity weakens selection for assortment in body size in groups. *Behavioral Ecology*, 27, 545–552.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- Lansac-Toha, F. A., Bonecker, C. C., Velho, L. F. M., Simões, N. R., Dias, J. D., Alves, G. M., & Takahashi, E. M. (2009). Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Parana River floodplain: Interannual variation from long-term studies. *Brazilian Journal of Biology*, 69, 539-549.
- Lansac-Tôha, F. A., Velho, L. F. M., Higuti, J., & Takahashi, E. M. (2002). Cyclopidae (Crustacea, Copepoda) from the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62, 125–133.
- Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V., & Menezes, D. S. (2015). Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação*, 13, 112-116.
- Litchman, E., Ohman, M. D., & Kiørboe, T. (2013). Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 35, 473-484.
- MacArthur, R., & MacArthur, J. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594-598.
- Magnusson, W. E., Grelle, C. E. V., Marques, M. C. M., Rocha, C. F. D., ... Fernandes, G. W. (2018). Effects of Brazil's Political Crisis on the Science Needed for Biodiversity Conservation. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 1-5.

- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867-876.
- Milly, P. C. D., Dunne, K. A., & Vecchia, A. V. (2005). Global pattern of trends in streamflow and water availability in a changing climate. *Nature*, 438, 347-350.
- Neiff, J. J. (1990). Aspects of primary productivity in the lower Paraná and Paraguay riverine system. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 3, 77-113.
- Nicolle, A., Hansson, L. A., Brodersen, J., Anders Nilsson, P., & Brönmark, C. (2011). Interactions between Predation and Resources Shape Zooplankton Population Dynamics. *PLoS One*, 6, 1-9.
- 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.
- Ortega, J. C. G., Thomaz, S. M., & Bini, L. M. (2018). Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. *Oecologia*, 188, 11-22.
- O'Connor, N. E., & Crowe, T. P. (2005). Biodiversity Loss and Ecosystem Functioning: Distinguishing between Number and Identity of Species. *Ecology*, 86, 1783-1796.
- Paggi, S. J. (1978). Introduccion al estudio de los rotíferos. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Li*, 9, 19-49.
- Palazzo, F., Bonecker, C. C., & Nagae, M. Y. (2008). Zooplankton dormancy forms in two environments of the upper Paraná River floodplain (Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 20, 55-62.
- Pauleto, G. M., Velho, L. F. M., Buosi, P. R., Brão, A. F. S., Lansac-Tôha, F. A., & Bonecker, C. C. (2009). Spatial and temporal patterns of ciliate species composition

(Protozoa: Ciliophora) in the plankton of the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, 69, 517-527.

Perbiche-Neves, G., Boxshall, G. A., Previattelli, D., Nogueira, M. G., & Rocha, C. E. F. (2015). Identification guide to some Diaptomid species (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) of “de la Plata” River Basin (South America). *ZooKeys*, 111, 1-111.

Pereira, S. R. S., Bonecker, C. C., & Rodrigues, L. (2007). Influence of water level on periphytic meiofaunal abundance in six lagoons of the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 19, 273-283.

Petsch, D. K., Pinha, G. D., & Takeda, A. M. (2017). Dispersal mode and flooding regime as drivers of benthic metacommunity structure in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, 788, 131-141.

R Development Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

Roberto, M. C., Santana, N. F., & Thomaz, S. M. (2009) Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, 69, 717-725.

Rodrigues, L. C., Train, S., Bovo-Scomparin, V. M.; Jati, S., Borsalli, C. C. J., & Marengoni, E. (2009). Interannual variability of phytoplankton in the main rivers of the Upper Paraná River floodplain, Brazil: influence of upstream reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, 69, 501-516.

Segóvia, B. T., Pereira, D. G., Bini, L. M., Meira, B. R., Nishida, V. S., LansacTôha, F. A., & Velho, L. F. M. (2015). The role of microorganisms in a planktonic food web of a floodplain lake. *Microbiol Ecology*, 69, 225-233.

Simões, N. R., Dias, J. D., Leal, C. M., Braghin, L. S. M., Lansac-Tôha, F. A., & Bonecker, C. C. (2013). Floods control the influence of environmental gradients on the diversity of zooplankton communities in a Neotropical floodplain. *Aquatic Sciences*, 75, 607-617.

