

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

THAÍS XAVIER DE MELO

**Diversidade zooplanctônica influencia o funcionamento e estabilidade de
um ecossistema de planície de inundação neotropical?**

Maringá
2019

THAÍS XAVIER DE MELO

Diversidade zooplanctônica influencia o funcionamento e estabilidade de um ecossistema de 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 Ecologia e Limnologia.

Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientadora: Dr.^a Claudia Costa Bonecker

Coorientadora: Dr.^a Bia de Arruda Almeida

Maringá
2019

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

M528d Melo, Thaís Xavier de, 1990-
Diversidade zooplancônica influencia o funcionamento e estabilidade de um ecossistema de planície de inundação neotropical? / Thaís Xavier de Melo. -- Maringá, 2019.
78 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. Zooplâncton de água doce - Comunidades, Ecologia de - 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. -592.178209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

THAÍS XAVIER DE MELO

Diversidade zooplanctônica influencia o funcionamento e estabilidade de um ecossistema de 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 Ecologia e Limnologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

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

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

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

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

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

Aprovada em: 22 de março de 2019.

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

Dedico esse doutorado inteiramente a minha querida tia Lúcia (*in memoriam*), que sempre me incentivou a ser quem eu sou hoje. E com certeza está muito feliz onde quer que esteja.

AGRADECIMENTOS

Esse doutorado não foi realizado sozinho e precisou de muita ajuda. Seguem então os meus agradecimentos.

Ao Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq) e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio financeiro.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA), ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) e a todos os envolvidos nas coletas realizadas no PELD, pelo apoio logístico e pelos dados usados para desenvolvimento desse trabalho.

A Aldenir, Jocemara e Bete, por todo apoio nas burocracias e pelo carinho que sempre fui recebida.

A minha orientadora Dr.^a Claudia Costa Bonecker, que me respondeu quando pedi pra ser cobrada sobre o andamento da tese, “eu não, confio em você”, que mesmo com uma doutoranda distante e insegura, mandava mensagens “fique tranquila”, “vai dar tudo certo”, “faça tudo no seu tempo”, e no final estava quase me carregando “na cacunda” pra me ajudar a terminar esse doutorado.

A minha coorientadora Dr.^a Bia de Arruda Almeida, que antes deser minha coorientadora, é minha amiga fantástica, dona dos melhores comentários e melhor dançarina de forró da vida. Respondeu minhas mensagens prontamente e sempre estava a postos pra me ajudar no que fosse. Eu tenho certeza que não teria conseguido concluir esse trabalho sem o apoio intelectual e emocional dela.

Ao Laboratório de Ecologia de Zooplâncton e todos os seus integrantes, novos e antigos, é sempre muito feliz estar lá.

A Louizi Braghin, Diogo Amaral e Natália Lacerda, presentes queridos que Maringá me deu.

A Laryssa Pazianoto, minha ruiva, minha irmã, meu amor. Sempre junto comigo.

A minha família, meus pais, irmão, avós, primos e tias, pela preocupação, conselhos, e presença, mesmo distantes.

A José Vítor Botter Fasoli, meu companheiro, na alegria e na tristeza, na saúde e na doença, que aguentou firme todo meu estresse e “aperreio”. Obrigado por se fazer presente nos momentos mais difíceis e por estar junto comemorando os felizes.

Finalizo agradecendo também a minha psicóloga, minha psiquiatra e aos amigos que encontrei na Flor de Lótus, especialmente a Sandra, por estarem me ajudando a aprender a caminhar novamente nesse mundo.

E agradeço a essa tese, escrita a base de lágrimas, madrugadas acordada mesmo na companhia do Rivotril. Foi o melhor que eu pude dar de mim nesse momento, não há dúvidas. Me mostrou que sou capaz de fazer qualquer coisa. Porque fazer um doutorado distante de um laboratório onde todo mundo está conectado fazendo ciência, longe da família e do marido, lidando com as frustrações de estar no concurso dos sonhos, ter o cargo de bióloga em uma

universidade federal, porém devido à má gestão pública, se sentir subutilizada e inútil, não foi nem um pouquinho fácil. Muitas vezes, projetei no doutorado minha frustração profissional, me senti perdida e achei que não ia conseguir. No fim, a tese virou meu refúgio, onde eu me encontrei e sabia o que estava fazendo.

Mas, se não fossem as pessoas que citei ali em cima, nada disso teria sido possível. Deixo aqui registrado o meu muito obrigada!

Outros que contem
Passo por passo:
Eu morro ontem

Nasço amanhã
Ando onde há espaço:
— Meu tempo é quando.

(Vinícius de Moraes)

Diversidade zooplancônica influencia o funcionamento e estabilidade de um ecossistema de planície de inundação neotropical?

RESUMO

A diversidade tem importância para o funcionamento e estabilidade dos ecossistemas devido a segurança que ela fornece contra flutuações ambientais, pois mais espécies garantem que se uma é perdida outra pode substituí-la. Isso pode ser diferente em ambientes com condições adversas. Para o zooplâncton, a velocidade da água pode ser um agente estressante, pois os organismos que compõem essa comunidade são caracterizados por possuírem baixa capacidade de natação e preferirem ambientes lênticos, sendo esses ambientes mais favoráveis ao desenvolvimento e crescimento de suas populações. O zooplâncton tem importância significativa na cadeia trófica por agir como elo trófico ligando produtores primários e outros níveis tróficos superiores. Alguns dos mecanismos propostos buscando entender a relação entre biodiversidade e o funcionamento do ecossistema são a complementariedade de nicho e o efeito de amostragem. A estabilidade é entendida como menor variabilidade temporal da biomassa total, e também pode ser mantida por esses dois mecanismos. As medidas de diversidade são capazes de identificar os mecanismos que estão atuando no ecossistema. Em escala temporal, avaliaram-se as relações do funcionamento e estabilidade do ecossistema com a diversidade, usando a riqueza de espécies, equitabilidade de espécies, riqueza funcional, equitabilidade funcional, divergência funcional e dispersão funcional, para identificar qual dos mecanismos estava atuando, e se houve diferenças entre ambientes lênticos e lóticos. Analisou-se essas relações em 17 anos (2000-2016), em 10 ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná (cinco lênticos e cinco lóticos), usando a biomassa total do zooplâncton como variável substituta da produtividade secundária e a variabilidade temporal da biomassa total zooplancônica para estimativa da estabilidade. A relação diversidade-funcionamento do ecossistema foi mantida nos dois tipos de ambientes pelos dois mecanismos, complementariedade de nicho e efeito de amostragem, indicando uma forte tendência na relação. O uso de diferentes métricas possibilitou que fossem encontrados dois mecanismos pelos quais a diversidade atua no funcionamento do ecossistema. Também foi encontrado que riqueza de espécies influenciou positivamente o funcionamento do ecossistema, indicando que a perda de espécies pode gerar reduções significativas em propriedades agregadas do ecossistema, como a biomassa total da comunidade. Somado a isso, os ambientes lênticos e lóticos apresentaram padrões semelhantes, indicando uma forte tendência na relação entre as métricas de diversidade e do funcionamento do ecossistema. A relação diversidade-estabilidade provavelmente foi mantida por competição interespecífica, apesar de não ter havido assincronia entre as populações, nos ambientes lênticos. Nos ambientes lóticos, a estabilidade foi gerada por uma comunidade com uma maior quantidade de espécies que tiveram abundâncias mais similares, menor dominância, e as espécies tiveram traços mais semelhantes, gerando flutuações populacionais assíncronas. Estudos que buscam avaliar o funcionamento e a estabilidade dos ecossistemas são necessários, principalmente para a conservação dos ecossistemas. Os impactos antrópicos são cada vez mais frequentes, com maior magnitude, e estão mudando as características do *habitat*, alterando processos que afetam o funcionamento e a estabilidade dos ecossistemas. A atenção deve ser principalmente nos trópicos, onde a alta biodiversidade ainda persiste.

Palavras-chave: Diversidade funcional. Zooplâncton. Complementariedade de nicho. Variabilidade temporal. Assincronia. Dinâmica compensatória.

Zooplankton diversity influences the functioning and stability of the ecosystem in a neotropical floodplain?

ABSTRACT

Diversity is important to the functioning and stability of ecosystems because of the security it provides against environmental fluctuations, as more species ensure that if one is lost another can replace it. This may be different in environments with stressful conditions. For zooplankton, water velocity can be a stressful agent, since the organisms that make up this community are characterized by low swimming capacity and prefer lentic environments, and these environments are more favorable to the development and growth of their populations. Zooplankton has significant importance in the trophic chain by acting as a trophic link linking primary producers and other higher trophic levels. Some of the mechanisms proposed to understand the relationship between biodiversity and ecosystem functioning are the niche complementarity and the sampling effect. Stability is understood as less temporal variability of the total biomass, and can also be maintained by these two mechanisms. Diversity measures are able to identify the mechanisms that are acting in the ecosystem. At a temporal scale, ecosystem functioning and stability relationships with diversity were evaluated using species richness, species equitability, functional richness, functional equitability, functional divergence and functional dispersion to identify which mechanisms were working, and if there were differences between lentic and lotic environments. These relationships were analyzed in 17 years (2000-2016) in 10 floodplain environments of the Upper Paraná River (five lentic and five lotic), using total biomass of zooplankton as a substitute variable for secondary productivity, and temporal variability of total zooplankton biomass for stability estimation. The ecosystem diversity-functioning relationship was maintained in both types of environments by the two mechanisms, niche complementarity and sampling effect, indicating a strong trend in the relationship. The use of different metrics made it possible to find two mechanisms by which diversity acts in the functioning of the ecosystem. It was also found that species richness positively influenced ecosystem functioning, indicating that species loss can generate significant reductions in aggregate ecosystem properties, such as total community biomass. Added to this, the lentic and lotic environments presented similar patterns, indicating a strong tendency in the relation between the diversity metrics and the functioning of the ecosystem. The diversity-stability relationship was probably maintained by interspecific competition, although there was no asynchrony among populations in lentic environments. In lotic environments, stability was generated by a community with a greater number of species that had more similar abundances, lower dominance, and the species had more similar traits, generating asynchronous population fluctuations. Studies that seek to evaluate the functioning and stability of ecosystems are necessary, especially for the conservation of ecosystems. Anthropogenic impacts are increasingly frequent, with greater magnitude, and are changing habitat characteristics, changing processes that affect the functioning and stability of ecosystems. The attention must be mainly in the tropics, where high biodiversity still persists.

Keywords: Functional diversity. Zooplankton. Niche complementary. Temporal variability. Asynchrony. Compensatory dynamics.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas *Hydrobiologia* e *Freshwater Biology*.
Disponíveis em:

https://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10750?detailsPage=pltc_i_911058

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

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	16
REFERÊNCIAS	18
2 ASPECTOS DA DIVERSIDADE ZOOPLANCTÔNICA INFLUENCIAM FUNCIONAMENTO DO ECOSISTEMA EM PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL	22
2.1 INTRODUÇÃO.....	23
2.2 MÉTODOS.....	25
2.2.1 Área de estudo	25
2.2.2 Amostragem do zooplâncton	27
2.2.3 Funcionamento do ecossistema	27
2.2.4 Métricas de diversidade	28
2.2.3 Análise dos dados	30
2.3 RESULTADOS	31
REFERÊNCIAS	37
3 DINÂMICA COMPENSATÓRIA NA COMUNIDADE ZOOPLANCTÔNICA É RESPONSÁVEL PELA ESTABILIDADE TEMPORAL DO ECOSISTEMA EM AMBIENTES LÓTICOS	41
3.1 INTRODUÇÃO.....	42
3.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	46
3.2.1 Área de estudo	46
3.2.2 Amostragem do zooplâncton	47
3.2.3 Estabilidade do ecossistema	48
3.2.4 Métricas de diversidade	49
3.2.3 Análise dos dados	51
3.3 RESULTADOS	53
3.4 DISCUSSÃO	54
REFERÊNCIAS	57
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	62
APÊNDICE A – Traços funcionais de espécies zooplanctônicas usados para estimar os índices de diversidade funcional.....	65
APÊNDICE B – Lista de espécies e seus atributos funcionais encontradas nos 10 ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná de 2000 a 2016.....	67
APÊNDICE C – Modelos da análise de GLMMs e selecionados pela função <i>model.avg</i> , do pacote <i>MuMIn</i> no ambiente R.	78

1 INTRODUÇÃO GERAL

A teoria ecológica prevê que a biodiversidade estabiliza e melhora o funcionamento do ecossistema (LOREAU, 2000), pois ela é apontada como um dos principais determinantes da estrutura biológica, dinâmica, funcionamento e estabilidade dos ecossistemas (TILMAN et al., 2014). O funcionamento dos ecossistemas pode ser entendido como o conjunto de processos e funções ecossistêmicas responsáveis pelo fluxo de energia e ciclagem de matéria (NAEEM, 2002; HOOPER et al., 2005). A biodiversidade pode ser capaz de 'assegurar' os ecossistemas contra o declínio no seu funcionamento mantendo uma maior estabilidade, porque mais espécies fornecem uma garantia maior de que algumas manterão seu funcionamento, pois se uma espécie é perdida outra pode substituí-la (YACHI; LOREAU, 1999). O funcionamento do ecossistema está relacionado com as espécies ali presentes e pode variar de acordo com características das espécies que são extintas ou acrescentadas ao ambiente (NAEEM, 2002). Espécies que desempenham funções semelhantes no ecossistema são ditas redundantes (FROST et al., 1995; NAEEM; LI, 1997). Dessa forma, se uma espécie é localmente extinta, a função que ela desempenha no ambiente pode ser compensada pela presença de outra(s) espécie(s). Nesse caso, espera-se que o funcionamento do ecossistema seja mantido. Todavia, a perda de espécies funcionalmente únicas pode gerar alterações irreparáveis no funcionamento do ecossistema (LOREAU et al., 2001).

Alguns dos mecanismos propostos buscando entender a relação entre biodiversidade e o funcionamento do ecossistema (BEF) são baseados na complementariedade de nicho (LOREAU et al., 2001; PETCHEY et al., 2004). Por exemplo, se duas espécies usam de forma diferente os recursos, e esses recursos possuem uma distribuição uniforme em todo o espaço do nicho, há maior complementariedade de nicho, favorecendo o melhor uso dos recursos e aumentando a produção de biomassa (PETCHEY et al., 2004). As medidas de diversidade conseguem testar esses mecanismos, sendo úteis para avaliar o papel da diversidade de espécies no funcionamento e na estabilidade dos ecossistemas (MANSON et al., 2005).

Estudos que buscam avaliar os efeitos da diversidade sobre o ecossistema utilizam diversas métricas de diversidade e de funcionamento do ecossistema. As mais usadas são métricas que incluem apenas informações de presença e abundância das espécies, ou seja, a diversidade taxonômica (NAEEM et al., 2002; CADOTTE et

al.,2011). Contudo, o modo como a diversidade influencia a função do ecossistema depende das características e nichos preenchidos por espécies (CADOTTE et al., 2011). Por isso, avaliar os papéis funcionais das espécies em um ecossistema pode ser mais relevante para se avaliar as funções do ecossistema do que a quantidade de espécies em si (DIAZ; CABIDO, 2001; CADOTTE et al., 2011; ABONYI et al., 2018). Características das espécies que estão relacionadas às suas funções ecológicas, conhecidas como traços funcionais (VIOLLE et al., 2007), podem ser usadas para medir a diversidade funcional (PETCHEY; GASTON, 2002; MOUCHET et al., 2010). Se um ecossistema possui alta diversidade funcional, deve ter melhor funcionamento, independente da riqueza de espécies. Então, se houver variação na diversidade funcional, ela deve ser suficiente para explicar a variação no funcionamento do ecossistema, independente de variação na riqueza de espécies (CADOTTE et al., 2011).

Os efeitos da diversidade sobre a estabilidade do ecossistema são amplamente discutidos desde a década de 50 (MACARTHUR, 1955; MCNAUGHTON, 1977; PIMM, 1984; TILMAN, 1996; LOREAU; DE MAZANCOURT, 2013; TREDENNICK et al., 2017). O conceito de estabilidade pode ser entendido de várias formas, como resistência, resiliência, persistência, variabilidade, uma vez que existem diferentes métricas para medi-la e interpretá-la (IVES; CARPENTER, 2007), aumentando assim a complexidade desse debate, pois não existe ainda nenhum conceito geral que una todas as métricas. Atualmente, grande parte dos trabalhos que busca entender a relação estabilidade-diversidade usa a variabilidade temporal de propriedades agregadas, como biomassa total e abundância total (LOREAU; DE MAZANCOURT, 2008; HECTOR et al., 2010; MORIN et al., 2014; THOMPSON et al., 2015; BROWN et al., 2016). Por isso, foi usada a variabilidade temporal da biomassa total da comunidade como forma de estimar a estabilidade do ecossistema.

