

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

CLEMERSON RICHARD PEDROSO

**Estruturação da comunidade zooplancônica em um conjunto de veredas na
região Neotropical: abordagem mecanicista e elementos de estrutura de
metacomunidades**

Maringá
2019

CLEMERSON RICHARD PEDROSO

Estruturação da comunidade zooplanctônica em um conjunto de veredas na região Neotropical: abordagem mecanicista e elementos de estrutura de metacomunidades

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia.

Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientador: Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha

Maringá
2019

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

P372e Pedroso, Clemerson Richard, 1991-
Estruturação da comunidade zooplancônica em um conjunto de veredas na região Neotropical : abordagem mecanicista e elementos de estrutura de metacomunidades / Clemerson Richard Pedroso. -- Maringá, 2019.
33 f. : il. (algumas color.).
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2019.
Orientador: Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha.
1. Zooplâncton de água doce - Comunidades, Ecologia de - Taquaruçu - Mato Grosso do Sul. 2. Metacomunidades. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -595.31782098171
NBR/CIP - 12899 AACR/2

CLEMERSON RICHARD PEDROSO

Estruturação da comunidade zooplancônica em um conjunto de veredas na região Neotropical: abordagem mecanicista e elementos de estrutura de metacomunidades

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia e aprovada pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Moacyr Serafim Junior
Universidade Federal Rural da Bahia (UFRB)

Dr.^a Cláudia Costa Bonecker
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 13 de março de 2019.

Local de defesa: Sala de aula 102, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá

Dedico este trabalho a todos aqueles que de alguma forma contribuíram para a sua realização.

AGRADECIMENTOS

A todos aqueles que de alguma forma contribuíram com suas ideias e seu apoio, tenham certeza que não existe pequena ou grande contribuição, pois todas ajudaram a compor esse trabalho, o qual não existiria sem elas.

Um obrigado especial ao meu orientador Fábio Amodêo Lansac-Tôha, por me acolher, pela orientação e confiança nesses dois anos de mestrado. Com certeza sempre será um grande exemplo de dedicação e profissionalismo.

Agradeço especialmente a minha querida mãe e minha linda esposa, dois dos pilares mais fortes da minha vida. Minha querida e linda esposa, um anjo em minha vida, minha melhor amiga e parceira para todas as horas, sempre me apoiou nos momentos mais difíceis, fazendo parte inestimável da construção de minha trajetória. E minha mãe que em sua simplicidade, com suas palavras e gestos de carinho, conseguiu me inspirar e instruir, fazendo ser possível chegar até onde cheguei. Espero merecer todo esse amor.

Muito obrigado a toda minha família, meu irmão, irmã e meus sobrinhos, pois o carinho de cada membro da família nos faz capazes do que somos. Obrigado pai, minha maior preocupação é que de onde você estiver possa ver e tenha orgulho do que me tornei.

Obrigado também a Cláudia Costa Bonecker, pela ajuda e o apoio que sempre estavam disponíveis. Será outro exemplo pessoal e profissional que nunca esquecerei.

Agradeço a meu grande amigo Fernando Miranda Lansac-Tôha, pela amizade e contribuição desde o projeto, coleta e até a finalização do trabalho.

Muito obrigado de coração a todos os amigos do Laboratório de Ecologia de Zooplâncton, pelas boas conversas, apoio e a amizade que levarei para a vida toda.

Grande obrigado à equipe da minha coleta Luiz Felipe Machado Velho, Fernando Miranda Lansac Toha, João Vitor Fonseca e Valdenir Ferreira de Souzaque. Não foi nada fácil, obrigado por andarem no sol comigo através de todas as veredas.

Muito obrigado Elizabete Custódio da Silva e Jocemara Celestino dos Santos pela paciência, atenção e disposição sempre disponíveis nesses anos.

Obrigado a Maria Salete Ribelatto Arita e João Fábio Hildebrandt pela dedicação, paciência, profissionalismo e pelo bom trabalho sempre.

Agradeço todas as amigas que fiz durante os dois anos que fiquei em Maringá. Jamais esquecerei cada um que cruzou meu caminho e tenho orgulho de chamar de amigos.

Obrigado ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA-UEM) e ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia Ictiologia e Aquicultura

(Nupélia). Fico muito feliz de ter tido a oportunidade de participar de um curso com nível tão elevado.

Um obrigado a cada professor do PEA pelos conhecimentos transmitidos.

E por fim agradeço CAPES e ao CNPq, pela bolsa concedida e pelo financiamento do projeto de pesquisa.

ᚠᚱᚱᚰᚰᚰ ᚰᚰᚰᚰ ᚰᚰᚰᚰ ᚰᚰᚰᚰ
ᚰᚰᚰᚰ ᚰᚰᚰᚰ ᚰᚰᚰᚰ ᚰᚰᚰᚰ

= “Até mesmo a menor pessoa pode mudar o curso da história”

Galadriel em Senhor dos Anéis

Estruturação da comunidade zooplanctônica em um conjunto de veredas na região Neotropical: abordagem mecanicista e elementos de estrutura de metacomunidades

RESUMO

Os ambientes de veredas são ótimos modelos para estudos sobre a distribuição e estruturação das comunidades, pois os mesmos possuem lagoas isoladas distantes e próximas umas das outras, possibilitando a formação de um gradiente ambiental. O estudo de metacomunidades é de grande importância para conhecimento ecológico e formulação de estratégias para conservação e restauração de ambientes degradados. Investigou-se os principais mecanismos de montagem responsáveis pela estruturação da comunidade zooplanctônica em um complexo de veredas neotropicais. Foram coletadas amostras de organismos zooplanctônicos na região pelágica de 15 veredas em abril de 2018. O zooplâncton desses ambientes apresentou distribuição influenciada pelos fatores espaciais e ambientais. A comunidade total zooplanctônica teve influência ambiental e espacial. Para os rotíferos a importância relativa dos fatores ambientais foi maior enquanto que os cladóceros e copépodes foram estruturados pelo espaço. A comunidade ainda apresentou-se estruturada segundo modelo Gleasoniano de distribuição, com algumas peculiaridades entre os grupos, sendo que os rotíferos tiveram estruturação Gleasoniana, os cladóceros Quase-Gleasoniana e os copépodes Quase-Aninhada Aleatória. A influência dos fatores ambientais e espaciais e a estrutura resultante da metacomunidade zooplanctônica está ligada diretamente com a capacidade de dispersão das espécies. As diferenças das importâncias relativas dos fatores que moldaram a comunidade realçam as características idiosincráticas das espécies zooplanctônicas. Dessa forma, é destacada a importância de se utilizar as duas abordagens de estudos de metacomunidade, gerando resultados comparáveis, que auxiliam na conservação e restauração.

Palavras-chave: Zooplâncton. Estrutura de Metacomunidade. Dispersão. Limitação da Dispersão. Fatores Ambientais e Espaciais.

Structuring of the Zooplankton community in a Set of Veredas in the Neotropical Region: mechanistic approach and Elements of Metacommunity Structure

ABSTRACT

Veredas environments are great models for the study of how the distribution and structuring of the communities occurs, because they have isolated and distant pools, allowing the formation of a gradient. Studies of metacommunities have a great importance for ecological knowledge and formulation of strategies for conservation and restoration of degraded environments. In this context, the objective of the present study is to investigate the main of assembly mechanisms responsible for the structuring of the zooplankton community in a complex of neotropical veredas. Zooplankton were sampled in the pelagic region of 15 veredas in April 2018. The zooplankton of these environments had a distribution influenced by spatial and environmental factors. The total zooplankton community had environmental and spatial influence. For rotifers the relative importance of environmental factors was greater while cladocerans and copepods were more structured by space. The community was still structured according to the Gleasonian model of distribution, with some peculiarities among the groups, where rotifers had Gleasonian structure, cladocerans had Quasi-Gleasonian and copepods Quasi-Nested Random. The influence of environmental and spatial factors and the resulting structure of the zooplankton metacommunity seem to be directly related to the dispersal capacity of the species. Differences in relative importance of the factors that shaped the community highlight the idiosyncratic characteristics of zooplankton species. Thus, we emphasize the importance of using the two approaches of metacommunity studies, generating better results, which can help in conservation and restoration.

Keywords: Zooplankton. Metacommunity Structure. Dispersion. Dispersal Limitation. Environmental and Spatial Factors.

Dissertação formatada de acordo com as normas da revista *Hydrobiologia*. Disponível em:
http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10750?detailsPage=pltdi_911058

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	11
2	METODOLOGIA	13
2.1	ÁREA DE ESTUDO	13
2.2	AMOSTRAGENS	14
2.3	ANÁLISES EM LABORATÓRIO	15
2.4	ANÁLISE DE DADOS	15
3	RESULTADOS	17
3.1	ABORDAGEM MECANICISTA	17
3.2	ELEMENTOS DE ESTRUTURA DE METACOMUNIDADE	18
4	DISCUSSÃO	20
5	CONCLUSÃO	24
	REFERÊNCIAS	25
	APÊNDICE A - Lista de espécies coletadas e identificadas nas veredas.	31
	APÊNDICE B - Variáveis ambientais coletadas nas veredas.....	32
	APÊNDICE C - Variáveis selecionadas	33

1 INTRODUÇÃO

As veredas são ambientes bastante singulares que ocorrem principalmente no cerrado brasileiro, e são identificadas pela presença de árvores buritis (Gênero *Mausitia*) que realçam as características de solo encharcado das veredas. As veredas representam um ambiente heterogêneo e vasta disponibilidade de recursos para os mais variados táxons (Araújo et al., 2002). Em geral, a paisagem desses ambientes é composta por uma extensa área que contrasta locais secos com a presença de pequenos arbustos e áreas alagadas, que formam um mosaico de poças de água isoladas uma das outras, que variam de forma e tamanho, conectadas entre si por lençóis freáticos (Ramos et al., 2006).

