



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Avaliação da estrutura da comunidade fitoplanctônica em várzeas amazônicas
frente às variações hidrológicas, ambientais e espaciais**

Cleber Nunes Kraus

Orientador: Prof. Dr. Ludgero Cardoso Galli Vieira

Brasília, DF

2015



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

CLEBER NUNES KRAUS

**Avaliação da estrutura da comunidade fitoplanctônica em várzeas amazônicas
frente as variações hidrológicas, ambientais e espaciais**

Orientador: Prof. Dr. Ludgero Cardoso Galli Vieira

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Brasília, DF

2015

“É que da bem-aventurança e da alegria da vida há pouco a ser dito enquanto duram; assim como as obras belas e maravilhosas, enquanto perduram para que os olhos as contemplem, são registros de si mesmas e, somente quando correm perigo ou são destruídas, é que se transformam em poesia.”

J.R.R. Tolkien

AGRADECIMENTOS

Como disse o Papa João Paulo II na sua encíclica *Fides et Ratio* (Fé e Razão): “A fé e a razão constituem como que as duas asas pelas quais o espírito humano se eleva à contemplação da verdade”. Por isso, agradeço primeiramente a Deus, que me inspira a buscar o conhecimento sobre sua criação através do método científico. Tal método, quando aplicado e conduzido de acordo com o preceitos morais e éticos que devem ser inerentes a qualquer pesquisa, se torna instrumento poderoso para se alcançar a verdade em prol do bem comum.

Agradeço imensamente a minha família, sem a qual eu não teria chegado até aqui. Todo o apoio dado por cada um de vocês, me ajudou a chegar até este momento e sei, me ajudará a ir muito mais além. Minha mãe Martha (Nana) e meu pai Jair, que mesmo não compreendendo muito os porquês do que eu estava fazendo, não deixaram de me apoiar ou incentivar. Meus irmãos, todos vocês (Deise, Renata, Fernanda, Bruna, Pedro), cada um de vocês somou e ainda soma demais na minha vida. Eu não seria o que sou hoje se não fosse o convívio com vocês. Cada um com suas peculiaridades, marcam a minha vida e me ensinam muito. Agradeço também a Rosane, por ter me acolhido em sua casa ao longo desses 4 anos que estou entre Brasília e Rio. Obrigado pela hospitalidade, pela generosidade e por toda atenção dispensada, sei que posso contar sempre.

Ao grande irmão, primo, sobrinho, amigo, conselheiro e tantos outros adjetivos, Felipe. Cara, na boa, sou teu fã. Obrigado por tudo que fez, mesmo estando distante, na correria das viagens de trabalho, sua preocupação e consideração sempre presentes fizeram e fazem, muita diferença. Ao grande irmão, pai, amigo, parceiro, um pouco mentor também, Luiz Roberto Kraus. Como diz uma letra de uma canção que gosto muito, “*Tua palavra, tua história, tua verdade fazendo escola e tua ausência fazendo silêncio em todo lugar*”. Cada um de nós tem um pouco de você, você nos marcou de uma tal forma que a morte não é o suficiente para te fazer desaparecer. Você permanece vivo, não só nas nossas lembranças e nossos corações, vai além, está vivo em nossa forma de ser e agir. Aí de cima sei que está feliz e orgulhoso, OBRIGADO POR TUDO!

Aos meus professores e formadores ao longo destes dois anos, de forma muito especial ao meu orientador Dr. Ludgero Vieira. Não fui um bom orientando, principalmente no que diz respeito aos prazos, sempre em cima da hora. Desculpa por toda preocupação e por todo o trabalho que dei. Ao mesmo tempo, muito obrigado

por ter me acolhido e por ter sido extremamente profissional e um orientador de fato, me ajudando a crescer ao longo destes dois anos. Saiba que serei sempre muito grato por tudo que fez e, que seu profissionalismo e disponibilidade em atender a nós, seus orientados, muito me marcaram e com certeza irão me inspirar no prosseguimento da minha vida acadêmica. Caso eu venha ter algum aluno sob minha orientação, espero ter para com ele a solicitude que o senhor sempre teve para conosco.

A professora Dra. Maria do Socorro e a Dra. Cristina Arantes, vocês abriram as portas da UnB pra mim e me possibilitaram esta grande oportunidade que é cursar um mestrado nesta instituição; obrigado por toda confiança e atenção dedicadas a mim. A Dra. Marie Paule, você se tornou uma mentora e uma amiga, me deu a oportunidade de conhecer um dos lugares mais incríveis que já estive, a Amazônia. Obrigado pela confiança e parceria ao longo de tantos trabalhos de campo e reuniões, espero continuar correspondendo a altura de tantos projetos e trabalhos que estão por vir. A professora Dra. Patrícia Domingos, minha primeira orientadora ainda na graduação. Sempre serei grato a senhora por ter me colocado nesse caminho da limnologia através do estudo do fitoplâncton, sem esse ponta pé inicial, esse trabalho não teria acontecido, obrigado! A professora Dra. Ina Nogueira, por toda a contribuição que deu, com dicas nas poucas conversas que tivemos, mesmo sem perceber, contribuiu bastante para a construção desta dissertação.

Aos meus amigos e amigas, vocês foram importantes demais em todo esse processo. Obrigado pelas conversas, pelo apoio em momentos muito difíceis ao longo dessa jornada, especialmente na reta final, aonde aconteceram muitas coisas que me fizeram ter a vontade de desistir. Todos que estiveram próximos a mim me ajudaram imensamente, e serei sempre grato a vocês. Gostaria de agradecer a todos os amigos e colegas que fiz em Brasília, de forma particular a Elisa, Diogo e a Patrícia, quero que saibam: vocês foram muito importantes ao longo desse caminho! Também aos queridos Leonardo, Carol, Juliana e Carla, estar com vocês fez muita diferença, por tudo o que fizeram, obrigado.

Peço desculpas a tantos e tantas que mereciam ter o nome citado aqui, mas preciso agradecer de forma especial a Thais e a Emília, amigas goianas fundamentais em um dos momentos mais complicados que tive até hoje. Obrigado por me acolherem em Catalão e também em Jaraguá, pelas viagens, pela preocupação, pelo carinho e atenção, sem vocês, não teria sido fácil suportar certos momentos, ainda mais quando distante dos amigos petropolitanos.

A todos que contribuíram de uma forma ou de outra para que eu chegasse a até aqui, são muitos nomes que poderiam ser citados, principalmente dos amigos petropolitanos, mas falar de vocês ocuparia muitas linhas, e faria essa seção ser mais longa do que já está sendo. Mas não poderia deixar de agradecer a Oficina de Valores, grupo ligado a Igreja Católica, e faço parte ativamente. Vocês me mostram a cada dia que nosso lema é verdadeiro, “Só vale a pena viver, quando existe um ideal pelo qual vale a pena dar a vida”.

Agradeço a UnB, e ao programa de pós graduação em Ecologia. Ao laboratório de Limnologia, aos professores Dr. José Francisco (Júnior) e Dra. Cláudia Padovesi. Aos colegas de laboratório, Gustavo, Renam, Alan, Paulino, Aurea e tantos outros que passaram por lá ao longo destes anos. Agradeço a CAPES pela bolsa concedida e por fim, agradeço ao projeto CARBAMA (Carbon Cycle in Amazon River) e ao IRD (L'Institut de recherche pour le développement) que proporcionaram as amostras para que este trabalho fosse possível. A todos vocês o meu mais sincero e profundo agradecimento. MUITO OBRIGADO!!!

SUMÁRIO

Resumo	ix
Abstract	x
Introdução geral	1
Objetivos e hipóteses	2
Bibliografia	3
Capítulo 1	
Resumo	5
Introdução	6
Material e métodos	
Área de estudo	7
Variáveis ambientais e biológicas	8
Análise de dados	9
Resultados	10
Discussão	13
Conclusão	15
Agradecimentos	16
Bibliografia	16
Capítulo 2	
Resumo	20
Introdução	21
Material e métodos	
Área de estudo	22
Variáveis ambientais e biológicas	23
Análise de dados	24
Resultados	24
Discussão	26
Conclusão	29
Bibliografia	29

Resumo

O pulso de inundação é a principal força estruturadora ambiental e biológica das planícies alagáveis, mas nem sempre é capaz de homogeneizar os ambientes ao longo de um gradiente espacial e/ou ambiental de conexão. Os regimes hidrológicos controlam o funcionamento dos ecossistemas aquáticos, gerando fases distintas com características distintas, porém, o ciclo de enchente e seca sazonal, não gera sempre uma homogeneização das características ambientais e biológicas da comunidade fitoplanctônica como sugerido por outros autores. Essa heterogeneidade leva a um alto índice de diversidade beta. A diversidade beta é uma das medidas mais importantes para a compreensão do funcionamento dos ecossistemas. Uma das formas mais simples de mensurá-la é uma medida de dissimilaridade biológica entre locais. Existem diferentes métodos para se avaliar essa dissimilaridade, mas todos se concentram em separar a dissimilaridade causada por *turnover* da dissimilaridade causada pelo aninhamento. Como estes fenômenos levam em conta fatores espaciais e ambientais, eles também podem ajudar na avaliação da estrutura de metacomunidades. Neste trabalho, avaliamos a influência do pulso de inundação na homogeneização das características físicas e químicas da planície e avaliamos a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica em dois ambientes lacustres desta planície. Avaliamos também, a importância dos fatores ambientais e espaciais na estruturação da comunidade fitoplanctônica. Nosso trabalho mostra, de forma surpreendente, que períodos de águas baixas e vazante são igualmente heterogêneos, ou seja, não há uma homogeneização das características, embora elas sejam diferentes para os períodos. Mostraram que fatores ambientais e espaciais são importantes na estruturação da diversidade beta, mas que a resposta que eles podem dar depende da escala adotada para o estudo. Por fim, foi evidenciado que diferentes escalas revelaram diferentes padrões na estruturação das metacomunidades. Esses resultados destacam a importância de compreender melhor os processos que afetam a dinâmica hidrológica da planície amazônica e as interações que ocorrem entre as várzeas que compõe esta região, com a biota local e os eventos climáticos extremos.

Palavras chave: Diversidade Beta; Fitoplâncton; Homogeneização; Metacomunidades; Pulso de Inundação.

Abstract

The flood pulse is not a force that always cause the homogenization of characteristics in floodplain environments. The hydrological regimes control the functioning of aquatic ecosystems, generating distinct phases with different characteristics, however, the flood cycle and seasonal drought, not always generates a homogenization of environmental and biological characteristics of the phytoplankton community as suggested by other authors. This heterogeneity leads to a high beta diversity index. The beta diversity is one of the most important measures for understanding the functioning of ecosystems. One of the simplest ways to look at, is as a measure of biological dissimilarity between sites. There are different methods to evaluate this dissimilarity, but all focus on separating the divergence caused by turnover of dissimilarity caused by nestedness. As these phenomena take into account spatial and environmental factors, they can also help us in understand the metacommunity structure. We evaluate the influence of the flood pulse in homogenization the physical and chemical characteristics of flooplain and evaluate the beta diversity of phytoplankton in two lakes in this floodplaine. We evaluate also the importance of environmental and spatial factors in the structuring of phytoplankton community. Our work shows, surprisingly, that the low-water and low tide are also heterogeneous, there is not a homogenization of the features, although they are different for the periods. Showed that environmental and spatial factors are important in structuring the beta diversity, but the answer they can give depends on the scale adopted for the study. Finally, it was evident that different scales revealed different patterns in structuring metacommunities. These results highlight the importance of better understanding the processes that affect the hydrological dynamics of Amazonian floodplain systems and the interactions that occur between the floodplain that make up this region with the local biota and climate extremes.

Keywords: Beta Diversity; Phytoplankton; Homogenization; Metacommunities; Flood pulse.

