

NATÁLIA FERREIRA DOS SANTOS

**COMPARANDO A ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS
PLANCTÔNICOS EM BROMÉLIAS E POÇAS TEMPORÁRIAS EM DIFERENTES
REGIMES DE PRECIPITAÇÃO NO SEMIÁRIDO**

SERRA TALHADA,

2018



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
UNIDADE ACADÊMICA DE SERRA TALHADA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

**COMPARANDO A ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS
PLANCTÔNICOS EM BROMÉLIAS E POÇAS TEMPORÁRIAS EM DIFERENTES
REGIMES DE PRECIPITAÇÃO NO SEMIÁRIDO**

Natália Ferreira dos Santos

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Universidade Federal Rural de Pernambuco como exigência para obtenção do título de Mestre.

Linha de pesquisa: Ecologia, Conservação e uso da Biodiversidade de Ambientes Aquáticos.

Prof. Dr. Mauro de Melo Júnior
Orientador

Prof.(a) Dr.(a) Paula Munhoz de Omena
Co-orientadora

SERRA TALHADA,
2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Biblioteca da UAST, Serra Talhada - PE, Brasil.

S237c Santos, Natália Ferreira dos
Comparando a estrutura de comunidades de invertebrados planctônicos em bromélias e poças temporárias em diferentes regimes de precipitação no semiárido / Natália Ferreira dos Santos. – Serra Talhada, 2018.
74 f.: il.

Orientador: Mauro de Melo Júnior
Coorientadora: Paula Munhoz de Omena
Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e Conservação) – Universidade Federal Rural de Pernambuco. Unidade Acadêmica de Serra Talhada, 2018.
Inclui referências, anexos e apêndices.

1. Invertebrados -Metacomunidade. 2. Diversidade beta. 3. Indicadores (Biologia). 4. Filtro ambiental. 5. Zooplâncton. I. Melo Júnior, Mauro de, orient. II. Omena, Paula Munhoz de, coorient. III. Título.

CDD 574

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
UNIDADE ACADÊMICA DE SERRA TALHADA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

COMPARANDO A ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS
PLANCTÔNICOS EM BROMÉLIAS E POÇAS TEMPORÁRIAS EM DIFERENTES
REGIMES DE PRECIPITAÇÃO NO SEMIÁRIDO

Natália Ferreira dos Santos

Dissertação julgada adequada para obtenção do título de mestre em Biodiversidade e Conservação. Defendida e aprovada em 27/02/2018 pela seguinte Banca Examinadora.

Prof. Dr. Mauro de Melo Júnior – Orientador – Membro Interno
Departamento de Biologia/ Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof.^a. Dr.^a. Mônica Lucia Botter Carvalho – Membro Externo
Departamento de Biologia/ Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof. Dr. Ralf Schwamborn – Membro Externo
Departamento de Oceanografia/ Universidade Federal de Pernambuco

Prof.^a. Dr.^a. Sigrid Neumann Leitão – Membro Interno (suplente)
Departamento de Oceanografia/ Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Pedro Augusto Mendes de Castro Melo – Membro Externo (suplente)
Departamento de Oceanografia/ Universidade Federal de Pernambuco

Dedico:

À minha amada mamãe (in memoriam), que aonde estiver estará sempre torcendo por mim com o seu sorriso tão belo. Te amo.

Ao meu querido marido, Thiago Gonçalves Souza, por todos os momentos ao meu lado, pelo apoio, carinho e amor. Também te amo

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus que nunca me deixou desistir e sempre se fez presente, me fazendo sentir a sua presença.

Agradeço imensamente ao meu marido, Thiago Gonçalves Souza, pelas dicas, correções, críticas, ensinamentos, por sempre apoiar minha jornada acadêmico-científica e por estar sempre ao meu lado na vida. <3

Agradeço em especial ao meu orientador/amigo, Mauro de Melo Junior, pela oportunidade de fazer parte da sua equipe, pela paciência, ensinamento, conhecimento, contribuições e por sempre ter aquela palavra mágica na hora do meu desespero.

Agradeço também a minha querida co-orientadora Paula Munhoz de Omena, por todo ensinamento, conversas, puxões de orelha e, principalmente, por me ajudar a crescer na pesquisa carreira acadêmica.

Agradeço ao pessoal da Furna dos Holandeses em Triunfo, especialmente à dona Neusa, que permitiu que eu fizesse no território da família dela e realizasse essa pesquisa!

Agradeço também a Damião Costa e Miriam Lima, por terem auxiliado nas coletas e identificação dos microcrustáceos das amostras do capítulo 1.

Agradeço a todos da UFRPE/UAST, aos que me ajudaram e aqueles que torceram por mim, em especial minha turma do mestrado de Biodiversidade e Conservação.

Agradeço aos meus queridos: Paulo Henrique, Isabel e Laís por me acolherem sempre tão bem, me dando uma segunda casa com muito carinho, atenção e amor.

Agradeço aos mais queridos companheiros do Laboratório de Ecologia do Plâncton (LEPLANC/UFRPE), onde eu passei a maior parte dos meus dois anos de mestrado, em particular aqueles do meu “todo dia”: Lelê, Juninho, Dejinha, Zezinho, Felipe, Filipe, Alan, Alef, Luana e Roberta. Principalmente pelo auxílio na pesquisa, identificações, contagens e, especialmente, pela amizade, risadas, conversas e lanchinhos partilhados ao longo desse tempo. Espero manter contato sempre com vocês. Obrigada por tudo!

Agradeço a Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE/SEDE/UAST) pela enorme importância na minha formação acadêmica.

Agradeço a Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco - FACEPE, pela concessão da bolsa.

Agradeço a banca avaliadora desta dissertação, profa. Mônica Lucia Botter Carvalho (UFRPE) e prof. Ralf Schwamborn (UFPE) por terem aceitado o meu convite e pelas contribuições.

Resumo

Metacomunidades são comunidades locais, com alto potencial de interação e dispersão de espécies. Em ambientes aquáticos são estruturadas por componentes bióticos, como interações e produtividade, e abióticos como hidroregime, temperatura e precipitação. Além disso, alterações globais atribuídas aos efeitos antrópicos influenciam fortemente a dinâmica espacial e temporal destes elementos e, desse modo, afetam os padrões locais e regionais da biodiversidade. Porém, a maioria dos estudos focou somente na variação espacial da distribuição das espécies e raramente considerou a variação temporal nos processos predominantes (e.g. flutuação ambiental) e como eles determinam a diversidade alfa e beta dos organismos. Conduzimos esta pesquisa em uma área de Floresta Tropical Sazonalmente Seca e utilizamos bromélias-tanque (*Aechmea leptantha*) e poças temporárias de altitude, como sistemas-modelo para investigar os efeitos da variabilidade ambiental (i.e., disponibilidade de água e parâmetros limnológicos) sobre a diversidade alfa e beta de zooplâncton. Além disso, testamos como processos estocásticos e determinísticos atuam na montagem de comunidades zooplânctônicas. Especificamente, no primeiro capítulo, identificamos as contribuições de processos espaciais e temporais na variação da estrutura taxonômica e funcional da comunidade de microcrustáceos do zooplâncton. Nossos resultados demonstram que apesar de encontrar alta diversidade beta (componente *turnover*) entre poças ao longo do tempo, nenhuma variável limnológica foi determinante para a distribuição de zooplâncton. Desse modo, sugerimos que esses organismos possam ser estruturados por interações bióticas. No segundo capítulo, investigamos a importância de processos estocásticos e determinísticos atuando ao mesmo tempo em uma escala local, comparando metacomunidades de zooplâncton entre bromélias e poças. Demonstramos que a acidez do ambiente aquático é um forte filtro na estrutura de comunidades de zooplâncton. Porém, sistemas em uma mesma escala são afetados por diferentes processos ecológicos. Por um lado, poças temporárias possuem alta substituição de espécies e, assim, aparenta ser regida por processos estocásticos. Por outro lado, bromélias possuem baixa diversidade beta e, desse modo, pode ser afetada por processos determinísticos.

Palavras-chave: metacomunidade, diversidade beta, filtro ambiental, estocástico, zooplâncton

Abstract

Metacommunities are local communities linked by species interaction and dispersal. In aquatic ecosystems, biotic components such as interaction and productivity interact with the abiotic component (e.g., hydroregime, temperature, and precipitation) to affect how these metacommunities are organized. Also, human-driven global change has a substantial effect on the spatial and temporal dynamics of those elements, because it modifies the biodiversity patterns at local and regional scales. Most metacommunity studies focused on the spatial variation of species distribution, but they barely included the temporal change in the underlying processes (e.g., environmental fluctuation) and how they determine alpha and beta diversity. We conducted this study in a Seasonally Dry Tropical Forest and used tank bromeliads (*Aechmea leptantha*) and altitude temporary ponds as model systems to investigate the effects of environmental variability (i.e., water availability and limnological parameters) on alpha and beta diversity of zooplankton. Also, we tested how stochastic and deterministic processes in the community assembly of zooplankton species. Specifically, in the first chapter, we identified the relative contribution of spatial and temporal processes to the taxonomic and functional composition of microcrustacean zooplankton. Our results demonstrated the large variation in beta diversity throughout time does not correlate with the limnological parameters. Thus, we suggest biotic interactions could explain how zooplankton diversity is partitioned in space and time. In the second chapter, we evaluated whether stochastic and deterministic processes act concomitantly at the local scale, comparing zooplankton metacommunity between bromeliad and temporary ponds. We demonstrated water acidity represents a strong environmental filter to zooplankton species. Importantly, we showed within the same scale distinct temporary water systems may be affected by different ecological processes. On the one hand, temporary ponds have high beta diversity and, thus, could be affected by stochastic processes. Conversely, we found lower beta diversity in bromeliads, which suggest deterministic processes represent the dominant process in this freshwater system.

Keywords: Metacommunities, beta diversity, environmental filter, stochastic, zooplankton

Lista de Figuras

Capítulo 1	22
Figura 1: Imagens de satélite do local do estudo, cinco poças temporárias em Triunfo, Pernambuco, Brasil. Modificado Google Earth.....	41
Figura 2: Ordem de distribuição da abundância das espécies, representando a dominância de <i>N. iheringi</i> e <i>M. minuta</i> . A linha vermelha indica o modelo de Série Geométrica.....	41
Figura 3: Variação temporal (agosto 2011/julho 2012) da abundância das espécies de: Cladocera, Copepoda, Ostracoda, Anostraca e Spnicaudata. Círculos representam médias e as barras, erro padrão (SE).....	42
Figura 4: Densidade das espécies por litro (log) em relação ao clima. Espécies com densidades maiores em clima chuvoso foram representadas pela cor azul, espécies com densidades maiores em clima seco foram representadas pela cor vermelha. Aquelas espécies que não tiveram nenhuma prevalência foram representadas pela cor cinza.....	43
Figura 5: Proporção da diversidade gama (γ) nos componentes alfa (α) e beta (β). Os componentes α_1 e α_2 representam a riqueza média no espaço e no tempo, respectivamente. Os componentes β_1 e β_2 representam a diferença na composição de espécies no espaço e no tempo entre as poças, respectivamente.....	44
Material Suplementar	45
Figura SI: Análise de componentes principais (PCA) representando as diferenças limnológicas entre as cinco poças no tempo.	45
Figura SII: Coeficiente de variação (CV) das cinco variáveis limnológicas: oxigênio dissolvido, pH, profundidade, salinidade e temperatura.....	46
Capítulo 2	50
Figura 1: Relação esperada da hipótese sobre tamanho de habitat e estabilidade ambiental em bromélias e poças temporárias. Espera – se que a diversidade alfa seja menor em bromélias do que em poças, uma vez que possuem menor tamanho de habitat e maior propensão à seca.....	66

Figura 2: Representação espacial das áreas de estudo em Sítio Lajes e Brejinho, poças temporárias e bromélias em Triunfo, Pernambuco, Brasil (Fonte: Ferreira, 2018).....	67
Figura 3: Delineamento amostral representando duas manchas de bromélias em área aberta (Lajes1 = próximo de poças e Lajes2 = distante das poças) e uma mancha em área totalmente coberta por floresta (Brejinho). Em cada mancha marcamos 50 bromélias e sorteamos 10 para amostragem (Lajes1 = 10, Lajes2 = 10 e Brejinho = 10). Repetimos o mesmo procedimento amostral nos três períodos, i.e., pós-chuva, seco e chuvoso (n = 10 x 3 x 3).....	68
Figura 4: Comparação da diversidade alfa (riqueza média) entre bromélias e poças nos três meses de coleta (julho/2016, novembro/2016 e março/2017). As barras representam o Intervalo de Confiança 95%.....	68
Figura 5: Relação entre o pH de bromélias e poças. Bolas marrom representam as réplicas de bromélias e quadrados azuis representam as réplicas de poças.....	69
Figura 6: Comparação da diversidade beta (componente <i>turnover</i>) entre bromélias e poças. O gráfico da esquerda representa a partição da diversidade considerando abundância (índice de Bray-Curtis), enquanto o segundo gráfico representa a partição considerando a matriz de presença/ausência (índice de Jaccard). Os pontos representam o valor médio da diversidade e as barras o Intervalo de Confiança 95%.....	70
Figura 7: Comparação da diversidade beta entre bromélias (marrom) e poças (azul). Triângulos marrom representam as réplicas de bromélia em Lajes 1, quadrados representam as réplicas de em Lajes 2 e bolas representam as réplicas em Brejinho. Triângulos azuis representam as réplicas de poças em Lajes 1.....	71
Anexos	74
Caracterização fotográfica do local de estudo, poças temporárias e bromélias em afloramento rochoso no Sítio Lajes e Brejinho, Triunfo/PE. Fonte: Ferreira, N. S. (2018).....	74
Figura S1: Sítio Lajes - Poça 1 (período seco) novembro/2016.....	74
Figura S2: Sítio Lajes - Poça 1 (período chuvoso) março/2017.....	74
Figura S3: Sítio Lajes - Poça 2 (período seco) novembro/2016.....	75
Figura S4: Sítio Lajes - Poça 2 (período chuvoso) março/2017.....	75
Figura S5: Sítio Lajes - Poça 3 (período seco) novembro/2016.....	76
Figura S6: Sítio Lajes - Poça 3 (período chuvoso) março/2017.....	76

Figura S7: Sítio Lajes - Poça 4 (período seco) novembro/2016.....	77
Figura S8: Sítio Lajes - Poça 4 (período seco) março/2017.....	77
Figura S9: Sítio Lajes - Poça 5 (período seco) novembro/2016.....	78
Figura S10: Sítio Lajes - Poça 5 (período chuvoso) março/2017.....	78
Figura S11: Brejinho – Mancha de bromélia no período seco (área fechada) Março/2016.....	79
Figura S12: Brejinho – Bromélia no período seco (todas as plantas estavam sem água nas axilas) março/2016.....	79
Figura S13: Brejinho – Bromélias no período chuvoso. Novembro/2017.....	80
Figura S14: Brejinho – Bromélia no período chuvoso. Novembro/2017.....	80
Figura S15: Lajes 1 – Mancha de bromélia próxima das poças (área aberta) Novembro/2017.....	81
Figura S16: Lajes 2 – Mancha de bromélia distante das poças (área aberta) Novembro/2017.....	81

Lista de Tabelas

Capítulo 1	22
Tabela 1: Quadro integrando os atributos funcionais do zooplâncton e a interpretação funcional.....	39
Material Suplementar	45
Tabela SI: Dados de Localização, altitude, área, perímetro e profundidade máxima das cinco poças temporárias em Triunfo – PE.....	47
Tabela SII. Lista de ocorrência das espécies de microcrustáceos encontradas nas cinco poças em Triunfo (estado de Pernambuco, Brasil) no período de agosto de 2011 a julho de 2012.....	48
Tabela SIII: Caracterização ambiental das cinco poças com as máximas e mínimas das variáveis limnológicas. Dados obtidos em agosto/2011 a julho/2012.....	49
Capítulo 2	50
Material Suplementar	72
Tabela SI. Lista de ocorrência das espécies do zooplâncton encontradas em bromélias e poças, nas duas áreas, Sítio Lajes e Brejinho nos três períodos de coleta (julho e novembro/2016 e março/2017). Espécies encontradas em poças foram representadas pela letra P , enquanto espécies encontradas em bromélias foram representadas pela letra B . Espécies que ocorrem nos dois sistemas estão representadas pelas letras P/B	72

Sumário

	Página
Agradecimentos	6
Resumo geral	7
Abstract	8
Lista de Figuras	9
Lista de Tabelas	12
1. Introdução geral	14
2. Referências bibliográficas	18
4. Artigos científicos	22
4.1 – Artigo científico I: <i>Diversidade taxonômica e funcional em metacomunidades de microcrustáceos em poças temporárias de altitude</i>	23
Abstract	24
Introdução	25
Métodos	27
Resultados	29
Discussão	31
Referências	35
Tabelas	39
Figuras	41
Dados suplementares	45
4.2 – Artigo científico II: <i>Processos estocásticos e determinísticos podem atuar na mesma escala: um estudo de caso de zooplâncton em águas temporárias</i>	51
Introdução	52
Métodos	54
Resultados	57
Discussão	58
Referências	61
Tabelas	72
Figuras	66
Dados suplementares	72
5. Anexos	74

1 - Introdução

Comunidades ecológicas são geralmente estruturadas por processos abióticos e bióticos que ocorrem em escalas locais e regionais. A distribuição dessas espécies em função de um gradiente (e.g., geográfico, climático ou ambiental) na maioria das vezes é tratada por estudos que comparam padrões de riqueza de espécies entre manchas de habitat (i.e., Teoria de Biogeografia de Ilhas – TBI, McArthur & Wilson 1967), bem como a Teoria de Metacomunidades (LEIBOLD *et al.*, 2004). As duas teorias predizem que o número de espécies varia de acordo com o tamanho da mancha (quanto maior a mancha, maior é a diversidade de espécies), mantendo-se em equilíbrio através de taxas de colonização e extinção (WILSON, 1992). Desse modo, ambas as teorias são de natureza espacial. No entanto, a diferença de escala que cada uma aborda (i.e., escala biogeográfica = regional, e escala metacomunidade = local) é fundamental para definir se a dispersão é limitada e pode definir a importância relativa de processos atuando em escala biogeográfica ou de metacomunidades (GONÇALVES-SOUZA *et al.*, 2014).

Uma metacomunidade é definida como um conjunto de comunidades locais que são ligadas por dispersão de várias espécies potencialmente interagindo (LEIBOLD *et al.*, 2004). Numa Metacomunidade a forma de organização das espécies, varia de acordo com o nicho, as taxas de colonização, extinção e competição entre manchas, que contribui para a coexistência ou não das espécies. Através das escalas de metacomunidades, são identificados quatro paradigmas distintos: (i) dinâmica de mancha; (ii) *species-sorting*; (iii) efeito de massa e (iv) dinâmica neutra. Na perspectiva de dinâmica de manchas, assume-se que as manchas são idênticas e que podem ser colonizadas e extintas por populações. Em *species-sorting* é enfatizado o gradiente de recurso e o tipo de mancha. A perspectiva efeito de massa foca no efeito imigração e emigração, a partir da exclusão competitiva. E por último a dinâmica neutra, na qual todas as espécies são iguais na sua habilidade competitiva, movimento e aptidão (HUBBELL, 2001; LEIBOLD *et al.*, 2004; FOURNIER *et al.*, 2016). De fato, compreender como processos locais, influenciam na dinâmica regional, tem sido um dos principais desafios de pesquisas ecológicas (COTTENIE *et al.*, 2005; BASELGA 2010; LEIBOLD, 2011; LOGUE *et al.*, 2011; MALOUFI *et al.*, 2016; ALVES-DE-SOUZA *et al.*, 2016; VAN ALLEN *et al.*, 2017).

Um dos problemas ambientais mais discutidos atualmente são as mudanças climáticas causadas por ações antrópicas. As estimativas indicam um aumento na temperatura média de até 4°C até 2100 e mudanças nos padrões de precipitação globais (IPCC 2014), com eventos

mais intensos separados por períodos maiores de seca. Essas alterações, atribuídas, em grande parte, a uma ampla variedade de efeitos antrópicos, têm influenciado fortemente os componentes abióticos (e.g., hidrorregime, temperatura e precipitação) (CHASE, 2007) e bióticos (e.g., interações de espécies) (CARPENTER *et al.*, 2001), afetando comunidades locais e regionais, através das mudanças na biodiversidade. Uma métrica utilizada em metacomunidade para medir estas mudanças é a partição da diversidade (CHASE & LEIBOLD, 2002). Esta métrica, através das alterações na diversidade regional de espécies (diversidade gama), resultantes das alterações na riqueza de espécies locais (diversidade alfa), bem como nas diferenças entre os locais, isto é, a diferença na composição das comunidades (diversidade beta) (JOST, 2007; VAN ALLEN *et al.*, 2017).

