

THIAGO RODRIGUES DOS SANTOS

Variação sazonal da biomassa, do estado nutricional e da estrutura da comunidade de algas perifíticas desenvolvida sobre substrato artificial e *Utricularia foliosa* L.

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, Área de Concentração Plantas Avasculares e Fungos.

SÃO PAULO

2012

THIAGO RODRIGUES DOS SANTOS

Variação sazonal da biomassa, do estado nutricional e da estrutura da comunidade de algas perifíticas desenvolvida sobre substrato artificial e *Utricularia foliosa* L.

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, Área de Concentração Plantas Avasculares e Fungos.

ORIENTADOR: DR. CARLOS EDUARDO DE MATTOS BICUDO

Ficha Catalográfica elaborada pelo **NÚCLEO DE BIBLIOTECA E MEMÓRIA**

Santos, Thiago Rodrigues

S237v Variação sazonal da biomassa, do estado nutricional e da estrutura da comunidade de algas perifíticas desenvolvida sobre substrato artificial e *Utricularia foliosa* L. / Thiago Rodrigues dos Santos -- São Paulo, 2012.

79 p. il.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, 2012

Bibliografia.

1. Algas. 2. Perifíton. 3. Reservatório. I. Título

CDU: 582.26

Aos meus pais Mauro e Lílian, à
minha avó Cida e à minha esposa
Danielle por todo carinho, apoio e
cumplicidade.

Dedico

Quantos são os teus trabalhos, ó Jeová!

A todos eles fizeste em sabedoria.

A terra está cheia das tuas produções.

Salmos 104: 24

Agradecimentos

Gostaria de expressar aqui os meus sinceros agradecimentos a todos que contribuíram e apoiaram-me de alguma forma no desenvolvimento deste trabalho:

Ao meu Deus, Jeová, por ter me dado vida, força e inúmeras oportunidades para estar onde e com quem estou, se tudo o que tenho e que consegui dou graças a ELE.

Ao Prof. Dr. Carlos Eduardo de Mattos Bicudo, pela orientação, ensino e oportunidade. Considero uma honra ter sido orientado por um dos grandes nomes da limnologia brasileira; as histórias e a vivência contadas por ele são fantásticas e, sem dúvida, um exemplo de profissional que pretendo seguir.

À Prof^a Dr^a Carla Ferragut, pela orientação, ajuda, amizade, exemplo e por ter-me acolhido desde o começo da minha iniciação científica. Agradeço imensa e sinceramente por ter mostrado como um verdadeiro profissional deve agir e como podemos contribuir com a ciência do nosso país.

À Prof^a Dr^a Denise Bicudo, pelo incentivo durante todos os anos em que estou no Instituto de Botânica. Agradeço por passar seu conhecimento de forma tão didática durante as disciplinas, por contribuir com meu crescimento profissional e com o presente estudo com suas sugestões dadas na qualificação.

À Prof^a Dr^a Andrea Tucci, pela ajuda na identificação dos táxons algais e pelas sugestões dadas por ocasião de meu Exame de Qualificação.

À Prof^a Dr^a Ilka Vercellino, pelas sugestões feitas durante o Exame de Qualificação e pelo incentivo dado à minha iniciação científica.

À FAPESP, Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo, pela concessão da bolsa de mestrado, o que permitiu a realização deste projeto de pesquisa (FAPESP 2009/11721-5).

Ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, pela infraestrutura colocada à minha disposição, como o auxílio nas coletas e uso irrestrito do laboratório e equipamentos. Sem isto não conseguiríamos alcançar nossos objetivos.

Ao Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente do Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, pelas oportunas disciplinas oferecidas e pelo bom atendimento que recebi desde a matrícula até hoje.

À Estação Meteorológica do Observatório “Alexander Postoiév” do CIENTEC, Parque de Ciência e Tecnologia da Universidade de São Paulo, pelo fornecimento das variáveis climáticas.

Aos pesquisadores e alunos do Núcleo de Pesquisa em Ecologia pelo convívio, incentivo e por terem tornado o Núcleo de Ecologia um excelente lugar de trabalho e estudo.

Às Panteras Amarelas, Maria Auxiliadora (Dorinha), Marly Bataglia (eterna pantera), Marly e Valdenice (Val), pela imensa ajuda nos dias de coleta, por fazerem o trabalho pesado de lavar vidrarias, por estarem sempre prontas em ajudar e pela grande amizade durante estes anos que me encontro neste Instituto.

Aos doutores e doutorandos que passaram pela Ecologia Aquática do Núcleo de Ecologia: Angélica Righetti, Carlos Wetzel, Fernanda Ferrari, Jeniffer Pereira, Kléber Renan, Luciana Godinho, Luciane Fontana, Simone Wengrat, Sandra Bøddeker e Sidney Fernandes, por sempre estarem prontos para ajudar em tudo: identificações, análises laboratoriais, incentivos; e por terem me mostrado as dificuldades desta vida científica e terem me ajudado a superá-las.

Aos mestres e mestrandos que passaram pela Ecologia: Ana Margarita, Barbara Pellegrini, Daiane Teixeira, Gisele Marquardt, Majoi Nascimento, Mariane Souza, Mayara Casartelli, Murilo Borduqui, Paula Carvalho, Priscilla Denise, Samantha Faustino e Simone Ferreira, pela ajuda, incentivo e confiança nestes últimos dois anos em que passamos pelas mesmas dificuldades e alegrias juntos, formando, de fato, uma grande família científica.

Aos alunos de iniciação científica da Ecologia Aquática: Débora Góes, Gabriela Lavagnolli, Larissa Stevanato, Laís Gonzaga e Lívia Costa, pela ajuda prestada nos dias de coleta e nas análises referentes a este projeto.

A toda a minha família, tios, tias, primos e avós, pelo auxílio emocional. Especialmente aos meus pais, Mauro e Lílian e à minha avó Cida que são muito especiais, sua colaboração emocional foi imprescindível na minha vida. Não conseguiria e não consigo viver sem vocês.

À Danielle Santos, que foi tudo na minha vida nestes últimos anos. A você que foi minha namorada, noiva e é minha esposa, agradeço pela paciência, incentivo, ajuda, e por ter confiado mais em mim do que eu mesmo. Você é excelente, quero o seu apoio por toda a minha vida. EU TE AMO.

A minha gratidão por vocês é muito mais do que estas frases, mas, infelizmente, não consigo expressá-la nestas linhas, porém, quero que todos saibam que o apoio de vocês foi fundamental.

Índice

Resumo geral.....	1
General summary.....	2
Introdução geral.....	3
Referências bibliográficas.....	58
Conclusão Geral.....	71
Anexo	73

Capítulo 1: Variação sazonal da biomassa e do estado nutricional da comunidade perifítica sobre *Utricularia foliosa* L.

Resumo.....	7
1. Introdução.....	8
2. Materiais e Métodos.....	10
2.1. Área de estudo.....	10
2.2. Delineamento amostral.....	11
2.3. Variáveis climáticas.....	13
2.4. Variáveis físicas, químicas e biológicas.....	13
2.5. Comunidade perifítica.....	14
2.6. Tratamento estatístico.....	15
3. Resultados.....	15
3.1. Variáveis climáticas.....	15
3.2. Variáveis abióticas e biológicas no interior dos bancos de <i>Utricularia foliosa</i>	16
3.3. Comunidade perifítica.....	17
3.4. Estado nutricional do perifíton.....	19
4. Discussão.....	27

Capítulo 2: Estrutura da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial e em diferentes partes da macrófita carnívora *Utricularia foliosa* L.

