



Universidade Estadual de Goiás
Unidade Universitária de Ciências Exatas e Tecnológicas
Programa de Pós-Graduação *Strictu Sensu* em Recursos Naturais do Cerrado

KARINE BORGES MACHADO

**DIVERSIDADE E COMPOSIÇÃO FUNCIONAL DE COMUNIDADES
FITOPLANCTÔNICAS: DETERMINANTES AMBIENTAIS E INCERTEZAS NOS
ÍNDICES**

Anápolis

2015

KARINE BORGES MACHADO

**DIVERSIDADE E COMPOSIÇÃO FUNCIONAL DE COMUNIDADES
FITOPLANCTÔNICAS: DETERMINANTES AMBIENTAIS E INCERTEZAS NOS
ÍNDICES**

Dissertação apresentada ao programa de Pós - Graduação
Stricto Sensu em Recursos Naturais do Cerrado da
Universidade Estadual de Goiás para a obtenção do título de
Mestre em Recursos Naturais do Cerrado.

Orientador: Prof. Dr. João Carlos Nabout.

Anápolis

2015

Machado, Karine Borges.

Diversidade e composição funcional de comunidades fitoplanctônicas: determinantes ambientais e incertezas nos índices/ Karine Borges Machado. - 2015.

80 f. il.

Orientador: Prof. Dr. João Carlos Nabout.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual de Goiás. Unidade Universitária de Ciências Exatas e Tecnológicas. Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais do Cerrado, 2015.

Bibliografia.

1. Traços funcionais. 2. Diversidade Funcional. 3. Fitoplâncton. 4. Variáveis limnológicas. 5. Uso do solo. 6. Cerrado. I. Título.

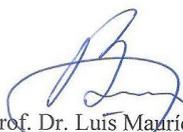
KARINE BORGES MACHADO

DIVERSIDADE E COMPOSIÇÃO FUNCIONAL DE COMUNIDADES
FITOPLANCTÔNICAS: DETERMINANTES AMBIENTAIS E
INCERTEZAS NOS ÍNDICES

Dissertação defendida no Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos
Naturais do Cerrado da Universidade Estadual de Goiás,
para a obtenção do grau de Mestre, aprovada em 09 de fevereiro de 2015, pela
Banca Examinadora constituída pelos seguintes professores:



Prof. Dr. João Carlos Nabout
Presidente da Banca
Universidade Estadual de Goiás



Prof. Dr. Luis Mauricio Bini
Membro externo
Universidade Federal de Goiás



Prof. Dr. Fabrício Barreto Teresa
Membro interno
Universidade Estadual de Goiás

Agradecimentos

Acredito que todos os objetivos que alcançamos na vida nunca são conquistados de forma solitária, muitas são as pessoas que de modo direto ou indireto contribuem para a concretização dos nossos sonhos. Por essa razão, gostaria de agradecer a todos aqueles que com sua ajuda, tornaram possível a construção deste trabalho.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida durante os 24 meses de mestrado. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Goiás (FAPEG) pelo apoio financeiro ao desenvolvimento deste projeto (processo 563834/2010-2). A Universidade Estadual de Goiás e ao Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais do Cerrado pela estrutura e apoio técnico durante todo o mestrado.

Ao professor João Nabout pela orientação, apoio e paciência. Obrigada por estar presente em todas as fases de desenvolvimento deste trabalho, sempre disposto a ajudar e a esclarecer dúvidas. Pelas oportunidades de participação em projetos e artigos que contribuíram para o meu crescimento acadêmico e profissional. Agradeço ainda pelo incentivo e confiança desde o período de iniciação científica até o mestrado; e antecipadamente já agradeço pela paciência durante o doutorado. Certamente muito daquilo que ensinarei um dia aos meus alunos aprendi com você. Obrigada!

Aos meus pais Sidinei e Claudia por todo o apoio e incentivo desde os primeiros anos de estudo. Por sempre acreditarem que vai dar certo e por se mostrarem tão orgulhosos a cada pequena conquista minha. Agradeço por sempre estarem ao meu lado e por muitas vezes terem sacrificados seus sonhos para que os meus pudessem ser realizados. A minha irmã Kátia, pelo companheirismo e disposição em ajudar e escutar nos momentos de dificuldade.

Ao professor Fabrício Barreto Teresa, pelo auxílio na organização da planilha de traços funcionais e cálculo dos índices de diversidade funcional. Agradeço pela paciência e por sempre estar disposto a ajudar e esclarecer dúvidas.

A Maria Teresa, Suzana e ao pessoal do LAPIG-UFG pelos dados de uso do solo. Ao professor Patrick Aquino pelo curso de geoprocessamento que permitiu a aprendizagem de muitas técnicas e ainda a reprodução e interpretação das análises de uso do solo. Ao professor Ludgero Vieira e a sua aluna Juliana Santana pela identificação do zooplâncton.

Ao Pedro, pela amizade, apoio e paciência ao longo destes seis anos de convivência. Agradeço por estar sempre disposto a discutir e revisar meus trabalhos, pelas parcerias nos projetos em disciplinas do mestrado, pela companhia em apresentações de congressos, pela

ajuda com os mapas e ainda pelas inúmeras conversas “otimistas” sobre as “incertezas do futuro profissional” que me fizeram rir e esquecer um pouquinho a rotina do trabalho.

Aos meus amigos Rogério, Pedro e Letícia, companheiros desde a graduação. Agradeço pelo incentivo, amizade, paciência e companhia ao longo destes seis anos. Nunca vou me esquecer de vocês!!!

Aos amigos do Laboratório de Biogeografia e Ecologia Aquática (Bioecol), em especial Letícia, Pedro, Thaís, Barbbara, Dianne, Hasley, Marcos, Meirielle, Hugo e Carol. Obrigada pelas dicas, ensinamentos, momentos de descontração e risadas que me deram a oportunidade de passar em sua companhia.

A turma de mestrado em Recursos Naturais do Cerrado 2013-1. Agradeço pelas experiências e aprendizado que tivemos a oportunidade de vivenciar em conjunto.

A todos os professores do Programa de Pós Graduação *Strictu Sensu* em Recursos Naturais do Cerrado, em especial Héliida, João, Fabrício, Priscilla, Luciane e Samantha, com os quais tive a oportunidade de cursar alguma disciplina. Agradeço por todo o aprendizado que me proporcionaram.

A Nina, por sempre estar disposta a ajudar, pelo bom humor com que lida com as questões burocráticas, pela paciência e atenção que dedica a todos os alunos.

Ao meu noivo Leonardo, pelo apoio e incentivo em tudo aquilo que me proponho a fazer. Obrigada pela compreensão e paciência nos momentos em que me ausentei e por estar sempre ao meu lado.

A Deus, por permitir a concretização de mais este sonho, por guiar meus passos e me conduzir nos momentos de dificuldade, pelas inúmeras oportunidades e pessoas que colocou em meu caminho para que eu pudesse chegar até aqui. Obrigada por TUDO!!!

Sumário

Resumo	07
Abstract	08
Lista de Figuras	09
Lista de Tabelas	10
Lista de Abreviaturas	14
Lista de Símbolos	16
Introdução Geral	17
Referências	20
Objetivos	24
Artigo 1 – Variáveis ambientais locais e de paisagem como determinantes para a composição funcional em comunidades fitoplanctônicas	25
Resumo	25
Abstract	26
Introdução	26
Métodos	28
<i>Área de estudo</i>	29
<i>Coleta e análise das amostras</i>	30
<i>Traços funcionais do fitoplâncton</i>	30
<i>Variáveis locais</i>	32
<i>Variáveis de paisagem</i>	32
<i>Análise de dados</i>	33
Resultados	34
Discussão	38
Considerações Finais	41
Agradecimentos	41
Referências	41
Material Suplementar	48
Artigo 2 – Medindo e mapeando as incertezas dos índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas	55
Resumo	55
Abstract	55
Introdução	56
Métodos	58
<i>Conjunto de dados (espécies e características ambientais)</i>	58
<i>Índices de diversidade funcional e métodos de ligação</i>	61
<i>Avaliando e mapeando a variação entre índices e métodos de ligação</i>	61
Resultados	64
Discussão	68
Considerações Finais	71
Agradecimentos	72
Referências	72
Material Suplementar	77
Considerações Finais	80

Resumo

A diversidade funcional e a composição funcional podem ser utilizadas como uma boa estratégia para prever a dinâmica dos ecossistemas assim como os fatores que afetam a sua estabilidade. Variáveis ambientais em escala local e de paisagem são responsáveis por diferentes processos estruturantes dentro das comunidades, incluindo a composição de traços funcionais. Além disso, estes também podem influenciar os valores de diversidade funcional. Atualmente existem inúmeros índices funcionais disponíveis na literatura, sendo que estes são distintos quanto à metodologia utilizada em seu cálculo. Nesse sentido, este trabalho teve como objetivo analisar a influência de variáveis ambientais em escala local e de paisagem sobre a composição funcional do fitoplâncton e ainda investigar as incertezas quanto à utilização dos índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas e de seus métodos de ligação ao longo de pontos amostrais distribuídos em um gradiente ambiental. Foram amostradas 29 lagoas de inundação no médio Araguaia e rios tributários. Essas comunidades foram caracterizadas funcionalmente por meio da mensuração de 10 traços funcionais divididos em três categorias (i.e. morfológicos, fisiológicos e comportamentais). Em seguida, esses foram utilizados para calcular quatro índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas (RGF – Riqueza de Grupos Funcionais; FD – Diversidade Funcional, MPD – Distância Média entre Pares de Espécies e MNTD – Distância Média do Táxon mais Próximo) através de sete métodos de ligação distintos. Constatou-se que as variáveis ambientais em escala local são as principais determinantes para os traços fisiológicos e comportamentais, sendo que as variáveis de paisagem não têm influência significativa para a composição funcional do fitoplâncton. Por outro lado, os índices de diversidade funcional mostraram-se distintos entre si, tanto para os valores obtidos dentro de uma mesma comunidade como pelas variáveis ambientais pelos quais são preditos. Além disso, não existem diferenças significativas entre os métodos de ligação e constatou-se a ausência de um padrão de variação ao longo das unidades amostrais. Estes resultados indicam que as características físicas, químicas e biológicas dos habitats atuam para determinar quais traços funcionais devem ocorrer. Nesse sentido, alterações (principalmente antrópicas) sobre as características locais das lagoas devem ser evitadas, uma vez que isto pode afetar a composição de traços funcionais. Por outro lado, uma melhor atenção deve ser dedicada à escolha do índice.

Palavras-chave: dendrograma funcional, fitoplâncton, traços funcionais, rio Araguaia.

Abstract

The functional diversity and functional composition can be used as a good strategy to predict the ecosystems dynamics as well as the factors affecting its stability. Environmental variables on the local scale and landscape are responsible for different structuring processes within communities, including the functional traits composition. In addition, these can also influence the functional diversity values. Currently, there are numerous functional indices available in the literature, and these are distinct as the methodology used in its calculation. Thus, we analyzed the influence of environmental variables at the local scale and landscape on the functional composition of phytoplankton and also investigate the uncertainties on the use of functional diversity indices based on dendrograms and their linkage methods over of sampling points distributed in an environmental gradient. We sampled 29 floodplain lakes in the middle Araguaia river and tributaries. These communities were characterized functionally by measuring 10 functional traits divided into three categories (i.e. morphological, physiological and behavioral). Then, these were used to calculate four functional diversity indices based on dendrograms (RGF - Richness Functional Groups; FD - Functional Diversity, MPD - Average Distance between Pairs of Species and MNTD - Average Distance from the Nearest Taxon) through seven different linkage methods. We found that the environmental variables at the local scale are the main determinants for the physiological and behavioral traits, and the landscape variables have no significant influence to the phytoplankton functional composition. On the other hand, the functional diversity indices proved to be different from each other, both the values obtained within the same community as well as by the environmental factors which are predicted. In addition, no exist significant differences between the linkage methods found and out the absence of a variation pattern along the sampling units. These results indicate that the physical, chemical and biological characteristics the habitats act to determine functional traits should occur. Accordingly, changes (especially anthropogenic) on local characteristics of the floodplain lakes must be avoided since this can affect the functional composition. Moreover, that better attention should be dedicated to the choice of the indices.

Keywords: functional dendrogram, phytoplankton, functional traits, Araguaia river.

Lista de figuras

Artigo 1 – Variáveis ambientais locais e de paisagem como determinantes para a composição funcional em comunidades fitoplanctônicas.

Figura 1 - Localização das 29 lagoas de inundação amostradas ao longo do médio rio Araguaia e tributários.....pag.30

Figura 2 - Densidade média do fitoplâncton de acordo com os traços morfológicos, fisiológicos e comportamentais que ocorreram em todas as lagoas. Os valores em parênteses indicam o número de espécies que possuem o traço. Destaca-se que para os estados correspondentes aos traços “forma biológica” (unicelular, colônia, cenóbio, sincenóbio, filamento e cadeias) e “mucilagem” (ausência de mucilagem, presença de mucilagem) as espécies podem ser classificadas simultaneamente em mais de um estado do traço funcional. Os traços morfológicos máxima dimensão linear, biovolume e superfície do indivíduo não foram incluídos no gráfico por serem dados quantitativos.....pag.35

Artigo 2 – Medindo e mapeando as incertezas dos índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas

Figura 1 – Bacia hidrográfica Tocantins Araguaia. Os pontos indicam a localização das lagoas de inundação amostradas ao longo do médio Araguaia e tributários.....pag.59

Figura 2 – Representação esquemática da metodologia utilizada para verificar as incertezas quanto à utilização dos índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas e seus métodos de ligação. No procedimento I foram avaliadas as incertezas quanto à utilização dos índices e métodos de ligação em um contexto espacial. No procedimento II foi detectada a variação dos índices e métodos de ligação de acordo com as variáveis ambientais pelas quais são preditos. As siglas utilizadas para designar os índices e os métodos de ligação são: RGF (Riqueza de Grupos Funcionais); FD (Diversidade Funcional); MPD (Distância Média entre Pares de Espécies); MNTD (Distância Média do Táxon mais Próximo); Single (*Single Linkage Agglomerative Clustering*), Ward (*Ward Minimun Variance Method*), Complete (*Complete Linkage Agglomerative Clustering*), UPGMA (*Unweighted Arithmetic Average Clustering*), WPGMA (*Weighted Arithmetic Average Clustering*), WPGMC (*Weighted Centroid Clustering*) e UPGMC (*Unweighted Centroid Clustering*). SQI indica a soma dos

quadrados dos índices; SQML a soma dos quadrados dos métodos de ligação, S a riqueza de espécies e PCA análise de componentes principais.....pag.64

Figura 3 – Valores obtidos para a soma dos quadrados (SQ) da Anova de dois fatores sem replicação realizada entre os índices de diversidade funcional (A) e entre os métodos de ligação (B). Os números acima de cada barra indicam o valor de F (valores críticos de $F_{5\%}$ para os índices de diversidade funcional=3,18 e para o método de ligação=6,18).....pag. 65

Figura 4 – Variação encontrada entre os quatro índices de diversidade funcional ao longo das unidades amostrais. O tamanho dos pontos indica o valor obtido para a soma dos quadrados dos índices.....pag.66

Figura 5 – Análise de regressão polinomial de segundo grau realizada entre a soma dos quadrados (SQ) obtida para os índices de diversidade funcional e a riqueza de espécies ($\log x+1$).....pag. 67

Figura 6 – Variação encontrada para os valores de r^2 obtidos por meio do Critério de Informação de Akaike entre os índices de diversidade funcional e os métodos de ligação. As barras verticais indicam um intervalo de confiança de 95%.pag. 67

Figura 7 – Análise de componentes principais (PCA) aplicada à importância das variáveis ambientais para os índices de diversidade funcional e seus respectivos métodos de ligação.....pag. 68

Material suplementar

Figura 1S - Variação encontrada entre os sete métodos de ligação ao longo das unidades amostrais. O tamanho dos pontos indica o valor obtido para a soma dos métodos de ligação. Não foram encontradas diferenças significativas entre os métodos de ligação dentro de uma mesma lagoa.....pag. 77

Figura 2S - Análise de regressão polinomial de segundo grau realizada entre a soma dos quadrados (SQ) obtida para métodos de ligação e a riqueza de espécies ($\log x+1$). Vale destacar que não foram obtidas diferenças significativas entre os métodos de ligação.....pag. 78

Figura 3S – Correlação de Pearson realizada entre a riqueza de espécies ($\log x+1$) e os valores obtidos para os índices de diversidade funcional de acordo com o método de ligação. As siglas utilizadas para designar os índices são: RGF (Riqueza de Grupos Funcionais), FD

(Diversidade Funcional), MPD (Distância Média entre Pares de Espécies), MNTD (Distância Média do Táxon mais Próximo). As siglas utilizadas para designar os métodos de ligação são: Single (*Single Linkage Agglomerative Clustering*), Ward (*Ward Minimum Variance Method*), Complete (*Complete Linkage Agglomerative Clustering*), UPGMA (*Unweighted Arithmetic Average Clustering*), WPGMA (*Weighted Arithmetic Average Clustering*), WPGMC (*Weighted Centroid Clustering*) e UPGMC (*Unweighted Centroid Clustering*).....pag. 79

Lista de tabelas

Artigo 1 – Variáveis ambientais locais e de paisagem como determinantes para a composição funcional em comunidades fitoplanctônicas.

Tabela 1- Traços funcionais, seus respectivos estados, funções ecológicas e ecossistêmicas desempenhadas. MDL: máxima dimensão linear; P: presença; A: ausência.....pag. 31

Tabela 2 – Média e coeficiente de variação (%) para as variáveis ambientais mensuradas em escala local e de paisagem em 29 lagoas de inundação ao longo do médio rio Araguaia e tributários.....pag. 36

Tabela 3 – Coeficiente de determinação (R^2_{adj}) obtido para as análises de redundância parciais realizadas entre os conjuntos de traços funcionais do fitoplâncton e as variáveis ambientais locais e de paisagem. Foram considerados como resultados significativos àqueles que apresentaram $P=0,05$ ou $P<0,05$. Apenas a significância dos componentes locais e de paisagem pode ser testada.....pag. 37

Tabela 4- Valores de R^2_{adj} e P obtidos para o componente “a” da análise de redundância parcial entre os conjuntos de traços funcionais e cada uma das variáveis ambientais locais. Foram considerados como resultados significativos aqueles que apresentaram $P=0,05$ ou $P<0,05$pag. 37

Material Suplementar

Tabela 1S – Traços funcionais mensurados para as 115 espécies fitoplanctônicas amostradas em 29 lagoas de inundação do médio Araguaia e tributários. Os traços máxima dimensão linear (μm), biovolume do indivíduo (μm^3) e superfície do indivíduo (μm^2) são quantitativos; os traços forma biológica (unicelular, colônia, cenóbio, sincenóbio, filamento e cadeias) e mucilagem (presença de mucilagem e ausência de mucilagem) são categóricos; Os traços demanda por sílica, heterócito, mixotrofia, flagelo e aerótopos são nominais. Os códigos utilizados para nomear os traços são: MDL (máxima dimensão linear), Biovol (biovolume), AS (superfície), UN (unicelular), CO (colônia), CE (cenóbio), SC (sincenóbio), FI (filamento), CA (cadeias), PM (presença de mucilagem), AM (ausência de mucilagem), SI (demanda por sílica), HT (heterócito), MX (mixotrofia), FLA (flagelo), ART (aerótopos). Os códigos “P” e “1” indicam a presença do traço já os códigos “A” e “0” indicam ausência do

traço. NA indica dados ausentes. As espécies podem apresentar simultaneamente mais de um estado para os traços funcionais forma biológica e mucilagem.....pag. 48

Tabela 2S – Frequência relativa para os traços funcionais e seus respectivos estados nas lagoas de inundação avaliadas. Os traços foram ponderados de acordo com a densidade das espécies (expressa em ind.ml⁻¹) presentes em cada local (Ver detalhes na secção métodos). Os códigos utilizados para nomear os traços são: MDL (máxima dimensão linear), Biovol (biovolume), AS (superfície), UN (unicelular), CO (colônia), CE (cenóbio), SC (sincenóbio), FI (filamento), CA (cadeias), PM (presença de mucilagem), AM (ausência de mucilagem), SI (demanda por sílica), HT (heterócito), MX (mixotrofia), FLA (flagelo), ART (aerótopos). O código “L” indica a lagoa avaliada.....pag. 53

Artigo 2 – Medindo e mapeando as incertezas dos índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas.

Tabela 1 – Traços funcionais do fitoplâncton utilizados para calcular os índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas de acordo com os sete métodos de ligação. Os traços classificados como categóricos indicam que as espécies podem ser enquadradas simultaneamente em mais de uma categoria. MDL: máxima dimensão linear; AS: superfície do indivíduo; P: presença; A: ausência.....pag. 60

Lista de Abreviaturas

A - Ausência

AIC - Critério de Informação de Akaike

AICwi – Pesos do Critério de Informação de Akaike

AM - Ausência de Mucilagem

ANOVA - Análise de Variância

ART - Aerótopos

AS - Superfície do Indivíduo

Biovol - Biovolume do Indivíduo

CA - Cadeias

CE - Cenóbio

cm - Centímetros

CO - Colônia

Complete - *Complete Linkage Agglomerative Clustering*

FAD - Diversidade de Atributos Funcionais

FD - Diversidade Funcional

FI - Filamento

Fig – Figura

FLA - Flagelo

FRic - Riqueza Funcional

HT - Heterócito

INPE - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais

Ind/m³ - Indivíduos por Metros Cúbicos

Ind.ml⁻¹ - Indivíduos por Mililitro

L - Lagoa

MDL - Máxima Dimensão Linear

MFAD - Média da Diversidade de Atributos Funcionais

MNTD - Distância Média do Táxon mais Próximo

MPD - Distância Média entre Pares de Espécies

MX - Mixotrofia

NA - Dados Ausentes

P - Presença

pH - Potencial Hidrogeniônico

PM – Presença de Mucilagem
R²adj - R² Ajustado
RDAP - Análise de Redundância Parcial
RGF - Riqueza de Grupos Funcionais
S - Riqueza de Espécies
SAM - *Spatial Analysis in Macroecology*
SC - Sincenóbio
SI – Demanda por Sílica
Single - *Single Linkage Agglomerative Clustering*
SQ - Soma dos Quadrados
SQI - Soma dos Quadrados do Índice
SQML - Soma dos Quadrados do Método de Ligação
SQR - Soma dos Quadrados do Resíduo
SQT - Soma dos Quadrados Total
UN - Unicelular
UPGMA - *Unweighted Arithmetic Average Clustering*
UPGMC - *Unweighted Centroid Clustering*
Ward - *Ward Minimum Variance Method*
WPGMA - *Weighted Arithmetic Average Clustering*
WPGMC - *Weighted Centroid Clustering*
µm - Micrometro
µm³ - Micrometros Cúbicos

Lista de símbolos

% Porcentagem

Σ Somatória

Introdução Geral

Apesar dos esforços para a conservação da biodiversidade, a intensa atividade humana sobre os ecossistemas aquáticos ainda persiste de forma crescente (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). Alterações nas variáveis ambientais bem como mudanças no tipo de cobertura do solo adjacente aos corpos de água são capazes de alterar a dinâmica e composição das comunidades (DODSON et al. 2005). Como consequência, os processos ecológicos e serviços ecossistêmicos nos quais as espécies que as compõe tem participação também podem ser afetados (CARDINALE et al. 2012). Nos últimos anos, inúmeros trabalhos têm associado métricas de diversidade a gradientes ambientais, procurando detectar possíveis relações entre eles (COLZANI et al. 2013). Entretanto, os métodos convencionais geralmente são baseados na riqueza de espécies e não consideram as diferenças ecológicas existentes entre elas (DÍAZ; CABIDO, 2001).