Cada um dos componentes da diversidade de espécies pode responder de maneira independente (JOST, 2007) de acordo com o componente ambiental e o grupo biológico em questão. A diversidade beta pode ser consequência de dois fenômenos, i) a dissimilaridade por perda de espécies, ou subconjunto de espécies (*nestedness*) ou ii) por substituição de espécies (*turnover*) (BASELGA, 2010). Cada um deles implica diferentes mecanismos que estruturam assembleias de comunidade dissimilares. Por exemplo, a perda de espécies pode ocorrer através da extinção de espécies locais causada por algum distúrbio ambiental local, fazendo com que a comunidade em questão seja apenas um subconjunto das espécies de outros locais mais ricos (e.g., mais estáveis). Já a substituição de espécies, pode ocorrer através da capacidade de dispersão de espécies ou do grau de adaptação das mesmas em relação às diferentes condições bióticas ou abióticas (BASELGA 2010). A análise desses componentes pode fornecer ideias dos padrões espaciais e temporais de organização de metacomunidades (COTTENIE *et al.*, 2003; COTTENIE *et al.*, 2005) e como comunidades locais respondem a mudanças climáticas, heterogeneidade ambiental entre outras (CHASE, 2007; MALOUFI *et al.*, 2016; LOPES *et al.*, 2017).

Clima e tamanho do habitat são geralmente sugeridos para explicar os padrões de diversidade na dinâmica das comunidades (PETERMANN *et al.*, 2015; ROMERO *et al.*, 2016). Em plantas, por exemplo, Lee & La Roi (1979) em estudos com briófitas, sugeriram que a composição de plantas muda em função da umidade e do gradiente de altitude. A hipótese da variabilidade climática assume que espécies encontradas em altas altitudes tem maior faixa de tolerância em relação às espécies de altitudes mais baixas, pois suportam condições extremas (e.g., temperatura) (STEVENS, 1992; PINTOR *et al.*, 2015). O aumento da temperatura pode influenciar no metabolismo e fisiologia dos organismos, causando um aumento na proporção de organismos com tamanho corporal menor (DAUFRESNE *et al.*, 2009). Esse efeito é ainda

mais intenso para organismos aquáticos do que terrestres, possivelmente em decorrência da menor quantidade de oxigênio disponível (FORSTER *et al.*, 2012). Por exemplo, Havens *et al.* (2015) demonstraram que o aumento da temperatura contribui para a redução em microcrustáceos. Outro efeito importante da variabilidade climática é a perda da diversidade em períodos secos ou temperaturas altas, que causam a substituição ou extinção de espécies pertencentes a um mesmo nível trófico. Shurin *et al.* (2010) sugeriram que instabilidade química da água reduz riqueza de espécies. Deste modo, uma vez que espécies possuem características fisiológicas para viver em locais altos ou baixos, espera-se que também suas características funcionais respondam a variações nas condições climáticas.

Um potencial sistema modelo em ecologia são os microcosmos naturais, como ocos de árvores (SCHULZ *et al.*, 2012), poças temporárias (SERRANO & FAHD, 2005) e bromélias-tanque (SRIVASTAVA *et al.*, 2004). Poças temporárias hospedam comunidades discretas que são particularmente sensíveis as mudanças nas condições ambientais e são sistemas modelos de vários estudos de metacomunidade e diversidade beta (COTTENIE *et al.*, 2003; VAN ALLEN *et al.*, 2017; CHASE 2007) Apresentam limites discretos e alta propensão a seca. Plantas da família Bromeliaceae detém tolerância excepcional à seca e capacidade de crescer em substratos pobres em nutrientes (BENZING, 2000). São decorrentes da região Neotropical e representam um habitat de água doce e discreto em florestas, abrigando comunidades complexas de invertebrados (JOCQUE & FIELD, 2014). Em bromélias, fitotelmos são formados pela congruência das axilas das folhas criando um tanque. Juntamente com a água da chuva, os tanques de bromélias também capturam folhas que são decompostas em matéria orgânica e consumidas pelos organismos (BUOSI *et al.*, 2014). A vantagem desses estudos com microcosmos, como bromélias e poças, é que são facilmente localizados no espaço (distribuição na mancha) e várias repetições ocorrem no mesmo local (RICHARDSON, 2000; SRIVASTAVA *et al.*, 2004).

Microrganismos que habitam mesocosmos temporários são totalmente influenciados pelas condições ambientais, o que torna esses ecossistemas de fundamental importância em estudos que buscam investigar efeitos da variabilidade climática na distribuição de comunidades ecológicas (WALTHER, 2010; SRIVASTAVA *et al.*, 2004). Isso se dá principalmente porque: i) as espécies têm locomoção limitada a ambientes exclusivamente aquáticos e, portanto, são praticamente incapazes de dispersar caso o ambiente se torne desfavorável (e.g., seco); ii) a temperatura da água e o hidoperíodo são diretamente dependentes da temperatura atmosférica e do clima local, podendo sofrer oscilações constantes; e iii) muitos destes ambientes já estão expostos à efeitos antropogênicos.

Além disso, a capacidade de dispersão dos organismos também pode regular o padrão de diversidade beta (GONÇALVES-SOUZA *et al.*, 2014). Por exemplo, organismos do plâncton, apesar de serem transportados de forma passiva (e.g., forese, vento, água), são considerados ótimos dispersores (COTTENIE *et al.*, 2003; FRISCH *et al.*, 2012; JURACKA *et al.*, 2016). Esse sucesso na capacidade de dispersão deve estar fortemente relacionado ao tamanho microscópico, prole abundante, presença de fases de dormência (i.e., quiescência ou diapausa) e ao ciclo de vida rápido (COTTENIE e MEESTER, 2005; FRISCH *et al.*, 2012). Em ambientes temporários, as formas resistentes e o tamanho reduzido dos organismos do plâncton facilitam a dispersão, e garantem sobrevivência e viabilidade das espécies (RADZIKOWSKI, 2013). Muitas pesquisas têm se concentrado em análises espaciais da diversidade beta com microrganismos, no entanto, pouco se sabe acerca de como variações espaciais e temporais na diversidade beta taxonômica podem representar também modificações nos atributos funcionais dessas espécies. Apesar, de serem ambientes interessantes para estudos ecológicos e a microfauna apresentar características que permitam ou não a sobrevivência, pouco se sabe sobre como as espécies são afetadas nos diferentes sistemas de metacomunidades (poças e bromélias) pela variabilidade climática na condução de diferentes processos

Objetivos gerais

Nesse estudo investigamos como diferentes condições ambientais afetam a biodiversidade em metacomunidades de zooplâncton. Aqui, utilizamos bromélias-tanque (*Aechmea leptantha*) e poças temporárias de altitude como sistemas modelos de metacomunidade, para investigar os efeitos da variabilidade ambiental (i.e., disponibilidade de água e parâmetros limnológicos) na diversidade beta espaço-temporal e como processos estocásticos e determinísticos atuam na montagem de comunidades zooplânctônicas.

Capítulo 1. Diversidade taxonômica e funcional em metacomunidades de microcrustáceos em poças temporárias de altitude.

Capítulo 2. Processos estocásticos e determinísticos podem atuar na mesma escala: um estudo de caso de zooplâncton em águas temporárias.

2 - Referências bibliográficas

- ALVES-DE-SOUZA, C., et al. (2017) Does environmental heterogeneity explain temporal β diversity of small eukaryotic phytoplankton? Example from a tropical eutrophic coastal lagoon. **Journal of Plankton Research**, v.39, Issue 4, p. 698–714.
- BASELGA, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecol. Biogeogr.**, 19, 134–14
- BENZING, D. H. (2000) Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press.
- BUOSI, P.R.B., UTZ, L.R.P., MEIRA, B.R., SILVA, B.T.S., LANSAC-TÔHA, F.M., LANSAC-TÔHA, F.A., VELHO, L.F.M. (2014) Rainfall influence on species composition of the ciliate community inhabiting bromeliad phytotelmata. **Zoological Studies** 53:32.
- CARPENTER, R., S., COLE, J. J., HODGSON, R., J., KITCHELL, F., J., PACE, L., M., BADE, M., KATHRYN L. COTTINGHAM, TIMOTHY E. ESSINGTON, JEFFREY N. HOUSER, SCHINDLER, E. D., (2001) Trophic Cascades, Nutrients, and Lake Productivity: Whole-Lake Experiments. **Ecological Monographs**. Vol. 71, no. 2, pp 163-186.
- CHASE, J.M. AND LEIBOLD, M.A. (2002) Spatial scale dictates the productivitybiodiversity relationship. **Nature**, 416, 427–430.
- CHASE, M. J. (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. **PNAS**. Vol. 104 no. 44 p 17430 - 17434
- COTTENIE, K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology Letters**, v.8, p. 1175–1182, 2005.
- COTTENIE, K., et al. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. Local processes in highly interconnected ponds. **Ecology**. 84(4), p. 991–1000, 2003.
- DAUFRESNE, M., LENGFELLNER, K. & SOMMER, U. (2009) Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 106(31), 12788- 12793
- FORSTER, J., HIRST, A. G. & ATKINSON, D. (2012) Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 109(47), 19310-19314.

- FOURNIER, B., MOUQUET, N., LEIBOLD, M. AND GRAVEL, D. (2017) An integrative framework of coexistence mechanisms in competitive metacommunities. **Ecography**, 40, 630-641.
- FRISCH, D., COTTENIE, K., BADOSA A., GREEN, A. (2012) Strong spatial influence on colonization rates in a pioneer zooplankton metacommunity. **PloS One**, 7, e40205.
- GONÇALVES-SOUZA, T., ROMERO, G.Q. AND COTTENIE, K. (2014) Metacommunity versus biogeography: a case study of two groups of neotropical vegetation-dwelling arthropods. **PloS One**, 9, e115137.
- HAVENS, K. E., et al. (2015) Temperature effects on body size of freshwater crustacean zooplankton from Greenland to the tropics. **Hydrobiologia**, v.15, p. 27-35.
- HUBBELL, S.P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. **Princeton University Press**, Princeton, NJ, 2001.
- JOCQUE, M., & FIELD, R. (2014) Aquatic invertebrate communities in tank bromeliads: how well do classic ecological patterns apply? **Hydrobiologia**, v. 730, 153-166.
- JOST, L. (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. **Ecology**, 88 (10), pp.2427-2439
- LEE, T. D., & LA ROI, G. H. (1979) Bryophyte and Understory Vascular Plant Beta Diversity in Relation to Moisture and Elevation Gradients. **Plant Ecology**, v.40, p.29-38.
- LEIBOLD, M. A. (2011) **The metacommunity concept and its theoretical underpinnings**. The Theory of Ecology, (Scheiner, S.M. and Willig, M.R., eds), 163–184, University of Chicago Press.
- LEIBOLD, M.A The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v.7, p. 601-613, 2004.
- LOGUE, B. J. *et al.*, Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. **Trends in Ecology and Evolution**. v. 26, set. 2011.
- LOPES VG, CASTELO BRANCO CW, KOZLOWSKY-SUZUKI B, SOUSA-FILHO IF, SOUZA LCE, BINI LM (2017) Predicting temporal variation in zooplankton beta diversity is challenging. **PLoS ONE** 12(11): e0187499
- MALOUFI, S.; CATHERINE, A., MOUILLOT, D., LOUVARD, C., COUTE, A., BERNARD, C., TROUSSELLIER, M., (2016) Environmental heterogeneity among lakes promotes hyper b-diversity across phytoplankton communities. **Freshwater Biology** 61,633-645.
- PETERMANN, J. S. et al. Dominant predators mediate the impact of habitat size on trophic structure in bromeliad invertebrate communities. **Ecology**, v. 96, n. 2, p. 428–439, fev. 2015.

- PETR J. JURACKA¹, STEVEN A. J. DECLERCK, DANIEL VONDRÁK, LUBOS BERAN, MARTIN CERNY, ADAM PETRUSEK (2015). A naturally heterogeneous landscape can effectively slow down the dispersal of aquatic microcrustaceans. **Oecologia** DOI 10.1007/s00442-015-3501-5
- PINTOR, A. F. V, SCHWARZKOPF, L., KROCKENBERGER, K. A. (2015) Rapoport's Rule: Do climatic variability gradients shape range extent? **Ecological Monographs**, v.85, Issue 4, p.643–659
- RADZIKOWSKI, J. (2013) Resistance of dormant stages of planktonic invertebrates to adverse environmental condition. **Journal of Plankton Research.**, 35, 707–723.
- RICHARDSON, A., B., ROGERS, C., RICHARDSON, J., M., (2000) Nutrients, diversity, and community structure of two phytotlm systems in a lower montane forest, Puerto Rico. **Ecological Entomology**, 25, 348- 356
- ROMERO, G.Q., PICCOLI, G.C.O., OMENA, P.M. & GONÇALVES-SOUZA, T. (2016) Food web structure shaped by habitat size and climate across a latitudinal gradient. **Ecology**, 97, 2705–2715.
- SCHULZ, G., SIQUEIRA, T., STEFAN, G., AND ROQUE, F.O. (2012) Passive and active dispersers respond similarly to environmental and spatial processes: an example from metacommunity dynamics of tree hole invertebrates. **Fundam. Appl. Limnol.** Vol. 181/4, 315–326.
- SERRANO, L.; FAHD, K. Zooplankton communities across a hydroperiod gradient of temporary ponds in the Doñana national park (SW Spain). **Wetlands**, v. 25, n. 1, p. 101-111, mar. 2005.
- SHURIN, J. B., et al. (2010) Environmental stability and lake zooplankton diversity – contrasting effects of chemical and thermal variability. **Ecology Letters**, 13, p. 453-463.
- SRIVASTAVA, D. S. et al. Are natural microcosms useful model systems for ecology? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 19, n. 7, p. 379-384, jul. 2004.
- STEVENS, G.C. (1992) The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. **American Naturalist**, 140, 893–911.
- VAN ALLEN, G. BENJAMIN, RASMUSSEN, L. N., DIBBLE, J. C., CLAY, A. P., RUDOLF, W. H. VOLKER (2017) Top predators determine how biodiversity is partitioned across time and space. **Ecology Letters**, 20: 1004-1013.
- WALTHER, GR (2010) Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1549), 2019-2024.

WILSON, D. S. (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. **Ecology**, 73,

4- Artigo científico

4.1 - Diversidade taxonômica e funcional em metacomunidades de microcrustáceos em poças temporárias de altitude

Artigo científico a ser encaminhado a Revista *Journal of Plankton Research*

Todas as normas de redação e citação, doravante, atendem as estabelecidas pela referida revista, exceto o idioma.

Link de acesso para as normas da revista:

https://academic.oup.com/plankt/pages/msprep_submission

Diversidade taxonômica e funcional em metacomunidades de microcrustáceos em poças temporárias de altitude

NATÁLIA FERREIRA^{1*}, PAULA MUNHOZ DE OMENA¹, MAURO DE MELO-JÚNIOR¹

¹LABORATÓRIO DE ECOLOGIA DO PLANCTON, DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA, UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO (UFRPE), RECIFE, PE, BRASIL.

²LABORATÓRIO DE INTERAÇÕES MULTITRÓFICAS E BIODIVERSIDADE, DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL, UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS (UNICAMP), CAMPINAS, SP, BRAZIL.

* nataliaferreira09@gmail.com

RESUMO

Análise dos padrões da diversidade beta tem sido bastante utilizada como métrica em estrutura de metacomunidades de zooplâncton. No entanto, padrões espaciais têm recebido mais atenção, ao passo que a relação espaço-temporal na montagem das comunidades tem recebido pouco foco. Poças temporárias de altitude, em Floresta Tropical Sazonalmente Seca, hospedam comunidades discretas que são particularmente sensíveis às condições ambientais, apesar da literatura mostrar uma relação positiva entre o aumento da diversidade β com as diferenças na qualidade do habitat, os motivos dessa relação ainda não se mostram tão claros. Aqui, identificamos a importância dos mecanismos de montagem espaço-temporal de metacomunidades de microcrustáceos e como os atributos desses organismos respondem as variações limnológicas de forma que (i) espacialmente a diversidade β aumenta entre as poças, sendo o componente mais importante o *turnover* de espécies ao longo do tempo e (ii) a aptidão dos organismos pode convergir ou divergir em resposta aos fatores ambientais. Encontramos que diversidade α , foi a que melhor explicou a diversidade β , ditada principalmente pelas espécies raras. Apesar do alto *turnover*, os microcrustáceos convergiram em seus atributos funcionais em resposta a variação limnológica temporal. Nossos resultados sugerem que as condições severas que estes organismos enfrentam pode reduzir a sensibilidade as variações ambientais e aumentar a importância de interações.

Palavras-chave: diversidade beta, biodiversidade, metacomunidade, altitude, poças temporárias

INTRODUÇÃO

Compreender os mecanismos que determinam os padrões de distribuição espacial e temporal das espécies representa um dos principais desafios da ecologia (Rosenzweig, 1995). Este assunto é de grande interesse devido ao reconhecimento de que o aumento do impacto antropogênico no meio ambiente pode afetar a distribuição das espécies (Cardinale *et al.*, 2012). Desta forma, estudos de diversidade beta descrevem as diferenças de composição entre os locais (ou dentro dos locais ao longo do tempo) e revelam processos ecológicos que conduzem essas diferenças (Whittaker, 1960; Van Allen *et al.*, 2017). Essas diferenças de composição podem ser decompostas em dois componentes independentes: a dissimilaridade resultante do *nestedness*, ocorre quando locais pobres em espécies representam um subconjunto de locais ricos em espécies, sem que haja substituição por outras espécies (Baselga, 2010, 2012). Já a dissimilaridade resultante do *turnover*, ocorre por meio da substituição espacial das espécies entre comunidades, como consequência da presença de filtros ambientais (Van Allen *et al.*, 2017) ou de fatores históricos e espaciais (Qian *et al.*, 2005; Baselga *et al.*, 2007). A análise desses componentes pode fornecer informações sobre os padrões espaciais e temporais da organização de metacomunidades (Cottenie *et al.*, 2003; Leibold *et al.*, 2004; Cottenie, 2005) e como as comunidades locais respondem a mudanças ambientais, como mudanças climáticas, heterogeneidade ambiental, homogeneização biótica entre outros (Chase 2007; Lopes *et al.*, 2017; Maloufi *et al.*, 2017).

Poças temporárias hospedam comunidades discretas que são particularmente sensíveis às condições ambientais (Serrano and Fahd, 2005), o que torna esses sistemas ideais para testar a contribuição relativa das variáveis espaciais e temporais (Stewart *et al.*, 2013) para os componentes da diversidade beta (i.e., *nestedness* e *turnover*). Esses sistemas integram características como: i) Tamanho reduzido e limites bem definidos, facilitando uma amostragem mais abrangente do ambiente (Srivastava *et al.*, 2004); ii) ciclo de vida geralmente rápido dos organismos que ali habitam (Cottenie *et al.*, 2003); iii) flutuações nas condições ambientais ao longo do tempo; v) nenhuma conectividade entre poças (Thomaz *et al.*, 2007); e iv) alta propensão à seca (De Meester *et al.*, 2005). O regime hidrológico (i.e., duração e frequência da fase aquática, Vanschoenwinkel *et al.*, 2009) é um dos principais fatores que regulam a estrutura de comunidades em poças temporárias (Serrano and Fahd, 2005). Estudos sugerem que variabilidade climática atua como filtro ambiental em comunidades aquáticas (Vanschoenwinkel *et al.*, 2009; Pintor *et al.*, 2015; Heino *et al.*, 2016) gerando comunidades mais similares. Uma vez, que o hidroregime desses sistemas é fortemente influenciado pela

variabilidade climática espaço-temporal a fauna desses também ambientes será regida por mecanismos de filtragem ambiental que influenciam a diversidade beta.

Chase (2007) manipulou experimentalmente poças artificiais e mostrou que a redução do volume d'água, i.e., seca, torna a composição de micro-organismos mais parecida. Em contraste, a diversidade beta aumentou em volumes de água maiores. Deste modo, a teoria prevê que processos determinísticos prevaleçam, em ambientes com condições ambientais mais extremos (ou com mais predadores), ao passo que processos estocásticos em ambientes mais estáveis e com menor intensidade de predação (Chase, 2007; Van Allen *et al.*, 2017). Outro efeito importante da variabilidade climática é a alteração dos parâmetros físico-químicos da água (Havens *et al.*, 2015). O efeito do aumento da temperatura é ainda mais intenso para organismos aquáticos do que terrestres, possivelmente em decorrência da menor quantidade de oxigênio disponível (Forster *et al.*, 2012). Dependendo da escala temporal ou espacial, a variação dos parâmetros químicos tem diferentes impactos na diversidade beta. Por exemplo, Shurin *et al.* (2010) mostraram que quanto maior a variabilidade temporal na temperatura, maior é a diversidade alfa (riqueza média anual). Em contraste, o aumento diário do pH, reduz o número de espécies ao longo do tempo. Entender como esses parâmetros variam em escala de curto e longo prazo, e quais os mecanismos que direcionam essas mudanças nos levam a uma melhor compreensão das consequências na mudança da Biodiversidade (Hillebrand *et al.*, 2017; Van Allen *et al.*, 2017).