Introdução Geral

As planícies de inundação são submetidas a pulsos de inundação anuais, uma força controladora da dinâmica desses ecossistemas aquáticos (Junk *et al.*, 1989; Junk e Wantzen, 2004). O regime hidrológico é o principal fator que regula o funcionamento físico, químico (Panarelli *et al.*, 2013; Montero e Latrubesse, 2013; Torres-bejarano *et al.*, 2013) e biológico (Illyová e Matecný, 2014) das planícies de inundação. A dinâmica fluvial, com o fluxo e a inundação destes sistemas, é o mecanismo que mantém a conectividade nas planícies alagáveis (Tockner, 2010a). Assim, devido a flutuação temporal do nível hidrométrico dos rios, é possível distinguir quatro períodos durante o ciclo sazonal (Bittencourt; Amadio, 2007). Dois períodos extremos que são o de águas baixas e o de cheia e dois períodos intermediários que são a enchente e a vazante. No período de águas baixas as planícies de inundação apresentam um volume menor de água e podem ou não ter comunicação com o rio. No período da cheia observa-se elevado aporte de água dos rios para as planícies alagáveis podendo fazer com que as características destas planícies se tornem mais homogêneas com as características do rio de acordo com a hipótese de homogeneização proposta por Thomaz et al (2007).

A dinâmica do pulso de inundação provoca alterações físicas e químicas no ambiente produzindo respostas adaptativas da biota observadas através da estruturação de comunidades (Junk *et al.*, 1989). Comunidades locais, ligadas por múltiplas interações devido a um fator de dispersão, podem constituir uma metacomunidade (Leibold *et al.*, 2004; Thompson e Thousand, 2006; Gonzalez, 2009). Uma metacomunidade é um conjunto de comunidades locais que sofrem interações causadas por uma taxa de dispersão. Diferentes taxas de dispersão, podem levar a padrões de interações diferentes formando diferentes padrões de metacomunidade (Gonzalez, 2009). Em metacomunidades podemos ter a teoria do nicho (Tilman, 1982) que trata da relação das espécies com fatores locais ou a teoria neutra (Hubbel, 2001), que trata de interações aleatórias entre espécies em uma escala espacial (Leibold, 2004).

Os efeitos da dispersão e da heterogeneidade podem ser identificados pelo estudo da diversidade entre locais, conhecida como diversidade beta (Whittaker, 1960). A diversidade beta pode apresentar um padrão de aninhamento, quando as espécies de uma comunidade com menor riqueza estão todas presentes em uma comunidade com maior riqueza. Pode apresentar um padrão de *turnover*, quando uma comunidade possui espécies de outras comunidades, mas também possui espécies exclusivas. Estes dois padrões podem ocorrer de forma combinada e apresentar uma combinação *turnover*-riqueza, onde as

comunidades terão sempre espécies diferentes, aumentando a riqueza a cada comunidade amostrada (Baselga, 2010).

A comunidade de microalgas (fitoplâncton) constitui-se no principal grupo de produtores primários dos ecossistemas aquáticos, indicando através de flutuações temporais e espaciais na sua composição e biomassa, características e alterações naturais nos ecossistemas aquáticos (Tundisi *et al.*, 1978; Basile-Martins *et al.*, 1985; Philips *et al.*, 2008; Nabout *et al.*, 2009; Oliver *et al.*, 2013). Essa característica de sensor se dá devido a um curto tempo de geração de seus componentes, que serve para avaliar mudanças ambientais antrópicas ou naturais nos ambientes aquáticos (Margalef, 1983). Assim, a estrutura da comunidade fitoplanctônica e suas flutuações qualitativas e quantitativas, revertem-se de caráter indicador e descritor das condições ambientais (Round *et al.*, 1990).

Por responder rapidamente as variações ambientais, o fitoplâncton pode ser considerado uma importante ferramenta para a compreensão de muitos processos nos ecossistemas aquáticos. Desta forma, compreender o fitoplâncton, seus processos, sua dinâmica espacial e temporal, constituem-se um papel fundamental para a compreensão dos ecossistemas aquáticos (Crossetti & Bicudo, 2008).

Bibliografia

- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol. Biogeogr.*, vol. 19, p.134-143.
- Basile-Martins, M.A. Cipolli, M. N. & Cesta-Rolli, M. A. 1985. Limnologia de reservatórios do Sudeste do Estado de São Paulo, Brasil, VI, Produção primária. *B. Inst. Pesca*, 12: 123-143.
- Bittencourt, M.M.; Amadio, S.A. 2007. Proposta para a identificação rápida dos períodos hidrológicos em áreas de várzea do rio Solimões, Amazonas, nas proximidades de Manaus. *Acta Amazonica*, 37(2):303-308.
- Crossetti L.O.; Bicudo C.E. de M. 2008. Adaptations in phytoplankton life strategies to imposed change in a shallow urban tropical eutrophic reservoir, Garças Reservoir, over 8 years. *Hydrobiologia* 614:91–105.
- Gonzalez, A., 2009. Metacommunities: spatial community ecology. *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons.
- Hubbell, SP., 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ. Vol. 32.
- Illyová M.; Matečný I. 2014. Ecological validity of river-floodplain system assessment by planktonic crustacean survey (Branchiata: Branchiopoda). *Environmental Monitoring and Assessment*, 186:4195-4208.

- Junk, W.; Bayley, P.B.; Sparks, R.E. 1989. The flood-pulse concept in river-foodplain systems. In: Dodge, D.P. (Ed). *Proceedings of the international Large Rivers Symposium (LARS)*. v.106. Canadian Special Publication Fish Aquatic Sciences, p.110-127.
- Junk, W.; Wantzen, K.M. 2004. The flood pulse concept: New aspects, approaches and applications - an update. Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries. Food and Agriculture Organization and Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Phnom Penh, Cambodia, pp. 117-149.
- Leibold, Ma., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, Jm., Hoopes, Mf., Holt, Rd., Shurin, Jb., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. And Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, vol. 7, p. 601-613.
- Margalef, R. 1983. *Limnologia*. 1 Ed. Omega AS, Barcelona, (1983), 1100p.
- Montero, C.; Latrubesse, E.M. 2013. The igapó of the Negro River in central Amazonia: Linking late-successional inundation forest with fluvial geomorphology. *Journal of South American Earth Sciences*, 46:137-149.
- Nabout J.C.; Siqueira T.; Bini L.M.; Nogueira I. de S.; 2009. No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica*, 35:720-726.
- Oliver, R.L.; Whittington, J.; Lorenz, Z.; Webster, I.T. 2013. The influence of vertical mixing on the photoinhibition of variable chlorophyll-a fluorescence and its inclusion in a model of phytoplankton photosynthesis. *Journal of Plankton Research*, 25:1107-1129.
- Panarelli, E.A.; Güntzel, A.M.; Borges, C.N. 2013. How does the river influence the cladoceran assemblage. *Brazilian Journal of Biology*, 73(4): 717-725.
- Philips, E.J.; Havens, K.E.; Lopes, M. R. M. 2008. Seasonal dynamics of phytoplankton in two Amazon flood plain lakes of varying hydrologic connectivity to the main river channel. *Archiv für Hydrobiologie*, 172(2): 99-109.
- Round F.E.; Crawford R.M.; Mann D.G. 1990. *The Diatoms. Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge University Press, Cambridge, (1990), 747p.
- Thomaz, S.M.; Bini, L.M.; Bozelli, R.L. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579:1-13.
- Tockner, K.; Malard, F.; Ward, J.V. 2000a. An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Processes*, 14: 2861-2883.
- Thompson, R., And Townsend, Cr., 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, vol. 75, p. 476-484.
- Tilman, D., Kilham, Ss., And Kilham, P., 1982. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 13, p. 349-372.
- Torres-Bejarano, A.M.; Duque, S.R.; Caraballo-Gracia P.R. 2013. Heterogeneidad espacial y temporal de las condiciones físicas y químicas de dos lagos de inundación en la amazonia colombiana. *Actual Biol*, 35(98): 63-76.
- Tundisi, J.G., Matsumura-Tundisi, T., Rocha, O., Gentil, J. G. & Nakamaoto, N. Primary production, standing-stock of phytoplankton and ecological factors in a shallow tropical reservoir (Represa do Broa, S. Carlos, Brazil). *Sem. Medio Ambiente y Represas*, 1: 138-172, 1977.

Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 280-338.

Capítulo 1¹
**O PULSO DE INUNDAÇÃO E A NÃO HOMOGENEIZAÇÃO DE VÁRZEAS
AMAZÔNICAS**

Cleber Nunes Kraus*; Ludgero Cardoso Galli Vieira**; Marie-Paule Bonnet***; Cristina
Arantes Miranda****

* Programa de Pós-Graduação em Ecologia Instituto de Ciências Biológicas - Bloco E
Campus Darcy Ribeiro - Asa Norte, CEP:70910-900 – Brasília – DF – Brasil,
email: binhokraus@gmail.com;

** Faculdade UnB de Planaltina, Área Universitária 1, Vila Nossa Senhora de Fátima.
CEP:73345-010 – Brasília – DF – Brasil, e-mail: ludgero@unb.br;

*** Institut de Recherche pour le Développement (IRD), França, e-mail: [marie-
paule.bonnet@ird.fr](mailto:marie-paule.bonnet@ird.fr);

**** Universidade de Brasília, Programa de Pós-Graduação em Geociências Aplicadas
IG/ICC Centro, Campus Universitário Darcy Ribeiro, CEP:70910-970, Brasília – DF –
Brasil.

Resumo

O pulso de inundação não é uma força que sempre homogeneiza as características dos ambientes alagáveis. Os regimes hidrológicos controlam o funcionamento dos ecossistemas aquáticos, gerando fases distintas com características distintas, porém, o ciclo de enchente e seca sazonal não gera necessariamente uma homogeneização das características ambientais e biológicas da comunidade fitoplanctônica. Nosso trabalho avaliou a estrutura da comunidade fitoplanctônica nos períodos de águas baixas e vazante entre duas várzeas amazônicas e os resultados sugerem ausência de uma força homogeneizadora do fitoplâncton nestes períodos. Assim, nossos resultados enfatizam a importância de compreender melhor os processos que afetam a dinâmica hidrológica da planície amazônica e as interações que ocorrem entre as várzeas que compõem esta região com a biota local.

Palavras chave: Conectividade hidrológica – Similaridade – Fitoplâncton – Grupos Funcionais.

¹ Capítulo formatado de acordo com as normas da revista *Acta Amazonica*.

Introdução

O regime hidrológico é o principal fator que regula o funcionamento físico, químico (Panarelli *et al.*, 2013; Montero e Latrubesse, 2013; Torres-bejarano *et al.*, 2013) e biológico (Sousa e Freitas, 2008; Illyová e Matecný, 2014) das planícies de inundação. Desta forma, o pulso de inundação pode ser considerado o principal fator que influencia a dinâmica destes ecossistemas (Junk *et al.*, 1989, Junk e Wantzen, 2004). A dinâmica fluvial, com o fluxo e a inundação destes sistemas, é o mecanismo que mantém a conectividade nas planícies alagáveis (Tockner, 2010a). Assim, podemos distinguir quatro fases hidrológicas básicas durante o pulso: uma fase de águas baixas, uma de enchente, uma de águas altas e a fase de vazante (García de Emiliani, 1993).

Na fase de águas baixas e começo da enchente, as planícies de inundação, podem ou não ter comunicação com o rio. No período de águas altas e vazante, há o aumento da conectividade do rio com os lagos, ocorre uma troca de água entre eles (Bittencourt e Amadio, 2007), podendo fazer com que as características destes lagos se tornem mais homogêneas com as características do rio de acordo com a hipótese de homogeneização proposta por Thomaz *et al.* (2007).

Segundo a hipótese, o primeiro grupo de fatores que tende a se tornar mais similar durante o pulso são os fatores ambientais, ressaltando que estes fatores são heterogêneos durante a fase de águas baixas. As comunidades planctônicas, perifíticas, de peixes e de macrófitas, são secundariamente influenciados por essa dinâmica. Estas comunidades também tendem a ser mais heterogêneas em águas baixas e mais homogêneas entre os habitats durante a vazante. Esse tipo de padrão tem sido observado em estudos recentes, como por exemplo em lagos e várzeas na região amazônica (Torres-Bejarano *et al.*, 2013; Brito *et al.*, 2014), no rio Taquari, Mato Grosso do sul (Panarelli *et al.*, 2013) e também na Europa, no rio Danúbio (Illyová e Matecný, 2014).