Uma das opções para amenizar esta questão consiste em utilizar os traços funcionais das espécies para calcular os índices de diversidade das comunidades. Traços funcionais são características mensuráveis nos organismos, capazes de exercer alguma influência sobre os processos ecológicos ou serviços ecossistêmicos (MLAMBO, 2014). Estas características podem ser morfológicas, fenológicas, fisiológicas, comportamentais ou ainda ligadas à história de vida das espécies (CADOTTE et al. 2011; MLAMBO et al. 2014; VIOLLE et al. 2007), dentre as quais destacam-se as associadas a reprodução, crescimento e obtenção de nutrientes (WEITHOFF, 2003). Deste modo, o conjunto de traços observados em uma comunidade constitui a composição funcional, já a variabilidade destes traços pode ser definida como diversidade funcional (TILMAN, 2001).

Tanto a composição funcional como a diversidade funcional tem sido utilizada para inferir funções ecossistêmicas (e.g. LAVOREL et al. 2011; SONG et al. 2014), prever relações com variáveis ambientais (e.g. ALGARTE et al. 2014; CARVALHO; TEJERINA-GARRO, 2014; FRAISSE et al. 2013; LONGHI; BEISNER, 2010) ou ainda processos de montagem das comunidades (e.g. AIBA et al. 2013; MOUCHET et al. 2010). Apesar dos índices funcionais serem calculados utilizando os traços funcionais dos organismos, essas duas abordagens representam aspectos complementares, sendo que a diversidade funcional pode ser influenciada pela riqueza (e.g. PETCHEY et al. 2009) enquanto a composição funcional é mais dependente da abundância das espécies dominantes em uma comunidade (GRIME, 1998).

Atualmente existem diversos índices funcionais, que de modo geral resumem as variações dos traços nos organismos (FLYNN et al. 2009). Estes podem trabalhar tanto com medidas descontínuas quanto contínuas (CIANCIARUSO et al. 2009) e ainda contemplar as diferentes facetas da diversidade funcional (i.e. riqueza, uniformidade e divergência funcional; MASON et al. 2005). Existem varias opções de índices quando se trata de expressar a riqueza funcional das comunidades. Estes podem estar baseados em matrizes de distância (e.g. WALKER et al. 1999; HEEMSBERGEN et al. 2004), dendrogramas funcionais (e.g. WALKER, 1992; PETCHEY; GASTON, 2002; WEBB, 2000) ou ainda no volume ocupado num espaço funcional multidimensional (e.g. VILLEGÉR et al. 2008). Entretanto, um dos mais utilizados (e.g. LALIBERTÉ et al. 2010; CARVALHO; TEJERINAGARRO, 2014; HIDASI-NETO et al. 2012; RODRÍGUEZ; OJEDA, 2014; DUNK et al. 2013) e ao mesmo tempo discutido devido a aspectos metodológicos (i.e. método de ligação) inerentes a sua construção, têm sido os baseados em dendrogramas (ver MOUCHET et al. 2008; PETCHEY; GASTON, 2007; PODANI; SCHMERA, 2006).

A chave para entender como a diversidade funcional afeta os ecossistemas é determinar de que modo os fatores abióticos influenciam as suas medidas (CADOTTE et al. 2011). Sabe-se que diferentes tipos de uso e cobertura do solo não atingem os ecossistemas aquáticos por uma única condição estressante, mas sim através de um conjunto de fatores que atuam de forma direta e indireta nas comunidades (COLZANI et al. 2013). Entretanto, ainda não há conclusões precisas sobre como a diversidade funcional responde a mudanças no uso do solo (FLYNN et al. 2009; LALIBERTÉ et al. 2010) ou sobre quais traços poderiam estar associados a cada tipo de modificação (ZUELLIG; SCHMIDT, 2012).

Por outro lado, estudos apontam que os padrões de diversidade podem ser previstos por variáveis ambientais locais (e.g. EROS et al. 2009; FRAISSE et al. 2013), pois a composição de espécies em uma determinada localidade está relacionada aos seus traços e a forma como estes se relacionam com as características bióticas e abióticas do meio (CELLAMARI et al. 2013). Deste modo, espera-se que alterações nas condições ambientais podem atuar como um filtro, promovendo a remoção de algumas espécies e permitindo a colonização de outras melhor adaptadas às novas condições do ambiente (MOUILLOT et al. 2013).

O rio Araguaia tem sua nascente localizada na Serra dos Caiápos (CARVALHO; LATRUBESSE, 2004) e constitui um dos mais importantes canais fluviais do Cerrado brasileiro (AQUINO et al. 2008). Ao longo do seu curso é dividido em três regiões distintas (alto, médio e baixo Araguaia, LATRUBESSE; STEVAUX, 2006), sobre os quais são

formadas inúmeras lagoas de inundação (MORAIS et al. 2005). Estes ambientes são de grande importância para manutenção da biodiversidade de espécies aquáticas (BAYLEY, 1995), incluindo o fitoplâncton. Entretanto, nas últimas décadas tem passado por um intenso processo de degradação, com a conversão da paisagem natural para atividades agropecuárias (COE et al. 2010), além de um aumento nos processos de erosão e assoreamento no curso do rio (SIMÕES DE CASTRO et al. 1999).

De fato, o fitoplâncton apresenta-se como um bom grupo para estudar os processos ecossistêmicos com base na diversidade e composição funcional, visto que grande parte do seu nicho é definido por aspectos passíveis de serem mensurados em laboratório (LITCHMAN et al. 2007). Fatores ambientais como disponibilidade de nutrientes, turbidez, pH, temperatura da água assim como as interações ecológicas com outros organismos são capazes de afetar a sua dinâmica (REYNOLDS, 1984). Além disso, por apresentar tamanho reduzido e um curto tempo de geração (LITCHMAN; KLAUSMEIER, 2008) a comunidade fitoplanctônica constitui um sensor natural para detectar a ocorrência de impactos ambientais (AMENGUAL-MORRO et al. 2012; WU, 1984).

Conhecer o modo como a composição funcional das comunidades fitoplanctônicas pode ser afetada por mudanças nas variáveis ambientais em escala local e de paisagem é relevante para compreender as possíveis consequências dos impactos antrópicos para os serviços ecológicos e processos ecossistêmicos da região. Por outro lado, diante da variabilidade de índices funcionais disponíveis na literatura, definir parâmetros que indiquem a melhor opção a ser usada em cada situação, não é uma tarefa fácil. Assim torna-se necessário avaliar a variação destes índices dentro das comunidades procurando detectar as incertezas quanto às abordagens metodológicas utilizadas em seu cálculo e ainda as suas respostas às características ambientais.

Neste contexto, este estudo foi dividido em dois artigos. No primeiro deles verificou-se a influência de variáveis ambientais em escala local e de paisagem sobre a composição funcional de comunidades fitoplanctônicas. No segundo, foi utilizada uma abordagem metodológica para detectar as incertezas entre índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas e seus métodos de ligação num contexto espacial. Ambos os artigos foram elaborados utilizando dados de comunidades fitoplanctônicas situadas em 29 lagoas de inundação do médio Araguaia e tributários.

Referências

- AIBA, M.; KATABUCHI, M.; TAKAFUMI, H.; MATSUZAKI, S. S.; SASAKI, T.; HIURA, T. Robustness of trait distribution metrics for community assembly studies under the uncertainties of assembly processes. **Ecology**, v. 94, n. 12, p. 2873-2885, 2013.
- ALGARTE, V. M.; RODRIGUES, L.; LANDEIRO, V. L.; SIQUEIRA, T.; BINI, L. M. Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter? **Hydrobiologia**, v. 722, p. 279-290, 2014.
- AMENGUAL-MORRO, C.; NIELL, G. M.; MARTINEZ-TABERNER, A. Phytoplankton as bioindicator for wast stabilization ponds. **Journal of Environment Management**, v. 95, p. S71-S76, 2012.
- AQUINO, S.; LATRUBESSE, E. M.; SOUZA-FILHO, E. E. Relações entre o regime hidrológico e os ecossistemas aquáticos da planície aluvial do rio Araguaia. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, v. 30, n.4, p. 361-369, 2008.
- BAYLEY, P. B. Understanding large river: floodplain ecosystems. **Bioscience Journal**, v. 45, p. 153-158, 1995.
- CADOTTE, M.W.; CARSCADDEN, K.; MIROTCHEV, N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. **Journal of Applied Ecology**, v. 48, p. 1079-1087, 2011.
- CARDINALE, J. C.; DUFFY, E.; GONZALEZ, A.; HOPPER, D. U.; PERRINGS, C.; VENAIL, P.; NARWANI, A.; MACE, G. M.; TILMAN, D.; WARDLE, D. A.; KINZIG, A. P.; DAILY, G. C.; LOREAU, M.; GRACE, J. B.; LARIGAUDERI, A.; SRIVASTAVA, D.; NAEEM, S. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, n.7401, p. 59-67, 2012.
- CARVALHO, T. M.; LATRUBESSE, E. M. Aplicação de modelos digitais do terreno (MDT) em análises macrogeomorfológicas: o caso da bacia hidrográfica do Araguaia. **Revista Brasileira de Geomorfologia**, v.5, n.1, p. 85-93, 2004.
- CARVALHO, R. A.; TEJERINA-GARRO, F. L. Environmental and spatial processes: what controls the functional structure of fish assemblages in tropical Rivers and headwater streams. **Ecology of Freshwater Fish**. doi: 10.1111/eff.12152, 2014.
- CELLAMARE, M.; PINTO, P. T.; LEITÃO, M.; COSTE, M.; BOUTRY, S.; HAURY, J. Using functional approaches to study phytoplankton communities in a temperate region exposed to tropical species dispersal. **Hydrobiologia**, v. 702, p. 267-282, 2013.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 93-103, 2009.
- COE, M. T.; LATRUBESSE, E. M.; FERREIRA, M. E.; AMSLER, M. L. The effects of deforestation and climate variability on the streamflow of the Araguaia river, Brazil. **Biogeochemistry**, v. 105, p. 119-131, 2011.

- COLZANI, E.; SIQUEIRA, T.; SURIANO, M. T.; ROQUE, F. O. Responses of aquatic insect functional diversity to landscape changes in Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 45, n. 3, p. 343-350, 2013.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive lá différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.
- DODSON, S. I.; LILLIE, R. A.; WILL-WOLF, S. Land use, water chemistry, aquatic vegetation, and zooplankton community structure of shallow lakes. **Ecological Applications**, v. 15, n. 4, p. 1191-1198, 2005.
- DUNCK, B.; BORTOLINI, J. C.; RODRIGUES, L.; RODRIGUES, L. C.; JATI, S.; TRAIN, S. Functional diversity and adaptative strategies of planktonic and periphytic algae in isolated tropical floodplain lake. **Brazilian Journal of Botanic**, v. 36, n. 4, p. 257-266, 2013.
- EROS, T.; HEINO, J.; SCHMERA, D.; RASK, M. Characterizing functional trait diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. **Freshwater Biology**, v. 54, p. 1788-1803, 2009.
- FLYNN, D. F. B.; GOGOL-PROKURAT, M.; NOGEIRE, T.; MOLINARI, N.; RICHERS, B. T.; LIN, B. B.; SIMPSON, N.; MAYFIELD, M. M.; DECLERCK, F. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. **Ecology Letters**, v.12, n.1, p. 22-33, 2009.
- FRAISSE, S.; BORMANS, M.; LAGADEUC, Y. Morphofunctional traits reflect differences in phytoplankton communities between rivers of contrasting flow regime. **Aquatic Ecology**, v. 47, p. 315-327, 2013.
- GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, n.6, p. 902-910, 1998.
- HEEMSBERGEN, D. A.; BERG, M. P.; LOREAL, M.; VAN HAL, J. R.; FABER, J. H.; VERHOEF, H. A. Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity biodiversity. **Science**, v. 306, p. 1019-1020, 2004.
- HIDASI-NETO, J.; BARLOW, J.; CIANCIARUSO, M. V. Bird functional diversity and wildfires in the Amazon: the role of Forest structure. **Animal Conservation**, v. 15, n. 4, p. 407-415, 2012.
- LALIBERTÉ, E.; WELLS, J. A.; DECLERCK, F.; METCALFE, D. J.; CATTERALL, C. P.; QUEIROZ, C.; AUBIN, I.; BONSER, S. P.; DING, Y.; FRATERRIGO, J. M.; MCNAMARA, S.; MORGAN, J. W.; MERLOS, D. S.; VESK, P. A.; MAYFIELD, M. M. Land use intensification reduces functional redundancies and response diversity in plant communities. **Ecology Letters**, v. 13, p. 76-86, 2010.
- LATRUBESSE, E. M.; STEUVAX, J. C. Características físico-bióticas e problemas ambientais associados à planície aluvial do rio Araguaia, Brasil Central. **Revista UnG-Geociências**, v. 5, n. 1, p. 65-73, 2006.
- LAVOREL, S.; GRIGULIS, K.; LAMARQUE, P.; COLACE, M. P.; GARDEN, D.; GIREL, J.; PELLET, G.; DOUZET, R. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. **Journal of Ecology**, v. 99, p. 135-147, 2011.

- LITCHMAN, E.; KLAUSMEIER, C. A.; SCHOFIELD, O. M.; FALKOWSKI, P. G. The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. **Ecology Letters**, v. 10, p. 1170-1181, 2007.
- LITCHMAN, E.; KLAUSMEIER, C. A. Trait-based community ecology of phytoplankton. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 39, p. 615-639, 2008.
- LONGHI, M. L.; BEISNER, B. E. Patterns in taxonomic and functional diversity of lake phytoplankton. **Freshwater Biology**, v. 55, p. 1349-1366, 2010.
- MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D.; LEE, W. G.; WILSON, J. B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, p. 112-118, 2005.
- MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. **Ecosystems and human well-being: health synthesis: a report of the Millennium ecosystem Assessment**. France: World Health Organization, 2005. 53p.
- MLAMBO, M. C. Not all traits are 'functional': insights from taxonomy and biodiversity-ecosystem functioning research. **Biodiversity Conservation**, v. 23, p. 781-790, 2014.
- MORAIS, R. P.; OLIVEIRA, L. G.; LATRUBESSE, E. M.; PINHEIRO, D. C. R. Morfometria de sistemas lacustres da planície aluvial do médio Araguaia. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, v. 27, n.3, p.203-213, 2005.
- MOUCHET, M.; GUILHAUMON, F.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; TOMASINI, J. A.; MOUILLOT, D. Towards a consensus for calculating dendrograma-based functional diversity indices. **Oikos**, v. 117, p. 794-800, 2008.
- MOUCHET, M. A.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, p. 867-876, 2010.
- MOUILLOT, D.; GRAHAM, N. A. J.; VILLÉGER, S.; MANSON, N. W. H.; BELLWOOD, D. R. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 3, p. 167-177, 2013.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, p. 402-411, 2002.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Dendrograms and measuring functional diversity. **Oikos**, v.116, p. 1422-1426, 2007.
- PETCHEY, O. L.; O'GORMAN, E. J.; FLYNN, D. F. B. A functional guide to functional diversity measures. In: NAEEM, S.; BUNKER, D. E.; HECTOR, A.; LOREAU, M.; PERRINGS, C. (eds). **Biodiversity, ecosystem functioning and human wellbeing: an ecology and economical perspectives**. Oxford University Press, 2009. p. 49-59 .
- PODANI, J.; SCHMERA, D. On dendrograma-based measures of functional diversity. **Oikos**, v. 115, p. 179-185, 2006.
- REYNOLDS, C. S. **The Ecology of freshwater phytoplankton**. First Edition. Cambridge: Cambridge University Press, 1984.

- RODRÍGUEZ, D.; OJEDA, R. A. Scaling functional diversity of mammals in desert systems. **Journal of Zoology**, v. 293, n. 4, p. 262-270, 2014.
- SIMÕES DE CASTRO, S.; BORGES DE CAMPOS, A.; OLIVEIRA, C. SILVA, A. A. The upper Araguaia basin and the effects of human-induced erosion. **Boletim Goiano de Geografia**, v. 19, n. 1, p. 128-139, 1999.
- SONG, Y.; WANG, P.; LI, G.; ZHOU, D. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: a review. **Acta Ecologica Sinica**, v. 34, p. 85-91, 2014.
- TILMAN, D. Functional diversity. In: LEVIN S. A. (eds.). **Encyclopedia of Biodiversity**. San Diego: Academic Press, 2001. p. 109-120.
- VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290-2301, 2008.
- VIOLLE, C.; NAVAS, M. L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional. **Oikos**, v. 116, p. 882-892, 2007.
- WALKER, B. H. Biodiversity and ecological redundancy. **Conservation Biology**, v. 6, n. 1, p. 18-23, 1992.
- WALKER, B. H.; KINZIG, A.; LANGRIDGE, J. Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. **Ecosystems**, v. 2, p. 95-113, 1999.
- WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.
- WEITHOFF, G. The concepts of 'plant functional types' and 'functional diversity' in lake phytoplankton – a new understanding of phytoplankton ecology? **Freshwater Biology**, v. 48, p. 1669-1675, 2003.
- WU, J. T. Phytoplakton as bioindicator for water quality in Taipei. **Botanical Bulletin Academia Sinica**, v. 25, p. 205-214, 1984.
- ZUELLIG, R. E.; SCHMIDT, T. S. Characterizing invertebrate traits in wadeable streams of the contiguous US: differences among ecoregions and land uses. **Freshwater Science**, v. 31, n. 4, p. 1042–1056, 2012.

Objetivos

Esta dissertação foi dividida em dois artigos. Deste modo, os objetivos testados foram:

ARTIGO I - Variáveis ambientais locais e de paisagem como determinantes para composição funcional em comunidades fitoplanctônicas

- i. Avaliar a composição funcional de comunidades fitoplanctônicas em lagoas de uma planície de inundação no Centro Oeste brasileiro.
- ii. Detectar a influência de variáveis ambientais em escala local (i.e. dados limnológicos, clorofila-*a* e zooplâncton) e de paisagem (i.e. cobertura do solo) sobre a organização funcional das comunidades fitoplanctônicas.
- iii. Determinar quais variáveis ambientais estão associadas a cada um dos conjuntos de traços funcionais.

ARTIGO II – Medindo e mapeando as incertezas dos índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas.

- i. Medir e mapear a variação entre os índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas e seus métodos de ligação ao longo de um contexto espacial.
- ii. Identificar se a incerteza entre os índices e métodos de ligação é determinada por variações na riqueza de espécies ou características ambientais.

Variáveis ambientais locais e de paisagem como determinantes para composição funcional em comunidades fitoplanctônicas

Karine Borges Machado¹, Fabrício Barreto Teresa¹, Ludgero Cardoso Galli Vieira², Vera Lúcia de Moraes Huszar³, João Carlos Nabout^{1*}

¹ Universidade Estadual de Goiás – UEG, Unidade Universitária de Ciências Exatas e Tecnológicas - UnUCET. BR 153, nº 3.105, CEP 75132-903. Anápolis, Goiás, Brasil.

² Universidade de Brasília (UnB). Campus Planaltina. Área Universitária 1, Vila Nossa Senhora de Fátima, CEP 73345-010. Planaltina, Distrito Federal, Brasil.

³ Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Laboratório de Ficologia. Quinta da Boa Vista s/n, São Cristóvão, CEP 20940-040. Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

* Autor para correspondência. Universidade Estadual de Goiás – UEG, Unidade Universitária de Ciências Exatas e Tecnológicas – UnUCET, BR 153, nº 3.105, CEP 75132-903, Anápolis, Goiás, Brasil. E-mail: joao.nabout@ueg.br . Tel. +55 62 3328 1151.

As citações e referências deste artigo foram formatadas de acordo com as normas do periódico Freshwater Biology.

Resumo:

Fatores ambientais em escala local e de paisagem são responsáveis por diferentes processos estruturantes nas comunidades. Neste estudo, buscou-se detectar a influência relativa de variáveis locais (i.e. condições limnológicas, clorofila-*a* e zooplâncton) e de paisagem (i.e. tipo de cobertura do solo) sobre a composição funcional de comunidades fitoplanctônicas. As amostras foram obtidas em 29 lagoas de inundação situadas ao longo do rio Araguaia e tributários. Foram utilizados dez traços funcionais dos organismos fitoplanctônicos divididos em três categorias, são elas: morfológicos (máxima dimensão linear, superfície do indivíduo, biovolume do indivíduo, forma biológica e mucilagem); fisiológicos (demanda por sílica, heterócito e mixotrofia) e comportamentais (mixotrofia, flagelo e aerótopos). Estes traços foram ponderados de acordo com a densidade dos organismos. Análises de redundância parciais foram utilizadas para verificar o efeito das variáveis locais e de paisagem sobre os grupos de traços funcionais do fitoplâncton. Constatou-se que as variáveis locais são os principais determinantes para os traços fisiológicos e comportamentais. O tipo de cobertura do solo em torno das lagoas não afeta a composição funcional do fitoplâncton em nenhum dos três conjuntos de traços avaliados. Além disso, a biomassa fitoplanctônica (expressa em clorofila-*a*) foi a principal variável relacionada aos traços morfológicos; fósforo, saturação de oxigênio e clorofila-*a* aos traços fisiológicos e a densidade do zooplâncton juntamente com a saturação de oxigênio, aos traços comportamentais. Esses resultados indicam que variáveis químicas, físicas e biológicas do habitat atuam para determinar a composição funcional das comunidades fitoplanctônicas. Deste modo, modificações nas características locais das lagoas podem alterar os traços funcionais.

Palavras chave: rio Araguaia, traços funcionais, uso do solo, variáveis limnológicas.

Abstract

Environmental factors in local and landscape scales are responsible for different structuring processes in communities. In this study, we investigate the relative influence of local variables (i.e. limnological conditions, chlorophyll-*a* and zooplankton) and landscape (i.e. land cover) on the functional composition of phytoplankton communities. The samples were obtained in 29 floodplain lakes located along the Araguaia River and tributaries. Were used ten functional traits of phytoplankton organisms divided into three categories, they are: morphological (maximum linear dimension, individual surface, individual biovolume, biological form and mucilage); physiological (silica, heterocito and mixotrophy) and behavioral (mixotrophy, flagella and aerotopos). These traits were weighted according to the density of the organisms. Partial redundancy analyzes were used to evaluate the effect of local and landscape variables on the functional traits groups of phytoplankton. We found that local variables are the main determinants for the physiological and behavioral traits. The land cover around the lakes not affect the functional composition of phytoplankton in any of the three sets features evaluated. In addition, phytoplankton biomass (expressed as chlorophyll-*a*) was the main variable related to the morphological traits; phosphorus, oxygen saturation, and chlorophyll-*a* to physiological traits and the zooplankton density along with the oxygen saturation, the behavioral traits. These results indicate that chemical, physical and biological variables of habitat determine the functional composition of phytoplankton communities. Thus, changes in the lakes local characteristics can change the functional traits.

Keywords: Araguaia river, functional traits, soil use, limnological variables.

Introdução

A busca por relações entre a biodiversidade e o ambiente ou ainda entre a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas constitui um dos temas centrais da ecologia (Townsend & Hildrew, 1994; Loreau, 2010). O papel das espécies sobre os locais onde vivem (e.g. serviços e funções ecossistêmicas; ver Tilman *et al.* 1997; Downing & Leibold, 2002), assim como a influência do meio para os padrões de diversidade (Ricklefs, 1977), já são reconhecidos há algum tempo. Entretanto, com a intensificação das interferências antrópicas sobre os ecossistemas naturais surge à preocupação de como essas alterações podem afetar as comunidades biológicas (Chapin *et al.* 2000). Abordagens tradicionais procuram quantificar o efeito do ambiente sobre a riqueza e composição de espécies (e.g. Vasconcelos *et al.* 2009; Alemany *et al.* 2006; Davies *et al.* 2003; Nasseli-Flores, 2000). No entanto, as características das espécies determinam a forma pela qual elas são influenciadas pelas mudanças ambientais. Deste modo, a incorporação dos traços funcionais representa um aspecto mecanístico do relacionamento comunidade-ambiente,

aumentando o poder de predição das comunidades biológicas frente às alterações ambientais (ver McGil *et al.* 2006, Mokany, Ash & Roxburgh, 2008).