As ideias atuais enfatizam que as múltiplas faces da biodiversidade devem ser consideradas de forma mais completa para fornecer uma imagem clara do padrão espacial e temporal das comunidades ecológicas (Hillebrand *et al.*, 2017). Uma outra possibilidade, é o uso de atributos funcionais em conjunto com diversidade beta, que fornece informações da identidade das espécies e o papel dela no funcionamento ecossistêmico (Hillebrand *et al.*, 2017). Os atributos compreendem características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas que influenciam a aptidão do organismo através de efeitos indiretos sobre crescimento, sobrevivência e reprodução (Violle *et al.*, 2007). Que podem ser utilizados para investigar como os organismos respondem às mudanças ambientais (Vogt *et al.*, 2013; Vázquez *et al.*, 2015). Dentro de um mesmo grupo (e.g., microcrustáceos) os atributos podem variar em resposta às pressões ambientais. Por exemplo, Havens *et al.* (2015) demonstraram que o aumento da temperatura contribui para a redução do tamanho do corpo de cladóceros e copépodes Cyclopoida, ao passo que copépodes Calanoida não foram afetados pela temperatura. Além disso, a capacidade de dispersão também é um atributo importante e pode regular o padrão de diversidade beta em metacomunidades (Gonçalves-Souza *et al.*, 2014), além de estar

diretamente ligado com história de vida e sobrevivência do organismo. Em organismos do zooplâncton o uso de atributos funcionais pode ser caracterizado de acordo com a função e o tipo (ver também, quadro Litchman *et al.*, 2013). Onde, apesar de serem transportados de forma passiva (e.g., forese, vento, água), são considerados ótimos dispersores (Cottenie *et al.*, 2003; Frisch *et al.*, 2012; Radzikowski, 2013; Juracka *et al.*, 2016). Esse sucesso na capacidade de dispersão, deve estar fortemente relacionado ao tamanho microscópico, prole abundante, presença de fases de dormência (i.e., quiescência ou diapausa) e ciclo de vida rápido (Cottenie and De Meester, 2005; Frisch *et al.*, 2012). Em ambientes temporários (e.g., poças), reprodução (e.g., partenogenética e sexual) e tamanho dos organismos são importantes atributos, que facilitam a dispersão, garantindo sobrevivência em condições ambientais extremas (Cottenie and De Meester, 2005; Frisch *et al.*, 2012; Radzikowski, 2013). Compreender mais sobre a resposta funcional dos organismos, nos dá uma abordagem múltipla dos padrões de diversidade ao longo de gradientes climáticos atuando como filtros ambientais (Litchman *et al.*, 2013; Vogt *et al.*, 2013).

Neste estudo, utilizamos cinco poças temporárias de altitude, formadas em rochas, durante doze meses para analisar os padrões espaço-temporais nos mecanismos de montagem, i.e., disponibilidade de água e variação limnológica de metacomunidades zooplânctônicas. Se quando processos estocásticos dominam, a assembleia de comunidades apresenta grande influência de processos espaciais na estrutura da comunidade, talvez pelo filtro ambiental fraco (veja mais detalhes em Van Allen *et al.*, 2017), então, prevemos (1) que a diversidade beta, é correlacionada positivamente com as diferenças na qualidade do habitat, isto é, variáveis físicas e químicas de cada poça. Além disso, processos estocásticos regem comunidades mais a “deriva”, então prevemos que o *turnover* seja o componente principal da diversidade β temporal, devido a variabilidade ambiental das poças e falta de conectividade. De fato, os organismos do zooplâncton representam um grupo filogeneticamente diverso e não relacionado (Kiorboe, 2011). Com diferentes funções ecológicas e tipos de atributos, como por exemplo, história de vida e sobrevivência, que podem variar dentro do mesmo grupo (Litchman *et al.*, 2013; Vogt *et al.*, 2013). Então, dentro do subfilo Crustacea, os organismos responderão de maneira diferente aos parâmetros limnológicos ao longo do tempo, prevemos duas expectativas contrastantes: (a) se processos de filtragem ambiental dominam, as espécies apresentarão atributos funcionais mais parecidos (convergência funcional) enquanto que (b) se processos estocásticos dominam as espécies irão apresentar atributos diferentes (divergência funcional) (Fukami *et al.*, 2005).

MÉTODOS

Área de estudo

Conduzimos o estudo em cinco poças temporárias (07° 50' 12.59" S, 38° 04' 46.41" W) (Dados suplementares, Tabela SI), no município de Triunfo, Pernambuco – Brasil (Fig. 1), no período de agosto de 2011 a julho de 2012. As poças estão localizadas em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca (IBGE, 2014) a 1125m de altitude e distantes 100 metros entre si. O clima regional é tropical do tipo Aw, segundo a classificação de Köpen com inverno seco e verão chuvoso. A temperatura média anual é de 25° com mínima de 12°C e máxima de 30°C (CPRM, 2012; IBGE, 2014). A precipitação média anual é de 1082 mm, com mínima de 20 mm e máxima de 198mm (<https://pt.climate-data.org>, acessado em dezembro de 2017). As poças não se conectam mesmo em período chuvoso e, por outro lado, estão mais propensas à seca em períodos de baixa precipitação. Trabalhos realizados nessa região mostraram a ocorrência de plantas de hábito herbáceo, cactáceas, orquídeas e, sobretudo, muitas bromeliáceas (Gomes & Alves, 2010). Além da microfauna, representada por microcrustáceos do grupo dos cladóceros famílias: *Chydoridae*, *Daphniidae*, *Moinidae*, *Macrothricidae* e *Aloninae* (Diniz *et al.*, 2013), e o grupo dos copépodos calanoida da família: *Diaptomidae* (Melo-Júnior *et al.*, 2007).

Procedimentos de amostragem e fatores determinantes da diversidade β

Amostramos os microcrustáceos por meio de filtragens de água, de 20 a 60L dependendo da capacidade da poça, com rede de plâncton (tamanho da malha: 45 μ m) e fixamos usando formol 4% (Farjalla *et al.*, 2012; Diniz *et al.*, 2013). Em laboratório, analisamos três subamostras de 2 mL, de um volume conhecido com reposição, respeitando o mínimo de 100 indivíduos por subamostra, caso contrário, amostras com poucos indivíduos (~ 20% das amostras), contamos integralmente. Contamos e identificamos todos os indivíduos sob microscópio óptico, em câmara do tipo Sedwick-Rafter. Utilizamos chaves de identificação, artigos científicos especializados e espécimes depositados na coleção de Zooplâncton da UFRPE vinculada ao Laboratório de Ecologia do Plâncton (LEPLANC) da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE).

Variáveis limnológicas e dados climáticos

Para cada poça, medimos parâmetros estruturais: (i) área de superfície; (ii) profundidade média (com base na média de 20 pontos equidistantes); e (iii) variáveis limnológicas (pH, oxigênio dissolvido, salinidade, luminosidade, temperatura e turbidez) (Cottenie & De Meester,

2001). Para obter dados de pH e oxigênio dissolvido, utilizamos reagentes Labcon Test; para salinidade um refratômetro modelo RHS-10ATC; para medir a luminosidade um luxímetro digital Lux Meter; para medir a temperatura da água utilizamos um termômetro Boyu BT-02; e para turbidez o disco de Secchi. Parâmetros regionais: (i) temperatura do ar (mensurada no momento da coleta); os dados de precipitação e temperatura média na região foram obtidos através da base do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia), com base na estação meteorológica local.

Atributos funcionais

Selecionamos quatro atributos funcionais: tamanho médio do corpo, habitat, tipo de alimento e reprodução. Com base em literatura (Wallace & Snell, 2009; Boxshall & Halsey, 2004) e revisão bibliográfica, fundamentada em estudos laboratoriais e observacionais sobre alimentação e história de vida do zooplâncton de água doce (ver Barnett *et al.*, 2007). A escolha desses atributos está relacionada a resposta do organismo às variações do ambiente que conseqüentemente influenciam as funções na comunidade (Tabela I).

Análise dos dados

Variáveis limnológicas preditoras

Utilizamos uma análise de componentes principais (PCA “*Principal Component Analysis*”) entre as poças com base nas variáveis limnológicas de cada poça. As variáveis limnológicas foram previamente padronizadas (média 0, DP 1) (Legendre and Legendre, 2012). Além disso, investigamos a variação limnológica das poças (oxigênio dissolvido, salinidade, profundidade média, transparência, pH e temperatura da água) ao longo do tempo por meio do cálculo dos coeficientes de variação (CV), como proxy da variabilidade ambiental. Para testar se existe diferença no CV das diferentes variáveis limnológicas entre as poças realizamos um teste de qui quadrado.

Resposta da comunidade aos fatores ambientais

Utilizamos o método de partição da diversidade para decompor a diversidade em α e β através de números equivalentes (Jost, 2007). Especificamente, verificamos a contribuição da diversidade alfa e beta das comunidades de microcrustáceos, em que: α_1 riqueza média das poças no mês e α_2 a riqueza média das poças no ano; β_1 descreve a diferença na composição entre poças no espaço (no mesmo mês) e β_2 a diferença na composição entre poças ao longo do

tempo ($n = 12$ meses). Nessas análises nós utilizamos a função multipart do pacote vegan (Oksanen *et al.*, 2016).

No segundo passo avaliamos qual componente da diversidade beta (i.e., nestedness ou turnover) contribui mais para a dissimilaridade entre as poças. Para tanto, utilizamos o método desenvolvido por Baselga (2010) e Baselga & Orme (2012) para decompor a diversidade beta total (índice de Sorensen (β_{sor}) em dissimilaridade de Simpson (β_{sim} , componente de *turnover* do índice de Sorensen) e β_{sne} (componente *nestedness* do índice de Sorensen). Transformamos os dados em presença e ausência para padronização e os analisamos utilizando o pacote betapart (Baselga and Orme 2012).

Para testar se as variáveis limnológicas explicam a variação na composição de espécies realizamos uma Análise de Redundância baseada em distâncias (db-RDA: do inglês *distance-based Redundancy Analysis*), utilizando a matriz de β_{sim} (Legendre and Anderson, 1999) obtida através da decomposição da diversidade beta. Os meses em que as poças secaram totalmente (abril/2012 e junho/2012) foram removidos das análises.

Por fim, calculamos o CWM (*Community-Weighted Mean*), média dos atributos funcionais ponderada pela abundância das espécies, das comunidades de microcrustáceos a fim de testar se a composição funcional das comunidades varia entre as poças. Com a matriz de CWM realizamos uma análise multivariada permutacional de variância (PERMANOVA: *Permutational Multivariate Analysis of Variance* a fim de testar diferença na composição funcional entre as poças (McArdle and Anderson, 2001). Todas as análises foram feitas no software estatístico R - 3.3.2.

RESULTADOS

Zooplâncton: composição e abundância

Identificamos 57.974 indivíduos distribuídos em 17 espécies de microcrustáceos: 11 espécies de cladóceros, 2 de copépodes, 2 de ostrácodos, 1 de anostráceo e 1 de conchostráceo (lista completa em dados Suplementares, Tabela SII). Os táxons mais comuns representaram aproximadamente 91% da abundância total de indivíduos. O copépodo *Notodiatomus iheringi* ocorreu em todas as poças e foi a espécie mais abundante (45,87% da abundância total). A segunda espécie mais abundante foi o cladóceros *Moina minuta* com 32,47% do total de indivíduos. Esse padrão de alta dominância se ajustou ao modelo de Série Geométrica (Fig. 2). O ostrácodo *Cypricercus centrura* e o cladóceros *Ephemeroporus hybridus* que representaram, respectivamente, 7,78% e 5,83% da abundância total. O restante do percentual correspondeu a

espécies raras como, por exemplo, *Leberis davidi* (exclusiva da P2) e *Leydigioopsis curvirostrus* (exclusiva da P3), ambas com menos de 1%.

A distribuição das abundâncias não foi homogênea ao longo do tempo. As maiores abundâncias ocorreram em janeiro (representado pela dominância da espécie *M. minuta*), setembro e abril (representado pela dominância da espécie *N. iheringi*) (Fig. 3). As duas espécies mais abundantes (*N. iheringi* e *M. minuta*) ocorreram juntas no espaço, mas não no tempo. Nos demais meses, as espécies *N. iheringi* e *M. minuta* ocorreram em menor abundância, ainda assim, superando a abundância das espécies raras. No total das 17 espécies de microcrustáceos encontradas, 3 apresentaram uma maior ocorrência no período chuvoso, 6 no período seco (incluindo as duas espécies mais abundantes *N. iheringi* e *M. minuta*), enquanto oito espécies não demonstraram prevalência por período (Fig. 4).

Resposta da comunidade aos fatores ambientais

Teste de premissa (variáveis limnológicas)

As poças apresentaram flutuações nos parâmetros limnológicos no espaço e no tempo (Dados suplementares, Fig. SI e tabela SIII). Apesar de nenhuma variável explicar as diferenças na composição, o coeficiente de variação (CV) da salinidade, foi o que melhor explicou a diferença entre poças no tempo (108,76%, $\chi^2 = 26.268$, $df = 5$, $p < 0.0001$) (Fig. 4).

Partição da diversidade

Nossos resultados mostraram que 60% da variação na diversidade gama (regional) foi explicada pela riqueza média de espécies dentro das poças no espaço e no tempo ($\alpha_1 + \alpha_2$) e o aumento do α_2 foi explicado pelas espécies raras, enquanto que 40% representou a diversidade beta no espaço e tempo ($\beta_1 + \beta_2$) (Fig. 5). O β_{sim} (*turnover*) foi o componente mais importante da diversidade beta, contribuindo com 96% da variação, enquanto somente 4% dessa variação foi explicada pelo subconjunto de comunidades mais ricas ao longo do tempo (*nestedness*).

Demonstramos que o componente de substituição de espécies (o *turnover* da diversidade beta) variou em resposta ao espaço (diferenças entre poças, $F = 5.885$, $p = 0.001$) e ao tempo (diferenças entre meses: $F = 2.368$, $p = 0.005$). Desse modo, existe uma variação espaço-temporal na diversidade beta de zooplâncton. Porém, nenhuma variável limnológica explicou essas diferenças.

Atributos funcionais e sua relação com os fatores ambientais

Não encontramos diferenças na composição funcional (CWM) entre as poças ($R^2 = 0.074$, $p = 0.383$) e as variáveis ambientais não explicaram a diferença na composição de espécies (pH: $R^2 = 0.002$, $p = 0.999$; temperatura da água: $R^2 = 0.011$, $p = 0.494$; O₂ dissolvido: $R^2 = 0.015$, $p = 0.42$; profundidade: $R^2 = 0.02$, $p = 0.329$).

DISCUSSÃO

Diferenças na morfologia, fisiologia e fenologia das espécies podem alterar a diversidade beta em curto e longo prazo através das mudanças nas condições ambientais (Litchman *et al.*, 2013; Stegen *et al.*, 2012). Nossos resultados mostraram que a diversidade local (α) foi a que melhor explicou a diversidade regional das comunidades de microcrustáceos em poças temporárias de altitude. Dentre os componentes da diversidade β temporal, o componente mais importante foi o β_{sim} (*turnover*), indicando que a dissimilaridade entre as comunidades foi devida, principalmente, à substituição e não à perda ou ganho de espécies. Em contraste, a diversidade β não foi explicada pela variação temporal nos parâmetros limnológicos. Por fim, apesar do alto *turnover*, os organismos apresentaram atributos funcionais muito parecidos em relação as variáveis limnológicas ao longo do tempo, apoiando nossa hipótese de filtragem ambiental. Podemos sugerir que as condições extremas que estes organismos enfrentam favoreça uma menor suscetibilidade a variações no ambiente. Além disso, estudos sugerem que fatores bióticos também influenciam a diversidade β espaço – temporal em comunidades aquáticas (Chase, 2010; Farjalla *et al.*, 2012; Petermann *et al.*, 2015; Van Allen *et al.*, 2017).

O componente mais importante da diversidade regional de metacomunidades de microcrustáceo foi a diversidade local dentro das poças (α_1) e entre poças (α_2). Essa resposta se deve, possivelmente, pela proximidade entre as poças, o que sugere que a limitação na dispersão é pequena. Assim, organismos com alta capacidade de dispersão são mais prováveis de manter populações viáveis ao longo de habitats fragmentados (Hendrickx *et al.* 2009) (ou manchas de habitat, no nosso caso). Cohen & Shurin (2003) testaram mecanismos de dispersão entre manchas, e sugeriram que zooplâncton são rápidos dispersores em curtas distâncias e que tamanho do organismo pode influenciar a capacidade de dispersão e colonização das espécies. Eles sugeriram também que, por ser um bom dispersor os processos locais limitam a riqueza e a composição das comunidades locais, aumentando o papel das interações.

A menor porção explicada pela diversidade β_1 e β_2 (~40%) foi dominada pelo aparecimento de espécies com poucos raras. Deste modo, mesmo tendo menor contribuição na

diversidade regional, grande parte da diversidade beta foi explicada pelo componente *turnover*. Assim, as diferenças na composição de espécies entre poças se representam (1) a estrutura espacial na raridade dos organismos (Fig. 2, 3) e (2) a substituição temporal das duas espécies dominantes (Fig. 5). Outros estudos também evidenciaram a maior contribuição do *turnover* na dissimilaridade de organismos aquáticos variados, como fitoplâncton, cladóceros, rotíferos, peixes e macrófitas (Viana *et al.*, 2015, Langer *et al.*, 2016). De fato, comunidades locais podem ser estruturadas principalmente por interações bióticas (Cohen & Shurin 2003; Cottenie *et al.*, 2003). Nossos resultados sugerem que as condições severas de sistemas com águas temporárias favoreçam poucas espécies com maior tolerância a temperatura e retração hídrica.

De fato, o modelo teórico de dominância por ocupação (série geométrica, Fig. 2), demonstra um ambiente com altíssima dominância e baixa riqueza de espécies. Este modelo representa menor equitabilidade na distribuição das espécies, onde 50% do espaço de nicho disponível é ocupado pela primeira espécie mais dominante, a segunda ocupa mais de 50% do restante, e assim sucessivamente (Begon *et al.*, 2007).

Nossos resultados mostraram que apesar das variações limnológicas não explicarem a diversidade beta, há uma substituição muito grande de espécies (96%) que pode ser relacionada com a alta capacidade de dispersão desses organismos (Cohen & Shurin 2003). No entanto, é possível que a interferência humana nas poças de estudo pode tornar o ambiente ainda mais extremo. Por exemplo, a utilização da água para abastecimento de casas e a limpeza das poças em época de seca. Dessa maneira, o padrão de diversidade beta que encontramos, mesmo que em escala local, pode ser resultante também de características particulares de cada poça que não foram aferidas ou testadas (e.g., produtividade, taxas de colonização e extinção) (Cohen & Shurin 2003; Viana *et al.*, 2015; Chase 2010; Vogt *et al.*, 2013).

Apesar da alta substituição de espécies entre as poças, as espécies apresentaram atributos funcionais muito parecidos em resposta as variações limnológicas. Os padrões de diversidade funcional de zooplâncton podem ser explicados por diversos fatores como: heterogeneidade ambiental (Massicote *et al.* 2014) e condições climáticas extremas (Boersma *et al.*, 2016). Por exemplo, Kruk *et al.*, 2016, estudando fitoplâncton em lagos, observaram que em lagos quentes, as comunidades tinham uma maior riqueza, porém eram mais parecidas. Em contraste, lagos frios a riqueza foi menor e as características das espécies foram menos redundantes. MacLennan e Vinebrooke (2016), com experimentos em lagos, mostraram que altas temperatura reduz biomassa de zooplâncton, principalmente espécies onívoras e de tamanho corporal grande, não afetando grandes herbívoros. No entanto, a abordagem de convergência nos atributos funcionais pode ser dependente da escala avaliada. Por exemplo, alguns atributos podem variar em escala

ontogenética (por exemplo, durante os estágios de vida), entre gêneros, ao longo do tempo (e.g. onívoros, no inverno, herbívoros no verão) e com os habitats (Pomerleau *et al.*, 2015; Kruk *et al.*, 2016). Outro fator que pode ter contribuído para a semelhança nos atributos é o tipo de atributo utilizado. Por exemplo, a alta eficiência reprodutiva desses microcrustáceos favorece o desenvolvimento de populações viáveis em cada poça, mas as características ambientais extremas devem favorecer um conjunto muito particular de modos reprodutivos (Shurin *et al.* 2000; Havel e Shurin, 2004). Além disso, estratégias adaptativas (i.e., cistos dormentes e estágios de repouso) que já se encontravam no local a muito tempo, sob condições favoráveis (por exemplo, presença de água, temperatura e oxigênio dissolvido) podem favorecer a colonização do ambiente resultando em um aumento rápido da população (Radzikowski, 2013). Sendo assim, os mecanismos direcionadores da comunidade seriam historicamente determinados pelas variações ambientais.

