

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

Dissertação de Mestrado

Determinantes da diversidade beta de comunidades
aquáticas em planícies de inundação

Fernanda Ceschin

Curitiba, Fevereiro de 2015

Determinantes da diversidade beta de comunidades aquáticas em planícies de inundação.

Fernanda Ceschin

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. André AndrianPadial



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



PARECER

Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da dissertação de mestrado, a que se submeteu **Fernanda Ceschin** para fins de adquirir o título de Mestre em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão da candidata.

Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 23 de fevereiro de 2015.

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. André Andrian Padial
Orientador e Presidente

Prof. Dr. Roger Paulo Mormul
Membro

Profa. Dra. Isabela Galarda Varassin
Membro

Visto:
Prof.ª Dra. Isabela Galarda Varassin
Coordenadora do PPG-ECO



AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha família meus Pais, meus irmãos e minha Tia que com toda a paciência compreenderam e acompanharam os dias de cansaço físico e mental nos últimos dois anos.

Agradeço também a família por mim escolhida, meu agora esposo Fabiano Santos Ramos, por todo amor, carinho e paciência a mim dedicados. Pelo companheirismo e pelos dias em que conseguiu me agüentar quando nem mesmo eu agüentava.

Aos amigos e colegas de laboratório que sempre me ajudaram e me renderam muitas risadas e tranquilizações nos momentos de desespero.

Aos professores por suas aulas e conversas muito produtivas e por aumentarem cada vez mais meu amor pela fantástica ecologia.

Neste ponto cabe um agradecimento especial ao meu orientador André Andrian Padial que foi sempre muito paciente e acompanhou cada detalhe do trabalho buscando sempre melhorá-lo e manter-me interessada, deixo aqui meu muito obrigada!

Por fim, agradeço Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Paraná, que me acolheu muito bem em meu mestrado e me forneceu a estrutura necessária ao meu estudo, bem como as fontes de informação para o mesmo. À CAPES, pelo suporte financeiro e ao NUPELIA pelos dados fornecidos e por sempre terem suas portas abertas às pesquisas e estudos desenvolvidos pelos alunos e seus orientadores.

APRESENTAÇÃO

Essa dissertação foi elaborada ao longo dos dois últimos anos e está apresentada em forma de artigo a ser submetido ao Periódico *Freshwater Biology*.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1- Pontos amostrais distribuídos ao longo da Planície do Alto Rio Paraná.	11
Figura 2 - Nível hidrométrico x Períodos amostrais	14
Figura 3 – Representação: Distância média para o centroide.....	15
Figura 4 – Diversidade Beta x Período Amostral	17
Figura 5 – Diversidade Beta x Estações do Ano	20
Figura 6 – Resíduos x Período Amostral.....	20
Figura 7 – ANOVA: Resíduos x Estações do Ano	23
Figura 8 -Valores médios dos resíduos, em valores absolutos, (\pm erro padrão) para cada estação do ano de cada comunidade avaliada.....	23

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Variáveis de produtividade.....	18
Tabela 2 – Modelos GLS.....	21

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	10
MATERIAL E MÉTODOS.....	13
<i>Área de Estudo</i>	13
<i>Coleta dos Dados</i>	15
<i>Análise de dados</i>	16
RESULTADOS.....	19
DISCUSSÃO.....	23
REFERÊNCIAS	27

Determinantes da diversidade beta de comunidades aquáticas em planícies de inundação.

FERNANDA CESCHIN*, ANDRÉ ANDRIAN PADIAL*

**Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brasil*

RESUMO

1. Explicar a variação espacial e temporal da distribuição das comunidades biológicas nos ecossistemas tem sido uma questão central em ecologia. Atualmente esta questão tem sido pensada com enfoque na variação composicional entre unidades amostrais (Diversidade beta - β).

2. Nesse estudo, a variação da β temporal das comunidades de peixes sedentários, peixes migradores e macrófitas, foi abordada utilizando a metacomunidade amostrada em um período como unidade amostral. O conjunto de dados utilizado foi obtido de uma série temporal de 13 anos de amostragens na planície de inundação do Alto Rio Paraná, Brasil, de 2000 a 2012. Foram utilizadas como determinantes da β variáveis representativas dos seguintes processos ecológicos: invasão biológica, variáveis indicadoras do regime hidrológico, produtividade e heterogeneidade ambiental.

3. Os determinantes relevantes para as metacomunidades dependeram da comunidade estudada, sendo os peixes sedentários o grupo mais afetado pelos efeitos homogeneizadores do regime hidrológico. A β da metacomunidade de peixes sedentários também é significativamente explicada pela riqueza de espécies exóticas, heterogeneidade ambiental e produtividade, indicando alto determinismo ambiental na variação temporal dessa metacomunidade. A variação temporal da metacomunidade de macrófitas foi afetada apenas pelas variáveis de produtividade, porém a metacomunidade de peixes migradores apresentou somente autocorrelação temporal não explicada por nenhum dos determinantes testados.

*Correspondência: Fernanda Ceschin, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, Centro Politécnico, Avenida Coronel Francisco Heráclito dos Santos, 210, Jardim das Américas, Curitiba, Paraná, Brasil. Email: ferceschin@gmail.com

4. Por fim, a representação do regime hidrológico através de variáveis *dummy* parece ser a melhor forma de se utilizar informações do regime hidrológico como determinante da β .

Palavras-chave:

Homogeneização biótica, regime hidrológico, espécies invasoras, heterogeneidade ambiental, produtividade, autocorrelação.

ABSTRACT

1. Explaining the temporal and spatial variation of the ecological communities in the ecosystems had been a central issue on Ecology. This issue has been answered focusing on the compositional variation among sampling units (Beta diversity - β).

2. In this study we explained the sedentary fish, migratory fish and macrophytes communities temporal β . Data was obtained from a time series of 13 years of sampling in the Upper Paraná River floodplain. The following variables were used as β determinants: non-native species richness, productivity, environmental heterogeneity, hydrological regime.

3. The relevant determinants for metacommunities differ to each community studied. Sedentary fish were the most affected by the homogenizing determinants of the hydrological regime. Also, the sedentary fish metacommunity can be significantly explained by the non-native species richness, environmental heterogeneity and productivity, indicating high environmental determinism on the temporal variation of this metacommunity. The temporal variation of macrophyte metacommunity was only affected by the productivity variables. On the other hand, the migratory fish metacommunity only presents temporal autocorrelation, which cannot be explained by the tested determinants.

4. Finally, the representation of the hydrological regime through dummy variables seems to be the best way to use information about the hydrological regime as a determinant of β .

Key-words:

Biotic homogenization, hydrological regime, exotic species, environmental heterogeneity, productivity, autocorrelation.

INTRODUÇÃO

Durante muito tempo, ecólogos focaram nos fatores que determinam a α , explicando as razões nas quais mais ou menos espécies coexistem em um determinado local (Melo *et al.* 2007). Recentemente e concomitante com o surgimento de novos métodos analíticos, a β tem sido o foco dos ecólogos que visam entender porque as comunidades ecológicas são mais ou menos diversas (Vellend 2010; Melo *et al.* 2012). Variáveis bióticas e abióticas, em diferentes escalas, são consideradas como determinantes da β (Beisner *et al.* 2006; Meester *et al.* 2012; Verreydt *et al.* 2012). Em tais estudos, as diferenças espaciais/temporais entre a composição das comunidades locais são relacionadas com diferenças espaciais nos preditores, considerando a comunidade local como unidade amostral. Entretanto, ainda são raros os estudos que relacionem, de forma direta, a variação espacial/temporal das comunidades ecológicas com os preditores da β , considerando a metacomunidade (*i.e.* o conjunto de comunidades locais) como unidade amostral. Uma razão para a raridade dos estudos com essa abordagem provavelmente se deve a escassez de dados biológicos, pois a metacomunidade é considerada a unidade amostral para se explicar a β de um ecossistema. Dessa forma, várias metacomunidades devem ser amostradas espacialmente ou temporalmente (Bini *et al.* 2014), o que requer um grande esforço amostral. Com o aumento da disponibilidade dos dados ecológicos, uma melhor explicação de β a partir de preditores ecológicos se torna possível. Nesse estudo, o enfoque foi explicar a variação temporal de β . Nesse sentido, a β se refere à variação espacial das comunidades locais amostradas em um determinado período, sendo a metacomunidade do período considerada a unidade amostral, a mesma gera um valor de diversidade beta para cada um dos períodos amostrados. Dessa forma, o objetivo foi encontrar os determinantes da variação temporal da diversidade beta espacial (*i.e.* “level 3 abstraction, where one examines variation in variation in raw data” *sensu* Anderson *et al.* 2011, veja Figura 1).