Poucos trabalhos são encontrados em ambientes de veredas e sua maioria se concentra na região do cerrado (Pinese et al., 2015). A comunidade zooplanctônica dulcícola é um componente importante na transferência de energia nos ambientes aquáticos continentais. Esses organismos desempenham papel importante dentro da teia trófica, tendo sua distribuição de biomassa bastante influenciada pela produtividade primária em ambientes lênticos (Bonecker et al., 2007; Esteves, 2011). Essa comunidade é encontrada ao longo da coluna de água principalmente em ambientes lênticos, onde os indivíduos sofrem pouca ação de carreamento ocasionada pela corrente de água (Blettler & Bonecker, 2007; Tundisi & Matsumura-Tundisi, 2016).

Devido a sua distribuição descontínua ao longo da várzea, as veredas fornecem um sistema modelo interessante para o estudo do *pool* regional de espécies e os processos que ditam as variações deste no espaço. De maneira geral, as diferenças na composição de espécies entre comunidades locais são influenciadas por fatores locais, tais como variáveis abióticas e as interações bióticas, como competição e predação (Chase et al., 2002), bem como fatores regionais, que incluem os mecanismos de dispersão entre os ambientes, e regulam a probabilidade de entrada de novas espécies para os distintos habitats.

Estudos de metacomunidades têm sido utilizados como uma forma de integrar esses dois conjuntos de fatores para investigar sua importância relativa na distribuição das espécies (Cottenie, 2005; Peres-Neto et al., 2006). Definida inicialmente por Hanski & Gilpin (1991) as metacomunidades são definidas como “um conjunto de comunidades locais ligadas por dispersão de espécies que potencialmente interagem entre si” (Leibold et al., 2004). Compreender os padrões de distribuições de metacomunidades é de grande importância para a ecologia teórica e também para a formulação de estratégias de conservação e restauração baseadas da distribuição espacial das espécies (Tonkin et al., 2014). Para tal, existem basicamente duas abordagens principais para estudar os padrões de estruturas de

metacomunidades: a abordagem mecanicista (Leibold et al., 2004), baseada nos mecanismos estruturadores (*species sorting, patch dynamics, mass effect e neutral*), e a abordagem de elementos de estrutura de metacomunidades baseada na distribuição das espécies (Braga et al., 2017).

Em relação à abordagem mecanicista, recentemente alguns autores têm defendido a ideia de simplificar essas perspectivas, a fim de avaliar a organização das metacomunidades somente pelos efeitos ambientais e de dispersão (Winegardner et al., 2012; Heino et al., 2015a). Assim, em baixas taxas de dispersão, a variação nas características ambientais locais leva as espécies a ocuparem locais adequados ao longo dos gradientes ambientais, enquanto que efeitos limitantes e homogeneizadores ocorreriam na ausência ou excesso de dispersão, respectivamente (Heino et al., 2015a).

A capacidade de dispersão dos organismos é, portanto, um fator determinante na estruturação das comunidades aquáticas (De Bie et al., 2012). De maneira geral, os efeitos espaciais, em termos de limitação de dispersão, parecem ser mais importantes para organismos com baixa capacidade de dispersão, enquanto que bons dispersores parecem ser controlados pelas condições ambientais locais (Astorga et al., 2012; De Bie et al., 2012; Padial et al., 2014).

De fato, resultados obtidos por Lansac-Tôha et al., (2016) com comunidades planctônicas evidenciaram a grande influência que fatores ambientais podem causar na estruturação dessas comunidades. Contudo, entre os diferentes grupos de organismos zooplancônicos, existe uma vasta variação de tamanho corporal (Lansac-Toha et al., 2009), podendo então haver diferenças em suas habilidades de dispersão e, conseqüentemente, nos mecanismos que irão estruturar as comunidades. De acordo com Dias et al. (2016), o componente ambiental seria o principal responsável pela estruturação das comunidades zooplancônicas, entretanto, em períodos de estiagem, houve um aumento da importância do componente espacial, mas somente para os microcrustáceos.

Como vem sendo discutido, processos relacionados a dispersão são claramente importantes para a estruturação de uma metacomunidade, principalmente em comunidades de ambiente lênticos como as veredas, que sofrem a ação efetiva da triagem de espécies (*species sorting*) e da limitação da dispersão (Olden et al., 2001; Leibold et al., 2004; Cottiene, 2005; Drakou et al., 2009; Ng et al., 2009; Heino et al., 2015a). A capacidade dispersiva elevada dos organismos é capaz de mitigar os efeitos que podem provocar a extinção de comunidades em determinados locais (Fenchel & Finlay, 2004; Szabó et al., 2019), a partir do fornecimento contínuo de espécies (Cohen & Shurin, 2003;).

A abordagem de elementos de estrutura de metacomunidade (*Elements of Metacommunity Structure* – EMS) funciona diferenciando os padrões resultantes da distribuição das espécies em um gradiente ambiental. Essa abordagem possibilita a identificação de diferentes padrões de distribuição de acordo com as análises de *Coherence*, *Turnover* e *Boundary Clumping* (Leibold & Mikkelsen, 2002; Presley et al., 2010). A coerência funciona analisando o número de ausências embutidas em relação ao esperado ao acaso (*embeded absences*). O *turnover* é calculado para comunidade que tem coerência positiva, nessa análise são verificadas se as comunidades tem perda ou substituição de espécies em comparação com o modelo esperado ao acaso. O terceiro passo da EMS quantifica as sobreposições dos limites de distribuição das espécies, comparando o observado com um modelo equiprovável esperado ao acaso. Quando o teste for significativo (diferente do modelo esperado) o índice de Morisita é calculado (Braga et al., 2017).

Levando-se em consideração a importância de prever a estruturação das comunidades utilizando as duas abordagens de estudos de metacomunidades e a importância que esses estudos têm para a compreensão da ecologia teórica e para a conservação e restauração de ambientes degradados, o objetivo é investigar os principais mecanismos de montagem responsáveis pela estruturação da comunidade zooplancônica em um complexo de veredas neotropicais. Assim foram formuladas as hipóteses que (i) a estruturação da metacomunidade zooplancônica em ambientes de veredas será conduzida de acordo com a variação espacial e ambiental em conjunto, onde a importância relativa dos fatores ambientais e espaciais irá variar entre os grupos, dependendo do tamanho e da capacidade de dispersão dos organismos; (ii) organismos menores e com maior capacidade de dispersão (rotíferos) serão mais influenciados pelas condições ambientais enquanto que organismos maiores e com menor capacidade dispersiva (cladóceros e copépodes) serão mais influenciados pelo espaço; e (iii) ainda devido à elevada capacidade de dispersão dos rotíferos, sua distribuição terá padrão não randômico (provavelmente Clementsiano) e os cladóceros e copépodes serão mais influenciados pelo gradiente ambiental, tendo uma distribuição aleatória em função das barreiras de dispersão.

2 METODOLOGIA

2.1 ÁREA DE ESTUDO

As amostragens da comunidade zooplancônica foram realizadas em um conjunto de veredas localizadas na Estação Ecológica Municipal Veredas de Taquarussu, criada recentemente a partir de uma área de pastagem, que fica entre o rio Baía e as mediações do

município de Taquarussu - MS (Figura 1). A área de amostragem possui uma serie de veredas distribuídas descontinuamente ao longo da estação ecológica. Em sua maioria são ambientes com poucos centímetros de profundidade (Apêndice B) com uma cobertura de grande extensão de plantas terrestres e em alguns casos macrofitas flutuantes. As veredas ainda tinham grande variação de tamanhos e formas, ocasionalmente eram conectadas entre si, mas em sua maioria eram isoladas umas das outras.