Em suma, apesar das variáveis ambientais não explicarem diretamente a variação na diversidade beta taxonômica e funcional, é possível que outras variáveis associadas com produtividade sejam mais importantes, como demonstrada em grande parte dos estudos (Vogt *et al.*, 2013; Kvile *et al.*, 2016; Cooper *et al.*, 2017). Assim, possivelmente o efeito da variabilidade ambiental na biodiversidade pode ser bastante complexo, podendo potencializar ou amortecer o efeito na composição de espécies, bem como na diversidade (Parmesan 2006).

CONCLUSÃO

Este estudo sugere que mesmo em escalas espaciais pequenas que potencialmente não são limitantes para a dispersão da maioria das espécies, a diversidade beta pode variar fortemente. Nossos resultados indicam que microcrustáceos são bastante sensíveis a gradientes espaciais e temporais em pequena escala e que nenhum modelo pode explicar facilmente esses padrões em espécies com características tão dinâmicas e adaptadas a variações extremas. Essas metacomunidades de microcrustáceos podem ser montadas por mecanismos associados a processos abióticos (variações limnológicas) e bióticos (interações de espécies) que funcionam como filtro ambiental. Sugerimos para estudos posteriores medidas funcionais intrínsecas, como a taxa de ingestão e de produção secundária que podem representar uma melhor abordagem funcional (Chase & Leibold, 2002; Vogt *et al.*, 2013). No entanto, são medidas bem difíceis de aplicar em escalas espaciais e temporais. Além disso, a intervenção humana na construção de barragens alterando a qualidade dos ambientes, é um condutor para mudanças na identidade das espécies, extinção de espécies endêmicas, introdução de espécies não nativas, resultando em mudanças na biodiversidade.

REFERÊNCIAS

- Amundrud, S.L. and Srivastava, D.S. (2016) Trophic interactions determine the effects of drought on an aquatic ecosystem. *Ecology*, **97**, 1475–1483.
- Andronikova, I.N. (1996) Zooplankton characteristics in monitoring of Lake Ladoga. *Hydrobiologia*, **322**, 173–179.
- Badosa, A., Boix, D., Brucet, S., Lopez-Flores, R., Gascon, S. and Quintana, X. (2007) Zooplankton taxonomic and size diversity in Mediterranean coastal lagoons (NE Iberian Peninsula): Influence of hydrology, nutrient composition, food resource availability and predation. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, **71**, 335–346.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol. Biogeogr.*, **19**, 134–143.
- Baselga, A. and Orme, C. D. L. (2012) Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol. Evol.*, **3**, 808–812.
- Baselga, A., Jiménez-Valverde, A. and Niccolini, G. (2007) A multiple site similarity measure independent of richness. *Biol. Lett.*, **3**, 642–645.
- Berg, M.P., Kiers, E., Driessen, G., et al. (2010) Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Glob. Change Biol.*, **16**, 587–598.
- Boersma, K.S., Nickerson, A., Francis, D.C. and Siepielski, A.M. (2016) Climate extremes are associated with invertebrate taxonomic and functional composition in mountain lakes. *Ecol. Evol.*, **6**, 8094–8106.
- Bozelli, R. L., Thomaz, S. M., Padial, A. A., Lopes, P. M. and Bini, L. M. (2015). Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia*, **753**, 233–241.
- Chase, J.M. and Leibold, M.A. (2002) Spatial scale dictates the productivity biodiversity relationship. *Nature*, **416**, 427–430.
- Cottenie, K., Michels, E., Nuytten, N. and De Meester, L. (2003) Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology*, **84**, 991–1000.
- Dejenie, T., Declerck, S.A.J., Asmelash, T., Risch, S. and Mergeay, J. (2012) Cladoceran community composition in tropical semi-arid highland reservoirs in Tigray (Northern Ethiopia): A metacommunity perspective applied to Young reservoirs. *Limnologia*, **42**, 137–143.

- Diniz, L.P., ElmoorLoureiro, L.M.A., Almeida, V.L.D.S. and Melo-Júnior, M.D. (2013) Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) of a temporary shallow pond in the Caatinga of Pernambuco, Brazil. *Nauplius*, **21**, 65–78.
- Farjalla, V.F., Srivastava, D.S., Marino, N.A., Azevedo, F.D., Dib, V., Lopes, P.M. and Esteves, F.A. (2012) Ecological determinism increases with organism size. *Ecology*, **93**, 1752–1759.
- Fournier, B., Mouquet, N., Leibold, M. and Gravel, D. (2016) An integrative framework of coexistence mechanisms in competitive metacommunities. *Ecography*, **39**, 630–641.
- Frisch, D., Cottenie, K., Badosa A. and Green, A. (2012) Strong spatial influence on colonization rates in a pioneer zooplankton zetacommunity. *PLoS ONE*, **7**, e40205.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A. et al. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630–2637.
- Gascón S., Arranz I., Cañedo-Argüelles M., Nebra A., Ruhí A., Rieradevall M., Caiola N., Sala J., Ibàñez C., Quintana X.D., & Boix D. (2016) Environmental filtering determines metacommunity structure in wetlands microcrustaceans. *Oecologia*, **181**, 193–205.
- Gianuca, A.T., Engelen, J., Brans, K.I., Hanashiro, F.T.T., Vanhamel, M., van den Berg, E.M., Souffreau, C. and De Meester, L. (2017) Taxonomic, functional and phylogenetic metacommunity ecology of cladoceran zooplankton along urbanization gradients. *Ecography*, **41**, 183–194.
- Gonçalves-Souza, T., Romero, G.Q. and Cottenie, K. (2014) Metacommunity versus biogeography: a case study of two groups of neotropical vegetation-dwelling arthropods. *PLoS ONE*, **9**, e115137.
- Gruner, D.S., Bracken, M.E., Berger, S.A., Eriksson, B.K., Gamfeldt, L., Matthiessen, B., Moorthi, S., Sommer, U. et al. (2017) Effects of experimental warming on biodiversity depend on ecosystem type and local species composition. *Oikos*, **126**, 8–17.
- Harrison, S., Ross, S.J. and Lawton, J.H. (1992) Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J. Anim. Ecol.*, **61**, 151–158.
- Jeffries, M. (2005) Small ponds and big landscapes: the challenge of invertebrate spatial and temporal dynamics for European pond conservation. *Aquat. Conserv.*, **15**, 541–547.
- Kiorboe, T. (2011) How zooplankton feed: mechanisms, traits and trade-offs. *Biol. Rev.*, **86**, 311–339.
- Kruk, C., Segura A.M, Costa, L., Lacerot, G. and Kosten, S. (2016) Functional redundancy increases towards the tropics in lake phytoplankton. *J. Plankton Res.*, **39**, 1–13.

- Kvile, K. Ø., Langangen, Ø., Prokopchuk, I., Stenseth, N. C. and Stige, L. C. (2016) Disentangling the mechanisms behind climate effects on zooplankton. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **113**, 1841–1846.
- Langenheder, S., Berga, M., Östman, Ö. and Székely, A. J. (2012) Temporal variation of β -diversity and assembly mechanisms in a bacterial metacommunity. *ISME J.*, **6**, 1107–1114.
- Langer, T.A., Murry, B.A., Pangle, K.L., Uzarski, D.G. (2016) Species turnover drives β diversity patterns across multiple spatial and temporal scales in Great Lake Coastal Wetland Communities. *Hydrobiologia*, **777**, 55–66.
- Legendre, P. and Anderson, M.J. (1999) Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol. Monogr.*, **69**, 1–24.
- Legendre, P. and Legendre, L. F. (2012) *Numerical ecology*. Elsevier, UK.
- Leibold, M. A. (2011) The metacommunity concept and its theoretical underpinnings. In Scheiner, S.M. and Willig, M.R. (ed.). *The Theory of Ecology*, 163–184, University of Chicago Press.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M. F. and Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.*, **7**, 601–613.
- Logue, J.B., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H. and Metacommunity Working Group. (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends Ecol. Evol.*, **26**, 482–491.
- MacLennan, M.M. and Vinebrooke, R.D. (2016) Effects of non-native trout, higher temperatures and regional biodiversity on zooplankton communities of alpine lakes. *Hydrobiologia*, **770**, 193–208.
- McArdle, B. H. and Anderson, M. J. (2001) Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, **82**, 290–297.
- McArthur, R.A. and Wilson, E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Porto, C.K., Cabral, J.P. and Tabarelli, M. (2004) Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação. In Série Biodiversidade, 9, MMA.
- Radzikowski, J. (2013) Resistance of dormant stages of planktonic invertebrates to adverse environmental condition. *J. Plankton Res.*, **35**, 707–723.
- Ricci, C. and Caprioli, M. (1998) Stress during dormancy: effect on recovery rates and life-history traits of anhydrobiotic animals. *Aquatic Ecol.*, **32**, 353–359.

- Romero, G.Q., Piccoli, G.C.O., Omena, P.M. and Gonçalves-Souza, T. (2016) Food web structure shaped by habitat size and climate across a latitudinal gradient. *Ecology*, **97**, 2705–2715.
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Shurin, J. B. and Havel, J. E. (2004) Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **49**, 1229–1238.
- Shurin, J.B., Havel, J.E., Leibold, M.A. and PinelAlloul, B. (2000) Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation. *Ecology*, **81**, 3062–3073.
- Srivastava, D. S. et al. (2004). Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends Ecol. Evol.*, **19**, 379–384.
- Thomaz, S. M., Bini, L. M. and Bozelli, R. L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in riverfloodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**, 1–13.
- Vázquez, D.P., Gianoli, E., Morris W.F. and Bozinovic, F. (2015) Ecological and evolutionary impacts of changing climatic variability. *Biol. Rev.*, **92**, 22–42.
- Verleyen E., Vyverman, W., Sterken, M., Hodgson, D.A., De Wever, A., Juggins, S. et al. (2009) The importance of dispersal related and local factors in shaping the taxonomic structure of diatom metacommunities. *Oikos*, **118**, 1239–1249.
- Viana, D.S., Figuerola, J., Schwenk, K., et al. (2015) Assembly mechanisms determining high species turnover in aquatic communities over regional and continental scales. *Ecography*, **39**, 281–288.
- Wallace, R.L. and Snell, T.W. (2009) Rotifera. In Thorp, J.H. and Covich, A.P. (ed.). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press, 195–254.
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, **30**, 279–338.
- Wilson, D.S. (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, **73**, 1984–2000

TABELAS

Tabela I: Quadro integrando os atributos funcionais do zooplâncton e a interpretação funcional

Tipo do Atributo	Modalidade	Interpretação Funcional
Característica do corpo	Tamanho do corpo	Fisiológico. Por exemplo, o aumento de temperatura da água, reduz o tamanho do corpo de alguns organismos do zooplâncton (Moore & Folt 1993; Havens et al., 2015).
Habitat	Bentos Plâncton	Comportamental. O predomínio de espécies bentônicas indica que o ambiente está raso demais, ao passo que maior quantidade de formas planctônicas poderia indicar um ambiente com uma coluna d'água suficiente para sustentar partículas na água, a exemplo de algas planctônicas (Rautio & Vicent 2006).
Tipo de Alimento	Matéria orgânica depositada (detritos e algas) Matéria orgânica em suspensão Agarram as presas (Predador) Matéria orgânica depositada (onívoros)	Comportamental. As mudanças temporais, por exemplo, primavera com picos de fitoplâncton, em contraste com verão mudança na qualidade da água, i.e., aumento de cianobactérias e protistas flagelados influenciam as preferências alimentares no grupo do zooplâncton (Rudstam et al., 1993)
Reprodução	(1) Partenogenético (2) Sexual	História de vida. (1) Maior sucesso de colonização e estabelecimento em ambientes temporários. Ovos aumentam a chance de sobrevivência da prole, em caso de estresse hídrico (Radzikowski, 2013).

LEGENDA DAS FIGURAS

Fig. 1: Imagens de satélite do local do estudo, cinco poças temporárias em Triunfo, Pernambuco, Brasil. Modificado Google Earth

Fig. 2: Ordem de distribuição da abundância das espécies, representando a dominância de *N. iheringi* e *M. minuta*. A linha vermelha indica o modelo de Série Geométrica

Fig. 3: Variação temporal (agosto 2011/julho 2012) da abundância das espécies de: Cladocera, Copepoda, Ostracoda, Anostraca e Spnicaudata. Círculos representam médias e as barras, erro padrão (SE).

Fig. 4: Densidade das espécies por litro (log) em relação ao clima. Espécies com densidades maiores em clima chuvoso foram representadas pela cor azul, espécies com densidades maiores em clima seco foram representadas pela cor vermelha. Aquelas espécies que não tiveram nenhuma prevalência foram representadas pela cor cinza

Fig. 5: Proporção da diversidade gama (γ) nos componentes alfa (α) e beta (β). Os componentes α_1 e α_2 representam a riqueza média no espaço e no tempo, respectivamente. Os componentes β_1 e β_2 representam a diferença na composição de espécies no espaço e no tempo entre as poças, respectivamente.

FIGURAS



Fig. 1.

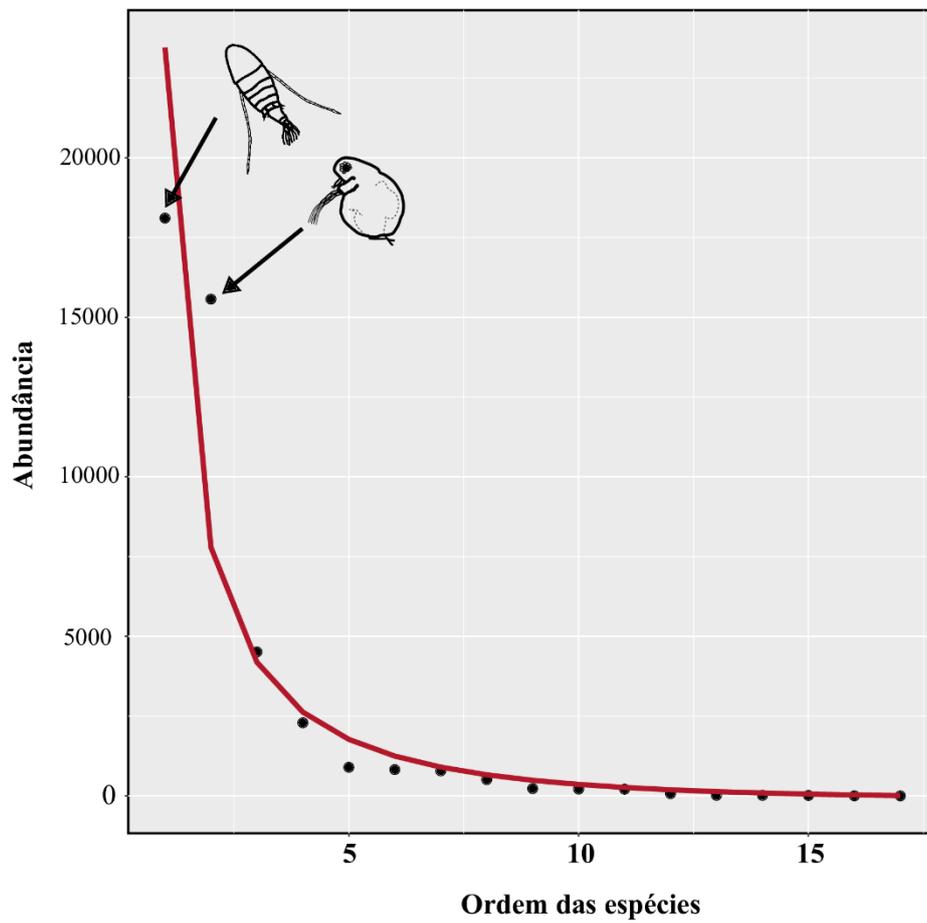


Fig. 2.

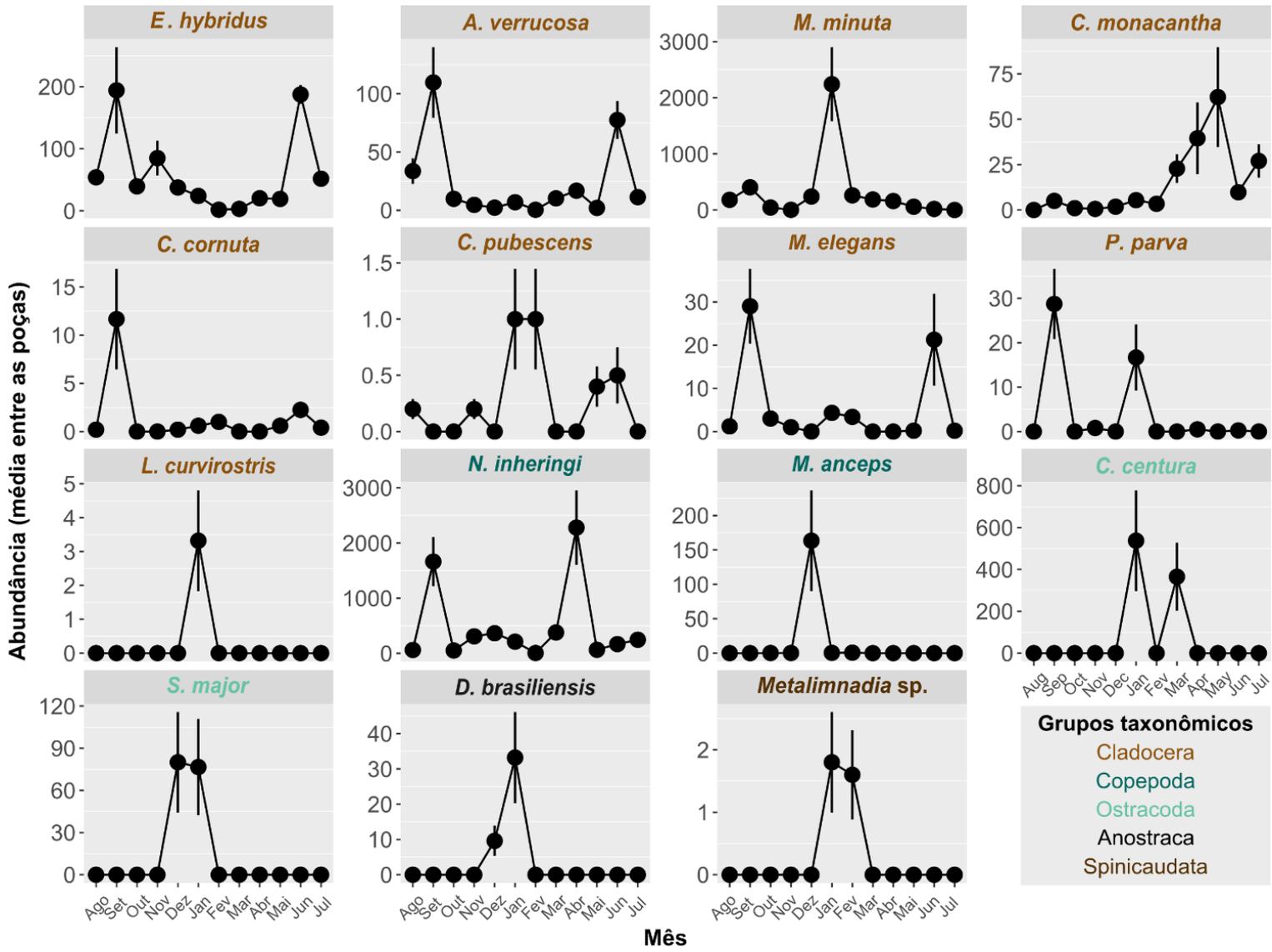


Fig. 3.