Em ambientes impactados ou com condições estressantes, a diversidade pode ter uma importância ainda maior para o funcionamento e estabilidade dos ecossistemas devido a garantia que ela fornece (YACHI; LOREAU, 1999; LOREAU; DE MAZANCOURT, 2013). Para o zooplâncton, a velocidade da água pode ser um agente estressante, pois os organismos que compõem essa comunidade são caracterizados por possuírem baixa capacidade de natação e preferirem ambientes lênticos, sendo esses ambientes mais favoráveis ao desenvolvimento e crescimento de suas populações (AOYAGUI; BONECKER, 2004). O zooplâncton tem importância significativa na cadeia trófica por agir como elo trófico ligando produtores primários e outros níveis

tróficos superiores (ALLAN, 1976). Essa comunidade pode ser capaz de prever mudanças no funcionamento do ecossistema (MELO et al., 2019), sendo interessante o uso do zooplâncton para avaliar a importância da diversidade para funcionamento e estabilidade dos ecossistemas.

Assim, o objetivo foi avaliar as relações do funcionamento e estabilidade do ecossistema com a diversidade, buscando um melhor entendimento dos mecanismos por trás dessas relações, por meio de dois estudos com a comunidade zooplanctônica na planície de inundação do alto rio Paraná. O primeiro estudo buscou saber se as mudanças no funcionamento do ecossistema podem ser explicadas pela variação na diversidade de espécies, e se essas relações são diferentes entre ambientes lóticos e lênticos. O segundo estudo avaliou a relação entre a estabilidade do ecossistema e a diversidade, e investigar o papel da assincronia das populações na estabilidade do ecossistema. Para os dois estudos, foram utilizados dados de ambientes diversificados durante 17 anos (2000-2016) referentes ao programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD – Sítio PIAP). Estudos desse tipo são realizados principalmente com vegetais em ambientes terrestres (HECTOR et al., 2010), ou modelos teóricos (LOREAU; DE MAZANCOURT, 2013), simulações (MORIN et al., 2014), ou ainda em ambientes temperados (THOMPSON et al., 2015; BROWN et al., 2016). Por isso, estudos que abordam esse tema tem grande relevância para ajudar na compreensão da importância da diversidade para a manutenção, funcionamento e estabilidade dos ecossistemas, principalmente para os ambientes tropicais onde a alta biodiversidade ainda persiste (DUDGEON, 2003; AGOSTINHO et al., 2004; BRANDO et al., 2013), porém vem sofrendo sérias ameaças devido a impactos de origem antrópica.

REFERÊNCIAS

- ABONYI, A.; HORVÁTH, Z; PTACNIK, R. Functional richness outperforms taxonomic richness in predicting ecosystem functioning in natural phytoplankton communities. **Freshwater Biology**, v.63, p.178–186, 2008.
- 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. **Ecology and Hydrobiology**, v.4, p.255–256, 2004.
- ALLAN, J. D. The University of Chicago life history patterns in zooplankton. **The University of Chicago Press for the American Society of Naturalists**, v.110, p.165–180, 1976.

- AOYAGUI, A. S. M.; BONECKER, C. C. Rotifers indifferent environments of the Upper Paraná River floodplain (Brazil): richness, abundance and the relationship with the connectivity. **Hydrobiologia**, v.522, p.281-290, 2004.
- BRANDO, P. M.; COE, M. T.; DEFRIES, R.; AZEVEDO, A. A. Ecology, economy and management of an agroindustrial frontier landscape in the southeast Amazon. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, v.368, p.1-9, 2013.
- BROWN, B. L.; DOWNING, A. L.; LEIBOLD, M. A. Compensatory dynamics stabilize aggregate community properties in response to multiple types of perturbations. **Ecology**, v.97, p.2021–2033, 2016.
- CADOTTE, M. W.; CARSCADDEN, K.; MIROTCHNICK, N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. **Journal of Applied Ecology**, v.48, p.1079–1087, 2011.
- DIAZ, S.; CABIDO, M. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v.16, p.646–655, 2001.
- DUDGEON, D. The contribution of scientific information to the conservation and management of freshwater biodiversity in tropical Asia. **Hydrobiologia**, v.500, p.295-314, 2003.
- FROST, T.; CARPENTER, S.; IVES, A.; KRATZ, T. Species compensation and complementarity in ecosystem function. In: Jones CG, Lawton JH Linking species and ecosystems. Chapman and Hall, New York, p. 224–239, 1995.
- HECTOR, A.; HAUTIER, Y.; SANER, P.; WACKER, L.; BAGCHI, R.; JOSHI, J. et al. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. **Ecology**, v.91, p.2213–2220, 2010.
- HOOPER, D. U.; CHAPIN, F. S.; EWEL, J. J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, 75, 3-35, 2005.
- IVES, A. R.; CARPENTER, S. R. Stability and diversity of ecosystems. **Science**, v.317, p.58-62, 2007.
- LOREAU, M.; DE MAZANCOURT, C. Species synchrony and its drivers neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. **The American Naturalist**, vol. 172 (2), p. E48–E66., 2008.
- LOREAU, M.; DE MAZANCOURT, C. Biodiversity and ecosystem stability a synthesis of underlying mechanisms. **Ecology Letters**, v.16, p.106–115, 2013.
- LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. **Oikos**, v.91, p.3–17, 2000.
- LOREAU, M.; NAEEM, S.; INCHAUSTI, P.; BENGTTSSON, J.; GRIME, J. P.; HECTOR, A. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. **Science**, v.294, p.804, 2001.

- MACARTHUR, R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. **Ecology**, v.36, p.533–536, 1955.
- MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D.; LEE, W. G.; WILSON, B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v.111, p.112–118, 2005.
- MCNAUGHTON, S. J. Diversity and Stability of Ecological Communities A Comment on the Role of Empiricism in Ecology. **The American Naturalist**, v.111, p.515–525, 1977.
- MELO, T. X.; DIAS, J. D.; SIMÕES, N. R.; BONECKER, C. C. Effects of nutrient enrichment on primary and secondary productivity in a subtropical floodplain system: an experimental approach. **Hydrobiologia**, v. 827, p.171–181, 2019
- MORIN, X.; FAHSE, L.; DE MAZANCOURT, C.; SCHERER-LORENZEN, M.; BUGMANN, H. Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. **Ecology Letters**, v.17, p.1526–1535, 2014.
- MOUCHET, M.; VILLEGGER, S.; MASON, N.; MOUILLOT, D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v.24, p.867–876, 2010.
- NAEEM, S.; LI, S. Biodiversity enhances ecosystem reliability. **Nature**, v.390, p.507–509, 1997.
- NAEEM, S. Ecosystem consequences of biodiversity loss: The evolution of a paradigm. **Ecology**, v.83, p. 1537–1552, 2002.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v.5, p.402–411, 2002.
- PETCHEY, O. L.; HECTOR, A.; GASTON, K. How do different measures of functional diversity perform? **Ecology**, v.85, p.847–857, 2004.
- PIMM, S. L. The complexity and stability of ecosystems. **Nature**, v.307, p.321–326, 1984.
- THOMPSON, P. L.; BEISNER, B. E.; GONZALEZ, A. Warming induces synchrony and destabilizes experimental pond zooplankton metacommunities. **Oikos**, v.000, p.001–010, 2015.
- TILMAN, D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. **Ecology**, v.77, p.350–363, 1996.
- TILMAN, D.; ISBELL, F.; COWLES, J. W. Biodiversity and ecosystem functioning. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v.45, p.471–493, 2014.
- TREDENNICK, A. T.; DE MAZANCOURT, C.; LOREAU, M.; ADLER, P. B. Environmental responses, not species interactions, determines synchrony of dominant species in semiarid grasslands. **Ecology**, v.98, p.971–981, 2017.

VIOLLE, C.; NAVAS, M.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIERL, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v.116, p.882-892, 2007.

YACHI, S.; LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.96, p.1463–1468, 1999.

2 ASPECTOS DA DIVERSIDADE ZOOPLANCTÔNICA INFLUENCIAM FUNCIONAMENTO DO ECOSISTEMA EM PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL

RESUMO

Um dos principais objetivos das pesquisas sobre a diversidade é entender as consequências de suas variações sobre o funcionamento do ecossistema. O estresse ambiental é um condutor de alterações da diversidade e, portanto, pode ser um fator que também altera o funcionamento do ecossistema. Entretanto, diversidade e funcionamento estão intimamente relacionados, de forma que suas respostas aos estresses não são apenas aditivas, mas sinérgicas e, por isso, esta relação diversidade-funcionamento é considerada uma propriedade emergente do ecossistema. Para o zooplâncton, a velocidade da água pode ser um agente estressante. Foram avaliadas duas hipóteses: variações na diversidade do zooplâncton levam a alterações no funcionamento do ecossistema; e a relação entre a diversidade do zooplâncton e o funcionamento do ecossistema difere entre ambientes lênticos e ambientes lóticos. O estudo foi realizado em ambientes de uma planície de inundação neotropical, com coletas trimestrais, entre 2000-2016. Para estimar a diversidade da comunidade zooplanctônica, foram usadas a riqueza de espécies, equitabilidade de espécies, riqueza funcional, equitabilidade funcional, divergência funcional e dispersão funcional; e para o funcionamento do ecossistema, foi usada a biomassa total do zooplâncton. A diversidade influenciou a biomassa total do zooplâncton, corroborando com a primeira hipótese. Ambientes lênticos e lóticos mostraram relações semelhantes entre diversidade e biomassa total, refutando a segunda hipótese. A variação no funcionamento do ecossistema foi influenciada pela variação na diversidade, e o uso de diferentes métricas possibilitou que fossem encontrados dois mecanismos pelos quais a diversidade atua no funcionamento do ecossistema: complementariedade de nicho e efeito de amostragem atuando mutuamente.

Palavras-chave: zooplâncton; diversidade funcional; complementariedade de nicho; efeito de amostragem.

2.1 INTRODUÇÃO

Um dos principais objetivos das pesquisas sobre a diversidade é entender as consequências da mudança da diversidade para o funcionamento do ecossistema (Tilman et al., 1997; Turnbull et al., 2013). O funcionamento do ecossistema pode ser entendido como o conjunto de processos e funções ecossistêmicas responsáveis pelo fluxo de energia e ciclagem de matéria (Naeem, 2002). Assim, a diversidade é vista como um dos principais determinantes da dinâmica e do funcionamento dos ecossistemas (Tilman et al., 2014), frequentemente, maior diversidade reflete-se em um funcionamento ecossistêmico mais eficiente.

Esse raciocínio se baseia principalmente em dois mecanismos: complementariedade de nicho e efeito de amostragem. O primeiro é baseado na teoria de nicho que prevê que a diversidade de espécies aumentará as taxas de processos ecológicos quando as espécies coexistirem localmente (McNaughton, 1993), resultando da redução da competição interespecífica devido ao particionamento de nicho (Hooper et al., 2005). O particionamento de nicho garante que os recursos limitados sejam usados de maneira "complementar" e, assim, mais recursos são usados quando mais nichos são preenchidos (Cardinale et al., 2000). O segundo mecanismo, o efeito de amostragem, ocorre quando o aumento da diversidade aumenta também a probabilidade de espécies dominantes e funcionalmente importantes estarem presentes no ecossistema (Loreau, 2000; Hooper et al., 2005).

Os benefícios da diversidade para o funcionamento do ecossistema são frequentemente quantificados usando a riqueza de espécies (por exemplo, Spehn et al. 2005), e essa métrica afeta positivamente muitas funções do ecossistema (Loreau, 2000; Tilman et al., 2001; O'Connor et al., 2017). Porém, investigar como outras medidas de

diversidade afetam o funcionamento do ecossistema, por exemplo equitabilidade de espécies, e índices de diversidade funcional, pode levar a um melhor entendimento de como a diversidade atua no ecossistema (Brophy et al., 2017). Avaliar os papéis funcionais das espécies em um ecossistema pode ser mais relevante para se avaliar as funções do ecossistema do que a quantidade de espécies em si (Diaz & Cabido, 2001). Contudo, é improvável que o funcionamento do ecossistema esteja relacionado apenas a uma métrica de diversidade. Provavelmente, haverá questões para as quais cada uma dessas métricas poderá fornecer uma melhor compreensão sobre a relação com o funcionamento do ecossistema (Tilman et al., 2014; Brophy et al., 2017).

O zooplâncton é uma comunidade de grande relevância nos ambientes aquáticos por agir como elo trófico ligando produtores primários e outros níveis tróficos superiores (Allan, 1976). A produção secundária é o que representa tal elo trófico, função ecossistêmica que indica a quantidade de energia que é incorporada pelo zooplâncton por meio do consumo e que está disponível para outros níveis tróficos (Dias et al., 2017). Para a comunidade zooplânctônica, a velocidade da água pode ser um agente estressante, pois os organismos que compõem essa comunidade são caracterizados por possuírem baixa capacidade de natação e preferirem ambientes lênticos, sendo esses ambientes mais favoráveis ao desenvolvimento e crescimento das populações da maioria das espécies (Aoyagui & Bonecker, 2004).

A biomassa total do zooplâncton foi usada como *variável substituta* da produtividade secundária – função ecossistêmica executada pelo zooplâncton. A biomassa foi demonstrada experimentalmente, para este grupo de organismos, como um bom preditor de mudanças no funcionamento do ecossistema (Melo et al., 2019). A diversidade dos consumidores aquáticos tem efeito forte sobre o funcionamento do

ecossistema (estimado como biomassa total da comunidade) do que algas e plantas (O'Connor et al., 2017).

Esse estudo foi norteado por duas hipóteses: (1) variações na diversidade do zooplâncton levam a alterações no funcionamento do ecossistema; (2) a relação entre a diversidade do zooplâncton e o funcionamento do ecossistema difere entre ambientes lênticos (favoráveis ao desenvolvimento dos indivíduos dessa comunidade), e ambientes lóticos (menos favoráveis ao desenvolvimento do zooplâncton). Teve como predição em ambientes lóticos, por serem menos favoráveis, a diversidade atue por meio de mecanismos mais fáceis de serem detectados para manter o funcionamento do ecossistema do que em ambientes lênticos. Então, o objetivo foi usar as diferentes métricas de diversidade e as informações complementares que cada uma é capaz de fornecer para avaliar os mecanismos pelos quais a diversidade influencia o funcionamento do ecossistema (complementariedade de nicho ou efeito de amostragem) nos ambientes lênticos e lóticos. Para isso, foi avaliada a dependência existente entre a biomassa total do zooplâncton e diferentes aspectos da estrutura desta comunidade (riqueza de espécies, equitabilidade de espécies, riqueza funcional, equitabilidade funcional, divergência funcional e dispersão funcional), entre ambientes lênticos e lóticos.

2.2 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) ocupa aproximadamente 802.150 km² e está localizada entre os reservatórios de Porto Primavera (SP) e Itaipu (PR), ambos no rio Paraná. Essa planície é caracterizada por possuir alta biodiversidade (Agostinho et al. 2004; Lansac-Tôhaet al. 2009), e consiste

em vários ambientes aquáticos com diferentes graus de conectividade, incluindo três rios que formam um complexo ecossistema. O rio Paraná é o principal rio desse ecossistema e os rios Ivinhema e Baía são os principais tributários do rio Paraná na planície, ligando-se a jusante da barragem de Porto Primavera. (Figura 1). Nesse ambiente, é desenvolvido desde o ano de 2000 até os dias de hoje o programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD – Sítio PIAP).