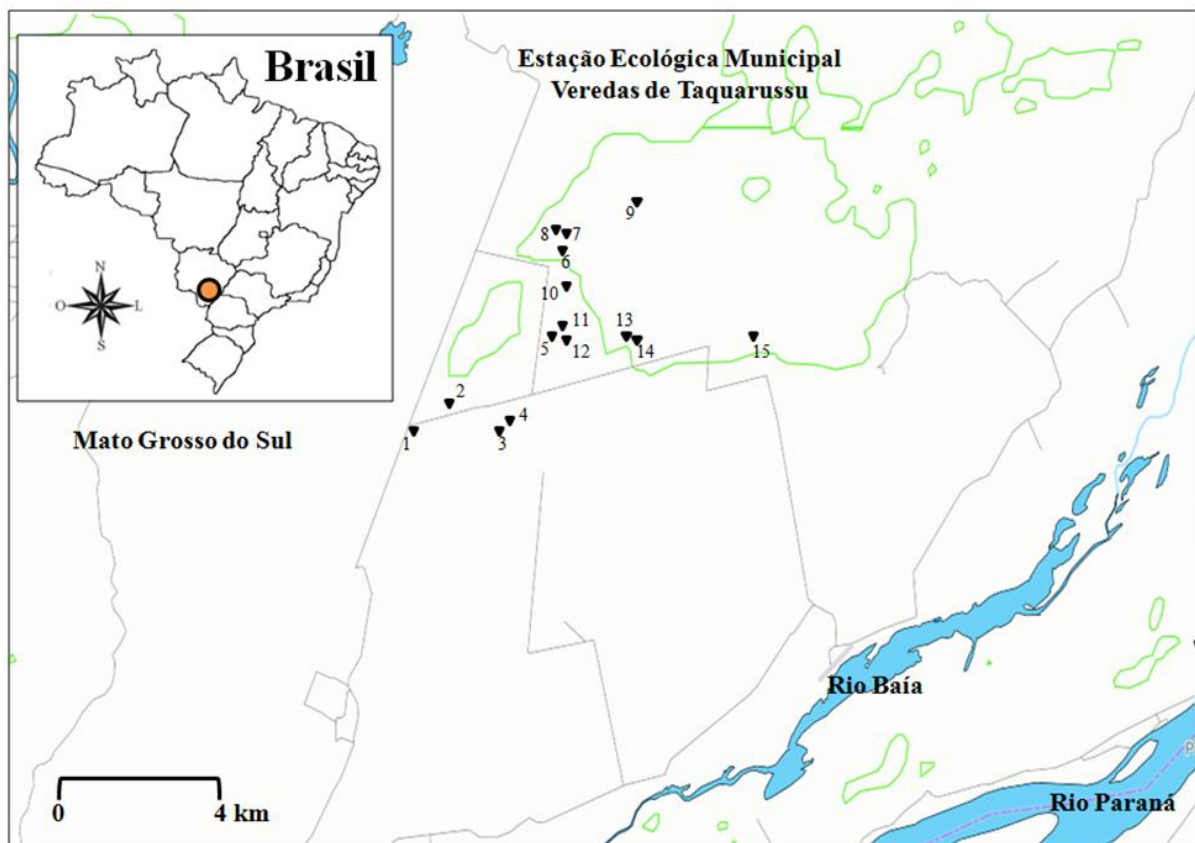


Figura 1. Mapa da área de estudo e localização das veredas. Os triângulos representam os ambientes coletados.

2.2 AMOSTRAGENS

Foram feitas amostragens em poças ao longo da floresta de buritis, sendo que cada ponto foi amostrado em uma vereda selecionada de forma aleatória levando-se em consideração a distância entre os ambientes, proporcionando um gradiente entre pontos próximos e distantes uns dos outros. As amostragens ocorreram durante o mês de abril de 2018.

As amostras de zooplâncton foram feitas com a utilização de rede de filtragem de plâncton (68 μ m) e auxílio de balde graduado de 20 litros. Foram filtrados 100 litros de água

da superfície da coluna de água em cada um dos pontos. Ainda em campo as amostras foram armazenadas em vasilhames de polietileno e fixadas com formaldeído 4%.

Em conjunto com as amostras de zooplâncton foram feitas medidas de variáveis abióticas na região limnética de cada vereda, a fim de verificar as propriedades físicas e químicas da água e sua possível influência sobre a estrutura da comunidade zooplanctônica. Os parâmetros analisados foram temperatura da água, pH, condutividade, turbidez, sólidos totais dissolvidos (TDS), oxigênio dissolvido (DO), potencial de redução de oxidação (ORP) e profundidade. As medidas dessas variáveis foram feitas com o auxílio de um aparelho de aferição da qualidade de água multiparâmetro Horiba U-50 (Multiparameter Water Quality Checker).

2.3 ANÁLISES EM LABORATÓRIO

Em laboratório foram realizadas as identificações e contagens dos organismos em nível de espécie com o auxílio de microscópio óptico e câmara de Sedgwick-Rafter, utilizando como base bibliográfica especializada (Koste, 1978; Sendacz & Kubo, 1982; Reid, 1985; Segers, 1995; Elmoor-Loureiro, 1997; Elmoor-Loureiro, 2010).

As amostras foram diluídas no mínimo volume que permitisse a identificação dos organismos, uma vez que, a água coletada nas veredas possuía uma grande quantidade de matéria orgânica, o que dificultou a visualização e identificação das espécies. Por esta razão as amostras também foram coradas utilizando o corante rosa bengala. As sub-amostras foram realizadas utilizando pipeta especializada (Stempell) com volume conhecido (2,5 mL). Dessa forma as diluições eram feitas em valores múltiplos do volume da pipeta, multiplicando a quantidade de indivíduos identificados pelo volume coletado, e convertendo esse valor para o número de organismos por metro cúbico.

2.4 ANÁLISE DE DADOS

Para estimar o papel relativo dos preditores ambientais e espaciais na estrutura das metacomunidades zooplanctônicas foi realizada uma análise de redundância parcial (pRDA). A variação da estrutura das metacomunidades foi decomposta em um componente puramente espacial (E), um componente puramente ambiental (A), um componente explicado pelas variáveis ambientais e espaciais em conjunto ($A \cap E$) e a variação inexplicada restante (R). A magnitude de um componente ambiental significativo pode ser utilizada como um indicador conservador para o grau em que a variação comunidade está estruturada de forma única pelo ambiente (*species sorting*, Cottenie, 2005). Ao contrário, se os fatores espaciais são

exclusivamente significativos, é um indicativo de que a variação espacial é impulsionada por processos de limitação de dispersão ou *mass effects* (Legendre & Legendre, 1998; Heino et al., 2015a).

As matrizes de abundância das espécies foram submetidas separadamente à transformação de Hellinger (Peres-Neto et al., 2006). As variáveis espaciais foram derivadas de uma matriz de coordenadas geográficas, submetidas ao método PCNM (“*Principal Coordinates of Neighbor Matrices*”) no qual os eixos (autovetores) foram usados como variáveis explicativas espaciais (Borcard & Legendre, 2002). Os fatores ambientais foram provenientes dos dados abióticos coletados nos locais. Ambos os fatores espaciais e ambientais foram submetidos a um processo de seleção (*forward*) para identificar as principais variáveis relacionadas aos organismos zooplanctônicos a serem incluídas na análise (Blanchet et al., 2008). Os resultados analisados foram os valores de R^2 ajustados e os componentes foram considerados significantes quando $p < 0,05$, e para testar essa significância foram feitas análises de variância ANOVA para cada grupo. Estas análises foram realizadas com a utilização dos pacotes *Vegan* e *Packfor* do software R.

A fim de identificar a estruturação da comunidade zooplanctônica os elementos de estrutura de metacomunidade (EMS) foram analisados, calculando a coerência, substituição de espécies e os limites agregados da comunidade, segundo o proposto por Leibold & Mikkelsen (2002) e modificado por Presley et al. (2010), tendo como possíveis resultados as estruturas Aleatórias, Tabuleiros de Damas, Aninhadas (hiperdispersa, aleatória e agrupadas), Igualmente Espaçadas, Gleasoniana, Clementsiana e as Quase-Estruturas (Figura 2).

Primeiramente as matrizes de presença e ausência foram ordenadas por média recíproca (*Reciprocal Averaging*), sendo que esse método ordena os dados bióticos e os locais de acordo com a disposição das espécies, agrupando as linhas e colunas com distribuição mais semelhante. Foram realizados os cálculos de coerência (*Coherence*), que quantificam o número de ausências embutidas (*embeded absences*) para todos os organismos separadamente (rotíferos, cladóceros e copépodes) e em conjunto. O resultado da Coerência pode ser negativo (tabuleiro de damas), não significativo (aleatório) ou positivo.

Somente quando os resultados da Coerência foram significativos e positivos é que foram analisados os demais passos da EMS. Em relação à análise de substituição (*Turnover*) duas vertentes de resultados são possíveis (perda ou substituição de espécies). Independentes dos valores de *Turnover* eram analisados os Limites agregados (*Boundary Clumping*), que são calculados a partir X^2 de adequabilidade (em comparação com modelo hipotético equiprovável) e do índice de Morisita, resultando nas demais estruturas de comunidades

restantes, podendo ser essas, estruturas tradicionais (significativo) ou quase-estruturas (não significativo). As análises foram realizadas com o pacote *Metacom* do software R.