Traços funcionais são características morfológicas, fenológicas, fisiológicas, comportamentais ou ainda relacionadas à história de vida das espécies, que lhes permitem responder (i.e. traços de resposta) ou afetar (i.e. traços de efeito) os serviços e funções ecossistêmicas (Violle *et al.* 2007; Litchamn & Klausmaier, 2008; Mlambo, 2014). Essas características devem ser mensuradas em nível de indivíduo (Violle *et al.* 2007) já que influenciam o seu desempenho no ambiente (McGil *et al.* 2006). O conjunto de traços existentes dentro de uma comunidade constitui a composição funcional. Estudos realizados com diferentes grupos taxonômicos, tais como aves (Vandewalle *et al.* 2010), insetos (Dufлот *et al.* 2014) e plantas (Michaud *et al.* 2012; Aguiar *et al.* 2013; Fortunel *et al.* 2014) indicam que as condições ambientais podem predizer ou afetar a composição funcional das comunidades. Para os ecossistemas aquáticos, essa abordagem já foi direcionada a macroinvertebrados (Lamouroux, Dolédec & Gayraud, 2004; Zuellig & Schmidt, 2012) e peixes (Brind'amour, Boisclair & Legendre, 2011; Logez *et al.* 2013). Entretanto, estudos envolvendo microorganismos, tais como o fitoplâncton ainda são escassos (Edwards, Litchman & Klausmeier, 2013).

O fitoplâncton é um relevante componente da rede trófica em ambientes aquáticos e está relacionado a uma importante função ecossistêmica, a produção primária (Field *et al.* 1998; Reynolds, 2006). Esses organismos representam um bom grupo para avaliar a dinâmica das comunidades com base na composição funcional, já que grande parte do seu nicho é determinado por características passíveis de serem mensuradas em laboratório (Litchman *et al.* 2007). Além disso, por apresentar um tamanho reduzido e um curto tempo de geração (Litchman & Klausmeier, 2008) podem atuar como um sensor natural para detectar a ocorrência de impactos antrópicos (Wu, 1984; Amengual-Morro, Niell & Martinez-Taberner, 2012).

As características funcionais do fitoplâncton estão associadas a três funções ecológicas principais: reprodução, aquisição de recursos e proteção contra herbívoros, as quais por sua vez podem ser classificadas como traços morfológicos, fisiológicos e comportamentais (Litchman & Klausmeier, 2008). Traços morfológicos e comportamentais (e.g. tamanho e forma da célula, aerótopos, flagelo, mixotrofia) são relacionados com a absorção de nutrientes, captação de luz, proteção contra herbívoros (Litchman *et al.* 2010; Nasseli-Flores, Padiśák & Albay, 2007) e na redução das taxas de sedimentação (e.g. mucilagem, Reynolds,

2007). Já os traços fisiológicos estão diretamente ligados à aquisição de nutrientes e captação de luz (e.g. mixotrofia, demanda por sílica, heterócito, Weithoff, 2003).

Fatores ambientais em escala local e de paisagem determinam diversos processos que ocorrem nas comunidades (Blanchet *et al.* 2014; Duflote *et al.* 2014). Em ecossistemas aquáticos, as condições locais do habitat, tais como a disponibilidade de nutrientes, regime de luz subaquática, pH e temperatura da água, através de seus efeitos diretos (metabólicos) e indiretos (regime de mistura), assim como as interações ecológicas com outros organismos são capazes de regular a dinâmica do fitoplâncton (Reynolds, 1984). Por outro lado, o uso do solo em uma escala de paisagem tem sido indicado como um dos principais preditores da sua composição (Katsiapi *et al.* 2012), uma vez que mudanças nos ecossistemas terrestres podem ser percebidas nos corpos aquáticos adjacentes (Miranda, Andrews & Kröger, 2014). Mudanças na paisagem podem, por exemplo, alterar as concentrações de nutrientes (Arbuckle & Downing, 2001) indispensáveis para o crescimento desses organismos (p.ex. sílica, fósforo e nitrogênio; Reynolds, 2006) ou ainda a disponibilidade de luz necessária para a produção primária (Julian, Stanley & Doyle, 2008).

Neste estudo, buscou-se avaliar a composição funcional de espécies fitoplanctônicas em lagoas de uma planície de inundação no Centro Oeste brasileiro. Além disso, detectar a possível influência de condições ambientais em escala local (i.e. características limnológicas, clorofila-*a* e zooplâncton) e de paisagem (i.e. tipo de cobertura do solo) sobre a organização funcional dessas comunidades. Partiu-se da hipótese de que fatores ambientais locais atuam como melhor preditor para os conjuntos de traços morfológicos, fisiológicos e comportamentais. Esta hipótese está baseada na premissa de que as variáveis limnológicas e a presença de herbívoros têm influência direta sobre as funções ecológicas exercidas por estes traços nos ecossistemas (e.g. é esperado que as concentrações de clorofila-*a*, oxigênio, transparência da água ou ainda a densidade do zooplâncton afetem diretamente os traços morfológicos e comportamentais, enquanto as concentrações de nitrogênio e fósforo na água podem estar associadas aos traços fisiológicos). Entretanto, espera-se que as variáveis de paisagem, individualmente ou em conjunto com as variáveis locais (componente compartilhado) também atuem como um bom preditor para os traços fisiológicos, uma vez que estes estão diretamente associados à captação de recursos (e.g. luz e nutrientes) que sofrem influência dos tipos de cobertura do solo em torno da lagoa de inundação.

Métodos

Área de estudo

O rio Araguaia tem sua nascente localizada na Serra dos Caiápos (Carvalho & Latrubesse, 2004) e constitui um dos mais importantes canais fluviais do bioma Cerrado no Brasil (Aquino, Latrubesse & Souza-Filho, 2008). Ao longo do seu curso é dividido em três regiões (alto, médio e baixo Araguaia, Latrubesse & Stevaux, 2006), nas quais são formadas inúmeras lagoas de inundação (Morais *et al.* 2005). A bacia do rio Araguaia tem passado por uma intensa conversão da vegetação nativa para pastagem (Coe *et al.* 2010), além do assoreamento, devido aos processos antrópicos de erosão (Simões de Castro *et al.* 1999). Neste estudo, foram amostradas 29 lagoas de inundação situadas entre as latitudes (14°72'86" a 10°54'73"S) e longitudes (51°03'57" e 50°55'22"W). Dentre essas, 25 estão localizadas ao longo de 500 km do médio Araguaia e quatro em importantes tributários (rio Crixás, rio Vermelho, rio das Mortes e rio Cristalino) (Figura 1). Essas lagoas são consideradas rasas, com águas quentes (média 28°C) e pH neutro, além de apresentarem baixas concentrações de oxigênio dissolvido e nutrientes (ver Machado *et al.* 2015).

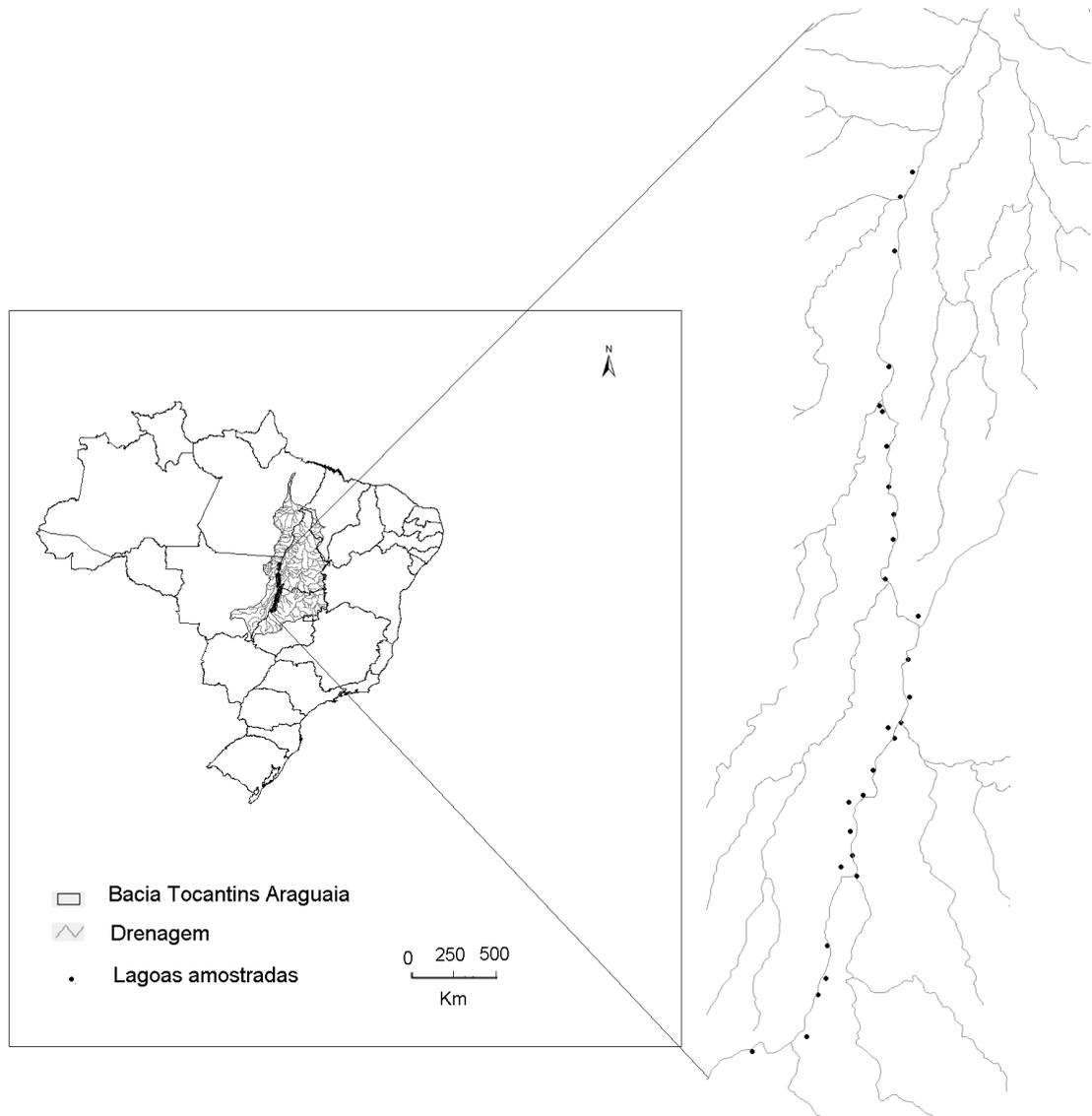


Figura 1 – Localização das 29 lagoas de inundação amostradas ao longo do médio rio Araguaia e tributários.

Coleta e análise das amostras

Traços funcionais do fitoplâncton

As coletas foram realizadas entre os dias 17 e 27 de janeiro de 2012 durante o período de águas altas. As amostras das populações fitoplanctônicas foram coletadas na subsuperfície da água (0,5m), acondicionadas em frascos escuros e fixadas com solução de lugol acético modificado (Vollenweider, 1974). A identificação e quantificação dos indivíduos foi realizada utilizando câmaras de 2 ou 5 ml em microscópio invertido (Zeiss Axiovert 25) com aumento de 400x (Utermöhl, 1958). A densidade das espécies foi expressa em ind. ml^{-1} e a identificação realizada ao menor nível taxonômico possível.

Foram utilizados dez traços funcionais do fitoplâncton (Weithoff, 2003; Kruk *et al.* 2010) divididos em três categorias (morfológicos, fisiológicos e comportamentais; Litchman & Klausmeier, 2008), a saber: máxima dimensão linear, superfície do indivíduo, biovolume do indivíduo, forma biológica, mucilagem, demanda por sílica, heterócito, mixotrofia, flagelo e aerótopos. Para os traços “forma biológica” e “mucilagem” as espécies foram classificadas de acordo com os estados do traço, sendo que uma mesma espécie pode ser agrupada dentro de mais de um estado (ver Tabela 1). O traço “mixotrofia” expressa tanto uma atividade fisiológica como comportamental da célula, por esta razão foi enquadrado em duas categorias distintas (i.e. traços morfológicos e traços comportamentais), conforme proposto por Litchman & Klausmeier (2008).

Tabela 1- Traços funcionais, seus respectivos estados, funções ecológicas e ecossistêmicas desempenhadas. MDL: máxima dimensão linear; P: presença; A: ausência.

Tipo de traço (Litchman & Klausmaier, 2008)	Traço	Estado do traço	Função ecológica para espécie (Ver Weithof <i>et al.</i> 2003; Litchman <i>et al.</i> 2010; Kruk <i>et al.</i> 2010)	Função ecossistêmica afetada pelo traço
Morfológicos	MDL			
	Superfície			
	Biovolume			
	Forma biológica	Unicelular Colônia Cenóbio Sincenóbio Filamento Cadeias	Captação de recursos (luz e nutriente); Proteção contra predadores; redução das taxas de sedimentação	Produção primária; Transferência de energia pelos níveis tróficos
	Mucilagem	P/mucilagem A/mucilagem		
Fisiológicos	Demanda por sílica Heterócito Mixotrofia		Aquisição de nutrientes	Ciclagem de Nutrientes
Comportamentais	Mixotrofia Flagelo Aerótopos		Aquisição de nutrientes e luz; redução das taxas de sedimentação; proteção contra predadores	Produção primária

Nota: Os traços funcionais MDL, AS e biovolume foram mensurados durante a triagem das amostras. Para tanto, o valor do traço para a espécie foi obtido considerando a média de todos os indivíduos identificados. Os traços forma biológica, mucilagem, demanda por sílica,

heterócito, mixotrofia, flagelo e aerótopos foram obtidos por meio de literatura específica, consulta a banco de dados e especialistas.

Estas características foram selecionadas, pois definem o nicho ecológico das espécies fitoplanctônicas (Litchman *et al.* 2010), e ainda refletem a forma como elas respondem ou influenciam o meio onde vivem. Os traços funcionais foram mensurados para cada uma das espécies a partir de literatura específica, consulta a banco de dados e a especialistas e, ainda, durante a triagem das amostras (ver tabela 1). As estimativas de biovolume e superfície dos indivíduos foram obtidas utilizando as equações propostas por Hillebrand *et al.* (1999).

Variáveis locais

Para a coleta do zooplâncton, foram filtrados em cada lagoa 500 litros de água através de uma rede de plâncton (com malha de 68 μm) usando uma bomba de sucção. As amostras foram acondicionadas em frascos de 100 ml e fixadas com formaldeído à concentração final de 4%. Para estimativa de densidade foram realizadas subamostragens com pipeta tipo Hensen-Stempel (2,0 ml) e contados, no mínimo, 50 indivíduos de cada um dos grupos (Copépodes, Cladóceros e Rotíferos). A contagem dos organismos foi realizada de acordo com Bottrell *et al.* (1976). A densidade total foi expressa em ind/m^3 .

As variáveis transparência da água e saturação de oxigênio foram mensuradas em cada um dos pontos no momento da coleta, utilizando disco de Secchi e oxímetro portátil Digimed, modelo DM-4P. As concentrações de clorofila-*a*, nitrogênio total e fósforo total foram avaliadas posteriormente em laboratório, seguindo os métodos descritos em Golterman, Clymo & Ohnstad (1978) e Zagatto *et al.* (1981). Essas quatro variáveis abióticas juntamente com a clorofila-*a* e a somatória da densidade dos grupos zooplanctônicos (daqui em diante denominada zooplâncton total) compõem o conjunto de dados ambientais locais utilizados nas demais análises.

Variáveis de paisagem

As variáveis de paisagem foram representadas pelos tipos de cobertura do solo em torno de cada lagoa de inundação. As classes de cobertura do solo (i.e. vegetação nativa, pastagem e agricultura) foram obtidas por meio da interpretação de imagens do satélite Landsat TM 5 (30 metros de resolução espacial, órbitas 223/67 a 223/70), disponibilizadas gratuitamente na página do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) (<http://www.dgi.inpe.br/CDSR/>, acessada em 02/01/2014). As imagens correspondem ao mês

de maio de 2011, período de águas altas no rio Araguaia, porém com baixa nebulosidade. As imagens passaram pelo processo de georreferenciamento e posterior criação de mosaicos com base em imagens Geocover (GLS-Landsat, disponíveis em <http://landsat.usgs.gov/>). Esse procedimento foi realizado utilizando o software ERDHAS. Em seguida foi criado um *buffer* de 10 km em torno de cada lagoa e quantificadas as classes de uso do solo por meio do programa Arcgis 9.3.

Análise de dados

Os traços funcionais utilizados neste estudo podem ser quantitativos, nominais ou categóricos. Deste modo, para verificar a sua relação com as características ambientais é necessário que os traços funcionais sejam previamente padronizados. Por essa razão, a matriz de traços por espécie foi combinada com a matriz de densidade das espécies em cada local, procurando obter uma frequência relativa para as características funcionais nas lagoas de inundação avaliadas (Lavorel *et al.* 2008). Ou seja, os traços funcionais mensurados para cada uma das espécies foram multiplicados pela sua densidade em cada uma das lagoas amostradas. Entretanto, para os traços forma biológica e mucilagem a frequência relativa foi obtida para cada estado do traço (unicelular, colônia, cenóbio, sincenóbio, filamento, cadeias, presença/mucilagem, ausência/mucilagem). Em ambos os casos, foi adotada a fórmula

$$CWM = \sum_{\text{espécies}} p_i \times \text{traço}_i, \text{ na qual:}$$

CWM: proporção do traço funcional ou de um estado do traço funcional em um determinado local de amostragem;

p_i : densidade relativa da espécie p ;

traço_i : afinidade da espécie para o traço funcional ou para estado do traço funcional, considerando 1 se a espécie possui a característica e 0 se não possui (em caso de traços nominais ou categóricos) ou ainda considerando o valor numérico da característica (em caso de traços quantitativos).

Deste modo, o valor de CWM para os traços quantitativos (i.e. máxima dimensão linear, biovolume do indivíduo e superfície do indivíduo) será igual ao valor do traço multiplicado pela densidade da espécie; enquanto que para os traços categóricos (i.e. forma biológica e mucilagem) e nominais (i.e. demanda por sílica, heterócito, mixotrofia, flagelo e aerótopos) o valor de CWM corresponde à densidade da espécie no local.

Análises de redundância parciais (RDAP) foram utilizadas para verificar o efeito das variáveis ambientais locais (i.e. dados limnológicos, clorofila-*a* e zooplâncton total) e de paisagem (i.e. tipo de cobertura do solo) sobre os grupos de traços funcionais do fitoplâncton (i.e. traços morfológicos, fisiológicos e comportamentais). Esta análise permite particionar a variância entre as covariáveis que atuam sobre diferentes escalas (Blanchet *et al.* 2014). Deste modo é possível indicar o quanto da composição funcional é explicada: i) unicamente por variáveis locais (componente a); ii) pelo compartilhamento das variáveis locais e de paisagem (componente b); iii) unicamente por variáveis de paisagem (componente c) e ainda pela variação residual (componente d). Para tal análise, os conjuntos de traços funcionais e a densidade dos grupos zooplanctônicos foram padronizados pelo método Z-escore, as variáveis limnológicas e a clorofila-*a* logaritimizadas ($\log x+1$) e os dados de uso do solo transformados pelo arcoseno da raiz quadrada.

Para garantir a independência espacial dos dados avaliados (Legendre & Fortin, 1989; Legendre & Legendre, 1998), os resíduos gerados pelas análises de redundância parciais foram combinados com filtros espaciais. Deste modo, novas análises de redundância parcial foram conduzidas utilizando como variável resposta os resíduos das RDAP realizadas anteriormente para cada um dos conjuntos de traços funcionais (i.e. morfológicos, fisiológicos e comportamentais) e como variáveis preditoras os filtros espaciais, controlados por variáveis ambientais locais e de paisagem. Os filtros espaciais foram gerados com base nos dados de latitude e longitude das lagoas avaliadas. Foram selecionados cinco filtros espaciais que apresentaram valor de I de Moran $> 0,5$. As RDAP foram realizadas utilizando o pacote Vegan (Oksanen *et al.* 2013) do programa R (R Core Team, 2012). Os filtros espaciais foram obtidos por meio do programa SAM (Rangel, Diniz-Filho & Bini, 2010).

Resultados

Foram encontradas 115 espécies de fitoplâncton contabilizando todas as lagoas amostradas. Foi possível mensurar os dez traços funcionais e seus respectivos estados para 111 espécies fitoplanctônicas (ver tabela 1S e 2S no material suplementar). Para quatro espécies, foi possível obter informações de apenas sete traços funcionais, sendo que os dados de MDL, superfície do indivíduo e biovolume do indivíduo foram considerados como ausentes (i.e. NA) durante a realização das análises estatísticas. As espécies apresentaram grande variação quanto aos traços morfológicos que refletem o tamanho da célula: máxima dimensão linear (média: 32,74 μm ; coeficiente de variação: 104%); biovolume do indivíduo (média: 1.635,06 μm^3 ; coeficiente de variação: 218%) e superfície do indivíduo (média:

820,58 μm ; coeficiente de variação: 148%). Em média, a maior parte dos indivíduos amostrados em todas as lagoas é unicelular e com ausência de mucilagem (Figura 2).

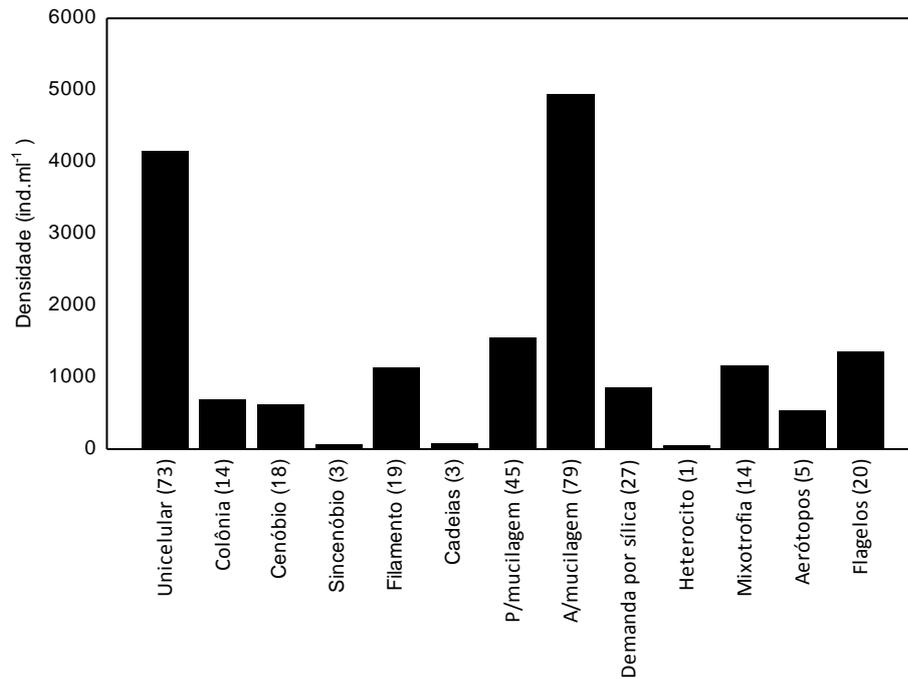


Figura 2 – Densidade média do fitoplâncton de acordo com os traços morfológicos, fisiológicos e comportamentais que ocorreram em todas as lagoas. Os valores em parênteses indicam o número de espécies que possuem o traço. Destaca-se que para os estados correspondentes aos traços “forma biológica” (unicelular, colônia, cenóbio, sincenóbio, filamento e cadeias) e “mucilagem” (ausência de mucilagem, presença de mucilagem) as espécies podem ser classificadas simultaneamente em mais de um estado do traço funcional. Os traços morfológicos máxima dimensão linear, biovolume e superfície do indivíduo não foram incluídos no gráfico por serem dados quantitativos.