Resumo.....	33
1. Introdução.....	34
2. Materiais e Métodos.....	35
2.1. Delineamento amostral.....	35
2.2. Variáveis Climatológicas.....	35
2.3. Variáveis físicas, químicas e biológicas.....	35
2.4. Atributos estruturais da comunidade perifítica.....	36
2.5. Tratamento estatístico.....	37
3. Resultados.....	37
3.1. Variáveis abióticas e biológicas no interior dos bancos de <i>Utricularia foliosa</i>	37
3.2. Atributos estruturais da comunidade perifítica.....	38
3.3. Índices biológicos.....	38
3.4. Grupos funcionais: estratégias adaptativas.....	38
3.5. Estrutura das classes algais.....	40
3.6. Estrutura específica.....	40
4. Discussão.....	51

Resumo Geral

A influência dos substratos vivos sobre a estrutura da comunidade perifítica é ainda uma questão em aberto. O presente estudo visa a avaliar se o micro-hábitat *Utricularia foliosa* afeta a biomassa e o estado nutricional do perifíton, independente da escala sazonal; se o estado nutricional do perifíton foi conectado com a disponibilidade de nutrientes do ambiente; e identificar o atributo estrutural da comunidade de algas perifíticas que foi o mais sensível ao tipo de substrato. O presente estudo foi desenvolvido no Lago das Ninféias, um reservatório mesotrófico e raso. Para avaliar o efeito do tipo de substrato, usou-se fio de náilon como referência (substrato quimicamente inerte) e para o efeito da liberação de nutrientes da carnívora usaram-se distintos órgãos da macrófita (caule e folha modificada). A amostragem foi realizada no outono, no inverno, na primavera e no verão. As variáveis abióticas da água e as biológicas do fitoplâncton e de *U. foliosa* foram determinadas. As variáveis biológicas do perifíton examinadas foram: clorofila-a, massa seca livre de cinzas, densidade total, biovolume total e conteúdo de P e N. Foram calculados os índices biológicos e avaliados os grupos funcionais, as classes algais e a estrutura específica da comunidade. O outono apresentou a menor porcentagem de *U. foliosa*, com maior disponibilidade de N e P, mas com maior desequilíbrio estequiométrico entre N e P e maior concentração de material particulado. O verão apresentou maior porcentagem de cobertura de *U. foliosa*, altas temperaturas e radiação subaquática. O índice autotrófico revelou que as comunidades foram mais heterotróficas, exceto sobre a folha modificada durante a primavera e o verão. O perifíton sobre substrato artificial apresentou maior conteúdo de P no outono. Nas demais estações do ano, o conteúdo de P do perifíton sobre os substratos naturais foi maior. O conteúdo de N do perifíton sobre os substratos naturais apresentou os maiores valores. A razão molar N:P identificou que as comunidades foram P-limitadas, exceto o perifíton sobre o substrato artificial no outono. A diversidade e a riqueza foram maiores sobre os substratos naturais, no entanto, a homogeneidade foi baixa em todos os substratos. Formas de vida cocóides, microperifíticas e frouxamente aderidas dominaram em todos os substratos, com exceção do caule na primavera. As classes algais variaram sazonalmente, mas as clorofíceas e diatomáceas apresentaram maior biovolume sobre o substrato natural. A composição de espécies apresentou menor similaridade entre os substratos naturais e o artificial. O micro-hábitat *U. foliosa* influenciou a biomassa e o estado nutricional, mas dependeu das condições ambientais. Apenas o conteúdo de P do perifíton no substrato artificial esteve relacionado com a disponibilidade de nutrientes do ambiente. Índices biológicos, grupos funcionais e estrutura de classes foram os atributos estruturais da comunidade de algas perifíticas menos sensíveis ao efeito do substrato. A estrutura da comunidade perifítica respondeu, em nível espécie, de forma mais clara ao tipo de substrato.

General summary

Influence of living substrates on the periphytic community structure still is an open question for discussion. Present study aimed at evaluating if the micro-habitat *Utricularia foliosa* affects the periphyton biomass and nutritional status, independent of the seasonal scale; also, if the periphyton nutritional status is connected to the environmental nutrient availability; and, finally, at identifying which periphyton algal community structural attribute is the most sensitive one to the kind of substrate. Present study was carried out at the Ninféias Pond, which in fact is a mesotrophic, shallow reservoir. To evaluate the kind of substrate effect, a nylon thread was used as a reference (chemically neutral substrate), and for the carnivore effect distinct *U. foliosa* parts (stem and modified leaves) were used. Samplings were performed once during each climatic season, fall, winter, spring and summer. Water physical and chemical characteristics and phytoplankton and *U. foliosa* biological ones were analyzed. Periphyton biological variables studied were: chlorophyll-a, ash free dry mass, total density, total biovolume, and P and N contents. Biological indices were calculated and functional groups, algal classes and the community taxonomic structure analyzed. Fall presented the least *U. foliosa* coverage percentage, the greatest P and N availability, the greatest stequiometric unbalance between N and P, and the greatest particulate material concentration. Summer presented the greatest *U. foliosa* coverage percentage and high temperatures and underwater radiation. The autotrophic index revealed that communities were more heterotrophic, except for that on the modified leaves during the spring and summer. The artificial substrate presented the greatest P contents during the fall. During all other climatic stations, periphyton P contents on all natural substrates were bigger. Natural substrates periphyton N contents showed the greatest values. Molar N:P ratio identified that communities were P-limited, except for that on the artificial substrate during the fall. Species diversity and richness were greater on the natural substrates; however, evenness was low on all substrates. Coccoid, microperiphytic, loosely attached forms dominated on all substrates, except for the stems during the spring. Algal classes varied seasonally, but chlorophytes and diatoms presented the greatest biovolume on the natural substrate. Species composition showed the least similarity between the natural and the artificial substrates. *Utricularia foliosa* micro-habitat affected the periphyton community biomass and nutritional status, however, it was dependent on the environmental conditions. Only the periphyton P contents on the artificial substrate were connected to the environment nutrient's availability. Biological indices, functional groups and the classes' structure were the least sensitive periphyton algal community attributes to the substrate effect. Periphytic community structure clearly responded at the taxonomic level to the kind of substrate.

Introdução geral

A maioria dos lagos do mundo é constituída por sistemas relativamente pequenos e rasos, nos quais a região litorânea contribui significativamente para a produtividade primária e pode regular o metabolismo do sistema (Wetzel 1983a). A região litorânea dos lagos sustenta extensos e diversos bancos de macrófitas, as quais fornecem excelentes habitats para o desenvolvimento da comunidade perifítica. Segundo Wetzel (1983a), perifíton é definido como uma complexa comunidade de microorganismos constituída por algas, bactérias, fungos, animais e detritos, que se encontra associada a substratos submersos, orgânicos e inorgânicos, vivos ou mortos.

A comunidade perifítica desempenha um importante papel em nível ecossistêmico, pois atua como modulador químico ao transformar compostos inorgânicos em orgânicos e tornar-se, por isso, importante fonte de energia para invertebrados. Além disso, serve como habitat para muitos organismos (Stevenson 1996). Especificamente em ecossistemas aquáticos rasos, o perifíton participa do ciclo de nutrientes, do fluxo de energia e da cadeia alimentar (Vadeboncoeur & Steinman 2002). Em relação à disponibilidade de nutrientes, o perifíton pode afetar a taxa de renovação (Wetzel 1993), promover a transferência de nutrientes entre as zonas pelágica e bentônica (Vander-Zanden & Vadeboncoeur 2002) e, finalmente, competir com as macrófitas por luz e carbono (Jones *et al.* 2002) e com o fitoplâncton por nutrientes (Sand-Jensen & Borum 1991, Hwang *et al.* 1998).