No entanto, a compreensão da dinâmica destes ecossistemas aquáticos não é possível sem um entendimento da estrutura e funcionamento de suas principais comunidades (Pinto-Coelho, 2004). Porém, a ligação entre ecologia de comunidades e ecologia de ecossistemas é complicada devido à dificuldade em se conseguir generalizações e predições a respeito das comunidades (Lawton, 1999; Simberloff, 2004). Uma tentativa de minimizar tais dificuldades é a abordagem funcional, que torna a ecologia de comunidades mais geral e preditiva, permitindo a ligação entre a ecologia de comunidades e a ecologia de ecossistemas (McGill *et al.*, 2006; Westoby e Wright, 2006; Webb *et al.*, 2010; Brasil e Huszar, 2011). Muitos trabalhos relacionam a dinâmica

hidrométrica dos ecossistemas com a resposta do fitoplâncton, seja abordando essa comunidade de forma mais tradicional (Philps *et al.*, 2008; Santos *et al.*, 2008; Nabout *et al.*, 2009; Oliveir *et al.*, 2013), ou abordando através dos grupos funcionais (Becker *et al.*, 2009 a,b; Costa *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2011).

Neste trabalho, procuramos testar a hipótese da homogeneização buscando a caracterização de duas fases do pulso de inundação, a fase de águas baixas em 2009, ano em que ocorreu uma cheia extrema e a fase vazante em 2010. Consideramos que os parâmetros ambientais e os parâmetros biológicos, serão mais heterogêneos na fase de águas baixas e mais homogêneos no período da vazante. Portanto, nossas hipóteses são que o pulso de inundação (i) exerça um efeito homogeneizador sobre os parâmetros ambientais e biológicos (em nível de espécie e de grupos funcionais), tornando os ambientes mais heterogêneos durante a fase de águas baixas e mais homogêneo durante a vazante; (ii) atue como uma força estruturadora do ambiente e da comunidade fitoplanctônica, influenciando a estrutura e composição em cada fase, tanto a nível de espécies quanto a nível de grupos funcionais.

Material e Método

Área de estudo

A área de estudo compreende um trecho do Rio Amazonas que vai desde a várzea de Manacapuru no estado do Amazonas, até Santarém no estado do Pará. O trecho começa no Rio Negro, a montante de Manaus, desce até a várzea de Manacapuru e segue a jusante passando pelo Rio Madeira, várzeas de Minituba e Camaçari, cidade de Óbidos e terminando no Rio Tapajós, já em Santarém (Figura 1 A, B). No período de águas baixas, foram coletadas amostras em 15 unidades amostrais (Figura 1, B, S1:15) e no período de vazante foram 21 unidades amostrais (Figura 1, A, V1:21).

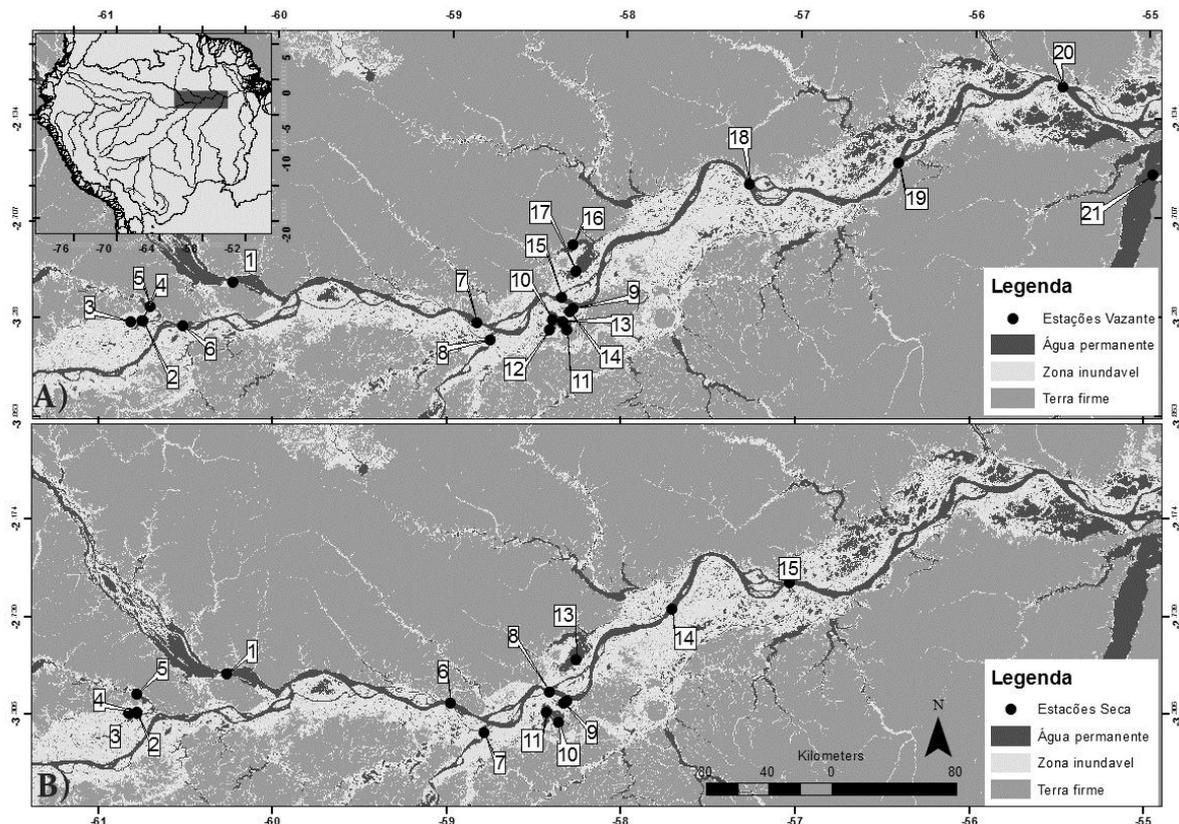


Figura 1. Mapa da área de estudo, A) estações no período de vazante; B) estações no período de águas baixas.

Variáveis ambientais e biológicas

As variáveis medidas foram a temperatura da água, condutividade elétrica, pH e oxigênio (dissolvido e saturação), medidas por meio de uma sonda multiparâmetro (modelo YSI 6820-V2). A alcalinidade foi determinada pelo método de titulação de Gran (SCHOTT TitroLine easy). Amostras de água também foram coletadas para análise de Cl, Na, K, Ca, Mg, SO₄ e NH₄ de acordo com Grasshoff (1999). A caracterização das variáveis físicas e químicas foram obtidas na mesma profundidade e período das amostras de fitoplâncton.

Para análise de clorofila-*a* (Chl-*a*), foram filtrados cerca de 500 a 750 mL de água sob pressão no sistema de filtração NALGENE e filtros de fibra de vidro (0,47 µm de porosidade; Millipore Whatman GF/F). Os filtros foram acondicionados em papel alumínio e congelados até as análises em laboratório. A extração foi feita mediante 10 ml de álcool etílico a 96% e analisadas pelo método de fluorescência, A leitura da amostra foi feita duas vezes (Arar, 1997).

Para contagem do fitoplâncton, utilizou-se o método de Uthermöhl (1958) mediante o uso de microscópio invertido da marca Zeiss modelo Telaval 31, com aumento de 400x.

O volume da comunidade fitoplanctônica foi utilizado para estimar a biomassa da mesma ($\text{mm}^3 \cdot \text{L}^{-1}$), aplicando a correção para diatomáceas de -35% do volume total para as diatomáceas penadas e -65% do volume total para as diatomáceas centricas (Round *et al.*, 1990). A biomassa é determinada pelo produto entre o número de indivíduos e o volume médio de cada organismo, sempre que possível, considerando as dimensões médias de cerca de 25 indivíduos de cada espécie. O sistema adotado para classificar o fitoplâncton foi o de Van Den Hoek *et al.* (1994). Os grupos funcionais do fitoplâncton (GF) estão relacionados com a diversidade na forma, tamanho e processos fisiológicos, isso faz com que as espécies possam ser classificadas de acordo com suas propriedades funcionais (Brasil e Huszar, 2010). Os GF são classificados a partir de um código alfanumérico, que agrupa espécies de acordo com suas características funcionais. Utilizamos a classificação proposta por Reynolds *et al.* (2002) com as modificações feitas por Padisak *et al.* (2009). Foram considerados para análises somente os GF que alcançaram pelo menos 5% da biomassa total por unidade amostral.

Análise de dados

Devido a natureza multivariada dos dados ambientais, estes foram submetidos a uma análise de componentes principais (PCA, Legendre e Legendre, 2012). A PCA é utilizada para reduzir a dimensionalidade dos dados, criando algumas poucas variáveis chave que possam caracterizar o máximo possível a variação originalmente contida no conjunto de dados (Gotelli e Ellison, 2011). Para a escolha da quantidade de eixos foi adotado o critério de Broken-Stick. Os dados, com exceção do pH, foram logaritimizadas ($\log x + 1$).

Com os primeiros eixos da PCA, foi realizada uma análise de similaridade (ANOSIM), para avaliar se existe diferença significativa entre as duas fases (Clarke, 1993). Para testar a hipótese da homogeneização, utilizamos um teste de dispersão baseado em distância para dados multivariados (Anderson, 2001, 2006). Este teste calcula a distância entre cada unidade amostral e um ponto centroide do agrupamento pré-estabelecido no qual a unidade de amostragem pertença. O teste de significância é feito por meio de uma ANOVA. O índice de dissimilaridade adotado para compor a matriz foi a distância euclidiana.

A análise dos dados biológicos da comunidade fitoplanctônica, tanto para a composição de espécies quanto para avaliar os grupos funcionais, foi feita através de um

escalonamento multidimensional não métrico (NMDS). Este teste ordena as unidades de amostragem segundo suas similaridades (neste caso, distância de Bray-Curtis) de acordo com a estrutura da comunidade (Gotelli e Ellison, 2011). Fizemos os mesmos testes citados acima (ANOSIM e de dispersão) com os dois primeiros eixos da NMDS. As análises foram feitas em duas escalas, uma escala maior que chamamos regional, com todos os pontos amostrais juntos e uma escala menor, que chamamos de local, tomando-se apenas os pontos amostrais de duas várzeas, Manacapuru e Minituba. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Core Team, 2014), utilizando o pacote vegan (Osaken *et al.*, 2013).

Resultados

Os parâmetros ambientais que obtiveram um maior coeficiente de variação (CV), foram a Chl-*a* (82% no período de águas baixas e de 101% na vazante) e o NH₄ (que 101% na fase de águas baixas e de 61% no período de vazante). Outros parâmetros como SO₄, Cl, e Alcalinidade também tiveram elevados CV nos dois períodos, com valores de 77%, 52% e 43% na fase de águas baixas e de 90%, 45% e 49% para a fase vazante, respectivamente. Os valores médios dos parâmetros ambientais foi dividido em dois grupos: um grupo com pouca diferença entre os períodos, como a temperatura (média de 31,51 °C na fase de águas baixas e 31,24 °C na vazante) e outro grupo com elevadas diferenças médias, como o Cl (de 0,16 mg/l na fase de águas baixas, para 1,47 mg/l na fase de vazante; Tabela 1).

Foi identificado um total de 169 espécies de fitoplâncton para os dois períodos de estudo (132 ocorreram na fase de águas baixas e 137 ocorreram na vazante). A classe Chlorophyceae foi a melhor representada com 58 espécies, seguida das Cyanophyceae (29 espécies), Bacillariophyceae (28 espécies), Zygnemaphyceae (21 espécies), Euglenophyceae (12 espécies), Crysophyceae (7 espécies), Dinophyceae (6 espécies), Xantophyceae (5 espécies) e Cryptophyceae (3 espécies). As 169 espécies encontradas foram incluídas em 14 grupão funcionais que contribuíram com mais de 5% da biomassa total por unidade amostral, são eles: B, C, G, H₁, L_O, M, M_P, P, S₁, S_N, T_B, T_C, W₁, W₂. Destes, 9 grupos se alternaram na dominância da comunidade nos dois períodos.