- Simões, N. R., Lansac-Tôha, F. A., Velho, L. F. M., & Bonecker, C. C. (2012). Intra and inter-annual structure of zooplankton communities in floodplain lakes: a long-term ecological research study. *Revista de Biología Tropical*, 60, 1819-1836.
- Souza Filho, 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., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., & Vanni, M. J. (2017). Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 79, 783-801.
- Villéger, S., Mason, N., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology, *Ecology*, 89, 2290-2301.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Wetzel, R. G., & Likens, G. E. (1991). *Limnological analyses*. New York: Springer-ed.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-ed.
- Wood, S. N. (2006). *Generalized Additive Models: An Introduction with R*.
- Wood, S. N. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R (2nd edition)*.
- Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 1463-1468.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Partindo do importante papel funcional que as espécies zooplanctônicas exercem nos ecossistemas de planície de inundação, como transferência de energia, produtividade secundária e ciclagem de nutrientes, compreender sobre a diversidade funcional dessa comunidade pode contribuir para o interesse recente entre os ecólogos sobre a relação biodiversidade-funcionamento do ecossistema. O enfoque abordado nessa tese fornece um

panorama geral sobre como os atributos funcionais e as diferentes configurações do espaço funcional ocupado pelas espécies estão estruturados no espaço e no tempo.

Especificamente, concluímos que esforços para preservar a heterogeneidade espacial das planícies de inundação, com ambientes heterogêneos, como rios, lagos e canais principais, podem ser eficientes para manter a diversidade funcional e o estado original do funcionamento do ecossistema. A manutenção de ambientes mais naturais possíveis, como aqueles adjacentes ao rio principal, sem influência direta do barramento, pode contribuir para a manutenção de espécies funcionalmente raras. Essas espécies possuem combinação de atributos funcionais distintos, o que lhes confere a capacidade de desempenhar papéis diferentes no ecossistema, garantindo maior estabilidade temporal frente a distúrbios, e a manutenção de serviços ecossistêmicos a longo prazo. Essas áreas devem ser prioritárias para conservação, evitando processos como homogeneização funcional, que podem acarretar em alterações das funções ecossistêmicas, como a diminuição da produtividade secundária e alteração na ciclagem de nutrientes. Além disso, reafirmamos que manter os pulsos de inundação periódicos ao longo do tempo, é importante para o incremento e controle da diversidade funcional zooplanctônica, e conseqüentemente, para manutenção das funções ecossistêmicas desempenhadas por essa comunidade.

O cenário previsto de mudanças climáticas prevê que a frequência de eventos extremos pode aumentar, o que pode levar a uma perda de funções ecossistêmicas, uma vez que, como observado em nosso estudo, eventos prolongados de seca provocaram uma diminuição da riqueza funcional e um aumento da dominância de espécies com volume do espaço funcional mais reduzido (similaridade funcional).

Sugerimos que seria interessante observar em um estudo futuro, tendências temporais na alteração dos atributos funcionais zooplanctônicos (diversidade beta funcional) ao longo do tempo. Um enfoque nessa alteração pode revelar troca de espécies com atributos funcionais ou a perda desses atributos ao longo do tempo, fornecendo um indicativo de homogeneização funcional e subsídios para políticas de preservação ambiental. Além disso, utilizamos apenas três preditores ambientais para inferir sobre mudanças temporais da diversidade funcional zooplanctônica. A inserção de outros preditores, como, predação, temperatura e cobertura vegetal por macrófitas aquáticas, poderão embasar melhor os resultados.

Concluindo, apesar de sabido que planícies de inundação apresentam uma configuração espacial heterogênea e que a hidrodinâmica é um fator chave estruturador desse ecossistema, a maioria dos estudos aborda a importância de manter essa configuração natural para os atributos das comunidades (riqueza de espécies, abundância entre outros).

Demonstramos a importância de manter essa configuração para atributos funcionais, que podem ser um *proxy* para atributos.

APÊNDICE A - Tabela 1 - Lista de espécies e seus atributos funcionais encontradas em 36 ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná em 2000, 2001, 2010 e 2011.

Táxons	Comprimento do corpo (µm)	Habitat	Tipo de alimentação	Tempo de vida	Escape
<i>Acroperus tupinamba</i> Sinev and Elmoor-Loureiro, 2010	900.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Alona dentifera</i> Sars, 1901	480.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Alona glabra</i> Sars, 1901	325	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Alona guttata</i> Sars, 1862	250.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Alona intermedia</i> Sars, 1862	425	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Alona ossiani</i> Sinev, 1998	800	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Alona yara</i> Sinev & Elmoor-Loureiro, 2010	580	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Alona</i> sp.	383.94	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Alonella dadayi</i> Birge, 1910	213.95	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Alonella clathratula</i> Sars, 1896	450.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Alonella</i> sp.	324.65	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Anthalona verrucosa</i> Sars, 1901	250.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Anuraeopsis fissa</i> (Gosse, 1851)	73.5	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Anuraeopsis navicula</i> Rousselet, 1911	72.5	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Argyrodiaptomus azevedoi</i> (Wright, 1935)	1704.00	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Argyrodiaptomus furcatus</i> (Sars GO, 1901)	1354	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Argyrodiaptomus</i> sp.	1529	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	170.00	Pelágico	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Ascomorpha ovalis</i> (Bergendahl, 1892)	176.5	Pelágico	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Ascomorpha saltans</i> Bartsch, 1870	165.00	Pelágico	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Asplanchna sieboldii</i> (Leydig, 1854)	1500.00	Pelágico	Predador-R	Curto	sem comportamento de escape
Bdelloidea	625.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Bergamina lineolata</i> (Sars, 1901)	310	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape