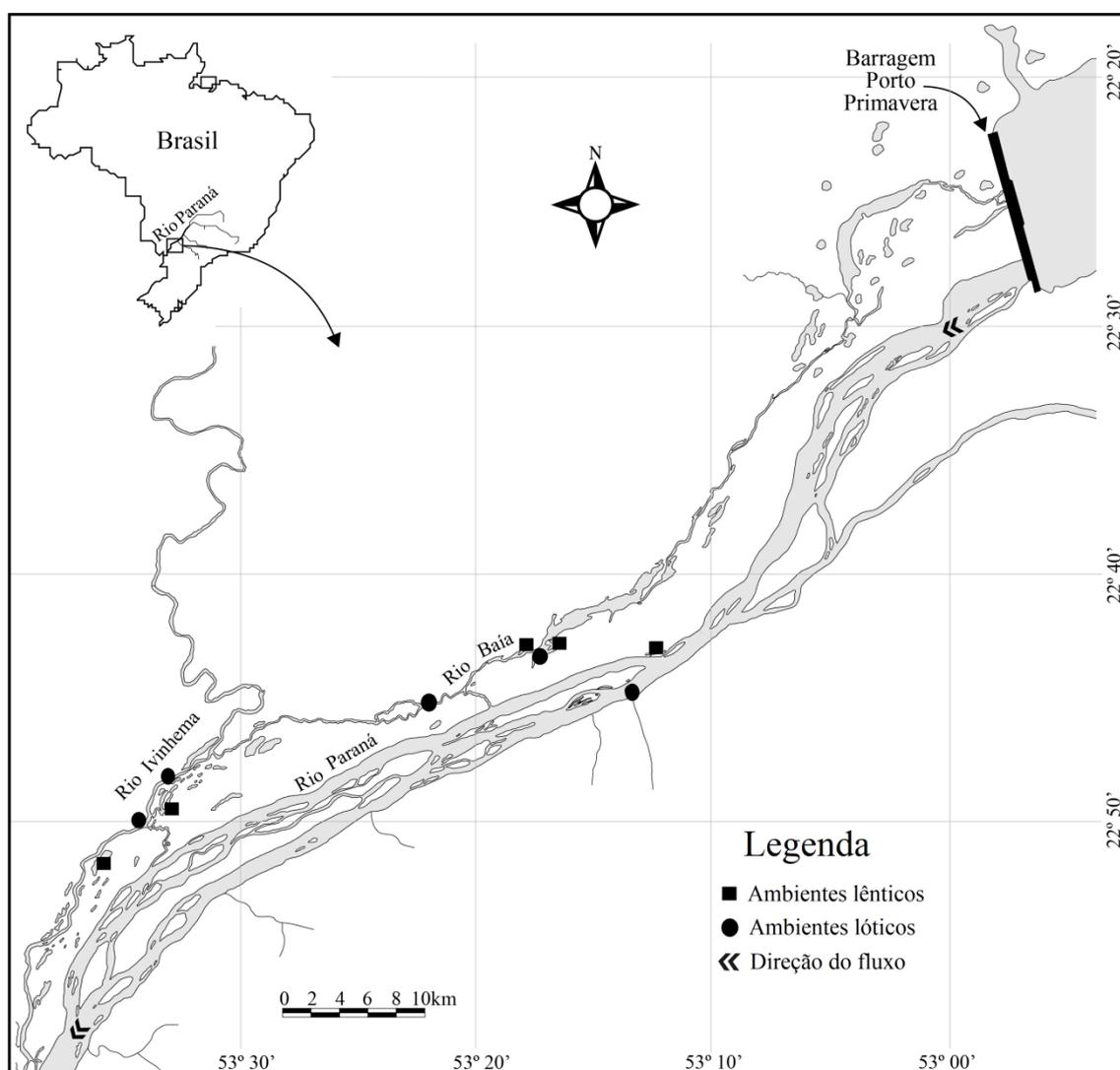


Figura 1. Mapa da planície de inundação do alto rio Paraná com os pontos de amostragem.

2.2.2 Amostragem do zooplâncton

Os dados utilizados foram coletados trimestralmente (em março, junho, setembro e dezembro) entre 2000 e 2016, em 10 ambientes da planície, sendo cinco ambientes lóticos e cinco lênticos. Eventualmente, e para alguns locais, não foram realizadas as quatro coletas anuais. Nestes casos, e apenas para o local em questão, os anos com coleta faltante foram removidos de todas as análises.

As amostras foram sempre obtidas pela manhã, na região limnética, a uma profundidade de 0,5 a 1,5 m. A amostragem foi realizada a partir de um barco em movimento e utilizando uma bomba motorizada e rede de plâncton (68 μ m) para filtrar 600 L de água por amostra (esforço de amostragem padronizado). As amostras foram preservadas em solução de formaldeído (4%) tamponada com carbonato de cálcio. Rotíferos, cladóceros e copépodes foram identificados até o menor nível taxonômico possível utilizando literatura específica (para mais detalhes, Lansac-Tôha et al. 2009). A abundância de indivíduos foi estimada pela análise de um mínimo de três subamostras, equivalente a 10% da amostra total, em uma câmara de Sedgewick-Rafter usando um microscópio óptico. Amostras com poucos indivíduos foram contadas integralmente.

2.2.3 Funcionamento do ecossistema

Devido a dificuldade para estimar a produtividade secundária do zooplâncton para esse conjunto de dados, foi usado a biomassa total do zooplâncton como *proxy* do funcionamento do ecossistema. Para comprovar a eficiência do uso da biomassa, foi realizada uma correlação de Pearson com dados de Melo et al (2019) entre a produtividade secundária e biomassa, mostrando que essas variáveis são altamente correlacionadas (0.94), porque a biomassa de uma comunidade expressa parte da energia líquida disponível para o próximo nível trófico.

A biomassa ($\mu\text{gDW.L}^{-1}$) foi calculada como o produto da densidade e do peso seco individual. O peso seco individual de rotíferos foi estimado usando o biovolume (Ruttner-Kolisko, 1977) para as espécies que tiveram abundância relativa acima de 5% em cada local, devido ao tamanho reduzido desses organismos. Para os microcrustáceos, foram estimadas segundo relações comprimento-peso obtidas em estudos principalmente de regiões tropicais (Dumont et al., 1975; Melão, 1997; Maia-Barbosa & Bozelli, 2005; Santos, 2010; Azevedo et al., 2012). Para cada local, em cada trimestre amostrado, foi calculada a soma das biomassas das espécies ($n = 625$).

2.2.4 Métricas de diversidade

Para representar os diferentes aspectos da diversidade da comunidade zooplanctônica, utilizamos diferentes medidas. Foram estas: riqueza de espécies (SR), equitabilidade de espécies (Eve – Pielou, 1966), riqueza funcional (FRic), equitabilidade funcional (FEve), dispersão funcional (FDis) e divergência funcional (FDiv).

A riqueza de espécies consiste no número de espécies encontrado em cada unidade amostral. A equitabilidade de espécies foi calculada como a razão entre o índice de Shannon e o log da riqueza de espécies. Para calcular os índices de diversidade funcional, foram utilizados traços das espécies de zooplâncton com base em traços funcionais: comprimento médio do corpo, tipo de alimentação, resposta de fuga, tipo de *habitat*, grupo trófico, tipo de reprodução e expectativa de vida. Esses traços incorporam aspectos ecológicos da comunidade e descrevem a resposta dos organismos às condições ambientais e sua influência nos processos ecossistêmicos (Barnett et al., 2007). Para o comprimento corporal, foram usadas médias de medidas registradas em estudos anteriores desenvolvidos na planície de inundação do alto rio Paraná. Um

resumo dos traços e das suas descrições está no Apêndice A e a lista de espécies com seus respectivos traços estão no Apêndice B.

Para calcular os índices de diversidade funcional (FRic, FEve, FDiv e FDis), foram usadas uma matriz de traços por espécie e uma de densidade do zooplâncton, contendo valores de densidade para cada mês de amostragem em cada local. A riqueza funcional (FRic) corresponde ao tamanho do espaço funcional ocupado por uma comunidade e é geralmente correlacionada com a riqueza de espécies (Villéger et al., 2008). A equitabilidade funcional (FEve) representa como a abundância de espécies é distribuída no espaço funcional. A divergência funcional (FDiv) define até que ponto as abundâncias das espécies estão distribuídas em direção às margens do espaço funcional ocupado pela comunidade. A dispersão funcional (FDis) é a dispersão de espécies no espaço de traços e representa a distância média das espécies ao centróide da comunidade, ponderada por suas abundâncias (Laliberté & Legendre, 2010). O uso desses quatro componentes da diversidade funcional permite uma melhor compreensão dos mecanismos por trás da relação entre a diversidade e as funções do ecossistema (Mouchet et al., 2010).

Foi utilizada a distância de Gower (Gower, 1966) para calcular as distâncias funcionais entre pares de espécies, que foi usado tanto traços categóricos quanto contínuos para caracterizar espécies. Em seguida, foi realizada uma análise de coordenadas principais (PCoA, Gower, 1966) sobre a matriz de distância funcional. O espaço funcional foi calculado a partir de uma PCoA calculada a partir de traços de todas as espécies de todos os anos e todos os locais. Os eixos da PCoA resultantes foram usados como novos traços para calcular FRic, FEve, FDiv e FDis (Villéger et al., 2008). Para o cálculo de FRic e FDiv, foram utilizados apenas dois eixos PCoA, pois o número de eixos não pode ser superior ao número de espécies, e alguns locais

apresentaram baixa riqueza de espécies. Este espaço reduzido representou 67% da variabilidade das distâncias da PCoA. A partir dos novos valores de característica e dos dados de abundância das espécies, foram estimados os índices de diversidade funcional. Os índices de diversidade funcional foram calculados com a função *dbFD* do pacote *FD* (Laliberté & Legendre 2010) dentro do ambiente R, versão 3.5.1 (R Core Team, 2018).

2.2.3 Análise dos dados

Modelos lineares mistos generalizados (GLMMs) foram usados para testar se mudanças no funcionamento do ecossistema (biomassa) foram explicadas pela variação na diversidade. Modelos de efeitos mistos permitem a inclusão de um termo aleatório no modelo, que pode ser usado para controlar uma possível pseudoreplicação temporal na amostragem. As amostragens em cada local foram ordenadas de 1 a 66, de acordo com o trimestre coletado, e essa sequência foi usada como termo aleatório em todos os modelos.

A biomassa foi transformada usando $\log_{10}(x+1)$ para reduzir a dispersão dos dados, e para atender os pressupostos de normalidade e homocedasticidade, e os modelos foram construídos com a distribuição Gaussiana (teste de Shapiro-Wilk, $p < 0,05$). Foram construídos modelos biomassa x diversidade, separadamente para ambientes lênticos e lóticos. As medidas de diversidade (SR, Eve, FRic, FEve, FDiv, FDis) foram usadas como variáveis preditoras nos modelos. Inicialmente foi construído um modelo global, com todas as variáveis preditoras, utilizando o pacote *lme4* (Bates et al., 2015), no ambiente R. A partir disso, foram criados modelos com todas as combinações possíveis de variáveis, utilizando a função *dredge* do pacote *MuMIn* (Barton, 2018). Esses modelos foram comparados entre si baseados no critério de seleção de Akaike (AIC). Devido a esse critério, foram selecionados os modelos com $\Delta AIC \leq 2$, que foram

considerados como igualmente plausíveis. Assim, quando mais de um modelo foi considerado como igualmente plausível, foi utilizada uma abordagem de ponderação de modelos (Burnham & Anderson, 2002; Grueber et al., 2011). Essa abordagem leva em consideração a incerteza da modelagem, aumenta a robustez da estimativa dos parâmetros e acessa a importância relativa de cada variável preditora. Nesses casos, foram produzidas estimativas ponderadas dos parâmetros dos modelos selecionados, e em seguida foi calculada a importância relativa de cada variável usando a função *model.avg*, do pacote *MuMIn*. A importância relativa foi calculada a partir da soma dos pesos de Akaike dados a cada modelo selecionado, com peso de zero dado aos modelos onde o parâmetro era ausente (Burnham & Anderson, 2002).

Todas as análises foram realizadas no ambiente R, versão 3.5.1 (R Core Team, 2018).

2.3 RESULTADOS

Um total de 342 espécies foi registrado em todos os anos, em todos os ambientes estudados (Apêndice B). Para os ambientes lênticos, um aumento na dispersão funcional, riqueza de espécies, e riqueza funcional levaram a uma maior biomassa, enquanto que aumentos na equitabilidade de espécies, divergência funcional e equitabilidade funcional levaram a reduções na biomassa do zooplâncton (Tabela 1). A dispersão funcional teve o maior valor estimado, seguido pela equitabilidade de espécies, divergência funcional, riqueza de espécies e equitabilidade funcional (Tabela 1). Riqueza funcional não foi selecionada após a seleção de modelos (Apêndice C).

Tabela 1. Modelo linear misto generalizado para o funcionamento do ecossistema nos ambientes lênticos. O modelo incluiu as amostras como uma variável aleatória. Aqui estão os coeficientes do modelo para as

variáveis independentes (diversidade) selecionadas pelo modelo, os valores de p, intervalo de confiança e importância da variável para o modelo. Em negrito, estão destacadas as variáveis significativas.

	Estimado	Erro padrão	t	p	Intervalo de confiança		Importância
					2.5%	97.5%	
Intercepto	12.77	0.97	13.09	< 0.001	10.86	14.69	
SR	0.04	0.01	3.80	< 0.001	0.02	0.06	1.00
Eve	-4.20	0.72	5.77	< 0.001	-5.62	-2.77	1.00
FRic	0.74	0.51	1.44	0.15	-0.27	1.74	0.55
FEve	-1.99	0.75	2.64	< 0.01	-3.47	-0.51	1.00
FDiv	-5.53	1.07	5.13	< 0.001	-7.65	-3.42	1.00
FDis	17.59	1.99	8.79	< 0.001	13.67	21.51	1.00

Para os ambientes lóticos, somente um modelo foi selecionado, de forma que não foi realizada a ponderação de modelos (Tabela 2). Para estes ambientes, aumentos em riqueza de espécies, riqueza funcional e dispersão funcional levaram a uma maior biomassa, enquanto que aumentos na equitabilidade de espécies, divergência funcional e equitabilidade funcional levaram a reduções na biomassa de zooplâncton (Tabela 2). Assim como nos ambientes lênticos, a dispersão funcional também teve o maior valor estimado, seguido pela riqueza de espécies, riqueza funcional, equitabilidade funcional, divergência funcional e equitabilidade de espécies.

Tabela 2. Modelo linear misto generalizado para o funcionamento do ecossistema nos ambientes lóticos. O modelo incluiu local como uma variável aleatória. Aqui estão os coeficientes do modelo para as variáveis independentes (diversidade) selecionadas pelo modelo. Em negrito, estão destacadas as variáveis significativas.

	Estimado	Erro padrão	t valor
Intercepto	9.97	0.77	13.03
SR	0.06	0.01	6.96
Eve	-4.87	0.53	-9.19
FRic	1.07	0.40	2.68
FEve	-2.39	0.65	-3.68
FDiv	-3.52	0.84	-4.18
FDis	16.71	1.61	10.35

2.4 DISCUSSÃO

A diversidade influenciou a biomassa total do zooplâncton nos dois tipos de ambientes, corroborando com a primeira hipótese. Maiores valores de riqueza de espécies (SR) e na dispersão funcional (FDis), além de menores valores de equitabilidade de espécies (Eve), equitabilidade funcional (FEve) e divergência funcional (FDiv), foram relacionadas com uma alta biomassa total do zooplâncton. Ambientes lênticos e lóticos mostraram relações semelhantes entre diversidade e biomassa, refutando a segunda hipótese. A única diferença entre os dois tipos de ambiente foi relativo à riqueza funcional, que explicou variação na biomassa total do zooplâncton apenas em ambientes lóticos.

Para os dois ambientes, a dispersão funcional (FDis) teve o maior poder de explicação. Aumentos em FDis levaram ao aumento na biomassa total do zooplâncton, interferindo no funcionamento do ecossistema, indicando que a abundância de espécies com valores de traço mais diferentes ou espécies funcionalmente distintas, tiveram maior influência sobre o funcionamento ecossistêmico nos dois ambientes, lênticos e lóticos (Laliberté & Legendre, 2010; Mouillot et al., 2013).

Assim como FDis, o aumento na riqueza de espécies nos dois ambientes e em FRic, apenas nos lóticos, também levaram a aumento na biomassa do zooplâncton. Em conjunto (FDis e riqueza, ou FRic), os resultados indicam que houve um aumento no espaço funcional, indicando alta diferenciação de nicho, onde mais espécies que são funcionalmente mais diferentes aumentaram a biomassa, influenciando positivamente o funcionamento do ecossistema, devido a complementariedade de nicho (Loreau, 2000; Cardinale et al., 2000; Cadotte, 2017).

Baixos valores de equitabilidade de espécies, equitabilidade funcional e divergência funcional explicaram altos valores de biomassa total nos dois ambientes. Uma baixa equitabilidade de espécies indica alta dominância de espécies e pode estar relacionada à uma vantagem competitiva. Se uma espécie possui altos valores de abundância quando comparada com outras espécies, pode significar que ela é uma competidora mais eficiente e consegue aumentar sua abundância, diferente das outras espécies (Rohr et al., 2016). Como a biomassa total é diretamente relacionada com abundância total das espécies, baixos valores de equitabilidade de espécies explicando altos valores de biomassa total do zooplâncton, indicam que essa alta biomassa foi gerada por poucas espécies. Baixos valores de equitabilidade funcional levaram a altos valores na biomassa do zooplâncton. Então, uma ocupação menos uniforme da abundância de espécies no espaço funcional gerou uma maior biomassa (Manson et al., 2005). Portanto, esse resultado indica que alguns nichos ocupados estão com altas abundâncias e outros com baixa, corroborando com o mesmo resultado indicado pela equitabilidade de espécies.