Ao analisarmos os dados ambientais por meio da PCA, os dois primeiros eixos explicaram 65% da variação contida nos dados, demonstrando uma pequena diferença entre os dois períodos (Figura 2A). As análises da comunidade fitoplanctônica por meio da NMDS, mostraram que a estrutura da comunidade foi muito similar entre os períodos,

tanto a nível de espécie quanto a nível de grupo funcional. Este resultado indica que muitas espécies e grupos funcionais estão presentes em ambos períodos (Figura 2B e 2C).

Tabela 1. Média, desvio padrão (DP), coeficiente de variação (CV) e coeficientes de estrutura (correlação de Pearson) das variáveis ambientais em cada período amostrado.

Variáveis	Águas baixas			Vazante			Eixos PCA	
	Média	DP	CV (%)	Média	DP	CV (%)	PC1	PC2
Temp (°C)	31,51	0,98	3	31,24	1,05	3	-0,33	-0,61
Cond (µS)	56,87	21,76	38	51,29	21,51	42	-0,86	-0,06
pH	6,70	0,92	14	7,07	0,90	13	-0,57	-0,64
O ₂ (%sat)	80,91	31,38	39	78,18	35,47	45	-0,36	-0,76
O ₂ (mg/l)	5,83	2,16	37	5,82	2,52	43	-0,35	-0,78
Alcalinidade (mmol.kg ⁻¹)	0,41	0,17	43	0,34	0,16	49	-0,87	0,04
Chl-a (µg/l)	12,72	10,44	82	8,34	8,39	101	-0,58	-0,25
Cl (mg/l)	0,16	0,08	52	1,47	0,66	45	0,23	-0,37
SO ₄ (mg/l)	4,80	3,67	77	1,68	1,52	90	-0,77	0,32
Ca (mg/l)	11,26	4,69	42	5,39	2,46	46	-0,93	0,14
Mg (mg/l)	2,40	1,01	42	0,96	0,49	51	-0,93	0,22
Na (mg/l)	2,57	0,99	38	1,75	0,71	41	-0,89	0,27
K (mg/l)	1,33	0,53	40	0,74	0,23	31	-0,80	0,32
NH ₄ (µmol/l)	3,27	3,32	101	1,04	0,63	61	-0,26	0,45

Em uma escala regional, a análise de similaridade (ANOSIM) mostrou que há uma diferença ambiental significativa entre os períodos ($r = 0,25$; $P = <0,001$), mas que não há diferença significativa para os dados biológicos, tanto a nível de espécie ($r = 0,01$; $P = 0,379$) quanto a nível de grupos funcionais ($r = 0,04$; $P = 0,163$). Em uma escala local, também há diferença ambiental significativa entre os períodos, Manacapuru ($r = 0,42$; $P = 0,028$), Minituba ($r = 0,87$; $P = 0,004$). Porém, são diferentes entre si quanto a resposta biológica tanto em nível de espécies, Manacapuru ($r = 0,76$; $P = 0,461$), Minituba ($r = 0,35$; $P = 0,040$), quanto em nível de grupos funcionais, Manacapuru ($r = 0,22$; $P = 0,116$), Minituba ($r = 0,32$; $P = 0,060$). O teste de dispersão para avaliar a diferença de heterogeneidade ambiental e biológica mostrou que a distância média de cada unidade de amostragem ao centroide do agrupamento não apresenta diferenças significativas para nenhuma das duas escalas abordadas (Tabela 2).

Tabela 2. Teste de dispersão realizado com os escores da PCA (dados ambientais) e

NMDS (dados de espécies e grupos funcionais).

Teste de dispersão	Distância Média do centroide		<i>F</i>	<i>P</i>
	Águas baixas	Vazante		
Ambiente				
Regional	0,43	0,47	0,11	0,739
Manacapuru	0,80	0,46	0,39	0,555
Minituba	0,66	0,47	0,53	0,488
Espécies				
Regional	0,89	0,73	0,66	0,421
Manacapuru	0,39	0,28	0,18	0,684
Minituba	0,77	0,50	0,69	0,430
Grupos Funcionais				
Regional	0,86	0,71	0,89	0,316
Manacapuru	0,81	0,53	1,34	0,290
Minituba	0,52	0,45	0,04	0,843

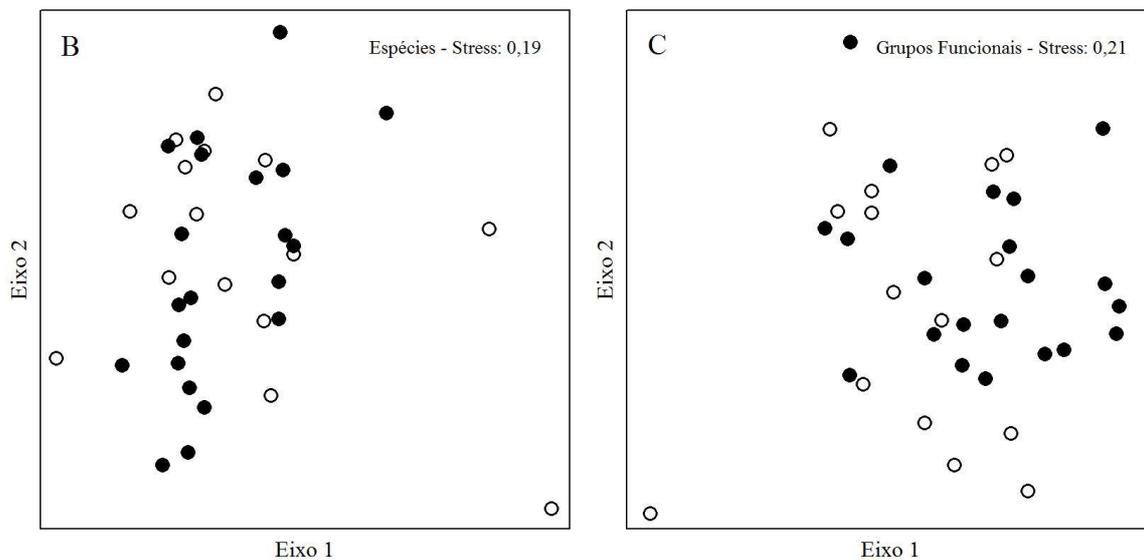
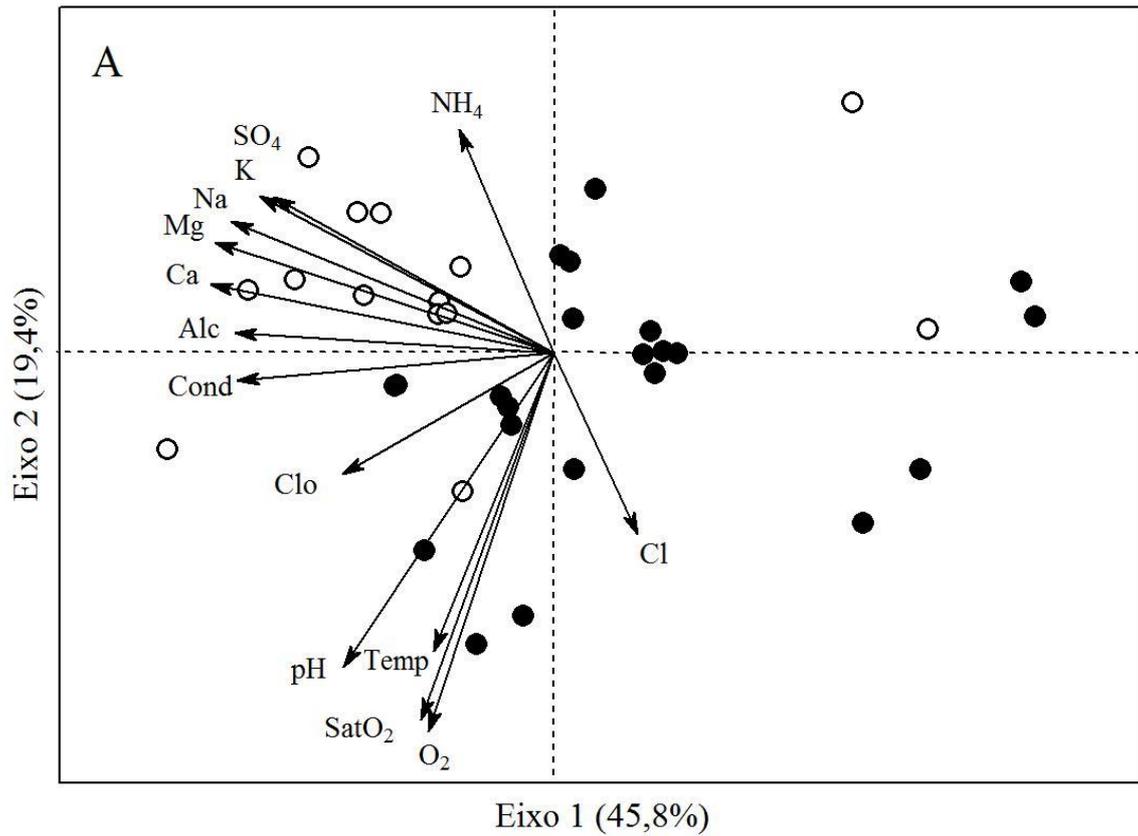


Figura 2. Ordenação das unidades de amostragem segundo suas características ambientais (A) e da estrutura da comunidade fitoplanctônica a nível de espécies (B) e de grupos funcionais (C). Círculos abertos = período de águas baixas, círculos fechados = período vazante. Alc = Alcalinidade, Clo = Clorofila-*a*, Cond = condutividade, SatO₂ = saturação de O₂, Temp = temperatura.

Discussão

Estudos relacionados com o funcionamento de planícies de inundação tem buscado não apenas identificar, mas também compreender os mecanismos responsáveis por gerar padrões estruturais biológicos e ambientais induzidos pela dinâmica do pulso de inundação. Um padrão que parece emergir desta dinâmica é a homogeneização das características ambientais dos lugares submetidos a estes pulsos (Panarelli *et al.*, 2013; Montero e Latrubesse, 2013). No entanto, nossos resultados não demonstram que o pulso de inundação exerceu um papel homogeneizador das condições ambientais. Por outro lado, nossos resultados indicam uma diferença significativa na variação das características ambientais entre os dois períodos estudados em ambas as escalas analisadas, o que os caracteriza como dois períodos distintos, porém, são igualmente heterogêneos. Encontramos uma diferença significativa das características ambientais entre os períodos, mas essa dissimilaridade não está relacionada com um maior ou menor grau de homogeneização.

O coeficiente de variação se manteve sempre acima dos 30% para os dados ambientais e, o desvio padrão da média (DP), bastante elevado para a maioria das características. As únicas variáveis que não tiveram uma variação acentuada foram a temperatura e o pH, estas características se mantiveram relativamente constantes nos dois períodos, o que está de acordo com outros trabalhos feitos nesta região (Melo e Huszar, 2000; Nogueira *et al.*, 2010; Brito *et al.*, 2014). Contudo, essa variação nos dados ambientais é um indicativo da heterogeneidade encontrada nos dois períodos estudados e contrários a nossa primeira hipótese que previa uma homogeneização destas características na vazante. Estes resultados corroboram parcialmente com o trabalho realizado no lago Catalão (Bacia Amazônica), que demonstrou que as características deste lago também não se tornaram tão homogêneas durante o pulso (Brito *et al.*, 2014).

Os ambientes amazônicos apresentam uma alta diversidade fitoplanctônica (Melo e Huszar, 2000, Silva *et al.*, 2010, Nogueira *et al.*, 2010) e, nas áreas alagáveis, a dinâmica hidrológica tem um papel importante na estruturação destas comunidades. Nabout *et al.* (2006), identificou uma estruturação em função da conectividade hidrológica em uma planície de inundação no Rio Araguaia. Philips *et al.* (2008), também relacionou a influência do regime hidrológico e da conectividade em dois lagos na região amazônica, com a dinâmica sazonal do fitoplâncton. Porém, nosso resultado mostrou que a estruturação da comunidade não foi influenciada pelo pulso, de uma forma geral, já que as espécies encontradas são praticamente as mesmas nos dois períodos. Porém, ao

analisarmos em uma escala mais local, encontramos diferenças de estruturação entre as duas várzeas. Manacapuru apresentou um padrão de estruturação local semelhante ao encontrado na escala regional, já Minituba apresentou um padrão diferente do encontrado em uma escala mais regional. Essas diferenças, conforme sugere Nabout *et al.* (2006), podem estar relacionadas com a conectividade hidrológica que cada planície de inundação tem com o canal principal do rio, ainda que o mesmo rio conecte as duas planícies. Mesmo com essa diferença, nossas análises tanto em escala regional, quanto em escala local, mostraram que não há uma homogeneização significativa entre os dois períodos. Eles são diferentes, com respostas biológicas diferentes, mas igualmente heterogêneos. Assim, ainda que a importância de participação das espécies possam ser diferentes em diferentes períodos e escalas, a composição é relativamente constante com a maioria das espécies presentes nos dois períodos.