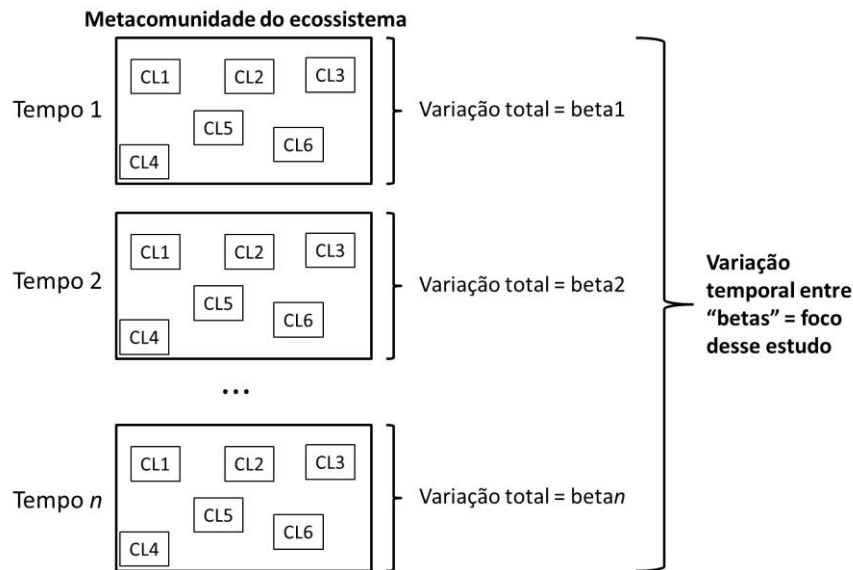


Figura 1. Faceta da diversidade beta explicada nesse estudo (veja Anderson *et al.* 2011).
CL = comunidade local.

Diversos fatores são considerados importantes para explicar a β . Um destes é a “hipótese da heterogeneidade do ambiente” (Simpson 1949; MacArthur e Wilson 1967), a qual sugere que condições ambientais mais heterogêneas fornecem mais nichos e diversas formas de explorar os recursos, estas duas condições em conjunto levariam ao aumento da diversidade (Tews *et al.* 2004). Ecossistemas heterogêneos proporcionam a coexistência de espécies devido ao fato de que o processo de substituição das espécies competidoras inferiores pelas superiores não se completa, pois diferentes manchas de habitat oferecem diferentes condições de crescimento (Williams 1964). Desta forma, espera-se que um período com maior heterogeneidade ambiental tenha maior variação na composição das espécies que constituem seus diferentes habitats (veja também Tamme *et al.* 2010; Heino 2012; Heino *et al.* 2015).

Além da heterogeneidade ambiental, diversos outros fatores variam temporalmente e podem explicar a variação temporal da β . Espécies não-nativas muitas vezes tornam-se dominantes e dificultam o estabelecimento e propagação de outras espécies, podendo culminar com a redução da diversidade local e até mesmo regionalmente (Simberloff e Vitule 2013). A combinação da introdução e extinção de espécies tem causado mudanças nos padrões espaciais de similaridade composicional em diferentes escalas (Olden *et al.* 2008). Estas mudanças são traduzidas em homogeneização ou diferenciação da biodiversidade. Dessa forma, espécies não-nativas também tem tido grande influência na homogeneização das comunidades (Vitule *et al.*

2012; Daga *et al.* 2014). Períodos com maior riqueza de espécies não-nativas devem apresentar menor variação espacial entre comunidades locais (Daga *et al.* 2014).

Outro fator ecológico que afeta a β é a produtividade do ecossistema, em ecossistemas aquáticos, alta produtividade frequentemente está relacionada com processos de eutrofização que diminuem a diversidade local e regional. Além disso, tem sido sugerido que alta produtividade proporciona mecanismos estocásticos na organização de comunidades, e que mecanismos *species-sorting* ocorrem principalmente em ambientes com limitação de recursos (Chase 2010, Bini *et al.* 2014). Por outro lado, Langenheder *et al.*(2012) sugere que mecanismos *species-sorting* são mais comuns em períodos de alta produtividade. Dessa forma, mais evidências ainda são necessárias para elucidar o papel da produtividade na β .

Uma das vantagens de se explorar a variação temporal da β é que a relação β vs. heterogeneidade ambiental não precisa levar em conta a extensão espacial da metacomunidade amostrada ou as diferenças bióticas e abióticas de ecossistemas distintos (Heino 2012; Bini *et al.* 2014). Por outro lado, se metacomunidades espacialmente estruturadas são consideradas as unidades amostrais, não somente a autocorrelação espacial, mas também a extensão espacial de cada metacomunidade deve ser considerada (*i.e.*, metacomunidades em maiores extensões geográficas podem ter maior β , veja Bini *et al.* 2014).

Em planícies de inundação, a heterogeneidade ambiental varia ao longo do tempo, isso ocorre essencialmente em função da variação do nível hidrométrico. Nestes ambientes, a heterogeneidade ambiental diminui em períodos de cheia e aumenta em períodos de seca (Thomaz *et al.* 2007). Dessa forma, planícies de inundação são ecossistemas modelo para explicar a variação temporal da β em função de preditores, como a heterogeneidade ambiental.

Nesse estudo, espera-se que a variação temporal da β seja determinada pela heterogeneidade ambiental; pela invasão do ambiente por espécies não-nativas; pelo regime hidrológico da planície; e pela produtividade do ecossistema. Para isto foram utilizados modelos lineares generalizados para explicar a variação temporal da β de peixes e macrófitas aquáticas medidas ao longo de até 13 anos na planície de inundação do Alto Rio Paraná, Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

A planície de inundação do Alto Rio Paraná (Figura 2) é o último trecho do Rio Paraná inalterado no Brasil (Agostinho *et al.*, 2004). Esse trecho é uma área importante para diversas espécies migratórias de peixes e ainda suporta alta diversidade de espécies (Agostinho *et al.* 2004). A planície de inundação tem regime hidrológico com estação seca (Junho-Setembro) e chuvosa (Outubro-Fevereiro) (Agostinho *et al.*, 2004). Entretanto, os reservatórios hidrelétricos recentemente construídos têm alterado profundamente a frequência, amplitude e duração das cheias (Souza-Filho, 2009). Ainda assim, é possível verificar picos de cheias e secas ao longo dos treze anos de estudos (Figura 3). Três regiões da planície foram amostradas, representando os maiores gradientes ambientais da mesma: (i) Subsistema do Rio Paraná; (ii) Subsistema do Rio Baía; (iii) Subsistema do Rio Ivinheima. Dados de longo prazo têm demonstrado que o subsistema do Rio Paraná tem alta transparência, alto fluxo, baixa concentração de nutrientes, baixos valores de pH e pulsos de cheia frequentes, porém de baixa intensidade. O subsistema do Rio Baía tem fluxo de água relativamente baixo, altas concentrações de nitrato, baixos valores de pH e altas concentrações de carbono dissolvido devido à presença de compostos húmicos. O subsistema do Rio Ivinheima tem fluxo de água intermediário, alta turbidez e alta concentração de fósforo (Thomaz *et al.* 2004).