<i>Beuchampiella eudactylota</i> (Gosse, 1886)	760.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Bosmina freyi</i> De Melo & Hebert, 1994	301.18	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Bosmina hagemanni</i> Stingelin, 1904	301.18	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Bosmina</i> sp1	301.18	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1895	227.13	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	107.5	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Brachionus bidentatus</i> Anderson, 1889	368	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Brachionus budapestinensis</i> Daday, 1885	100.00	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Brachionus calyciflorus</i> (Pallas, 1766)	201.19	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Brachionus caudatus</i> Barrois & Daday, 1894	270.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Brachionus dolabratus</i> Haring, 1914	167.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Brachionus falcatus</i> Zacharias, 1898	430.00	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Brachionus forficula</i> Wierzejski, 1891	145	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Brachionus mirus</i> Daday, 1905	138.80	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Brachionus tubicen</i> Brehm, 1939	294.54	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Brachionus urceolaris</i> Müller, 1773	187.5	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	143.75	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Camptocercus australis</i> Sars, 1896	680	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Celsinotum laticaudatum</i> Smirnov & Santos-Silva, 1995	950	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Cephalodella anebodica</i> Bērziņš, 1976	170.4	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Cephalodella forficula</i> (Ehrenberg, 1838)	243	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Cephalodella gracilis</i> (Ehrenberg, 1830)	114	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Cephalodella hiulca</i> Myers, 1924	91	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Cephalodella mucronata</i> Myers, 1924	209	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Cephalodella obvia</i> Donner, 1951	143	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Cephalodella tenuiseta</i> (Burn, 1890)	143	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> G.O. Sars, 1885.	289.11	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Ceriodaphnia silvestrii</i> (Rosa 2008)	450	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Chydorus eurynotus</i> Sars, 1901	241.67	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Chydorus nitidulus</i> (Sars, 1901)	260	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape

<i>Chydorus parvireticulatus</i> Frey, 1897	300.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Chydorus pubescens</i> Sars, 1901	287.50	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Chydorus sphaericus</i> O. F. Muller, 1776	500.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Chydorus</i> sp.	347.22	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Collotheca</i> sp.	1200	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Colurella adriatica</i> Ehrenberg, 1831	101.5	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Colurella</i> sp.	101.5	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Conochilus coenobasis</i> (Skorikov, 1914)	112.50	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Conochilus dossuaris</i> Hudson, 1885	100.00	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Conochilus natans</i> (Seligo, 1900)	75.00	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	175.00	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Coronatella monacantha</i> (Sars, 1901)	264	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Coronatella poppei</i> (Richard, 1897)	306.67	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1861)	480	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Cupelopagis vorax</i> (Leidy, 1857)	850	Pelágico	Predador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Daphnia gessneri</i> (Herbst, 1967)	598.22	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Daphnia laevis</i> (Birge, 1878)	1500	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Diaphanosoma birgei</i> Korineck, 1981	506.42	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Diaphanosoma brevireme</i> Sars, 1901	612.50	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Diaphanosoma fluviatile</i> Hansen, 1899	538.28	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Diaphanosoma spinulosum</i> Herbst, 1967	550.31	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Diaphanosoma polypina</i> Korovchinsky, 1982	630	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Dicranophoroides caudatus</i> (Ehrenberg, 1834)	310.00	Pelágico	Predador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Dicranophoroides claviger</i> (Hauer, 1965)	187	Litorâneo	Predador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Dicranophorus luetkeni</i> (Bergendal 1892)	167	Litorâneo	Predador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Dicranophorus prionacis</i> Harring & Myers, 1928	271	Litorâneo	Predador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Dipleuchlanis propatula</i> (Gosse, 1886)	508.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Disparalona hamata</i> (Birge, 1879)	510	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Disparalona leptorhyncha</i> Smirnov, 1996	500	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Dunhevedia odontoplax</i> Sars, 1901	460.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape