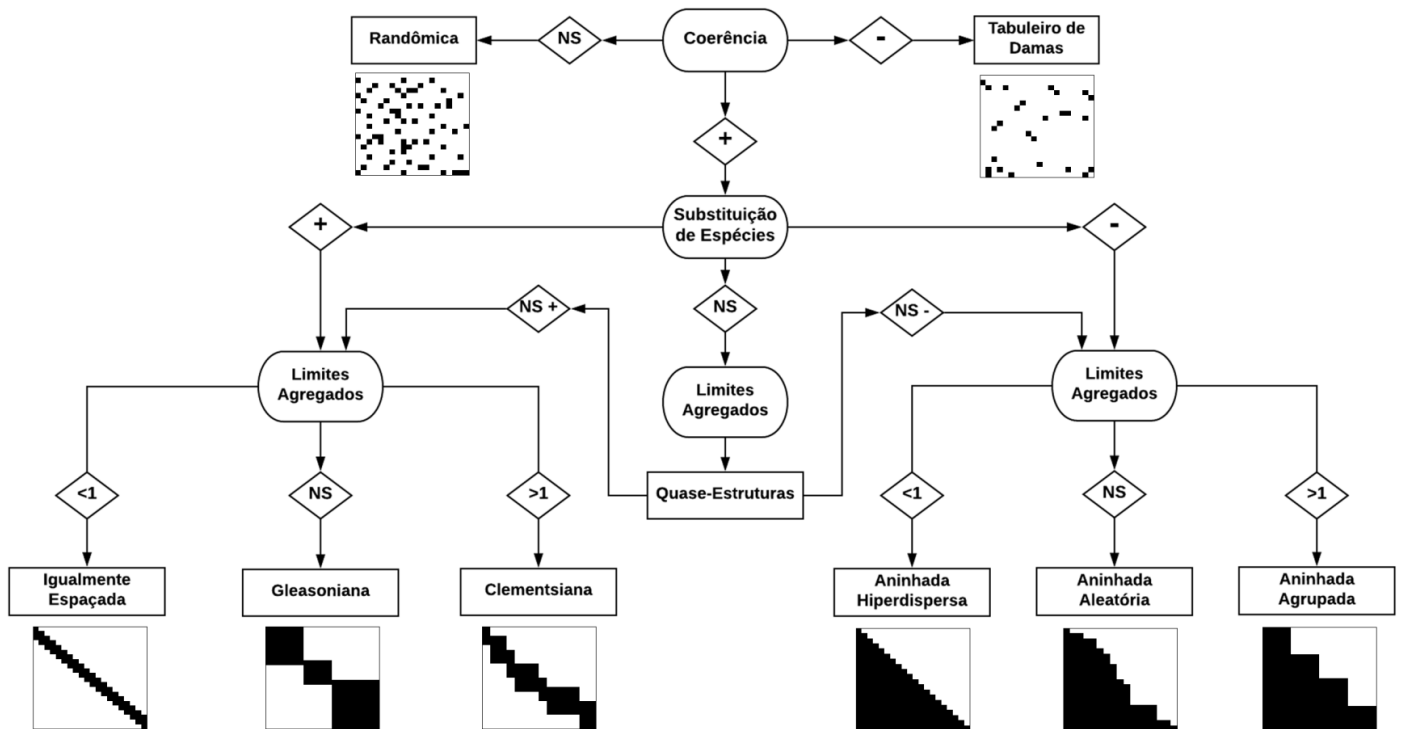


Figura 2. Esquema mostrando os passos do teste hierárquico para a análise dos elementos de estrutura de comunidades, adaptado a partir de Presley et al. (2010) e Braga et al. (2017). Estruturas resultantes são mediadas por valores significativos negativos (-) e positivos (+), não significativos (NS) e índice de Morisita ($>$ ou $<$ 1).

3 RESULTADOS

3.1 ABORDAGEM MECANICISTA

Foram registradas 86 espécies nos 15 ambientes amostrados, sendo 63 espécies de rotíferos, 16 de cladóceros e 7 de copépodes, em sua maioria as amostras foram dominadas por espécies de hábitos bentônicos em função da baixa profundidade dos ambientes (Apêndice A). A partir do processo de seleção *Forward* foram selecionadas as variáveis ambientais que melhor responderam a cada grupo de organismos e as variáveis espaciais, derivadas das PCNMs geradas a partir das coordenadas geográficas (Apêndice C).

Os resultados da pRDA demonstraram que as metacomunidades responderam e foram estruturadas pelas variáveis ambientais e espaciais dependendo do grupo de organismos (Figura 3). A metacomunidade de rotíferos foi estruturada por fatores ambientais (A) significativamente (6% $p = 0,037$) e os copépodes foram estruturados pela porção espacial (E), também significativamente (10% $p = 0,034$), corroborando parcialmente a hipótese (ii).

Entretanto, para os cladóceros, sua estruturação foi mais influenciada pela porção ambiental + espacial ($A \cap E$, 8%) e pura espacial (8% $p = 0,284$). Quando realizada para a comunidade total, a pRDA apresentou influência de todas as partições da metacomunidade, sem valores significativos. Para o compartimento compartilhado ($A \cap E$) foram explicados 7% da distribuição, sendo esse o maior valor. Analisando o diagrama de Venn da figura 3 é possível identificar que os rotíferos tiveram grande influência nos resultados da comunidade total devido a sua dominância em número de espécies e organismos dentro da comunidade amostrada.

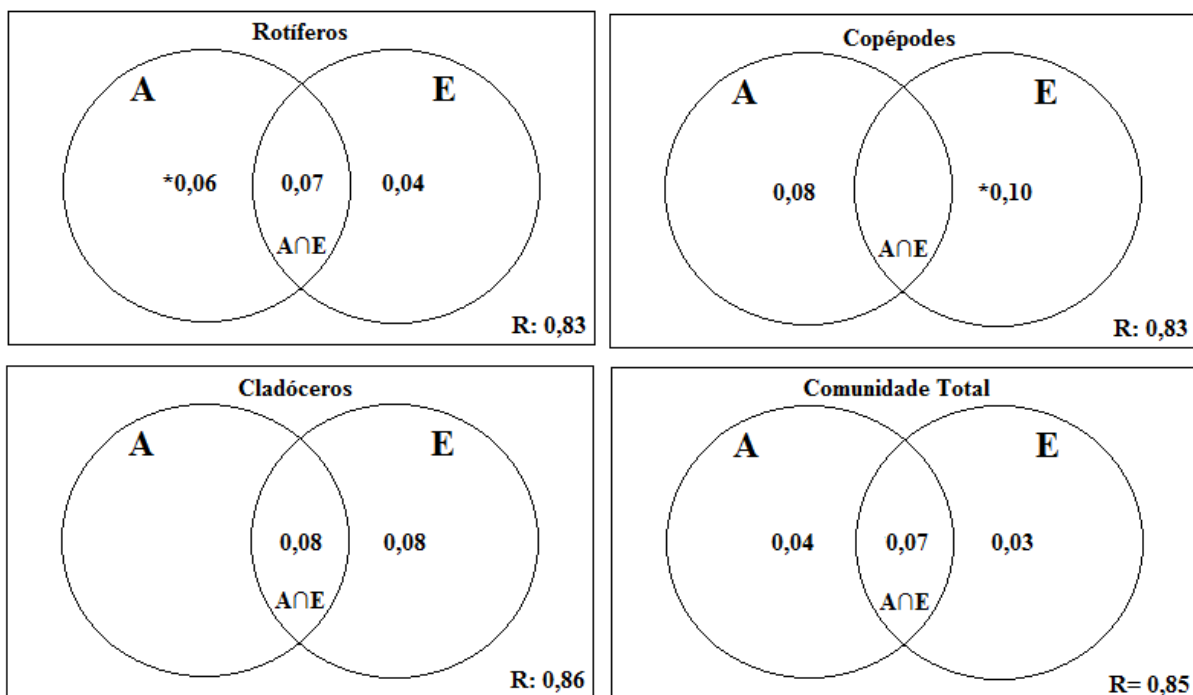


Figura 3. Diagramas de Venn demonstrando a importância relativa dos componentes espaciais e ambientais a partir dos resultados obtidos com a pRDA. Os números com (*) indicam percentagens que foram significativas ($p < 0,05$). A = Ambiente; E = Espaço; R = Resíduos.

3.2 ELEMENTOS DE ESTRUTURA DE METACOMUNIDADE

A partir do método hierárquico de elementos de estrutura de metacomunidade foram identificados três modelos de estrutura de metacomunidade do zooplâncton das veredas, sendo esses, Gleasoniano para a metacomunidade de rotíferos e comunidade total, Quase-Estrutura Gleasoniana para cladóceros, e para os copépodes foi identificada uma Quase-Estrutura Aninhada Aleatória (Figura 4).