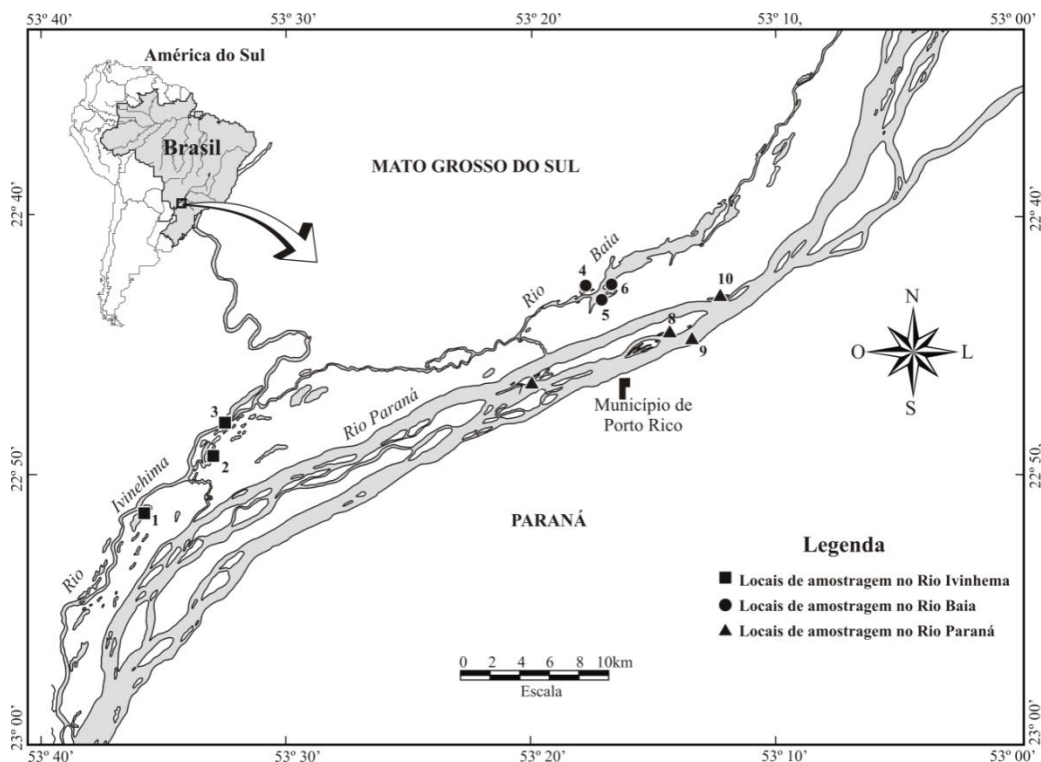


Figura 2. A planície de inundação do Alto Rio Paraná com indicação dos locais de amostragem. 1 = Lagoa Ventura, 2 = Lagoa dos Patos, 3 = Rio Ivinhema, 4 = Lagoa Guaraná, 5 = Rio Baía, 6 = Lagoa Fechada, 7 = Lagoa Osmar, 8 = Lagoa Pau Véio, 9 = Rio Paraná, 10 = Lagoa das Garças. As lagoas 1, 6, 7 e 8 são isoladas, e as outras estão conectadas diretamente ao canal principal de cada rio. Com exceção da lagoa 7, todas foram utilizadas para coletas de peixes (n = 9). As coletas de macrófitas aquáticas ocorreram nas lagoas 1, 2, 4, 6, 7, 8. Para maiores detalhes: <http://www.nupelia.uem.br>.

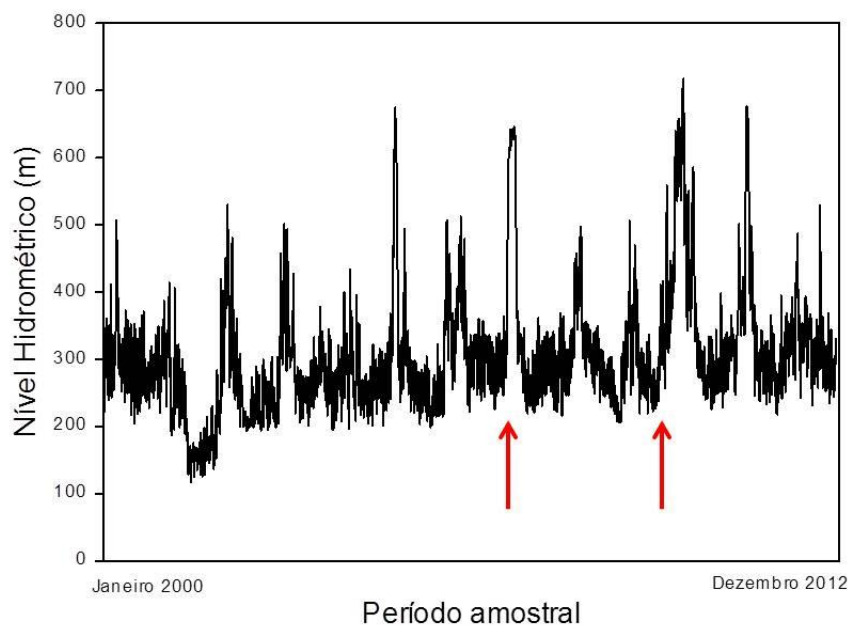


Figura 3. **Nível hidrométrico (medidas diárias) do Alto Rio Paraná ao longo dos 13 anos da série temporal utilizada no presente estudo.**

Coleta dos Dados

Os dados bióticos e abióticos utilizados foram obtidos de uma série temporal de 13 anos de amostragens, de 2000 a 2012, fornecidos por pesquisadores do Núcleo de Pesquisa em Ictiologia, Limnologia e Aquicultura da Universidade Estadual de Maringá, Paraná, Brasil. Tais dados representam o esforço amostral realizado durante o projeto PELD (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração) - sítio 6 financiado pelo Conselho Nacional de Pesquisa Científica (veja <http://www.nupelia.uem.br>). Peixes foram coletados em nove pontos; e macrófitas foram coletados em seis pontos de amostragem. Os pontos foram distribuídos ao longo de três subsistemas da Planície de inundação do Alto Rio Paraná (Figura 2). As amostragens foram realizadas no final verão (fevereiro/março), outono (maio/junho), inverno (agosto/setembro), e primavera (Novembro/Dezembro) ao longo dos 13 anos de amostragem. Entretanto, nem todos os períodos foram amostrados simultaneamente para peixes e macrófitas, 46 períodos de amostragem de Fevereiro de 2000 a Agosto de 2012 foram utilizados para peixes,

enquanto que 40 períodos de amostragem de Fevereiro de 2001 a Agosto de 2012 foram utilizados para macrófitas.

Os dados bióticos compreendem a abundância da metacomunidade de peixes e a presença/ausência da metacomunidade de macrófitas aquáticas, sendo a metacomunidade do estudo o conjunto de todos os pontos de amostragem. Os dados abióticos foram coletados nos mesmos pontos e períodos de amostragem dos dados bióticos e são referentes às seguintes variáveis ambientais: Temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$); Oxigênio dissolvido (mg.L^{-1}); pH; Condutividade elétrica ($\mu\text{S.cm}^{-1}$); Transparência de Secchi (m); Turbidez (NTU); Matéria em suspensão total (mg.L^{-1}); Matéria em suspensão inorgânica (mg.L^{-1}); Matéria em suspensão orgânica (mg.L^{-1}); Clorofila-a ($\mu\text{g.L}^{-1}$); Concentração de nitrogênio total ($\mu\text{g.L}^{-1}$); Concentração de fósforo total ($\mu\text{g.L}^{-1}$). Essas variáveis foram selecionadas, pois são consideradas relevantes para representar processos ecológicos que afetam metacomunidades aquáticas (Padial *et al.* 2014).

Análise de dados

Valores de β das metacomunidades foram estimados para cada período de amostragem. Esses foram estimados pela variação da posição das comunidades locais em um espaço multivariado. Para isso, foi gerada uma matriz de dissimilaridade (utilizando as distâncias de Bray-Curtis para abundância de peixes; e Jaccard para a presença/ausência de macrófitas), e posteriormente foi realizada Análise de Coordenadas Principais (PCoA, Gower 1966). A distância média da posição das comunidades locais para o centroide de um determinado período foi considerado como sendo uma medida de β do período (veja Anderson *et al.* 2006, Figura 4). Dessa forma, foram estimados valores de β para cada período amostral. As análises foram realizadas separando a comunidade de peixes em sedentários e migradores (Graça e Pavanelli 2007). Isso foi realizado, pois trabalhos anteriores sugerem que o hábito de vida afeta a resposta das comunidades de peixes aos gradientes ambientais e espaciais (Padial *et al.* 2014).