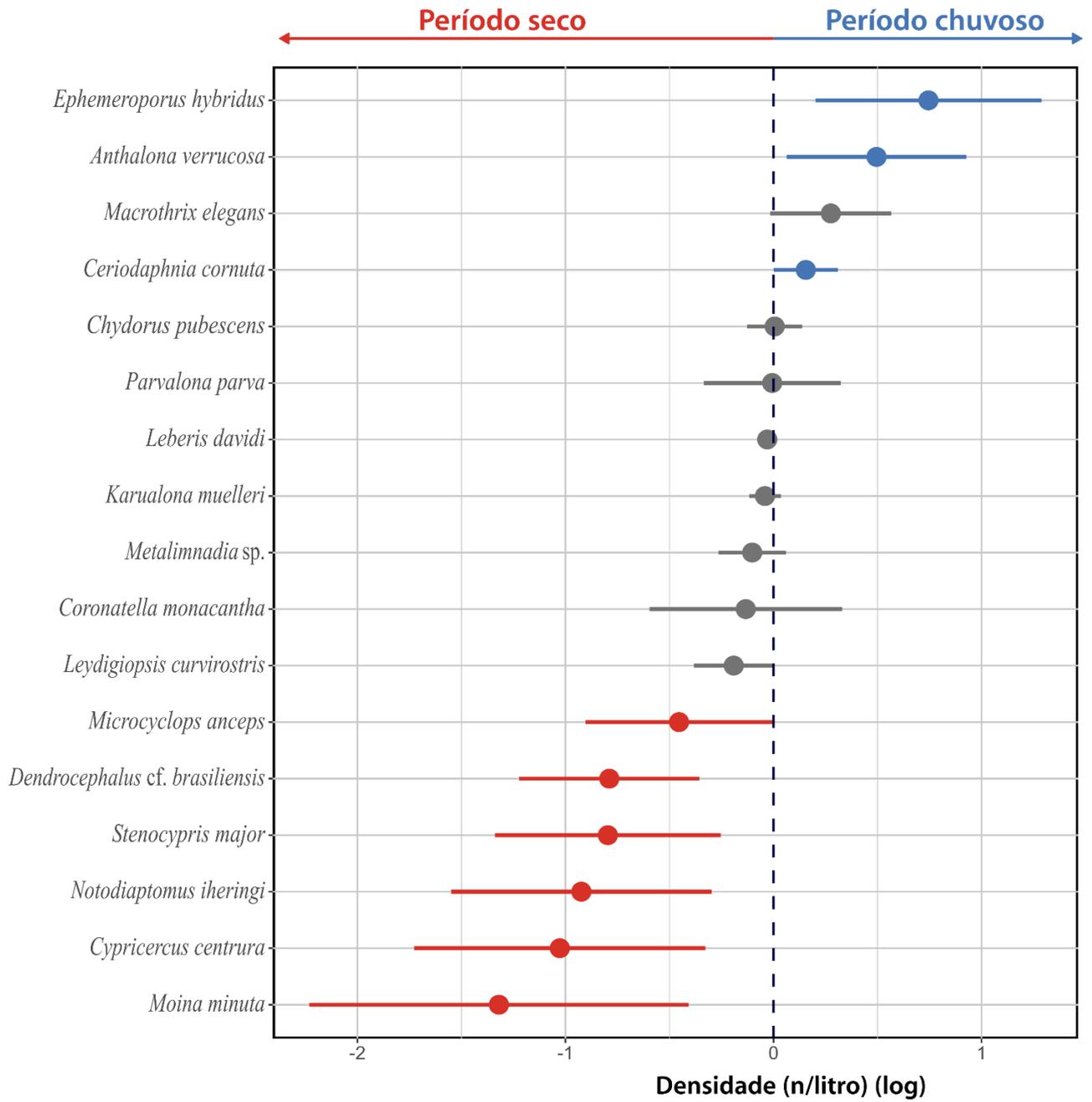


Fig. 4.

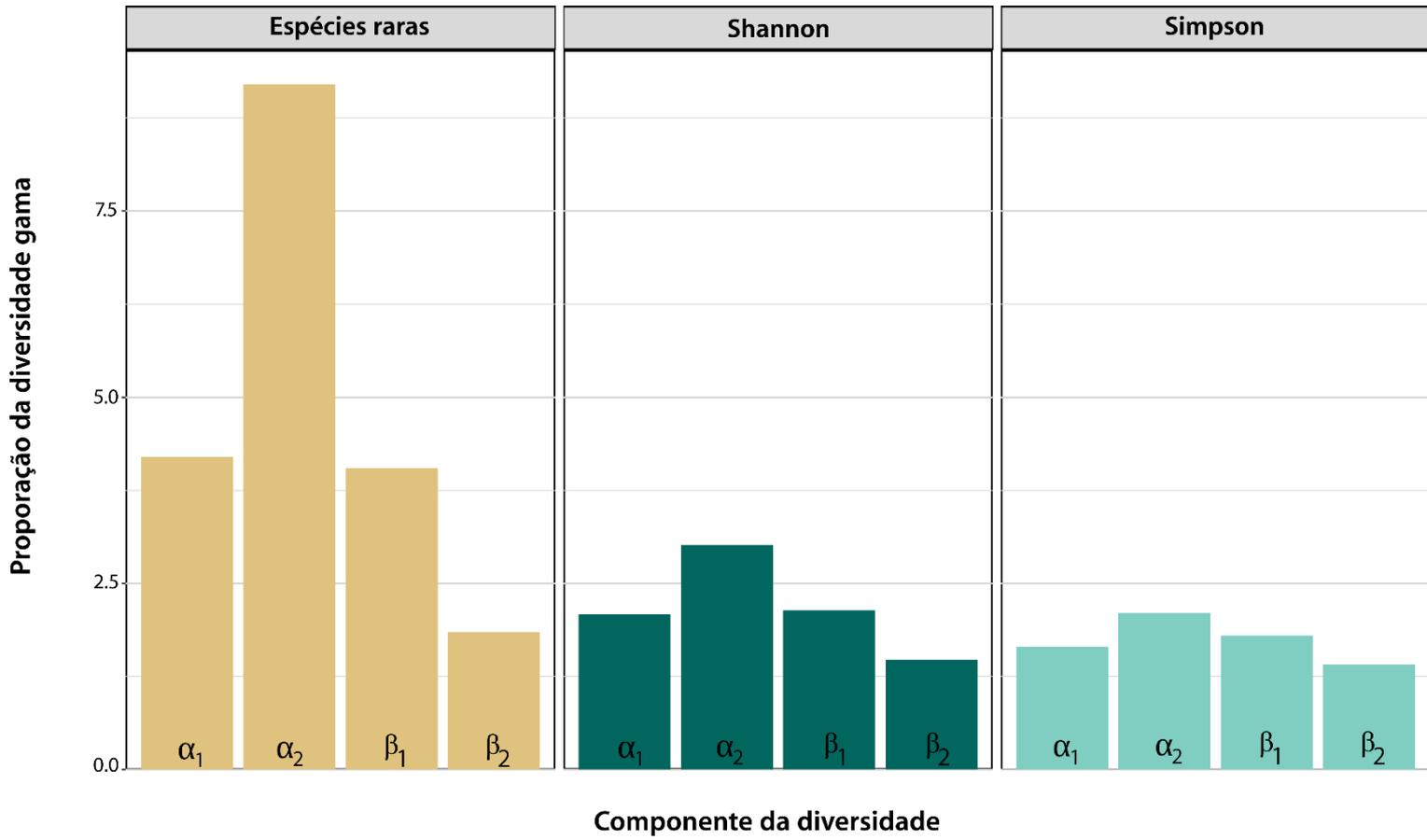


Fig. 5.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Diversidade taxonômica e funcional em metacomunidades de microcrustáceos em poças temporárias de altitude

Natália Ferreira^{1*}, Paula Munhoz De Omena², Mauro Melo-Júnior¹

FIGURAS E TABELAS

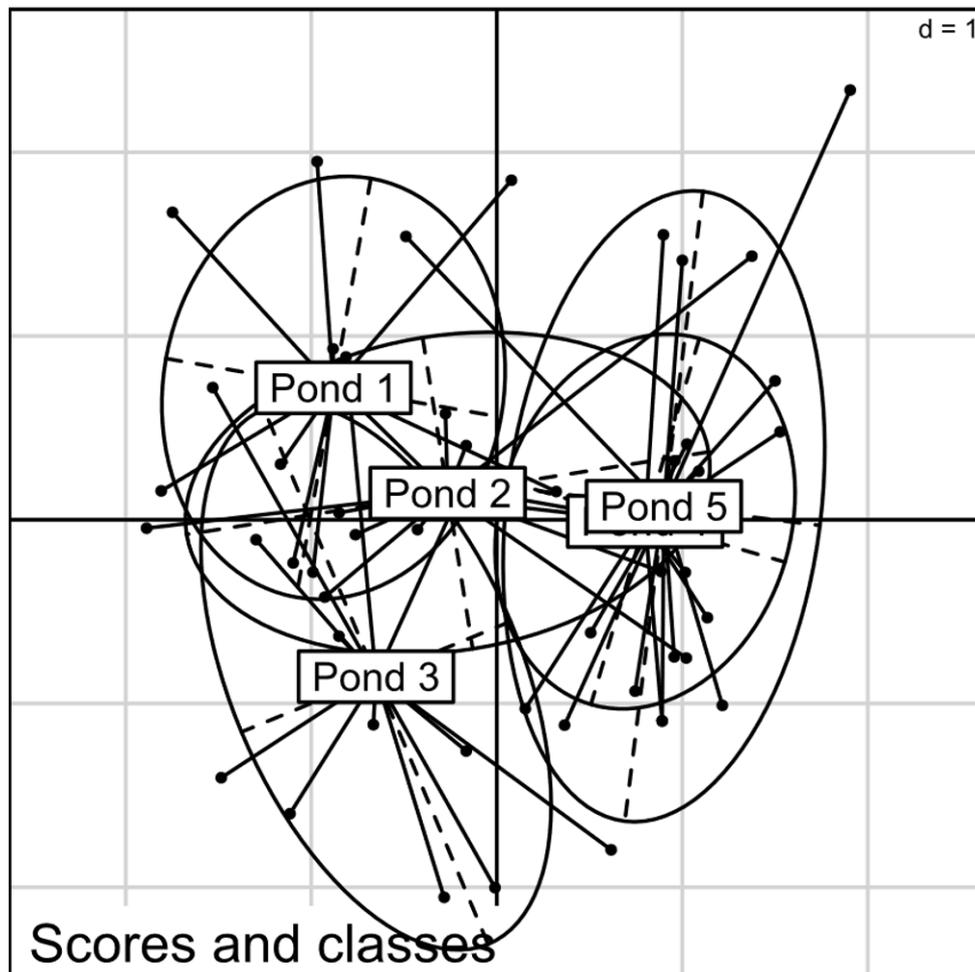


Fig. S1. Análise de componentes principais (PCA) representando as diferenças limnológicas entre as cinco poças no tempo.

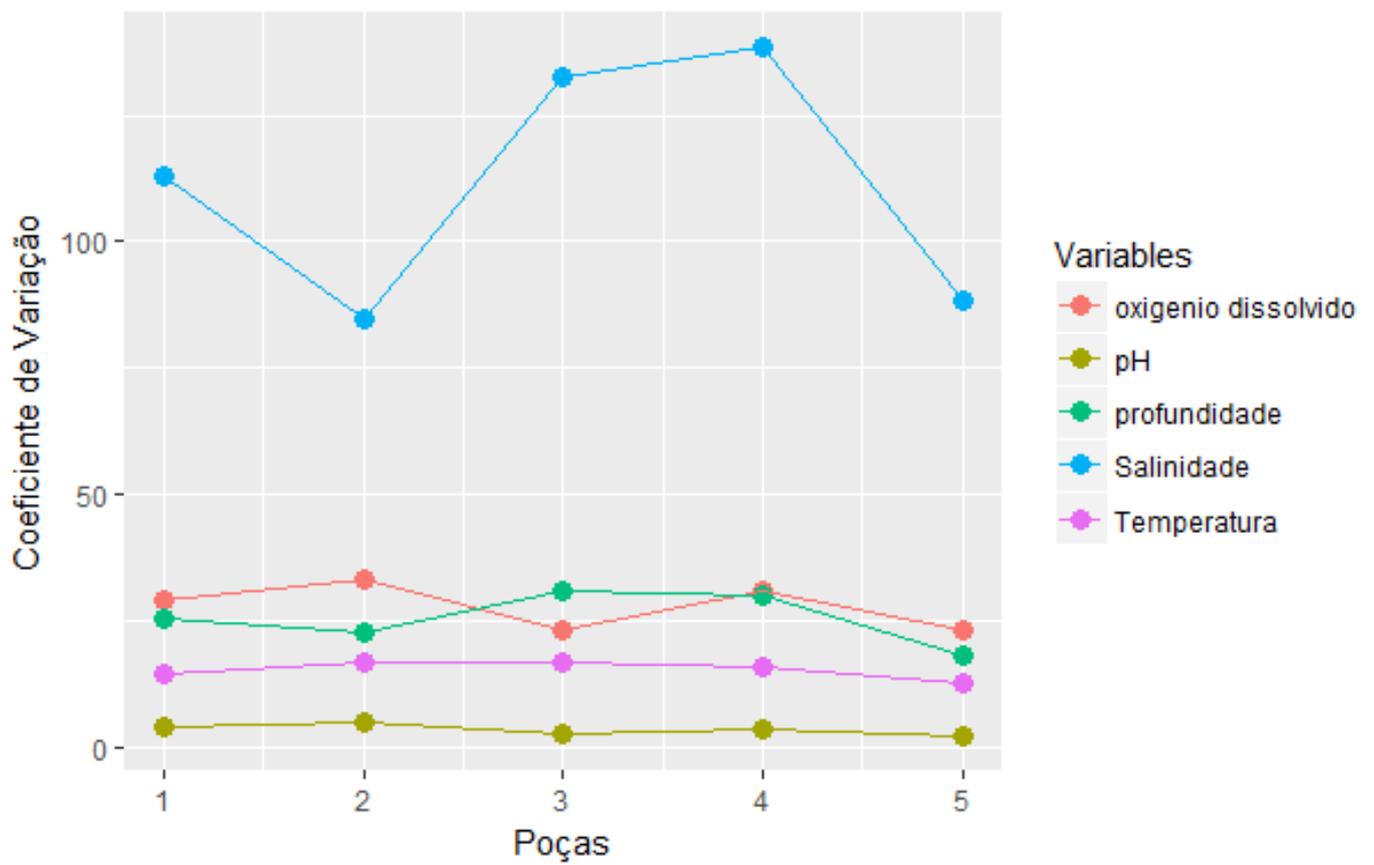


Fig. SII. Coeficiente de variação (CV) das cinco variáveis limnológicas: oxigênio dissolvido, pH, profundidade, salinidade e temperatura.

Tabela SI. Dados de Localização, altitude, área, perímetro e profundidade máxima das cinco poças temporárias em Triunfo – PE.

Poça	Localização	Altitude	Área	Perímetro	Profundidade máxima
P1	07° 50' 16.24" S, 38° 04' 46.16" W	1117 m	143,11 m ²	57,91 m	1,10 m
P2	07° 50' 15.65" S, 38° 04' 44.86" W	1119 m	153,53 m ²	70,71 m	1,10 m
P3	07° 50' 12.59" S, 38° 04' 46.41" W	1123 m	770 m ²	107,25 m	1,00 m
P4	07° 50' 13.14" S, 38° 04' 47.57" W	1119 m	30,58 m ²	22,95 m	1,30 m
P5	07° 50' 11.18" S, 38° 04' 46.72" W	1121 m	93,73 m ²	41,68 m	1,50 m

Tabela SII. Lista de ocorrência das espécies de microcrustáceos encontradas nas cinco poças em Triunfo (estado de Pernambuco, Brasil) no período de agosto de 2011 a julho de 2012

Zooplâncton	P1	P2	P3	P4	P5
Cladocera					
Chydoridae Stebbing, 1902					
<i>Ephemeroporus hybridus</i> (Daday, 1905)	X	X	X	X	X
<i>Anthalona verrucosa</i> (Sars, 1901)	X	X	X	X	X
<i>Parvalona parva</i> (Daday, 1905)	X	X	X		
<i>Coronatella monacantha</i> (Sars, 1901)	X			X	X
<i>Karualona muelleri</i> (Richard, 1897)	X	X	X	X	
<i>Leydigiopsis curvirostrus</i> (Sars, 1901)			X		
<i>Leberis davidi</i> (Richard, 1895)		X			
<i>Chydorus pubescens</i> (Sars, 1901)	X	X			
Moinidae Gouden, 1967					
<i>Moina minuta</i> (Hansen, 1899)	X	X	X	X	X
Macrothricidae Norman & Brady, 1867					
<i>Macrothrix elegans</i> (Sars, 1901)	X	X	X	X	X
Daphniidae Straus, 1820					
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> (Sars, 1885)	X		X	X	
Zooplâncton	P1	P2	P3	P4	P5
Copepoda					
Diaptomidae Baird, 1850					
<i>Notodiaptomus iheringi</i> (S., Wright, 1935)	X	X	X	X	X
Cyclopidae Dana, 1850					
<i>Microcyclops anceps</i> (Richard, 1897)	X				
Zooplâncton	P1	P2	P3	P4	P5
Ostracoda					
Cypridinidae Baird, 1850					
<i>Cypricercus centrura</i> (Klie, 1940)	X				

Stenocypris major (Baird, 1859)

X

Tabela SII Continua...

Zooplâncton		P1	P2	P3	P4	P5
Anostraca						
Thamnocephalidae Simon, 1886						
	<i>Dendrocephalus cf. brasiliensis</i> (Pesta, 1921)	X	X	X		
Zooplâncton		P1	P2	P3	P4	P5
Conchostraca						
Limnadiidae Baird, 1849						
	<i>Metalimnadia</i> sp.				X	

Tabela SIII. Caracterização ambiental das cinco poças com as máximas e mínimas das variáveis limnológicas. Dados obtidos em agosto/2011 a julho/2012.

		P1	P2	P3	P4	P5
Temperatura da água (°C)	min	16.0	14.5	16.9	18.0	17.0
	med	20.2	19.6	21.2	22.0	21.6
	max	26.5	25.0	26.0	26.0	27.0
pH	min	6.6	6.8	6.8	7.2	6.8
	med	6.8	7.1	7.0	7.4	7.4
	max	7.5	7.5	7.5	7.5	7.5
D.O. (mg.L ⁻¹ O ₂)	min	3.0	3.0	2.0	3.0	3.0
	med	4.5	3.9	3.8	3.7	3.7
	max	8.0	6.0	6.0	6.0	6.0
Salinidade (µS.cm ⁻¹)	min	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	med	0.3	0.2	0.16	0.2	0.14
	max	0.7	0.6	0.8	0.5	0.6
Transparência da água	min	0.2	0.3	0.2	0.4	0.9
	med	0.5	0.6	0.5	0.7	0.6
	max	0.8	1.0	0.9	1.0	0.9
Profundidade (m)	min	0.54	0.54	0.33	0.54	0.50
	med	0.77	0.77	0.61	0.81	0.86
	max	1.10	1.20	1.0	0.93	1.50

**4. 2 – Processos estocásticos e determinísticos podem atuar na mesma escala:
um estudo de caso de zooplâncton em águas temporárias**

***Stochastic and deterministic processes can act in the same scale: the case
study of zooplankton in temporary waters***

Artigo científico a ser encaminhado a Revista *Hydrobiologia*

Todas as normas de redação e citação, doravante, atendem as estabelecidas pela referida revista, exceto o idioma.

Link de acesso para as normas da revista:

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2427/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2427/homepage/ForAuthors.html)

Processos estocásticos e determinísticos podem atuar na mesma escala: um estudo de caso de zooplâncton em águas temporárias

NATÁLIA FERREIRA^{1*}, PAULA MUNHOZ DE OMENA², MAURO MELO-JÚNIOR¹

¹LABORATÓRIO DE ECOLOGIA DO PLANCTON, DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA, UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO (UFRPE), RECIFE, PE, BRASIL.

²LABORATÓRIO DE INTERAÇÕES MULTITRÓFICAS E BIODIVERSIDADE, DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL, UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS (UNICAMP), CAMPINAS, SP, BRAZIL.

* nataliaferreira09@gmail.com

RESUMO

A relação entre os padrões da biodiversidade deve ser considerada de forma mais ampla para fornecer insights dos processos que atuam na montagem de metacomunidade. Muitas pesquisas abordam a dicotomia estocástico-determinístico, mas até agora a escala em ambos atuam ainda não é tão clara. Microcosmos de altitude em região Neotropical, como bromélias tanque e poças temporárias, são ótimos sistemas de testes de hipótese ecológica para estudos de biodiversidade. Testamos se tamanho do habitat influencia a estabilidade ambiental na estrutura de metacomunidades de zooplâncton. Utilizamos um modelo linear para comparar a diversidade α entre os sistemas. Particionamos a diversidade β (componentes *turnover* e *nestedness*). Testamos a diversidade β entre os sistemas utilizando uma análise multivariada permutacional de variância. Nossos resultados mostraram que o *turnover* foi o componente principal da diversidade beta em ambos os sistemas. A mudança na composição das comunidades diferiu principalmente entre os sistemas em comparação com a acidez da água e temperatura. No entanto, ao contrário do que esperávamos baseado na relação espécie-área, o *turnover* foi quatro vezes e meio maior em poças do que em bromélias. Nossos resultados sugerem que processos estocásticos e determinísticos podem atuar juntos em escala local, e, como resultado para conservação, esses locais são ambientes únicos de água, em fragmentos de terra, sendo fundamental a compreensão da diversidade biológica de organismos aquáticos.

Palavras-chave: filtro ambiental, metacomunidades, neutro, diversidade beta

INTRODUÇÃO

Uma questão recorrente da ecologia é entender quais processos atuam na montagem de comunidades biológicas em escalas local e regional/global (Leibold et al., 2004; Stegen et al., 2012; Petermann et al., 2015; Busse et al., 2018). Alguns autores sugerem que fatores como efeito de prioridade, colonização/extinção e isolamento aumentam a importância de processos estocásticos na determinação de padrões espaciais e temporais (Leibold et al., 2004; Vellend et al., 2014). No entanto, predação, competição e recurso atuam como filtro de espécies e reduzem as diferenças na composição de espécies, o que aumenta a importância de processos determinísticos (Chase 2014; Van Allen et al., 2017). Embora estudos anteriores tenham demonstrado que processos estocásticos e determinísticos são importantes na determinação da diversidade beta entre habitats (Shurin et al. 2000; Leibold et al., 2004; Marino et al., 2012; Wojciechowski et al., 2017), a escala espacial é um fator essencial para compreender qual processo irá prevalecer (Havel & Shurin 2004; Chase 2014). Além disso, esses processos podem ser alterados por mudanças temporais nas condições ambientais que, por sua vez, variam com as características do habitat e com os atributos das espécies (Vogt et al., 2013; Van Allen et al., 2017). Desse modo, é possível que processos estocásticos e determinísticos atuem consecutivamente em escala local?