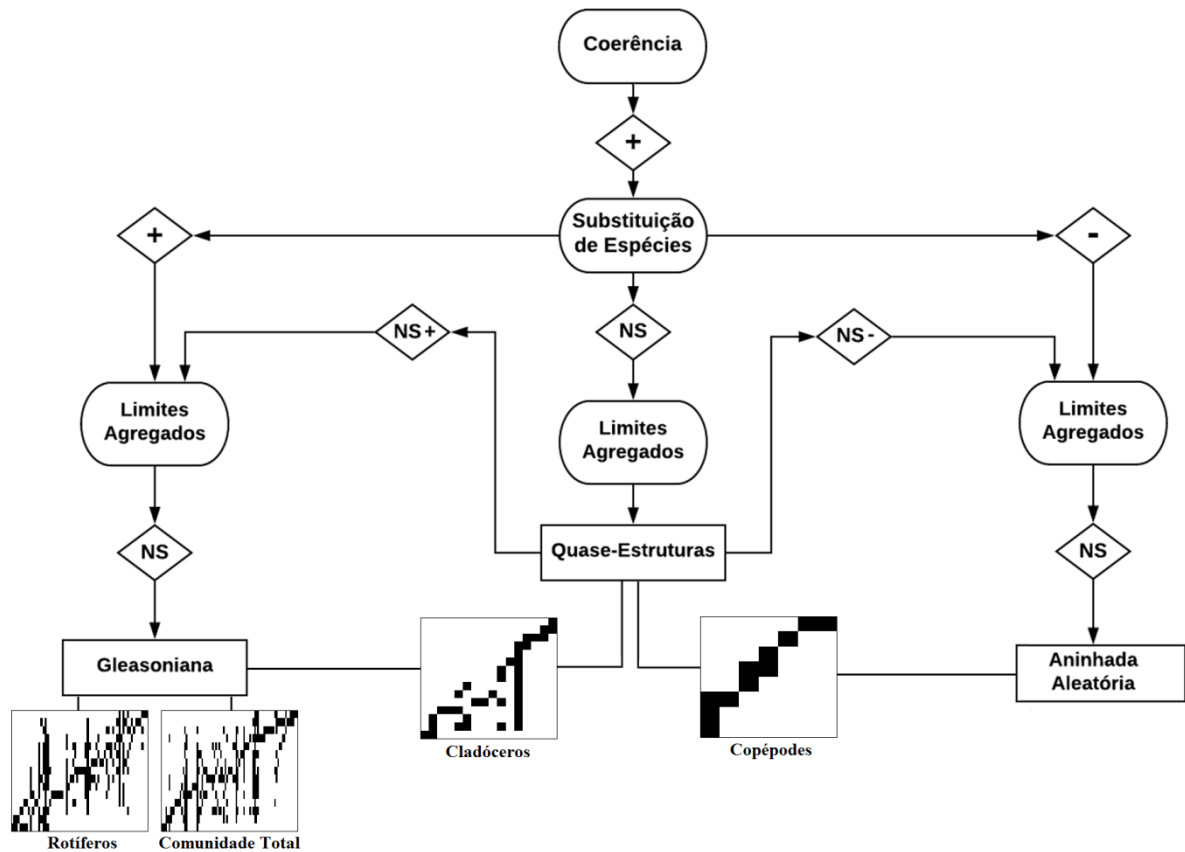


Figura 4. Resultados da análise de elementos de estrutura de metacomunidade e modelos gerados de ordenação das matrizes para rotíferos, cladóceros e copépodes e para a comunidade total.

Todos os grupos e a comunidade total obtiveram mais ausências embutidas do que o esperado ao acaso, ou seja, tiveram coerência significativa. A coerência também apresentou valores positivos, e, dessa forma, a análise foi levada ao próximo passo. Para rotíferos e a comunidade total o valor de *Turnover* foi significativo e positivo, para cladóceros foi positivo e não significativo, enquanto que para copépodes os valores foram negativos e não significativos. Os Limites agregados foram analisados levando-se em conta seis estruturas possíveis (Figuras 2 e 4). Segundo a adaptação dos EMS feita por Presley et al. (2010), Substituições não significativas são analisadas da mesma forma, mas por um caminho diferente, tornando-se Quase-Estruturas, o que ocorreu com os cladóceros e copépodes. Todos apresentaram resultados de teste de X^2 menor que o esperado ao acaso resultando assim em estruturas Gleasonianas e Aninhado Aleatório (Tabela 1).

Tabela 1. Valores resultantes das análises dos EMS. Coerência foi calculada utilizando o número de ausências embutidas (*embedded absences* – ABs) em relação ao modelo nulo. O valor de *Turnover* foi calculado pelo número de substituições e os limites agregados foram calculados pelo índice de Morisita (IM).

Grupos	Coerência			Turnover			Limites Agregados	
	ABs	Z	P	Substituições	Z	P	IM	P
Rotíferos	414	9,0123	<0,0001	6440	2,0636	0,0039	1,0049	0,1781
Cladóceros	36	5,0909	<0,0001	350	0,3084	0,7577	1,3659	0,0596
Copépodes	0	3,5699	0,0003	43	-1,4310	0,1553	0,8333	0,4016
Comunidade Total	591	11,0176	<0,0001	10973	2,0816	0,0001	1,0002	0,1973

4 DISCUSSÃO

Os resultados da análise de redundância parcial (pRDA) mostraram que os diferentes grupos de organismos zooplancônicos apresentaram diferenças em relação a importância relativa dos fatores ambientais e espaciais, o que reflete diretamente as diferenças em características como traços funcionais, reprodução e capacidade de dispersão, essa última ligada diretamente com o tamanho do corpo desses organismos (Cáceres & Soluk, 2002; Allen et al., 2006; De Bie et al., 2012). Assim, era esperado (hipótese i) que diferentes grupos zooplancônicos tivessem uma resposta variada em relação à importância relativa de fatores ambientais e espaciais (Dias et al., 2016; Chaparro et al., 2018).

A estruturação da comunidade de rotíferos pelas condições ambientais ocorreu principalmente pelo fato de esses organismos terem uma grande capacidade de dispersão, bons dispersores são mais influenciados por condições locais (Leibold et al., 2004). Devido ao seu rápido desenvolvimento, rápida reprodução e seu tamanho de corpo diminuto, esses organismos tornam-se suscetíveis ao transporte pelo vento, animais ou por correntes de água, logo bons dispersores terão maior influência de condições ambientais, pois o espaço não apresenta uma barreira eficiente para impedir a chegada desses organismos em novos locais (Van der Gucht et al., 2007; O'Malley, 2007; Astorga et al., 2012; De Bie et al., 2012; Padial et al., 2014). Nessa perspectiva os rotíferos apresentaram uma distribuição correspondente com a abordagem de *species sorting*, o que era esperado para bons dispersores (Leibold et al., 2004), corroborando assim os resultados encontrados por Lansac-Tôha et al. (2016) em estudos com metacomunidades de flagelados. O fato de os rotíferos terem sido estruturados de acordo com as variáveis ambientais está provavelmente ligado à elevada capacidade de

dispersão desses organismos, como discutido anteriormente, e ainda a possível utilização de alguns ambientes como *step stones* (Loehle, 2007), permitindo a presença dos rotíferos nos variados ambientes, levando em consideração que entre as veredas mais distantes havia outras que não foram amostradas.

Outra questão que deve ser levada em conta é a produção de ovos de resistência. Essas estruturas permitem que esses animais atinjam locais distantes em função de sua grande resistência (Bailey et al., 2004). Logo as comunidades em alguns locais poderiam ser reflexo de gerações passadas, a partir de indivíduos de rotíferos resultantes da eclosão de ovos de resistência que chegaram nas veredas a partir de chuvas, transporte passivo ou até mesmo por conexões hidrológicas subterrâneas, assim como ocorrem com organismos e ovos nas inundações em planícies e várzeas (Marcus et al., 1994; Crispim & Watanabe 2001; Foissner, 2006; Ng et al., 2009; Simões et al., 2013; Incagnone et al., 2015).

Para o grupo de copépodes a influência dos fatores espaciais foi mais importante e estatisticamente significativa diferente de rotíferos e cladóceros. Como os copépodes são organismos com desenvolvimento lento, o baixo fornecimento de indivíduos não é suficiente para a manutenção da comunidade e o suprimento das taxas de extinção dessas espécies, o que acarreta em uma maior influência do espaço na estruturação desses organismos. Por essa razão principalmente metacomunidades com respostas rápidas e altas taxas reprodutivas são mais estruturados pela porção ambiental (Van der Gucht et al., 2007). Como previsto parcialmente pela hipótese (ii) a contribuição dos fatores espaciais ganhou importância na medida em que o tamanho do corpo e suas capacidades de dispersão aumentaram. A pRDA demonstrou aumento da contribuição espacial para os cladóceros em comparação com os rotíferos. Sabe-se que organismos maiores em ambientes de água doce tendem a serem mais influenciados por fatores espaciais do que pelas variáveis ambientais (De Bie et al., 2012; Padial et al., 2014).

Resultados semelhantes aos descritos acima foram encontrados por Dallas & Drake (2014), que constataram que a resposta de rotíferos e cladóceros foi ambiental e somente os copépodes responderam conforme a variação do gradiente fornecida pelo espaço. A distância entre as veredas pode ter proporcionado uma barreira para a maioria dos copépodes, isso é apoiado pelo fato de grandes escalas influenciarem na capacidade de dispersão (Chaparro et al., 2018). O tamanho desses organismos também pode ser considerado um fator limitante para sua distribuição (De Bie et al., 2012) e de grande importância na estruturação da comunidade, principalmente pelo fato de que a comunidade zooplanctônica apresenta grande variação nessa característica (Lansac-Tôha et al., 2009).