A comunidade de algas perifíticas também é descrita como um importante monitor biológico, por fornecer respostas a mudanças na qualidade ambiental. Possui atributos ideais para a bioindicação, tais quais: (1) ocupam a base da cadeia alimentar, (2) são sésseis e, desta forma, não migram em situações adversas, (3) geralmente formam uma comunidade rica em espécies, (4) possuem um curto ciclo de vida e (5) constituem uma comunidade compacta e fácil de ser amostrada (Lowe & Pan 1996). A comunidade perifítica vem sendo utilizada para detectar sinais precoces de eutrofização, pois fornece indicação sensível ao enriquecimento por nutrientes (Pan *et al.* 2000, McCormick *et al.* 2001) para estabelecer metas de recuperação, pois possuem atributos que estabelecem o limiar de concentração de fósforo a partir do qual o equilíbrio do ecossistema se rompe (McCormick & Stevenson 1998) e para elaborar índices multimétricos de integridade biótica (Hill *et al.* 2000).

Diante da importância ecossistêmica do perifíton e de sua utilização como monitor biológico, torna-se imperioso entender da forma mais profunda possível os fatores que afetam a comunidade perifítica. Diversos fatores abióticos e/ou biológicos afetam o desenvolvimento da comunidade perifítica (Lowe 1996). No entanto, predizer quais fatores e quando irão

regular a estrutura e a função da comunidade perifítica nos lagos é um desafio para os perfitólogos (Stevenson 1997).

Dentre os diversos fatores que afetam a comunidade perifítica, destaca-se o tipo de substrato. Por definição, esta comunidade possui associação com algum tipo de substrato (Wetzel 1983a, Stevenson 1996). Conforme Burkholder (1996), as propriedades químicas e físicas do substrato podem influenciar a estrutura e o funcionamento do perifíton. Compreender a relação perifíton-substrato auxiliará no entendimento da resposta da comunidade algal às condições ambientais e no aprimoramento de programas de biomonitoramento.

Vários trabalhos apresentaram uma forte relação entre as algas perifíticas e o substrato. Alguns estudos evidenciaram existência de especificidade da alga pelo substrato (Gough & Wolkerling 1976, Lane *et al.* 2003). Eminson & Moss (1980) observaram, entretanto, que a especificidade algal depende das condições ambientais. Outra discussão crescente em torno da relação perifíton-substrato é quanto os substratos artificiais mimetizam os naturais. Conforme Cattaneo & Amireault (1992), os substratos artificiais simplificam a estrutura da comunidade perifítica e podem obscurecer a relação que os substratos naturais possam apresentar com estes organismos.

As algas crescem sobre diferentes tipos de substratos que diferem quanto a sua origem, composição, tamanho e orientação (Cattaneo & Amireault 1992). A superfície e a orientação do substrato afetam a colonização e a acumulação algal e como estas irão interagir com os recursos (Lane *et al.* 2003, Kralj *et al.* 2006, Murdock & Dodds 2007). Ainda, o perifíton desenvolvido sobre substratos vivos (ex. macrófita) pode receber nutrientes de diversas fontes como, por exemplo, da água, da ciclagem interna na matriz e do substrato (Wetzel 1983b, Burkholder 1996). Os nutrientes advindos do substrato podem afetar a qualidade do estado nutricional perifítico e a quantidade de nutrientes (Borchardt 1996).

As macrófitas aquáticas constituem substratos potenciais para colonização pela comunidade perifítica (Burkholder 1996). Diferentes estudos apresentaram resultados controversos sobre os efeitos das macrófitas sobre o perifíton. Alguns deles sugeriram que as macrófitas fornecem áreas vantajosas para colonização e servem como fonte de nutrientes, principalmente P (Burkholder & Wetzel 1990, Pringle 1990, Guariento *et al.* 2009). Outros estudos observaram, entretanto, que macrófita e o perifíton competem por nutrientes e que algumas espécies de macrófitas aquáticas podem liberar substâncias alelopáticas que afetam negativamente o desenvolvimento do perifíton (Sand-Jensen & Borum 1991, Wiun-Andersen *et al.* 1982, Erhard & Gross 2006). Diferentemente, ainda outros estudos observaram que as macrófitas são apenas área colonizável para as epífitas e o suprimento de nutrientes é

desprezível e não agem como direcionadoras da estrutura perifítica (Cattaneo & Kalff 1979, Rodrigues & Bicudo 2001). Portanto, o grau de influência da macrófita sobre o perifíton é ainda uma questão em aberto.

A macrófita *Utricularia foliosa* é carnívora, isto é, captura em seus utrículos uma ampla variedade de presas, as quais são “digeridas” fornecendo nutrientes. Esta macrófita possui ampla distribuição geográfica e ocorre em alta densidade em corpos d’água lênticos ou semilênticos da região tropical, indicando que tais plantas podem desempenhar um papel importante na estrutura trófica de sistemas oligotróficos (Walker 2004), apesar da pequena produção primária (Pompêo & Moschini-Carlos 1997). As utriculárias destacam-se, também, pela grande quantidade de perifíton aderido (Bosserman 1983). Estudos demonstraram o aumento no investimento carnívoro da planta sob limitação de nutrientes, principalmente, em condição de limitação por nitrogênio (Guisande *et al.* 2004, Manjarrés-Hernández *et al.* 2006). Em um estudo observacional, Gough & Wolkerling (1976) relataram a preferência da *Utricularia* por desmídias. Experimentalmente, Kibriya & Jones (2007) mostraram que o crescimento do perifíton não afetava o crescimento da *Utricularia*, mas não observaram interação negativa entre perifíton-*Utricularia*, como foi observado em outras espécies de macrófitas (Burkholder 1996). A presença de microrganismos associados aos utrículos da macrófita pode contribuir para a aquisição de nutrientes (Sirová *et al.* 2009). Por outro lado, a riqueza de algas perifíticas e planctônicas foi mais correlacionadas com os nutrientes da água circundante do que com a macrófita (Diaz-Olarte *et al.* 2007). Ferragut *et al.* (2011) aventaram a possibilidade do micro-hábitat ter influenciado o estado nutricional, principalmente, em condição de baixa disponibilidade de nutriente no ambiente. Assim, a existência de interação perifíton-*Utricularia* ainda é controversa, bem como o é a influência da planta sobre a estrutura, biomassa e estado nutricional do perifíton.

No Brasil estudos com perifíton sobre substrato natural focalizaram a estrutura específica (Schwarzbold 1992, Fernandes 1993, Moraes 1993, Felisberto & Rodrigues 2005, Martins & Fernandes 2007), a variação da biomassa (Panitz 1980, Soares 1981, Schwarzbold 1992, Moschini-Carlos *et al.* 2000) e o estado nutricional (Moschini-Carlos *et al.* 1998, Martins & Fernandes 2011). Alguns estudos compararam a composição florística sobre substrato artificial e natural em planície de inundação (Rodrigues & Bicudo 2001, Felisberto & Rodrigues 2010), enquanto que outros compararam a biomassa e a composição química dos substratos natural e artificial (Guariento *et al.* 2007, 2009). Especificamente na área do presente estudo, apesar da existência de vários estudos que focalizaram a comunidade perifítica e as respostas às condições ambientais (Vercellino & Bicudo 2006, Borduqui *et al.* 2008, Ferragut & Bicudo 2009, 2012, Oliveira *et al.* 2010, Borduqui & Ferragut 2012,

Fermino *et al.* 2011, Souza & Ferragut em submissão), poucos estudos foram desenvolvidos com o perifíton aderido a substrato natural. Destacam-se os estudos de Bicudo (1984), que focalizou a biodiversidade das algas epífitas, de Ferragut *et al.* (2011), que compararam sazonalmente a biomassa e a composição química do perifíton sobre substrato artificial e pecíolo de *Nymphaea* spp. e *Utricularia foliosa* e, mais recentemente, o trabalho sobre a sucessão em *Nymphaea* spp. feito por Pellegrini & Ferragut (no prelo).