Ao avaliarmos a abordagem funcional do fitoplâncton, que tende a ser mais eficiente em descrever as condições ambientais do que grupos taxonômicos mais elevados (Nabout *et al.*, 2006; Becker *et al.*, 2008a,b; Costa *et al.*, 2009), encontramos a mesma heterogeneidade, ou falta de homogeneização, entre os dois períodos. Este resultado coaduna com os resultados anteriores e mais uma vez não suportam nossas hipóteses. Dos 14 grupos considerados mais importantes por participarem com mais de 5% da biomassa total por unidade amostral, 9 estabeleceram a dominância em pelo menos uma unidade amostral nos dois períodos. Na fase de águas baixas, sete grupos se alternaram na dominância da comunidade nas unidades amostrais e seis grupos na fase vazante. Também encontramos diferenças entre os locais para a estruturação funcional da comunidade, porém ela não foi estatisticamente significativa e mais uma vez, em se tratando de homogeneização, a escala tanto a escala regional quanto a local não apresentou diferença que fosse significativa. Assim, ficou evidente que neste trabalho, o pulso de inundação não exerceu uma força que fosse capaz de promover uma homogeneização das características da comunidade fitoplanctônica.

A heterogeneidade na dominância, é mais um indicador da constante heterogeneidade observada. Como ambientes diferentes, levam o fitoplâncton a respostas diferentes (ver Reynolds *et al.*, 2002, Padisák *et al.*, 2009), os nove grupos funcionais dominantes nos mostram que a dissimilaridade encontrada nas análises dos dados ambientais, estão refletidas na estruturação da comunidade fitoplanctônica. Também ressalta o caráter bioindicador do fito e da abordagem funcional. No entanto, independente da fase do pulso (águas baixas ou vazante) ou da escala abordada (regional ou local), não

há uma maior homogeneização da comunidade, refutando nossas duas hipóteses sobre a força homogeneizadora do pulso de inundação na área estudada.

Talvez, estes resultados de certa forma surpreendentes, se devam ao fato da escala adotada ser uma escala mais extensa. É importante notar, que a influência do pulso varia com a distância e o tipo de conexão que existe entre os lagos e o canal principal do rio (Fantini-Cruz *et al.*, 2008) e também tem relação com a intensidade dos pulsos anuais (Brito *et al.*, 2014, Nabout *et al.*, 2007). Assim, é importante considerar também o ano em que foram realizadas as amostragens (2009) foi marcado por uma cheia considerada extrema, tanto em volume, quanto em amplitude (Vale *et al.*, 2011). Como há relação da intensidade do pulso com o processo de homogeneização, pode ser que a não homogeneização observada entre os períodos estudados, esteja parcialmente relacionada a este evento.

Uma outra forma de avaliar a heterogeneidade, seria analisando a estrutura da diversidade biológica destes locais. Ambientes muito heterogêneos tendem a ter uma diversidade beta (uma partição da diversidade), mais elevada (Neiff, 1996). Escalas maiores (regionais), como a adotada neste trabalho tendem a ter uma maior heterogeneidade ambiental, que podem revelar padrões diferentes dos que seriam observados em uma escala menor (Huston, 1999; Whittaker *et al.*, 2001). Porém, mesmo adotando escalas menores não foi possível observar uma homogeneização para os dois lagos estudados. Talvez, a proposta de homogeneização seja uma resposta para padrões que emergem em escalas menores, quando se estuda áreas mais próximas devido a sua conectividade, mas tenha limitações para avaliar grandes extensões de um ambiente lótico ou áreas muito distantes, ainda que conectadas pelo mesmo canal. Essa aparente limitação pode ser devida pela limitação imposta pela própria dinâmica do pulso de inundação, que é complexa e bastante variável, dependendo de sua extensão.

Conclusão

Os resultados não corroboraram nossas hipóteses, onde propomos como explicação as limitações que podem ocorrer com os estudos ecológicos, devido ao número baixo de réplicas (Beisner *et al.*, 2006) ou com a escala temporal e espacial (Huston, 1999; Whittaker *et al.*, 2001; Soininen *et al.*, 2007). Avaliações em curta escala temporal (mesmo que sejam conduzidas por grandes extensões espaciais), podem não levar em conta processos importantes (escala fina) que acontecem no tempo (Nabout *et al.*, 2009). Estas justificativas, embora importantes, não mudam o fato de que os resultados adversos, como

os nossos, são importantes para motivar um constante debate sobre os modelos e padrões que podem surgir a partir do pulso de inundação (ver Young *et al.*, 2008, para uma discussão sobre a importância de resultados adversos).

Assim, nossos resultados destacam a importância em se compreender melhor os processos que afetam a dinâmica hidrológica da planície amazônica e as interações que ocorrem entre as várzeas que compõe esta região, com a biota local e os eventos climáticos extremos. Avaliar interações de comunidades com o ecossistema em que se encontram é um desafio que precisa ser encarado pelos ecólogos. A dificuldade em se fazer tal integração pode ser devida a escala espacial destes estudos, mas é preciso encontrar formas de se entender o comportamento em uma escala maior (regional). Comportamentos e padrões mais locais (escala menor), são relativamente menos difíceis de serem identificados, mas a relação de vários locais em uma região, tornam particularmente difícil, porém necessária, a compreensão da relação comunidades/ecossistema.

Agradecimentos

Agradecemos ao projeto CARBAMA (Carbon Cycle in Amazon River), IRD (L'Institut de recherche pour le développement), CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), que proporcionaram que este estudo fosse feito.

Bibliografia

- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46.
- Anderson, M.J. 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62:245-253.
- Arar, E.J.; Collins, G.B. 1997. "In vitro" determination of chlorophyll a and pheophytin a in marine and freshwater phytoplankton by fluorescence. EPA, Cincinnati. (EPA method 445.0).
- Becker, V.; Huszar, V.L.M.; Crossetti, L.O. 2009a. Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir. *Hydrobiologia*, 628:137-151.
- Becker, V.; Cardoso, L.S.; Huszar, V.L.M. 2009b. Diel variation of phytoplankton functional groups in a subtropical reservoir in southern Brazil during an autumnal stratification period. *Aquatic Sciences*, 43:285-293.
- Beisner, B.E.; Peres-Neto, P.R.; Lindstrom, E.S.; Barnett, A.; Longhi, M.L. 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87:2985-2991.
- Bittencourt, M.M.; Amadio, S.A. 2007. Proposta para a identificação rápida dos períodos

hidrológicos em áreas de várzea do rio Solimões, Amazonas, nas proximidades de Manaus. *Acta Amazonica*, 37(2):303-308.

Brasil J.; Huszar V. L. M. 2010. O papel dos traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. *Oecologia Australis* 15(4): 799-834.

Brito J.G. de; Alves, L.F.; Espirito Santo, H.M.V. 2014. Seasonal and spatial variations in limnological conditions of a floodplain lake (Lake Catalão) connected to both the Solimões and Negro Rivers, Central Amazonia. *Acta Amazonica*, 44(1):121-134.

Bourgoin, L. M.; Bonnet, M.; Martinez J.; Kosuth, P.; Cochonneau, G.; Turcq, P. M.; *et al.* 2007. Temporal dynamics of water and sediment exchanges between the Curuaí floodplain and the Amazon River, Brazil. *Journal of Hydrology*, 335:140-156.

Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18:117-143.

Costa, L.S.; Huszar, V.L.M.; Ovalle, A.R. 2009. Phytoplankton Functional Groups in a Tropical Estuary: Hydrological Control and Nutrient Limitation. *Estuaries and Coasts*, 32:508-521.

Fantini-Cruz, I.; Loverde-Oliveira, S.; Girar P. 2008. Caracterização morfométrica e suas implicações na limnologia de lagoas do Pantanal Norte. *Acta Sci. Biol. Sci.* Maringá, 30(2):133-140.

García de Emiliani, M.O. 1993. Seasonal succession of phytoplankton in a lake of the Paraná River floodplain, Argentina. *Hydrobiologia*, 264:101-114.

Grasshoff, K. 1999. *Methods of seawater analysis*. 3ra Ed. Weinheim: Verlag Chemie, Germany, (1999), 317p.

Gotelli, N.J.; Ellison, A.M. 2011. *Princípios de estatística em ecologia*. 2da ed. Artmed, Porto Alegre, (2011), 528p.

Illyová M.; Matečný I. 2014. Ecological validity of river-floodplain system assessment by planktonic crustacean survey (Branchiata: Branchiopoda). *Environmental Monitoring and Assessment*, 186:4195-4208.

Huston, Michael A. 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, 1999: 393-401.

Junk, W.; Bayley, P.B.; Sparks, R.E. 1989. The flood-pulse concept in river-foodplain systems. In: Dodge, D.P. (Ed). *Proceedings of the international Large Rivers Symposium (LARS)*. v.106. Canadian Special Publication Fish Aquatic Sciences, p.110-127.

Junk, W.; Wantzen, K.M. 2004. The flood pulse concept: New aspects, approaches and applications - an update. Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries. Food and Agriculture Organization and Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Phnom Penh, Cambodia, pp. 117-149.

Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177-1992.

Legendre, P.; Legendre, L.F.J. 2012. *Numerical ecology*. 3ra Ed. Elsevier, Oxford, UK, (2012), 1006p.

Margalef, R. 1983. *Limnologia*. 1 Ed. Omega AS, Barcelona, (1983), 1100p.

McGill, B.J.; Enquist, B.J.; Weiher, E.; Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21:178-185.

- Melo, S.; Huszar, V. L. 2000. Phytoplankton in a Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Brasil): Diel variation and species strategies. *Journal of Plankton Research*, 22(1):63-76.
- Montero, C.; Latrubesse, E.M. 2013. The igapó of the Negro River in central Amazonia: Linking late-successional inundation forest with fluvial geomorphology. *Journal of South American Earth Sciences*, 46:137-149.
- Nabout, J.C.; Nogueira, I.S.; Oliveira, L.G. 2006. Phytoplankton community of floodplain lakes of the Araguaia river, Brazil, in the rainy and dry seasons. *J. Plankton Res.*, 28:181-193.
- Nabout J.C.; Siqueira T.; Bini L.M.; Nogueira I. de S.; 2009. No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica*, 35:720-726.
- Neiff, J. J. 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie*, 26:167-180.
- Nogueira, I.S.; Nabout, J.C.; Ibañez, M. do S.R.; Bourgon, L.M. 2010. Determinants of beta diversity: the relative importance of environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities in an Amazonian floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(3):247-256.
- Oliver, R.L.; Whittington, J.; Lorenz, Z.; Webster, I.T. 2013. The influence of vertical mixing on the photoinhibition of variable chlorophyll-a fluorescence and its inclusion in a model of phytoplankton photosynthesis. *Journal of Plankton Research*, 25:1107-1129.
- Oksanen, Jari; Blanchet, F; Guillaume. Kindt, Roeland; Legendre, Pierre; Minchin, Peter R; O'Hara, R. B; Simpson, Gavin L; Solymos, Peter; Stevens, M; Henry H; Wagner, Helene. 2013. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Padisák, J.; Crossetti, L.O.; Naselli-Flores, L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621:1e19.
- Panarelli, E.A.; Güntzel, A.M.; Borges, C.N. 2013. How does the river influence the cladoceran assemblage. *Brazilian Journal of Biology*, 73(4): 717-725.
- Phlips, E.J.; Havens, K.E.; Lopes, M. R. M. 2008. Seasonal dynamics of phytoplankton in two Amazon flood plain lakes of varying hydrologic connectivity to the main river channel. *Archiv für Hydrobiologie*, 172(2): 99-109.
- Pinto-Coelho, R.; Pinel-Alloul, B.; Méthot, G.; Havens, K.E. 2005. Crustacean zooplankton in lakes and reservoirs of temperate and tropical regions: variation with trophic status *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(2):348-361.
- Reynolds C.; Huszar V.; Kruk C.; Naselli-Flores L.; Melo S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24:417-428.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Round F.E.; Crawford R.M.; Mann D.G. 1990. *The Diatoms. Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge University Press, Cambridge, (1990), 747p.
- Santos, M. L.S.; Muniz, K; Barros-Neto, B; Araujo M. 2008. Nutrient and phytoplankton biomass in the Amazon River shelf waters. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*,

80(4):703-717.