Foi possível identificar que a comunidade zooplancônica das veredas estudadas apresentou estrutura Gleasoniana e Aninhada aleatória, com algumas diferenças entre os grupos e para a comunidade total (Leibold & Mikkelsen, 2002; Leibold et al., 2004). Para rotíferos e toda a comunidade, a estrutura resultante foi Gleasoniana enquanto que para cladóceros e copépodes a estrutura foi uma Quase-Estrutura. Padrões de Quase-Estruturas têm as mesmas características de uma estrutura tradicional, uma vez que um *turnover* positivo ou negativo é a característica básica dessas estruturas, porém não possui um valor de substituições diferente do esperado ao acaso, o que pode indicar a força com que os mecanismos estruturantes dessas metacomunidades atuam (Presley et al., 2010).

Estruturas Gleasonianas evidenciam a baixa amplitude de nicho e as capacidades individuais que as espécies têm frente a um gradiente, refletindo suas características intrínsecas em responder às variações ambientais e espaciais, onde espécies diferentes encontradas em locais semelhantes refletem suas características idiossincráticas (Gleason, 1926; Presley et al., 2012). Essa evidência e os resultados obtidos corroboram com Leibold et al. (2010) que propuseram em seu estudo com EMS que as espécies responderiam de forma individual ao gradiente ambiental, resultando em estruturas conflitantes. Comunidades que exibem uma taxa de substituições elevada em sua composição, como as Gleasonianas (Figura 4 e Tabela 2), indicam a elevada especialidade na resposta de cada espécie frente aos gradientes apresentados pelo ambiente (Tonkin et al., 2017).

Sabe-se que estruturas de metacomunidade podem se diferenciar quando estudadas em ambientes diferentes (Heino et al., 2015b). Willig et al., (2011) evidenciaram esse fato quando encontraram resultados diferentes de estruturas de metacomunidades em diferentes gradientes ambientais para a mesma comunidade de gastrópodes. Assim como Presley & Willig (2010), que mostraram que diferentes regiões biogeográficas desenvolviam estrutura de metacomunidades diferentes. Quando comparados os resultados obtidos com Dallas & Drake (2014), fica evidente a mudança de resposta de EMS em diferentes ambientes. Nesse sentido, deve ser ressaltado que apesar de ser o mesmo grupo taxonômico, a composição de espécies entre os dois estudos é diferente, o que influencia fortemente nos resultados, reforçando a ideia de como a importância das respostas idiossincráticas das espécies (Gleason, 1926) influencia na montagem e estruturação de metacomunidades. Segundo Willig et al. (2011), a baixa variação ambiental encontrada na floresta de palmeiras ao longo do gradiente estudado pode ter proporcionado o resultado de uma estrutura de metacomunidade Gleasoniana para gastrópodes, o que era diferente do resultado obtido em outro ambiente (Clementisiana). Quando as espécies componentes da metacomunidade são distribuídas em relação as suas

limitações e respostas fisiológicas, em ambientes diferentes, essas terão sua estrutura comunitária influenciada pela mudança gradual das condições ambientais, resultando em estruturas de metacomunidade Gleasoniana, Quase-Gleasoniana (*turnover* positivo), Aninhadas ou Quase-Aninhadas (*turnover* negativo), que são moldadas a partir da resposta específica das espécies (Presley et al., 2012).

As respostas obtidas pela metacomunidade de copépodes diferiram das demais comunidades estudadas, tendo como resultado uma estrutura aninhada. Uma comunidade com essas características é resultado contrário à alta taxa de substituição de espécies (*turnover*). Outros resultados evidenciando estruturas Gleasonianas e Aninhadas na mesma comunidade foram encontrados para outros grupos planctônicos (Heino & Soininen, 2005), resultado da perda e substituição de espécies dentro da metacomunidade. O princípio da estruturação de aninhamento trabalha com a premissa de que as comunidades mais pobres são subconjuntos organizados de forma aninhada, derivados de comunidades mais ricas em espécies (Patterson & Atmar 1986; Heino 2011), o que poderia explicar a distribuição baixa de copépodes encontrada nos resultados.

A capacidade de dispersão dos organismos influencia fortemente a montagem das comunidades (Leibold et al., 2004), como discutido anteriormente. Entretanto, relacionar a dispersão com as estruturas de metacomunidade é uma tarefa difícil (Meynard et al., 2013). Em estudos realizados por Tonkin et al. (2016) um padrão de distribuição foi encontrado, onde organismos com ciclo de vida curto filtravam melhor as condições dos ambientes, sendo associados à estruturas de comunidade Gleasonianas, ao passo que organismos que possuíam ciclo de vida mais longo não apresentavam valores altos de substituição e por conseguinte não resultavam nessa estrutura. O mesmo ocorreu nos resultados, que apresentaram estruturas Gleasonianas para organismos de ciclo de vida curto e de pequeno porte (Rotíferos), demonstrando um valor elevado de substituições (Tabela 3), enquanto que organismos com ciclos de vida mais longo (Cladóceros e Copépodes) não apresentaram valor suficiente de substituições, constituindo uma estrutura Quase-Gleasoniana e Quase-Aninhada Aleatória.

Apesar de ainda pouco clara a relação entre a capacidade de dispersão e as estruturas de metacomunidade (Meynard et al., 2013), estudos mostraram que diferenças no modo de dispersão (e.g. dispersão ativa vs. dispersão passiva), parecem acarretar na ocorrência de diferentes estruturas de metacomunidade. Essas diferenças influenciam as respostas dos organismos frente a gradientes ambientais e espaciais, como constatado em estudos realizados por Petsch et al. (2017) com invertebrados bentônicos na planície de inundação do alto rio Paraná, situada próxima às veredas.

Os resultados encontrados, analisando-se os grupos individualmente, foram reforçados pela comunidade total, indicando uma resposta variável idiossincrática entre os táxons, concordando com a ideia de que as espécies não respondem a um conjunto específico de características abióticas da mesma maneira (Presley et al., 2011). Assim como outros resultados encontrados na literatura (Ng et al., 2009), no atual trabalho é possível afirmar que as respostas da comunidade zooplancônica das veredas amostradas tiveram estruturação seguindo o paradigma de *species sorting* (Leibold et al., 2004; Winegardner et al., 2012), sendo que em rotíferos as características ambientais influenciaram a estruturação das espécies, enquanto que organismos maiores parecem ser estruturados pela limitação da dispersão (Cottenie, 2005).

5 CONCLUSÃO

Como previsto, a comunidade zooplancônica foi estruturada tanto por fatores ambientais quanto espaciais (hipótese i), sendo a importância relativa dos fatores espaciais e ambientais de cada grupo diferente, quando analisados separadamente. Para rotíferos as variáveis ambientais foram mais importantes, resultado provavelmente relacionado com a capacidade de dispersão desse grupo. Copépodes tiveram maior importância relativa das variáveis espaciais, o que está de acordo com o esperado para esses organismos, uma vez que sua capacidade de dispersão é limitada pelo seu ciclo de vida, dessa forma, a hipótese (ii) foi parcialmente corroborada. Para cladóceros não foram encontradas relações significativas com variáveis ambientais nem espaciais, entretanto a análise de redundância parcial apontou para a influência espacial e compartilhada.

As análises de elementos de estrutura de metacomunidade demonstraram que a comunidade zooplancônica das veredas tem uma estrutura Gleasoniana para a comunidade geral e para os rotíferos, Quase-Estrutura Gleasoniana para os cladóceros e Quase-Estrutura Aninha Aleatória para os copépodes, refutando a terceira hipótese (iii). A partir dos resultados obtidos foi evidenciado que a comunidade zooplancônica de veredas se apresenta como um importante modelo para o estudo de metacomunidade, pois as disposições dos ambientes evidenciaram a capacidade de dispersão de cada grupo zooplancônico individualmente, com os organismos respondendo ao gradiente ambiental e espacial de forma idiossincrática.

Pode-se concluir que os grupos zooplancônicos respondem de forma singular às variações ambientais e espaciais, quanto mais influenciados pelo ambiente, mais evidentes ficam suas características idiossincráticas e resultam em estruturas Gleasonianas enquanto que a limitação do espaço parece diminuir a força com que essa resposta acontece de forma

individual, resultando em Quase-Estruturas Gleasoniana e Aninhada Aleatória, tendo, assim, relação com a premissa básica de Gleason para a montagem das comunidades. Dessa forma, o atual estudo destaca a importância de se utilizar as duas abordagens de estudos de metacomunidade em conjunto, uma vez que as duas podem se complementar e prever a distribuição e estruturação das espécies. Compreender a estruturação de metacomunidades, principalmente em ambientes degradados como as veredas abordadas, pode auxiliar na formulação de táticas de restauração e manutenção desses ambientes, sabendo onde e como as áreas devem ter prioridade de preservação em relação a distancia e disposição de um gradiente ambiental.