O presente estudo insere-se em um projeto maior intitulado “Influência da heterogeneidade espacial sobre a estrutura e o estado nutricional (N, P) da comunidade perifítica, fitoplanctônica e metafítica no Lago das Ninféias (PEFI, São Paulo)” (Processo FAPESP 2009/52253-4). O desenvolvimento do presente trabalho visa o melhor entendimento da relação ficoperifíton-*Utricularia foliosa* e a influência da macrófita aquática sobre a biomassa, a composição química e a estrutura específica.

Pretende-se, finalmente, avaliar em termos de escala sazonal a estrutura específica, a biomassa e a composição química da comunidade perifítica desenvolvida sobre substrato artificial e caule e folha modificada de *Utricularia foliosa*. Serão especificamente avaliados os seguintes aspectos: (1) se o micro-hábitat *U. foliosa* afeta o estado nutricional e o incremento da biomassa, independente da escala sazonal, (2) se o estado nutricional do perifíton foi relacionado à disponibilidade de nutrientes do ambiente e (3) identificar o atributo estrutural da comunidade de algas perifíticas mais sensível ao tipo de substrato. Para cumprir com esses objetivos, o presente trabalho foi dividido em dois capítulos, como segue:

- **Capítulo 1:** Variação sazonal da biomassa e do estado nutricional da comunidade perifítica sobre *Utricularia foliosa* L.
- **Capítulo 2:** Estrutura da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial e em diferentes partes da macrófita carnívora *Utricularia foliosa* L.

Capítulo 1

Variação sazonal da biomassa e do estado nutricional da comunidade perifítica sobre *Utricularia foliosa* L.

Resumo

A influência dos substratos vivos sobre a variação da biomassa e do estado nutricional do perifíton é uma questão ainda aberta. O presente estudo visa a avaliar sazonalmente se o micro-hábitat *Utricularia foliosa* interfere no aumento de biomassa e no estado nutricional da comunidade perifítica e se o estado nutricional está acoplado às condições ambientais. Para avaliar o efeito do tipo de substrato usou-se fio de náilon como referência (substrato quimicamente inerte) e para o efeito da carnivoría usaram-se distintos órgãos da macrófita (caule e folha modificada). As variáveis abióticas da água e biológicas do fitoplâncton e da *U. foliosa* foram determinadas. Comparou-se o perifíton desenvolvido sobre diferentes substratos através da clorofila-a, da massa seca livre de cinzas, da densidade total e do biovolume total em cada substrato ($n = 3$); o estado nutricional foi avaliado pela determinação do conteúdo de N e P do perifíton e a razão molar ($n = 3$). O outono foi a estação com a menor porcentagem de *U. foliosa*, com maior disponibilidade de N e P, mas com maior desequilíbrio estequiométrico entre N e P e maior concentração de material particulado. O verão apresentou maior porcentagem de cobertura de *U. foliosa* e altas temperatura e radiação subaquática. Os substratos naturais apresentaram maior biomassa do que os artificiais. O índice autotrófico revelou que as comunidades foram mais heterotróficas, exceto aquela sobre a folha modificada na primavera e no verão. Quanto ao estado nutricional, o perifíton sobre substrato artificial apresentou maior conteúdo de P no outono acoplado com a disponibilidade de P no ambiente. Nas demais estações, o conteúdo de P perifítico sobre os substratos naturais foi maior. O conteúdo de N perifítico sobre os substratos naturais apresentou valores maiores do que no perifíton sobre substrato artificial. A razão molar N:P identificou que as comunidades foram P-limitadas, exceto o perifíton sobre o substrato artificial no outono. O micro-hábitat *Utricularia foliosa* influenciou a biomassa e o estado nutricional, mas dependeu das condições ambientais. Apenas o conteúdo de P do perifíton no substrato artificial esteve relacionado com a disponibilidade de nutrientes do ambiente.

Palavras-chave: biomassa, estado nutricional, perifíton, *Utricularia foliosa*

1. Introdução

Os fatores ambientais podem atuar, em diferentes escalas, sobre a dinâmica do perifíton. Entre estes está o tipo de substrato que atua na escala de hábitat (Stevenson 1997). Conforme Burkholder (1996), as propriedades físicas e químicas dos substratos podem influenciar a estrutura e o funcionamento do perifíton. A microtopografia e a orientação do substrato podem afetar a colonização, a acumulação e a área de colonização das algas perifíticas (Lane *et al.* 2003, Kralj *et al.* 2006, Murdock & Dodds 2007). Os substratos vivos não afetam diretamente o metabolismo do perifíton, mas o fazem de forma indireta, principalmente, através da liberação de nutrientes (Vadeboncouer & Steinman 2002). Considerando os substratos vivos, as macrófitas aquáticas são substratos potenciais para a colonização do perifíton (Burkholder 1996). As macrófitas aquáticas participam intensamente na ciclagem de nutrientes do ambiente aquático, possuem grande capacidade de estocar nutrientes, principalmente P e N, podendo influenciar as comunidades que vivem no entorno (Søndergaard & Moss 1997, Pompêo *et al.* 1999).

A literatura que aborda a relação macrófita-perifíton apresenta informações bastante controversas. Alguns estudos observaram que as macrófitas aquáticas disponibilizam uma área vantajosa de colonização e servem como fonte de nutrientes para o perifíton (Burkholder & Wetzel 1990, Burkholder 1996, Guariento *et al.* 2009). Outros estudos observaram que algumas macrófitas podem liberar compostos químicos (alelopáticos) que prejudicam o crescimento da comunidade perifítica (Wiun-Andersen *et al.* 1982, Burkholder 1996, Erhard & Gross 2006). Alguns autores argumentaram que o substrato vivo pode não afetar o desenvolvimento do perifíton (Cattaneo & Kalff 1979, Burkholder 1996, Rodrigues & Bicudo 2001). Além disso, os estudos mostraram que a influência das macrófitas sobre o perifíton pode variar em função da condição trófica dos ecossistemas (Emission & Moss 1980, Liboriussen & Jeppesen 2006). Conforme Kahlert & Petterson (2002), as macrófitas apresentam maior influência em ambientes oligotróficos e mesotróficos do que nos eutrofizados.

Estudos experimentais e observacionais mostraram, em nível mundial, que a biomassa perifítica responde positivamente ao aumento da disponibilidade de nutrientes (ex. Havens *et al.* 1999, Liboriussen & Jeppesen 2006) e que o estado nutricional da comunidade está acoplado à disponibilidade de nutrientes do meio (Stelzer & Lamberti 2001, Gaiser *et al.* 2004). A biomassa e o estado nutricional do perifíton são comumente usados para detectar

mudanças na qualidade ecológica da água dos ecossistemas rasos (Stevenson 1996, Pan *et al.* 2000, McCormick *et al.* 2001).

A biomassa perifítica exerce grande importância sobre a produção primária (Vadeboncoeur & Steinman 2002) e a ciclagem de nutrientes (Dodds 2003) de ecossistemas aquáticos rasos. Os valores da biomassa perifítica dependem da disponibilidade de substrato para a colonização, bem como das condições químicas (nutrientes) e físicas (luz) do corpo d'água (Wetzel 1983a). A biomassa algal perifítica é temporalmente variável devido à sua acumulação sucessiva, aos processos autogênicos de desprendimento e às perturbações que reiniciam o desenvolvimento da comunidade (Stevenson 1996). A variação na biomassa perifítica afeta a disponibilidade de nutrientes na água e a interação entre as demais comunidades vegetais (Sand-Jensen & Borum 1991, Liboriussen & Jepsen 2006).