Os baixos valores de divergência funcional foram relacionados com altos valores de biomassa total. Uma comunidade com divergência funcional baixa indica que as espécies mais abundantes possuem traços funcionais mais semelhantes (Manson et al., 2005). Então, houve uma baixa diferenciação de nicho entre as espécies do zooplâncton, e as espécies mais abundantes foram muito semelhantes funcionalmente e, provavelmente, competiram fortemente (Mouchet et al., 2010).

Os altos valores de dispersão funcional – métrica que teve o maior poder de explicação sobre a relação entre a diversidade e a biomassa total nos dois tipos de ambientes – e de riqueza de espécies relacionados a uma alta biomassa total do zooplâncton sugerem que houve diferenciação temporal de nicho, gerando uma

complementariedade entre as espécies, principalmente nos ambientes lóticos, onde riqueza funcional também levou a um aumento na biomassa. A complementariedade pode gerar aumento na biomassa total da comunidade, porque mudanças na biomassa de certas espécies são compensadas por mudanças opostas na biomassa de outras (Frost et al., 1995; Havens & Carlson, 1998).

Baixos valores de equitabilidade taxonômica, equitabilidade funcional e divergência funcional sugerem forte competição, alta dominância de espécies e de traços funcionais na comunidade zooplanctônica, que poderia ter gerado uma baixa eficiência no uso dos recursos. Porém, as reduções nos valores dessas variáveis estiveram relacionadas com aumentos na biomassa total do zooplâncton por meio do mecanismo conhecido como efeitos de amostragem. Os efeitos de amostragem podem determinar os padrões de produção de biomassa, porque uma ou poucas espécies competitivamente superiores, possuindo características que lhe proporcionem uma vantagem, acabam sendo responsáveis por maior produção de biomassa (Hooper et al., 2005; Cadotte, 2017). Nesse caso, há uma dominância de uma ou poucas espécies na comunidade que são capazes de manter o funcionamento do ecossistema (Loreau, 2000). Todavia, este traço dominante não precisa ser representado por uma única espécie e a presença desse traço deve ser associada ao efeito de amostragem (Cadotte, 2017).

É lógico pensar que o aumento da função do ecossistema é impulsionado apenas por diferenças de nicho (Cardinale et al., 2013), mas esse pensamento ignora que espécies altamente competitivas com alta aptidão podem fornecer mais funções do que diversas associações com menor aptidão. A complementariedade de nicho e os efeitos de amostragem não são necessariamente mutuamente exclusivos: pode haver um *continuum*, variando da probabilidade de amostrar uma espécie dominante até a

probabilidade de selecionar várias espécies complementares (Loreau, 2000; Hooper et al., 2005). Cenários intermediários envolvem complementaridade entre conjuntos particulares de espécies ou grupos funcionais, ou dominância de subconjuntos particulares de espécies complementares (Loreau et al., 2001). Os dois mecanismos que tentam explicar como a biodiversidade atua no funcionamento do ecossistema são implicitamente ligados à coexistência das espécies (via diferenças de nicho) e exclusão competitiva (via diferenças de aptidão), respectivamente (Turnbull et al., 2013; Cadotte, 2017). Comunidades com maior diversidade têm maior probabilidade de incluir uma espécie dominante ou uma combinação de espécies que são complementares e diferenças na alocação de recursos, eficiência do uso de recursos e a quantidade de diferença em traços funcionais entre as espécies poderiam modificar os efeitos complementares e de amostragem (Hooper et al., 2005).

Foi encontrado que a variação no funcionamento do ecossistema foi influenciada pela variação na diversidade, e que o uso de diferentes métricas possibilitou que fossem encontrados dois mecanismos pelos quais a diversidade atua no funcionamento do ecossistema. Também foi visto que riqueza de espécies influenciou positivamente o funcionamento do ecossistema, indicando que a perda de espécies pode gerar reduções significativas em propriedades agregadas do ecossistema, como a biomassa total da comunidade. Somado a isso, os ambientes lênticos e lóticos apresentaram padrões semelhantes, indicando uma forte tendência na relação entre as métricas de diversidade e do funcionamento do ecossistema. Porém, o fato de que nos ambientes lóticos todas as métricas de diversidade usadas foram capazes de captar alterações na biomassa total, inclusive a riqueza funcional, pode indicar que nesses ambientes a relação diversidade- funcionamento do ecossistema é mais fácil de ser observada. Complementariedade de nicho e efeito de amostragem foram responsáveis por essa relação, podendo inferir que

a complementariedade de nicho pode ter sido mais importante, principalmente para os ambientes lóticos.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, & L. C. Gomes, 2004. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology and Hydrobiology* 4:255–256.
- Allan, J. D., 1976. The University of Chicago life history patterns in zooplankton. *The University of Chicago Press for the American Society of Naturalists* 110:165–180.
- Aoyagui, A. S. M., C. C. Bonecker, 2004. Rotifers indifferent environments of the Upper Paraná River floodplain (Brazil): richness, abundance and the relationship with the connectivity. *Hydrobiologia* 522:281–290.
- Azevedo, F., J. D. Dias, L. Braghin & C. C. Bonecker, 2012. Length–weight regressions of the microcrustacean species from a tropical floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia* 24: 1–11.
- Barnett, A. J., K. Finlay & B. E. Beisner, 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: Towards a trait-based classification. *Freshwater Biology* 52: 796–813.
- Barton, K., 2016. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.42.1. [available on internet at <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>].
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, S. Walker, R. Christensen, et al., 2015. lme4: Linear, generalized linear, and nonlinear mixed models. R package version 1.1-18-1. [available on internet at <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>]
- Brophy, C., A. Dooley, L. Kirwan, J. A. Finn, J. McDonnell, et al, 2017. Biodiversity and ecosystem function: making sense of numerous species interactions in multi-species communities. *Ecology* 98(7): 1771–1778.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd Edition, Springer-Verlag, New York.
- Cadotte, M. W., 2017. Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms. *Ecology Letters* 20: 989–996.

- Cardinale, B. J., K. Nelson & M. Palmer, 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos* 91: 175–183.
- Cardinale, B. J., K. Gross, K. Fritschie, P. Flombaum, J. W. Fox, et al., 2013. Biodiversity simultaneously enhances the production and stability of community biomass, but the effects are independent. *Ecology* 94(8): 1697–1707.
- Dias, J., M. R. Miracle, & C. C. Bonecker, 2017. Do water levels control zooplankton secondary production in Neotropical floodplain lakes? *Fundamental and Applied Limnology* 190: 49-62.
- Diaz, S., & M. Cabido, 2001. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.
- Dumont, H. J., I. Van De Velde & S. Dumont, 1975. Dry weight estimate of biomass in a selection of cladocera, copepod and rotifera from plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 1: 75–97.
- Frost, T., S. Carpenter, A. Ives & T. Kratz, 1995. Species compensation and complementarity in ecosystem function. In: Jones CG, Lawton JH Linking species and ecosystems. Chapman and Hall, New York, p. 224–239.
- Gower, J. C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53:325–338.
- Grueber, C. E., S. Nakagawa, R. J. Laws, & I. G. Jamieson, 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24:699–711.
- Havens, K. E., & R. E. Carlson, 1998. Functional complementarity in plankton communities along a gradient of acid stress. *Environmental Pollution* 101:427–436.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, et al., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Laliberté, E., & P. Legendre, 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299-305.
- Lansac-Tôha, F. A., C. C. Bonecker, L. F. Velho, N. R. Simões, J. D. Dias, et al., 2009. Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain:

- interannual variation from long-term studies. *Brazilian Journal of Biology* 69:539–549.
- Loreau, M., 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91:3–17.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, et al., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294:804–808.
- Maia-Barbosa, P. M. & R. L. Bozelli, 2005. Length-weight relationships for five Cladoceran species in an Amazonian lake. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48:303–308.
- Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee, & B. Wilson, 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112–118.
- McNaughton, S. J., 1993. Biodiversity and function of grazing ecosystems. Pages 361–383 in: *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Melão, M. G. G. (1999). Desenvolvimento e aspectos reprodutivos dos cladóceros e copépodos de águas continentais brasileiras. In Pompêo, M. L. M. (Ed.), *Perspectivas na Limnologia do Brasil* (chapter 3). São Luís, MA: Gráfica e Editora União.
- Melo, T. X., J. D. Dias, N. R. Simões, & Bonecker, C. C., 2019. Effects of nutrient enrichment on primary and secondary productivity in a subtropical floodplain system: an experimental approach. *Hydrobiologia* 827: 171–181.
- Mouchet, M. A., S. Villeger, N. W. H. Mason, & D. Mouillot, 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24:867–876.
- Mouillot, D., D. R. Bellwood, C. Baraloto, J. Chave, R. Galzin, et al, 2013. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLoS Biology* 11:e1001569.
- Naeem, S. Ecosystem consequences of biodiversity loss: The evolution of a paradigm. *Ecology*, v.83, p. 1537–1552, 2002.
- O'Connor, M. I., A. Gonzalez, J. E. K. Byrnes, B. Cardinale, J. E. Duffy, et al., 2017. A general biodiversity–function relationship is mediated by trophic level. *Oikos*, 126, 18–31.

- Pielou, E. C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collection. *Journal of Theoretical Biology* 13:131-144.
- R Development Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rohr et al, 2016. Persist or Produce: A Community Trade-Off Tuned by Species Evenness. *The American Naturalist* 188.
- Ruttner-Kolisko, A. (1977). Suggestions for biomass calculations of plankton rotifers. *Archive für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse Limnologie*, 8, 71-76.
- Santos, R. M. (2010). Estrutura das comunidades fitoplanctônica e zooplanctônica, com ênfase na produção secundária do zooplâncton, e fatores ambientais relacionados nos reservatórios do Baixo Rio Tietê, SP. Thesis, Federal University of São Carlos, São Paulo, SP.
- Spehn, E. M., et al. 2005. Ecosystem effects of the manipulation of plant diversity in European grasslands. *Ecological Monographs* 75:37–63.
- Tilman D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, E. Siemann, 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277:1300.
- Tilman D, P. B. Reich, J. M. H. Knops, D. Wedin, T. Mielke, C. Lehman, 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294:843–45.
- Tilman, D., F. Isbell, F. W. Cowles, 2014. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45:471-493.
- Turnbull L. A., J. M. Levine, M. Loreau, A. Hector, 2013. Coexistence, niches and biodiversity effects on ecosystem functioning. *Ecology Letters* 16: 116–127.
- Villéger, S., N. Mason, D. Mouillot, 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology, *Ecology* 89:2290-2301.

3 DINÂMICA COMPENSATÓRIA NA COMUNIDADE ZOOPLANCTÔNICA É RESPONSÁVEL PELA ESTABILIDADE TEMPORAL DO ECOSISTEMA EM AMBIENTES LÓTICOS

RESUMO

1. A diversidade exerce influência sobre a estabilidade dos ecossistemas. Nesse trabalho, foi usada a variabilidade temporal da biomassa total como inverso da estabilidade temporal do ecossistema. A estabilidade pode ser gerada devido as respostas diferentes de diferentes espécies à variação nos seus ambientes, levando à flutuações populacionais diferentes entre si e compensando uma a outra ao longo do tempo, reduzindo então a variabilidade da biomassa total, processo chamado de dinâmica compensatória. Quanto maior a diversidade, maior a possibilidade de existirem flutuações populacionais.

2. A velocidade da água é um fator estressante para o zooplâncton, então o zooplâncton de ambientes lênticos e lóticos foi usada para testar se aumentos na diversidade da comunidade levam ao aumento da estabilidade do ecossistema, e se essa estabilidade é gerada por dinâmica compensatória da biomassa total da comunidade zooplanctônica, especialmente nos ambientes lóticos.

3. O estudo foi realizado em ambientes de uma planície de inundação neotropical, com coletas trimestrais, entre 2000-2016. A estabilidade foi estimada como o inverso da variabilidade temporal da comunidade, e usou-se o índice de sincronia para avaliar se houve dinâmica compensatória.

4. Nos ambientes lênticos, a estabilidade pode ter sido gerada por competição interespecífica, apesar da sincronia não ter sido significativa. Nos ambientes lóticos, a estabilidade foi gerada por uma comunidade com uma maior quantidade de espécies que tiveram abundâncias mais similares, menor dominância, e traços mais semelhantes, gerando flutuações populacionais assíncronas.

5. Avaliar a estabilidade dos ecossistemas é necessário, principalmente para a conservação, ainda mais nos trópicos onde a alta biodiversidade ainda persiste. Muitas atividades antrópicas estão mudando as características do *habitat*, gerando a perda de espécies e alterando processos que afetam o funcionamento e a estabilidade dos ecossistemas.

Palavras-chave:Diversidade funcional, planície de inundação, assincronia, variabilidade temporal, GLMM.

3.1 INTRODUÇÃO

É amplamente aceito que a diversidade exerce influência sobre a estabilidade do ecossistema (MacArthur, 1955; McNaughton, 1977; Pimm, 1984; Tilman, 1996; Loreau & de Mazancourt, 2013; Tredennick et al., 2017). O conceito de estabilidade pode ser entendido como resistência, resiliência, persistência e/ou variabilidade, uma vez que existem diferentes formas de medir e interpretar (Ives & Carpenter, 2007), aumentando assim a complexidade desse debate, pois não existe ainda nenhum conceito geral que una todas as métricas. Atualmente, grande parte dos trabalhos que busca entender a relação diversidade-estabilidade usa a variabilidade temporal da biomassa total ou abundância total para estimar a estabilidade temporal (Loreau & de Mazancourt, 2008; Hector et al., 2010; Morin et al., 2014; Thompson et al., 2015; Brown et al., 2016). Usando essa métrica, a estabilidade resulta da menor variabilidade das populações ao longo do tempo, e tem importância para a manutenção do ecossistema, garantindo, por meio das flutuações populacionais a manutenção do fluxo de energia e ciclagem de nutrientes, a ponto de que baixas amplitudes não sejam capazes de gerar extinções locais por essas populações não conseguirem se estabelecer (Loreau & de Mazancourt, 2013).

Apesar da relação diversidade-estabilidade ter norteado a maioria dos estudos sobre a estabilidade (Hutchinson, 1959; Tilman & Downing, 1994; Tilman et al., 1998; McCann, 2000; Cottingham et al., 2001; Ives & Carpenter, 2007; Ptacnik et al., 2008; Fowler et al., 2012; Gross et al., 2014), ainda não foi possível estabelecer com exatidão

quais os mecanismos da diversidade podem ter efeito estabilizador no ecossistema (Ives & Carpenter, 2007; Loreau & de Mazancourt, 2013).

A diversidade tem grande importância para a estabilidade dos ecossistemas por causa do seu potencial para tamponar os processos ecossistêmicos contra variações nas condições ambientais (Yachi & Loreau, 1999; Hector et al., 2010; Tredennick et al., 2017). Isto ocorre porque a diferenciação temporal de nicho promove diferentes espécies respondem diferentemente à variação nos seus ambientes, e por conseguinte, gerando flutuações populacionais diferentes entre si e compensando uma a outra ao longo do tempo, levando a estabilidade do ecossistema (Loreau & de Mazancourt, 2008).. Essa compensação pode reduzir a variabilidade da biomassa total ou abundância total, o que significa um aumento na estabilidade temporal (Loreau & de Mazancourt, 2008; Hector et al. 2010). Isso porque biomassa total ou abundância total são propriedades agregadas, características de uma comunidade ou ecossistema que são produtos da maioria ou de todas as espécies no sistema (Brown et al., 2016). Alguns mecanismos são capazes de tornar mais estáveis estas propriedades agregadas ao longo do tempo em resposta à variação ambiental, entre eles, a dinâmica compensatória é um dos mais discutidos (Gonzalez & Loreau, 2009; Loreau & de Mazancourt, 2013; Brown et al., 2016).

A dinâmica compensatória ou dinâmica assíncrona (Gonzalez & Loreau, 2009) ocorre quando covariâncias negativas entre as espécies estabilizam as propriedades agregadas, de tal forma que uma diminuição na abundância, biomassa ou função de uma espécie é compensada por aumentos na abundância, biomassa ou função de outras espécies (Figura 1 – Loreau & de Mazancourt, 2013; Brown et al., 2016). Essa dinâmica pode ser afetada pela diversidade, pois é mais provável que em uma comunidade mais diversa, existam espécies ou funções que respondam de maneiras diferentes às

condições ambientais, reduzindo a sincronia e aumentando a estabilidade (Yachi & Loreau, 1999; Tredennick et al., 2017). A assincronia das respostas das espécies às flutuações ambientais pode ser o fator chave que impulsiona o efeito estabilizador da diversidade nas propriedades dos ecossistemas (Ives et al., 1999; Loreau & de Mazancourt, 2008; Loreau et al., 2001).