A escala é fundamental para definir se a dispersão é limitada e estabelecer a importância relativa de processos atuando em escala biogeográfica (regional) ou de metacomunidades (i.e., local) (Cohen & Shurin 2003; Leibold et al., 2004; Gonçalves-Souza et al., 2014). Por exemplo, Chase (2014) mostrou que a importância do filtro ambiental reduz em escala local, ao passo que processos neutros/estocásticos tendem a ser preponderantes. De fato, estudos demonstram que a similaridade na composição de espécies reduz com o aumento da distância geográfica e, desse modo, aumenta a importância do filtro ambiental (e.g., características do habitat: Busse et al., 2018). Assim, quando processos estocásticos são mais importantes, a diversidade beta entre as comunidades é maior (ou seja, são menos parecidas entre si) (Van Allen et al., 2017). Chase (2010), por exemplo, mostrou que ambientes muito produtivos aumentam a probabilidade de estabelecimento e manutenção de populações e conseqüentemente, possuem maior diversidade beta (Chase 2010; Chase & Leibold 2002; Petermann et al., 2015). Ao contrário, processos determinísticos reduzem as diferenças na composição de espécies com a distância entre os locais, e ao longo do tempo a características das espécies colonizadoras é mais previsível. Dessa forma, as espécies são selecionadas pela combinação aptidão–ambiente (perspectiva *species sorting* da teoria de metacomunidades: Leibold et al., 2004). Porém, a

maioria dos estudos que testam essas teorias com zooplâncton se concentra em determinadas regiões (e.g., temperada) e ambientes (e.g., lagos).

Vogt et al. (2013) demonstraram que o principal filtro ambiental para zooplâncton em lagos foi a quantidade de recurso, uma vez que encontraram um agrupamento de microcrustáceos herbívoros em ambientes produtivos. Ao contrário, Frisch et al. (2012) em experimentos de dispersão em poças experimentais, encontraram que a heterogeneidade ambiental não teve efeito nas taxas de colonização dos organismos, ao passo que rotíferos foram colonizadores mais rápidos e copépodos mais lentos, sugerindo que tamanho influencia a dispersão de zooplâncton. Entretanto, flutuações ambientais podem modificar filtros (e.g., força de predação: Van Allen et al., 2017) ou impor novos filtros (e.g., tolerância à seca ver Chase 2007) o que, por sua vez, pode alterar o papel de processos estocásticos e determinísticos na diversidade beta ao longo do tempo. De fato, a literatura traz analogias que incluem o lançamento de moedas como algo estocástico (50% de chance para cada lado) apesar dos processos determinísticos (e.g., flutuações ambientais, interações bióticas) decidirem o resultado (Chase 2014; Vellend et al., 2014). Desse modo, a dicotomia entre estocástico e determinístico nem sempre tem sido bem compreendida (Vellend et al., 2014). Além disso, alguns estudos enfatizam que elas devem ser testadas em conjunto em uma mesma escala local em diferentes sistemas (Vellend et al., 2014).

Uma possibilidade é utilizar diferentes microcosmos naturais, como por exemplo, poças temporárias e bromélias-tanques considerados sistemas modelos para teste de hipóteses ecológicas (Srivastava et al., 2004; Serrano & Fahd, 2005; Stewart et al., 2013). Ambos, podem ser considerados como “oásis no deserto”, formando ilhas de água doce em uma matriz terrestre. Integram características como i) são mantidos pela água da chuva; ii) apresentam limites discretos e bem definidos; iii) flutuações nas condições da água; iii) muitas réplicas ocorrem na mesma mancha e iv) abrigam uma grande variedade de organismos com ciclos de vida totalmente aquáticos (Richardson et al., 2000; Vanschoenwinkel et al., 2009; Farjalla et al., 2012).

Apesar dessas características em comum, ambos os sistemas abrigam comunidades muito particulares, que podem responder de forma diferente, a variação da diversidade (Marino et al., 2012). Por exemplo, a qualidade do hábitat tem sido sugerida como um potencial condutor da variação da diversidade local que pode alterar a importância relativa de processos estocásticos versus determinísticos para estrutura de comunidades (Srivastava 2005; Petermann et al. 2015). Shurin et al. (2010), conduzindo experimentos em poças temporárias, mostraram que flutuações espaciais e temporais na química da água, como por exemplo pH e temperatura, pode reduzir

diversidade alfa e aumentar diversidade beta, sugerindo que variação limnológica é um forte filtro ambiental na montagem de comunidades zooplânctônicas. Por fim, A diversidade beta em bromélias, pode variar com o gradiente de cobertura do dossel, por exemplo Busse et al. (2018) mostrou que comunidades expostas apresentavam uma composição mais diferente entre si, ao passo que o ambiente sombreado as comunidades eram mais aninhadas. As múltiplas faces da biodiversidade devem ser consideradas de forma mais ampla e completa para fornecer uma imagem clara dos processos que atuam na montagem de comunidades ecológicas (Vellend et al., 2014; Hillebrand et al., 2017).

Neste estudo investigamos como a variação no volume de água e das variáveis limnológicas afetam a diversidade alfa e beta de zooplâncton. Utilizamos bromélias e poças temporárias, para testar nossas hipóteses. A propensão à seca atua como fator determinante que altera a importância relativa de processos estocásticos e determinísticos na montagem de comunidades (Chase, 2007; Frisch et al., 2012). Aqui, testamos se tamanho do habitat influencia na estabilidade ambiental em bromélias e poças temporárias (Figura 1). Espera-se (1) que a diversidade alfa seja menor em bromélias do que em poças, uma vez que possuem menor tamanho de habitat e maior propensão à seca. Já é conhecido que flutuações diárias nas características químicas e físicas da água influenciam a estrutura de comunidades zooplânctônicas (Shurin et al., 2010). Logo, esses parâmetros aumentam as diferenças na composição entre os dois sistemas como, por exemplo, a diferença no pH que em bromélias é ácido (Gofreddi et al., 2011), e em poças temporárias alcalino. Desse modo, parâmetros limnológicos atuam como forte filtro ambiental entre os sistemas. Então, esperamos também que (2) a diversidade beta (dissimilaridade resultante do *turnover*) seja maior entre bromélias do que entre poças, uma vez que a limitação na dispersão e instabilidade do sistema (i.e., menor volume e maior propensão a seca) favorecem processos estocásticos.

MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos o estudo em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca (IBGE, 2014), em duas áreas de inselbergs (“ilhas de montanhas”: *sensu* Bornhardt, 1900). A área “Brejinho” (07° 51’ 55.2” S, 38° 07’ 51.0” W) encontra-se a 1060m de altitude. Enquanto que a área “Sítio Lajes” (07° 50’ 12.59” S, 38° 04’ 46.41” W) está a 1125m de altitude e encontra-se a uma distância de 24,8 km de Brejinho, ambas estão no município de Triunfo, Pernambuco – Brasil. Coletamos nos meses de julho e novembro de 2016 e março de 2017, que correspondem respectivamente às estações pós-chuva, seca e chuvosa, respectivamente. O clima regional é tropical do tipo Aw,

segundo a classificação de Köpen, com inverno seco e verão chuvoso. A temperatura média anual é de 25°C com mínima de 12°C e máxima de 30°C (CPRM, 2012; IBGE, 2014). A precipitação média anual é de 1082 mm, com mínima de 20 mm e máxima de 198mm (<https://pt.climate-data.org>, acessado em dezembro de 2017).

Essas montanhas são resultantes do intemperismo e erosão e formam naturalmente afloramentos rochosos graníticos e gnáissicos que acumulam água da chuva em poças temporárias de diferentes tamanhos e graus de isolamento. A vegetação é classificada como floresta estacional semidecídua montana (IBGE 2014). Com grande diversidade de plantas de hábito herbáceo, cactáceas, orquídeas e, sobretudo, muitas bromeliáceas do gênero *Aechmea* que acumulam água no fitotelmata (Gomes & Alves, 2010).

Amostragem nos sistemas temporários

Selecionamos duas manchas de bromélias em área aberta (Lajes1 = próximo de poças e Lajes2 = distante das poças) e uma mancha em área totalmente coberta por floresta (Brejinho). Em cada mancha marcamos 50 bromélias e sorteamos 10 para amostragem (Lajes1 = 10, Lajes2 = 10 e Brejinho = 10). Repetimos o mesmo procedimento amostral nos três períodos, i.e., pós-chuva, seco e chuvoso ($n = 10 \times 3 \times 3$) (adaptada Marino *et al.*, 2011). Desse modo no total amostramos 90 indivíduos da bromélia *Aechmea leptantha* (Bromeliaceae), espécie mais comum em afloramentos rochosos de região (Gomes & Alves, 2010). Para amostragem dos organismos, filtramos toda água contida nas axilas das bromélias. Para maximizar a coleta de indivíduos aderidos, lavamos o interior da planta com água destilada (Romero & Srivastava, 2010) e filtramos toda água armazenada da bromélia em rede de plâncton de 45 μm . Concentramos a amostra em garrafas de 200 mL e fixamos em formol neutro a 4% (Farjalla *et al.*, 2012).

Realizamos o estudo em cinco poças temporárias não conectadas (Sítio Lajes) e distantes 100 metros entre si. Para amostragem dos organismos, filtramos 400L de água/poça, em rede de plâncton de 45 μm , concentramos em garrafas de 200 mL e fixamos em formol neutro a 4%. O dispositivo de amostragem foi completamente lavado com água destilada, entre a amostragem das diferentes poças (Cottenie & De Meester, 2001).

Em laboratório, fizemos subamostragens a partir das amostras de zooplâncton de poças e bromélias, em três alíquotas de 2 mL (totalizando 6 mL) (adaptada de Cottenie & De Meester, 2001; Cottenie *et al.*, 2003), e suas respectivas análises foram realizadas em câmara do tipo Sedwick-Rafter. Para cada subamostra, contamos e identificamos todos os indivíduos a nível de espécie (>100 indivíduos) (Farjalla *et al.*, 2012), com exceção dos rotíferos Bdelloidea (que

foram morfoespeciados). Utilizamos chaves clássicas de identificação (Koste, 1978; Reid, 1985; Elmoor-Loureiro, 1997; Perbiche-Neves et al., 2015) e os espécimes foram depositados na Coleção de Zooplâncton da UFRPE, vinculada ao Laboratório de Ecologia do Plâncton (LEPLANC) da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE).

Variáveis preditoras: tamanho do habitat e variáveis limnológicas

Para as bromélias, mensuramos como variáveis do tamanho do habitat o (i) volume real (medido através de um Becker graduado com toda água contida nas axilas da planta) e o (ii) volume máximo, com o preenchimento de toda a planta com água destilada, após o tanque ser esvaziado (para a medição do volume real), até transbordar; em seguida, medimos o volume máximo em Becker graduado (aferido apenas para informação da capacidade máxima da bromélia) (Marino et al., 2011; Peterman et al., 2015). Para as poças temporárias, estimamos o tamanho do habitat através da fórmula do cilindro ($V = \pi * Raio^2 * Altura$). O raio foi calculado a partir do maior comprimento e a altura foi estimada como profundidade média baseada em 30 pontos coletados entre partes rasas e fundas da poça.

As variáveis limnológicas mensuradas para as bromélias foram o (i) pH (pHmetro NQPH-8061), (ii) temperatura (termômetro Boyu BT-02), e a salinidade (refratômetro RHS10ATC). Para as poças, medimos as mesmas variáveis, através de uma sonda multiparâmetros Horiba U-52. Todos os equipamentos foram previamente calibrados e conferidos.

Análise dos dados

Diversidade alfa e resposta da comunidade aos fatores ambientais

Utilizamos um modelo linear para testar se a diversidade α em bromélias é menor do que em poças, considerando riqueza como variável dependente, tratamento (poça ou bromélia) e mês como variáveis fixas independentes, pH, temperatura e volume como variáveis preditoras contínuas. Os dados da riqueza foram transformados em log para reduzir o efeito de altas densidades de alguns táxons (Cottenie et al., 2003). Implementamos esses modelos seguindo a proposta de Crawley (2012). Primeiro, um modelo global incorpora todas as variáveis independentes (tratamento, mês, pH, temperatura e volume). Um segundo modelo, mais simples, considera somente as variáveis significativas no modelo global. Este segundo modelo considerou somente tratamento, mês e pH e, desse modo, volume e temperatura não foram significativos. Utilizamos o pacote “stats” do software R 3.4.1 (R Development Core Team 2017).

Diversidade beta

Testamos se a diversidade beta é maior em bromélias do que em poças a partir de modelos de partição da diversidade. Utilizamos o método desenvolvido por Baselga (2010) para decompor a diversidade beta em dissimilaridade de Simpson (β_{sim} , componente de *turnover* do índice de Jaccard) e β_{sne} (componente *nestedness* do índice de Jaccard). Realizamos a partição para os dois sistemas separadamente e os dados foram previamente transformados em presença e ausência para o cálculo dos índices binários (dissimilaridade de Jaccard) e com base em abundância (para o índice de Bray-Curtis). Em seguida, utilizamos somente a matriz de *turnover* para comparar se a substituição de espécies é maior em bromélias do que entre poças. Nesta análise utilizamos o pacote “betapart” no software R 3.4.1. (Balsega et al. 2017).

Para testar se a composição de espécies difere entre os sistemas, fizemos uma análise multivariada permutacional de variância (PERMANOVA: *Permutational Multivariate Analysis of Variance*) (McArdle & Anderson, 2001). Porém, como a PERMANOVA confunde posição (uma medida de composição) e dispersão (uma medida de variação da composição entre grupos), é necessário combinar com um teste de homogeneidade de dispersão multivariada (“Betadisper”: Anderson & Walsh 2013). Para realizar essas análises utilizamos a função “adonis” e “betadisper” do pacote vegan (Oksanen et al., 2016).

RESULTADOS

Abundância e diversidade alfa de zooplâncton

Identificamos 57 espécies em poças temporárias e bromélias, das quais 43 espécies de rotíferos, 12 de cladóceros, uma de calanóide e uma de ciclopóide (Lista completa em Tabela S1, dados suplementares). Todas as espécies encontradas em bromélias foram representadas exclusivamente por rotíferos, enquanto que em poças temporárias encontramos rotíferos, cladóceros e copépodos.

Encontramos 23.919 indivíduos em bromélias (Brejinho = 2.904, Lajes 1 = 12.151, Lajes 2 = 8.864), distribuídos em 19 espécies de rotíferos (Brejinho = 11, Lajes1 = 14, Lajes2 = 14). Encontramos alta dominância de Bdelloidea em todas as áreas. Os 3 táxons mais comuns representaram ~81% da abundância total de indivíduos nas três áreas. Porém, em Brejinho a espécie mais comum foi Bdelloidea sp.1 (77,28%), seguido por Bdelloidea sp.3 (8,9%); em Lajes 1, Bdelloidea sp.3 (93,03%), *Collotheca ambigua* (2%); em Lajes 2, Bdelloidea sp.3 (72,32%) e Bdelloidea sp.1 (24%) (Tabela S1, Figura S1).

Identificamos 18.846 indivíduos em poças distribuídos em rotíferos (31 espécies), cladóceros (12) e copépodos (2). O táxon mais comum foi o rotífero *Horaella thomassoni*

(18,35% da abundância total), seguido do copépodo calanóide *Notodiaptomus iheringi* (12,43%), do cladóceros *Ephemeroporus hybridus* (9,16%) e do rotífero *Polyarthra dolichoptera* (8,9%).

A diversidade alfa em poças foi 4,5 vezes maior do que em bromélias (Fig. 4) ($F_{(1,90)} = 146.09$, $p < 0,001$). Além disso, pH foi a única variável que explicou as diferenças na riqueza entre os tratamentos ($F_{(1,90)} = 4.4812$, $p < 0,037$) (Fig. 5).

Diversidade Beta

O β_{sim} (*turnover*) foi o componente mais importante da diversidade beta nos dois tratamentos, contribuindo com 98,9% da variação em bromélias e 95,5% da variação em poças. Por outro lado, o componente *nestedness* (β_{nes}) representou <5% dessa variação nos dois tratamentos. A diversidade beta (*turnover*) foi menor em bromélias do que em poças (Fig. 6).

Além disso, existe forte diferença na composição de espécies entre bromélias e poças ($R^2 = 0.147$, $F_{(1,92)} = 15.84$, $p < 0.001$, Fig. 7). O resultado do “betadisper” indica que a diferença principal está na composição em si, e não na variação da composição dentro dos tratamentos ($F_{(1,92)} = 0.010$, $p = 0.92$). Por outro lado, o pH ($R^2 = 0.046$, $F_{(1,89)} = 5.28$, $p < 0.018$) e a temperatura ($R^2 = 0.020$, $F_{(1,89)} = 2.29$, $p < 0.034$) explicam menos do que os tratamentos, ao passo que o volume não afetou a diversidade beta ($R^2 = 0.010$, $F_{(1,89)} = 1.18$, $p < 0.191$).

DISCUSSÃO

Embora diversos estudos recentes demonstrem que a importância relativa de processos estocásticos e determinísticos na estruturação de comunidades varie com a escala (Chase, 2014), nossos resultados mostraram que os dois processos podem ocorrer na mesma escala em metacomunidades distintas de bromélias e poças. Demonstramos que a diversidade alfa é maior em poças do que em bromélias, apoiando nossa primeira hipótese. Em contraste, não encontramos evidências de que o volume tenha sido o principal responsável por esta diferença. Porém, encontramos que existe grande diferença no pH entre os sistemas e, conseqüentemente, a diversidade α aumentou com o aumento do pH (de ácido para básico). Da mesma forma, a mudança na composição das comunidades (diversidade β) diferiu principalmente entre os sistemas (bromélias e poças) em comparação com pH e temperatura. Por fim, ao contrário do esperado pela segunda hipótese, a diversidade β_{sim} (*turnover*) foi 4,5 vezes maior em poças do que em bromélias. Isto sugere que processos estocásticos são mais importantes na comparação entre poças, ao passo que processos determinísticos sejam mais comuns em bromélias.

Em bromélias a variação nas condições ácidas, por parte da decomposição da matéria orgânica pelas bactérias, estruturam comunidades diferentes a cada variação de pH reduzindo ou aumentando a riqueza (Goffredi et al., 2011). Por exemplo, Shurin et al. (2010) demonstraram que lagos mais acidificados possuíam poucas espécies, ao passo que em lagos mais básico a riqueza foi maior. No entanto, em um estudo realizado na mesma localidade (veja Capítulo 1, pág. 23) nenhum parâmetro limnológico afetou a diversidade α e β espacial e temporal nas poças. Deste modo, sugerimos que a importância de processos estocásticos e determinísticos e padrões de biodiversidade podem variar de acordo com a escala (espacial ou temporal), mas também depende das características do habitat (Van Allen et al., 2017), como demonstrado na comparação entre bromélias e poças. De fato, nossos resultados enfatizam a necessidade de estudos que incluam concomitantemente a escala espacial e temporal para uma compreensão mais ampla dos fatores que alteram a diversidade de zooplâncton.

Apesar do pH ter afetado a diversidade local de zooplâncton, a diversidade beta foi explicada principalmente pela diferença entre os sistemas (i.e., bromélias e poças) e em menor porcentagem por variáveis ambientais. Além disso, a dissimilaridade entre as comunidades de bromélias não diminuiu com a distância entre as duas áreas (distância das áreas 24,8 km). Essa dominância quase que exclusiva por parte de um único grupo, nos leva a seguinte pergunta intrigante: “Qual o segredo do sucesso de Bdelloidea em bromélias?”. Alguns estudos sugerem que microrganismos do plâncton possuem alta capacidade de dispersão (Shurin et al. 2000; Cottenie et al., 2003; Farjalla et al., 2012), prole abundante, presença de fases de dormência e ciclo de vida rápido (Cottenie & Meester, 2004; Frisch et al., 2012; Radzikowski, 2013). Além disso, rotíferos podem servir como bioindicadores da qualidade da água (e.g., habitats mais ácidos são geralmente relacionados a ambientes oligotróficos, ao passo que, alcalinos sejam relacionados a condições eutróficas) (Sladeczek 1983). Sugerimos, portanto, que o sucesso, deste grupo em particular, deva estar relacionado aos diferentes atributos de história de vida, mecanismos de reparo (que melhoram a longevidade) e alta plasticidade do grupo (veja Fontaneto & Ricci 2006; Ricci & Fontaneto 2009).