As lagoas apresentaram variações nas concentrações de clorofila-*a* e demais variáveis limnológicas analisadas (Tabela 2). A densidade total do zooplâncton também foi distinta entre as lagoas (Tabela 2). A área circundante (10 km) na maior parte das lagoas é composta por vegetação nativa de Cerrado. Entretanto, atividades agrícolas e pastagem também ocorrem na região (Tabela 2).

Tabela 2 – Media e coeficiente de variação (%) para as variáveis ambientais mensuradas em escala local e de paisagem em 29 lagoas de inundação ao longo do médio rio Araguaia e tributários.

Variável ambiental	Média	Coeficiente de Variação (%)	Valor mínimo	Valor máximo
Variáveis locais				
Transparência (cm)	85,4	68	19	223
Saturação de Oxigênio (%)	20,0	48	6,48	45,39
Clorofila- <i>a</i> (µg/l)	2,3	71	0,00001	5,46
Fósforo total (µg/l)	16,1	40	4,69	31,17
Nitrogênio total (µg/l)	0,71	39	0,18	1,48
Zooplâncton total (ind/m ³)	3.003	75	254	9.950
Variáveis de paisagem				
Vegetação remanescente (%)	82,3	38	2	100
Pastagem (%)	14,1	203	0	97
Agricultura (%)	3,6	229	0	61

As análises de redundância parciais indicam que as variáveis locais [a] são as melhores preditoras para os conjuntos de traços fisiológicos ($R^2_{adj}=0,32$; $p=0,005$) e comportamentais ($R^2_{adj}= 0,23$; $p=0,05$). Para os traços morfológicos, não foram encontrados resultados significativos ($R^2_{adj}= 0,20$; $p=0,11$). Variáveis de paisagem [c] não se mostraram como boas preditoras para nenhum dos conjuntos de traços funcionais do fitoplâncton. Isto é evidenciado pelos baixos valores de R^2_{adj} e pelos resultados não significativos (Tabela 3). O componente compartilhado [b], também apresentou baixos valores de R^2_{adj} , apesar da sua significância não poder ser testada (Ver Legendre & Legendre, 1998). As análises de redundância parciais realizadas entre os valores residuais (componente d) e os filtros espaciais apresentaram resultados negativos e não significativos. Isto indica que não há autocorrelação espacial nos dados, o que inflaria o erro tipo I.

Tabela 3 – Coeficiente de determinação (R^2_{adj}) obtido para as análises de redundância parciais realizadas entre os conjuntos de traços funcionais do fitoplâncton e as variáveis ambientais locais e de paisagem. Foram considerados como resultados significativos àqueles que apresentaram $P=0,05$ ou $P<0,05$. Apenas a significância dos componentes locais e de paisagem pode ser testada.

	Local		Local + Paisagem	Paisagem		Resíduo
	R^2_{adj}	P	R^2_{adj}	R^2_{adj}	P	R^2_{adj}
Morfológicos	0,20	0,11	-0,06	-0,04	0,60	0,91
Fisiológicos	0,32	0,005	-0,09	0,006	0,36	0,76
Comportamentais	0,23	0,05	0,006	-0,06	0,86	0,82

Devido à importância das variáveis ambientais locais para prever a composição funcional do fitoplâncton, novas análises de redundância parciais foram realizadas controlando os dados de paisagem (i.e. em cada RDAp a variável resposta foi representada pelo conjunto de traços funcionais e variáveis preditoras representadas pelas variáveis locais e pelos dados de paisagem). O intuito desta análise é determinar quais as variáveis locais explicam de forma significativa cada um dos conjuntos de traços funcionais. Constatou-se que clorofila-*a* é a única variável relacionada aos traços morfológicos. Os traços fisiológicos estiveram associados ao fósforo, clorofila-*a* e saturação de oxigênio. Para os traços comportamentais, o zooplâncton e a saturação de oxigênio apresentaram a mesma importância (Tabela 4).

Tabela 4- Valores de R^2_{adj} e P obtidos para o componente “a” da análise de redundância parcial entre os conjuntos de traços funcionais e cada uma das variáveis ambientais locais. Foram considerados como resultados significativos aqueles que apresentaram $P=0,05$ ou $P<0,05$.

	Morfológicos		Fisiológicos		Comportamentais	
	R^2_{adj}	P	R^2_{adj}	P	R^2_{adj}	P
Zooplâncton	-0,02	0,54	0,02	0,19	0,14	0,03
Transparência	0,045	0,17	-0,002	0,35	0,003	0,32
Saturação de Oxigênio	0,09	0,09	0,17	0,01	0,14	0,03
Clorofila- <i>a</i>	0,20	0,02	0,17	0,01	0,028	0,19
Fósforo	0,09	0,09	0,20	0,01	0,032	0,18
Nitrogênio	-0,03	0,65	-0,02	0,69	-0,006	0,41

Discussão

É importante compreender os fatores que dirigem as comunidades fitoplânctônicas, já que mudanças em sua composição podem afetar diversas funções ecossistêmicas (Litchman & Klausmaier, 2008). Neste estudo, buscou-se detectar a possível influência de variáveis ambientais locais e de paisagem sobre a composição funcional do fitoplâncton. Constatou-se que as características ambientais em escala local (zooplâncton total, clorofila-*a* e variáveis limnológicas) foram as principais determinantes para os traços fisiológicos e comportamentais. Entretanto, essa relação não foi observada para os traços morfológicos. Estes resultados confirmam parcialmente a primeira hipótese deste estudo, ou seja, maior influência de variáveis ambientais locais para os conjuntos de traços analisados. Entretanto, no que diz respeito à segunda hipótese, os resultados obtidos são opostos ao proposto, uma vez que tipo de cobertura do solo em torno do corpo de água não se relaciona (diretamente ou indiretamente) com nenhum dos conjuntos de traços funcionais avaliados, incluindo as características fisiológicas, para as quais esta relação era esperada.

Os traços fisiológicos utilizados neste estudo são constantemente relacionados à obtenção de nutrientes (Litchman e Klausmaier, 2008), os quais por sua vez, poderiam ser influenciados pelas mudanças no tipo de cobertura do solo. Apesar de inúmeros trabalhos indicarem que o uso do solo afeta a disponibilidade de nitrogênio, fósforo e sílica na água (Arbuckle & Downing, 2001; Filoso *et al.* 2003; Silva *et al.* 2011; Bayley, Wong & Thompson, 2013; Carey & Fulweiler, 2012; Carey & Fulweiler, 2013), os processos químicos e biológicos que ocorrem no interior dos lagos também podem influenciar nessas concentrações (Reynolds, 2006; Ökzan *et al.* 2013). Assim, os nutrientes utilizados pelas espécies podem ser provenientes de outras fontes que não são afetadas pelo tipo de cobertura do solo na paisagem circundante. Por outro lado, cerca de 80% das lagoas são cercadas por vegetação nativa de Cerrado. Esta pequena variação nos tipos de cobertura do solo também pode contribuir para a ausência de explicação da paisagem sobre os traços funcionais.

As variáveis ambientais em escala local têm sido apontadas como determinantes para a composição funcional de diversas comunidades (Lamouroux *et al.* 2004; Eros *et al.* 2009; Casatti *et al.* 2012; Algarte *et al.* 2014), incluindo o fitoplâncton (Fraisse, Bormans & Lagadeuc, 2013). Isto vai de encontro à teoria do “habitat template”, segundo a qual as condições químicas e físicas do habitat interagem para determinar quais características funcionais devem ocorrer (Southwood, 1977). Além disso, as relações bióticas como predação, competição, etc. também atuam como filtros para a composição das comunidades

(HilleRisLambers *et al.* 2012), desde que as espécies possuam traços adequados para sobreviver diante das restrições ambientais (Poof, 1997). Os resultados obtidos estão de acordo com essas expectativas e indicam que diferentes filtros ambientais determinam a composição das assembleias de fitoplâncton nas lagoas de inundação.

As algas planctônicas possuem diversas estratégias de sobrevivência em seu habitat que as auxiliam nas respostas a diferentes condições ambientais (Dunck *et al.* 2013; Cellamare *et al.* 2013). Essas estratégias estão associadas aos traços funcionais das espécies (Litchman & Klausmaier, 2008). Os resultados indicam que traços fisiológicos estiveram diretamente associados ao fósforo, saturação de oxigênio e clorofila-*a* e os traços comportamentais à densidade do zooplâncton e saturação de oxigênio. Embora os traços morfológicos não tenham sido significativamente explicados pelas condições locais e de paisagem, eles estiveram diretamente associados às concentrações de clorofila-*a*.

As concentrações de clorofila-*a* tem sido utilizadas como um indicativo da produtividade primária (Santos, Carneiro & Cianciaruso, 2014) e de biomassa algal (Carneiro *et al.* 2014). Apesar de todas as espécies de fitoplâncton apresentarem clorofila-*a* (ver Reynolds, 2006), algumas características morfológicas, tais como o forma e tamanho da célula estão associadas à captura de luz realizada na coluna de água (Nasselli-Flores & Barone, 2000; O'Farrell, Pinto & Izaguirre, 2007), além de afetar a produtividade do ambiente e a transferência de energia para os níveis tróficos superiores (Finkel *et al.* 2010). Estudos têm apontado que o tamanho reduzido (Reynolds, 2006; Nasselli-Flores *et al.* 2007; Litchman *et al.* 2010) e o formato não esférico da célula proporcionam maior eficiência para utilização de baixas intensidades de luz (Brasil & Huszar, 2011). Deste modo, justifica-se a associação encontrada entre os traços morfológicos do fitoplâncton e a variável local clorofila-*a*.

Traços para a aquisição de nutrientes constituem características funcionais que determinam o crescimento e o desempenho dos produtores primários nos ecossistemas aquáticos (Edwards, Klausmeier & Litchman, 2011). Apesar das baixas relações encontradas entre os traços fisiológicos e a clorofila-*a* ou ainda entre os traços fisiológicos e saturação de oxigênio, estudos anteriores indicam que a absorção de nutrientes pode ser limitada pela disponibilidade de luz (Litchman, Klausmeier & Bossard, 2004), sendo que a quantidade de clorofila-*a* na água tende a ser maior em altas concentrações de nutrientes (Edwards *et al.* 2013).

Fósforo e nitrogênio são nutrientes essenciais para o crescimento do fitoplâncton (Reynolds, 2006). Nos ambientes aquáticos, ambos podem ser encontrados de modo orgânico (dissolvido e particulado) ou inorgânico (i.e. fósforo solúvel reativo; nitrogênio em forma de

nitrato, nitrito e amônio), sendo que combinação destas duas formas (orgânica e inorgânica) constituem o nitrogênio total e o fósforo total (Doods, 2006). Deste modo, a relação entre os traços fisiológicos e as suas concentrações na água eram esperadas. De fato, a quantidade de fósforo total nas lagoas foi o principal determinante para a ocorrência dos traços fisiológicos (Tabela 3). Sabe-se que o fósforo, em sua forma dissolvida (em casos de osmotrofia) e particulada (em casos de fagotrofia) representa um importante nutriente absorvido pelas espécies mixotróficas (Flynn *et al.* 2013; Weithoff, 2003), além de influenciar as taxas de divisão celular de algumas espécies de diatomáceas (Katiyar, Lall & Singh, 2010), um dos mais representativos grupos que possuem sílica em sua estrutura (Martin-Jézéquel, Hildebrand & Brzezinsk, 2000). Por outro lado, a relação entre nitrogênio total (que inclui a forma dissolvida) e os traços fisiológicos provavelmente não foi encontrada devido à baixa riqueza de espécies que apresentam heterócito (apenas uma).

O fitoplâncton pode interagir com o zooplâncton de diversas formas, mas há indícios de que suas características evoluíram para defesa (i.e. herbivoria, patógenos) (Smetacek, 2001). Apesar dos aerótopos e flagelos estarem constantemente associados à flutuação e locomoção na coluna de água, visando à busca por locais com adequada disponibilidade de luz e redução das taxas de sedimentação (Sommer 1988; Walsby, 1994; Cellamari *et al.* 2013; Nasseli-Flores *et al.* 2007), a movimentação proporcionada por essas estruturas também permite a fuga de herbívoros (Smetacek, 2001). Desse modo, essas características podem atuar como um mecanismo de defesa o que explicaria a associação dos traços comportamentais com a densidade dos grupos zooplanctônicos. Além disso, espécies mixotróficas são habitualmente encontradas em ambientes ricos em matéria orgânica e com elevada densidade bacteriana (Jones, 2000). A decomposição desse material pode ocasionar alterações nos níveis de oxigênio da água, fazendo com que a saturação de oxigênio também atue como um fator determinante para estes traços.

De fato, a análise dos traços funcionais indica como o ambiente determina o sucesso dos indivíduos nos ecossistemas (Edwards *et al.* 2013) pois a composição de espécies em uma determinada localidade está relacionada a seus traços e a forma como esses se relacionam com as características bióticas e abióticas do meio (Cellamari *et al.* 2013). Considerando que o rio Araguaia representa uma área prioritária para conservação da diversidade biológica em ambientes aquáticos do Cerrado (Latrubesse & Stevaux, 2006) e que tem passado por um progressivo processo de degradação (e.g. desmatamento, conversão de áreas nativas em pastagem, erosão, assoreamento, sedimentação; ver Simões de Castro *et al.* 1999; Coe *et al.* 2011), o conhecimento sobre as características ambientais que determinam a composição

funcional do fitoplâncton é essencial pois permite prever como alterações antrópicas afetam o ambiente e consequentemente as funções exercidas pelas espécies.

Considerações finais

Neste estudo, buscou-se detectar a influência relativa de variáveis ambientais locais e de paisagem para a composição funcional do fitoplâncton. Em resumo, constatou-se que as variáveis locais são os principais determinantes para os traços fisiológicos e comportamentais. Além disso, a clorofila-*a* foi a principal variável relacionada aos traços morfológicos, fósforo aos traços fisiológicos e a densidade total do zooplâncton juntamente com a saturação de oxigênio aos traços comportamentais. Essas relações são explicadas pelo fato destas variáveis serem associadas às funções ecológicas exercidas por esses traços nos ecossistemas. Por outro lado, não foi encontrada relação entre os traços fisiológicos e as variáveis de paisagem. Isto provavelmente ocorre, porque há outras fontes de nutrientes que não provem do tipo de cobertura do solo ou ainda devido à baixa variação encontrada para os dados de paisagem. Estes resultados indicam que variáveis químicas, físicas e biológicas do habitat interagem para determinar a composição funcional das espécies de fitoplâncton nesta região. Deste modo, atividades antrópicas que afetem diretamente ou indiretamente as condições ambientais das lagoas devem ser controladas para evitar mudanças nos traços funcionais e consequentemente a perda de funções ecossistêmicas.

Agradecimentos

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Goiás (FAPEG) pelo apoio financeiro ao desenvolvimento deste projeto. KBM é bolsista (Mestrado em Recursos Naturais do Cerrado) da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). FBT é financiado pela PROBIP/UEG; JCN e VLMH são parcialmente financiados pelo CNPq (processo 309700/2013-2 e 306719/2013-4).

Referências

- Aguiar F. C., Cerdeira J. O., Martins M. J. & Ferreira M.T. (2013) Riparian forests of Southwest Europe: are functional trait and species composition assemblages constrained by environment? *Journal of Vegetation Science*, **24**, 628-638.
- Alemaný F., Deudero S., Morales-Nin B., Lopez-Jurado J. L., Jansá J., Palmer M., *et al.* (2006) Influence of physical environmental factors on the composition and horizontal

- distribution of summer larval fish assemblages off Malorca island (Balearic archipelago, western Mediterranean. *Journal of Plankton Research*, **28** (5), 473-487.
- Algarte V. M., Rodrigues L., Landeiro V. L., Siqueira T. & Bini, L. M. (2014) Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter? *Hydrobiologia*, **722**, 279-290.
- Amengual-Morro C., Niell, G. M. & Martinez-Taberner A. (2012) Phytoplankton as bioindicator for wast stabilization ponds. *Journal of Environment Management*, **95**, S71-S76.
- Aquino S., Latrubesse E. M. & Souza-Filho E. E. (2008) Relações entre o regime hidrológico e os ecossistemas aquáticos da planície aluvial do rio Araguaia. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, **30** (4), 361-369.
- Arbuckle K. E. & Downing, J. A. (2001) The influence of watershed land use on lake N:P in a predominantly agricultural landscape. *Limnology and Oceanography*, **46** (4), 970-975.
- Bayley S. E., Wong A. S. & Thompson J. E. (2013) Effects of agricultural encroachment and drought on wetlands and shallow lakes in the boreal transition zone of Canada. *Wetlands*, **33** (1), 17-28.
- Blanchet S., Halmus M. R., Brosse S. & Grenouillet G. (2014) Regional vs local drivers of phylogenetic and species diversity in stream fish communities. *Freshwater biology*, **59**, 450-462.
- Bottrell H. H., Duncan A., Gliwicz Z. M., Grygierek E., Herzig A., Hillbricht-Ilkowska A., *et al.* (1976) Review of Some Problems in Zooplankton Production Studies. *Norwegian Journal of Zoology*, **24**, 419-456.
- Brasil J. & Huszar V. L. M (2011). O papel dos traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. *Oecologia Australis*, **15** (4), 799-834.
- Brind'amour A., Boisclair D. & Legendre P. (2011) Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: a three-matrix approach. *Ecological Applications*, **21** (2), 363- 377.
- Carey J. C. & Fulweiler R. W. (2012) Human activities directly alter watershed dissolved silica fluxes. *Biogeochemistry*, **111**, 125-138.
- Carey J. C. & Fulweiler, R. W. (2013) Watershed land use alters riverine silica cycling. *Biogeochemistry*, **113**, 525-544.
- Carneiro F. M., Nabout J. C., Vieira L. C. G., Roland F. & Bini, L. M. (2014) Determinants of chlorophyll-a concentration in tropical reservoirs. *Hydrobiologia*, **740**, 89-99.
- Carvalho T. M. & Latrubesse E. M. (2004) Aplicação de modelos digitais do terreno (MDT) em análises macrogeomorfológicas: o caso da bacia hidrográfica do Araguaia. *Revista Brasileira de Geomorfologia*, **5** (1), 85-93.
- Casatti L., Teresa F. B., Gonçalves-Souza T., Bessa E., Manzotti A. R., Gonçalves C. S., *et al.* (2012). From forests to cattail: how does the riparian zone influence stream fish? *Neotropical Ichthyology*, **10**, 205-214.

- Cellamare M., Pinto P.T., Leitão M., Coste M., Boutry S. & Haury, J. (2013) Using functional approaches to study phytoplankton communities in a temperate region exposed to tropical species dispersal. *Hydrobiologia*, **702**, 267-282.
- Chapin F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T., Naylor R. L., Vitousek P. M., Reynolds, H. L., *et al.* (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234-242.
- Coe M. T., Latrubesse E. M., Ferreira M. E. & Amsler M. L. (2011) The effects of deforestation and climate variability on the streamflow of the Araguaia river, Brazil. *Biogeochemistry*, **105**, 119-131.
- Davies R. G., Hernaacutendez L. M., Egglenton P., Didhan R. K., Fagan L. L. & Winchester N. N. (2003) Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. *Journal of Tropical Ecology*, **19** (5), 509-524.
- Dodds, W. K. (2006) Nutrients and the “dead zone”: the link between nutrient ratios and dissolved oxygen in the northern Gulf of México. *Frontiers in Ecology Environmental*, **4** (4), 211-217.
- Downing, A. L., Leibold M. A. (2002) Ecosystem consequences of species richness and composition in pond food webs. *Nature*, **416**, 837-841.
- Duflot R., Georges R., Ernoult A., Aviron S. & Burel, F. (2014) Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica*, **56**, 19-26.
- Dunck B., Bortolini J. C., Rodrigues L., Rodrigues L. C., Jati S. & Train, S. (2013) Functional diversity and adaptative strategies of planktonic and periphytic algae in isolated tropical floodplain lake. *Brazilian Journal of Botanic*, **36** (4), 257-266.
- Edwards K. F., Klausmeier C. A. & Litchman E. (2011) Evidence for a three-way trade-off between nitrogen and phosphorus competitive abilities and cell size in phytoplankton. *Ecology*, **92** (11), 2085-2095.
- Edwards K. F., Litchman E. & Klausmeier C.A. (2013) Functional traits explain phytoplankton community structure and seasonal dynamics in a marine ecosystem. *Ecology Letters*, **16**, 53-66.
- Eros T., Heino J., Schmera D. & Rask M. (2009) Characterizing functional trait diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology*, **54**, 1788-1803.
- Field C. B., Behrenfeld M. J., Randerson J. T. & Falkowski, P. (1998) Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, **281**, 237-240.
- Filoso S., Martinelli L.A., Williams M. R., Lara L. B., Krusche A., Ballester, M.V. *et al.* (2003) Land use and nitrogen export in the Piracicaba river basin, Southeast Brazil. *Biogeochemistry*, **65**, 275-294.
- Finkel Z. V., Beardall J., Flynn K. J., Quigg A., Rees T.A.V. & Raven, J. (2010) Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, **32** (1), 119-137.

- Flynn K. J., Stoecker D. K., Mitra A., Raven J. A., Glibert, P. M., Hansen, P. J., *et al.* (2013) Minuse of the phytoplankton – zooplankton dichotomy: the need to assign organisms as mixotrophs within plankton functional types. *Journal of Plankton Research*, **35** (1), 3-11.
- Fortunel C., Paine C.E.T., Fine P.V.A., Kraft N. J. B. & Baraloto C. (2014) Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *Journal of Ecology*, **102**, 145-155.
- Fraisse S., Bormans M. & Lagadeuc Y. (2013) Morphofunctional traits reflect differences in phytoplankton communities between rivers of contrasting flow regime. *Aquatic Ecology*, **47**, 315-327.
- Golterman H. L.; Clymo R. S. & Ohnstad M. A. M. (1978) Methods for Physical and Chemical Analysis of Freshwaters. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Hillebrand H., Dürselen C. D., Kirschtel D., Pollinger U. & Zohary T. (1999) Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, **35**, 403-424.
- HilleRisLambers J., Adler P. B., Harpole W. S., Levine J. M. & Mayfield M. M. (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **43**, 227-248.
- Jones R. I. (2000) Mixotrophy in planktonic protists: an overview. *Freshwater Biology*, **45**, 219-226.
- Julian J. P., Stanley E. H., Doyle M. W. (2008) Basin-scale consequences of agricultural land use on benthic light availability and primary production along a sixth-order temperate river. *Ecosystems*, **11**, 1091-1105.
- Katsiapi M., Mazaris A. D., Charalampous E. & Moustaka-Gouni M. (2012). Watershad land use types as drivers of freshwater phytoplankton structure. *Hydrobiologia*, **698**, 121-131.
- Katiyar D., Lall A. M. & Singh B. (2010) Effect of phosphate on growth of diatoms. *Indian Journal of Scientific Research*, **1** (2), 103-106.
- Kruk C., Huszar V. L. M., Bonilla S., Costa L., Lurling M., Reynolds C.S. *et al.* (2010) A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, **55**, 614-627.
- Lamouroux N., Dolédec S. & Gayraud S. (2004) Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, **23** (3), 449-466.
- Latrubesse E. M. & Steuvax, J. C. (2006) Características físico-bióticas e problemas ambientais associados à planície aluvial do rio Araguaia, Brasil Central. *Revista UnG-Geociências*, **5** (1), 65-73.
- Lavorel S., Grigulis K., McIntyre S., Williams N. S. G., Garden D., Dorrough J. *et al.* (2008) Assessing functional diversity in field – Methodology matters! *Functional Ecology*, **22**, 134-147.
- Legendre P. & Fortin, M. J. (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**, 107-138.