Para que haja assincronia, as espécies devem ter diferenciação temporal de nichos, diferentes preferências por fatores ambientais bióticos ou abióticos, como temperatura, concentração de oxigênio e recursos. Essas diferenças nos nichos fundamentais das várias espécies geram respostas assíncronas às flutuações ambientais que, por sua vez, tendem a gerar dinâmicas populacionais assíncronas, gerando por fim maior estabilidade das propriedades agregadas do ecossistema (Loreau et al., 2001; Loreau & de Mazancourt, 2013).

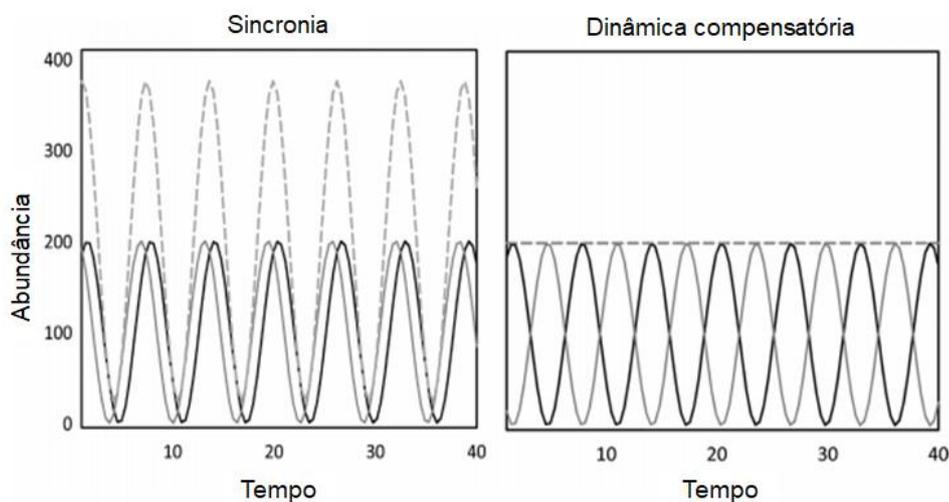


Figura 1. Efeitos de uma dinâmica síncrona e da dinâmica compensatória. A linha preta representa espécie 1, a linha cinza representa espécie 2, e a linha tracejada representa a soma das abundâncias das espécies. Embora a variação populacional em cada cenário seja exatamente a mesma, a comunidade ou ecossistema é estabilizado no cenário da dinâmica compensatória devido a covariâncias negativas entre as espécies. O eixo y está representado como abundância, mas pode ser biomassa, função, etc. Valores usados apenas para ilustração. Figura adaptada de Brown et al., 2016.

A dinâmica compensatória é um mecanismo capaz de manter a estabilidade do ecossistema relatado em vários estudos (Tilman, 1996; Gonzalez & Loreau, 2009; Steiner et al., 2011; Morante-Filho et al., 2018). Downing et al. (2008) e Brown et al. (2016) mostraram que a dinâmica compensatória nas populações das espécies do zooplâncton foi capaz de estabilizar o ecossistema frente a flutuações ambientais e vários tipos de perturbações.

A comunidade zooplanctônica funciona como elo trófico ligando produtores primários e outros níveis tróficos superiores, e devido a isso tem grande relevância nos ambientes aquáticos (Allan, 1976). Este papel como elo trófico gera a produtividade secundária, que representa a quantidade de energia que é incorporada pelo zooplâncton por meio do consumo e que está disponível para outros níveis tróficos (Dias et al., 2017). Os organismos que compõem essa comunidade são caracterizados por possuírem baixa capacidade de natalidade e o seu crescimento populacional é favorecido em ambientes lênticos, devido, entre outros fatores, a menor velocidade da água (Aoyagui & Bonecker, 2004). Então, a velocidade da água nos ambientes lóticos representa um fator estressante para o zooplâncton (Aoyagui & Bonecker, 2004), e a diversidade da comunidade nesses ambientes pode ter uma influência diferente sobre a estabilidade quando comparada com a de ambientes lênticos. Isso pode ocorrer porque o estresse gera uma redução na diversidade, devido a diminuição das abundâncias relativas e extinções locais (Thompson et al., 2015). Como resultado, espera-se um aumento da variabilidade da biomassa total da comunidade, aumentando a assincronia entre as populações e reduzindo a estabilidade temporal (Yachi & Loreau, 1999).

Diante das incertezas acerca da relação diversidade-estabilidade e a importância dessa relação em ambientes estressantes, o uso de um conjunto de métricas de diversidade, unindo medidas mais tradicionais, como a riqueza de espécies e medidas de

diversidade funcional, pode fornecer mais informações a respeito dessa relação. Provavelmente, há questões para as quais cada uma dessas métricas poderá fornecer uma melhor compreensão sobre a relação com a estabilidade do ecossistema (Tilman et al., 2014; Brophy et al., 2017). O uso dessas métricas juntas pode permitir uma melhor compreensão dos mecanismos por trás da relação entre a diversidade e a estabilidade (Mouchet et al., 2010).

Foram testadas duas hipóteses: i) aumentos na diversidade da comunidade zooplanctônica levam ao aumento da estabilidade do ecossistema, e ii) essa estabilidade é gerada por dinâmica compensatória da biomassa total da comunidade zooplanctônica. Para isso, a estabilidade do ecossistema foi estimada como o inverso da variabilidade temporal da biomassa total da comunidade, e as métricas de diversidade foram riqueza de espécies, equitabilidade de espécies, riqueza funcional, equitabilidade funcional, divergência funcional e dispersão funcional.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

A planície de inundação do alto rio Paraná (22°40'-22°50'S; 53°10'-53°24'W) está localizada entre os reservatórios de Porto Primavera (SP) e Itaipu (PR), e representa o último trecho livre de barramentos do rio Paraná. Esta planície ocupa aproximadamente 802.150 km² e é caracterizada por sustentar alta biodiversidade (Agostinho et al., 2004), incluindo alta diversidade de zooplâncton (rotíferos, cladóceros e copépodes), com 541 espécies descritas (Lansac-Tôha et al., 2009). Nessa planície é desenvolvido o programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD – Sítio PIAP), desde o ano de 2000. Baseado nesse banco de dados foram selecionados 10 ambientes, cinco lênticos e cinco lóticos, para responder as perguntas desse estudo (Figura 2).

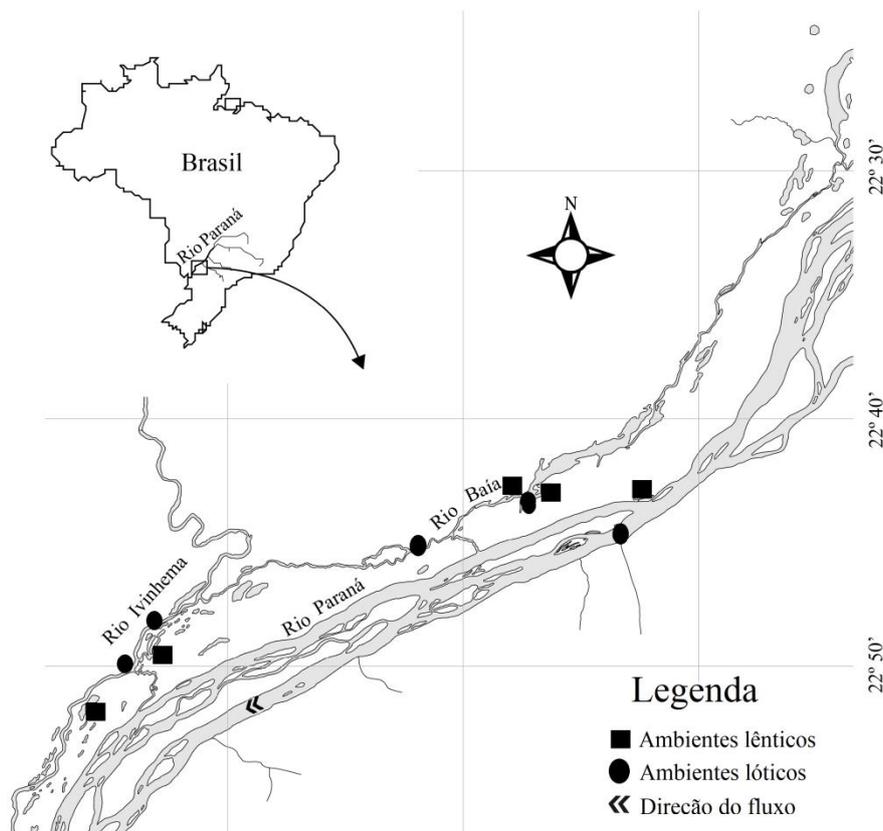


Figura 2. Mapa da planície de inundação do alto rio Paraná com os pontos de amostragem.

3.2.2 Amostragem do zooplâncton

O zooplâncton foi amostrado nos 10 ambientes (cinco lóticos e cinco lênticos) trimestralmente (em março, junho, setembro e dezembro) de 2000 a 2016, para captar a variabilidade da comunidade. Eventualmente, e para alguns locais, não foram realizadas as quatro coletas anuais. Nestes casos, e apenas para o local em questão, os anos com coleta faltante foram removidos de todas as análises. As amostras foram obtidas pela manhã, na região limnética, a uma profundidade de 0,5 a 1,5 m, utilizando uma bomba motorizada e rede de plâncton (68 μ m) para filtrar 600 L de água por amostra (esforço de amostragem padronizado). As amostras foram preservadas em solução de formaldeído (4%) tamponada com carbonato de cálcio. Rotíferos, cladóceros e

copépodes foram identificados até o menor nível taxonômico possível utilizando literatura específica (para mais detalhes, veja Lansac-Tôha et al., 2009). A abundância de indivíduos foi estimada pela análise de um mínimo de três subamostras, equivalente a 10% da amostra total, em uma câmara de Sedgewick-Rafter usando um microscópio óptico. Amostras com poucos indivíduos foram contadas integralmente.

3.2.3 Estabilidade do ecossistema

A estabilidade temporal (TS) foi quantificada para cada ano (17 anos – $n = 156$) (Lehman & Tilman, 2000, Morin et al., 2014): $TS = \mu / \sigma$, onde μ e σ são respectivamente a média e o desvio padrão da biomassa das espécies nas quatro amostragens em um ano. Essa estabilidade temporal é o inverso da variabilidade temporal da comunidade (coeficiente de variação de biomassa total).

Para testar se a estabilidade temporal foi explicada pela assincronia das populações, foi usada uma medida padronizada de sincronia de espécies em comunidades multiespecíficas. Foi estimada a sincronia temporal da comunidade usando o índice de sincronia de Loreau & de Mazancourt, 2008:

$$\varphi_c = \frac{\sigma_c^2}{(\sum_{i=1}^n \sigma_i)^2}$$

onde σ_c^2 é a variância na biomassa total da comunidade e σ_i é o desvio padrão na biomassa da espécie i em uma comunidade com n espécies. φ_c varia de 0 (assincronia perfeita) a 1 (sincronia perfeita). A vantagem dessa medida é que ela é prontamente aplicada a dados empíricos, porque é simples e não faz nenhuma suposição específica sobre a magnitude, distribuição das abundâncias e variâncias das espécies.

A sincronia foi calculada para cada ano, em cada local usando a função *community.sync* do pacote *synchrony* (Gouhier & Guichard, 2014) no ambiente R, versão 3.5.1 (R Core Team, 2018).

3.2.4 Métricas de diversidade

As métricas de diversidade usadas foram riqueza de espécies (SR), equitabilidade (Eve – Pielou, 1966), e os índices de diversidade funcional, riqueza funcional (FRic), equitabilidade funcional (FEve), dispersão funcional (FDis) e divergência funcional (FDiv). A riqueza de espécies consistiu no número de espécies encontrado em cada amostra. A equitabilidade foi calculada como a razão entre o índice de Shannon e o log da riqueza de espécies de cada ano.

Para calcular a diversidade funcional, foram criadas categorias para as espécies de zooplâncton com base em traços funcionais: comprimento médio do corpo, tipo de alimentação, resposta de fuga, tipo de *habitat*, grupo trófico, tipo de reprodução e expectativa de vida. Esses traços incorporam aspectos ecológicos da comunidade e descrevem a resposta dos organismos às condições ambientais e sua influência nos processos ecossistêmicos (Barnett et al., 2007). Para o comprimento corporal, foram usadas médias de medidas registradas em estudos anteriores desenvolvidos na planície de inundação do alto rio Paraná. Um resumo dos traços e das suas descrições está no Apêndice A e a lista de espécies com os traços está no Apêndice B.

Para o cálculo dos índices de diversidade funcional, foram usadas uma matriz de traços e uma de densidade de espécies do zooplâncton, que consistiu na densidade média de cada espécie, para cada ano. Foram calculados os seguintes índices: riqueza funcional (FRic) – quantidade de espaço de nicho preenchido por espécies na

comunidade; equitabilidade funcional (FEve) – uniformidade de distribuição de abundância no espaço de nicho preenchido; divergência funcional (FDiv) – grau em que a distribuição de abundância no espaço de nicho maximiza a divergência de caracteres funcionais dentro da comunidade; e dispersão funcional (FDis) – dispersão de espécies no espaço de traços representada pela distância média das espécies ao centroide da comunidade, ponderada por suas abundâncias (Figura 3 – Villéger et al., 2008, Laliberté & Legendre, 2010). O uso desses quatro componentes juntos permite uma melhor compreensão dos mecanismos por trás da relação entre a diversidade e as funções do ecossistema (Mouchet et al., 2010).

O espaço funcional foi calculado a partir de uma PCoA calculada com a matriz de traços funcionais de todas as espécies de todos os anos e todos os locais. Foi usada a distância de Gower (Gower, 1966) para calcular as distâncias funcionais entre pares de espécies, pois foi usado tanto traços categóricos quanto contínuos para caracterizar espécies. Em seguida, foi realizada uma análise de coordenadas principais (PCoA, Gower, 1966) sobre a matriz de distância funcional. Os eixos da PCoA resultantes são usados como as novas "características" para calcular FRic, FEve, FDiv e FDis (Villéger et al., 2008). Para o cálculo de FRic e FDiv, foram utilizados 4 eixos PCoA. Este espaço reduzido representou 81% da variância total das distâncias da PCoA. Os novos valores de características das espécies (eixos da PCoA) foram ponderados pelas abundâncias das espécies. Os índices de diversidade funcional foram calculados com a função *dbFD* do pacote *FD* (Laliberté & Legendre, 2010) dentro do ambiente R, versão 3.5.1 (R Core Team, 2018).

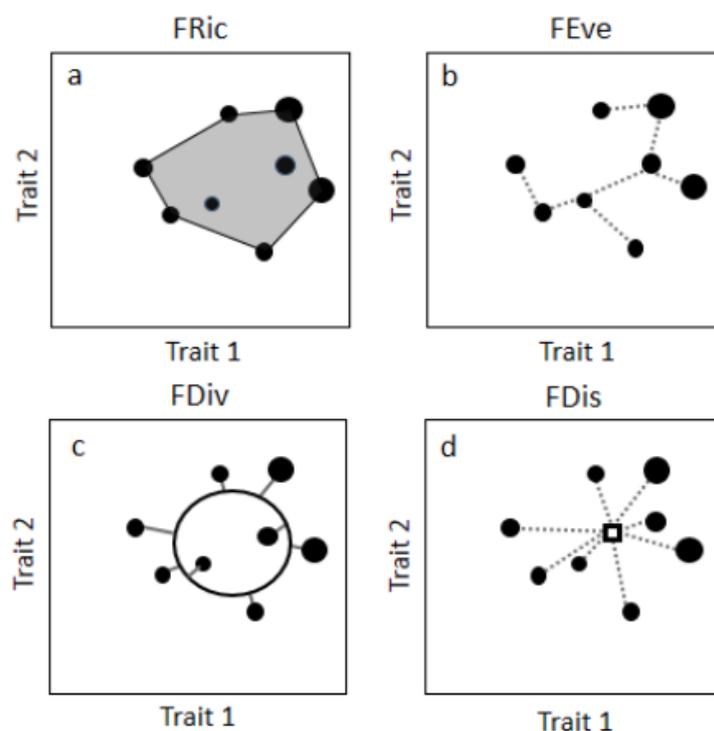


Figura 3. Representação dos índices de diversidade no espaço funcional. Para simplificação, o espaço funcional foi construído com base em apenas dois traços (*trait*) e 8 espécies. Os pontos representam as espécies e são plotados de acordo com seus valores de traço. Os tamanhos dos pontos são proporcionais às abundâncias das espécies. (a) Riqueza funcional (FRic) é a quantidade de espaço funcional preenchida pela comunidade, calculada como o volume do polígono em cinza. (b) A equitabilidade funcional (FEve) representa a regularidade da distribuição das abundâncias das espécies no espaço funcional, calculada como a árvore geradora mínima (*minimum spanning tree* –MST) (linha tracejada), menor caminho no espaço multivariado que liga todas as espécies. (c) A divergência funcional (FDiv) é o grau em que a abundância de uma comunidade é distribuída para as extremidades do espaço de traço ocupado, medida como a distância média de todas as espécies ao centro de gravidade da comunidade (círculo negro). (d) Dispersão funcional (FDis) é a distância média das espécies (ponderada por suas abundâncias) até o centroide da comunidade. Figura adaptada de Villéger et al., 2008 e Laliberté & Legendre, 2010.