O pH e a temperatura afetam a variação na diversidade beta (componente *turnover*) entre poças e bromélias. Outros estudos também evidenciaram a maior contribuição da substituição de espécies (*turnover*) na diversidade beta de organismos aquáticos, como fitoplâncton, microcrustáceos (e.g. cladóceros), rotíferos, macroinvertebrados, peixes e macrófitas (Fontaneto & Ricci 2006; Angeler 2013, Viana et al., 2015, Langer et al., 2016; Van Allen et al., 2017). No entanto, a comparação da diversidade beta dentro de cada sistema demonstrou maior *turnover* entre poças do que entre bromélias (Figura 6). Este resultado sugere que o

processo ecológico preponderante em bromélias é determinístico, ao passo que em poças é estocástico. Outros estudos também encontraram resultados semelhantes. Por exemplo, Petermann et al. (2015), manipulando bromélias com diferentes interações (i.e., recurso, predadores e grupos funcionais) encontraram que o componente principal da mudança na diversidade beta foi o *turnover*, em que organismos de níveis tróficos superiores tem um papel mais forte de processos determinísticos, como competição. Enquanto que em níveis menores as comunidades estão mais sujeitas a processos de montagem estocástica e sua composição de espécies é menos previsível. Chase (2010), utilizando poças experimentais sugeriu que o aumento da produtividade resulta de um papel mais forte nos processos de montagem estocásticos, à medida que locais com alta produtividade geralmente tem mais espécies. Além disso, mesmo com distância menor do que 5 a 100 metros entre bromélias e poças, os dois sistemas não compartilharam nenhuma espécie de microcrustáceo, sendo esse grupo exclusivo de poças. No entanto, Jocque et al., (2013) sugerem que a riqueza de microcrustáceos encontrada em taques de bromélia, sempre foi pequena (i.e., 1 ou 2 espécies), a maior encontrada até hoje foram oito espécies em uma bromélia endêmica no México. Assim, este padrão se deve a uma limitação das características do habitat, apesar do nosso estudo ter sido conduzido em uma escala pequena, que sugeriria maior importância de processos estocásticos (Chase, 2014; Van Allen et al., 2017), nossos resultados mostraram que os dois processos podem ocorrer na mesma escala e, ainda mais importante, podem atuar em uma escala fina, mas em sistemas distintos.

Com eventos mais intensos separados por períodos de seca maiores, devido as mudanças nos padrões de precipitação (IPCC 2014). Pesquisas que visam a obtenção de conhecimentos sobre a ecologia do zooplâncton fornecerão subsídios para manejo e conservação da Biodiversidade. Uma vez que, poças temporárias e bromélias, são sistemas fundamentais assumindo papel de abrigo, local de reprodução, alimentação de algas, insetos e anfíbios (Havel & Shurin 2004; Gofreddi et al., 2011; Petterman et al., 2015). Esses estudos que integram diferentes habitats, podem ampliar ideias, como por exemplo, a mudança da identidade das espécies, por não nativas, homogeneização biótica, extinção de espécies chaves, e mudanças climáticas que podem remover (estocásticos) ou adicionar filtros ambientais (determinístico).

REFERÊNCIAS

- Anderson, M.J. & D.C.I., Walsh, 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs* 83: 557-574.
- Angeler, D.G., 2013. Revealing a conservation challenge through partitioned long-term beta diversity: increasing turnover and decreasing nestedness of boreal lake metacommunities. *Diversity and Distributions* 19: 772-781.
- Busse, A., Antiqueira, P.A.P., Neutzling, A.S., Wolf, A.M., Romero, G.Q. & J.S. Petermann, 2018. Different in the dark: The effect of habitat characteristics on community composition and beta diversity in bromeliad microfauna. *PLoS ONE* 13(2): e0191426.
- Balsega, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J. & F. Leprieur, 2017. Betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R Package, version 1.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134–143.
- Chase, J.M. & M.A. Leibold, 2002. Spatial scale dictates the productivity biodiversity relationship. *Nature* 416: 427–430.
- Chase, J.M., 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 104: 17430 - 17434
- Chase, J.M., 2010. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science* 328: 1388-1399.
- Chase, J.M., 2014. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory Debate. *Journal of Vegetation Science* 25: 319-322.
- Cohen, G.M. & J.B. Shurin, 2003. Scale-dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zooplankton. *Oikos* 103: 603-617.
- Cottenie & Meester, 2004
- Cottenie, K., et al., 2003. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology* 84: 991–1000.
- Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais (CPRM). (2012) Recursos hídricos subterrâneos. Brasília
- Crawley, M.J. (2012). *The R Book*, 2nd Edition. Wiley, 877p.
- Elmoor-Loureiro, Mal., 1997. Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Brasília: Ed. Universa. 155p. Farjalla, V.F., Srivastava, D.S., Marino, N.A., Azevedo,

- F.D., Dib, V., Lopes, P.M. & F.A. Esteves, 2012. Ecological determinism increases with organism size. *Ecology* 93: 1752–1759.
- Fontaneto, D. & C. Ricci, 2006. Spatial gradients in species diversity of microscopic animals: the case of bdelloid rotifers at high altitude. *Journal of Biogeography* 33: 1305-1313.
- Forster, J., Hirst, A. G. & D. Atkinson, 2012. Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 109: 19310-19314.
- Frisch, D., Cottenie, K., Badosa A. & A. Green, 2012. Strong spatial influence on colonization rates in a pioneer zooplankton metacommunity. *PLoS One* 7: e40205.
- Gofreddi, S.K., Kantor, A.H. & W.T. Woodside, 2011. Aquatic microbial habitats within a Neotropical Rainforest: bromeliads and ph-associated trends in bacterial diversity and composition. *Microbial Ecology* 61: 529-542.
- Gomes, P. & M. Alves, 2010. Floristic diversity of two crystalline rocky outcrops in the Brazilian northeast semi-arid region. *Revista Brasileira de Botânica* 33: 661-676.
- Gonçalves-Souza, T., Romero, G.Q. & K. Cottenie, 2014. Metacommunity versus biogeography: a case study of two groups of neotropical vegetation-dwelling arthropods. *PLoS One* 9: e115137.
- Havel, J.E. & J.B. Shurin, 2004. Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography* 49: 1229-1238.
- Hillebrand, H. *et al.* (2017) Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology* 55: 169-184.
- Jocque, M., Fiers, F., Romero, M. & Martens, K., 2013. Crustacea in phytotelmata: a global overview. *Journal of Crustacean Biology* 33: 451 – 460.
- Koste, W., 1978. Rotatoria die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voight. Monogononta. Berlin, Gebrüder Borntraeger. vol I (673 p.) e II (474 p.)
- Langer, T.A., Murry, B.A., Pangle, K.L. & D.G. Uzarski, 2016. Species turnover drives β diversity patterns across multiple spatial and temporal scales in Great Lake Coastal Wetland Communities. *Hydrobiologia* 777: 55–66.
- Leibold, M.A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Marino, N.A.C., et al., 2011. Habitat size determine algae biomass in tank-bromeliads. *Hydrobiologia* 678: 191-199.

- Marino, N.A.C., Srivastava, D.S. & V.F. Farjalla, 2012. Aquatic macroinvertebrate community composition in tank-bromeliads is determined by bromeliad species and its constrained characteristics. *Insect Conservation and Diversity* 6: 372-380.
- McArdle, B. H. & M.J. Anderson, 2001. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82: 290–297.
- Oksanen, J., *et al.* (2016). *vegan: Community Ecology package*. Version 2.4-3.
- Perbiche-Neves, G., Boxshall, A., G., Previattelli, D., Nogueira, G., M. & C.E. da Rocha, 2015. Identification guide to some Diaptomid species (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) of “de la Plata” River Basin (South America). *Zookeys* 497: 1-111.
- Petermann, J. S. et al., 2015. Dominant predators mediate the impact of habitat size on trophic structure in bromeliad invertebrate communities. *Ecology* 96: 428–439.
- R Development Core Team, 2017. R: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Radzikowski, J., 2013. Resistance of dormant stages of planktonic invertebrates to adverse environmental condition. *Journal of Plankton Research* 35: 707–723.
- Reid, J.W., 1985. Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia* 9: 17-143.
- Ricci, C. & D. Fontaneto, 2009. The importance of being a bdelloid: ecological and evolutionary consequences of dormancy. *Italian Journal of Zoology* 76: 240-249.
- Richardson, B.A., Rogers, C., & M.J. Richardson, 2000. Nutrients, diversity, and community structure of two phytotelma systems in a lower montane forest, Puerto Rico. *Ecological Entomology* 25: 348-356.
- Romero, G.Q. & D.S. Srivastava, 2010. Food-web composition affects cross-ecosystem interactions and subsidies. *Journal of Animal Ecology* 79: 1122-1131.
- Serrano, L. & K. Fahd, 2005. Zooplankton communities across a hydroperiod gradient of temporary ponds in the Doñana National Park (SW Spain). *Wetlands* 25: 101-111.
- Shurin, J. B., et al., 2010. Environmental stability and lake zooplankton diversity – contrasting effects of chemical and thermal variability. *Ecology Letters* 13: 453-463.
- Srivastava, D. S. et al., 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology & Evolution* 19: 379-384.
- Srivastava, D.S., 2005. Do local processes scale to global patterns? The role of drought and the species pool in determining treehole insect diversity. *Oecologia* 145: 204-214.

- Stegen, J.C., et al., 2012. Stochastic and deterministic drivers of spatial and temporal turnover in breeding bird communities. *Global Ecology and Biogeography* 22: 202-212.
- Stewart, R.I.A., et al., 2013. Mesocosm experiments as a tool for ecological climate-change research. *Advances in Ecology Research*, 48, 71-181.
- Van Allen, G.B., Rasmussen, L.N., Dibble, J.C., Clay, A.P. & W.H. Volker, 2017. Top predators determine how biodiversity is partitioned across time and space. *Ecology Letters* 20: 1004-1013.
- Vanschoenwinkel, B., et al., 2009. Community structure in temporary freshwater pools: disentangling the effects of habitat size and hydroregime. *Freshwater Biology* 54: 1487-1500.
- Vellend, M. et al., 2014. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos* 123: 1420-1430.
- Viana, D. S., et al., 2015. Assembly mechanisms determining high species turnover in aquatic communities over regional and continental scales. *Ecography* 39: 281–288.
- Vladimir Sladeczek 1983. Rotifers a indicators of water quality. *Hydrobiologia* 100: 169 - 201
- Vogt, R. J., Peres-Neto P. R. & B.E. Beisner, 2013. Using functional traits to investigate the determinants of crustacean. *Oikos* 122: 1700–1709.
- Wojciechowski, J., Heino, J., Bini, M. L., & A.A. Padial, 2017. Temporal variation in phytoplankton beta diversity patterns and metacommunity structures across subtropical reservoirs. *Freshwater Biology* 62: 751–766.

LEGENDA DAS FIGURAS

FIGURA 1. Relação esperada da hipótese sobre tamanho de habitat e estabilidade ambiental em bromélias e poças temporárias. Espera – se que a diversidade alfa seja menor em bromélias do que em poças, uma vez que possuem menor tamanho de habitat e maior propensão à seca.

FIGURA 2. Representação espacial das áreas de estudo em Sítio Lajes e Brejinho, poças temporárias e bromélias em Triunfo, Pernambuco, Brasil (Fonte: Ferreira, 2018).

FIGURA 3. Delineamento amostral representando duas manchas de bromélias em área aberta (Lajes1 = próximo de poças e Lajes2 = distante das poças) e uma mancha em área totalmente coberta por floresta (Brejinho). Em cada mancha marcamos 50 bromélias e sorteamos 10 para amostragem (Lajes1 = 10, Lajes2 = 10 e Brejinho = 10). Repetimos o mesmo procedimento amostral nos três períodos, i.e., pós-chuva, seco e chuvoso ($n = 10 \times 3 \times 3$)

FIGURA 4. Comparação da diversidade alfa (riqueza média) entre bromélias e poças nos três meses de coleta (julho/2016, novembro/2016 e março/2017). As barras representam o Intervalo de Confiança 95%.

FIGURA 5. Relação entre o pH de bromélias e poças. Bolas marrom representam as réplicas de bromélias e quadrados azuis representam as réplicas de poças.

FIGURA 6. Comparação da diversidade beta (componente *turnover*) entre bromélias e poças. O gráfico da esquerda representa a partição da diversidade considerando abundância (índice de Bray-Curtis), enquanto o segundo gráfico representa a partição considerando a matriz de presença/ausência (índice de Jaccard). Os pontos representam o valor médio da diversidade e as barras o Intervalo de Confiança 95%.

FIGURA 7. Comparação da diversidade beta entre bromélias (marrom) e poças (azul). Triângulos marrom representam as réplicas de bromélia em Lajes 1, quadrados representam as réplicas de em Lajes 2 e bolas representam as réplicas em Brejinho. Triângulos azuis representam as réplicas de poças em Lajes 1.

FIGURAS

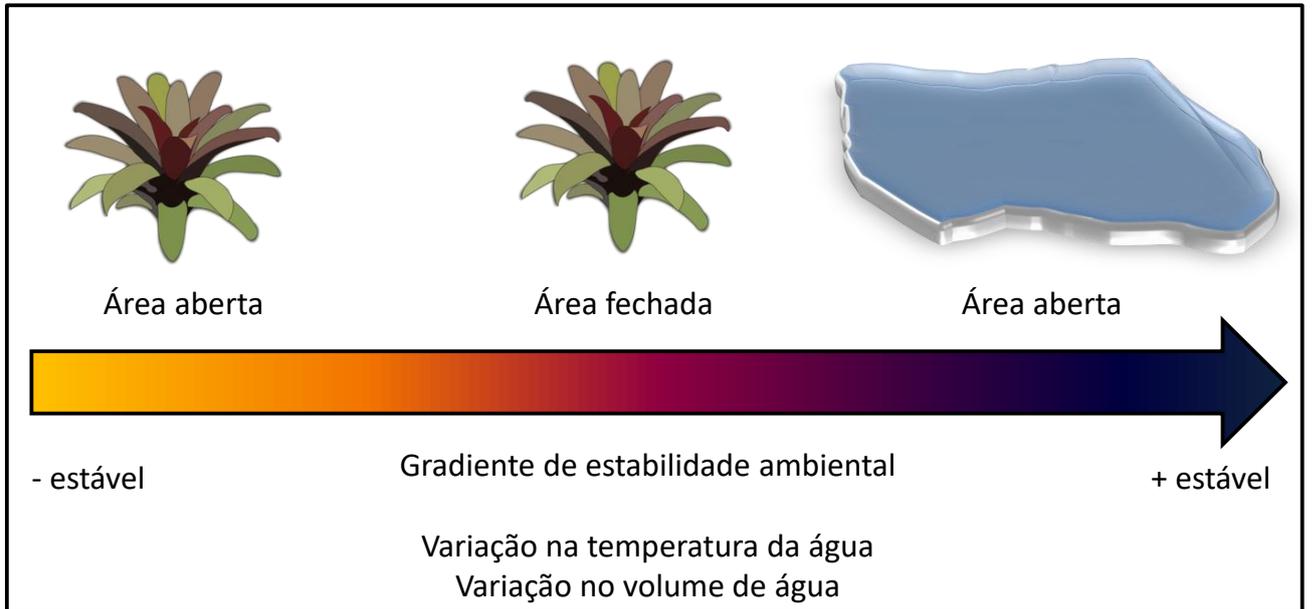


FIGURA 1.

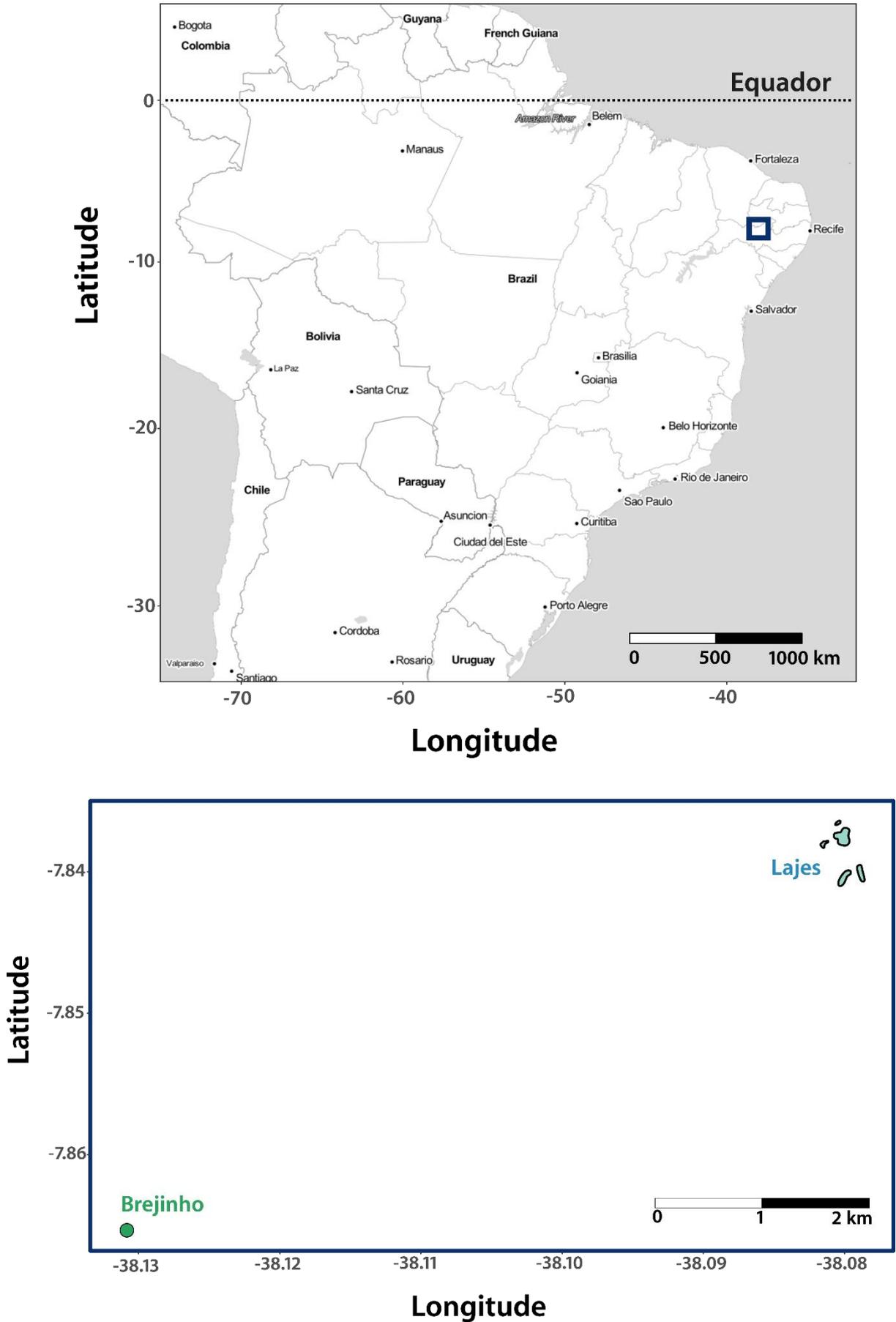


FIGURA 2.

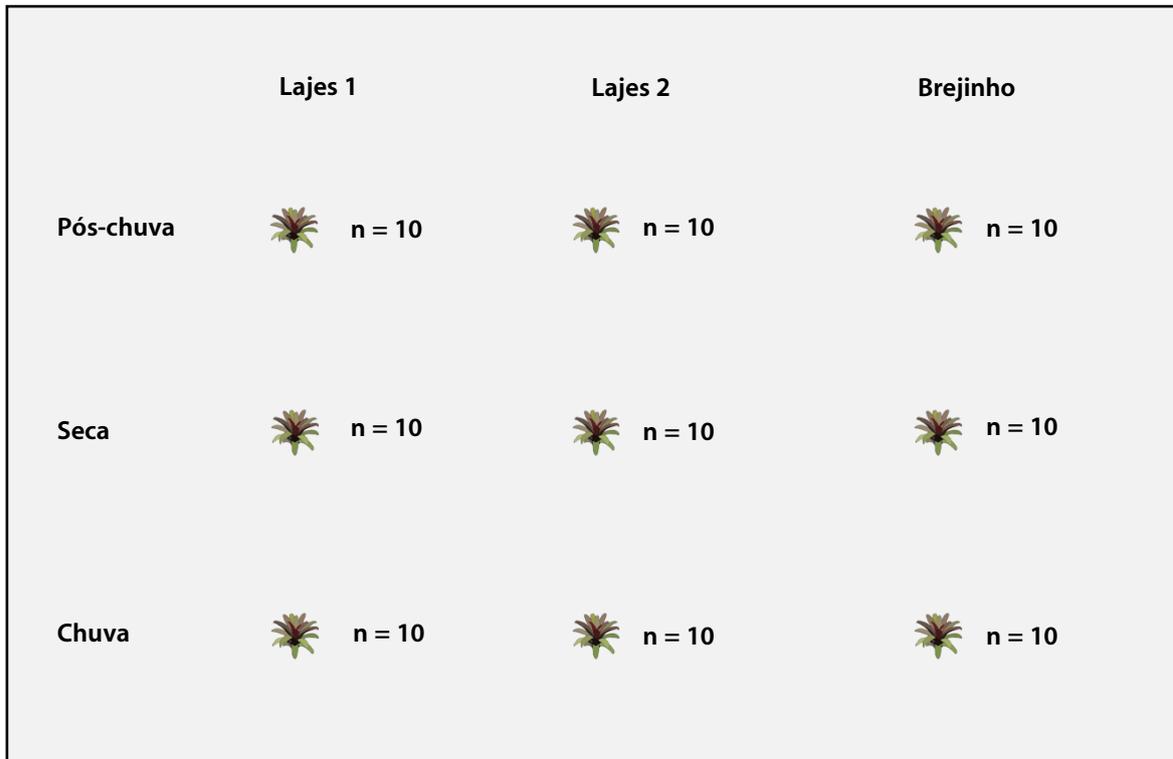


FIGURA 3.