Silva, I. de G.; Moura, A. do N.; Dantas, E. W.; Bittencourt-Oliveira, M. do C. 2010. Structure and dynamics of phytoplankton in an Amazon lake. *Brazil. Rev. Biol. Trop.*, 58(4):1421-1436.

Simberloff, D. 2004. Community ecology: is it time to move on? *The American Naturalist*, 163:787-799.

Soininen, J.; McDonald, R.; Hillebrand, H. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30:3-12.

Thomaz, S.M.; Bini, L.M.; Bozelli, R.L. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579:1-13.

Tockner, K.; Malard, F.; Ward, J.V. 2000a. An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Processes*, 14: 2861-2883.

Tockner, K.; Baumgartner, C.; Schiemer, F.; Ward, J.V. 2000b. Biodiversity of a Danubian floodplain: structural, functional and compositional aspects. In: Gopal B.; Junk, W.J.; Davis, J.A. (Ed.). *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, 141-159.

Torres-Bejarano, A.M.; Duque, S.R.; Caraballo-Gracia P.R. 2013. Heterogeneidad espacial y temporal de las condiciones físicas y químicas de dos lagos de inundación en la amazonia colombiana. *Actual Biol*, 35(98): 63-76.

Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen. Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie*, 9:1-38.

Wang, L; Cai, Q; Xu, Y.; Kong, L; Tan, L.; Zhang, M. 2011. Weekly dynamics of phytoplankton functional groups under high water level fluctuations in a subtropical reservoir-bay. *Aquat Ecol*, 45:197-212.

Webb, C.T.; Hoeting, J.A.; Ames, G.M.; Pyne, M.I.; Poff, N.L. 2010. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters*, 13:267-283.

Westoby M.; Wright I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 261-268.

Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 280-338.

Vale, R. do; Filizola N.; Souza, R.; Schongart, J. 2011. A cheia de 2009 na Amazônia Brasileira. *Revista Brasileira de Geociências*, 41(4):577-586.

Young, N.S.; Ioannidis, J.P.A.; Al-Ubaydli, O. 2008. Why current publication practices may distort science. *PLoS Med.* 5 (10): e201.

Capítulo 2²

FATORES QUE INFLUENCIAM O ESTUDO DA DIVERSIDADE BETA EM VÁRZEAS AMAZÔNICAS

Cleber Nunes Kraus*; Ludgero Cardoso Galli Vieira**; Marie-Paule Bonnet***; Cristina
Arantes Miranda****

* Programa de Pós-Graduação em Ecologia Instituto de Ciências Biológicas - Bloco E
Campus Darcy Ribeiro - Asa Norte, CEP:70910-900 – Brasília – DF – Brasil,
email: binhokraus@gmail.com;

** Faculdade UnB de Planaltina, Área Universitária 1, Vila Nossa Senhora de Fátima,
CEP:73345-010 – Brasília – DF – Brasil, e-mail: ludgero@unb.br;

*** Institut de Recherche pour le Développement (IRD), França, e-mail: [marie-
paule.bonnet@ird.fr](mailto:marie-paule.bonnet@ird.fr)

**** Universidade de Brasília, Programa de Pós-Graduação em Geociências Aplicadas
IG/ICC Centro, Campus Universitário Darcy Ribeiro, CEP:70910-970, Brasília – DF –
Brasil.

Resumo

A diversidade beta é uma das medidas mais importantes para a compreensão do funcionamento dos ecossistemas. Uma das formas mais simples de analisar é como uma medida de dissimilaridade biológica entre locais. Existem diferentes métodos para se avaliar essa dissimilaridade, mas todos se concentram em separar a dissimilaridade causada por *turnover* da dissimilaridade causada pelo aninhamento. Como estes fenômenos levam em conta fatores espaciais e ambientais, eles também podem ajudar na avaliação da estrutura de metacomunidades. Neste trabalho avaliamos a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica em dois ambientes lacustres de uma planície de inundação e a importância dos fatores ambientais e espaciais na estruturação desta comunidade. Nossos resultados mostraram que fatores ambientais e espaciais são importantes na estruturação da diversidade beta, mas que a resposta que eles podem dar depende da escala adotada para o estudo. Diferentes escalas revelaram diferentes padrões na composição do índice e na estruturação das metacomunidades.

Palavras chave: *Turnover*, Aninhamento; Fitoplâncton, Metacomunidades, Planícies de inundação

² Capítulo formatado Segundo as normas do periódico *Brazilian Journal of Biology*.

Introdução

O estudo da diversidade de espécies pode ser dividido em três tipos fundamentais: alpha (α), beta (β) e gama (γ) (Whittaker, 1960; Magurran, 2004). Entre estes, o conceito de diversidade beta tem sido o mais importante para a compreensão do funcionamento dos ecossistemas e para a elaboração de estratégias de conservação (Nogueira *et al.*, 2010; Carvalho *et al.*, 2012). Uma das formas mais simples de analisar a diversidade beta é uma medida de dissimilaridade biológica entre locais (Koleff *et al.*, 2003; Nabout *et al.*, 2007).

O conceito de diversidade beta como uma medida de dissimilaridade entre locais é muito flexível, porque ele pode ser baseado na escolha de qualquer medida de dissimilaridade (Anderson *et al.*, 2006). Essa flexibilidade leva a discussões constantes sobre esta partição da diversidade. Porém, um ponto em comum nos debates é que a diversidade beta reflete dois fenômenos: dissimilaridade devida a substituição de espécies (*turnover*) e ao aninhamento (Harrison *et al.*, 1992; Baselga *et al.*, 2007). O *turnover* é a substituição de espécies entre unidades amostrais (Qian *et al.*, 2005, Baselga, 2010b) enquanto o aninhamento ocorre quando a composição de espécies em uma determinada localidade é um subconjunto de outra com maior riqueza (Ulrich e Gotelli, 2007; Ulrich e Almeida-Neto, 2012).

O estudo da diversidade beta também pode elucidar se micro-organismos seguem o mesmo padrão observado em grande organismos de decaimento da similaridade com o aumento da distância e, se fatores ambientais são mais importantes que fatores espaciais para esse decaimento (Astorga *et al.*, 2012; Wetzel *et al.*, 2012). A diversidade beta também pode revelar e até mesmo explicar, quais fatores ecológicos (e.g. distribuição espacial, heterogeneidade ambiental, conectividade hidrológica) influenciam a composição de espécies de uma comunidade (Podani *et al.*, 2013).

Os diferentes métodos para a composição do índice de diversidade beta se concentram em separar a dissimilaridade causada por *turnover* da causada pelo aninhamento (Anderson *et al.*, 2006; Baselga, 2010a,b; Podani *et al.*, 2013). Como estes fenômenos levam em conta fatores espaciais e ambientais, eles também podem ajudar na avaliação da estrutura de metacomunidades em uma determinada região. Metacomunidades são um conjunto de comunidades de uma paisagem que estão conectadas por processos de dispersão e interações múltiplas entre espécies (Leibold *et al.*, 2004). O estudo das metacomunidades conta com 4 paradigmas teóricos: *mass-effect*, *patch-dynamics*, *species-sorting* e *neutral* (Leibold *et al.*, 2004; Thompson e Thousand, 2006), e um quinto paradigma foi proposto por Gonzalez (2009), *patch disturbance-*

succession metacommunity. Planícies de inundação, são um bom exemplo de um ambiente favorável para avaliar as influências ambientais e espaciais na estrutura das metacomunidades (Nogueira *et al.*, 2010), devido a influência que o pulso de inundação exerce sobre estes ambientes (Thomaz, 2007).

Portanto, este trabalho tem o objetivo de avaliar a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica em dois ambientes lacustres de uma planície de inundação, bem como avaliar a importância dos fatores ambientais e espaciais na estruturação desta comunidade. Nossas hipóteses são: (i) que a fração *turnover* seja maior do que a fração aninhamento na composição do índice de diversidade beta; (ii) que o período vazante apresente uma maior contribuição da fração aninhamento do que no período de águas baixas, decorrente dos efeitos de dispersão provenientes do pulso de inundação; (iii) que a diversidade beta seja maior no período de águas baixas, também devido a efeitos de isolamento característicos deste período; (iv) que a diversidade beta seja maior em uma escala regional do que local devido ao aumento da heterogeneidade espacial/ambiental; (v) que tanto os fatores ambientais quanto espaciais sejam importantes na estruturação da comunidade; (vi) e que a estrutura da metacomunidade no período de águas baixas seja melhor ajustada ao modelo *species-sorting* e que se ajuste melhor ao modelo *mass-effect* no período vazante.

Material e métodos

Área de estudo

A área de estudo compreende um trecho do Rio Amazonas que se estende desde as proximidades da cidade de Manaus, no estado do Amazonas, até perto da fronteira com o Estado do Pará. O trecho começa no Rio Negro, descendo até a várzea de Manacapurú, passando pelo rio Madeira e pelas várzeas de Minituba e Camaçari. As unidades amostrais distribuídas ao longo deste trecho estão divididas em dois períodos, águas baixas (S) e vazante (V). Foram coletadas 15 amostras durante a fase de águas baixas, em outubro/novembro de 2009 e 18 amostras na vazante, em agosto/setembro de 2010.

Adotamos duas escalas para este trabalho, uma que chamamos regional, na qual levou-se em conta todas as unidades amostrais de cada período (rio Negro, rio Amazonas, Manacapurú, Minituba e Camaçari), e uma escala que chamamos local, na qual foram selecionadas as várzeas de Manacapurú (4 amostras nos dois períodos) e de Minituba (4 amostras no período S e 6 amostras no período V) (Tabela 1).

Tabela 1. Localização das unidades amostrais (UA) em cada período sazonal. Lat: latitude; Long: Longitude.

Localidade	Águas Baixas			Vazante		
	UA	Lat	Long	UA	Lat	Long
Rio Negro	S1	-3.0726500	-60.2626500	V1	-3.0761667	-60.2634667
	S2	-3.2984333	-60.7800500	V2	-3.2983167	-60.7809667
Manacapuru	S3	-3.2989667	-60.8241333	V3	-3.3061833	-60.8518167
	S4	-3.2925500	-60.7790167	V4	-3.2960167	-60.7839000
	S5	-3.1895167	-60.7755000	V5	-3.2183333	-60.7365000
Rio Amazonas	S6	-3.2423333	-58.9755333	V6	-3.3254500	-60.5528167
	S7	-3.4089667	-58.7852167	V7	-3.1252667	-59.5705667
	S8	-3.1744333	-58.4090833	V8	-3.4071167	-58.7893833
	S13	-2.9856833	-58.2570000	V15	-3.1614333	-58.3777500
				V18	-2.5096000	-57.2977167
Minituba	S9	-3.2421667	-58.3251500	V10	-3.2929833	-58.4277500
	S10	-3.3523000	-58.3541833	V11	-3.3518333	-58.3501000
	S11	-3.2947667	-58.4246833	V12	-3.3508333	-58.4451167
	S12	-3.2297667	-58.3065167	V13	-3.3068000	-58.3712667
				V14	-3.2448833	-58.3312500
Camaçari	S14	-2.6920333	-57.7052500	V16	-2.8589833	-58.3117833
	S15	-2.5422833	-57.0267167	V17	-3.0088667	-58.2926167

Variáveis ambientais e biológicas

A riqueza de espécies da comunidade fitoplanctônica foi estimada a partir de amostras qualitativas de superfície, coletadas com rede de plâncton com malha de 25 μm . As amostras foram preservadas com uma solução de Transeau (Bicudo e Menezes, 2005) e foram analisadas 50 alíquotas por amostra. As amostras quantitativas foram analisadas pelo método de Uthermöhl (1958), mediante o uso de microscópio invertido da marca Zeiss modelo Telaval 31, com aumento de 400x. As classes taxonômicas foram identificadas de acordo com Van Den Hoek *et al.* (1994). A partir disso se montou uma planilha de presença/ausência e outra de densidade, para análise dos dados.