As macrófitas aquáticas podem influenciar o estado nutricional do perifíton, principalmente as espécies enraizadas que podem funcionar como uma bomba retirando nutrientes do sedimento (Pakulski 1992). Contudo, um estudo experimental realizado com fósforo marcado em *Najas flexilis* (enraizada) mostrou que a contribuição de P para o perifíton não foi significativa (Moeller *et al.* 1988). Cattaneo & Kalf (1979) observaram que o suprimento de nutriente liberado por *Potamogeton richardsonii* pode ser negligenciável para o perifíton. Por outro lado, estudos em *Potamogeton illinoensis* e *Scirpus subterminalis* apontaram as macrófitas como fonte extra de nutrientes para a comunidade aderida (Burkholder & Wetzel 1990). Portanto, entender o papel das macrófitas aquáticas no estado nutricional do perifíton ainda é um desafio.

As macrófitas e o perifíton apresentam elevada produtividade primária (Vadeboncoeur & Steinman 2002, Søndegaard *et al.* 2010). Juntos, podem representar mais de 90% da produtividade primária de um ecossistema aquático raso (Esteves 1998, Vadeboncoeur & Steinman 2002). Entender melhor a relação perifíton-macrófita implica no maior entendimento do funcionamento dos ecossistemas rasos. Nesse contexto, o presente estudo visa avaliar a variação sazonal da biomassa e do estado nutricional do perifíton na folha modificada e no caule da macrófita carnívora flutuante *Utricularia foliosa* em reservatório raso tropical. A macrófita *U. foliosa* apresenta ampla distribuição nos sistemas aquáticos rasos (Walker 2004) e, ainda, obtêm seu suprimento de nutrientes a partir da carnívoria realizada na folha modificada e, especificamente, nos utrículos (Guisande *et al.* 2007). No processo de digestão nos utrículos, há liberação de nutrientes, principalmente de nitrogênio (Guisande *et*

al. 2004), que podem modificar o estado nutricional e contribuir para a maior produção do perifíton. A influência do substrato natural e, mais especificamente, da digestão sobre o estado nutricional do perifíton foi avaliada por meio da comparação do perifíton sobre diferentes partes da macrófita e sobre substrato artificial (inerte). Mais especificamente, o estudo visa verificar e avaliar: (1) se o micro-hábitat *U. foliosa* pode afetar o estado nutricional e o aumento de biomassa, independente da escala sazonal e (2) se o estado nutricional do perifíton está acoplado à disponibilidade de nutrientes do ambiente. De modo geral, o trabalho contribuirá para aumentar o entendimento da relação perifíton-macrófita, bem como a influência da *U. foliosa* sobre a biomassa e o estado nutricional do perifíton.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de estudo

O Lago das Ninféias está situado no PEFI, Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (23°38'18,95"S e 46°37'16,3"W), na cidade de São Paulo (São Paulo, Brasil). O parque é uma área de preservação que abriga um remanescente de Mata Atlântica (526 ha) inserido na malha urbana de São Paulo (Figura 1). O Lago das Ninféias é, apesar de ser chamado de lago, um reservatório raso ($Z_{\text{máx}}$ 3,6 m, $Z_{\text{méd}}$ 1,32 m, área 5.433 m²) classificado como mesotrófico (Bicudo *et al.* 2002). Possui uma flora de macrófitas aquáticas diversa (Bicudo *et al.* 2002), sendo *Nymphaea* spp. a espécie dominante, a qual é co-abundante com *Utricularia foliosa* no reservatório em determinadas épocas do ano (dados não publicados; banco de dados projeto FAPESP 2009/55223-4).

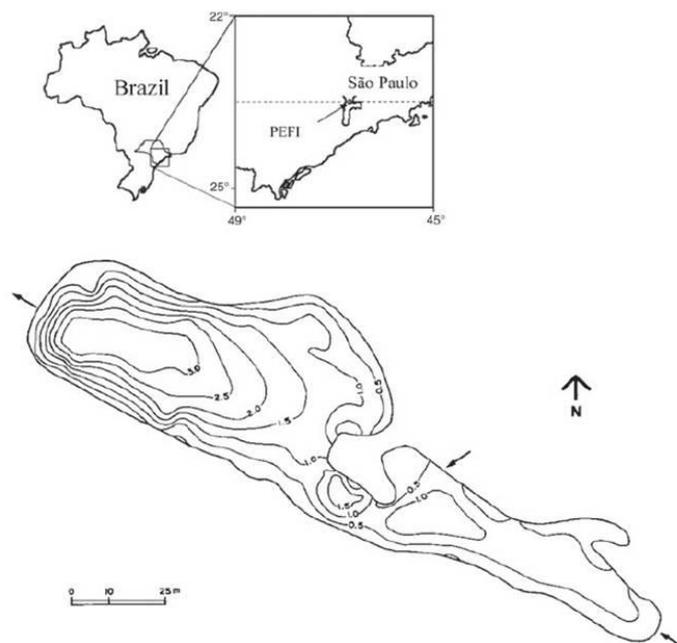


Figura 1. Mapa batimétrico do Lago das Ninféias com localização das entradas e saída (Bicudo *et al.* 2002).

2.2. Delineamento amostral

Para avaliar a diferença entre os tipos de substratos foram escolhidos bancos monoespecíficos de *U. foliosa* selecionados por amostragem randômica estratificada. Os bancos de macrófitas foram mapeados, divididos em parcelas e numerados. Entre os bancos numerados, três foram sorteados e marcados. Este procedimento foi realizado em cada estação do ano (outono: abril/2010, inverno: julho/2010, primavera: novembro/2010 e verão: fevereiro/2011).

Fio de náilon de 1 mm de diâmetro foi usado como substrato artificial, pois possui dimensões semelhantes às do caule de *U. foliosa*, além de ser quimicamente inerte e facilmente amostrado. O fio de náilon foi amarrado a dois canos de PVC fixados no meio do banco de macrófitas, mantendo-se todos os substratos nas mesmas condições ambientais. O tempo de exposição do substrato artificial foi 30 dias. Na coleta do substrato artificial, foram tomados certos cuidados como a remoção cuidadosa para evitar perda do material perifítico e a exclusão das pontas que foram manuseadas.

O perifíton da *U. foliosa* foi amostrado nos entrenós do caule e na folha modificada, para avaliação do efeito da liberação de nutrientes através da carnivoría sobre a comunidade

perifítica. Para minimizar a interferência das bordas dos bancos, foram selecionadas apenas as macrófitas localizadas na parte central. Plantas jovens e senescentes não foram coletadas na tentativa de padronizar o tempo de colonização.

O perifíton foi removido do substrato artificial e do caule por meio de raspagem com pincel e jatos de água deionizada. Após a raspagem, o comprimento e a largura dos substratos foi medido para a determinação da área (cm^2). A folha modificada foi colocada em um frasco com água deionizada e agitada vigorosamente para remoção da comunidade aderida. Posteriormente, a folha foi raspada com auxílio de um pincel e de jatos de água deionizada para remoção das algas firmemente aderidas. Após a remoção do material perifítico, a folha foi armazenada em baixa temperatura para posterior medida das dimensões e cálculo da área (cm^2).

Cálculo da área dos substratos – Para determinação da área do fio de náilon foi utilizada a fórmula da área do cilindro. A área do caule de *U. foliosa* foi calculada pela fórmula da área do retângulo, pois o caule desta espécie é achatado (Taylor 1991). O cálculo da área da folha modificada foi dividido em duas partes: (1) utrículos e (2) ramificações (eixos grandes e pequenos). A área do utrículo (bolsa que captura a presa) foi calculada usando a fórmula da área do cone para a parte superior e da semiesfera para a base. Com a finalidade de aumentar a precisão da área total, os utrículos foram classificados em grandes e pequenos, sendo suas áreas determinadas separadamente. As ramificações foram divididas em cinco partes (Figura 2), as áreas das quais foram determinadas pela fórmula da área do cilindro externo. No caso das ramificações 1 e 2, que são as maiores, porém, em menor quantidade, foram medidos o comprimento e a largura e obtida a área de cada uma. Para as ramificações 3 a 5, que ocorrem em maior quantidade, foi calculado um valor médio de área ($n = 30$), o qual foi multiplicado pelo total das ramificações contadas. Por fim, todas as áreas das ramificações e dos utrículos foram somadas para obter a área total da folha modificada. Todas as áreas foram expressas em cm^2 . As medidas de comprimento e da largura dos utrículos e das ramificações da folha modificada foram realizadas com o auxílio de uma lupa estereoscópica (Zeiss Discovery V8) e microscópio binocular (Zeiss Primo Star). Ressalta-se que tais estimativas foram feitas no prazo máximo de uma semana após a coleta, evitando perda do material.