A mesma abordagem utilizada acima foi empregada para estimar valores de heterogeneidade ambiental a partir dos dados abióticos coletados nos diferentes períodos de amostragem (Figura 4). Para isso, foi gerada uma matriz de dissimilaridade euclidiana com os dados abióticos previamente padronizados, através do comando `decostand` disponível no pacote `vegan` do programa R. Da mesma forma, uma PCoA foi

empregada e a distância média dos locais de amostragem para o centroide no espaço multidimensional em cada período de amostragem foi calculado (Figura 4). A produtividade foi mensurada a partir dos *scores* dos centroides gerados pela PCoA. Nesse caso, centroides mais relacionados com variáveis de produtividade indicam períodos mais produtivos. Os dois primeiros eixos da PCoA estão relacionados com variáveis indicadoras da profundidade. Enquanto o eixo 1 da PCoA está relacionado principalmente com matéria em suspensão e nitrogênio, o eixo 2 se relaciona principalmente com transparência da água, turbidez e concentração de fósforo (Tabela 1).

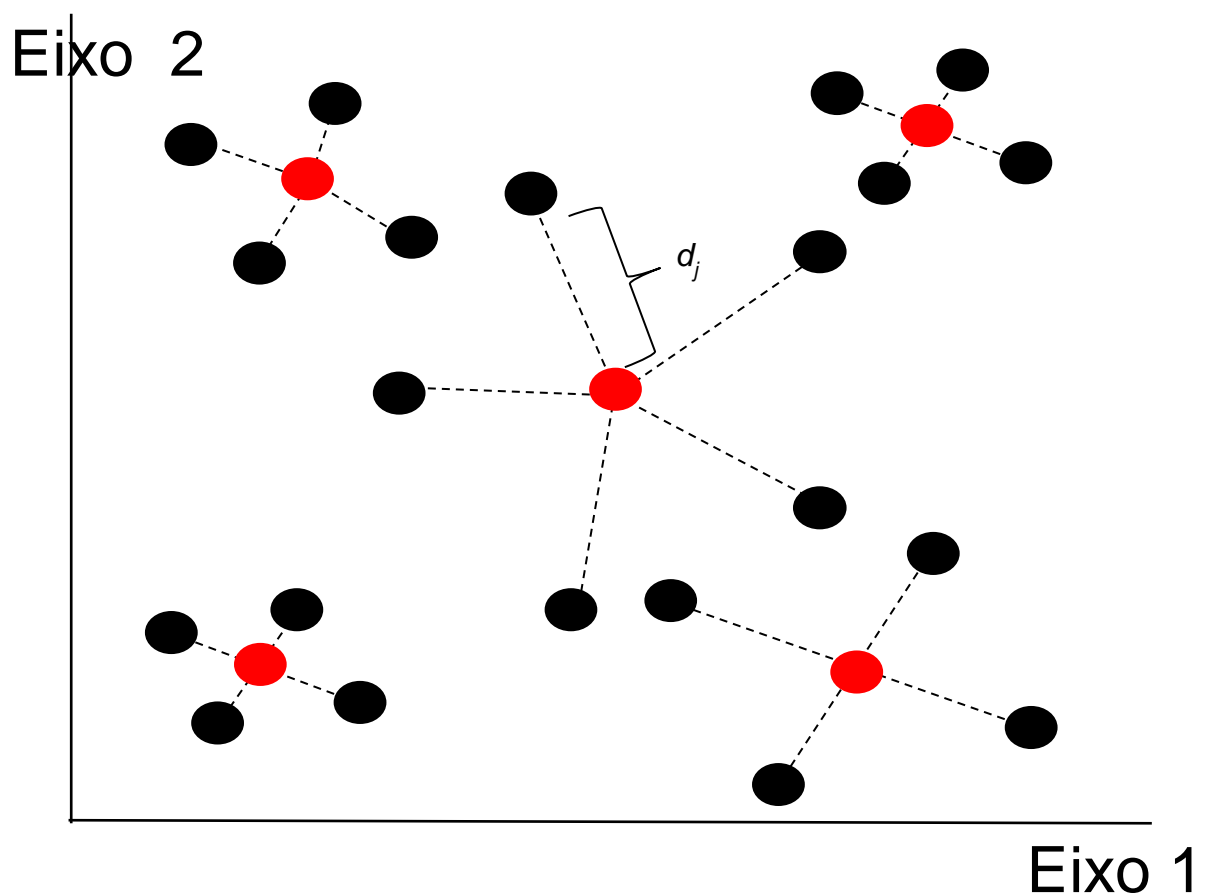


Figura 4. Representação de uma ordenação mostrando os locais amostrados em um período de amostragem (pontos pretos) e os centroides para os períodos (pontos vermelhos). A distância de cada local para o centroide do período (d_j) foi utilizada para estimar α e a heterogeneidade do período amostral.

Tabela 1. Relação das variáveis bióticas amostradas (ver métodos) com os dois primeiros eixos da Análise de Coordenadas Principais resumindo as condições ambientais dos períodos amostrais.

	PCoA1	PCoA2
Temperatura da água (°C)	0.11	-0.09
Oxigênio dissolvido (mg.L ⁻¹)	-0.49	0.43
pH	-0.58	0.11
Condutividade elétrica (µS.cm ⁻¹)	-0.34	-0.51
Transparência de Secchi (m)	-0.29	-0.79
Turbidez (NTU)	0.03	0.78
Matéria em suspensão total (mg.L ⁻¹)	-0.85	0.38
Matéria em suspensão inorgânica (mg.L ⁻¹)	-0.77	0.47
Matéria em suspensão orgânica (mg.L ⁻¹)	-0.86	0.00
Clorofila-a (µg.L ⁻¹)	0.24	0.27
Concentração de nitrogênio total (µg.L ⁻¹)	0.49	0.47
Concentração de fósforo total (µg.L ⁻¹)	0.40	0.61

Para explicar a variação temporal da β a partir dos preditores introduzidos anteriormente, foram utilizados modelos de quadrados mínimos generalizados (GLS), os quais possibilitaram definir quais destas variáveis podem ser consideradas os principais determinantes na variação temporal da β .

As variáveis preditoras paracada período de amostragem foram: i) heterogeneidade ambiental (HA); ii) nível hidrológico (NI); iii) riqueza de espécies exóticas (EE); iv) riqueza total de espécies (SR); v) produtividade (PCoA1 e PCoA2); vi) e dinâmica hidrológica (cheias e secas). A dinâmica hidrológica da região foi estimada baseada em duas abordagens para gerar variáveis preditoras. Dessa forma, foram rodados dois modelos GLS para cada comunidade, cada um utilizando conjuntos de variáveis de dinâmica hidrológica distintos. O modelo 1 representou a dinâmica hidrológica através das seguintes variáveis: número de dias desde a última cheia (NDC), duração da última cheia (TC) e a razão entre as duas anteriores (RAZ). Cheias foram consideradas quando o nível hidrométrico atingiu 3,5 m (Thomaz *et al.* 2004). Já o modelo 2 representou a dinâmica hidrológica através de um conjunto de variáveis *dummy*, que indicam a presença/ausência de: Cheias recentes curtas (CRC) – cheias que ocorreram nos últimos 30 dias e duraram menos de oito dias; cheias recentes longas (CRL) – cheias que ocorreram nos últimos 30 dias e duraram oito dias ou mais; cheias

antigas longas (CAL) – presença de cheia que ocorreu há mais de 30 dias e menos de 1 ano e que durou oito dias ou mais. Reconhecemos que a definição da duração de cheias curtas e longas; e a definição de o que é recente e antigo foi uma classificação arbitrária. Porém, tal critério seguiu o conhecimento biológico prévio descrito em diversas publicações sobre a dinâmica ecológica da planície de inundação do Alto Rio Paraná (e.g. Thomaz *et al.* 2004). Ademais, comunidades ecológicas em planícies têm alta resiliência, e cheias muito antigas provavelmente pouco afetam a variação espacial das comunidades (Thomaz *et al.* 2007), apesar de poderem ter efeitos na composição de peixes, por exemplo (Agostinho *et al.* 2005).

Em ambos os modelos, a autocorrelação temporal foi considerada como variável preditora (TEM) ao incluir a estrutura de correlação que melhor se ajustou aos dados. Em nosso trabalho, a melhor estrutura de correlação considerou um componente simétrico correspondendo a uma correlação constante (veja Pinheiro e Bates 2000). Os ajustes dos modelos foram comparados com o critério de informação de Akaike (Burnham e Anderson 2002). As análises foram realizadas em ambiente R, utilizando os pacotes ‘vegan’ (Oksanen *et al.* 2013) e ‘nlme’ (Pinheiro *et al.* 2015).