<i>Ectocyclops rubescens</i> (Brady 1904)	944	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Elosa</i> sp.	232.12	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Enteroplea lacustris</i> Ehrenberg, 1830	431.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Eothinia elongata</i> (Ehrenberg, 1832)	410	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Ephemeroporus barroisi</i> (Richard, 1894)	270	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Ephemeroporus hybridus</i> (Daday, 1905)	260.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Ephemeroporus tridentatus</i> (Bergamin, 1931)	310.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Epiphanes clavulata</i> (Ehrenberg, 1831)	125	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Epiphanes macrourus</i> Barrois and Daday, 1894	187.50	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Epiphanes senta</i> (Müller, 1773)	200	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1830	187.75	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Euchlanis incisa</i> Carlin, 1939	229.25	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Euchlanis mikropous</i> Koch-Althaus, 1962	200	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Eucyclops ensifer</i> Kiefer, 1936	962.00	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Eucyclops solitarius</i> Herbst, 1959	1170.00	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Eucyclops</i> sp.	1066	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Euryalona brasiliensis</i> Brehm & Thomsen, 1936	362.5	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Euryalona orientalis</i> (Daday, 1898)	450	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	140.61	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Filinia opoliensis</i> Zacharias, 1891	220.16	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Filinia pejlerei</i> Hutchinson, 1964	179	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Filinia saltator</i> (Gosse, 1886)	149	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Filinia terminalis</i> (Plate, 1886)	138.25	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Floscularia</i> sp.	112.5	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Gastropus hyptopus</i> (Ehrenberg, 1938)	96.87	Pelágico	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Gastropus stylifer</i> (Imhof, 1891)	180.00	Pelágico	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Graptoleberis occidentalis</i> Sars, 1901	391	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Grimaldina brazzai</i> Richard, 1892	775	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Guernella raphaelis</i> Richard, 1892	415	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Hexarthra intermedia</i> (Wiszniewski, 1929)	234.00	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape

<i>Hexarthra mira</i> (Hudson, 1871)	151.93	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Horaella thomassoni</i> Koste, 1973	158	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrich, 1882	265.97	Litorâneo	Filtrador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Itura deridderae</i> Segers, 1993	305.00	Pelágico	Predador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Itura myersi</i> Wulfert, 1935	112	Pelágico	Predador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Karualona muelleri</i> (Richard, 1897)	462	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)	113.85	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Keratella americana</i> Carlin, 1943	159.74	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	107.16	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Keratella lenzi</i> Hauer, 1953	112.5	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)	115.42	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Kurzia longirostris</i> Daday, 1898	420.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Kurzia polyspina</i> Hudec, 2000	600	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Leberis davidi</i> (Richard, 1895)	670.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Leberis davidi</i> (Richard, 1895)	647	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Lecane aculeata</i> (Jakubski, 1912)	74	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane amazonica</i> (Murray, 1913)	115	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane boettgeri</i> Koste, 1986	150	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1886)	114.61	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	85	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane cornuta</i> (Muller, 1786)	109.38	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane curvicornis</i> (Murray, 1913)	131.25	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane decipiens</i> (Murray, 1913)	116.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane doryssa</i> Harring, 1914	66	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane elsa</i> Hauer, 1931	150.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane furcata</i> (Murray, 1913)	65.5	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane haliclysta</i> Harring & Myers, 1926	97.5	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane hamata</i> (Stokes, 1896)	79.5	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane hastata</i> (Murray, 1913)	86	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane hornemanni</i> (Ehrenberg, 1834)	94	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape

<i>Lecane inopinata</i> Harring & Myers, 1926	68.5	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane leontina</i> (Turner, 1892)	175.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane ludwigii</i> (Eckstein, 1883)	134.38	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane luna</i> (Müller, 1776)	126.95	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	101.94	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane mira</i> (Murray, 1913)	145	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane monostyla</i> (Daday, 1897)	69	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane papuana</i> (Murray, 1913)	107.70	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane proiecta</i> Hauer, 1956	113.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane pusilla</i> Harring, 1914	60	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane quadridentata</i> (Ehrenberg, 1830)	162.5	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane rhytida</i> Harring & Myers, 1926	81	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane scutata</i> (Harring & Myers, 1926)	74	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane signifera</i> (Jennings, 1896)	113	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane stenroosi</i> (Meissner, 1908)	118.5	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane stichaea</i> Harring, 1913	173.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane thienemanni</i> (Hauer, 1938)	63	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lecane ungulata</i> (Gosse, 1887)	157.5	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lepadella benjamini</i> Harring, 1916	87.5	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lepadella dactyliseta</i> (Stenroos, 1898)	66	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lepadella imbricata</i> Harring, 1914	97	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lepadella ovalis</i> (Müller, 1786)	150.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lepadella patella</i> (Müller, 1773)	145.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lepadella rhomboides</i> (Gosse, 1886)	119	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lepadella triptera</i> (Ehrenberg, 1832)	61	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Leydigia striata</i> Berabén, 1939	631	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Leydigiaopsis brevirostris</i> Brehm, 1938	770	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Leydigiaopsis megalops</i> Sars, 1901	800	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lindia torulosa</i> Dujardin, 1841	293	Pelágico	Predador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Lophocharis oxysternon</i> (Gosse, 1851)	84	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape

<i>Lophocharis salpina</i> (Ehrenberg, 1834)	103	Litorâneo	Suspensivoro-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Macrochaetus collinsii</i> (Gosse, 1867)	250.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Macrochaetus longipes</i> Myers, 1934	87	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Macrochaetus sericus</i> (Thorpe, 1893)	112	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Macrochaetus subquadratus</i> Perty, 1850	157	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Macrocylops albidus</i> (Jurine, 1920)	1285.00	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Macrothrix squamosa</i> Sars, 1901	400.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine 1820)	375	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Macrothrix paulensis</i> (Sars, 1900)	850	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Macrothrix superaculeata</i> (Smirnov, 1982)	350	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Macrothrix elegans</i> (Sars, 1901)	300.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Macrothrix</i> sp.	481.25	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Mesocyclops aspericornis</i> (Daday, 1906)	1302	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Mesocyclops ellipticus</i> Kiefer, 1936	965	Pelágico	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Mesocyclops longisetus</i> (Thiébaud, 1912)	1517.00	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Mesocyclops meridianus</i> (Kiefer, 1926)	767.41	Pelágico	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Mesocyclops ogunnus</i> Onabamiro 1957	1185	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Metacyclops laticornis</i> (Lowndes, 1934)	772	Pelágico	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Metacyclops mendocinus</i> (Wierzejski, 1892)	1145	Pelágico	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Microcyclops finitimus</i> Dussart, 1984	578.00	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Microcyclops anceps</i> (Richard, 1897)	750.00	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Microcyclops ceibaensis</i> (March, 1929)	650	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Microcyclops</i> sp.	750	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Moina micrura</i> Kurz, 1874	440	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Moina minuta</i> Hansen, 1899	385.67	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Moina reticulata</i> (Daday, 1905)	750	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Moinodaphnia macleayi</i> (King, 1853)	580	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Monommata actices</i> Myers, 1930	178.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Monommata ardniti</i> Remane, 1933	210.00	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Monommata dentata</i> Wulfert, 1940	400.00	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape

<i>Monommata grandis</i> Tessin, 1890	183.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Monommata maculata</i> Harring & Myers, 1930	271.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Monommata pseudophoxa</i> Wulfert, 1960	290	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Monommata ventralis</i> (Ehrenberg, 1830)	175.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Mytilina acanthophora</i> Hauer, 1938	164	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Mytilina bisulcata</i> (Lucks, 1912)	159	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Mytilina macrocerca</i> (Jennings, 1894)	320.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller, 1773)	212.5	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Nicsmirnovius fitzpatricki</i> (Chien, 1970)	325.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Notoalona sculpta</i> (Sars, 1901)	430.00	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Notodiptomus anisitsi</i> (Daday, 1905)	1144	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Notodiptomus cearensis</i> (Wright, 1936)	1100.00	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Notodiptomus coniferoides</i> (Wright S., 1927)	1050.00	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Notodiptomus deitersi</i> (Poppe, 1891)	1240	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Notodiptomus henseni</i> (Dahl, 1894)	1208.07	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Notodiptomus iheringi</i> (Wright, 1935)	922.00	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Notodiptomus incompositus</i> (Brian, 1925)	1029	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Notodiptomus isabellae</i> (Wright, 1936)	1058.50	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Notodiptomus jatobensis</i> (S. Wright, 1936)	1073	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Notodiptomus kieferi</i> Brandorff 1973	1154	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Notodiptomus spiniger</i> (Brian, 1925)	952.00	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Notodiptomus spinuliferus</i> Dussart and Matsumura-Tundisi, 1986	1466.00	Pelágico	Filtrador-Cop	Longo	Escape intermediário
<i>Notommata angusta</i> Harring & Myers, 1922	400	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Notommata cerberus</i> (Gosse, 1886)	355	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Notommata copeus</i> Ehrenger, 1834	1120.00	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Notommata falcinella</i> Harring & Myers, 1922	547	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Notommata pachyura</i> (Gosse, 1886)	482.00	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Notommata pseudocerberus</i> Beauchamp, 1908	493	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Notommata saccigera</i> Ehrenberg, 1830	271.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Notommata stitista</i> Myers, 1937	400	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape

<i>Notommata tripus</i> Ehrenberg, 1838	172.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Octotrocha speciosa</i> Thorpe, 1893	2000	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Oxyurella ciliata</i> Bergamin, 1939	440	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Oxyurella longicaudis</i> (Birge, 1910)	635	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Paracyclops chiltoni</i> (Thomson, 1882)	739.00	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	900	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Paracyclops</i> sp.	900	Litorâneo	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Parvalona parva</i> (Daday, 1905)	390	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Plationus patulus</i> (Müller, 1786)	122.50	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Platylas leloupi</i> Gillard, 1967	218.75	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Platylas quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	141.67	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Pleurotrocha robusta</i> (Glascott, 1893)	221	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Pleurotrocha sigmoidea</i> Skorikov, 1896	340	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	131.50	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	96.5	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Polyarthra remata</i> Skorikov, 1896	92.5	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Polyarthra vulgaris</i> (Carlin, 1943)	115.34	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Pompholyx complanata</i> Gosse, 1951	90.00	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885	110	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Pompholyx triloba</i> Pejler, 1957	83.5	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Proales minima</i> (Montet, 1915)	95	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Pseudosida ramosa</i> Daday, 1904	640	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Ptygura</i> sp.	350	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Scapholeberis</i> sp.	700	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Scaridium grande</i> Segers, 1995	400	Litorâneo	Predador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Scaridium longicauda</i> (Müller, 1786)	400	Litorâneo	Predador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Simocephalus latirostris</i> Stingelin, 1906	1600.00	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Simocephalus serrulatus</i> (Koch 1841)	2005	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Simocephalus vetulus</i> (Müller, 1776)	1850	Pelágico	Filtrador-Clad	Curto	Baixa capacidade de escape
<i>Sinantherina aripripes</i> Edmondson, 1939	685	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape

<i>Sinantherina spinosa</i> (Thorpe, 1893)	1050	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Streblocerus pygmaeus</i> G. O. Sars, 1901	225	Litorâneo	Raspador-Clad	Curto	sem comportamento de escape
<i>Synchaeta oblonga</i> Ehrenberg, 1831	110.35	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg 1832	86.03	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Synchaeta stylata</i> Wierzejski, 1893	238.5	Pelágico	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Taphrocampa selenura</i> Gosse, 1887	135	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Termocyclops inversus</i> (Kiefer, 1936)	527	Pelágico	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Testudinella discoidea</i> Ahlstrom, 1938	209	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Testudinella mucronata</i> (Gosse, 1886)	181.5	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Testudinella ohlei</i> Koste, 1972	140.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	350.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Testudinella tridentata</i> Smirnov, 1931	185.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Testudinella truncata</i> (Gosse, 1886)	163	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Tetrasiphon hydrocora</i> Ehrenberg, 1840	450	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Thermocyclops decipiens</i> (Kiefer, 1929)	691.10	Pelágico	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Thermocyclops minutus</i> (Lowndes, 1934)	523.13	Pelágico	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente
<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)	300.00	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse, 1887)	660.00	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca bidens</i> (Lucks, 1912)	133.33	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893)	325	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof, 1891)	325.00	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca dixonmullalli</i> (Jennings, 1903)	117	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse, 1886)	237.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca gracillis</i> (Tessin, 1890)	140.63	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca heterodactyla</i> (Tschugunoff, 1921)	225	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca iernis</i> (Gosse, 1887)	135.00	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca inermis</i> (Linder, 1904)	88.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca insignis</i> (Herrick, 1885)	376	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca insulana</i> (Hauer, 1937)	100.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca intermedia</i> (Stenroos, 1898)	94	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape

<i>Trichocerca longiseta</i> (Schrank, 1802)	222	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca macera</i> (Gosse, 1886)	294.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca mus</i> Hauer, 1938	59.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca myersi</i> (Hauer, 1931)	175	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca porcellus</i> (Gosse, 1851)	162	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca pusilla</i> (Jennings, 1903)	175	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca rattus</i> (Müller, 1776)	168	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca rousseleti</i> (Voigt, 1902)	102.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca ruttneri</i> Donner, 1953	85.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca scipio</i> (Gosse, 1886)	408.00	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca stylata</i> (Gosse, 1851)	167	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca tenuior</i> (Gosse, 1886)	170.5	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichocerca tigris</i> (Müller, 1786)	260	Litorâneo	Sugador-R	Curto	sem comportamento de escape
<i>Trichotria tetractis</i> Ehrenberg, 1830	295.00	Litorâneo	Filtrador-Rot	Curto	sem comportamento de escape
<i>Tropocyclops prasinus</i> (Fischer, 1860)	500	Pelágico	Raptorial-Cop	Longo	Escape eficiente