- Legendre P. & Legendre L. (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Litchman E., Klausmeier C. A. & Bossard P. (2004) Phytoplankton nutrient competition under dynamic light regimes. *Limnology and Oceanography*, **49** (4, part 2), 1457-1462.
- Litchman E., Klausmeier C. A., Schofield O. M. & Falkowski P. G. (2007) The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters*, **10**, 1170-1181.
- Litchman E. & Klausmeier C. A. (2008) Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **39**, 615-639.
- Litchman E., Pinto P. T., Klausmeier C. A., Thomas M. K. & Yoshiyama K. (2010) Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Hydrobiologia*, **653**, 15-28.
- Logez M., Bady P., Melcher A. & Pont D. (2013) A continental-scale analysis of fish assemblage functional structure in European rivers. *Ecography*, **36**, 80-91.
- Loreau M. (2010) Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **365**, 49-60.
- Machado K. B., Borges P. P., Carneiro F. M., Santana J. F., Vieira L. C. G., Huszar V. L. M. *et al.* (2015). Using lower taxonomic resolution and ecological approaches as a surrogate for plankton species. *Hydrobiologia*, **743**, 255-267.
- Martin-Jézéquel V., Hildebrand M. & Brzezinsk, M. A. (2000) Silicon metabolism in diatoms: implications for growth. *Journal of Phycology*, **36**, 821-840.
- McGill B. J., Enquist B. J., Weiher E. & Westoby M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trend in Ecology and Evolution*, **21** (4), 178-185.
- Michaud A., Plantureux S., Amiaud B., Carrere P., Cruz P., Dury, M., *et al.* (2012) Identification of the environmental factors which drive the botanical and functional composition of permanent grasslands. *Journal of Agricultural Science*, **150** (2), 219-236.
- Miranda L. E., Andrews C. S. & Kröger R. (2014) Connectedness of land use, nutrients, primary production, and fish assemblages in oxbow lakes. *Aquatic Sciences*, **76**, 41-50.
- Mlambo M. C. (2014) Not all traits are “functional”: insights from taxonomy and biodiversity ecosystem functioning research. *Biodiversity Conservation*, **22**, 781-790.
- Mokany K., Ash J. & Roxburgh S. (2008) Functional identity is more important than diversity influencing ecosystem process in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, **96**, 884-893.
- Morais R. P., Oliveira L. G., Latrubesse E. M. & Pinheiro D. C. R. (2005) Morfometria de sistemas lacustres da planície aluvial do médio Araguaia. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, **27** (3), 203-213.
- Naselli-Flores L. (2000) Phytoplankton assemblages in twenty-one Sicilian reservoirs: relationships between species composition and environmental factors. *Hydrobiologia*, **424**, 1-11.

- Nasselli-Flores L. & Barone R. (2000) Phytoplankton dynamics and structure: a comparative analysis in natural and man-made water bodies of different trophic state. *Hydrobiologia*, **438**, 65-74.
- Nasselli-Flores L., Padisák J. & Albay M. (2007) Shape and size in phytoplankton ecology: do the matter? *Hydrobiologia*, **578**, 157-161.
- O'Farrel I., Pinto P. T. & Izaguirre I. (2007) Phytoplankton morphological response to the underwater light conditions in a vegetated wetland. *Hydrobiologia*, **578**, 65-77.
- Öksan K., Jeppesen E., Sondergaard M., Lauridsen T. L., Liboriussen L. & Svenning J. C. (2013) Contrasting roles of water chemistry, lake morphology, land-use, climate and spatial processes in driving phytoplankton richness in the Danish landscape. *Hydrobiologia*, **710**, 173-187.
- Oksanen J., Blanchet F. G., Kindt R., Legendre P., Minchin P. R., O'hara R. B., *et al.* (2013) Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-6. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Accessed: 01 June 2014.
- Poff N. L. (1997) Landscapes filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **16** (2), 391-409.
- R Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>. 2012. Accessed: 01 June 2014.
- Rangel T. F. L. V. B., Diniz-Filho J. A. F & Bini L. M. (2010) SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, **31** (1), 46-50.
- Reynolds C. S. (1984) *The ecology of freshwater phytoplankton*. 1^a Ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds C. S. (2006) *Ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds C. S. (2007) Variability in the provision and function of mucilage in phytoplankton: facultative responses to the environment. *Hydrobiologia*, **578**, 37-45.
- Ricklefs R. (1977) Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist*, **111** (978), 376-381.
- Santos A. M. C., Carneiro F. M. & Cianciaruso M. V. (2014) Predicting productivity in tropical reservoirs: the roles of phytoplankton taxonomic and functional diversity. *Ecological Indicators*, **48**, 428-435.
- Silva J. S. O., Bustamante M. M. C., Markewitz D., Krusche A. V. & Ferreira L. G. (2011) Effects of land cover on chemical characteristics of stream in the Cerrado region of Brazil. *Biogeochemistry*, **105**, 75-88.
- Simões de Castro S., Borges de Campos A., Oliveira C. & Silva A. A. (1999) The upper Araguaia basin and the effects of human-induced erosion. *Boletim Goiano de Geografia*, **19** (1), 128-139.
- Smetacek V. (2001) A watery arms race. *Nature*, **411**, 745.

- Sommer U. (1988) Some size relationships in phytoflagellate motility. *Hydrobiologia*, **161**, 125-131.
- Southwood T. R. E. (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, **46**, 337-365.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. & Siemann E. (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem process. *Science*, **277**, 1300-1302.
- Townsend C. R. & Hildrew A. G. (1994) Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **31**, 265-275.
- Utermöl H. (1958) Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **9**, 1-38.
- Vandewalle M., de Bello F., Berg M. P., Bolger T., Dolédec S., Dubs F., *et al.* (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity Conservation*, **19**, 2921-2947.
- Vasconcelos T. S., Santos T. G., Rossa-Feres D. C. & Haddad C. F. B. (2009) Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, **89**, 699-707.
- Violle C., Navas M. L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., *et al.* (2007) Let the concept of trait be functional. *Oikos*, **116**, 882-892.
- Vollenweider R. A. (1974) *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. Blackwell Scientific Publications, London.
- Walsby A. E. (1994) Gas vesicles. *Microbiological Reviews*, **58** (1), 94-144.
- Weithoff G. (2003) The concepts of “plant functional types” and “functional diversity” in lake phytoplankton – a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology*, **48**, 1669-1675.
- Wu J. T. (1984) Phytoplankton as bioindicator for water quality in Taipei. *Botanical Bulletin Academia Sinica*, **25**, 205-214.
- Zagatto E. A. G., Jacintho A. O., Reis B. F., Krug F. J., Bergamin H., Pessanda L. C. R., *et al.* (1981) *Manual de análises de plantas empregando sistemas de injeção em fluxo*. Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Zuellig R. E. & Schmidt T. S. (2012) Characterizing invertebrate traits in wadeable streams of the contiguous US: differences among ecoregions and land uses. *Freshwater Science*, **31** (4), 1042-1056.

Material Suplementar

Tabela 1S – Traços funcionais mensurados para as 115 espécies fitoplancônicas amostradas em 29 lagoas de inundação do médio Araguaia e tributários. Os traços máxima dimensão linear (μm), biovolume do indivíduo (μm^3) e superfície do indivíduo (μm) são quantitativos; os traços forma biológica (unicelular, colônia, cenóbio, sincenóbio, filamento e cadeias) e mucilagem (presença de mucilagem e ausência de mucilagem) são categóricos; Os traços demanda por sílica, heterócito, mixotrofia, flagelo e aerótopos são nominais. Os códigos utilizados para nomear os traços são: MDL (máxima dimensão linear), Biovol (biovolume), AS (superfície), UN (unicelular), CO (colônia), CE (cenóbio), SC (sincenóbio), FI (filamento), CA (cadeias), PM (presença de mucilagem), AM (ausência de mucilagem), SI (demanda por sílica), HT (heterócito), MX (mixotrofia), FLA (flagelo), ART (aerótopos). Os códigos “P” e “1” indicam a presença do traço já os códigos “A” e “0” indicam ausência do traço. NA indica dados ausentes. As espécies podem apresentar simultaneamente mais de um estado para os traços funcionais forma biológica e mucilagem.

	Forma biológica								Mucilagem							
	MDL	BV	AS	UN	CO	CE	SC	FI	CA	PM	AM	SI	HT	MX	FLA	ART
<i>Actinastrum hantzschii</i>	11,5	78,3	203,58	0	0	1	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	160	2.154,8	5.602,48	0	1	0	0	0	0	1	1	A	A	A	A	A
<i>Chlorella minutissima</i>	10	523,33	314	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Chlorococum crenatum</i>	14	1.436,02	615,44	1	0	0	0	0	0	1	1	A	A	A	A	A
<i>Closteriopsis longissima</i>	38	95,5	238,75	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Coelastrum astroideum</i>	4	33,49	50,24	1	0	1	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Coelastrum proboscideum</i>	4	33,49	50,24	1	0	1	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Crucigenia quadrata</i>	6,5	92	128,8	0	0	1	0	0	0	1	1	A	A	A	A	A
<i>Crucigenia tetrapedia</i>	6,5	89,7	143,52	0	0	1	1	0	0	1	1	A	A	A	A	A
<i>Crucigeniella pulchra</i>	8	133,97	150,72	0	0	1	1	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Dictyosphaerium tetrachotomum</i>	72	1.356,48	1.356,48	0	1	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A

<i>Eutetramorus fottii</i>	176	5.894,68	4.421,12	0	1	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Eutetramorus planctonicus</i>	33,2	191,5	346,1	0	1	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Geminella mutabilis</i>	4	33,49	50,24	1	0	0	0	1	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Golenkiniopsis longispina</i>	14	1.436,02	615,44	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Lagerheimia longiseta</i>	44	1.473,7	106,96	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Monoraphidium arcuatum</i>	8	16,74	43,96	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Monoraphidium contortum</i>	6	8,37	25,12	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Monoraphidium griffithii</i>	51,3	163,1	424,06	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Monoraphidium komarkovae</i>	41	25,11	75,36	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Radiococcus nimbatius</i>	12	56,52	113,04	0	1	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Radiococcus planktonicus</i>	32	1.071,76	803,84	0	1	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Scenedesmus acuminatus</i>	8	16,74	7,49	0	0	1	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Scenedesmus arcuatus</i>	4	8,37	6,71	0	0	1	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Scenedesmus bijugus</i>	8	37,68	15,98	0	0	1	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Scenedesmus ellipticus</i>	4	18,83	14,78	0	0	1	0	0	0	1	1	A	A	A	A	A
<i>Scenedesmus incrassatulus</i>	22	46,05	74,7	0	0	1	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Desmodesmus intermedius</i>	6	12,55	7,08	0	0	1	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Scenedesmus obliquus</i>	6	12,55	7,08	0	0	1	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Scenedesmus verrucosus</i>	10	83,73	26,2	0	0	1	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Schroederia setigera</i>	NA	NA	NA	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	P	A
<i>Selenastrum rinoi</i>	56	117,2	36,48	0	1	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Sorastrum americanum</i>	5,1	33,34	59,65	0	0	1	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Stichococcus pelagicus</i>	38	477,28	502,4	0	0	0	0	1	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Tetrallantos lagerheimii</i>	4	8,37	25,12	0	0	1	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Tetrastrum triangulare</i>	5	65,41	78,5	0	0	1	0	0	0	1	1	A	A	A	A	A
<i>Westella botryoides</i>	4	33,49	50,24	0	0	1	1	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Anabaena sp1</i>	6	113,04	113,04	1	0	0	0	1	0	1	1	A	P	A	A	P

<i>Chroococcus minimus</i>	34	71,06	213,52	0	1	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Chroococcus minor</i>	6	113,04	113,04	0	1	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Chroococcus minutus</i>	2	4,18	12,56	1	1	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Microcystis flos-aquae</i>	100	209	628	1	1	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	P
<i>Oscillatoria</i> sp1	102	1.281,12	1.306,24	0	0	0	0	1	0	0	1	A	A	A	A	P
<i>Pseudanabaena limnetica</i>	4,66	14,63	35,54	0	0	0	0	1	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Pseudanabaena moniliformis</i>	79	558,13	758,31	0	0	0	0	1	0	0	1	A	A	A	A	P
<i>Romeria gracilis</i>	20	62,8	131,88	1	0	0	0	1	0	1	0	A	A	A	A	P
<i>Spirulina subtilissima</i>	14	43,96	94,2	0	0	0	0	1	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Cryptomonas erosa</i>	11	368,42	108,33	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	P	P	A
<i>Cryptomonas marssonii</i>	14	359	86,88	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	P	P	A
<i>Cryptomonas</i> sp1	13	333,36	85,74	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	P	P	A
<i>Cryptomonas</i> sp2	14	263,75	64,98	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	P	P	A
<i>Chrysococcus punctiformis</i>	8	150,71	60,16	1	0	0	0	0	0	0	1	P	A	P	P	A
<i>Dinobryon crenulatum</i>	12	401,91	109,57	1	1	0	0	0	0	0	1	A	A	P	P	A
<i>Dinobryon divergens</i>	24	452,15	75,64	1	1	0	0	0	0	0	1	A	A	P	P	A
<i>Dinobryon sertularia</i>	18	339,11	68,92	1	1	0	0	0	0	0	1	A	A	P	P	A
<i>Aulacoseira granulata</i>	37	1.045,62	753,6	0	0	0	0	1	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Aulacoseira italica</i>	8	157	164,85	0	0	0	0	1	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Aulacoseira</i> sp1	50	157	320,28	0	0	0	0	1	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Aulacoseira</i> sp2	12	150,72	175,85	0	0	0	0	1	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Aulacoseira</i> sp3	70	1.978,2	1375,32	0	0	0	0	1	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Aulacoseira</i> sp4	22	276,32	301,44	0	0	0	0	1	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Urosolenia</i> sp1	42	527,52	552,64	1	0	0	0	0	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Urosolenia</i> sp2	46	3611	1.601,4	1	0	0	0	0	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Urosolenia</i> sp3	64	3.215,36	1.708,16	1	0	0	0	0	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Eunotia</i> sp1	84	2.769,48	2.176,02	1	0	0	0	0	0	1	0	P	A	A	A	A

<i>Eunotia</i> sp2	30	565,2	433,32	1	0	0	0	0	0	1	0	P	A	A	A	A
<i>Eunotia</i> sp3	108	1.526,04	1.314,09	1	0	0	0	0	0	1	0	P	A	A	A	A
<i>Eunotia</i> sp4	44	1.105,28	766,16	1	0	0	0	0	0	1	0	P	A	A	A	A
<i>Eunotia</i> sp5	108	678,24	866,64	1	0	0	0	0	0	1	0	P	A	A	A	A
<i>Eunotia</i> sp9	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	0	1	0	P	A	A	A	A
<i>Eunotia</i> sp10	36	1.526,04	960,84	1	0	0	0	0	0	1	0	P	A	A	A	A
<i>Eunotia</i> sp11	76	3.340,96	1.504,06	1	0	0	0	0	0	1	0	P	A	A	A	A
<i>Frustulia</i> sp1	60	1.380,97	796,65	1	0	0	0	0	1	1	1	P	A	A	A	A
<i>Geissleria</i> sp1	28	791,28	460,02	1	0	0	0	0	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Kobayasiella</i> sp1	21,32	106,69	149,33	1	0	0	0	0	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Nupela</i> sp1	28	791,28	456,88	1	0	0	0	0	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Sellaphora densistriata</i>	26,05	888,3	701,21	1	0	0	0	0	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Sellaphora</i> sp1	26	624	568	1	0	0	0	0	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Surirella</i> sp1	80	10.048	6.088,8	1	0	0	0	0	0	0	1	P	A	A	A	A
<i>Staurosira</i> sp1	40	1.256	1.522,2	1	0	0	0	0	1	1	0	P	A	A	A	A
<i>Tabellaria</i> sp1	14	56	120	0	0	0	0	0	1	1	0	P	A	A	A	A
<i>Peridinium anglicum</i>	10	188,4	226,08	1	0	0	0	0	0	1	0	A	A	P	P	A
<i>Peridinium</i> sp1	8	150,71	226,08	1	0	0	0	0	0	1	0	A	A	P	P	A
<i>Peridinium umbonatum</i>	17,7	2.763,6	1.105,44	1	0	0	0	0	0	1	0	A	A	P	P	A
<i>Euglena limnophila</i>	65,1	2.269,3	1.361,58	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	P	A
<i>Euglena polymorpha</i>	45	1.782,3	1.069,38	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	P	A
<i>Euglena splendens</i>	65,6	6.184,6	2.473,84	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	P	A
<i>Euglena</i> sp1	28	1.491,49	663,32	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	P	A
<i>Phacus pleuronectes</i>	42,5	2957	2365,6	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	P	A
<i>Strombomonas deflandre</i>	24	3.751,24	2.009,6	1	0	0	0	0	0	1	0	A	A	A	P	A
<i>Strombomonas</i> sp1	11	368,42	108,33	1	0	0	0	0	0	1	0	A	A	A	P	A
<i>Trachelomonas volvocina</i>	9	169,55	60,84	1	0	0	0	0	0	1	0	A	A	A	P	A

<i>Closterium aciculare</i>	126	1.055,03	1.582,56	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Closterium acutum</i>	8	66,98	100,48	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Closterium gracile</i>	131,9	2.025,2	2.835,28	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Closterium parvulum</i>	30	392,49	471	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Cosmarium crenulatum</i>	54	27.129,58	6.028,8	1	0	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Cosmarium cucumis</i>	16	3.077,18	2.461,76	1	0	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Cosmarium depressum</i>	16	1.339,72	1.004,8	1	0	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Cosmarium difficile</i>	13	1.088,52	1.004,8	1	0	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Desmidium pseudostreponema</i>	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	0	1	1	A	A	A	A	A
<i>Docidium undulatum</i>	94	16.602,75	4.780,65	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Hyalotheca mucosa</i>	15	2.307,9	967,12	0	0	0	0	1	0	1	0	A	A	A	A	A
<i>Pleurotaenium trabecula</i>	NA	NA	NA	1	0	0	0	1	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Staurastrum chaetoceras</i>	19,05	2.632,57	51,02	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Staurastrum pseudopelagicum</i>	12	753,39	301,44	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Staurastrum quadrinotatum</i>	30	12.308,79	1.406,72	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Staurastrum rotula</i>	34	7.259,67	1.067,6	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Stauroidesmus cuspidatus</i>	24	2.411,51	904,32	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Stauroidesmus dejectus</i>	18,1	1.559,8	623,92	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Stauroidesmus mamillatus</i>	17	447,8	2.328,56	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Stauroidesmus phimus</i>	42	12.001,07	1.846,32	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Stauroidesmus triangularis</i>	3	24,7	133,38	1	0	0	0	0	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Teilingia excavata</i>	10,6	270,34	240,72	0	0	0	0	1	0	0	1	A	A	A	A	A
<i>Xanthidium sp1</i>	16,66	3.578,86	2.577,8	1	0	0	0	0	0	1	0	A	A	A	A	A

Tabela 2S – Frequência relativa para os traços funcionais e seus respectivos estados nas lagoas de inundação avaliadas. Os traços foram ponderados de acordo com a densidade das espécies (expressa em ind.ml⁻¹) presentes em cada local (Ver detalhes na secção métodos). Os códigos utilizados para nomear os traços são: MDL (máxima dimensão linear), Biovol (biovolume), AS (superfície), UN (unicelular), CO (colônia), CE (cenóbio), SC (sincenóbio), FI (filamento), CA (cadeias), PM (presença de mucilagem), AM (ausência de mucilagem), SI (demanda por sílica), HT (heterócito), MX (mixotrofia), FLA (flagelo), ART (aerótopos). O código “L” indica a lagoa avaliada.

	Forma biológica								Mucilagem							
	MDL	Biovol	AS	UN	CO	CE	SC	FI	CA	PM	AM	SI	HT	MX	FLA	ART
L1	7.014	125.889	117.178	251	24	35	0	16	0	101	238	35	0	0	0	30
L2	6.558	37.396	51.346	200	24	4	0	44	0	17	224	9	0	49	49	12
L3	2.922	62.356	40.744	88	20	0	0	10	0	36	67	10	0	36	36	0
L4	2.192	90.771	40.022	106	24	9	0	24	0	43	102	4	0	48	48	4
L5	4.971	199.994	94.786	192	60	0	0	12	0	36	180	24	0	96	108	0
L6	16.284	677.55	389.29	318	22	45	0	261	45	136	558	341	0	11	68	11
L7	12.557	193.337	188.148	102	17	17	0	93	5	28	180	21	0	5	5	83
L8	2.208	46.170	28.359	102	10	22	0	20	0	38	114	0	0	10	15	10
L9	3.275	66.689	49.216	92	0	11	0	34	0	34	69	0	0	11	23	34
L10	6.546	59.439	67.065	165	15	31	0	26	5	47	218	31	0	47	47	0
L11	6.920	100.479	67.224	147	12	24	0	36	0	61	159	24	0	49	61	36
L12	3.959	43.092	38.515	104	31	36	15	52	0	41	135	15	10	41	41	26
L13	3.631	38.329	27.446	96	48	24	0	48	0	36	132	12	0	48	48	36
L14	1.919	40.424	32.854	89	0	0	0	22	0	44	55	22	0	0	11	11
L15	10.441	268.388	205.947	289	12	84	12	24	0	132	385	0	0	132	180	0
L16	2.708	33.453	23.275	112	5	16	5	26	0	32	123	21	0	64	64	0
L17	3.215	46.164	41.998	122	26	15	0	21	0	31	133	15	0	21	21	10
L18	6.599	212.259	88.451	183	25	0	0	36	0	43	150	27	0	86	91	36
L19	1.250	14.206	13.505	41	31	5	0	20	0	31	52	5	5	10	15	5

L20	4.444	84.800	64.845	120	24	36	12	24	0	84	144	36	12	24	24	12
L21	2.793	149.666	69.721	93	5	21	5	0	0	27	115	5	0	10	10	0
L22	5.219	112.97	103.495	156	27	27	0	33	0	61	190	16	5	39	55	5
L23	6.308	76.239	73.438	111	44	16	5	33	0	67	150	22	0	22	27	22
L24	13.324	157.732	161.854	107	22	21	5	108	5	37	205	33	0	17	17	92
L25	5.374	98.787	74.408	131	38	16	0	27	0	65	137	38	0	38	38	16
L26	2.966	41.296	34.965	127	15	10	0	21	5	37	127	15	0	53	53	10
L27	4.216	68.02	52.016	146	48	10	0	16	0	81	162	16	5	48	54	5
L28	5.002	89.603	83.611	178	22	44	0	11	5	72	229	27	0	39	39	0
L29	3.519	80.251	42.396	166	27	22	0	27	0	44	188	11	5	88	88	16

Medindo e mapeando as incertezas dos índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas

Karine Borges Machado¹; Fabrício Barreto Teresa¹, João Carlos Nabout^{1*}

¹Universidade Estadual de Goiás - UEG, Unidade Universitária de Ciências Exatas e Tecnológicas - UnUCET. BR 153, n° 3.105, CEP 75132-903. Anápolis, Goiás, Brasil.

*Autor para correspondência: joao.nabout@ueg.br

As citações e referências deste artigo foram formatadas de acordo com as normas do periódico "Natureza & Conservação".