As variáveis ambientais foram temperatura da água, condutividade elétrica, pH e oxigênio (dissolvido e saturação), medidas por meio de uma sonda multiparâmetro (modelo YSI 6820-V2). A alcalinidade foi determinada pelo método de titulação de Gran (SCHOTT TitroLine easy). Amostras de água também foram coletadas para análise de NH_4 de acordo com Grasshoff (1999).

Análise de dados

O índice de diversidade beta e suas frações (*turnover* e aninhamento) foram mensurados conforme proposto por Baselga (2010b, 2012), utilizando a dissimilaridade de Jaccard (β_{JAC}). Para estimar a importância relativa dos componentes ambientais e espaciais na estruturação da comunidade uma análise de redundância parcial (pRDA) foi utilizada (Legendre e Legendre, 2012). Os dados espaciais para realização da pRDA foram processados a partir das coordenadas geográficas para criar uma matriz da qual fosse possível extrair os autovetores (Legendre, 2012; Griffith e Peres-Neto, 2006). Os dados ambientais, com exceção do pH, foram logaritizados, e os dados biológicos padronizados por meio da transformação de Hellinger. Todas as análises foram realizadas no programa R (R Core Team, 2014), com os pacotes Betapart (Baselga *et al.*, 2013) e Vegan (Osaken *et al.*, 2013).

Resultados

A diversidade γ foi de 127 espécies na fase de águas baixas e 128 na vazante, em um total de 166 espécies de fitoplâncton para os dois períodos de estudo. A diversidade α média foi maior nas várzeas (26 espécies por unidade amostral) do que no rio (17 espécies por unidade amostral) e apresentou valores médios semelhantes entre águas baixas (21 espécies) e vazante (24 espécies) (Fig. 1).

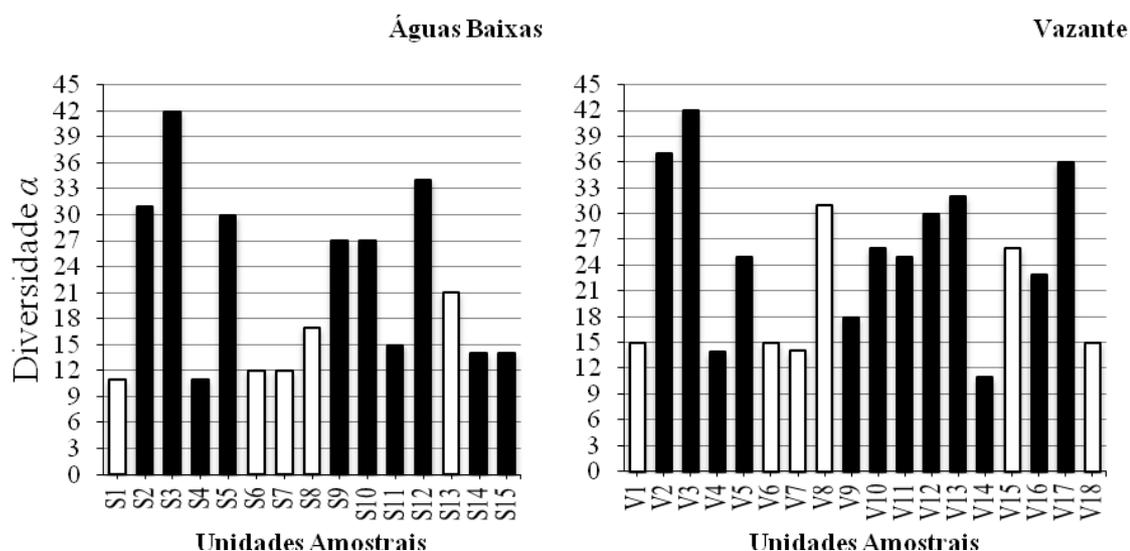


Figura 1. Diversidade α observada nas unidades amostrais nos períodos de águas baixas e vazante. Barras abertas = Rio; Barra fechada = Várzeas.

Os resultados do índice de beta diversidade (β_{JAC}) e suas partições, *turnover* (β_{TUR})

e aninhamento (β_{NES}), mostram que β_{TUR} é a fração com maior contribuição relativa para formação do β_{JAC} , independente da escala ou período analisado (Tabela 2.). Apesar disso, em escala local, a importância relativa da fração β_{NES} praticamente dobrou.

Considerando a escala local, o período de águas baixas apresentou um β_{JAC} superior ao período vazante. Para a várzea de Manacapuru, a contribuição relativa de β_{TUR} e β_{NES} foi de respectivamente 93.66% e 6.34% na fase de águas baixas e de 86.01% e 13.99% na vazante. O mesmo acontece na várzea de Minituba que obteve os valores relativos de β_{TUR} e β_{NES} de 95.22% e 4.78% na fase de águas baixas e de 90.67% e 9.33% na vazante (Tabela 2). O β_{JAC} apresentou valores mais elevados em escala regional do que na local e, além disso, os valores de β_{JAC} e suas frações na escala regional foram semelhantes entre os períodos analisados.

Tabela 2. Índice de diversidade beta (β_{JAC}) e suas frações *turnover* (β_{TUR}) e aninhamento (β_{NES}), com a participação relativa (%) de cada fração na composição do índice.

	Águas baixas					Vazante				
	β_{TUR}	(%)	β_{NES}	(%)	β_{JAC}	β_{TUR}	(%)	β_{NES}	(%)	β_{JAC}
Regional	0,92	97,3	0,02	2,6	0,94	0,92	97,6	0,02	2,4	0,95
Manacapuru	0,83	93,7	0,06	6,3	0,88	0,69	86,0	0,11	14,0	0,81
Minituba	0,82	95,2	0,04	4,8	0,86	0,75	90,7	0,08	9,3	0,82

A importância dos fatores ambientais e espaciais na estruturação da comunidade, só demonstrou significância ($P < 0,05$) em uma escala temporal maior, quando se analisou os dois períodos conjuntamente. Quando analisados separadamente, os fatores ambientais e espaciais não foram significativos ($P > 0,05$) (Tabela 3). O alto grau de resíduo (Res), mostrou que os fatores ambientais e espaciais analisados, não são suficientes para explicar a maior parte da estruturação da comunidade fitoplanctônica.

Tabela 3. Resultados da partição da variação contida na matriz fitoplanctônica segundo os preditores ambientais e espaciais. Total: abrange os períodos de águas baixas e vazante. Adj.R²: porcentagem ajustada de explicação contida em cada componente.

	Total		Águas Baixas		Vazante	
	Adj.R ²	P	Adj.R ²	P	Adj.R ²	P
Ambiente	16	0,03	36	0,22	03	0,47
Espaço	18	0,05	13	0,41	0	0,67
Ambiente + Espaço	0		0,00		20	
Resíduo	70		61		85	

Discussão

O pulso de inundação aumenta a conectividade entre várzeas de uma planície de inundação, o que facilita e aumenta os processos de dispersão de organismos que vivem em função do ciclo hidrológico, como o fitoplâncton (Nabout, 2006, 2007). Desta forma, a conectividade tem importância na estruturação da biodiversidade por influenciar as trocas de energia e matéria (Bini *et al.*, 2003). Em lagos de planícies de inundação, como as várzeas, há uma grande heterogeneidade ambiental e espacial (diferenças de origem, morfometria, hidrologia, limnologia, etc). É esperado que ambientes muito heterogêneos possuam uma diversidade beta mais elevada (Neiff, 1996).

Os valores de β_{JAC} encontrados refletem as características heterogêneas do ambiente e são semelhantes a resultados encontrados por Nogueira *et al.* (2010), para uma várzea amazônica, e Nabout *et al.* (2007), no rio Araguaia. As frações do índice β_{JAC} (β_{TUR} e β_{NES}), confirmam nossas duas primeiras hipóteses, mostrando que o *turnover* tem maior contribuição para o β_{JAC} , e que na vazante há um aumento da participação do β_{NES} . Essa estruturação da comunidade, com diferentes proporções de *turnover* e aninhamento, podem ser reflexo do grau de conexão das planícies com o Rio.

A comunidade fitoplanctônica responde as mudanças hidrológicas e aos graus de conectividade, como mostra Granado e Henry (2014), e o *turnover* é altamente influenciado pelo grau de dispersão de um grupo (Araujo e Pearson, 2005; Baselga, 2007). Períodos de águas baixas, geralmente diminuem o grau de conexão das várzeas com o rio, o que pode levar a um aumento do β_{JAC} , devido ao aumento da heterogeneidade. No período vazante, essa diversidade tende a diminuir. Nossos resultados, como esperado pela nossa terceira expectativa, mostraram que de fato, a diversidade beta foi maior no período de águas baixas do que no período vazante, mas manteve-se bastante elevada nos dois períodos, indicando que o ambiente continua bastante heterogêneo, independente do período do ciclo hidrológico.

No entanto, embora os valores sejam semelhantes entre os períodos estudados, as diferentes escalas revelaram padrões diferentes de β_{JAC} . Estas diferenças podem ser causadas por um aumento da heterogeneidade ambiental em escalas maiores (regionais), que leva um encobrimento de processos locais, que só podem ser detectados, por escalas menores (locais) (Whittaker *et al.*, 2001; Huston, 1999). Os processos locais e regionais são os principais fatores que afetam a composição e a diversidade de espécies (Ricklefs, 1987; Holyoak *et al.*, 2005; Nabout *et al.*, 2009). Assim, vemos que escalas ecológicas diferentes revelam padrões ecológicos diferentes. Nossos resultados mostram que as

diferentes escalas revelaram padrões diferentes na composição do β_{IAC} , evidenciando a importância da escala adotada para responder as perguntas a que se pretendem. De fato, se não tivéssemos analisado os dados em uma escala mais local, não teríamos observado diferença nas frações β_{TUR} e β_{NES} e poderíamos concluir, erroneamente, que não há diferenças entre as partições da diversidade beta entre os períodos estudados. Neste sentido, nossos resultados também correspondem a nossa quarta expectativa de que, em uma escala mais regional, o aumento da heterogeneidade aumenta a diversidade beta em comparação com escalas mais locais, e vai além, ao mostrar que as dinâmicas que envolvem as frações da diversidade beta podem ser um padrão que se torna mais evidente quando se analisa em uma escala mais local.

Outro padrão recorrente no estudo da similaridade na estruturação das comunidades ecológicas, é a diminuição desta similaridade com o aumento da distância, em um fenômeno chamado *distance decay* (Nekola e White, 1999). Este decaimento pode se dar pela variabilidade ambiental, independente da distância geográfica, como resultado da diferença de espécies ao longo de um gradiente ambiental (Tilman, 1982). Mais recentemente, a teoria neutra (Hubbell, 2001), prediz que este decaimento se dá em função de limitações espaciais de dispersão, independente das diferenças ambientais entre as unidades amostrais. Por estes motivos, esperávamos que os fatores ambientais e os fatores espaciais fossem os mais responsáveis pela estruturação da comunidade fitoplanctônica, porém, nossos resultados demonstraram que, embora sejam importantes, estes fatores não são suficientes para explicar por completo os processos que estruturam a comunidade fitoplanctônica. Resultados semelhantes foram encontrados em estudos do fitoplâncton das planícies de inundação dos rios Amazonas (Nogueira *et al.*, 2009) e Araguaia (Nabout *et al.*, 2007) e novamente aqui, encontramos diferentes padrões emergindo de escalas diferentes. Desta vez, em uma escala temporal mais curta, os componentes ambientais e espaciais não foram significativos para a estruturação da comunidade, mas se mostraram significativos quando analisados em uma escala temporal mais longa. Estes resultados são contrários a nossa hipótese inicial, de que fatores ambientais e espaciais seriam os mais significativos para a estruturação da comunidade. Mesmo considerando a maior escala, uma grande fração da estrutura da comunidade não foi explicada por estes fatores (valor residual 0,70).