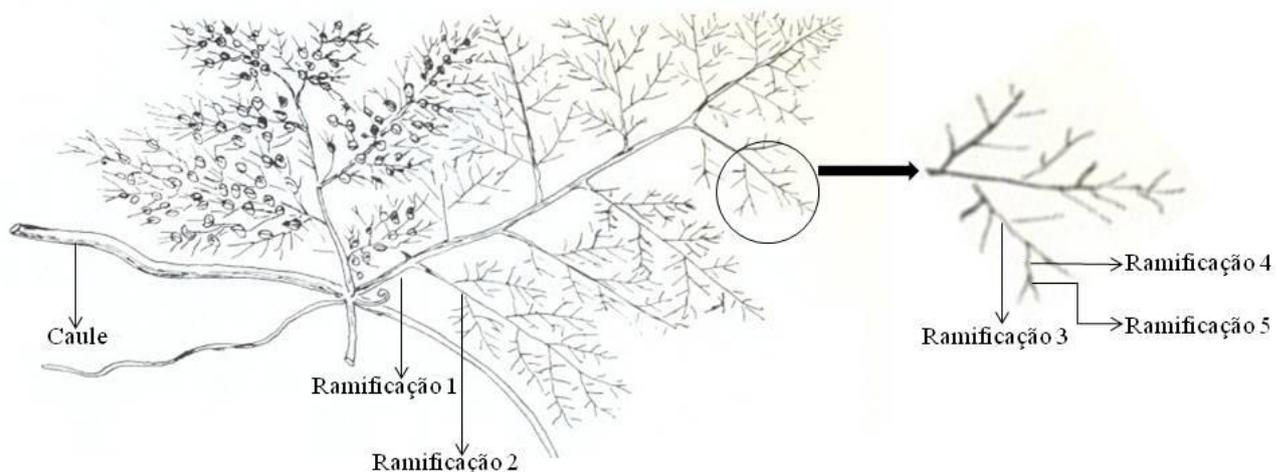


Figura 2. Ilustração da folha modificada de *Utricularia foliosa* e suas ramificações (modificado de Joly 1985).

2.3. Variáveis climáticas

Os dados climáticos foram fornecidos pela Estação Meteorológica do Observatório “Alexander Postoiiev” do CIENTEC, Centro de Ciência e Tecnologia da Universidade de São Paulo, localizado dentro da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga. As variáveis selecionadas foram: irradiação solar, precipitação pluvial, temperatura do ar e velocidade do vento.

2.4. Variáveis físicas, químicas e biológicas

A coleta da água para medição das variáveis físicas e químicas foi realizada no interior do banco de macrófitas ($n = 3$). As variáveis limnológicas analisadas foram: temperatura da água, condutividade elétrica (condutivímetro Digimed), pH (pHmetro 20 Digimed), radiação subaquática (Licor LI-250A), alcalinidade (Golterman & Clymo 1971), oxigênio dissolvido (OD) (Golterman *et al.* 1978), gás carbônico livre (CO_2), nitrito (N-NO_2) e nitrato (N-NO_3) (Mackereth *et al.* 1978), amônio (N-NH_4) (Solorzano 1969), ortofosfato (P-PO_4), fósforo total dissolvido (PTD) (Strickland & Parsons 1965), sílica solúvel reativa (SSR) (Golterman *et al.* 1978) e nitrogênio (NT) e fósforo (PT) totais (Valderrama 1981). Amostras de água para determinar os nutrientes dissolvidos foram filtradas em filtros de fibra de vidro Whatman GF/F sob baixa pressão ($< 0,3$ atm). Os procedimentos analíticos para determinação das variáveis abióticas foram realizados no próprio dia da coleta, exceto dos nutrientes totais que foram realizados no máximo 30 dias após a coleta.

A massa seca do plâncton foi analisada para medir os materiais suspensos na coluna d'água (APHA 1995). A porcentagem de cobertura da *U. foliosa* foi determinada através de um quadrado de PVC, com dimensões semelhantes às da parcela (1 m²), dividido com fios de náilon em 100 quadrados menores de 10 x 10 mm.

2.5. Comunidade perifítica

O perifíton aderido aos substratos foi removido por meio de raspagem e lavagem com água destilada para determinar a biomassa, a densidade e o biovolume algal. Amostras de perifíton foram filtradas em filtro de fibra de vidro Whatman GF/F para determinar a clorofila-a. A extração da clorofila-a (corrigida da feofitina) foi feita com etanol (90%) segundo Marker *et al.* (1980) e Sartory & Grobblelar (1984). As amostras do perifíton para determinação da massa seca livre de cinzas (MSLC) foram filtradas em filtros previamente calcinados e pesados, seguindo procedimento descrito no APHA (1995).

O índice autotrófico (IA) foi usado para avaliar a natureza trófica da comunidade perifítica, se mais heterotrófica ou mais autotrófica (APHA 1995). O IA é o quociente entre os valores da massa seca livre de cinzas e da clorofila-a. O limite teórico da fronteira entre a condição autotrófica e a heterotrófica é 200, portanto, valores superiores indicam que a comunidade se encontra em uma fase mais heterotrófica e inferiores em uma fase mais autotrófica.

Análises quantitativas das algas perifíticas foram feitas ao microscópio Zeiss Axiovert de acordo com o método de Utermöhl (1958). O tempo de sedimentação do material da amostra foi estabelecido de acordo com Lund *et al.* (1958). A contagem foi realizada em transeções e o limite de contagem foi estabelecido pela curva de rarefação de espécies e pela contagem mínima de 100 indivíduos da espécie mais comum (Bicudo 1990). O biovolume ($\mu\text{m}^3 \text{ cm}^{-2}$) da maioria das espécies foi obtido através de uma lista de biovolume calculado para a área de estudo (Fonseca *et al.* em elaboração). O cálculo do biovolume foi feito pela multiplicação da densidade de cada espécie pelo volume médio das células (Hillebrand *et al.* 1999, Sun & Liu 2003) considerando, quando possível, a dimensão média de 15 indivíduos. Para os táxons raros e que não foram encontrados novamente, as dimensões foram obtidas a partir da literatura local.

O estado nutricional do perifíton foi avaliado através do conteúdo de N e P e da razão molar N:P da comunidade. Amostras do perifíton (n = 3) para determinação do estado

nutricional foram obtidas por meio de raspagem e lavagem do substrato com um volume conhecido de água ultrapura. O conteúdo de P das amostras do perifíton foi determinado pelo método descrito por Andersen (1976) e modificado por Pompêo & Moschini-Carlos (2003). O conteúdo de NT foi determinado pelo método micro-Kjeldhal conforme Umbreit *et al.* (1964). O conteúdo de N e P foi expresso por porcentagem de unidade de massa (MS). O estado nutricional da comunidade foi avaliado pelos conteúdos de N e P expressos por unidade de massa e pela na razão molar N:P.