REFERÊNCIAS

- Allen, C. R., A. S. Garmestani, T. D. Havlicek, P. A. Marquet, G. D. Peterson, C. Restrepo, C. A. Stow & B. E. Weeks, 2006. Patterns in body mass distributions: sifting among alternative hypotheses. *Ecology Letters*, 9: 630-643.
- Araújo, G. M., A. A. A. Barbosa, A. A. Arantes, & , A. F. Amaral, 2002. Composição florística de veredas no Município de Uberlândia, MG. *Revista Brasileira de Botânica*, 4: 475-493.
- Astorga, A., J. Oksanen, M. Luoto, J. Soininen, R. Virtanen, & T. Muotka, 2012. Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro-and microorganisms follow the same rules?. *Global Ecology and Biogeography* 3: 365-375.
- Bailey, S. A., I. C. Duggan, C. D. van Overdijk, T. H. Johengen, D. F. Reid, & H. J. MacIsaac, 2004. Salinity tolerance of diapausing eggs of freshwater zooplankton. *Freshwater Biology*, 3: 286-295.
- Blanchet, F. G., P. Legendre & B. Daniel, 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89: 2623-2632.
- Blettler, M. C. M. & C. C. Bonecker, 2007. Longitudinal distribution of microcrustacean biomass in three tropical reservoirs (Paraná State, Brazil) tropical reservoirs (Paraná State, Brazil). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 29:297-304.
- Bonecker, C. C., M.Y. Nagae, M. C. M. Blettler, L. F. M. Velho & F. A. Lansac-Tôha, 2007. Zooplankton biomass in tropical reservoirs in southern Brazil. *Hydrobiologia*, 579: 115-123.
- Borcard, D. & P. Legendre, 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153: 51-68.
- Braga, C., J. A. Oliveira & R. Cerqueira, 2017. Metacomunidades: uma introdução aos termos e conceitos. *Oecologia Australis*, 21: 108-118.
- Cáceres, C. E. & D. A. Soluk, 2002. Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia*, 131: 402-408.

- Chaparro, G., Z. Horváth, I. O'Farrell, R. Ptacnik & T. Hein, 2018. Plankton metacommunities in floodplain wetlands under contrasting hydrological conditions. *Freshwater Biology*, 4: 380-391.
- Chase, J. M., P. A. Abrams, J. P. Grover, D. Diehl, P. Chesson, R. D. Holt, S. A. Richards, R. M. Nisbet & T. J. Case, 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters*, 5:302-315.
- Cohen, G. M. & J. B. Shurin, 2003. Scale-dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zooplankton. *Oikos*, 103: 603–617.
- Cottenie, K., 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8: 1175–1182.
- Crispim, M. C., & T. Watanabe, 2001. What can dry reservoir sediments in a semi-arid region in Brazil tell us about cladocera?. *Hydrobiologia*, 442: 101-105.
- De Bie, T., L. Meester, L. Brendonck, K. Martens, B. Goddeeris, D. Ercken, H. Hampel, L. Denys, L. Vanhecke, K. Van der Gucht, J. Van Wichelen, W. Vyverman & S. A. J. Declerck, 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, 15: 740-747.
- Dallas, T., & J. M. Drake, 2014. Relative importance of environmental, geographic, and spatial variables on zooplankton metacommunities. *Ecosphere*, 5: 1-13.
- Dias, J. D., N. R. Simões, M. Meerhoff, F. A. Lansac-Tôha, L. F. M. Velho, & C. C. Bonecker, 2016. Hydrological dynamics drives zooplankton metacommunity structure in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, 781: 109-125.
- Drakou E.G., D. C. Bobori, A. S. Kallimanis, A. D. Mazarsi, S. P. Sgardelis & J. D. Pantis, 2009. Freshwater fish community structure structured more by dispersal limitation than by environmental heterogeneity. *Ecology of Freshwater Fish*, 18: 369-379
- Elmoor-Loureiro, L. M. A., 1997. Manual de Identificação de Cladóceros Límnicos do Brasil. Universa. Taguatinga DF.
- Elmoor-Loureiro, L. M. A., 2010. Cladóceros do Brasil: Famílias Chydoridae e Eurycercidae. Disponível em: <<http://cladocera.wordpress.com>> (acesso em 5 de fevereiro, 2019).
- Esteves, F. A., 2011. Fundamentos de limnologia. Interciência, Rio de Janeiro.
- Fenchel, T. O. M. & B. J. Finlay, 2004. The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity. *Bioscience* 54: 777-784.
- Foissner, W., 2006. Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing protists. *Acta Protozoologica* 45: 111-136.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey botanical club* 53: 7-26.

- Hanski, I., & M. Gilpin, 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological journal of the Linnean Society*, 42: 3-16.
- Heino, J. 2011. A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. *Freshwater Biology*, 56: 1703-1722.
- Heino, J., A. S. Melo, S. Tadeu, J. Soininen, S. Valanko & L. M. Bini, 2015a. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, 60: 845-869.
- Heino, J., T. Nokela, J. Soininen, M. Tolkkinen, L. Virtanen, & R. Virtanen, 2015b. Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms. *Freshwater Biology*, 60: 973-988.
- Heino, J., & J. Soininen, 2005. Assembly rules and community models for unicellular organisms: patterns in diatoms of boreal streams. *Freshwater Biology*, 50: 567-577.
- Incagnone, G., F. Marrone, R. Barone, L. Robba & L. Naselli-Flores, 2015. How do freshwater organisms cross the “dry ocean”? A review on passive dispersal and colonization processes with a special focus on temporary ponds. *Hydrobiologia*, 750: 103-123.
- Koste, W., 1978. Rotatoria die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voigt. Monogononta. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Lansac-Tôha, F. A., C. C. Bonecker, L. F. M. Velho, N. R. Simões, J. D. Dias, G. M. Alves & E. M. Takahashi, 2009. Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Parana River floodplain: interannual variation from long-term studies. *Brazilian Journal of Biology* 69: 539–549.
- Lansac-Tôha, F. M., B. R. Meira, B. T. Segovia, F. A. Lansac-Tôha & L. F. M. Velho, 2016. Hydrological connectivity determining metacommunity structure of planktonic heterotrophic flagellates. *Hydrobiologia*, 781: 81-94.
- Legendre, P. & L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Leibold, M. A., E. P. Economo & P. Peres-Neto, 2010. Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography. *Ecology letters*, 13: 1290-1299.
- Leibold, M. A., & G. G. M. Mikkelsen, 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta community structure. *Oikos*, 2: 237-250.
- Leibold, M. A. & J. Norberg, 2004. Biodiversity in metacommunities: plankton as complex adaptive systems? *Limnology and Oceanography*, 49: 1278–1289.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau & A. Gonzalez, 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.

- Loehle, C., 2007. Effect of ephemeral stepping stones on metapopulations on fragmented landscapes. *Ecological Complexity*, 4: 42-47.
- Marcus, N. H., R. Lutz, W. Burnett & P. Cable, 1994. Age, viability, and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: evidence of an egg bank. *Limnology and Oceanography*, 39: 154-158.
- Margalef, R., 1983. *Limnologia*. Omega, Barcelona.
- Meynard, C. N., S. Lavergne, I. Boulangéat, L. Garraud, J. Van Es, N. Mouquet & W. Thuiller, 2013. Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal of Biogeography*, 40: 1560-1571.
- Ng, I. S. Y., C. M. Carr & K. Cottenie, 2009. Hierarchical zooplankton metacommunities: distinguishing between high and limiting dispersal mechanisms. *Hydrobiologia*, 619: 133–143.
- Olden J., D. A. Jackson & P. R. Peres-Neto, 2001. Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecologia* 127: 572-585.
- O'Malley, M. A., 2007. The nineteenth century roots of 'everything is everywhere'. *Nature Reviews*, 5: 647–651.
- Padial, A. A., F. Ceschin, S. A. J. Declerck, L. De Meester, C. C. Bonecker, F. A. Lansac-Toha, L. Rodrigues, L. C. Rodrigues, S. Train, L. F. M. Velho & L. M. Bini, 2014. Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PLoS One* 9: e111227. doi:10.1371/journal.pone.0111227.
- Patterson, B. D., & Atmar, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28, 65-82.
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray & D. Borcard, 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87: 2614–2625.
- Petsch, D. K., G. D. Pinha & A. M. Takeda, 2017. Dispersal mode and flooding regime as drivers of benthic metacommunity structure in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, 788: 131-141.
- Pinese, O. P., J. F. Pinese & K. Del Claro, 2015. Structure and biodiversity of zooplankton communities in freshwater habitats of a Vereda Wetland Region, Minas Gerais, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 27: 275-288.
- Presley S. J., L. C. Higgins & M. R. Willig, 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*, 119: 908–917.
- Presley, S. J., L. M. Cisneros, B. D., Patterson & M. R. Willig, 2012. Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 968-976.

Presley, S. J. & M. R. Willig, 2010. Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 185-199.

Presley S. J., M. R. Willig, C. P. Bloch, I. Castro-Arellano, C. L. Higgins & B. T. Klingbeil, 2011. A Complex Metacommunity Structure for Gastropods Along an Elevational Gradient. *Biotropica*, 43: 480-488.

Ramos, M. V. V., N. Curi, P. D. Motta, A. C. T. Vitorino, M. Ferreira & M. L. N. Silva, 2006. Veredas do triângulo mineiro: solos, água e uso. *Ciência e Agrotecnologia*, 30: 283–293.

Reid, J. W., 1985. Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia* 9: 17–143.