RESULTADOS

Os resultados encontrados demonstraram que a β das metacomunidades de peixes sedentários, peixes migradores e macrófitas variaram grandemente ao longo do tempo (Figura 5). Não houve diferença nos valores de β entre os períodos de verão, outono, inverno e primavera (Figura 6). Apesar disso, parece haver um padrão temporal na diversidade beta de peixes migradores, no qual há uma diminuição da diversidade após 2007 (veja seta na Fig 5); coincidindo com uma cheia de grande duração (68 dias acima de 350 cm, veja seta na Fig 3). Também é conspícua a diminuição da diversidade beta de peixes sedentários e migradores após a cheia de grande duração de 2010 (veja setas nas Figs 3 e 5). Considerando macrófitas, é possível destacar um período de baixa diversidade beta a partir de 2003 até o ano de 2005, entretanto a razão para esta queda da diversidade beta não é clara.

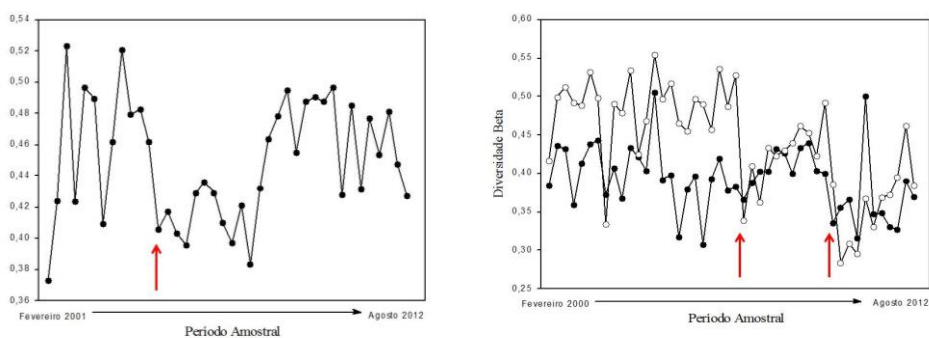


Figura 5. Valores de β de peixes (esquerda: círculos abertos – peixes migradores; círculos fechados – peixes sedentários) e macrófitas aquáticas (direita) ao longo dos períodos de amostragem.

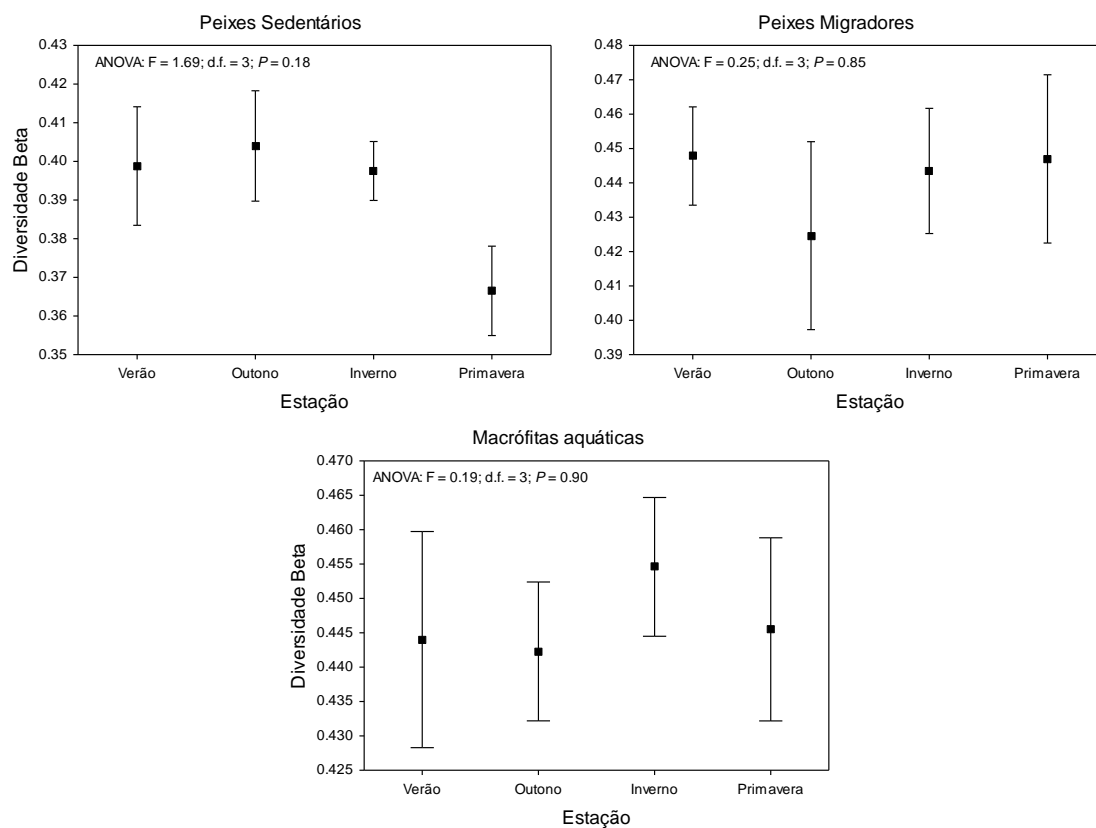


Figura 6. Valores de β médio (\pm erro padrão) para cada estação do ano de cada comunidade avaliada.

Para a metacomunidade de peixes sedentários, os principais determinantes da β foram heterogeneidade ambiental, nível hidrométrico, riqueza de espécies exóticas e as duas variáveis de produtividade (PCoA1 e PCoA2). Essas variáveis foram evidenciadas

nos dois modelos que diferem entre si na forma de representação do regime hidrológico. Entretanto, o modelo 2 apresentou o menor valor do critério de informação de Akaike (AIC: Modelo 1: -36.8375 ; Modelo 2:-73.2155), indicando que esse modelo apresenta o melhor ajuste do dados. Também é interessante destacar que não há evidência para autocorrelação temporal na β de peixes sedentários (Tabela 2).

Nenhum dos determinantes analisados explicou significativamente a β de peixes migradores, independente do modelo utilizado para representar o regime hidrológico. Para essa comunidade, geramos apenas evidência que a variação total da comunidade (β) de um período depende do período anterior, ou seja, uma autocorrelação temporal na β (Tabela 2). Quando os modelos são comparados, o modelo 2 apresentou o menor valor de do critério de informação de Akaike (AIC: Modelo 1: -3.77; Modelo 2: -43.12).

A β de macrófitas aquáticas pode ser explicada somente quando o modelo 2 foi utilizado. Nesse caso, a presença de cheias recentes curtas e a produtividade (representada principalmente por turbidez e concentração de fósforo) foram os determinantes significativos (Tabela 2). O modelo 2 apresentou o menor valor de do critério de informação de Akaike (AIC: Modelo 1: -14.65 ; Modelo 2:-61.08).

Tabela 2. Resultados dos modelos GLS para as comunidades de peixes sedentários, migradores e macrófitas aquáticas mostrando o Coeficiente (Coef), Erro Padrão (EP) a estatística t e o valor de P para cada variável analisada nas duas formas de representar o regime hidrológico (modelo 1 e 2, veja métodos). HA = heterogeneidade ambiental; NI = Nível hidrométrico; EE = riqueza de espécies exóticas; SR = riqueza total de espécies; PCoA 1 = primeiro componente da análise de coordenadas principais, principalmente relacionado com materiais em suspensão e concentração de nitrogênio (veja Tabela 1); PCoA 2 = segundo componente da análise de coordenadas principais, principalmente relacionado com turbidez, e concentração de fósforo (veja Tabela 1); NDC = dias desde a última cheia; TC = duração da última cheia; RAZ = razão entre as duas variáveis anteriores; CAL = presença de cheias antigas e longas; CRC = presença de cheias recentes e curtas; CRL = presença de cheias recentes e longas; TEM = variável para medir de autocorrelação temporal. As variáveis significativas estão indicadas em negrito.