3.2.3 Análise dos dados

Usamos modelos lineares mistos generalizados (GLMMs) para testar se mudanças na estabilidade temporal da comunidade (TS, variável resposta) foram explicadas pela variação na diversidade ou sincronia temporal. Para a estabilidade temporal (n=156), os locais foram usados como termo aleatório. A TS foi transformada usando $\log_{10}(x+1)$ para reduzir a dispersão dos dados, e todos os modelos foram construídos com a distribuição Gaussiana (teste de Shapiro-Wilk, $p < 0,05$).

Foram construídos dois conjuntos de modelos (estabilidade temporal x diversidade, estabilidade temporal x sincronia), separadamente para ambientes lênticos e lóticos. As medidas de diversidade (SR, Eve, FRic, FEve, FDiv, FDis) e a sincronia temporal da comunidade foram usadas como variáveis preditoras nos modelos.. Para cada caso, foi inicialmente construído um modelo global, com todas as variáveis preditoras, utilizando o pacote *lme4* (Bates et al., 2015), no ambiente R. Nos modelos da estabilidade temporal x sincronia, apenas dois modelos foram criados: um com a sincronia e outro sem. Para os modelos da estabilidade temporal x diversidade, foram criados modelos com todas as combinações possíveis de variáveis, utilizando a função *dredge* do pacote *MuMIn* (Barton, 2016). Esses modelos foram comparados entre si baseados no critério de seleção de Akaike (AIC). Por meio desse critério, foram selecionados os modelos com $\Delta AIC \leq 2$, que foram considerados como igualmente plausíveis. Assim, quando mais de um modelo foi considerado como igualmente plausível, foi utilizada uma abordagem de ponderação de modelos (Burnham & Anderson, 2002, Grueber et al., 2011). Essa abordagem leva em consideração a incerteza da modelagem, aumenta a robustez da estimativa dos parâmetros e acessa a importância relativa de cada variável preditora. Nesses casos, foram produzidas estimativas ponderadas dos parâmetros dos modelos selecionados, e em seguida foi calculada a importância relativa de cada variável usando a função *model.avg*, do pacote *MuMIn*. A importância relativa foi calculada a partir da soma dos pesos de Akaike dados a cada modelo selecionado, com peso de zero dado aos modelos onde o parâmetro era ausente (Burnham & Anderson, 2002).

Todas as análises foram realizadas no ambiente R, versão 3.5.1 (R Core Team, 2018).

3.3 RESULTADOS

Foram registradas 342 espécies no total em todos os ambientes, ao longo de todos os anos (Apêndice B). Para os ambientes lênticos, a seleção de modelos indicou que apenas os aumentos na divergência funcional levaram a variações na estabilidade (Tabela 1 – Apêndice C). Locais com maior divergência funcional tenderam a apresentar menor estabilidade.

Para os ambientes lóticos, os modelos selecionados mostraram que alterações na dispersão funcional e equitabilidade de espécies influenciaram a estabilidade temporal (Tabela 1 – Apêndice C). Comunidades com maior dispersão funcional tenderam a apresentar menor estabilidade temporal. Porém, comunidades com maior equitabilidade tenderam a ser temporalmente mais estáveis (Tabela 1).

Tabela 1. Modelo linear misto generalizado para a estabilidade e a diversidade nos ambientes lênticos e lóticos. O modelo incluiu local como variável aleatória. Aqui estão os coeficientes do modelo para as variáveis independentes (diversidade) selecionadas pelo modelo, os valores de p, intervalo de confiança e importância da variável para o modelo. Em negrito, está destacada a variável significativa para o modelo, de acordo com p e os intervalos de confiança.

	Estimado	Erro padrão	t valor	p	Intervalo de confiança		Importância
					2.5%	97.5%	
LÊNTICOS							
Intercepto	1.28	0.20	6.32	< 0.001	0.88	1.68	
FDiv	-0.68	0.26	2.58	< 0.01	-1.20	-0.16	1.00
FDis	-0.12	0.66	0.18	0.86	-1.44	1.20	0.29
FEve	-0.25	0.29	0.86	0.39	-0.82	0.32	0.18
LÓTICOS							
Intercepto	0.63	0.31	1.99	< 0.05	0.01	1.25	
Eve	0.55	0.27	2.02	< 0.05	0.02	1.08	0.71
FDis	-1.51	0.76	1.97	< 0.05	-3.01	-0.004	1.00
FDiv	0.42	0.48	0.85	0.39	-0.54	1.38	0.25

Para a sincronia das populações, a seleção de modelos mostrou que apenas para os ambientes lóticos um aumento na sincronia levou a uma redução na estabilidade temporal (Tabela 2 – Apêndice C).

Tabela 2. Modelo linear misto generalizado para a estabilidade e a sincronia nos ambientes lênticos e lóticos. O modelo incluiu local como variável aleatória.

	Estimado	Erro padrão	t valor	p	Intervalo de confiança		Importância
					2.5%	97.5%	
LÊNTICOS							
Intercepto	0.77	0.06	12.98	< 0.001	0.66	0.89	
Sincronia	-0.23	0.12	1.92	0.06	-0.47	0.01	0.39
LÓTICOS							
Intercepto	0.85	0.08	10.97	< 0.001	0.70	1.01	
Sincronia	-0.29	0.12	2.29	< 0.05	-0.54	-0.04	0.59

3.4 DISCUSSÃO

Os resultados corroboraram as duas hipóteses propostas, indicando que: (1) alterações na diversidade do zooplâncton influenciam a estabilidade temporal do ecossistema, (2) a assincronia populacional do zooplâncton aumenta a estabilidade temporal nos ambientes lóticos. Aumentos na divergência funcional levaram a reduções na estabilidade temporal nos ambientes lênticos, e reduções na dispersão funcional e aumentos na equitabilidade de espécies levaram a um aumento na estabilidade temporal nos ambiente lóticos.

Nos ambientes lênticos, a estabilidade temporal foi gerada pela divergência funcional. Baixos valores de FDiv estiveram associados a uma alta estabilidade. Isso indicou que a estabilidade foi gerada devido a baixa diferenciação de nicho entre as espécies, onde as espécies mais abundantes são muito semelhantes e podem competir (Mouchet et al, 2010). A competição pode gerar dinâmica compensatória, estabilizando

o ecossistema. Porém, o índice de sincronia não foi capaz de explicar a estabilidade temporal para esses ambientes. Utilizando a comunidade planctônica, estudos empíricos encontraram dinâmicas compensatórias entre as espécies (Fischer et al., 2001), dinâmicas compensatórias estabilizando a comunidade planctônica e o ecossistema (Downing et al., 2008), e dinâmica compensatória estabilizando a biomassa total em resposta a vários tipos de perturbação (Brown et al., 2016).

Para os ambientes lóticos, a dispersão funcional, a equitabilidade de espécies e a sincronia da comunidade explicaram a variação na estabilidade temporal do ecossistema. Baixos valores de F_{Dis} levaram a uma maior estabilidade temporal, indicando que essa estabilidade foi gerada por espécies da comunidade com traços mais parecidos ou espécies funcionalmente semelhantes. Resultado semelhante ao encontrado nos ambientes lênticos, indicando que o mecanismo que atuou sobre os dois ambientes pode ser o mesmo, a dinâmica compensatória. Todavia, aumentos na equitabilidade de espécies levaram a aumentos na estabilidade. Uma maior equitabilidade indica que as abundâncias das espécies estão distribuídas de maneira mais uniforme, não houve espécies que dominaram com altas abundâncias. Mas houve assincronia nessas populações, pois reduções na sincronia levaram a aumentos na estabilidade temporal dos ambientes lóticos. A assincronia das populações das espécies em uma comunidade aumenta consistentemente quando há diferenciação de nicho (Loreau & de Mazancourt, 2008), porque espécies com nichos distintos apresentam ótimos diferentes em fatores ambientais abióticos ou bióticos. Essas diferenças nos nichos fundamentais das espécies geram respostas assíncronas às flutuações ambientais que, por sua vez, tendem a gerar dinâmicas populacionais assíncronas, gerando por fim propriedades agregadas mais estáveis (Loreau et al., 2001; Loreau & de Mazancourt, 2013).

Contudo, as relações da dispersão funcional e equitabilidade de espécies com a estabilidade indicam que não houve diferenciação de nicho, logo a assincronia deve ter sido gerada por fatores extrínsecos a comunidade. Ou ainda essa estabilidade foi gerada por uma maior quantidade de espécies que tiveram abundâncias mais similares, uma dominância menor, onde essas espécies tiveram traços mais semelhantes, uma menor dispersão dos traços, e flutuações populacionais assíncronas. Isso indica que diferentes espécies foram dominantes em diferentes momentos ao longo de um ano. A dinâmica assíncrona ou dinâmica compensatória (Gonzalez & Loreau, 2009) ocorre sempre que a sincronia das espécies não é perfeita e resulta de espécies individuais respondendo de maneiras diferentes a flutuações ambientais, eventos aleatórios e/ou interações competitivas (Isbell et al., 2009; Hector et al., 2010; Tredennick et al., 2017). No entanto, não é possível afirmar se as flutuações populacionais foram geradas por mudanças ambientais ou por competição entre as espécies.

É importante ressaltar que a estabilidade temporal do ecossistema foi calculada a partir da variabilidade da comunidade em cada ano, gerando um valor por ano. Portanto, para ser capaz de avaliar se as alterações na diversidade levaram a alterações na estabilidade temporal do ecossistema, foi necessário calcular os índices de diversidade a partir da abundância média das espécies das quatro coletas de cada ano, gerando também um valor por ano. Consequentemente, os índices de diversidade estimados não representam uma comunidade real amostrada, mas sim uma comunidade gerada para representar o ano.

Finalmente, é possível afirmar que o uso de diferentes métricas de diversidade é importante para analisar os mecanismos pelos quais a diversidade gera estabilidade nos ecossistemas. Riqueza de espécies, métrica mais usada para estudos desse tipo (Naeem, 2002; Cadotte et al., 2011; Rohr et al., 2016), não foi capaz de explicar as alterações na

estabilidade temporal do ecossistema. Nos ambientes mais favoráveis ao desenvolvimento do zooplâncton (ambientes lênticos), interações competitivas podem ter sido responsáveis pela alta estabilidade. Em ambientes menos favoráveis ao zooplâncton, a estabilidade temporal do ecossistema foi mantida devido as flutuações populacionais de maneira assíncrona, processo conhecido como dinâmica compensatória, que pode ter sido gerado por interações competitivas assim como nos ambientes lênticos, ou devido a fatores extrínsecos a população. Estudos que buscam avaliar a estabilidade dos ecossistemas são necessários, principalmente para a conservação. Muitas atividades antrópicas estão mudando as características do *habitat*, alterando inúmeros processos que afetam o funcionamento e a estabilidade dos ecossistemas (Ives & Carpenter, 2007), principalmente nos trópicos onde a alta biodiversidade ainda persiste (Dudgeon, 2003; Agostinho et al., 2004; Brando et al., 2013).

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.255–256, 2004.
- ALLAN, J. D. The University of Chicago life history patterns in zooplankton. The University of Chicago Press for the American Society of Naturalists, v.110, p.165–180, 1976.
- AOYAGUI, A. S. M.; BONECKER, C. C. Rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain (Brazil): richness, abundance and the relationship with the connectivity. *Hydrobiologia*, v.522, p.281-290, 2004.
- BARNETT, A. J., K. FINLAY, AND B. E. BEISNER. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: Towards a trait-based classification. *Freshwater Biol.* 52: 796–813, 2007.

- BARTON, K., 2016. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.42.1. [available on internet at <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>].
- BATES, D., M. MAECHLER, B. BOLKER, S. WALKER, R. CHRISTENSEN, et al., 2015. lme4: Linear, generalized linear, and nonlinear mixed models. R package version 1.1-18-1. [available on internet at <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>]
- BRANDO, P. M.; COE, M. T.; DEFRIES, R.; AZEVEDO, A. A. Ecology, economy and management of an agroindustrial frontier landscape in the southeast Amazon. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, v.368, p.1-9, 2013.
- BROPHY, C., DOOLEY, A., KIRWAN, L., FINN, J. A., MCDONNELL, J., et al.. Biodiversity and ecosystem function: making sense of numerous species interactions in multi-species communities. *Ecology*, v.98(7), p. 1771–1778, 2017.
- BROWN, B. L.; DOWNING, A. L; LEIBOLD, M. A. Compensatory dynamics stabilize aggregate community properties in response to multiple types of perturbations. *Ecology*, v.97, p.2021–2033, 2016.
- BURNHAM, K. P., & ANDERSON, D. R. (2002). *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd Edition, Springer-Verlag, New York.
- CADOTTE, M. W.; CARSCADDEN, K.; MIROTCHNICK, N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, v.48, p.1079–1087, 2011
- COTTINGHAM, K.; BROWN, B.; LENNON, J. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecology Letters*, v. 4, p. 72–85, 2001.
- DIAS, J., M. R. MIRACLE, & C. C. BONECKER. Do water levels control zooplankton secondary production in Neotropical floodplain lakes? *Fundamental and Applied Limnology* v.190, p. 49-62, 2017.
- DOWNING, A. L.; BROWN, B. L.; PERRIN, E. M; et al. Environmental Fluctuations Induce Scale-Dependent Compensation and Increase Stability in Plankton Ecosystems. *Ecology*, v. 89, p. 3204-3214, 2008.

- DUDGEON, D. The contribution of scientific information to the conservation and management of freshwater biodiversity in tropical Asia. *Hydrobiologia*, v.500, p.295-314, 2003.
- FISCHER, J.; FROST, T.; IVES, A. Compensatory dynamics in zooplankton community responses to acidification: measurement and mechanisms. *Ecological Applications*, v. 11 (4), p. 1060-1072, 2001.
- FOWLER, M.; LAAKSO, J.; KAITALA, V.; RUOKOLAINEN, L.; RANTA, E. Species dynamics alter community diversity–biomass stability relationships. *Ecology Letters*, v. 15, p. 1387–1396, 2012.
- GONZALEZ, A. & LOREAU, M. The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 40, p. 393-414, 2009.
- GOUHIER, T. C., GUICHARD, F. Synchrony: quantifying variability in space and time. *Methods in Ecology and Evolution* v.5, p.524–533, 2014.
- GOWER, J. C. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* v. 53, p.325–338, 1966.
- GROSS, K.; CARDINALE, B.; FOX, J.; et al. Species Richness and the Temporal Stability of Biomass Production: A New Analysis of Recent Biodiversity Experiments. *The American Naturalist*, v. 183 (1), p. 1-12, 2014.
- GRUEBER, C. E., S. NAKAGAWA, R. J. LAWS, & I. G. JAMIESON, 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24:699–711.
- HECTOR, A.; HAUTIER, Y; SANER, P; WACKER, L.; BAGCHI, R.; JOSHI, J. et al. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology*, v.91, p.2213–2220, 2010.
- HOULAHAN, J. E.; CURRIE, D. J.; COTTENIE, K.; et al. Compensatory dynamics are rare in nature. *Proceedings of the National Academy of Science*, v. 104, p. 3273-3277, 2007.
- HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, v. 93, p. 245-249, 1959.