REFERÊNCIAS CONSULTADAS PARA CARACTERIZAÇÃO DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS

- Bonecker, C. C., F. A. Lansac-Toha, and D. C. Rossa. 1998. Planktonic and non-planktonic rotifers in two environments of the Upper Parana River floodplain, state of Mate Grosso do Sul, Brazil. *Brazilian Braz Arch Biol Technol.* 41: 447-456.
- Braghin, L. S. M., B. A. Almeida, D. C. Amaral, T. F. Canella, B. C. G. Gimenez, and C. C. Bonecker. 2018. Effects of dams decrease zooplankton functional b-diversity in river-associated lakes. *Freshwater Biol.* 6: 1-10.
- Barnett, A. J., K. Finlay, and B. E. Beisner. 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: Towards a trait-based classification. *Freshwater Biol.* 52: 796–813.
- Lansac-Tôha, F. A., L. F. M. Velho, J. Higuti, and E. M. Takahashi. 2002. Cyclopidae (Crustacea, Copepoda) from the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Braz J Biol.* 62: 125–133.
- Paggi, S. J. 1978. Introduccion al estudio de los rotíferos. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Li.* 9: 19-49.

Perbiche-Neves, G., G. A. Boxshall, D. Previattelli, M. G. Nogueira, and C. E. F. da Rocha. 2015. Identification guide to some Diaptomid species (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) of “de la Plata” River Basin (South America). ZooKeys. 111: 1-111.

APÊNDICE B - Tabela 2. Valores de significância para a distribuição dos atributos funcionais zooplanctônicos e raridade e redundância funcional resultantes do teste de Kruskal – Wallis e testes post hoc para escala de sub-bacias, nos anos de 2000-2001 e 2010-2011. BA = sub-bacia do Baía; IVI = sub-bacia do Ivinhema; PR = sub-bacia do Paraná. * corresponde aos valores significativos com $p < 0,05$. Letras não compartilhadas (a, b e c) indicam uma diferença significativa ($p < 0,05$) entre as sub-bacias de acordo com os testes post-hoc.

Característica funcional	Sub-Bacia			Estatística do teste		Teste post-hoc		
	BA	IVI	PR	Chi-quadrado	p	BA	IVI	PR
<i>Tamanho do corpo</i>	308.49	333.44	303	10.06	*	a	a	b
Tipo de habitat	<i>Pelágico</i>	0.83	0.77	0.74		NS		NS
	<i>Litorâneo</i>	0.16	0.23	0.25				
	<i>Raspador cladóceros</i>	0.01	0.013	0.018	11.18		*	a b a
	<i>Sugador rotíferos</i>	0.057	0.076	0.082	NS			NS
Tipo de alimentação	<i>Filtrador rotíferos</i>	0.46	0.5	0.56	9.88		*	ab a a
	<i>Filtrador copépodes</i>	0.42	0.35	0.27	28.41		*	a b c
	<i>Predador rotíferos</i>	0.006	0.002	0.003	NS			NS
	<i>Filtrador cladóceros</i>	0.4	0.32	0.231	36.86		*	a b c
	<i>Raptorial copépodes</i>	0.04	0.05	0.06	NS			
Tempo de vida	<i>Curto</i>	0.93	0.9	0.9		NS		–
	<i>Longo</i>	0.068	0.09	0.1				
	<i>Ausente</i>	0.54	0.59	0.66	19.29		*	a b c
Escape de predados	<i>Médio</i>	0.39	0.31	0.23	36.2		*	a b c
	<i>Grande</i>	0.027	0.041	0.042	NS			NS
	<i>Máximo</i>	0.04	0.05	0.06	NS			NS
Índices funcionais	<i>Redundância funcional</i>	0.68	0.67	0.67	NS			NS
	<i>Raridade funcional</i>	0.38	0.37	0.37	5.86		*	a ab b

Tabela 3. Valores de significância para a distribuição dos atributos funcionais zooplanctônicos e raridade e redundância funcional resultantes do teste de Kruskal – Wallis e testes post hoc para escala de tipo de ambientes, nos anos de 2000-2001 e 2010-2011. LA = lagoas abertas; LF = lagoas fechadas; LOT = ambientes lóticos. * corresponde aos valores significativos com $p < 0,05$. Letras não compartilhadas (a, b e c) indicam uma diferença significativa ($p < 0,05$) entre os tipos de ambientes de acordo com os testes post-hoc.