	Peixes Sedentários				Peixes Migradores				Macrófitas Aquáticas				
	Coef	EP	t	P	Coef	EP	t	P	Coef	EP	T	P	
Modelo 1	HA	0.06	0.02	3.69	0.00	0.01	0.03	0.24	0.81	0.01	0.02	0.73	0.47
	NI	0.01	0.00	-2.05	0.05	0.00	0.00	0.86	0.40	0.00	0.00	0.47	0.64
	EE	-0.01	0.00	-2.11	0.04	-0.01	0.00	-1.61	0.12	0.00	0.00	0.15	0.88
	SR	0.00	0.00	0.67	0.51	0.00	0.00	0.50	0.62	0.00	0.00	0.06	0.96
	PC1	-0.04	0.01	-3.43	0.00	0.00	0.02	-0.02	0.99	0.05	0.18	0.28	0.78
	PC2	0.04	0.01	3.51	0.00	0.02	0.02	0.91	0.37	0.23	0.13	1.75	0.09
	NDC	0.00	0.00	-1.41	0.17	0.00	0.00	1.32	0.19	0.00	0.00	0.94	0.36

	TC	0.00	0.00	-0.51	0.61	0.00	0.00	-1.34	0.19	0.00	0.00	-0.01	0.99
	RAZ	0.00	0.00	0.16	0.88	0.00	0.00	-0.04	0.97	0.00	0.00	0.37	0.72
	TEM	0.00	0.00	0.03	0.97	0.00	0.00	-1.60	0.12	0.00	0.00	-1.64	0.11
Modelo 2	HA	0.06	0.02	3.61	0.00	0.03	0.03	0.98	0.34	0.03	0.01	1.26	0.22
	NI	0.00	0.00	-1.92	0.06	0.00	0.00	-0.03	0.97	0.00	0.00	0.85	0.40
	EE	-0.01	0.00	-1.86	0.07	-0.01	0.01	-1.45	0.16	0.00	0.00	0.31	0.76
	SR	0.00	0.00	0.20	0.84	0.00	0.00	0.59	0.56	0.00	0.00	-0.36	0.72
	PC1	-0.04	0.01	-3.22	0.00	0.00	0.02	0.11	0.92	-0.02	0.14	-0.13	0.90
	PC2	0.04	0.01	3.33	0.00	0.02	0.02	1.11	0.28	0.24	0.12	1.98	0.05
	CAL	0.00	0.02	-0.18	0.86	0.01	0.03	0.19	0.86	-0.03	0.02	-1.27	0.21
	CRC	0.00	0.02	0.23	0.82	-0.03	0.03	-1.01	0.32	-0.05	0.02	-2.63	0.01
	CRL	0.01	0.02	0.64	0.52	0.00	0.03	-0.09	0.93	-0.02	0.02	-1.04	0.31
	TEM	0.00	0.00	-0.02	0.98	-0.01	0.00	-2.17	0.04	0.00	0.00	-1.43	0.16

Não foi possível observar padrão temporal nos resíduos do modelo para as todas as comunidades estudadas independente do modelo utilizado, indicando que não há um período no qual o modelo prevê melhor os valores de β (Figura 7 e 8).

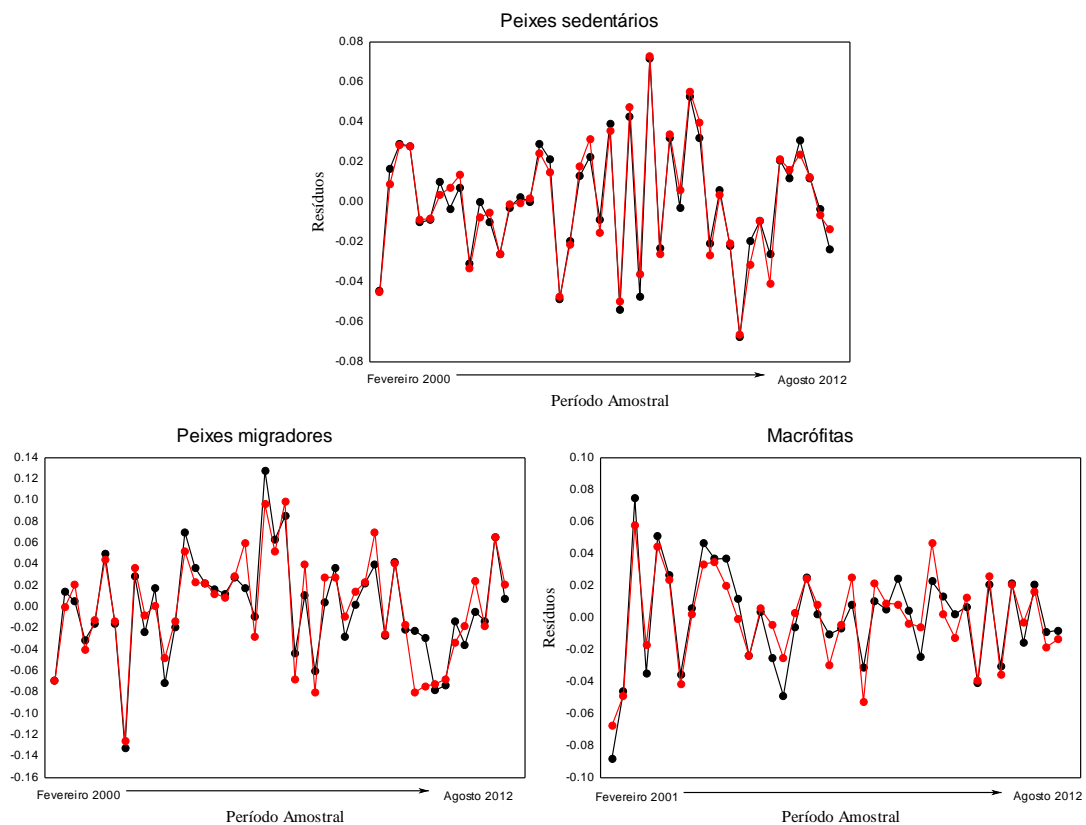


Figura 7. =Resíduos dos modelos 1 (símbolos e linhas pretas) e 2 (símbolos e linhas vermelhas) para as comunidades estudadas. Os modelos diferem entre si nas variáveis que representam o regime hidrológico (veja Métodos).