Resumo

Diversas incertezas surgem quando se trata de expressar a diversidade funcional das comunidades biológicas utilizando índices baseados em dendrogramas. Estas geralmente envolvem questões metodológicas ou ainda a definição sobre qual índice utilizar. Este estudo utilizou uma abordagem capaz de detectar a variação dos índices de diversidade funcional e de seus métodos de ligação em um contexto espacial. Foram calculados quatro índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas (i.e. RGF - Riqueza de Grupos Funcionais; FD - Diversidade Funcional; MPD – Distância Média entre Pares de Espécies; MNTD – Distância Média do Táxon mais Próximo) utilizando sete métodos de ligação distintos. Em seguida, foram quantificadas e mapeadas as incertezas quanto a sua utilização ao longo de um gradiente amostral. Além disso, verificou-se como os índices e métodos de ligação respondem as variáveis ambientais mensuradas em escala local e de paisagem. Os valores obtidos para os índices são distintos entre si dentro de uma mesma comunidade. Porém não foi detectado um padrão de variação ao longo das unidades amostrais. Os índices também estão associados a variáveis ambientais distintas, sendo que o maior poder preditivo foi obtido para MPD e MNTD. Por outro lado, não foram constatadas diferenças entre os métodos de ligação. Estes resultados indicam que o método de ligação não traz interferências significativas para o valor de diversidade funcional, porém uma atenção especial deve ser dedicada à escolha do índice.

Palavras – Chave: FD, fitoplâncton, MNTD, MPD, RGF, traços funcionais.

Abstract

Several uncertainties arise when it comes to expressing the functional diversity of biological communities using indices based on dendrograms. These usually involve methodological issues or the definition of which indice using. In this study, we used an approach to detect the variation of functional diversity indices and their linkage methods in a spatial context. We calculated four functional diversity indices based on dendrograms (i.e. RGF - Functional Groups Richness; FD - Functional Diversity; MPD - Average Distance between Pairs of Species; MNTD - Average Distance from the Nearest Taxon) using seven different linkage methods. We quantified and mapped the uncertainties about its use over a sample gradient. Furthermore, it has verified how indices and linkage methods respond to environmental

variables measured on a local and landscape scale. The values for the indices are distinct from one another within the same community. However, was not detected a pattern of variation along the sampling units. The indices are also associated with different environmental variables, with the greatest predictive power was obtained for MPD and MNTD. Moreover, differences were not found among the linkage methods. These results indicate that the linkage method does not bring significant interference for the functional diversity value, but special attention should be dedicated to the choice the indice.

Keywords: FD, functional traits, MNTD, MPD, phytoplankton.

Introdução

A diversidade funcional apresenta-se como um importante atributo das comunidades biológicas (Mason et al. 2005), capaz de prever a dinâmica dos ecossistemas bem como os fatores que podem afetar a sua estabilidade (Petchey & Gaston 2006). Amplamente definida como a variabilidade de traços funcionais existentes em uma comunidade (Tilman 2001), a diversidade funcional tem ganhado destaque na literatura científica (Schleuter et al. 2010), sendo que um número cada vez maior de índices tem sido desenvolvidos (e.g. Walker et al. 1999; Heemsbergen et al. 2004; Petchey & Gaston 2002, Botta-Dukát 2005; Villegér et al. 2008; Laliberté & Legendre 2010), procurando resumir a variação nos traços dos organismos (Flynn 2009).

De acordo com Mason et al. (2005) a diversidade funcional pode ser dividida em três facetas distintas: riqueza, uniformidade e divergência funcional. Os índices que expressam riqueza geralmente indicam o quanto do nicho é ocupado pelas espécies enquanto os índices de uniformidade e divergência apontam como este espaço é preenchido (Schleuter et al. 2010). Estas três facetas são complementares (Mouchet et al. 2010) e permitem desvendar com maior clareza os processos que ligam a biodiversidade ao funcionamento dos ecossistemas (Villegér et al. 2008). Existem varias opções de índices quando se trata de expressar a riqueza funcional das comunidades. Estes podem estar baseados em matrizes de distância (e.g. FAD, Walker et al. 1999; MFAD, Heemsbergen et al. 2004), dendrogramas funcionais (e.g. RGF, Walker 1992; FD, Petchey & Gaston 2002; MPD e MNTD, Webb 2000) ou ainda no volume ocupado num espaço funcional multidimensional (e.g. FRic, Villegér et al. 2008). Entretanto, um dos mais utilizados (e.g. Laliberté et al. 2010; Carvalho & Tejerina-Garro 2014; Hidasi-Neto et al. 2012; Rodríguez & Ojeda 2014; Dunk et al. 2013) e ao mesmo tempo discutido (ver Podani & Schmera 2006; Petchey & Gaston 2007; Podani & Schmera 2007; Mouchet et al. 2008) têm sido os baseados em dendrogramas.

A forma mais simples de calcular a diversidade funcional consiste na Riqueza de Grupos Funcionais (RGF) existentes em uma comunidade (Cianciaruso et al. 2009). Anteriormente, esta mensuração era realizada utilizando medidas categóricas (e.g. Tilman et al. 1997; Hooper & Vitousek 1997; Hector et al. 1999). Entretanto, a RGF também pode ser estimada a partir dos traços funcionais dos organismos, sendo que espécies com traços similares são agrupadas dentro de um mesmo grupo funcional (Petchey & Gaston 2006). Deste modo, a similaridade funcional entre as espécies pode ser obtida por meio de uma matriz de distância, e convertida em um dendrograma através de um método de ligação (Ricota 2005). Em seguida, um ponto de corte no dendrograma é definido, a fim de determinar o quão similar devem ser as espécies para que estas sejam agrupadas dentro de um mesmo grupo funcional (Cianciaruso et al. 2009).

Outros métodos contínuos de avaliação da diversidade funcional baseada em dendrogramas foram desenvolvidos ao longo do tempo, muitos deles derivados do cálculo de diversidade filogenética (Pavoine & Bonsall 2011). O índice FD (Diversidade Funcional; Petchey & Gaston 2002) consiste na soma do comprimento dos braços de um dendrograma gerado a partir de uma matriz de distância dos traços funcionais. O MPD (Distância Média entre Pares de Espécies; Webb 2000) é dado como a média da distância entre os pares de espécies que compõem uma comunidade. Por outro lado, o MNTD (Distância Média do Táxon mais Próximo; Webb 2000) equivale à distância média da espécie mais próxima em um dendrograma funcional.

Calcular a diversidade funcional com base em dendrogramas exige três passos metodológicos: a formação de uma matriz de distância a partir dos traços funcionais das espécies, a escolha de um método de ligação e a construção do dendrograma funcional (Petchey & Gaston 2006). Estas questões por si só podem gerar variações nos índices, uma vez que os resultados obtidos podem ser sensíveis aos diferentes passos metodológicos utilizados na construção do dendrograma (Poss et al. 2009). Entretanto, outro tipo de incerteza ainda pode ser incluída durante a mensuração da diversidade funcional, tal como qual índice escolher diante das inúmeras opções disponíveis na literatura (e.g. RFG, FD, MPD e MNTD).

Alguns estudos já foram conduzidos comparando o desempenho dos índices de riqueza funcional (ver Petchey et al. 2004 para comparações entre FD e FAD; Schmera et al. 2009 para comparações entre FAD e MFAD). Entretanto, nenhum deles esteve voltado exclusivamente para índices baseados em dendrogramas. Além disso, ainda não existe um consenso sobre qual a melhor forma para mensurar a diversidade funcional (Flynn et al. 2009) e a relação entre os diferentes índices não estão claramente estabelecidas (Mouchet et al.

2010). Do mesmo modo, as discussões metodológicas sobre dendrogramas são amplas (Podani & Schmera 2006; Petchey & Gaston 2007; Podani & Schmera 2007) apesar de não existir uma regra geral para a sua construção (Mouchet et al. 2008).

Neste contexto, este estudo utilizou uma abordagem metodológica procurando detectar as incertezas entre índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas. Esta abordagem está fundamentada na decomposição espacial da soma dos quadrados para quatro índices de diversidade funcional e para sete métodos de ligação, obtidos utilizando dados de comunidades fitoplanctônicas de lagoas marginais do Brasil central. Deste modo, buscou-se responder as seguintes questões: i. existe variação nos valores obtidos para a diversidade funcional dentro de uma mesma comunidade? ii. Se sim, o quanto desta variação é atribuída aos índices e aos métodos de ligação? iii. Esta variação ocorre ao longo de um contexto espacial? iv. As fontes de incerteza dos índices e métodos de ligação são determinadas por variações na riqueza de espécies ou variáveis ambientais?

Métodos

Conjunto de dados (espécies e características ambientais)

Foram amostradas 29 lagoas de inundação situadas ao longo de 500 km do médio rio Araguaia e quatro importantes tributários (rio Crixás, rio das Mortes, rio Vermelho e rio Cristalino) (Figura 1). As lagoas estão distribuídas entre os estados de Goiás, Tocantins e Mato Grosso (14°72'86" a 10°54'73" S e 51°03'57" a 50°55'22" W). As coletas foram realizadas em janeiro de 2012 durante o período de águas altas. As lagoas representam 29 comunidades que variam quanto à riqueza de espécies fitoplanctônicas (6 a 23 espécies). Além disso, são heterogêneas quanto às características limnológicas (ver detalhes em Machado et al. 2015).

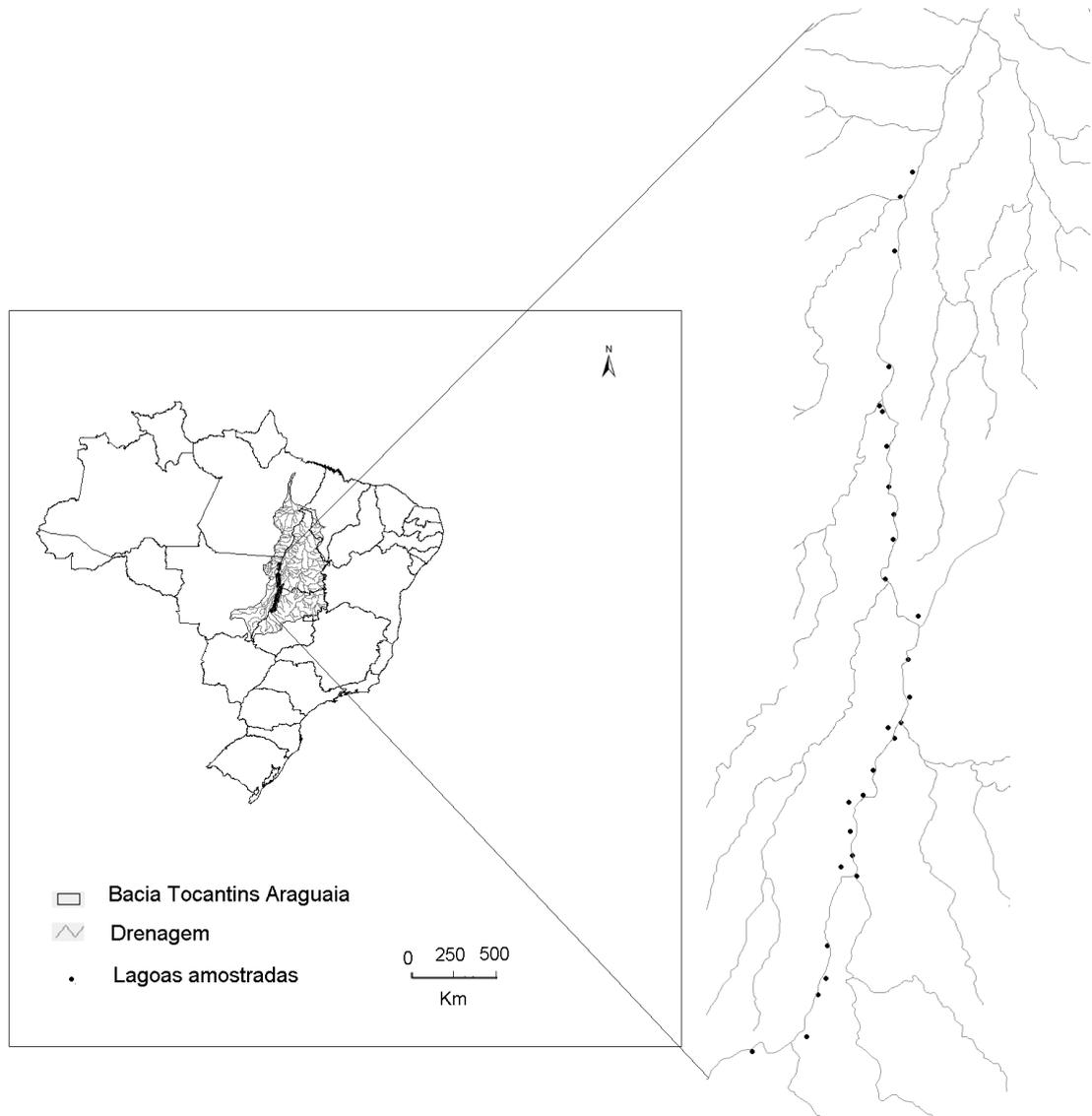


Figura 1 – Bacia hidrográfica Tocantins Araguaia. Os pontos indicam a localização das lagoas de inundação amostradas ao longo do médio Araguaia e tributários.

O fitoplâncton foi coletado na subsuperfície de água, armazenado em frascos escuros e fixados com lugol acético modificado (Vollenweider 1974). A identificação foi realizada até o menor nível taxonômico possível. Foram mensurados 10 traços funcionais (Weitoff 2003; Kruk et al. 2010) para as 115 espécies de fitoplâncton encontradas na região (Tabela 1). Estas características foram obtidas utilizando literatura específica, consulta a banco de dados e especialistas (para os traços forma biológica, mucilagem, demanda por sílica, heterócito, mixotrofia, flagelos e aerótopos) ou ainda durante a triagem das amostras (para os traços máxima dimensão linear, superfície do indivíduo e biovolume do indivíduo). A superfície e o biovolume dos indivíduos foram estimados utilizando as equações descritas em Hillebrand et al. (1999).

Tabela 1 – Traços funcionais do fitoplâncton utilizados para calcular os índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas de acordo com os sete métodos de ligação. Os traços classificados como categóricos indicam que as espécies podem ser enquadradas simultaneamente em mais de uma categoria. MDL: Máxima Dimensão Linear; AS: Superfície do Indivíduo; P: Presença; A: Ausência.

Traço	Tipo	Categorias/ estado do traço funcional
MDL	Quantitativo	μm
AS	Quantitativo	μm^3
Biovolume	Quantitativo	μm
Forma biológica	Categórico	Unicelular – colônia – cenóbio – sincenóbio - filamento - cadeias
Demanda por sílica	Nominal	Presença - ausência
Heterócito	Nominal	Presença - ausência
Mixotrofia	Nominal	Presença - ausência
Aerótopos	Nominal	Presença - ausência
Flagelos	Nominal	Presença - ausência
Mucilagem	Categórico	P/ mucilagem – A/ mucilagem

Foram utilizadas seis variáveis ambientais em escala local e três em escala de paisagem. Os dados locais foram representados pela transparência, saturação de oxigênio, clorofila-*a*, nitrogênio total, fósforo total e ainda pela somatória da densidade dos grupos zooplânctônicos (i.e. cladóceros, copépodes e rotíferos). Detalhes sobre a amostragem das variáveis limnológicas e do zooplâncton foram descritas em Machado et al. (2015). As variáveis de paisagem foram representadas pelos tipos de cobertura do solo em torno de cada lagoa de inundação. Os dados de cobertura do solo foram obtidos por meio de interpretação de imagens do satélite land Sat TM 5 (30 metros de resolução espacial, orbitas 223/67 a 223/70) disponibilizadas gratuitamente pelo Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE). (<http://www.dgi.inpe.br/CDSR/>). As cenas passaram pelo processo de georreferenciamento e posterior criação de mosaicos com base em imagens Geocover (GLS-Landsat, disponíveis em <http://landsat.usgs.gov/>). Este procedimento foi realizado utilizando o software ERDHAS. Em seguida foi criado um buffer de 10 km em torno de cada lagoa e quantificadas as classes de cobertura do solo (i.e. vegetação nativa, pastagem e agricultura) por meio do programa Arcgis 9.3.

Índices de diversidade funcional e métodos de ligação

Foram utilizados quatro índices distintos de riqueza funcional baseados em dendrogramas. São eles: Riqueza de Grupos Funcionais (RGF); Diversidade Funcional (FD; Petchey & Gaston 2002); Distancia Média entre Pares de Espécies (MPD; Webb 2000) e Distância Média do Táxon mais Próximo (MNTD; Webb 2000). Cada índice foi calculado utilizando sete métodos de ligação aglomerativos (Legendre & Legendre 1998): “*Single Linkage Agglomerative Clustering*” (Single); “*Ward Minimum Variance Method*” (Ward); “*Complete Linkage Agglomerative Clustering*” (Complete); “*Unweighted Arithmetic Average Clustering* (UPGMA); *Weighted Arithmetic Average Clustering* (WPGMA); “*Weighted Centroid Clustering*” (WPGMC) e “*Unweighted Centroid Clustering*” (UPGMC). Em cada comunidade, foram obtidos sete valores para os índices de diversidade funcional de acordo com o método de ligação utilizado (ver Figura 2).

Diversas metodologias já foram propostas para a definição da riqueza de grupos funcionais (RGF), geralmente utilizando as características do ambiente (e.g. Pillar 1999; Pillar & Sosinski Junior 2003). Entretanto, para ser condizente com os demais índices (FD, MPD e MNTD) que não consideram os dados ambientais em seu cálculo, a RGF foi obtida utilizando apenas os traços funcionais dos organismos (e.g. Pla et al. 2012). Deste modo, espécies que apresentaram similaridade funcional maior que 0,70 foram enquadradas em um mesmo grupo. Como os índices possuem diferentes escalas de medida, estes foram padronizados para variar de zero (valor mínimo diversidade funcional) a um (valor máximo de diversidade funcional).

Devido às características matemáticas da matriz de traços funcionais (i.e. traços quantitativos, categóricos e nominais) todos os dendrogramas foram gerados utilizando uma matriz de distância de Gower. Apesar da escolha da matriz de distância também ser apontada como uma causa de incerteza durante o cálculo dos índices de diversidade funcional (ver Mouchet et al. 2008), a distância de Gower é indicada como a melhor opção quando se trata de dados com diferentes escalas ou com valores ausentes (ver Podani & Schmera 2006; Petchey & Gaston 2009). Neste estudo, a matriz de distância de Gower foi construída de acordo com o script proposto por Pavoine et al. (2009). Os índices foram calculados usando os pacotes Vegan, Ade4 e Picante do programa R.

Avaliando e mapeando a variação entre os índices e métodos de ligação

Dois procedimentos foram utilizados para avaliar a incerteza quanto à utilização dos índices de diversidade funcional e seus métodos de ligação (ver Figura 2). Estes são complementares, sendo que o primeiro (procedimento I) permite detectar as variações entre os valores de índices e métodos de ligação em um contexto espacial. Já o segundo (procedimento II), foi utilizado para verificar se os índices e métodos de ligação diferem quanto a suas respostas diante das características ambientais.

Para o procedimento I foram utilizadas duas abordagens metodológicas. Primeiramente uma Análise de Variância (Anova) com dois fatores e sem replicação de dados (Zar 2010), foi realizada com o intuito de detectar a variação entre os índices de diversidade funcional e seus respectivos métodos de ligação ao longo de um gradiente amostral. O Fator A foi representado pelos quatro tipos de índices funcionais, já o fator B pelos sete métodos de ligação. Foram obtidas as soma dos quadrados para os índices (SQI), soma dos quadrados para o método de ligação (SQML), a soma dos quadrados para variação residual (SQR; i.e. parte da variação que não é explicada pelo índice de diversidade funcional e método de ligação), além da variação determinada pelos dois fatores em conjunto (i.e. índice e método de ligação; SQT). Os valores de significância para os componentes A e B foram testados utilizando à estatística F. Esta análise foi conduzida realizando uma decomposição espacial da soma dos quadrados, ou seja, a variação ocasionada pelos índices e métodos de ligação foi determinada em cada uma das unidades amostrais. Deste modo, foi possível mapear a variação entre os índices e métodos de ligação ao longo do médio Araguaia, além de detectar (caso existam) regiões onde a incerteza na utilização dos índices e/ou métodos é maior ou menor. Vale ressaltar, que o termo “variação” mencionado neste estudo é representado simplesmente pela soma dos quadrados obtida para os índices de diversidade funcional e para os métodos de ligação.

Em seguida, foram realizadas regressões lineares entre a riqueza de espécies ($\log x+1$) e a soma dos quadrados obtida para os índices de diversidade funcional (SQI) e para os métodos de ligação (SQML). O intuito desta análise é verificar o quanto da SQI e SQML é explicada pela riqueza de espécies. Entretanto, estas variáveis não apresentaram uma relação linear. Por esta razão, o modelo foi adequado para uma regressão polinomial e a equação da reta ajustada para uma função polinomial de segundo grau.

Para o procedimento II, foram realizadas regressões lineares seguidas pela seleção de modelos utilizando o Critério de Informação de Akaike (AIC, Ver Johnson & Omland 2004). Esta análise foi conduzida procurando verificar se os índices e métodos de ligação são preditos por variáveis ambientais distintas. Para tanto, sempre foram consideradas as variáveis

ambientais obtidas para o melhor modelo, ou seja, aquele que apresentou o menor valor de AIC. As regressões foram realizadas utilizando como variável resposta os valores obtidos para os índices de diversidade funcional de acordo com os métodos de ligação. Já as variáveis preditoras foram formadas pelos dados ambientais em escala local (i.e. transparência, saturação de oxigênio, nitrogênio total, fósforo total, clorofila-a e zooplâncton) e de paisagem (i.e. vegetação nativa, pastagem e agricultura). As regressões e seleção de modelos foram conduzidas utilizando o programa SAM (Rangel et al. 2010)

Os valores de r^2 obtidos para o melhor modelo com base no Critério de Informação de Akaike foram submetidos a uma análise de variância com dois fatores (Zar 2010). Esta análise tem como intuito medir a variação entre os valores de r^2 observados para os índices e métodos de ligação. A variável resposta foi representada pelos valores de r^2 , o fator A pelos quatro tipos de índices e o fator B pelos sete métodos de ligação. Foi obtida a soma dos quadrados para o índice (SQI), soma dos quadrados para o método de ligação (SQML), a soma dos quadrados residual (i.e. parte da variação que não é explicada pelo índice ou método de ligação), além do valor de interação entre os dois fatores. A significância para os fatores A e B foi testada por meio da estatística F e ainda considerando valores de $P < 0,05$.

Em cada análise de regressão foram obtidos os valores de importância para as variáveis ambientais. Esta importância é dada pela soma dos pesos de Akaike (AICwi) para todos os modelos em que a variável ocorreu (ver detalhes em Burhman & Anderson, 2002). Deste modo, as variáveis que aparecem com maior frequência nos melhores modelos (i.e. modelo que apresenta menor valor de AIC) apresentam os maiores valores de importância. A importância das variáveis ambientais para cada um dos índices e seus respectivos métodos de ligação foi utilizada em uma Análise de Componentes Principais (PCA). O intuito desta análise é verificar quais variáveis ambientais estão associadas aos índices e métodos de ligação. O resumo da metodologia utilizada neste estudo está esquematizada na figura 2.