Olhando para o único resultado significativo no teste, nossos resultados mostram concordância com o trabalho de Nogueira *et al.* (2009) e mostram que tanto a influência espacial quanto a influência ambiental, são significativas na estruturação da comunidade

quando se leva em consideração as duas fases estudadas em conjunto. Nosso resultado, também é semelhante ao de Astorga *et al.* (2012), que analisou a importância espacial e ambiental na estruturação de comunidades de diatomáceas. Os resultados negativos em uma escala temporal levando em consideração cada período separadamente, são semelhantes ao trabalho de Nabout *et al.* (2009). Neste trabalho, foram analisados lagos da planície de inundação do rio Araguaia em dois momentos diferentes, seca e chuva e, como o nosso trabalho, não encontraram nenhuma evidência de que os fatores ambientais e espaciais influenciem a estruturação da comunidade fitoplanctônica.

Estes resultados estão em concordância com a hipótese de Baas-Becking (Green *et al.*, 2008) que diz: “everything is everywhere, but the environment selects”. Essa hipótese é recorrente em discussões sobre os padrões de dispersão de pequenos organismos, que tendem a ser diferentes dos padrões encontrados em organismos maiores (Martiny *et al.*, 2006; Green *et al.*, 2008; Astorga *et al.*, 2012). Uma possível explicação que pode ser dada, e que, ao analisarmos dois períodos em conjunto, aumentamos a heterogeneidade ambiental e com isso, as variáveis analisadas foram suficientes para perceber essa variação. Também fica evidenciado com isso que os fatores que estruturam as comunidades fitoplanctônicas são complexos e diversos, não se limitando aos que são normalmente analisados. Interações biológicas com outros organismos e outros fatores ambientais, provavelmente são responsáveis pela fração não explicada (fração residual, Tabela 3). Em estudos futuros, é preciso se levar em considerações outras variáveis explanatórias (e.g. conectividade, interações biológicas, vazão, batimetria, morfometria, etc.) afim de que, possamos compreender de forma melhor os fatores que estruturam a comunidade.

As variações encontradas no trabalho, dificultaram a análise da estrutura da metacomunidade. Uma metanálise feita para avaliar a frequência de ocorrência dos diferentes modelos de metacomunidades, mostrou que 44% dos estudos analisados correspondem melhor ao modelo de *species-sorting* (Cottenie, 2005), que está relacionado diretamente com a heterogeneidade ambiental (Leibold *et al.*, 2004; Gonzalez, 2009). O modelo *species-sorting*, assume que as espécies diferem em suas necessidades ambientais, e se assemelha com a teoria do nicho, proposta por Tilman (1982). A heterogeneidade de espécies evidenciada pela análise da diversidade beta, que também é influenciada pela heterogeneidade ambiental, mostra que nossos resultados na escala temporal, considerando os dois períodos, parecem se ajustar melhor ao modelo *species-sorting*. Porém, a análise feita para avaliar a importância das variáveis ambientais e espaciais na estruturação da

comunidade, indicam que em uma escala mais sazonal, os resultados tendem a ajustar melhor ao modelo *neutral* (Hubbel, 2001). Este modelo assume que, a estruturação da comunidade, não depende de variáveis ambientais ou espaciais. Estes resultados são contrários a nossa hipótese, que esperava encontrar diferenças sazonais na estruturação da comunidade. Porém, devido aos fatores citados anteriormente, os dados utilizados nas análises, não são suficientes para definir com clareza a qual estrutura de metacomunidades melhor se ajusta ao dados coletados.

Conclusão

O estudo da diversidade beta da comunidade fitoplanctônica em planícies de inundação tropical, e dos fatores que a estruturam, ainda são incipientes para se tirar conclusões ou para se definir padrões. Os fatores ambientais e espaciais adotados, não são suficientes para se compreender como se dá a estruturação da comunidade fitoplanctônica. Outras interações não testadas podem levar a uma maior compreensão de como se organiza essa comunidade, tais como fatores hidrológicos e interações entre diferentes grupos (zooplankton, bacterioplankton, peixes). Estudos anteriores, embora ainda sejam poucos, também não puderam explicar a estruturação das comunidades fitoplanctônicas. Isso demonstra a urgência e a importância em se empreender mais esforços neste sentido. Dados de composição e distribuição de espécies, são muito importantes para ajudar no desenvolvimento de estratégias de conservação e minimizar as crescentes taxas de perda da biodiversidade, especialmente em ambientes aquáticos (Brooks *et al.*, 2004; Rodrigues e Brooks, 2007).

Bibliografia

- ALMEIDA-NETO, M., GUIMARÃES, P., GUIMARÃES, PR., LOYOLA, RD., and ULRICH, W., 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, vol.117, p. 1227-1239.
- ANDERSON, MJ., 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, vol. 62, p.245-253.
- ARAUJO, MB., and PEARSON, RG., 2005. Equilibrium of species distributions with climate. *Ecography*, vol. 28, p. 693-695.
- ASTORGA, A., OKSANEN, J., LUOTO, M., SOININEN, J., VIRTANEN, R., and MUOTKA, T., 2012. Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography*, vol. 21, p. 365-375.
- BASELGA, A., JIMÉNEZ-VALVERDE, A., and NICCOLINI, G., 2007. A multiple-site

- similarity measure independent of richness. *Biology Letters*, vol.3, p. 642-645.
- BASELGA, A., 2008. Determinants of species richness, endemism and turnover in European longhorn beetles. *Ecography*, vol. 31, p. 263-271.
- BASELGA, A., 2010a. Multiplicative partition of true diversity yields independent alpha and beta components, additive partition does not. *Ecology*, vol. 91, p. 1974-1981.
- BASELGA, A. 2010b. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol. Biogeogr.*, vol. 19, p.134-143.
- BASELGA, A., ORME, D., VILLEGGER, S., BORTOLI, Jde., and LEPRIEUR, F., 2013. betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.3. <http://CRAN.R-project.org/package=betapart> .
- BINI LM., VELHO, LFM., and LANSAC-TÔHA, FA., 2003. The effect of connectivity on the relationship between local and regional species richness of testate amoebae (Protozoa, Rhizopoda) in floodplain lagoons of the upper Paraná River, Brazil. *Acta Oecologica*, vol. 24, p.145-151.
- BROOKS, TM., FONSECA, GABda., and RODRIGUES, A.S.L., 2004. Protected areas and species. *Conservation Biology*, vol.18, p. 616-618.
- CARVALHO, JC., CARDOSO, P., and GOMES, P., 2012. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, v. 21, no. 7, p. 760-771.
- COTTENIE, K., 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol. Lett.*, vol. 8, p. 1175-1182.
- GRASSHOFF, K., 1999. *Methods of seawater analysis*. 3ra Ed. Weinheim: Verlag Chemie, Germany, 317p.
- GRANADO, DC., and HENRY, R., 2014. Phytoplankton community response to hydrological variations in oxbow lakes with different levels of connection to a tropical river. *Hydrobiologia*, vol. 721, p. 223-238.
- GREEN, JL., BOHANNAN, BJM., and WHITAKER, RJ., 2008. Microbial biogeography: from taxonomy to traits. *Science*, vol. 320, p. 1039-1043.
- GRIFFITHS, ME., and LAWES, M.J., 2006. Biogeographic, environmental, and phylogenetic influences on reproductive traits in subtropical forest trees, South Africa. *Ecography*, vol. 29, p. 614-622.
- GONZALEZ, A., 2009. Metacommunities: spatial community ecology. *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons.
- HARRISON, S., ROSS, SJ., and LAWTON, JH., 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, vol. 61, p. 151-158.
- HOLYOAK, M., LEIBOLD, MA., MOUQUET, N., HOLT, RD., AND HOOPES, MF., 2005. Metacommunities: a framework for large-scale community ecology. In *Metacommunities. Spatial Dynamics and Ecological Communities*. Eds. M. Holyoak, M. A. Leibold and R. D. Holt, University of Chicago Press, Chicago, p. 1–32.
- HUBBELL, SP., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ. Vol. 32,
- HUSTON, MA., 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, p. 393-401.

- KOLEFF, P., GASTON, KJ., and LENNON, JJ., 2003. Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, vol. 72, p. 367-382.
- LEGENDRE, P., and LEGENDRE, LFJ., 2012. *Numerical ecology*. 3ra Ed. Elsevier, Oxford, UK, 1006p.
- LEGENDRE, P., BORCARD, D., BLANCHET, FG, and DRAY, S., 2013. PCNM: MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses. R package version 2.1-2/r109. <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>
- LEIBOLD, MA., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, JM., HOOPEES, MF., HOLT, RD., SHURIN, JB., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. and GONZALEZ, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, vol. 7, p. 601-613.
- MAGURRAN, AF., 2004. *Measuring Biological diversity*. Blackwell Publishing, 256 p.
- MARTINY, JBH., BOHANNAN, BJM., BROWN, JH., COLWELL, RK., FUHRMAN, JA., GREEN, JL., HORNER-DEVINE, MC., KANE, M., KRUMINS, JA., KUSKE, CR., MORIN, PJ., NAEEM, S., OVREÅS, L., REYSENBACH, AL., SMITH, VH., and STALEY, JT., (2006). Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, vol. 4, p.102-112.
- NABOUT, JC., NOGUEIRA, IS., OLIVEIRA, LG. and MORAIS, RR., 2007. Phytoplankton diversity (alpha, beta and gamma) from the Araguaia River tropical floodplain lakes (central Brazil). *Hydrobiologia*, vol. 575, no. 1, p. 455-461.
- NABOUT JC., SIQUEIRA T., BINI LM., and NOGUEIRA IdeS, 2009. No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica*, vol. 35, p. 720-726.
- NEIFF, JJ., 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie*, vol. 26, p. 167-180.
- NEKOLA, JC., and WHITE, PS., 1999. The distance decay of community similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, vol. 26, p. 867-878.
- NOGUEIRA, IS., NABOUT, JC., IBAÑEZ, MdoSR., BOURGON, LM., 2010. Determinants of beta diversity: the relative importance of environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities in an Amazonian floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 22 no. 3 p. 247-256.
- OKSANEN, J., BLANCHET, FG., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, PR., O'HARA, RB., SIMPSON, GL., SOLYMOS, P., STEVENS, M., HENRY H., and WAGNER, H., 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- PODANI, J., RICOTTA C., and SCHMERA D., 2013. A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. *Ecological Complexity*, vol. 15, p. 52-61.
- QIAN, H., RICKLEFS, RE., and WHITE, PS., 2005. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters*, vol. 8, p. 15-22.
- R CORE TEAM (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- RICKLEFS RE., 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes.

Science, vol. 235, p. 167-171.

RODRIGUES, ASL., and BROOKS, TM., 2007. Shortcuts for biodiversity conservation planning: the effectiveness of surrogates. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, vol. 38, p. 713-737.

THOMAZ, SM., BINI, LM., and BOZELLI, RL., 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, vol. 579, p. 1-13.

THOMPSON, R., and TOWNSEND, CR., 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, vol. 75, p. 476-484.

TILMAN, D., KILHAM, SS., and KILHAM, P., 1982. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 13, p. 349-372.

ULRICH, W., and GOTELLI, NJ., 2007. Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*, vol. 88, p. 1824-1831.

UTERMÖHL, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen. Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie*, vol. 9 p. 1-38.

ULRICH, W., ALMEIDA-NETO, M., 2012. On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography*, vol. 35, p. 865-871.

WETZEL, RG., 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Third Edition. Academic Press, San Diego.

WHITTAKER, RH., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, vol. 30, p. 280-338.

VAN DEN HOEK, C., 1994. *Algae: an Introduction to Phycology*. Cambridge University Press, 419p.