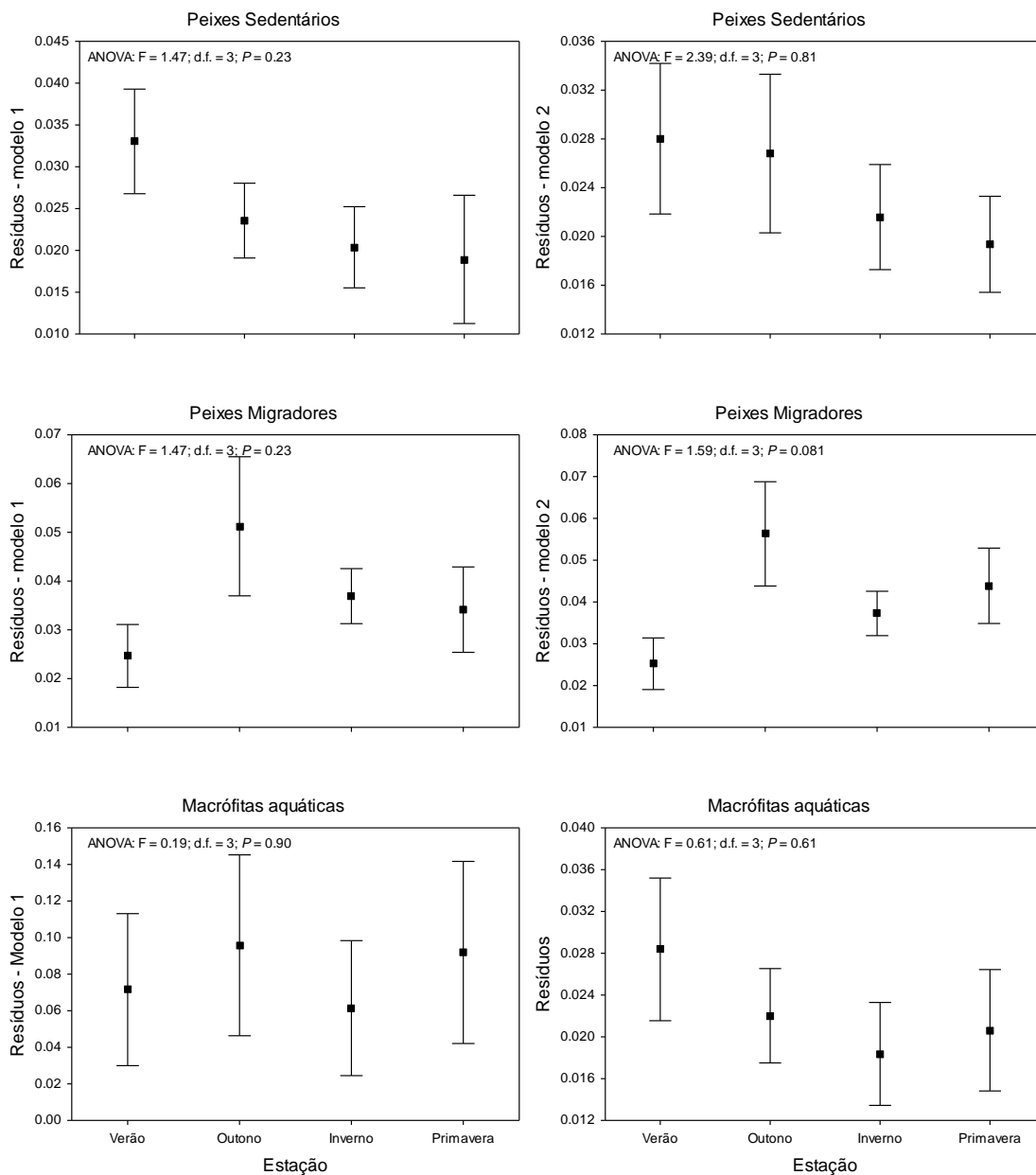


Figura 8. Valores médios dos resíduos, em valores absolutos, (\pm erro padrão) para cada estação do ano de cada comunidade avaliada.

DISCUSSÃO

Nesse estudo, evidenciamos que as diferentes metacomunidades abordadas apresentam determinantes distintos da variação temporal da diversidade beta. Enquanto a metacomunidade de peixes sedentários foi determinada por todos os fatores homogeneizadores abordados, a metacomunidade de peixes migradores não foi determinada por nenhum dos preditores, apenas apresentou autocorrelação temporal

ênfatizando a importância dos efeitos estocásticos atuando sobre esta metacomunidade, já a variação temporal da diversidade beta da metacomunidade de macrófitas foi essencialmente determinada pelos preditores de produtividade e pelo regime hidrológico da planície, mais especificamente pelas cheias recentes curtas. Estes resultados estão de acordo com estudos prévios que demonstraram baixa concordância entre diversas comunidades, incluindo as de peixes e macrófitas, indicando que as metacomunidades percebem de forma distinta as variações ambientais (Bini *et al.* 2007; Heino e Soininen 2010; Padial *et al.* 2012).

As previsões dos modelos não foram enviesadas dependendo do período estudado, ou seja, não houveram resultados discrepantes para os diferentes períodos de amostragem pois os resíduos do mesmo não tiveram padrão temporal (Figuras 7 e 8). Dessa forma, a importância das diferentes variáveis que explicam β deve ser independente do tempo. Em parte, a ausência de padrão temporal na importância dos determinantes da β pode ser em virtude da redução da variação hidrológica devido a operação de usinas hidrelétricas localizadas à montante e à jusante dessa planície (Souza-Filho 2009) isto ocorre pois as hidrelétricas reduzem a sazonalidade, a amplitude e a intensidade das cheias, tornando o padrão temporal de variação do regime hidrológico menos definido.

Para a metacomunidade de peixes sedentários, as variáveis de produtividade foram importantes determinantes, ressaltando o efeito do determinismo ambiental nessa metacomunidade. Estes resultados reforçam que a variação composicional de peixes sedentários é significativamente explicada pelas variáveis ambientais (Padial *et al.* 2014). No presente trabalho, dois eixos independentes de produtividade foram utilizados como determinantes do padrão temporal de β , indicando que diferentes variáveis de produtividade (e.g. fósforo, nitrogênio, turbidez, matéria orgânica dissolvida e matéria inorgânica dissolvida), afetam a diversidade beta. Em uma abordagem similar ao nosso estudo, a importância da produtividade na diversidade β foi demonstrada com dados de macroinvertebrados norte-americanos (Bini *et al.*, 2014). A explicação para uma relação positiva entre produtividade e β provavelmente se baseia em evidências da maior estocasticidade na composição das comunidades locais (o que gera maior diversidade beta) em comunidades mais produtivas (Chase 2010, Bini *et al.* 2014). Por outro lado, a maior produtividade pode gerar processos de eutrofização, o que tipicamente homogeneiza as comunidades aquáticas (Van Sickle e Paulsen 2008, Donohue *et al.* 2009). Essa aparente ambiguidade ficou evidente em nossos resultados,

enquanto pois houve relação negativa da variação da diversidade beta com as variáveis de PC1, e relação positiva com as variáveis de PC2, indicando que a homogeneização por eutrofização e a diferenciação por estocasticidade podem ocorrer simultaneamente, o que evidencia duas possíveis relações entre produtividade e diversidade beta (Donohue *et al.* 2009, Chase 2010, Bini *et al.* 2014).

Além da produtividade, o modelo 1 indicou a riqueza de espécies exóticas como determinante do padrão temporal de β para peixes sedentários. Vários autores têm sugerido que a presença de espécies exóticas leva à homogeneização de comunidades e conseqüente redução da β (veja Villéger 2011, Simberloff *et al.* 2013). De fato, a porcentagem de espécies exóticas foi considerada como um fator homogeneizador da ictiofauna ao longo do tempo em reservatórios brasileiros (Daga *et al.* 2014), sugerindo que o mesmo ocorre com a metacomunidade de peixes sedentário na Planície do Alto Rio Paraná com o aumento da riqueza de espécies exóticas na metacomunidade.

Para a metacomunidade de peixes migradores apenas a variável “tempo” explicou significativamente a variação de β , indicando que há autocorrelação temporal entre as unidades amostrais. Provavelmente, a variação da metacomunidade de peixes migradores é influenciada principalmente por eventos estocásticos, que determinam quais espécies chegam primeiro ou permanecem e conseqüentemente dominam os diferentes locais (Hubbel 2001). Em um estudo que considerou a comunidade local como unidade amostral para explicar a diversidade beta, o tempo também explicou significativamente a estrutura de composição da comunidade de peixes da planície de inundação do Alto Rio Paraná (Padial *et al.*, 2014).

A metacomunidade de macrófitas só teve dois determinantes significativos para β , a produtividade e a presença de cheias recentes curtas. Existem ainda poucas evidências sobre a forma com que a produtividade afeta a variação de β , sendo que muitas das conclusões encontradas são contrastantes (Chase 2010, Lengenhender 2012, Bini *et al.*, 2014), como já dito anteriormente. De qualquer forma, ressaltamos o papel da produtividade na diversidade beta de grupos biologicamente distintos, como macrófitas e peixes sedentários. Nesse caso, a produtividade está positivamente relacionada com a diversidade beta de macrófitas (veja Tabela 2). Dessa forma, a explicação mais plausível para essa comunidade é que há diferenciação biótica em resposta à estocasticidade proporcionada pela produtividade (Bini *et al.*, 2014). A presença de cheias recentes curtas está negativamente relacionada com a diversidade beta. Quando ocorrem cheias, ambientes se tornam mais conectados, e este processo

leva à homogeneização da planície (Thomaz *et al.* 2007). Entretanto apenas a variável CRC foi significativa, o que sugere que cheias ocorridas recentemente, mesmo que curtas, tem influência sobre a variação de β . Assim, a relevância das cheias como fator homogeneizador das comunidades deve diminuir medida que o tempo passa. Para nossa surpresa, não há relação negativa entre a β e a presença de cheias recentes longas. Provavelmente, isso se deve ao fato de que em apenas poucos períodos foram observados cheias recentes longas. De fato, com a operação de usinas hidroelétricas, pulsos frequentes e curtos de inundação são os eventos mais observados (Thomaz *et al.*, 2004). Finalmente, é importante destacar que a maneira na qual representamos o regime hidrológico (modelo 1 vs. modelo 2) afetou a significância das variáveis. Em nosso caso, a utilização de variáveis *dummy* apresentam modelos que se ajustam melhor, de acordo com os valores de AICc (veja resultados). Ainda que tenhamos elaborado diferentes variáveis *dummy* e variáveis contínuas para tentar representar o regime hidrológico, a diferença entre os modelos sugerem que a representação do regime hidrológico precisa ser melhor abordada e compreendida, para que saibamos em que prazo e com que duração as cheias realmente são relevantes nas diferentes comunidades aquáticas e de que forma isso afeta a variação de β .