Segers, H., 1995. Rotifera: the Lecanidae (Monogonta). Guides to the identification of the micro invertebrates of the continental water of the world. SPB Academic, The Hague.

Sendacz, S., & E. Kubo, 1982. Copepoda (Calanoida e Cyclopoida) de reservatórios do estado de São Paulo. *Boletim do Instituto de Pesca*, 9: 51-89.

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

Szabó, B., E. Lengyel, J. Padisák, & C. Stenger-Kovács, 2019. Benthic diatom metacommunity across small freshwater lakes: driving mechanisms, β -diversity and ecological uniqueness. *Hydrobiologia*, 828: 183-198.

Tonkin, J. D., S. Stoll, A. Sundermann & P. Haase, 2014. Dispersal distance and the pool of taxa, but not barriers, determine the colonisation of restored river reaches by benthic invertebrates. *Freshwater Biology*, 59: 1843-1855.

Tonkin, J. D., S. Stoll, S. C. Jähnig & P. Haase, 2016. Elements of metacommunity structure of river and riparian assemblages: communities, taxonomic groups and deconstructed trait groups. *Ecological Complexity*, 25:35-43.

Tonkin, J. D., R. D. Tachamo Shah, D. N. Shah, F. Hoppeler, S. C. Jähnig & S. U. Pauls, 2017. Metacommunity structuring in Himalayan streams over large elevational gradients: the role of dispersal routes and niche characteristics. *Journal of biogeography*, 44: 62-74.

Tundisi, J.G & T. Matsumura-Tundisi, 2016. *Limnologia*. Oficina de Textos, São Paulo.

Van der Gucht, K., K. Cottenie, K. Muylaert, N. Vloemans, S. Cousin, S. Declerck, E. Jeppesen, J. M. Conde-Porcuna, K. Schwenk, G. Zwart, H. Dega, W. Vyverman & L. De Meester, 2007. The power of species sorting: Local factors drive bacterial community composition over a wide range of spatial scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 20404-20409.

Willig, M. R., S. J. Presley, C. P. Bloch, I. Castro-Arellano, L. M. Cisneros, C. L. Higgins & B. T. Klingbeil, 2011. Tropical metacommunities along elevational gradients: effects of forest

type and other environmental factors. *Oikos*, 120: 1497-1508.

Winegardner, A. K., B. K. Jones, I. S. Ng, T. Siqueira & K. Cottenie, 2012. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 253–254.

APÊNDICE A - Lista de espécies coletadas e identificadas nas veredas separadas por grupos.

ROTIFERA

<i>Belauchampiella eudactylota</i> (Gosse, 1886)	<i>Lecane luna</i> (Müller, 1776)
<i>Brachionus caudatus</i> Barrois & Daday, 1894	<i>Lecane lunaris</i> Ehrenberg, 1832
<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	<i>Lecane papuana</i> (Murray, 1913)
<i>Brachionus urceolaris</i> Müller, 1773	<i>Lecane proicta</i> Hauer, 1956
<i>Cephalodella biungulata</i> Wulfert, 1937	<i>Lecane quadridentata</i> (Ehrenberg, 1830)
<i>Cephalodella forficula</i> (Ehrenberg, 1838)	<i>Lecane rhytida</i> Haring & Myers, 1926
<i>Cephalodella sp</i>	<i>Lecane signifera</i> (Jennings, 1896)
<i>Cephalodella sterea</i> (Gosse, 1887)	<i>Lecane unguolata</i> (Gosse, 1887)
<i>Dicranophorus caudatus</i> (Ehrenberg, 1834)	<i>Lepadella dactyliseta</i> (Stenroos, 1898)
<i>Dipleuchlanis propatula</i> (Gosse, 1886)	<i>Lepadella patella</i> (Müller, 1786)
<i>Enteroplea lacustris</i> Ehrenberg, 1830	<i>Macrochaetus collinsi</i> (Gosse, 1967)
<i>Eosphora anthadis</i> Haring & Myers, 1922	<i>Monommata dentata</i> Wulfert, 1940
<i>Epiphanes macrourea</i> (Barrois & Daday, 1894)	<i>Monommata grandis</i> Tessin, 1890
<i>Euchlanis diflexa</i> Gosse, 1886	<i>Monommata maculata</i> Haring & Myers, 1930
<i>Euchlanis incisa</i> Carlin, 1939	<i>Mytilina acanthophora</i> Hauer, 1938
<i>Euchlanis proxima</i> Myers, 1930	<i>Mytilina bisulcata</i> (Lucks, 1912)
<i>Hexarthra intermedia</i> (Wiszniewski, 1929)	<i>Mytilina macrocera</i> (Jennings, 1894)
<i>Itura chamadis</i> Haring & Myers, 1928	<i>Mytilina mucronata</i> (Müller, 1773)
<i>Itura deridderae</i> Segers, 1993	<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1830)
<i>Itura myersi</i> Wulfert, 1935	<i>Notommata copeus</i> Ehrenberg, 1834
<i>Lecane aculeata</i> (Jakubski, 1912)	<i>Notommata pachyura</i> (Gosse, 1886)
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	<i>Notommata pavidata</i> Myers, 1930
<i>Lecane cornuta</i> (Müller, 1786)	<i>Platyias leloupi</i> (Gillard, 1967)
<i>Lecane crepida</i> Haring, 1914	<i>Platyias quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)
<i>Lecane curvicornis</i> (Murray, 1913)	<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925
<i>Lecane elsa</i> Hauer, 1931	<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943
<i>Lecane furcata</i> (Murray, 1913)	<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)
<i>Lecane halicrysta</i> Haring & Myers, 1926	<i>Trichocerca bicristata</i> Gosse, 1887
<i>Lecane hastata</i> (Murray, 1913)	<i>Trichocerca bidens</i> (Lucks, 1912)
<i>Lecane hornemanni</i> (Ehrenberg, 1834)	<i>Trichocerca chatoni</i> (Beauchamp, 1907)
<i>Lecane leontina</i> (Turner, 1892)	<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse, 1886)
<i>Lecane ludwigii</i> (Eckstein, 1883)	

CLADOCERA

<i>Alona guttata</i> Sars, 1862	<i>Euryalona brasiliensis</i> Brehm & Thomsen, 1936
<i>Alona intermedia</i> Sars, 1862	<i>Karualona mulleri</i> (Richard, 1897)
<i>Alonella dadayi</i> Birge, 1910	<i>Leydigia schubarti</i> Brehm & Thomsen, 1936
<i>Alonella dentifera</i> Sars, 1901	<i>Macrothrix paulensis</i> (Sars, 1900)
<i>Anthalona verrucosa</i> (Sars, 1901)	<i>Macrothrix sp</i>
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> Sars, 1886	<i>Macrothrix squamosa</i> Sars, 1901

Chydorus eurynotus Sars, 1901
Chydorus sphaericus (Müller, 1775)

Moina reticulata (Daday, 1905)
Oxyurella ciliata Bergamin, 1939

COPEPODA

<i>Argyrodiaptomus sp</i>	<i>Notodiaptomus henseni</i> (Dahl, 1894)
<i>Mesocyclops brasiliensis</i> Kiefer, 1933	<i>Thermocyclops sp</i>
<i>Mesocyclops meridianus</i> (Kiefer, 1926)	<i>Tropocyclops prasinus</i> (Fischer, 1860)
<i>Microcyclops finitimus</i> (Dussart, 1984)	

APÊNDICE B - Variáveis ambientais coletadas nas veredas. DO: oxigênio dissolvido. TDS: sólidos totais dissolvidos. ORP: potencial de redução de oxidação.

Pontos de Coleta	pH	Temperatura (°C)	ORP (mV)	Condutividade (µS/cm)	Turbidez (NTU)	DO (mg/L)	TDS (g/L)	Profundidade (cm)
P1	4.88	21.73	132	36	28.2	3.64	0.023	30
P2	4.88	24.41	25	64	29.6	3.32	0.042	100
P3	4.46	22.81	116	66	797	4.35	0.043	150
P4	4.08	24.26	224	26	58.5	5.6	0.017	150
P5	5.26	27	191	24	58.2	5.11	0.016	40
P6	5.14	29.61	220	19	124	7.79	0.012	20
P7	4.53	26.33	262	21	223	5.39	0.014	20
P8	5.34	32.67	212	19	55.9	5.45	0.013	15
P9	4.56	31	279	24	145	4.45	0.016	50
P10	5.71	26.67	264	65	274	5.57	0.042	15
P11	4.77	25.68	265	43	111	4.25	0.028	100
P12	4.11	23.99	254	32	81.1	2.9	0.021	50
P13	3.58	26.44	312	17	32.9	5.33	0.011	40
P14	3.45	26.63	355	15	233	3.63	0.01	10

APÊNDICE C - Variáveis que mais influenciam na distribuição e estruturação da comunidade zooplanctônica e foram selecionadas (*Forward*) para a realização das pRDAs.

Variáveis	Rotíferos	Cladóceros	Copépodes
Ambientais	ORP e DO	ORP	ORP
Espaciais	PCNM 1	PCNM 1 e 3	PCNM 8