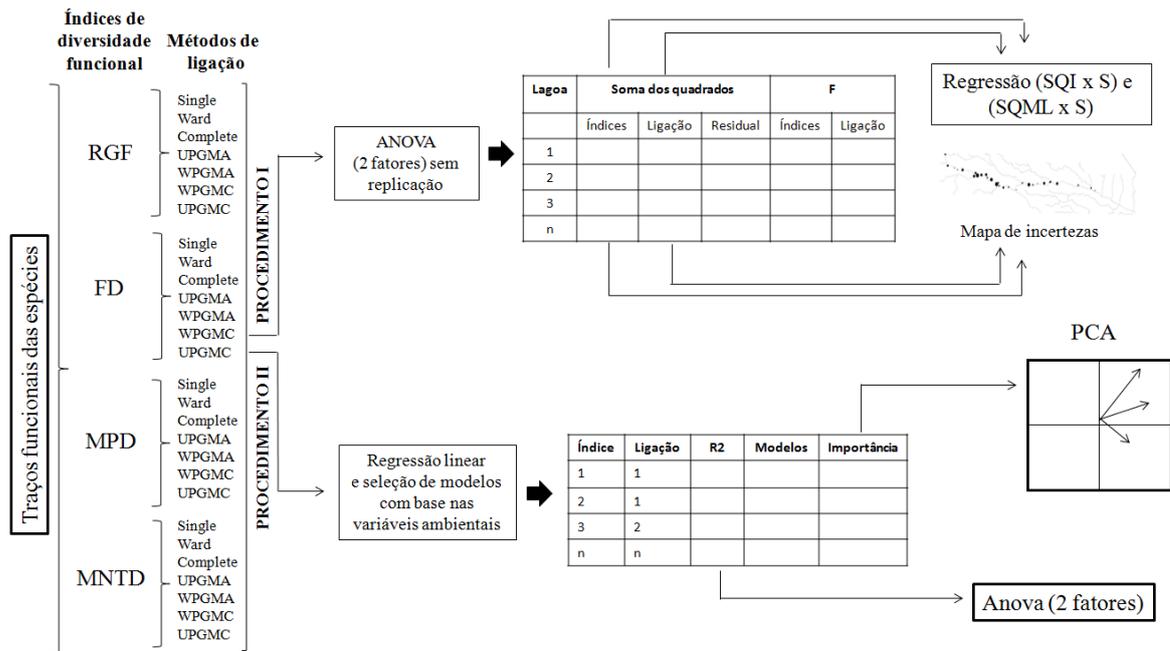


Figura 2 – Representação esquemática da metodologia utilizada para verificar as incertezas quanto à utilização dos índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas e seus métodos de ligação. No procedimento I foram avaliadas as incertezas quanto à utilização dos índices e métodos de ligação em um contexto espacial. No procedimento II foi detectada a variação dos índices e métodos de ligação de acordo com as variáveis ambientais pelas quais são preditos. As siglas utilizadas para designar os índices e os métodos de ligação são: RGF (Riqueza de Grupos Funcionais); FD (Diversidade funcional); MPD (Distância Média entre Pares de Espécies); MNTD (Distância Média do Táxon mais Próximo); Single (*Single Linkage Agglomerative Clustering*), Ward (*Ward Minimun Variance Method*), Complete (*Complete Linkage Agglomerative Clustering*), UPGMA (*Unweighted Arithmetic Average Clustering*), WPGMA (*Weighted Arithmetic Average Clustering*), WPGMC (*Weighted Centroid Clustering*) e UPGMC (*Unweighted Centroid Clustering*). SQI indica a soma dos quadrados dos índices; SQML a soma dos quadrados dos métodos de ligação, S a riqueza de espécies e PCA análise de componentes principais.

Resultados

A Anova de dois fatores sem replicação aplicada aos índices de diversidade funcional e aos métodos de ligação indica que os valores de RGF, FD, MPD e MNTD são distintos entre si para a maior parte das lagoas avaliadas (com exceção de três lagoas). Entretanto, não foram observadas diferenças significativas entre os métodos de ligação (Figura 3).

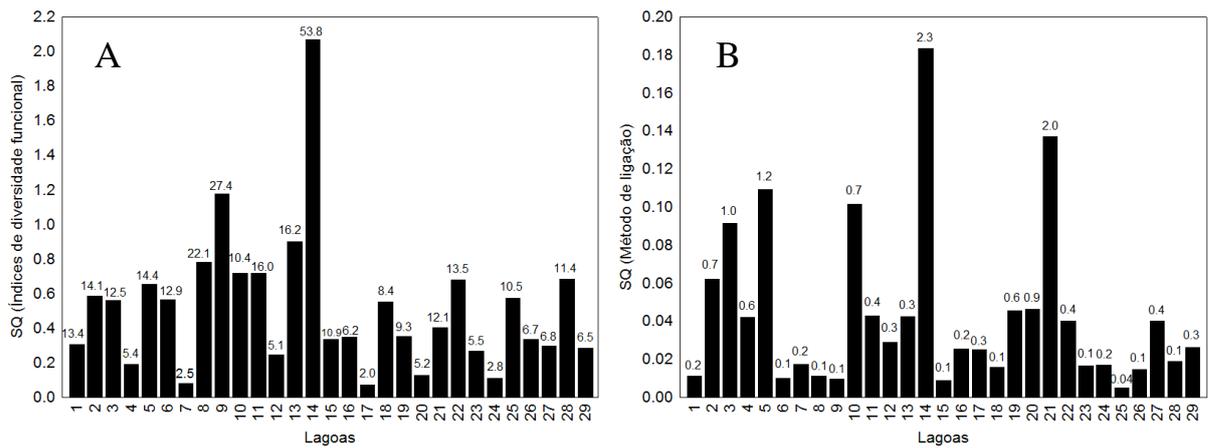


Figura 3 – Valores obtidos para a soma dos quadrados (SQ) da Anova de dois fatores sem replicação realizada entre os índices de diversidade funcional (A) e entre os métodos de ligação (B). Os números acima de cada barra indicam o valor de F (valores críticos de $F_{5\%}$ para os índices de diversidade funcional= 3,18 e para o método de ligação=6,18).

Apesar dos valores distintos observados para os índices de diversidade funcional dentro de uma mesma comunidade, não foi encontrado um padrão de variação ao longo das 29 unidades amostrais (Figura 4; Figura 1S material suplementar), ou seja, não foi possível identificar regiões geográficas (i.e. conjuntos de lagoas) onde a incerteza na utilização dos índices é maior ou menor. Além disso, foi encontrada uma relação entre a riqueza de espécies e a SQI ($R^2_{adj}=0,83$; $P<0,001$) para o modelo de regressão polinomial (Figura 5; Figura 2S material suplementar).

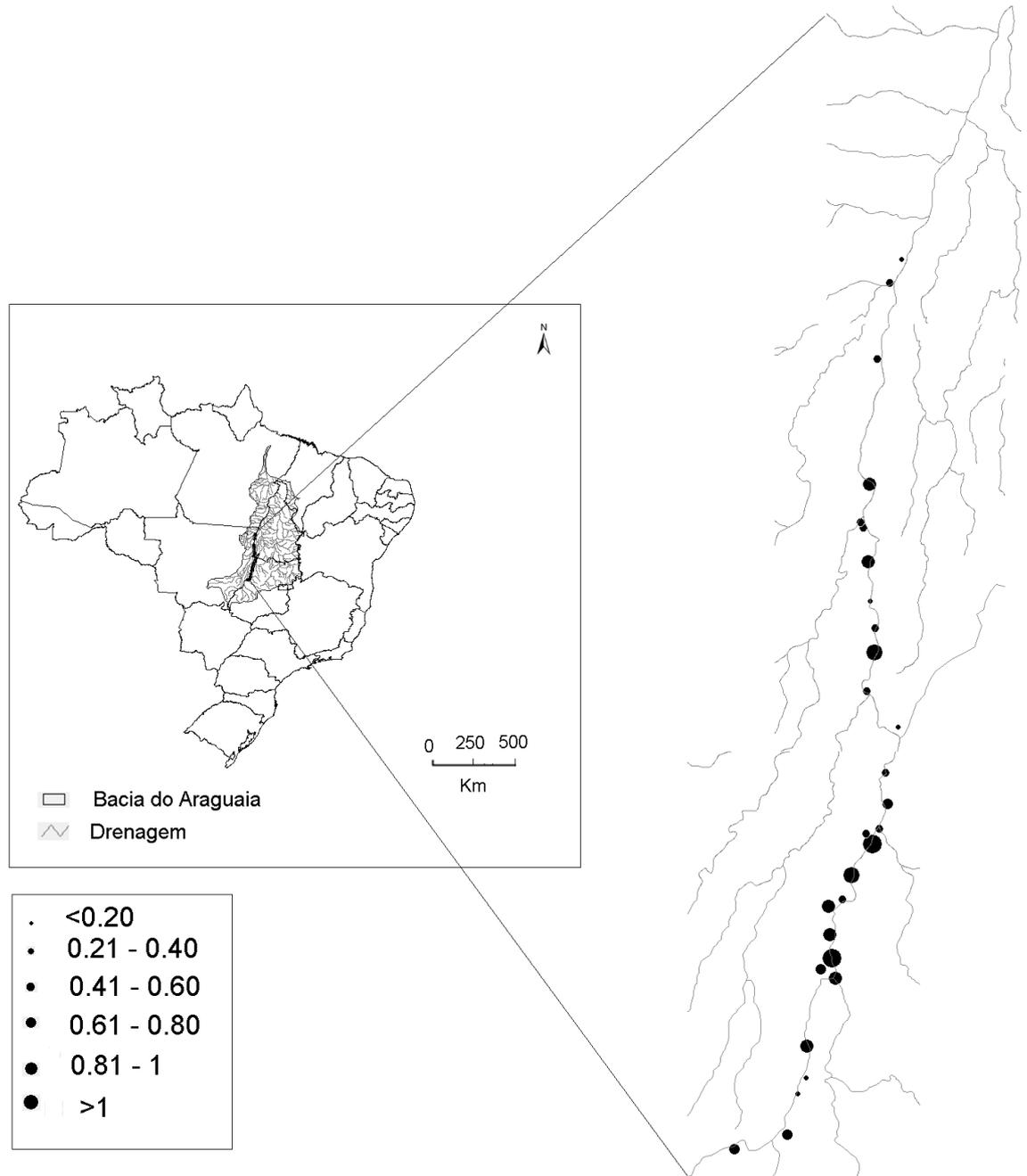


Figura 4 – Variação encontrada entre os quatro índices de diversidade funcional ao longo das unidades amostrais. O tamanho dos pontos indica o valor obtido para a soma dos quadrados dos índices.

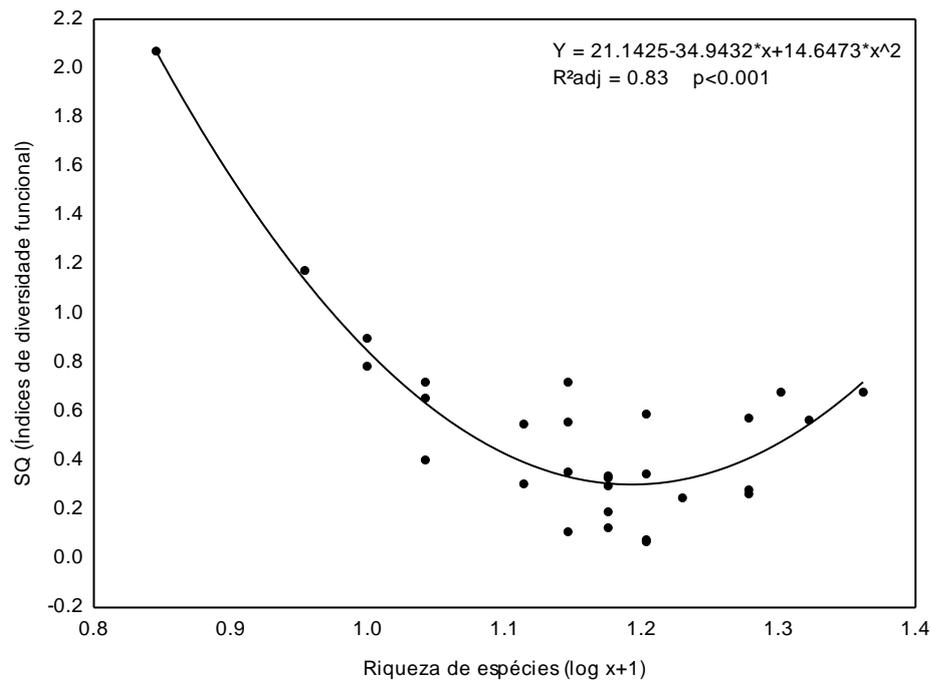


Figura 5 – Análise de regressão polinomial de segundo grau realizada entre a soma dos quadrados (SQ) obtida para os índices de diversidade funcional e a riqueza de espécies ($\log x+1$).

De acordo com a Anova de dois fatores realizada para os valores de r^2 obtidos para o melhor modelo do Critério de Informação de Akaike, constatou-se que os índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas respondem de forma diferente as variáveis ambientais testadas. Entretanto, esta variação não foi observada para o método de ligação. Além disso, verificou-se que os índices RGF e FD apresentam os menores valores de r^2 enquanto MPD e MNTD possuem os maiores valores (Figura 6).

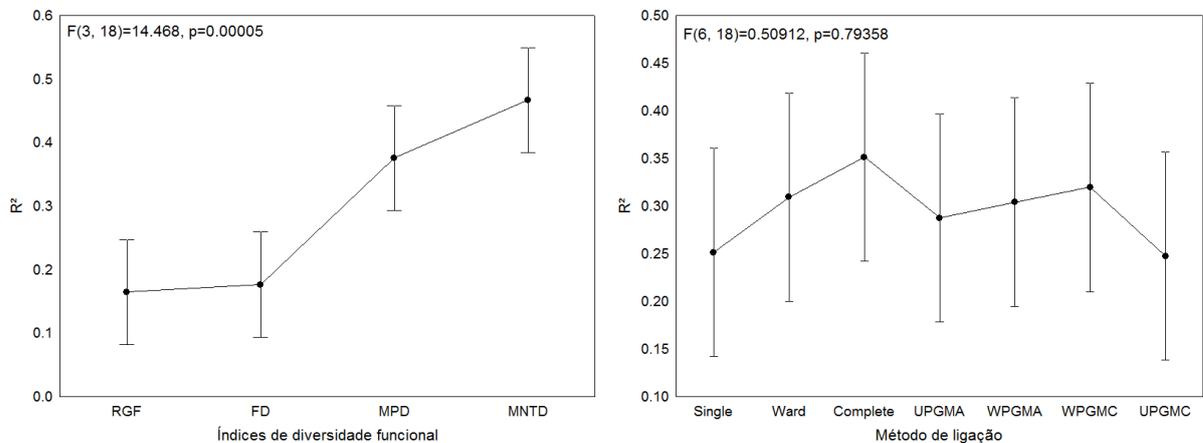


Figura 6 – Variação encontrada para os valores de r^2 obtidos por meio do Critério de Informação de Akaike entre os índices de diversidade funcional e os métodos de ligação. As barras verticais indicam um intervalo de confiança de 95%.

O primeiro e segundo eixo da PCA aplicada à importância das variáveis ambientais para cada um dos índices de diversidade funcional explicaram juntos 67% da variação dos dados. Foi possível observar a formação de três grupos distintos de índices em relação às variáveis ambientais (Figura 7). O primeiro grupo é formado pelo MNTD, o segundo pelo MPD e o terceiro pelos índices RGF e FD em conjunto. O índice MNTD esteve principalmente associado aos tipos de cobertura do solo, nitrogênio total, transparência, clorofila-*a* e zooplâncton enquanto o índice MPD ao fósforo total e a saturação de oxigênio. Por outro lado, os índices RGF e FD não estiveram diretamente relacionados a nenhuma variável ambiental específica. Além disso, os métodos de ligação para os índices MPD e MNTD apresentaram-se mais sensíveis em relação às variáveis ambientais quando comparados aos índices RGF e FD.

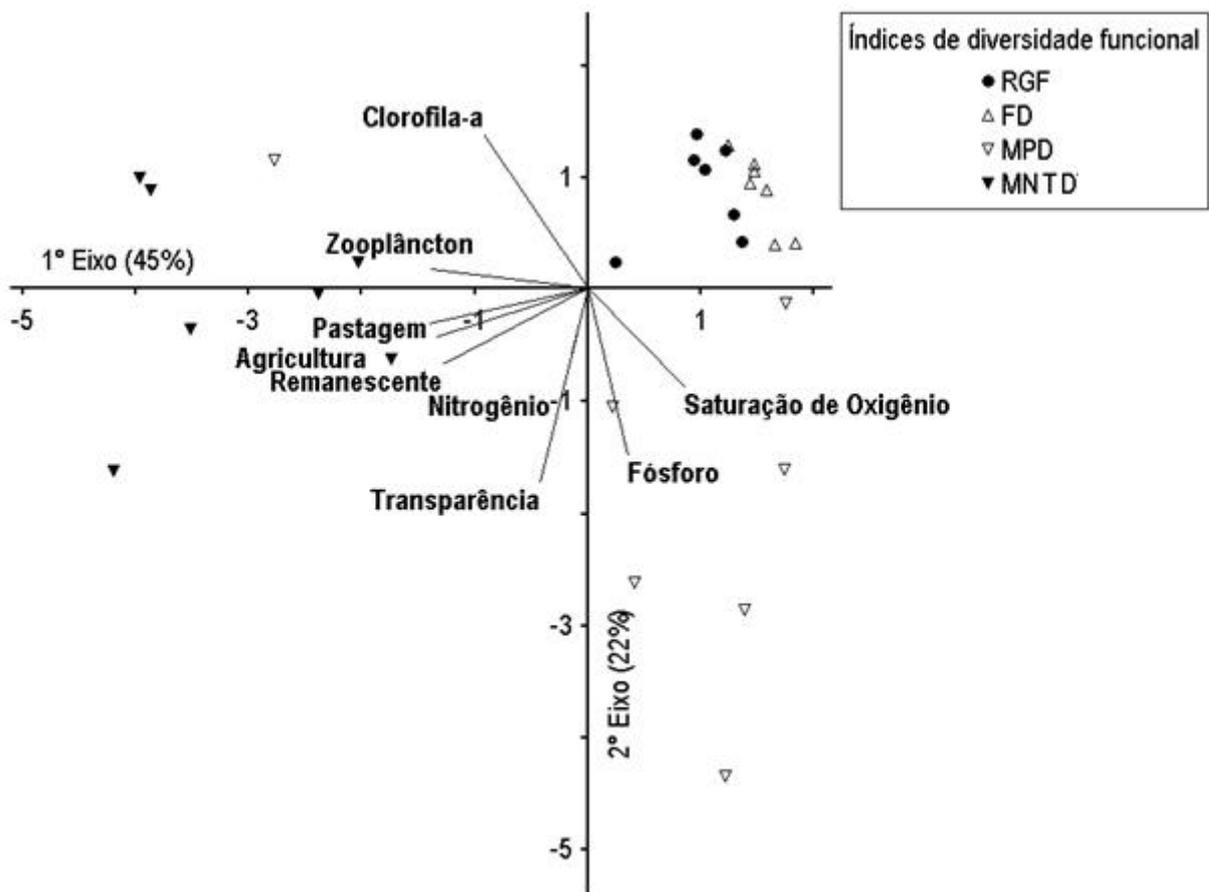


Figura 7 – Análise de componentes principais (PCA) aplicada à importância das variáveis ambientais para os índices de diversidade funcional e seus respectivos métodos de ligação.

Discussão

A busca por esclarecer incertezas quanto à utilização de abordagens metodológicas é um tema atual e relevante dentro da ecologia. Estas existem na escolha de modelos bioclimáticos (Heikkinen et al. 2006) e de distribuição de espécies (Marmion et al. 2009; Tessarolo et al. 2014); estimadores de riqueza (Brose et al. 2003; Foggo et al. 2003); índices de diversidade beta (Anderson et al. 2011) e de diversidade funcional (e.g. Petchey et al. 2004; Schmera et al. 2009; Mouchet et al. 2010), entre outros. Este estudo utilizou uma abordagem que particiona a variação entre os índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas e seus métodos de ligação e ainda permite avaliar as incertezas quanto a sua utilização em um contexto espacial. Esta metodologia já foi utilizada em estudos de distribuição de espécies e modelos de nicho (ver Diniz-Filho et al. 2009). Entretanto, ainda não havia sido aplicada para índices de diversidade funcional, incluindo os que são calculados via construção de um dendrograma.

Os resultados obtidos neste estudo indicam que existem diferenças entre os valores dos índices de diversidade funcional mensurados para uma mesma comunidade e que estes também são preditos por variáveis ambientais distintas. Várias questões são apontadas para que uma medida de diversidade biológica seja considerada como eficiente. Estas incluem a monotonicidade de espécies (i.e. a diversidade não pode ser reduzida com a adição de uma nova espécie; Solow & Polasky 1994), geminação (i.e. a diversidade não pode aumentar com a adição de espécies redundantes; Weitzman 1992) e monotonicidade na distância (i.e. a diversidade não pode reduzir com um aumento na distância entre as espécies; Solow & Polasky 1994). Diversos estudos indicam como os índices RGF, FD, MPD e MNTD se comportam quanto a estes três requisitos básicos (Petchey & Gaston 2006; Ricotta 2005; Villegér et al. 2008) e ainda revelam as vantagens e desvantagens quanto a sua utilização (Petchey & Gaston 2006; Cianciaruso et al. 2009; Petchey et al. 2009; Sobral & Cianciaruso 2012).

As diferenças entre os valores de índices para uma mesma comunidade provavelmente ocorrem devido às abordagens metodológicas contidas em seu cálculo, já que todos foram conduzidos utilizando o mesmo conjunto de traços funcionais (Petchey et al. 2004). Apesar de todos os índices serem calculados via construção de um dendrograma, RGF considera a riqueza de grupos funcionais, FD o comprimento dos braços do dendrograma (Petchey & Gaston 2002), MPD a distância média entre pares de espécies (Webb 2000) e MNTD a distância média do táxon mais próximo (Webb 2000). Variações entre índices (incluindo índices de riqueza, uniformidade e divergência) já foram constatadas em estudos que relacionam à diversidade funcional a produtividade dos ecossistemas (Petchey et al. 2004);

processos de montagem das comunidades (Aiba et al. 2013; Mouchet et al. 2010) ou ainda gradientes ambientais (Manson et al. 2013). Neste sentido, os resultados reforçam as discussões já existentes na literatura e confirmam as incertezas quanto à escolha dos índices baseados em dendrogramas.

Apesar do método de ligação ser apontado como uma das causas de variação nos dendrogramas (Merigot et al. 2010), o mais relevante é avaliar se uma mesma comunidade pode apresentar diferentes valores para um mesmo índice (e.g. diferentes valores de FD) devido ao método de ligação utilizado (Petchey & Gaston 2009). Neste estudo, verificou-se que o método de ligação não afeta o valor da diversidade funcional para nenhum dos índices calculados. Deste modo, as diferenças entre os métodos de ligação podem não ser suficientes para modificar os padrões gerais de diversidade funcional (Petchey & Gaston 2009), sendo que o critério mais importante é avaliar a escolha do índice.

Por outro lado, quando se trata de prever a associação da diversidade funcional com as variáveis ambientais, a decisão sobre a escolha do índice ou método de ligação torna-se uma pouco mais complexa. Constatou-se que os índices utilizados são preditos por variáveis ambientais distintas, sendo que RGF e FD apresentaram as menores associações com os dados ambientais enquanto MPD e MNTD obtiveram valores de r^2 mais elevados. De fato, a diversidade funcional tem sido utilizada para verificar a resposta das comunidades as variáveis ambientais (e.g. Longhi & Beisner 2010; Colzani et al. 2013; Carvalho & Tejerina-Garro 2014) ou ainda como um preditor para funções ecossistêmicas (ver Song et al. 2014). Entretanto, características matemáticas dos índices também são capazes de alterar essas relações (Ricotta 2005) além de afetar o poder preditivo da diversidade funcional (Pakeman 2011).

Apesar dos resultados sugerirem um melhor desempenho de MPD e MNTD quando se trata de inferir associações com o ambiente, estes índices foram preditos por variáveis ambientais distintas e mostram-se sensíveis ao método de ligação. Isto provavelmente ocorre pois o índice MPD é considerado como uma medida basal de diversidade funcional enquanto MNTD uma medida terminal (Webb, 2000). Deste modo, alguns traços funcionais podem estar atuando na base do dendrograma para diferenciar as espécies enquanto outros podem ser mais importantes na porção terminal. Isto afeta os valores de MPD e MNTD fazendo com que eles sejam distintos entre si tanto na resposta as condições ambientais quanto na associação com estas variáveis. Por outro lado, RGF e FD apresentaram padrões similares, pois ambos tiveram baixos valores de r^2 e baixa importância para as variáveis ambientais.