- ISBELL, F.; TILMAN, D.; POLASKY, S.; BINDER, S.; HAWTHORNE, P. Low biodiversity state persists two decades after cessation of nutrient enrichment. *Ecology Letters*, v. 16, p. 454–460, 2013.
- IVES, A., CARPENTER, S., DENNIS, B. Community Interaction Webs and Zooplankton Responses to Planktivory Manipulations. *Ecology*, 80(4), pp. 1405–1421, 1999.
- IVES, A. R.; CARPENTER, S. R. Stability and diversity of ecosystems. *Science*, v.317, p.58-62, 2007.
- JOCHIMSEN, M. C.; KUMMERLIN, R.; STRAILE, D. Compensatory dynamics and the stability of phytoplankton biomass during four decades of eutrophication and oligotrophication *Ecology Letters*, v. 16, p. 81–89, 2013.
- LALIBERTÉ, E., P. LEGENDRE. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*. 91 :299-305.
- LANSAC-TOHA, F. A., C. C. BONECKER, L. F. M. VELHO, N. R. SIMÕES, J. D. DIAS, G. M. ALVES, 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.
- LEHMAN, C. L. & TILMAN, D. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *The American Naturalist*, 156, 534–552, 2000.
- LOREAU, M.; DE MAZANCOURT, C. Species synchrony and its drivers neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *The American Naturalist*, vol. 172 (2), p. E48–E66., 2008.
- LOREAU, M.; DE MAZANCOURT, C., 2013. Biodiversity and ecosystem stability a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, v. 16, p. 106–115, 2013.
- LOREAU, M.; NAEEM, S.; INCHAUSTI, P.; BENGTSSON, J.; GRIME, J. P.; HECTOR, A. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, v.294, p.804, 2001.
- MACARTHUR, R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, v.36, p.533–536, 1955.

- MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D.; LEE, W. G.; WILSON, B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, v.111, p.112-118, 2005.
- MCNAUGHTON, S. J. Diversity and Stability of Ecological Communities A Comment on the Role of Empiricism in Ecology. *The American Naturalist*, v.111, p.515-525, 1977.
- MORANTE-FILHO, J. C., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., ANDRADE, E., SANTOS, B. CAZETTA, E., FARIA, D. Compensatory dynamics maintain bird phylogenetic diversity in fragmented tropical landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 55:256–266, 2018.
- MORIN, X.; FAHSE, L.; DE MAZANCOURT, C.; SCHERER-LORENZEN, M.; BUGMANN, H. Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecology Letters*, v.17, p.1526–1535, 2014.
- MOUCHET, M.; VILLEGER, S.; MASON, N.; MOUILLOT, D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, v.24, p.867–876, 2010.
- NAEEM, S. Ecosystem consequences of biodiversity loss: The evolution of a paradigm. *Ecology*, v.83, p. 1537–1552, 2002.
- PIELOU, E. C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collection. *Journal of Theoretical Biology* 13:131-144.
- PIMM, S. L. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, v.307, p.321-326, 1984
- PTACNIK, R.; SOLIMINI, A. G.; ANDERSEN, T.; et al. Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Science*, v. 105 (13), p. 5134–5138, 2008.
- R Development Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- ROHR et al, 2016. Persist or Produce: A Community Trade-Off Tuned by Species Evenness. *The American Naturalist* 188.

- STEINER, C. F., R. D. STOCKWELL, V. KALAIMANI, AND Z. AQEL. Dispersal promotes compensatory dynamics and stability in forced metacommunities. *American Naturalist* 178:159–170, 2011.
- TILMAN, D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, v.77, p.350–363, 1996.
- TILMAN, D.; LEHMAN, C. L.; BRISTOW, C. E. Diversity-Stability Relationships Statistical Inevitability or Ecological Consequence. *The American Naturalist*, v. 151, p. 277–282, 1998.
- TILMAN, D.; ISBELL, F.; COWLES, J. W. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v.45, p.471-493, 2014.
- TILMAN, D. & DOWNING, J. Biodiversity and stability. *Nature*, v. 367, p. 363-365, 1994.
- THOMPSON, P. L.; BEISNER, B. E.; GONZALEZ, A. Warming induces synchrony and destabilizes experimental pond zooplankton metacommunities. *Oikos*, v.000, p.001–010, 2015
- TREDENNICK, A. T.; DE MAZANCOURT, C.; LOREAU, M.; ADLER, P. B. Environmental responses, not species interactions, determine synchrony of dominant species in semiarid grasslands. *Ecology*, v.98, p.971–981, 2017.
- VILLÉGER, S., MASON, N., & MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology, *Ecology*, 89, 2290-2301, 2008.
- 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*, 96, 1463-1468, 1999.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Avaliando os diferentes aspectos da diversidade e sua relação com o funcionamento e estabilidade do ecossistema, é possível afirmar que a diversidade de tem papel fundamental para garantir a manutenção, o funcionamento e a estabilidade

dos ecossistemas. O enfoque dado fornece informações relevantes sobre o uso de diferentes métricas e as contribuições que isso pode trazer para estudos futuros.

Conclui-se que alterações na diversidade levaram a mudanças no funcionamento do ecossistema, e que o uso de diferentes métricas possibilitou que fossem encontrados dois mecanismos pelos quais a diversidade atua no funcionamento do ecossistema: complementariedade de nicho e efeito de amostragem, que atuaram em conjunto para aumentar os níveis de biomassa total do zooplâncton. Também foi visto que a riqueza de espécies levou a aumentos na biomassa total, indicando que a perda de espécies pode gerar danos significativos para o funcionamento do ecossistema.

Os ambientes lênticos e lóticos apresentaram padrões semelhantes na relação diversidade-funcionamento do ecossistema, indicando uma forte tendência. Porém, o fato de que nos ambientes lóticos todas as métricas de diversidade usadas foram capazes de captar alterações na biomassa total, inclusive a riqueza funcional, pode indicar que nesses ambientes a relação diversidade-funcionamento do ecossistema é mais fácil de ser identificada, devido ao estresse ambiental gerar relações mais proeminentes. Complementariedade de nicho e efeito de amostragem foram responsáveis por essa relação, podendo inferir que a complementariedade de nicho foi mais importante, principalmente para os ambientes lóticos.

O uso de diferentes métricas de diversidade também foi importante para analisar os mecanismos pelos quais a diversidade gera estabilidade nos ecossistemas. Riqueza de espécies, métrica mais usada para estudos desse tipo, não foi capaz de explicar as alterações na estabilidade temporal do ecossistema, nem nos ambientes lênticos, nem lóticos. Nos ambientes ambientes lênticos, interações competitivas podem ter sido responsáveis pela alta estabilidade. Em ambientes lóticos, a estabilidade temporal do

ecossistema foi mantida devido as flutuações populacionais de maneira assíncrona, processo conhecido como dinâmica compensatória.

Estudos que buscam avaliar o funcionamento e a estabilidade dos ecossistemas são necessários, principalmente para a conservação dos ecossistemas. Os impactos antrópicos são cada vez mais frequentes, com maior magnitude, e estão mudando as características do *habitat*, alterando processos que afetam o funcionamento e a estabilidade dos ecossistemas. A atenção deve ser principalmente nos trópicos, onde a alta biodiversidade ainda persiste.

APÊNDICE A - Traços funcionais de espécies zooplancônicas usados para estimar os índices de diversidade funcional.

Traços	Categorias	Importância do traço
Comprimento médio do corpo	Média do corpo (μm)	Esta característica pode influenciar na produtividade secundária e na transferência energética (Litchman, Ohman, & Kiørboe, 2013).
Tipo de alimentação	Sugador-R Predador-R Filtração-R Raspador-Clad Filtração-Clad B-filtração C- filtração D- filtração S- filtração Raptorial-Cop Filtração-Cop	Diferentes grupos e espécies diferem significativamente em suas proporções médias de nutrientes e exigências (Andersen & Hessen, 1991), afetando diferentemente a produtividade secundária e o ciclo de nutrientes.
Resposta de fuga	Nenhum Baixo Médio Alto	A resposta de fuga é medida em níveis e descreve diferentes adaptações para evitar a predação. Esta característica pode ser afetada pela forma e tamanho do corpo (Dodson & Brooks, 1965), pela agilidade na natação e pela visibilidade de um predador (Zar, 1974).
Tipo de <i>habitat</i>	Litorâneo Pelágico	O tipo de <i>habitat</i> define onde a espécie pode ser mais facilmente encontrada. Representa a participação de espécies na rede trófica, em que compartimento do ambiente a espécie contribui com a transferência energética e pode influenciar o ciclo de nutrientes.
Grupo trófico	Herbívoro	Refere-se às preferências alimentares.

	Onívoro Carnívoro	
Tipo de reprodução	Assexual Sexual	A reprodução pode indicar a condição do ambiente.
Expectativa de vida	Curto Longo	Está relacionada com a duração do ciclo de vida. Rotíferos e cladóceros, por exemplo, têm ciclos de vida mais curtos e, portanto, desenvolvem grandes populações. Os copépodes, por sua vez, exibem ciclos de vida mais longos e menos gerações (Allan, 1976).

APÊNDICE B - Lista de espécies e seus atributos funcionais encontradas nos 10 ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná de 2000 a 2016.

Espécies	Comprimento do corpo (µm)	Habitat	Alimentação	Grupo trófico	Tempo de vida	Tipo de reprodução	Escape
<i>Acanthocyclops robustus</i> (Sars 1863)	1005	Pelágico	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Acroperus tupinamba</i> Sinev& Elmoor-Loureiro, 2010	350	Pelágico	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Alona gutatta</i> Sars, 1862	250	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Alona intermedia</i> Sars, 1862	425	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Alona ossiani</i> Sinev, 1998	800	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Alona</i> sp.	450	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Alona yara</i> Sinev& Elmoor-Loureiro, 2010	580	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Alonella clathratula</i> Sars, 1896	350	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Alonella dadayi</i> Birge, 1910	214	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Alonella</i> sp.	282	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Anthalona verrucosa</i> Sars, 1901	300	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Anuraeopsis fissa</i> (Gosse, 1851)	74	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Anuraeopsis navicula</i> Rousselet, 1911	73	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Argyrodiaptomus azevedoi</i> (Wright, 1935)	1704	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Argyrodiaptomus furcatus</i> (Sars GO, 1901)	1354	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Argyrodiaptomus</i> sp.	1355	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Ascomorpha cf.agilis</i> Zacharias, 1893	150	Pelágico	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	170	Pelágico	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Ascomorpha ovalis</i> (Bergendahl, 1892)	177	Pelágico	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Ascomorpha saltans</i> Bartsch, 1870	165	Pelágico	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	323	Pelágico	Predator-R	Carnívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Asplanchna sieboldi</i> (Leydig, 1854)	1500	Pelágico	Predator-R	Carnívoro	Curto	Assexual	Sem escape
Bdelloidea	625	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Bergamina lineolata</i> (Sars, 1901)	310	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Beuchampiella eudaeudactylota</i> (Gosse, 1886)	760	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Bosmina freyi</i> De Melo & Hebert, 1994	300	Pelágico	B-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Bosmina hagmanni</i> Stingelin, 1904	301	Pelágico	B-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Bosmina</i> sp.	300	Pelágico	B-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Bosmina tubicen</i> Sars, 1865	295	Pelágico	B-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo

<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1895	227	Pelágico	B-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	108	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Brachionus bidentatus</i> Anderson, 1889	368	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Brachionus budapestinensis</i> Daday, 1885	100	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Brachionus calyciflorus</i> (Pallas, 1766)	201	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Brachionus caudatus</i> Barrois& Daday, 1894	270	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Brachionus dolabratus</i> Harring, 1914	167	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Brachionus falcatus</i> Zacharias, 1898	430	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Brachionus forficula</i> Wierzejski, 1891	145	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Brachionus havanensis</i> Rousselet, 1911	135	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Brachionus mirus</i> Daday, 1905	139	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	144	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Brachionus u. amazônica</i> Müller, 1773	188	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Brachionus urceolaris</i> Müller, 1773	185	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Camptocercus australis</i> Sars, 1896	680	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Cephalodella anebodica</i> Berzins, 1976	260	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Cephalodella forficula</i> (Ehrenberg, 1838)	243	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1830)	114	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Cephalodella hiulca</i> Myers, 1924	91	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Cephalodella mucronata</i> Myers, 1924	209	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Cephalodella obvia</i> Donner, 1951	143	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Cephalodella sterea</i> (Gosse, 1887)	144	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Cephalodella tenuiseta</i> (Burn, 1890)	143	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> G.O. Sars, 1885	289	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862	550	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	1000	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Ceriodaphnia richardi</i> Sars, 1901	647	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Ceriodaphnia silvestrii</i> (Rosa 2008)	450	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Chydorus eurynotus</i> Sars, 1901	242	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Chydorus nitidulus</i> (Sars, 1901)	260	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Chydorus parvareticulatus</i> Frey, 1897	300	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Chydorus pubescens</i> Sars, 1901	288	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Chydorus sphaericus</i> O. F. Muller, 1776	500	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Chydorus</i> sp.	347	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Collotheca</i> sp.	380	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape

<i>Colurella adriatica</i> Ehrenberg, 1831	102	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse, 1886)	60	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Conochilus coenobasis</i> (Skorikov, 1914)	113	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Conochilus dossuaris</i> Hudson, 1885	100	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Conochilus natans</i> (Seligo, 1900)	75	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	175	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Coronatella monocantha</i> (Sars, 1901)	264	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Coronatella poppei</i> (Richard, 1897)	394	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Cupelopagis vorax</i> (Leidy, 1857)	850	Pelágico	Predator-R	Carnívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Dadaya macrops</i> (Daday, 1898)	310	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Daphnia ambigua</i> Scourfield, 1947	1051	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Daphnia gessneri</i> (Herbst, 1967)	813	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Daphnia laevis</i> (Birge, 1878)	1500	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Daphnia lumholtzi</i> Sars, 1885	842	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Diaphanosoma birgei</i> Korineck, 1981	506	Litorâneo	S-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Diaphanosoma brevireme</i> Sars, 1901	613	Litorâneo	S-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Diaphanosoma fluviatile</i> Hansen, 1899	538	Litorâneo	S-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Diaphanosoma polypina</i> Korovchinsky, 1982	630	Litorâneo	S-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Diaphanosoma spinulosum</i> Herbst, 1967	550	Litorâneo	S-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Dicranophoroides caudatus</i> (Ehrenberg, 1834)	310	Litorâneo	Predator-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Dicranophoroides claviger</i> (Hauer, 1965)	187	Litorâneo	Predator-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Dicranophorus epicharis</i> Harring & Myers, 1928	238	Litorâneo	Predator-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Dicranophorus forcipatus</i> Harring, 1913	296	Litorâneo	Predator-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Dicranophorus luetkeni</i> (Bergendal 1892)	167	Litorâneo	Predator-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Dicranophorus prionacis</i> Harring & Myers, 1928	271	Litorâneo	Predator-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Dicranophorus tegillus</i> Harring& Myers, 1927	243	Litorâneo	Predator-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Dipleuchlanis propatula</i> (Gosse, 1886)	508	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Disparalona hamata</i> (Birge, 1879)	500	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Disparalona leptorhyncha</i> Smirnov, 1996	501	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Dunhevedia odontoplax</i> Sars, 1901	460	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Ectocyclops rubescens</i> (Brady 1904)	944	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Elosa</i> sp.	100	Pelágico	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Encentrum</i> sp.	177	Litorâneo	Predator-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Enteroplea lacustris</i> Ehrenberg, 1830	432	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Eoropha</i> sp.	174	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape

<i>Eosphora anthadis</i> Harring & Myers, 1922	312	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Eosphora thoides</i> Wulfert, 1935	345	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Eothina elongata</i> (Ehrenberg, 1832)	410	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Ephemeroporus barroisi</i> (Richard, 1894)	270	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Ephemeroporus hybridus</i> (Daday, 1905)	260	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Ephemeroporus tridentatus</i> (Bergamin, 1931)	310	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Epiphanes clavatula</i> (Ehrenberg, 1831)	125	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Epiphanes macrourus</i> Barrois & Daday, 1894	187	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Euchlanis deflexa</i> (Gosse, 1851)	275	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1830	188	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Euchlanis incisa</i> Carlin, 1939	229	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Euchlanis meneta</i> Myers, 1930	137	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Eucyclops elegans</i>	945	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Eucyclops ensifer</i> Kiefer, 1936	962	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Eucyclops solitarius</i> Herbst, 1959	1170	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Eucyclops</i> sp.	900	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Euryalona brasiliensis</i> Brehm & Thomsen, 1936	363	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Euryalona orientalis</i> (Daday, 1898)	450	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	141	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Filinia opoliensis</i> Zacharias, 1891	220	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Filinia pejleri</i> Hutchinson, 1964	179	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Filinia saltator</i> (Gosse, 1886)	149	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Filinia terminalis</i> (Plate, 1886)	138	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Flavalona iheringula</i> (Kotov & Sinev, 2004)	300	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Floscularia</i> sp.	113	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Gastropus hyptopus</i> (Ehrenberg, 1938)	97	Pelágico	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Gastropus stylifer</i> (Imhof, 1891)	137	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Graptoleberis occidentalis</i> Sars, 1901	391	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Grimaldina brazzai</i> Richard, 1892	775	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Guernella raphaellis</i> Richard, 1892	415	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Hexarthra intermedia</i> (Wiszniewski, 1929)	234	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson, 1871)	152	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
Ideridderae	305	Pelágico	Predador-R	Carnívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrich, 1882	266	Litorâneo	Filtração-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Itura chamadis</i> Harring& Myers, 1928	264	Pelágico	Predador-R	Carnívoro	Curto	Assexual	Sem escape