Característica funcional	Tipo de ambiente			Estatística do teste		Teste post-hoc		
	LA	LF	LOT	Chi-quadrado	p	LA	LF	LOT
<i>Tamanho do corpo</i>	277.296	351.728	334.073	26.5	*	a	b	b
Tipo de habitat	<i>Pelágico</i>	0.796	0.718	0.863	16.59	*	a	b c
	<i>Litorâneo</i>	0.204	0.282	0.137				
	<i>Raspador cladóceros</i>	0.011	0.016	0.014	20.61	*	a	b b
Tipo de alimentação	<i>Sugador rotífero</i>	0.075	0.082	0.049	11.08	*	a	a b
	<i>Filtrador rotífero</i>	0.452	0.579	0.513	19.45	*	a	b ab
	<i>Filtrador copépodo</i>	0.39	0.285	0.382	18.68	*	a	b a
	<i>Predador rotífero</i>	0.006	0.001	0.002	16.35	*	a	b a

	<i>Filtrador cladócero</i>	0.345	0.247	0.362	21.8	*	a	b	a
	<i>Raptorial copépodo</i>	0.066	0.037	0.039	14.2	*	a	b	b
Tempo de vida	<i>Curto</i>	0.889	0.925	0.941	17.71	*	a	b	c
	<i>Longo</i>	0.111	0.075	0.059					
	<i>Ausente</i>	0.544	0.68	0.58	23.54	*	a	b	a
Escape de predados	<i>Médio</i>	0.345	0.245	0.36	28.38	*	a	b	a
	<i>Grande</i>	0.044	0.037	0.02	14.12	*	a	b	b
	<i>Máximo</i>	0.066	0.037	0.039	11.94	*	a	a	b
Índices funcionais	<i>Redundância funcional</i>	0.651	0.697	0.705	21.59	*	a	b	b
	<i>Raridade funcional</i>	0.395	0.36	0.377	17.65	*	a	b	a

APÊNDICE C - Artigos publicados durante o doutorado

1. MANTOVANO, T; **BRAGHIN, L. S. M.**; SCHWIND, L. T. F; TIBURCIO, V. G; BONECKER, C. C.; LANSAC-TOHA, F. A. Zooplankton communities show contrasting productivity variables thresholds in dammed and undammed systems. *Limnetica*. Aceito em 15 de janeiro de 2019.
2. MANTOVANO, T; SCHWIND, L. T. F.; **BRAGHIN, L. S. M.**; ARRIEIRA, R. L.; TIBURCIO, V. G; NASCIMENTO, K C; BONECKER, C. C.; LANSAC-TOHA, F. A. An analysis of publications of in freshwater ecosystems. *Limnetica*, v. 37, p. 199-208, 2018.
3. BOMFIM, F. F.; **BRAGHIN, L. S. M.**; BONECKER, C. C.; LANSAC-TOHA, F. A. High food availability linked to dominance of small zooplankton in a subtropical floodplain. *International Review of Hydrobiology*, v. 103, p. 26-34, 2018.
- 4 **BRAGHIN, L. S. M.**; ALMEIDA, B. A.; AMARAL, D. C.; CANELLA, T. F.; GARCIA, B. C. G.; BONECKER, C. C. Effects of dams decrease zooplankton functional b-diversity in river-associated lakes. *Freshwater Biology*, v. 6, p. 1-10, 2018.
5. NUNES, A. H.; MIRACLE, M. R.; DIAS, J. D.; FABRIN, T. M. C.; **BRAGHIN, L. S. M.**; BONECKER, C. C. First genetic characterization of non-native *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 in Brazil confirms North American origin. *International Review of Hydrobiology*, v. 103, p. 48-53, 2018.
6. **BRAGHIN, L. S. M.**; SIMÕES, N. R.; BONECKER, C. C. Hierarchical effects of local factors on zooplankton species diversity. *Inland Waters*, v. 6, p. 645-654, 2016.
7. **BRAGHIN, L. S. M.**; FIGUEIREDO, B. R. S.; MEURER, T.; MICHELAN, T. S.; SIMÕES, N. R.; BONECKER, C. C. Zooplankton diversity in a dammed river basin is maintained by preserved tributaries in a tropical floodplain. *Aquatic Ecology* (Dordrecht. Online), v. 01, p. 01-01, 2015.