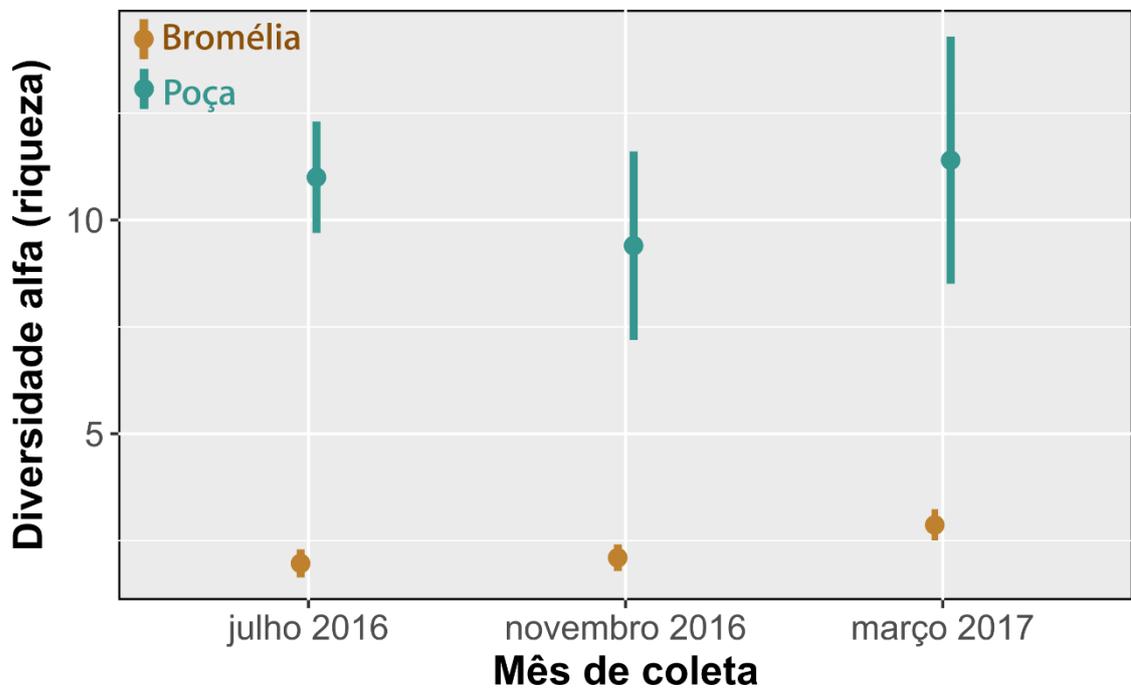


FIGURA 4.

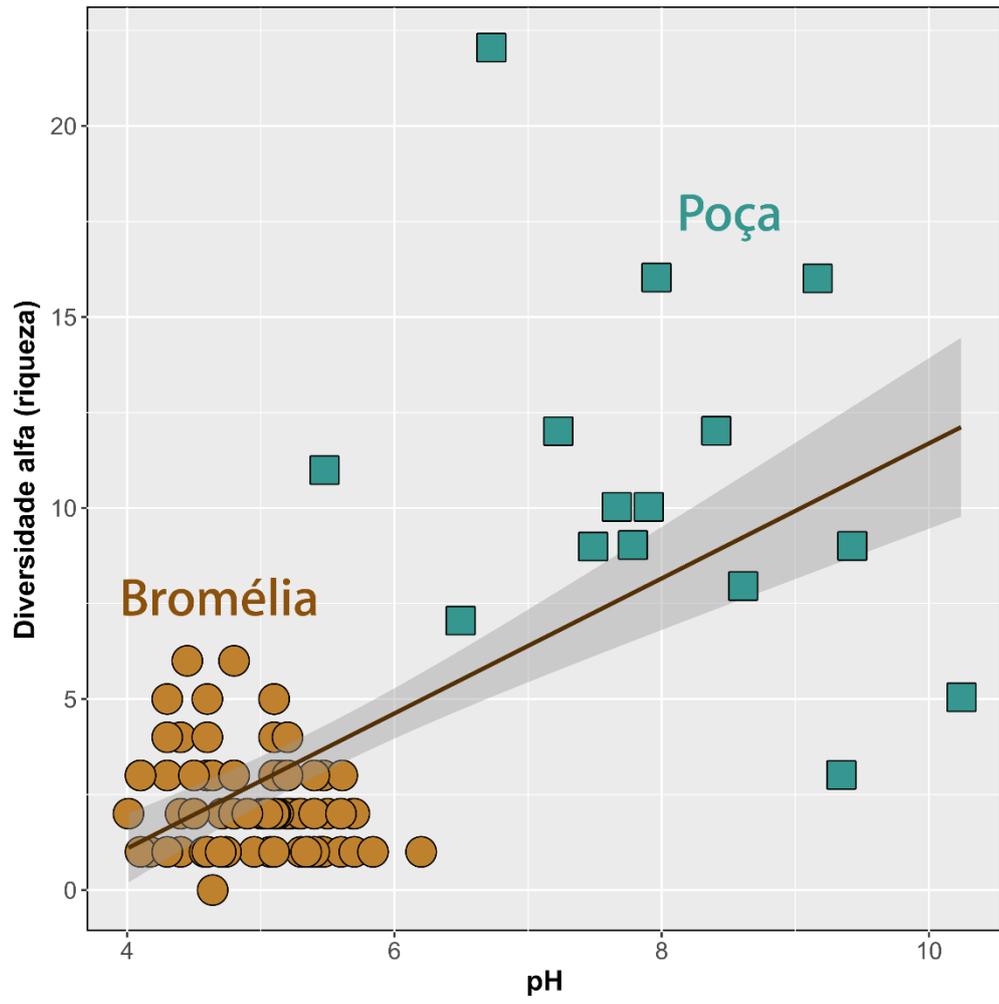
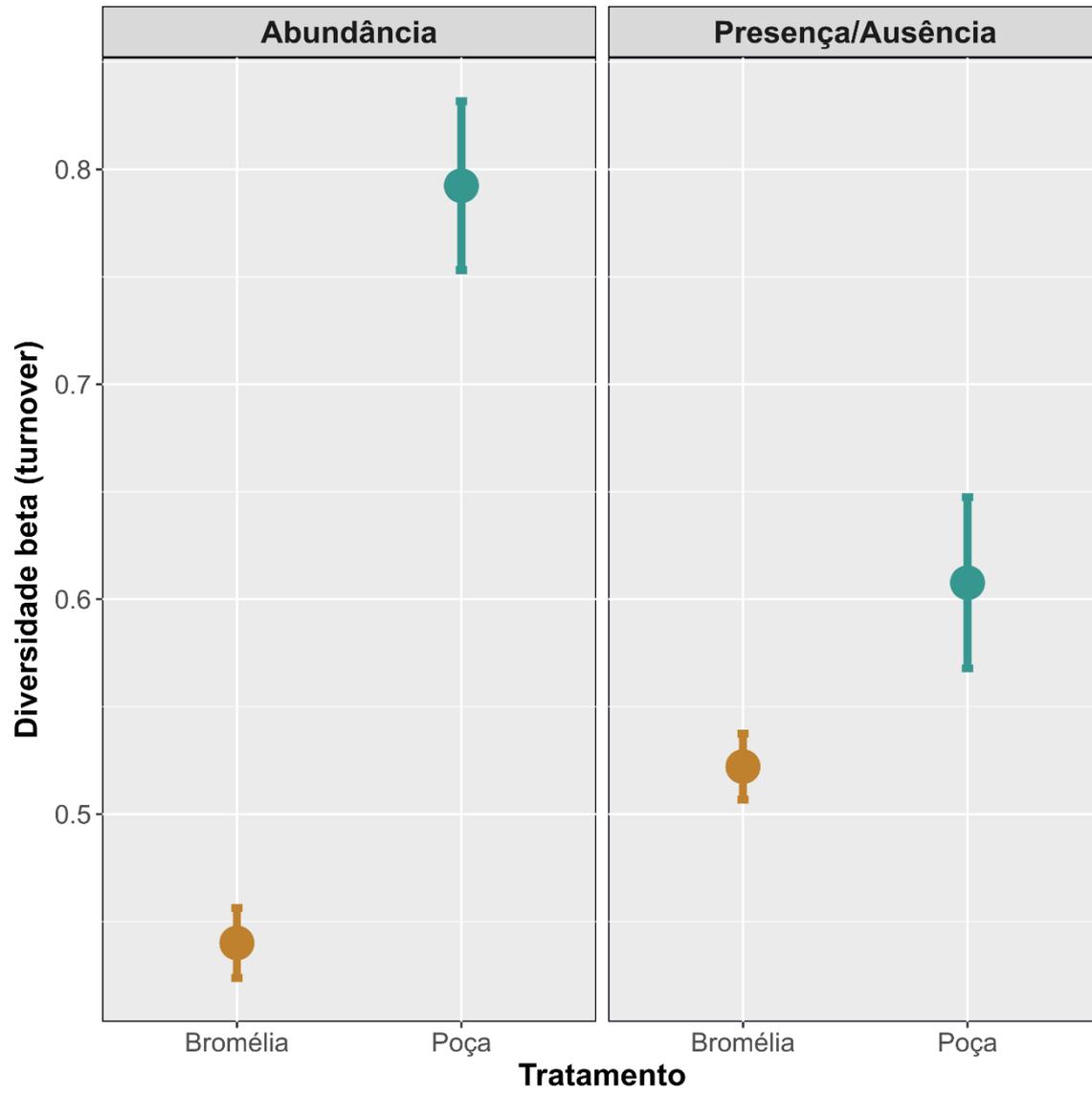


FIGURA 5.

**FIGURA 6.**

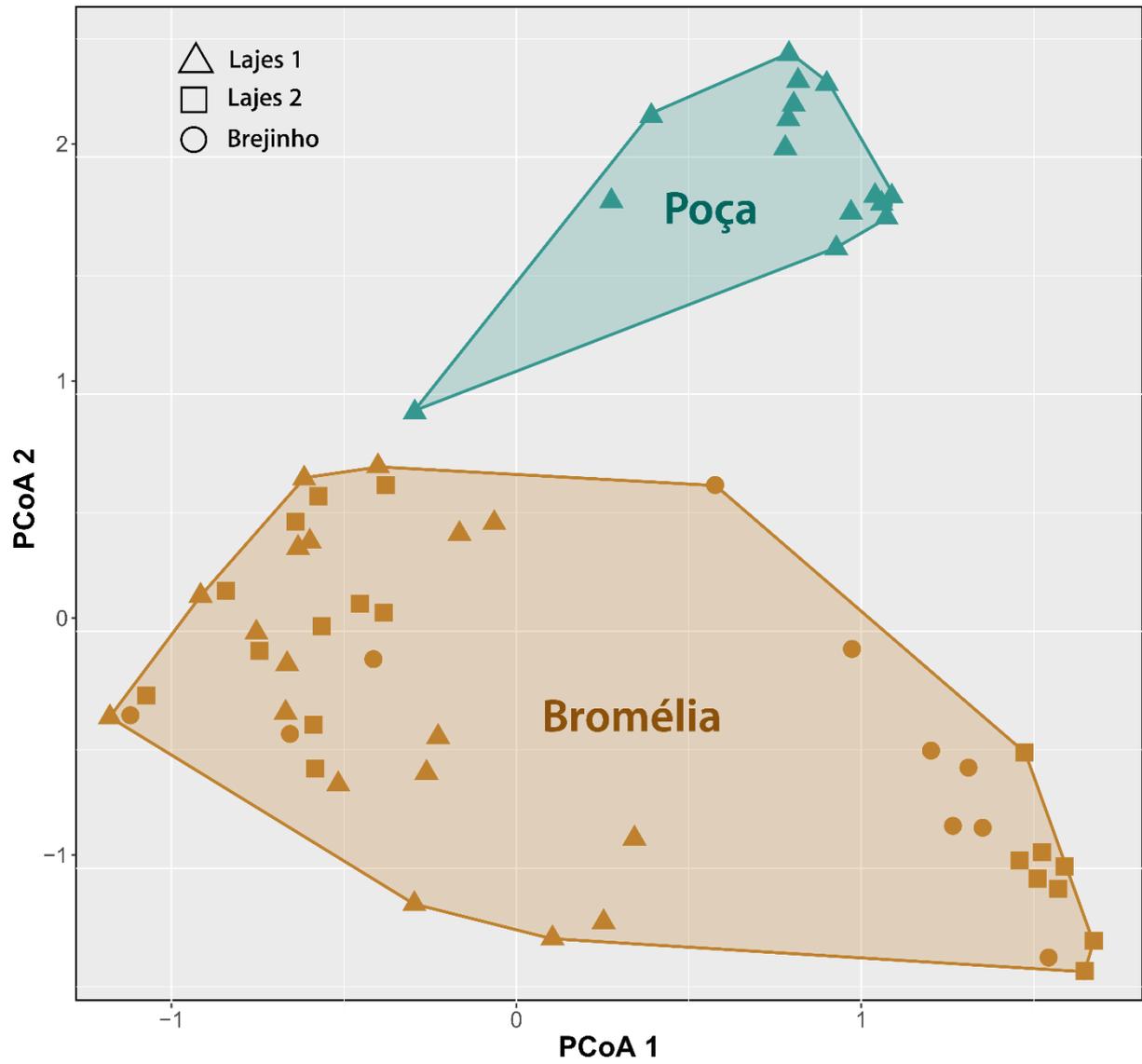


FIGURA 7.

DADOS SUPLEMENTARES

Processos estocásticos e determinísticos podem atuar na mesma escala: um estudo de caso de zooplâncton em águas temporárias

Natália Ferreira^{1*}, Paula Munhoz De Omena², Mauro Melo-Júnior¹

FIGURAS E TABELAS

Tabela SI. Lista de ocorrência das espécies do zooplâncton encontradas em bromélias e poças, nas duas áreas, Sítio Lajes e Brejinho nos três períodos de coleta (julho e novembro/2016 e março/2017). Espécies encontradas em poças foram representadas pela letra **P**, enquanto espécies encontradas em bromélias foram representadas pela letra **B**. Espécies que ocorrem nos dois sistemas estão representadas pelas letras **P/B**.

Cladocera		<i>Epiphanes macrourus</i> (Barrois & Daday, 1894) P
Chydoridae		Euchlanidae
<i>Ephemeroporus hybridus</i> (Daday, 1905) P		<i>Euchlanis dilatata</i> (Ehrenberg, 1832) P
<i>Anthalona verrucosa</i> (Sars, 1901) P		Filiniidae
<i>Leberis davidi</i> (Richard, 1895) P		<i>Filinia terminalis</i> (Plate, 1886) P
<i>Chydorus pubescens</i> (Sars, 1901) P		Lecanidae
<i>Ovalona glabra</i> (Sars, 1901) P		<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851) P/B
<i>Coronatella poppei</i> (Richard, 1897) P		<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859) B
<i>Leydigia</i> cf. <i>propinqua</i> P		<i>Lecane decipiens</i> (Murray, 1913) B
Moinidae		<i>Lecane furcata</i> (Murray, 1913) P/B
<i>Moina minuta</i> (Hansen, 1899) P		<i>Lecane opias</i> (Harring & Myers, 1926) B
Macrothricidae		<i>Lecane pyriformis</i> (Daday, 1905) P
<i>Macrothrix elegans</i> (Sars, 1901) P		Lepadellidae
<i>Macrothrix spinosa</i> (King, 1853) P		<i>Lepadella apsidea</i> (Harring, 1916) P
Daphniidae		<i>Lepadella donneri</i> (Koste, 1972) B
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> (Sars, 1885) P		<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Muller, 1896) P/B
Ilyocryptidae		<i>Lepadella patella</i> (Muller, 1786) P
<i>Ilyocryptus spinifer</i> (Herrick, 1882) P		<i>Colurella obtusa obtusa</i> (Gosse, 1886) P
Copepoda		Mytilinidae
Diaptomidae		<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1832) P
<i>Notodiaptomus iheringi</i> (S., Wright, 1935) P		Synchaetidae
Cyclopidae		<i>Polyarthra dolichoptera</i> (Idelson, 1925) P
<i>Microcyclops anceps</i> (Richard, 1897) P		<i>Polyarthra vulgaris</i> (Carlin, 1943) P
Rotifera		Trichocercidae
Asplanchnidae		<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse, 1886) P
		<i>Trichocerca insulana</i> (Hauer, 1937) B
		<i>Trichocerca pusilla</i> (Jennings, 1903) P

<i>Asplanchna sieboldi</i> (Leydig, 1854)	P	<i>Trichocerca vernalis</i> (Hauer, 1936)	P
Brachionidae		<i>Tricocherca</i> sp.	P/B
<i>Brachionus angularis</i> (Gosse, 1851)	P	Bdelloidea	
<i>Brachionus calyciflorus</i> (Pallas, 1766)	P	Bdelloidea1	P/B
<i>Brachionus dimidiatus</i> (Bryce, 1931)	P	Bdelloidea2	P
<i>Brachionus falcatus</i> (Zacharias, 1898)	P	Bdelloidea3	P/B
<i>Brachionus havanensis</i> (Rousselet, 1911)	B	Bdelloidea4	B
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	P	Bdelloidea5	B
Notommatidae		Habrotrochidae	
<i>Cephalodella</i> sp.	B	<i>Habrothroca</i> sp.	B
<i>Eosphora</i> cf. <i>anthadis</i> (Harring & Myers, 1922)	P	Flosculariidae	
Testudinellidae		<i>Ptygura</i> sp.	P
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	P		
Collothecidae			
<i>Collotheca ambigua</i> (Hudson, 1883)	B		
Hexarthridae			
<i>Hexarthra fennica</i> (Levander, 1892)	P		
Trochosphaeridae			
<i>Horaella thomassoni</i> (Koste, 1973)	P		
Philodinidae			
<i>Macrotrachela</i> cf. <i>multispinosa</i> (Thompson, 1892)	B		

6. Anexos

Caracterização fotográfica do local de estudo, poças temporárias e bromélias em afloramento rochoso no Sítio Lajes e Brejinho, Triunfo/PE. Fonte: Ferreira, N. S. (2018).



Figura S1: Sítio Lajes - Poça 1 (período seco) novembro/2016



Figura S2: Sítio Lajes - Poça 1 (período chuvoso) março/2017



Figura S3: Sítio Lajes - Poça 2 (período seco) novembro/2016



Figura S4: Sítio Lajes - Poça 2 (período chuvoso) março/2017



Figura S5: Sítio Lajes - Poça 3 (período seco) novembro/2016



Figura S6: Sítio Lajes - Poça 3 (período chuvoso) março/2017



Figura S7: Sítio Lajes - Poça 4 (período seco) novembro/2016



Figura S8: Sítio Lajes - Poça 4 (período seco) março/2017



Figura S9: Sítio Lajes - Poça 5 (período seco) novembro/2016



Figura S10: Sítio Lajes - Poça 5 (período chuvoso) março/2017



Figura S11: Brejinho – Mancha de bromélia no período seco (área fechada). Março/2016



Figura S12: Brejinho – Bromélia no período seco (todas as plantas estavam sem água nas axilas) março/2016



Figura S13: Brejinho – Bromélias no período chuvoso. Novembro/2017



Figura S14: Brejinho – Bromélia no período chuvoso. Novembro/2017



Figura S15: Lajes 1 – Mancha de bromélia próxima das poças (área aberta). Novembro/2017



Figura S16: Lajes 2 – Mancha de bromélia distante das poças (área aberta). Novembro/2017

Declaração sobre plágio

Eu, Natália Ferreira dos Santos, autor(a) da dissertação intitulada “Comparando a estrutura de comunidades de invertebrados planctônicos em bromélias e poças temporárias em diferentes regimes de precipitação no semiárido”, vinculado ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Unidade Acadêmica de Serra Talhada da Universidade Federal Rural de Pernambuco, declaro que:

- O trabalho de pesquisa apresentada nesta dissertação, exceto onde especificado, representa uma pesquisa original desenvolvida por mim;
- Esta dissertação não contém material escrito ou dados de terceiros, de qualquer fonte bibliográfica, a menos que devidamente citada e referenciada no item “Referências Bibliográficas”.

Serra Talhada, 27 de fevereiro de 2018

Natália Ferreira dos Santos

(assinatura)