2.6. Tratamento estatístico

Para a análise descritiva dos dados abióticos e biológicos usou-se média aritmética como medida da tendência central. O grau de dispersão dos dados limnológicos foi calculado usando o desvio padrão (DP) e a dispersão relativa através do coeficiente de variação (CV). Para a análise inferencial, aplicou-se a análise de variância (ANOVA 1-fator) para comparar as variáveis ambientais entre períodos climáticos e (ANOVA 2-fator) para comparar a biomassa e a composição química perifítica entre os substratos em cada estação. Para comparar as médias e determinar a diferença mínima significativa utilizou-se o teste de comparação múltipla de Tukey para os dados paramétricos e o de Kruskal-Wallis para os não paramétricos ($\alpha < 0,05$). O coeficiente de correlação de Pearson (r) foi usado para medir o grau de relação linear entre as variáveis ambientais e as métricas do perifíton. Para o cálculo da análise de variância e da relação linear, foi utilizado o programa estatístico SigmaPlot 11. As variáveis limnológicas e métricas d perifíton foram analisadas conjuntamente através da Análise dos Componentes Principais (ACP) a partir de matriz de covariância e dos dados transformados por $\log(x + 1)$. A ACP foi providenciada usando o programa PC-ORD 6.0 (McCune & Mefford 2011).

3. Resultados

3.1. Variáveis climáticas

As variáveis climáticas ajudaram a caracterizar as estações do ano. O verão apresentou maior média de irradiação solar (19 MJ m^{-2}), maior precipitação acumulada (201,1 mm) e maior temperatura média do ar ($23,9^\circ\text{C}$), enquanto que no inverno observou-se menor irradiação solar média ($9,3 \text{ MJ m}^{-2}$) e menor temperatura média do ar ($17,1^\circ\text{C}$); a menor precipitação acumulada foi medida na primavera (69,1 mm). A velocidade do vento variou apenas 13% ao longo de todo o ano.

3.2. Variáveis abióticas e biológicas no interior dos bancos de *Utricularia foliosa*

As variáveis limnológicas foram identificadas no interior dos bancos de *U. foliosa*, o tamanho do banco da macrófita e a quantidade de utrículos em cada estação do ano estão sumarizados na Tabela 1. Seguem os resultados das características limnológicas no interior dos bancos de *U. foliosa*, nos quais o perifíton foi desenvolvido tanto em substrato natural como no artificial.

Considerando a variação sazonal das condições limnológicas, verificou-se que os maiores valores de temperatura da água ocorreram no verão e os menores no inverno (Figura 3A). A penetração da radiação foi maior no verão, mas não apresentou diferença significativa entre as estações (Tabela 1, Figura 3B). A concentração de CO₂ livre variou pouco sazonalmente (CV = 24%) e a menor foi registrada no outono (Figura 3C). As maiores concentrações das formas nitrogenadas foram medidas no outono, com exceção do N-NO₂ cuja maior concentração foi observada no verão (Figura 3D-G). A maior concentração de PT foi medida no outono (Figura 3H), enquanto que as formas dissolvidas de P apresentaram baixa concentração (< 10 µg L⁻¹), exceto no outono. A razão molar N:P da água indicou limitação por P em todas as estações do ano (N:P > 18), contudo, houve clara tendência à diminuição ao longo da escala sazonal (Figura 3I). Entre os nutrientes analisados, a concentração da SSR apresentou a menor variação sazonal (CV = 17%) (Figura 3J).

A maioria das variáveis limnológicas apresentou diferenças significativas entre as estações do ano, denotando variação sazonal (Tabela 1).

Considerando a variação sazonal da cobertura de *U. foliosa* nos locais de amostragem, verificou-se a maior porcentagem de cobertura na primavera e no verão (68% e 92%, respectivamente) (Figura 4, Tabela 1). Em relação à quantidade de utrículos nas folhas modificadas, menor quantidade foi contada no outono e no inverno (Figura 4, Tabela 1).

A avaliação sazonal das condições limnológicas pela ACP resumiu 85% da variabilidade dos dados nos dois primeiros eixos (Figura 5, Tabela 2). No lado positivo do eixo 1, foram ordenadas as unidades amostrais da primavera, que apresentaram alta correlação com CO₂ livre e pH ($r > 0,650$). Em oposição, no lado negativo do eixo 1 foram ordenadas as unidades amostrais do outono que mostraram maior correlação com as altas concentrações dos nutrientes totais e dissolvidos e do material particulado ($r > 0,550$). Embora o eixo 2 tenha apresentado baixa explicabilidade, as unidades amostrais do verão foram ordenadas no

lado positivo do referido eixo, estando altamente correlacionadas com os maiores valores de temperatura ($r > 0,850$). Entretanto, no lado negativo as unidades amostrais do inverno foram ordenadas por apresentarem maior correlação com os maiores valores de condutividade ($r < 0,750$). Portanto, os eixos da ACP representaram a escala sazonal e evidenciaram a proximidade limnológica entre os locais de amostragem em cada estação do ano.

3.3. Comunidade perifítica

Os teores de clorofila-a do perifíton sobre substrato artificial não apresentaram diferença significativa entre as estações do ano. Contudo, a comunidade sobre o caule mostrou diferença entre os valores do verão e do inverno e entre os valores do verão e do outono, enquanto que sobre a folha modificada somente entre os valores do verão e do inverno ($p > 0,03$) (Figura 6A). A diferença entre o valor máximo e mínimo entre as estações climáticas foi $0,8 \mu\text{g cm}^{-2}$ no caso do substrato artificial, $1,8 \mu\text{g cm}^{-2}$ no caso do caule e $1,6 \mu\text{g cm}^{-2}$ no caso da folha. No que tange aos tipos de substrato, a biomassa sobre o artificial foi significativamente menor do que aquela sobre os naturais ($p > 0,04$), sendo a maior diferença medida entre o caule e o artificial no verão. Comparativamente, o maior teor de clorofila-a do perifíton em todos os substratos ocorreu durante o verão. Os valores de clorofila-a foram mais elevados nas comunidades sobre os substratos naturais, exceto no inverno. Em escala sazonal, a clorofila-a do perifíton sobre o caule e a folha apresentou correlação positiva e significativa com a temperatura ($r > 0,550$; $p < 0,04$), enquanto que sobre a folha modificada a biomassa apresentou correlação positiva e significativa com a porcentagem de cobertura de *U. foliosa* ($r > 0,550$; $p < 0,05$).

A massa seca livre de cinzas (MSLC) do perifíton sobre o substrato artificial não apresentou diferença significativa entre as estações do ano, enquanto que sobre o caule houve diferença somente entre outono e inverno, sendo que sobre a folha modificada ocorreu diferença dos valores de biomassa entre verão e outono e entre primavera e outono ($p > 0,05$) (Figura 6B). A diferença entre o valor máximo e mínimo de MSLC entre as estações foi $2,3 \text{ g cm}^{-2}$ no caso do substrato artificial, $12,8 \text{ g cm}^{-2}$ no caso do caule e $15,8 \text{ g cm}^{-2}$ no da folha. Em relação aos tipos de substratos, a MSLC foi significativamente maior nos substratos naturais no outono ($p > 0,004$), porém, na primavera diferença significativa ocorreu apenas entre a MSLC sobre o caule e sobre a folha modificada ($p > 0,05$). Comparativamente, a MSLC sobre o substrato artificial foi 1,3 e 1,2 vezes maior do que sobre a folha modificada na primavera e no verão, respectivamente. O perifíton sobre os substratos naturais apresentou

a maior MSLC no outono, sendo 19,4 e 17,8 vezes maior, respectivamente, sobre o caule e a folha modificada do que sobre o substrato artificial. De modo geral, a biomassa orgânica do perifíton sobre o substrato artificial tendeu a ser maior na primavera e no verão; e sobre os substratos naturais no outono. Em escala sazonal, a biomassa perifítica sobre a folha modificada apresentou correlação positiva e significativa com a concentração de N-NO₃ ($r > 0,600$; $p < 0,03$) e negativa e significativa com a porcentagem de cobertura de *U. foliosa* ($r > 0,600$; $p < 0,03$).