<i>Itura myersi</i> Wulfert, 1935	112	Pelágico	Predador-R	Carnívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Karualona mulleri</i> (Richard, 1897)	462	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)	114	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Keratella americana</i> Carlin, 1943	160	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	107	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Keratella lenzi</i> Hauer, 1953	113	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)	115	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Kurzia longirostris</i> Daday, 1898	420	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Kurzia polypina</i> Hudec, 2000	600	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Latonopsis australis</i> Sars, 1888	700	Pelágico	S-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Médio
<i>Lebiris davidi</i> (Richard, 1895)	670	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Lecane aculeata</i> (Jakubski, 1912)	74	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane amazonica</i> (Murray, 1913)	115	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane boettgeri</i> Koste, 1986	150	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1886)	114	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane cf.unguitata</i> (Fadeev, 1925)	107	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane cloterocerca</i> (Schmarda, 1859)	85	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane cornuta</i> (Muller, 1786)	109	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane curvicornis</i> (Murray, 1913)	131	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane curvirostris</i> (Yamamoto 1941)	850	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane elsa</i> Hauer, 1931	150	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane furcata</i> (Murray, 1913)	66	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane halyclista</i> Harring & Myers, 1926	98	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane hamata</i> (Stokes, 1896)	80	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane hastata</i> (Murray, 1913)	86	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane hornemanni</i> (Ehrenberg, 1834)	94	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane inopinata</i> Harring& Myers, 1926	69	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Sexual	Sem escape
<i>Lecane leontina</i> (Turner, 1892)	175	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane ludwigii</i> (Eckstein, 1883)	134	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane luna</i> (Müller, 1776)	127	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	102	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane mira</i> (Murray, 1913)	145	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Sexual	Sem escape
<i>Lecane monostyla</i> (Daday, 1897)	69	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane papuana</i> (Murray, 1913)	108	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane proiecta</i> Hauer, 1956	113	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape

<i>Lecane pusilla</i> Harring, 1914	60	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane quadridentata</i> (Ehrenberg, 1830)	163	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane remanei</i> Hauer, 1964	124	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane rhytida</i> Harring& Myers, 1926	81	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane scutata</i> (Harring & Myers, 1926)	74	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane signifera</i> (Jennings, 1896)	113	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane</i> sp.	95	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane stenroosi</i> (Meissner, 1908)	119	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane stichaea</i> Harring, 1913	173	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lecane ungulata</i> (Gosse, 1887)	158	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lepadella benjamini</i> Harring, 1916	88	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lepadella cristata</i> (Rousselet, 1893)	96	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lepadella dactyliseta</i> (Stenroos, 1898)	66	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lepadella donneri</i> Koste, 1972	97	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lepadella imbricata</i> Harring, 1914	97	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lepadella ovalis</i> (Müller, 1786)	150	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lepadella patella</i> (Müller, 1773)	145	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lepadella rhomboides</i> (Gosse, 1886)	119	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lepadella triptera</i> (Ehrenberg, 1832)	61	Litorâneo	Suspensivoro-R	Carnívoro	Longo	Assexual	Baixo
<i>Leydigia striata</i> Berabén, 1939	631	Litorâneo	C-filtração	Carnívoro	Longo	Assexual	Baixo
<i>Leydigioopsis isornata</i> Daday, 1905	630	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Leydigioopsis megalops</i> Sars, 1901	800	Litorâneo	Raspador-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lindia torulosa</i> Dujardin, 1841	293	Pelágico	Predador-R	Onívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Lophocaris salpina</i> (Ehrenberg, 1834)	103	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Sexual	Sem escape
<i>Macrachaetus collinsi</i> (Gosse, 1867)	250	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Macrochaetus longipes</i> Myers, 1934	87	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Macrochaetus sericus</i> (Thorpe, 1893)	112	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Macrochaetus subquadratus</i> Perty, 1850	157	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Macrocylops albidus</i> (Jurine, 1920)	1285	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Macrothrix elegans</i> (Sars, 1901)	300	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine 1820)	375	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Macrothrix squamosa</i> Sars, 1901	400	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Macrothrix superaculeata</i> (Smirnov, 1982)	350	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Macrothrix</i> sp.	356	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Magnospina dentifera</i> (Sars, 1901)	480	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo

<i>Mesocyclops aspericornis</i> (Daday, 1906)	1302	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Mesocyclops ellipticus</i> Kiefer, 1936	965	Pelágico	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Mesocyclops longisetus</i> (Thiébaud, 1912)	1517	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Mesocyclops meridianus</i> (Kiefer, 1926)	767	Pelágico	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Mesocyclops ogunnus</i> Onabamiro 1957	1185	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Metacyclops brauni</i> Herbst, 1962	800	Pelágico	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Metacyclops laticornis</i> (Lowndes, 1934)	772	Pelágico	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Metacyclops mendocinus</i> (Wierzejski, 1892)	1145	Pelágico	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Microcyclops alius</i> (Kiefer, 1935)	575	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Microcyclops anceps</i> (Richard, 1897)	750	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Microcyclops finitimus</i> Dussart, 1984	578	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Microcyclops ceibaensis</i> (March, 1929)	650	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Microcyclops</i> sp.	664	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Mikrocodides robustus</i> (Glascott, 1893)	252	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Moina micrura</i> Kurz, 1874	440	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Moina minuta</i> Hansen, 1899	612	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Moina reticulata</i> (Daday, 1905)	750	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Moina rostrata</i> McNair, 1980	760	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Moina</i> sp.	750	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Moinodaphnia macleayi</i> (King, 1853)	580	Pelágico	D-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Monommata actices</i> Myers, 1930	179	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Monommata arndti</i> Remane, 1933	210	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Monommata caeca</i> Myers, 1930	151	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Monommata dentata</i> Wulfert, 1940	400	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Monommata grandis</i> Tessin, 1890	184	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Monommata maculata</i> Harring& Myers, 1930	272	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Monommata pseudophoxa</i> Wulfert, 1960	290	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Mytilina acantophora</i> Hauer, 1938	164	Litorâneo	Suspensivoro-R	Carnívoro	Longo	Assexual	Baixo
<i>Mytilina bisulcata</i> (Lucks, 1912)	159	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Mytilina macrocerca</i> (Jennings, 1894)	320	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller, 1773)	213	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Mytilina trigona</i> (Gosse,1851)	253	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	175	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Nicsmirnovius fitizatricketi</i> (Chien, 1970)	325	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Nicsmirnovius incredibilis</i> (Smirnov, 1984)	440	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo

<i>Notoalona sculpta</i> (Sars, 1901)	430	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Notodiptomus anisitsi</i> (Daday, 1905)	1144	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Notodiptomus cearensis</i> (Wright, 1936)	1100	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Notodiptomus conifer</i> (Sars G.O., 1901)	1548	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Notodiptomus deitersi</i> (Poppe, 1891)	1240	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Notodiptomus henseni</i> (Dahl, 1894)	1208	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Notodiptomus iheringi</i> (Wright, 1935)	922	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Notodiptomus incompositus</i> (Brian, 1925)	1029	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Notodiptomus isabelae</i> (Wright, 1936)	1059	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Notodiptomus jatobensis</i> (S. Wright, 1936)	1073	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Notodiptomus kieferi</i> Brandorff 1973	1154	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Notodiptomus spinuliferus</i> Dussart & Matsumura-Tundisi, 1986	1466	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Notommata angusta</i> Harring& Myers, 1922	400	Litorâneo	Sugador-R	Carnívoro	Longo	Assexual	Baixo
<i>Notommata cerberus</i> (Gosse, 1886)	355	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Notommata copeus</i> Ehrenger, 1834	545	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Notommata falcinella</i> Harring& Myers, 1922	547	Litorâneo	Sugador-R	Carnívoro	Longo	Assexual	Baixo
<i>Notommata pachyura</i> (Gosse, 1886)	482	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Notommata prodota</i> Myers, 1923	328	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Notommata pseudocerberus</i> Beauchamp, 1908	493	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Notommata saccigera</i> Ehrenberg, 1830	272	Litorâneo	Sugador-R	Carnívoro	Longo	Assexual	Baixo
<i>Octotrocha speciosa</i> Thorpe, 1893	2000	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Odontodiptomus paulistanus</i>	959	Pelágico	Filtração-Cop	Onívoro	Curto	Sexual	Alto
<i>Ovalona glabra</i> (Sars, 1901)	325	Pelágico	Raspador-Clad	Carnívoro	Longo	Assexual	Alto
<i>Oxyurella ciliata</i> Bergamin, 1939	440	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Oxyurella longicaudis</i> (Birge, 1910)	635	Litorâneo	C-filtração	Herbívoro	Curto	Assexual	Baixo
<i>Paracyclops chiltoni</i> (Thomson, 1882)	739	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	900	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Paracyclops</i> sp.	820	Litorâneo	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Platonus macrachantus</i> (Daday, 1905)	142	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Platonus patulus</i> (Müller,1786)	123	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Platyias leloupi</i> Gillard, 1967	219	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Platyias quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	142	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Pleurotrocha robusta</i> (Glascott, 1893)	221	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Pleurotrochasp.</i>	221	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Ploesoma lenticulare</i> Herrick, 1885	255	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape

<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	132	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Polyarthra dolicoptera</i> Idelson, 1925	97	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Polyarthra remata</i> Skorikov, 1896	93	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Polyarthra vulgaris</i> (Carlin, 1943)	115	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Pompholyx complanata</i> Gosse, 1951	90	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885	110	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Longo	Assexual	Sem escape
<i>Pompholyx triloba</i> Pejler, 1957	84	Pelágico	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Proales</i> sp.	120	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Ptygura</i> sp.	350	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Sarsilatona serricauda</i> (Sars, 1901)	1920	Pelágico	Filtração-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Scapholeberis</i> cf. <i>armata</i> <i>freyi</i> Dumont & Pensaert, 1983	700	Pelágico	Filtração-Clad	Herbívoro	Longo	Assexual	Sem escape
<i>Scaridium longicauda</i> (Müller, 1786)	400	Litorâneo	Predador-R	Carnívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Simocephalus latirostris</i> Stingelin, 1906	1600	Pelágico	Filtração-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Simocephalus serrulatus</i> (Koch 1841)	2005	Pelágico	Filtração-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Simocephalus</i> sp.	2005	Pelágico	Filtração-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Simocephalus vetulus</i> (Müller, 1776)	1850	Pelágico	Filtração-Clad	Herbívoro	Curto	Assexual	Alto
<i>Sinantherina ariprepes</i> Edmondson, 1939	685	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Sinantherina procera</i> (Thorpe, 1893)	2540	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Sinantherina spinosa</i> (Thorpe, 1893)	1050	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Streblocerus</i> cf. <i>pygmaeus</i> G. O. Sars, 1901	225	Litorâneo	S-filtração	Carnívoro	Longo	Assexual	Alto
<i>Synchaeta longipes</i> Gosse, 1887	204	Pelágico	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Synchaeta oblonga</i> Ehrenberg, 1831	110	Pelágico	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg 1832	86	Pelágico	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Synchaeta stylata</i> Wierzejski, 1893	239	Pelágico	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Taphrocampa selenura</i> Gosse, 1887	135	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Testudinella ahlstromi</i>	235	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Testudinella discoidea</i> Ahlstrom, 1938	209	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Testudinella mucronata</i> (Gosse, 1886)	182	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Testudinella ohlei</i> Koste, 1972	140	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	350	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Testudinella tridentata</i> Smirnov, 1931	185	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Tetrosiphon hydracora</i> Ehrenberg, 1840	450	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Thermocyclops decipiens</i> (Kiefer, 1929)	691	Pelágico	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Thermocyclops inversus</i> (Kiefer, 1936)	527	Pelágico	Raptorial-Cop	Carnívoro	Longo	Sexual	Alto
<i>Thermocyclops minutus</i> (Lowndes, 1934)	523	Pelágico	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto

<i>Trichocerca agnatha</i> Wulfert, 1939	135	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse, 1887)	660	Pelágico	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca bidens</i> (Lucks, 1912)	133	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893)	325	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca collaris</i> (Rousselet, 1896)	119	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof, 1891)	325	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca dixonnutalli</i> (Jennings, 1903)	117	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse, 1886)	238	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca flagellata</i> Hauer, 1937	113	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca greeni</i> Koste 1981	209	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca heterodactyla</i> (Tschugunoff, 1921)	225	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca iernis</i> (Gosse, 1887)	135	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca inermis</i> (Linder, 1904)	89	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca insignis</i> (Herrick, 1885)	376	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca insulana</i> (Hauer, 1937)	101	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca intermedia</i> (Stenroos, 1898)	94	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca longiseta</i> (Schrank, 1802)	222	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca macera</i> (Gosse, 1886)	295	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca mus</i> Hauer, 1938	60	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca myersi</i> (Hauer, 1931)	175	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca plaka</i> Myers, 1938	110	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca porcellus</i> (Gosse, 1851)	162	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca pusilla</i> (Jennings, 1903)	175	Pelágico	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca rattus</i> (Müller, 1776)	168	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca rousseleti</i> (Voigt, 1902)	103	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca ruttneri</i> Donner, 1953	86	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca scipio</i> (Gosse, 1886)	408	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)	300	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca stylata</i> (Gosse, 1851)	167	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichocerca tigris</i> (Müller, 1786)	260	Litorâneo	Sugador-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Trichotria tetractis</i> Ehrenberg, 1830	295	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Tripleuchlanis plicata</i> (Levander, 1894)	115	Litorâneo	Suspensivoro-R	Herbívoro	Curto	Assexual	Sem escape
<i>Tropocyclops prasinus</i> (Fischer, 1860)	500	Pelágico	Raptorial-Cop	Onívoro	Longo	Sexual	Alto

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 Mato 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. Introducción 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 C - Modelos da análise de GLMMs e selecionados pela função *model.avg*, do pacote *MuMIn* no ambiente R.

Tabela 1. Modelos selecionados para o funcionamento do ecossistema e a diversidade, para cada ambiente. Aqui estão os coeficientes dos modelos para as variáveis independentes selecionadas pelos modelos, os valores de grau de liberdade (df), valor de AIC e o peso de cada modelo.

	Modelos	Intercepto	Eve	FDis	FDiv	FEve	FRic	SR	df	AIC	Peso
LÊNTICO	1	12.68	-4.18	17.64	-5.61	-2.03	0.74	0.04	9	1268.00	0.50
	2	12.89	-4.21	17.53	-5.44	-1.95		0.04	8	1268.50	0.38
LÓTICO	1	9.97	-4.87	16.71	-3.52	-2.40	1.07	0.06	9	1084.80	0.92

Tabela 2. Modelos selecionados para a estabilidade e a diversidade, para cada ambiente. Aqui estão os coeficientes dos modelos para as variáveis independentes selecionadas pelos modelos, os valores de grau de liberdade (df), valor de AIC e o peso de cada modelo.

	Modelos	Intercepto	Eve	FDis	FDiv	FEve	FRic	SR	df	AIC	Peso
LÊNTICO	1	1.27			-0.69				4	1.40	0.22
	2	1.27		-0.12	-0.68				5	2.40	0.14
	3	1.31			-0.65	-0.25			5	3.40	0.08
LÓTICO	1	0.64	0.53	-1.66					5	28.10	0.21
	2	0.31	0.58	-1.90	0.42				6	29.00	0.13
	3	0.89		-0.93					4	29.30	0.11

Tabela 3. Modelos selecionados para a estabilidade e a sincronia, para cada ambiente. Aqui estão os coeficientes dos modelos para as variáveis independentes selecionadas pelos modelos, os valores de grau de liberdade (df), valor de AIC e o peso de cada modelo.

	Modelos	Intercepto	Sincronia	df	AIC	Peso
LÊNTICO	1	0.74		3	5.40	0.59
	2	0.82	-0.23	4	6.00	0.42
LÓTICO	1	0.90	-0.29	4	29.70	0.62
	2	0.78		3	30.70	0.38