Nesse estudo, ressaltamos que inovamos ao investigar a β em seu terceiro nível de abstração (e.g. Anderson *et al.* 2011), ou seja, focamos em explicar a variação temporal da variação espacial da composição das metacomunidades da Planície de inundação do Alto Rio Paraná ao longo do tempo. Bini *et al.* (2014), comparou de maneira similar metacomunidades entre ecorregiões distintas, entretanto nossa comparação foi realizada entre períodos distintos da mesma ecorregião, o que nos permitiu retirar a preocupação com a variação da extensão espacial e a composição diferenciada das ecorregiões nos modelos. Ao investigar a planície de inundação do Alto Rio Paraná temporalmente, a extensão espacial das unidades amostrais foi sempre o mesmo entre períodos.

Ademais, ressaltamos que a β das diferentes metacomunidades apresentaram diferentes determinantes, indicando processos ecológicos atuando nas metacomunidades. Isso corrobora com resultados de estudos anteriores que levantam a importância de processos ecológicos distintos atuando nas diferentes metacomunidades (De Bie *et al.* 2012, Padial *et al.* 2014). Apesar de não abordar explicitamente em nossos modelos, nossos resultados sugerem que efeitos estocásticos são centrais para explicar a variação temporal na β de metacomunidades. Os pulsos de inundação, por

exemplo, podem atuar como *resets*, proporcionando uma metacomunidade (em termos tanto de composição como de variação espacial) completamente diferente do que a de um período anterior, analogamente à efeitos prioritários (De Meester *et al.* 2005) explicando a composição de comunidades. A dispersão entre comunidades locais (Hubbel 2001), outro processo estocástico bem relatado para planícies de inundação (Padial *et al.* 2014), também pode ser variar temporalmente e explicar a variação temporal da β . Por fim, evidenciamos que a comunidade de peixes sedentários é a mais suscetível a processos de homogeneização temporais causados pela homogeneização ambiental, eutrofização e invasão biológica, devido ao fato de que vários preditores relacionados com os processos acima foram indicados como significativos nos modelos utilizados.

Sendo assim, a homogeneização das metacomunidades ao longo do tempo depende das características biológicas das metacomunidades estudadas, estes resultados evidenciam que os esforços para promoção da conservação da variação espacial das comunidades devem ser pensados para cada metacomunidade separadamente.

REFERÊNCIAS

- Agostinho A.A., Gomes L.C, Veríssimo S. & Okada E.K. (2004). Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Parana River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **14**, 11-19.
- Anderson M. J., Ellingsen K.E. & McArdle B.H.(2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters*, **9**, 19-28.
- Anderson M.J., Crist T.O., Chase J.M., Vellend M., Inouye B.D., Freestone A.L., *et al.*(2011). Navigating the multiple meanings of b diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, **14**, 19–28
- Beisner B.E., Peres-Neto P.R., Lindström E.S., Barnett A. & Longhi M.L. (2006). The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, **87**, 2985-2991.
- Bini L.M., Landeiro V.L., Padial A.A., Siqueira T. & Heino J. (2014). Nutrient enrichment is related to two facets of beta diversity for stream invertebrates across the United States. *Ecology*, **95**, 1569-1578.

- Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- Chase, J.M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, **328**, 1388–1391.
- Daga V.S., Skóra F., Padial A.A., Abilhoa V., Gubiani E.A. & Vitule J.R.S (2014). Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical reservoirs: comparing the roles of introduced species and their vectors. *Hydrobiologia*.
- De Bie T., De Meester L., Brendonck L., Martens K., Goddeeris B., Ercken D., et al. (2012). Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, **15**, 740-747.
- De Meester L., Declerck S., Stoks R., Louette G., Van de Meutter F., De Bie T., et al. (2005). Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation- Marine and Freshwater ecosystems*, **15**, 715-725.
- Donohue I., Jackson A.L., Pusch M.T. & Irvine K. (2009). Nutrient enrichment homogenizes lake benthic assemblages at local and regional scales. *Ecology*, **90**, 3470-3477.
- Gower J. C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, **53**, 325-338.
- Graça W.J. & Pavanelli C.S. (2007). *Peixes da planície de inundação do Alto rio Paraná e áreas adjacentes*. Eduem, Maringá.
- Heino J., Bini L.M., Karjalainen S.M., Mykra H., Soininen J., Vieira L.C.G., et al. (2010). Geographical patterns of microorganismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos*, **119**, 129–137.
- Heino J., Gronroos M., Soininen J., Virtanen R. & Muotka T. (2012). Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. *Oikos*, **121**, 537–544.

- Heino J., Melo A.S. & Bini L.M. (2015). Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, **60**, 223–235.
- Hubbell S.P. (2001). *A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- Langenheder S., Berga M., Ostman O. & Szekely A.J. (2012). Temporal variation of biodiversity and assembly mechanisms in a bacterial metacommunity. *The ISME Journal*, **6**, 1107–1114.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Melo A.S., Schnek F., Hepp L.U., Simões N.R., Siqueira T. & Bini L.M. (2007). Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia*.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., *et al.* (2013). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-8. <http://CRAN.R436project.org/package=vegan>.
- Olden J.D., Poff N.L. & Bestgen K.R. (2008). Trait synergisms and the rarity, extirpation, and extinction risk of desert fishes. *Ecology*, **89**, 847-856.
- Padial A.A., Siqueira T., Heino J., Vieira L.C.G., Bonecker C.C., *et al.* (2012). Relationships between multiple biological groups and classification schemes in a Neotropical floodplain. *Ecological Indicators*, **13**, 55-65.
- Padial A.A., Ceschin F., Declerck S.A.J., De Meester L., Bonecker C.C., *et al.* (2014). Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. *Plos One*, **9**, 1-8.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D. and R Core Team (2015). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-119. <http://CRAN.Rproject.org/package=nlme>.
- José C. Pinheiro and Douglas M. Bates. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Statistics and Computing Series, *Springer-Verlag*, New York, NY, 2000.

- Simberloff D., Martin J.L., Genovesi P., Maris V., Wardle D.A., *et al.* (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution*, **28**, 58-66.
- Simberloff D. & Vitule J.R.S. (2014). A call for an end to calls for the end of invasion biology. *Oikos*, **123**, 408-413.
- Simpson E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163-688.
- Souza E.E. (2009). Evaluation of the Upper Parana River discharge controlled by reservoirs. *Brazilian Journal Of Biology*, **69**, 707-716.
- Tews J., Moloney K. & Jeltsch F. (2004). Modeling seed dispersal in a variable environment: a case study of the fleshy-fruited savanna shrub *Grewia flava*. *Ecological modeling*, **175**, 65-76.
- Tamme R., Hiiesalu I., Laanisto L., Szava-Kovats & Partel M (2010). Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, **21**, 796–801.
- Thomaz S.M., Pagioro T.A., Bini L.M., Roberto M.C. & Rocha R.R.A. (2004). Limnological characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. In: *The Upper Paraná River and its floodplain: Physical aspects, Ecology and Conservation* (Eds Thomaz S.M., Agostinho A.A. & Hahn N.S.), pp. 75-102. Leiden: Backhuys Publishers.
- Thomaz S.M., Bini L.M. & Bozelli R.L. (2007). Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**, 1-13.
- Van Sickle J. & Paulsen S.G. (2008). Assessing the attributable risks, relative risks and regional extents of aquatic stressors. *Journal of the North American Benthological Society*, **27**, 920-931.
- Vellend M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *Quarterly Review of Biology*, **85**, 183-206.
- Verreydt D., DeMeester L., Decaestecker E., Villena M.J., Van der Gucht K., *et al.* (2012). Dispersal-mediated trophic interactions can generate apparent patterns of dispersal limitation in aquatic metacommunities. *Ecology Letters*, **15**, 218-226.

- Villéger S., Blanchet S., Beauchard O., Oberdorff T & Brosse S. (2011). Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 18003–18008.
- Vitule J.R.S., Skóra F. & Abilhoa V. (2012). Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions*, **18**, 111-120.
- Williams C. B. (1964). *Patterns in the Balance of Nature and related Problems in Quantitative Ecology*. London and New York: Academic Press.
- R. H. Whittaker R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**.
- Whittaker R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**, 213-251.