A dominância de alguns traços funcionais em diferentes comunidades indica os padrões que determinam a diversidade funcional em um contexto espacial (Rodríguez & Ojeda 2014). Nesse sentido, as características ambientais de cada comunidade podem estar atuando para determinar o conjunto de traços funcionais (Poff 1997), afetando o valor obtido para a diversidade funcional (Díaz et al. 2007) e conseqüentemente as incertezas quanto a sua utilização. De fato, em amplas escalas espaciais (tais como a utilizada neste estudo; 500km) os filtros ambientais são apontados como o principal determinante para a composição de traços (Rodríguez & Ojeda 2014), geralmente conduzindo a características convergentes (Pillar et al. 2009).

A relação da riqueza de espécies com os índices de riqueza funcional é algo comumente encontrado em diferentes comunidades (e.g. Petchey et al. 2009; Bihn et al. 2010; Hejda & de Bello 2013), sendo que os maiores efeitos geralmente acontecem quando se utiliza um elevado número de traços funcionais e estes não são correlacionados entre si (Petchey et al. 2009). Constatou-se que em baixos e elevados níveis de riqueza a incerteza quanto à utilização dos índices é maior. De fato, RGF e FD obtiveram correlações positivas com a riqueza de espécies enquanto MPD e MNTD apresentaram correlações negativas, (apesar de MPD não ter valores significativos; ver figura 3S material suplementar). Padrões similares foram encontrados por Swenson (2014). Deste modo, diferenças na direção em que os índices se relacionam com a riqueza de espécies (i.e. relação positiva/negativa) promovem grandes variações em seus valores dentro de uma mesma comunidade (i.e alta riqueza: RGF e FD elevado/MPD e MNTD reduzido; baixa riqueza: RGF e FD reduzido/MPD e MNTD elevado), por essa razão a incerteza se torna mais acentuada nestas situações.

De modo geral, uma medida perfeita de diversidade funcional ainda não existe (Ricotta 2005). Este estudo proporcionou a visão de abordagem metodológica para decompor a incertezas quanto à utilização dos índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas e seus métodos de ligação em um contexto espacial. De fato, este é apenas um primeiro passo que ainda pode ser testado para outras comunidades com diferentes níveis de riqueza ou ainda abordar as outras facetas da diversidade funcional (uniformidade e divergência funcional). Entretanto, abordagens para medir a variação dos índices, tais como a proposta deste estudo, podem ser úteis diante das inúmeras métricas que surgem e da importância da diversidade funcional que cada vez mais se consolida.

Considerações finais

Este estudo utilizou uma abordagem metodológica capaz de detectar a incerteza na utilização dos índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas e seus métodos de ligação ao longo de um contexto espacial. Constatou-se que o método de ligação utilizado na construção do dendrograma não traz interferências significativas para o valor do índice. Entretanto, uma atenção especial deve ser dedicada à escolha do método de ligação para os índices MPD e MNTD quando se trata de inferir suas associações com as condições ambientais. Por outro lado, os índices mostraram-se distintos entre si, tanto para os valores de diversidade funcional quanto para as variáveis ambientais pelas quais são preditos. Porém não existir um padrão de variação ao longo das unidades amostrais. Apesar dos índices MPD e MNTD terem mostrado um melhor desempenho em encontrar relações mais fortes com os dados ambientais, discussões sobre as incertezas quanto à utilização dos índices é um tema que esta longe de ser concluído. Porém estratégias para medir esta variação podem ser úteis, principalmente diante da utilização da diversidade funcional que se torna cada vez mais comum para diferentes questões ecológicas.

Agradecimentos

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Goiás (FAPEG) pelo apoio financeiro ao desenvolvimento deste projeto. KBM é bolsista (Mestrado em Recursos Naturais do Cerrado) da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). FBT é financiado pela PROBIP/UEG. JCN é parcialmente financiado pelo CNPq (processo 309700/2013-2).

Referências

- Aiba M et al., 2013. Robustness of trait distribution metrics for community assembly studies under the uncertainties of assembly processes. *Ecology*, 94 (12): 2873-2885.
- Anderson MJ et al., 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14: 19-28.
- Bihn JH, Gebaurer G & Brandl R, 2010. Loss of functional diversity on ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, 91 (3): 782-792.
- Botta-Dukát Z, 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16: 533-540.
- Brose U, Martinez ND & Williams RJ, 2003. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to special patterns. *Ecology*, 84 (9): 2364-2377.

- Burhman KP & Anderson DR, 2002. *Model Selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2. ed., New York: Springer.
- Carvalho RA & Tejerina-Garro FL, 2014. Environmental and spatial processes: what controls the functional structure of fish assemblages in tropical Rivers and headwater streams. *Ecology of Freshwater Fish*. doi: 10.1111/eff.12152.
- Cianciaruso MV, Silva IA & Batalha MA, 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9 (3): 93-103.
- Colzani E et al., 2013. Responses of aquatic insect functional diversity to landscape changes in Atlantic Forest. *Biotropica*, 45 (3): 343-350.
- Díaz S et al., 2007. Functional diversity - at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. In Canadell JG, Pataki DE & Pitelka LF (eds.). *Terrestrial ecosystems in a changing world*. Springer. p. 81-91.
- Diniz-Filho JAF et al., 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, 32: 897-906.
- Dunck B et al., 2013. Functional diversity and adaptative strategies of planktonic and periphytic algae in isolated tropical floodplain lake. *Brazilian Journal of Botanic*, 36 (4): 257-266.
- Flynn DFB et al., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12 (1): 22-33.
- Foggo A, Rundle SD & Bilton DT, 2003. The net result: evaluating species richness extrapolation techniques for littoral pond invertebrates. *Freshwater Biology*, 48: 1756-1764.
- Hector A et al., 1999. Plant diversity and productivity experiments in European Grasslands. *Science*, 286: 1123-1127.
- Heemsbergen DA et al., 2004. Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity biodiversity. *Science*, 306: 1019-1020.
- Heikkinen RK et al., 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modeling under climate change. *Progress in Physical Geography*, 30 (6): 751-777.
- Hejda M & de Bello F, 2013. Impact of plant invasions on functional diversity in the vegetation of Central Europe. *Journal of Vegetation Science*, 24: 890-897.
- Hidasi-Neto J, Barlow J & Cianciaruso MV, 2012. Bird functional diversity and wildfires in the Amazon: the role of Forest structure. *Animal Conservation*, 15 (4): 407-415.
- Hillebrand H et al., 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35: 403-424.
- Hooper DU & Vitousek PM, 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystems processes. *Science*, 277: 1302-1305.
- Johnson JB & Omland KS, 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19 (2): 101-108.

- Kruk C et al., 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, 55: 614-627.
- Laliberté E & Legendre P, 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91 (1): 299-305.
- Laliberté E et al., 2010. Land use intensification reduces functional redundancies and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13: 76-86.
- Legendre P & Legendre L, 1998. *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier Science.
- Longhi ML & Beisner BE, 2010. Patterns in taxonomic and functional diversity of lake phytoplankton. *Freshwater Biology*, 55: 1349-1366.
- Machado KB et al., 2015. Using lower taxonomic resolution and ecological approaches as a surrogate for plankton species. *Hydrobiologia*, 743: 255-267.
- Marmion M et al., 2009. Evaluation of the consensus methods in the predictive species distribution modeling. *Diversity and Distributions*, 15: 59-69.
- Mason NWH et al., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111: 112-118.
- Mason NWH et al., 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24: 794-806.
- Merigot B, Durbec JP & Gaertner JC, 2010. On goodness-of-fit measure dendrograma-based analyses. *Ecology*, 91 (6): 1850-1859.
- Mouchet M et al., 2008. Towards a consensus for calculating dendrograma-based functional diversity indices. *Oikos*, 117: 794-800.
- Mouchet MA et al., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24: 867-876.
- Pakeman RJ, 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology*, 99: 1143-1151.
- Pavoine S & Bonsall MB, 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, 86 (4): 792-812.
- Pavoine S et al., 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118: 391-402.
- Petchey OL & Gaston KJ, 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5: 402-411.
- Petchey OL & Gaston KJ, 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9: 741-758.
- Petchey OL & Gaston KJ, 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos*, 116: 1422-1426.
- Petchey OL & Gaston KJ, 2009. Dendrograms and measures of functional diversity: a second instalment. *Oikos*, 118 (7): 1118-1120.

- Petchey OL, Hector A & Gaston KJ, 2004. How different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 85 (3): 847-857.
- Petchey OL, O’Gorman EJ & Flynn DFB, 2009. A functional guide to functional diversity measures. In Naeem, S et al. (eds.). *Biodiversity, ecosystem functioning and human wellbeing: an ecology and economical perspectives*. Oxford University Press, in press.
- Pillar VD, 1999. On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science*, 10 (5): 631-640.
- Pillar VD et al., 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, 20: 334-348.
- Pillar VD & Sosinski-Junior EE, 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science*, 14: 323-332.
- Pla L, Casanoves F & Di Rienzo J, 2012. Functional Groups. In Pla L, Casanoves F & Di Rienzo J (eds.). *Quantifying Functional Biodiversity*. Springer Netherlands. p. 9-25.
- Podani J & Schmera D, 2006. On dendrograma-based measures of functional diversity. *Oikos*, 115: 179-185.
- Podani J & Schmera D, 2007. How should a dendrograma-based measure of functional diversity function? A rejoinder to Petchey and Gaston. *Oikos*, 116: 1427-1430.
- Poff NL, 1997. Landscapes filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of North American Benthological Society*, 16 (2): 391-409.
- Poss MS, Walker SC & Jackson DA, 2009. Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. *Ecology*, 90 (2): 341-347.
- Rangel TFLVB, Diniz-Filho JAF & Bini LM, 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, 31 (1): 46-50.
- Ricotta C, 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, 6: 479-486.
- Rodríguez D & Ojeda RA, 2014. Scaling functional diversity of mammals in desert systems. *Journal of Zoology*, 293 (4): 262-270.
- Schleuter D et al., 2010. A user’s guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80 (3): 469-484.
- Schmer D, Erös T & Podani J, 2009. A measure for assessing functional diversity in ecological communities. *Aquatic Ecology*, 43: 157-167.
- Sobral FL & Cianciaruso MV, 2012. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal*, 28 (4): 617-631.
- Solow AR & Polasky S, 1994. Measuring biological diversity. *Environmental and Ecological Statistics*, 1: 95-107.

- Song Y et al., 2014. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 34: 85-91.
- Swenson NG, 2014. *Functional and phylogenetic ecology in R*. New York: Springer.
- Tessarolo G et al., 2014. Uncertainty associated with survey design in species distribution models. *Diversity and Distributions*, 20 (11): 1258-1269.
- Tilman D, 2001. Functional diversity. In Levin SA (eds.). *Encyclopedia of Biodiversity*. San Diego: Academic Press. p. 109-120.
- Tilman D et al., 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277: 1300-1302.
- Villéger S, Mason NWH & Mouillot D, 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89 (8): 2290-2301.
- Vollenweider RA, 1974. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. London: Blackwell Scientific Publications.
- Walker BH, 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6 (1): 18-23.
- Walker BH, Kinzig A & Langridge J, 1999. Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2: 95-113.
- Webb CO, 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156 (2): 145-155.
- Weithoff G, 2003. The concepts of “plant functional types” and “functional diversity” in lake phytoplankton – a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology*, 48: 1669-1675.
- Weitzman ML. On diversity. *The Quarterly Journal of Economics*, 107 (2): 363-405.
- Zar JH, 2010. *Biostatistical Analysis*. Pearson Print Hall: New Jersey.

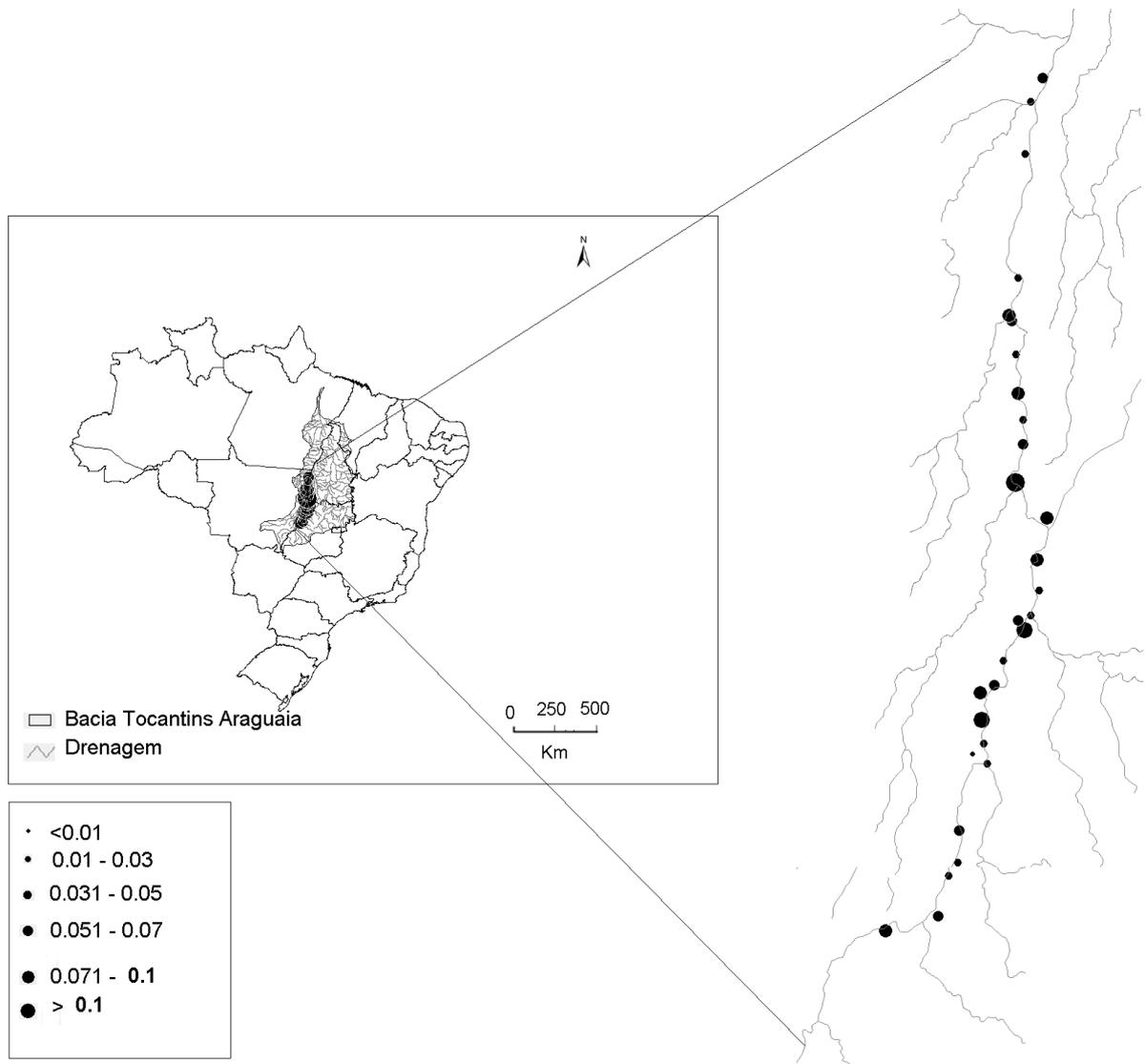
Material suplementar

Figura 1S - Variação encontrada entre os sete métodos de ligação ao longo das unidades amostrais. O tamanho dos pontos indica o valor obtido para a soma dos quadrados dos métodos de ligação. Não foram encontradas diferenças significativas entre os métodos de ligação dentro de uma mesma lagoa.

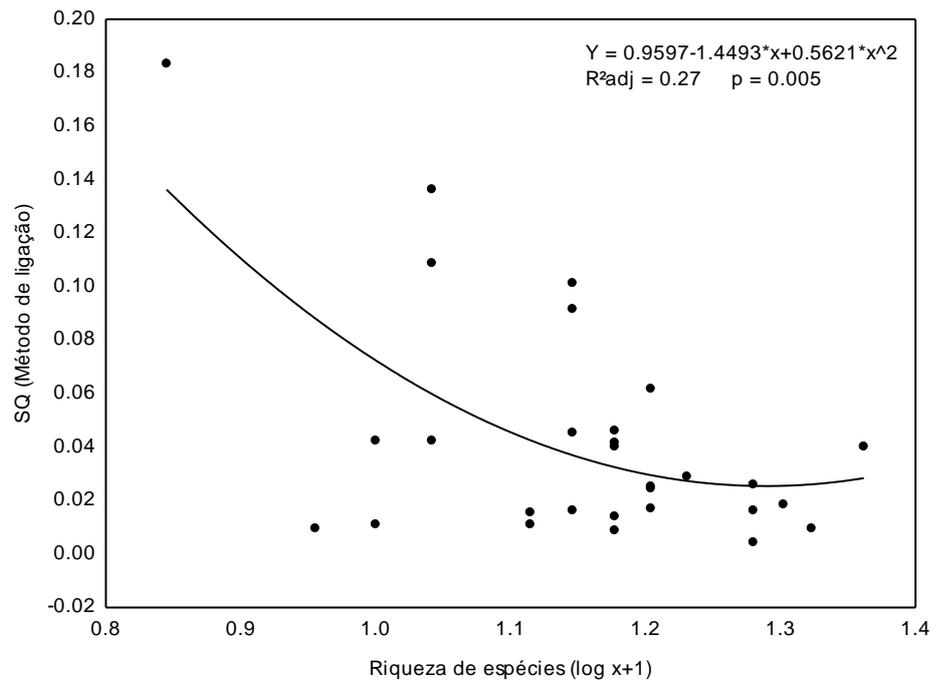


Figura 2S - Análise de regressão polinomial de segundo grau realizada entre a soma dos quadrados (SQ) obtida para métodos de ligação e a riqueza de espécies (logx+1). Vale destacar que não foram obtidas diferenças significativas entre os métodos de ligação.

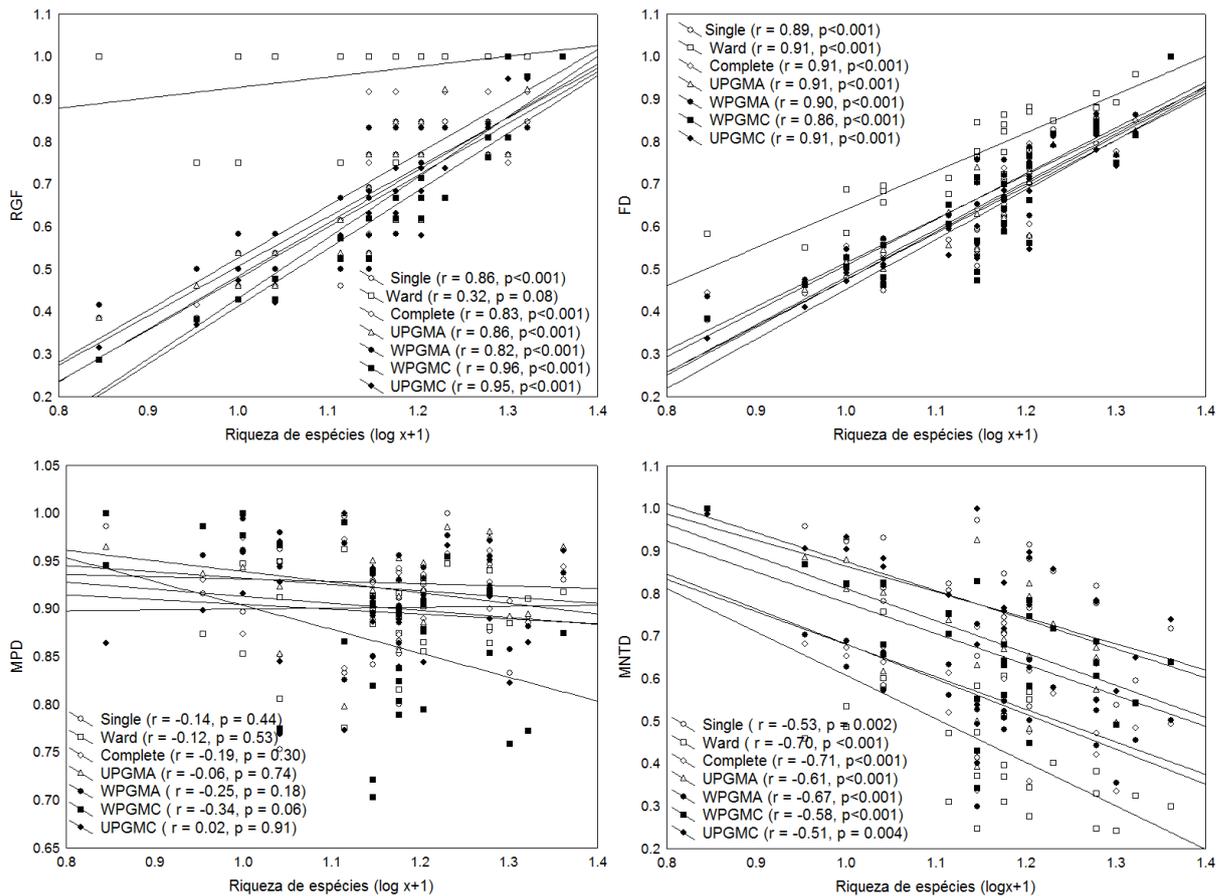


Figura 3S – Correlação de Pearson realizada entre a riqueza de espécies (log x+1) e os valores obtidos para os índices de diversidade funcional de acordo com o método de ligação. As siglas utilizadas para designar os índices são: RGF (Riqueza de Grupos Funcionais), FD (Diversidade Funcional), MPD (Distância Média entre Pares de Espécies), MNTD (Distância Média do Taxon mais Próximo). As siglas utilizadas para designar os métodos de ligação são: Single (*Single Linkage Agglomerative Clustering*), Ward (*Ward Minimun Variance Method*), Complete (*Complete Linkage Agglomerative Clustering*), UPGMA (*Unweighted Arithmetic Average Clustering*), WPGMA (*Weighted Arithmetic Average Clustering*), WPGMC (*Weighted Centroid Clustering*) e UPGMC (*Unweighted Centroid Clustering*).

Considerações finais

Este estudo caracterizou funcionalmente a comunidade fitoplanctônica de lagoas marginais do rio Araguaia e tributários. Deste modo, foi analisada a influência de variáveis ambientais em escala local e de paisagem sobre a composição funcional do fitoplâncton e ainda investigada as incertezas quanto à utilização dos índices de diversidade funcional baseados em dendrogramas e de seus métodos de ligação ao longo de um contexto espacial. Constatou-se que as características químicas, físicas e biológicas dos habitats são as principais determinantes para a composição funcional do fitoplâncton nesta região. Deste modo, alterações (principalmente antrópicas) devem ser evitadas, uma vez que os traços funcionais e conseqüentemente as funções ecológicas desempenhadas por eles nos ecossistemas são influenciados pelas condições ambientais das lagoas. Por outro lado, os índices de diversidade funcional mostraram-se distintos entre si, tanto para o valor obtido em cada comunidade como pelas suas respostas às condições do ambiente. Assim, os índices MPD e MNTD possuem o maior poder preditivo quando comparado aos demais. Entretanto, apesar de não terem sido constatadas diferenças significativas entre os métodos de ligação, uma atenção especial deve ser dedicada para a sua escolha no cálculo dos índices MPD e MNTD, já que estes se mostraram sensíveis às variáveis ambientais. De fato, a caracterização funcional das comunidades permite inferir a associação dos traços funcionais com as condições do ambiente além de determinar os fatores que influenciam os valores obtidos para diversidade funcional. Considerando que o médio Araguaia representa uma das áreas prioritárias para conservação do bioma Cerrado e que sua planície possui uma importância ecológica para manutenção da diversidade biológica do rio, a caracterização funcional destas comunidades funciona como um aspecto complementar para compreender os padrões que governam a biodiversidade nesta região.