A densidade algal sobre o substrato artificial e o caule não foram significativamente diferente entre as estações do ano, porém, aquela sobre a folha modificada apresentou diferença significativa entre verão e inverno e verão e primavera ($p < 0,004$) (Figura 6C). A folha modificada apresentou a maior diferença entre o valor máximo e mínimos da densidade algal ($59,1 \times 10^4$ ind cm⁻²). Quanto aos tipos de substrato, o caule foi significativamente diferente dos demais substratos no inverno e os substratos naturais apresentaram densidade algal significativamente maior do que o substrato artificial no verão. Os maiores valores de densidade total das algas perifíticas foram observados nos substratos naturais em todas as estações do ano. O caule apresentou as maiores valores de densidade média no outono, no inverno e na primavera e a folha modificada no verão. Em escala sazonal, a densidade algal sobre a folha modificada apresentou correlação positiva e significativa com a temperatura e a concentração de P-PO₄ da água ($r > 0,650$; $p < 0,04$).

O biovolume algal sobre o substrato artificial e sobre o caule não apresentou diferença estatística sazonal (Figura 6D). Apenas o biovolume algal sobre a folha modificada foi significativamente diferente no verão quando comparado com as demais estações. Sobre este substrato verificou-se a maior diferença entre os valores máximos e mínimos ($628,6 \times 10^6$ μm³ cm⁻²). Diferença significativa entre o biovolume algal sobre os distintos substratos foi obtida apenas entre a folha e os demais substratos no verão. O biovolume médio das algas perifíticas foi maior no caso dos substratos naturais. Assim, o caule apresentou os maiores valores no inverno e na primavera e a folha modificada no outono e no verão. Em termos de escala sazonal, o biovolume total sobre a folha foi positiva e significativamente correlacionado com a temperatura e a porcentagem de cobertura de *U. foliosa* ($r > 0,600$; $p < 0,02$).

O índice autotrófico (MSLC:clorofila-a) identificou que as comunidades foram mais heterotróficas em todos os substratos (IA > 200), exceto sobre a folha modificada durante a primavera e o verão (193 e 110, respectivamente) (Figura 6E). A comunidade mais

heterotrófica foi observada sobre o caule no outono e a mais autotrófica na folha modificada no verão.

3.4. Estado nutricional do perifíton

O conteúdo de P foi maior nas comunidades aderidas aos substratos naturais do que no artificial no inverno, na primavera e no verão (Figura 7A). Em escala de micro-habitat, verificou-se diferença significativa entre o substrato artificial e os naturais. Mas, em escala sazonal somente o substrato artificial apresentou diferença significativa entre as estações do ano ($p < 0,001$). Verificou-se, contudo, que a maior limitação ocorreu no perifíton sobre o substrato artificial, exceto no outono. Na primavera, o perifíton apresentou o maior grau de limitação por P em todos os substratos. A correlação de Pearson entre o conteúdo de P do perifíton em cada tipo substrato e a concentração de PT da água foi significativa apenas no caso do substrato artificial ($r > 0,750$; $p < 0,003$).

O conteúdo de N do perifíton foi maior nas comunidades aderidas aos substratos naturais do que no artificial, exceto no inverno quando o menor teor foi observado na folha modificada (Figura 7B). Sazonalmente, o maior conteúdo de N do perifíton foi observado no verão em todos os substratos. Em escala de habitat e sazonal, o conteúdo de N não apresentou diferença significativa e, ainda, não apresentou correlação com a disponibilidade de N da água.

Baseado na razão estequiométrica N e P proposta por Kahlert (1998) de 18N:1P, o perifíton foi limitado por P, exceto sobre o substrato artificial no outono (N:P = 3) (Figura 8). Em relação aos substratos, a menor limitação por P foi observada no outono e no inverno. A razão molar N:P do perifíton não apresentou diferença significativa entre os tipos de substratos e apenas a folha modificada teve diferença em escala sazonal, entre verão e outono e entre verão e inverno ($p < 0,04$). A razão molar N:P do perifíton sobre o substrato artificial e da água apresentou diferença significativa ($p > 0,001$), sendo a correlação de Pearson negativa e significativa ($r > -0,650$; $p < 0,02$).

A análise dos componentes principais resumiu 83% da variabilidade dos dados biológicos (Figura 9). O lado positivo do eixo 1 ordenou as unidades amostrais dos substratos naturais com alta correlação com os maiores valores de massa seca, massa seca livre de cinzas, densidade e biovolume total ($r > 0,700$), enquanto que no lado negativo do eixo 1 foram ordenadas as unidades amostrais do substrato artificial que não possuíam clara

associação com qualquer dos atributos considerados. O lado positivo do eixo 2 reuniu a maioria das unidades amostrais da primavera e do verão que apresentaram maior correlação com conteúdo de N e maior razão molar ($r > 0,650$). Do lado negativo do eixo 2, entretanto, foram ordenadas a maioria das unidades amostrais do outono e do inverno correlacionadas com os altos valores de massa seca ($r > 0,650$). O eixo 1 ordenou as unidades amostrais em função do tipo de substrato, enquanto o eixo 2 ordenou as unidades amostrais em função da sazonalidade.

Tabela 1. Valores mínimo e máximo e, entre parênteses, média e desvio padrão (n = 3) das variáveis limnológicas no interior do banco e dados biológicos de *U. foliosa*. Letras iguais indicam ausência de diferença significativa ($\alpha < 0,05$).

	Outono	Inverno	Primavera	Verão	Outono	Inverno	Primavera	Verão
Temperatura (°C)	22.0	17.9-18.3 (18.0 ± 0.2)	21.3-22.1 (21.6 ± 0.4)	24.9	c	a	c	b
Condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	56.3-57.4 (57.0 ± 0.6)	55.3-59.4 (57.4 ± 2.0)	53.6-56.3 (54.5 ± 1.5)	46.8-47.8 (47.3 ± 0.5)	b	b	b	a
pH	6.05-6.09 (6.07 ± 0.02)	5.9-6.1 (6.0 ± 0.1)	6.47-6.53 (6.51 ± 0.03)	5.9-6.1 (6.0 ± 0.1)	a	a	b	a
Radiação Subaquática (%)	57.1-91.8 (77.6 ± 18.2)	58.4-74.1 (65.5 ± 7.9)	65.1-81.9 (73.6 ± 8.4)	72.1-95.4 (80.0 ± 13.3)	a	a	a	a
Alcalinidade (mEq L^{-1})	0.2	0.2	0.3	0.3	a	c	b	b
Oxigênio Dissolvido (mg L^{-1})	3.6-4.6 (4.0 ± 0.4)	3.9-5.2 (4.7 ± 0.7)	3.8-4.2 (4.0 ± 0.2)	2.7-3.5 (3.2 ± 0.4)	a,b	b	a,b	a
CO ₂ livre (mg L^{-1})	16.8-18.1 (17.6 ± 0.7)	23.1-30.5 (27.5 ± 3.9)	25.3-33.6 (30.0 ± 4.3)	24.5-34.3 (30.3 ± 5.1)	a	a,b	b	b
N-NO ₂ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	12.3-13.0 (12.7 ± 0.4)	8.4-8.8 (8.6 ± 0.2)	14.2-16.6 (15.1 ± 1.2)	21.7-22.8 (22.2 ± 0.5)	a	b	c	d
N-NO ₃ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	1103.2-1227.1 (1173.9 ± 63.8)	485.2-582.1 (546.6 ± 53.4)	118.6-135.4 (124.7 ± 9.3)	613.6-703.9 (648.6 ± 48.5)	b	b	c	a
N-NH ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	88.6-161.4 (118.7 ± 38.0)	103.2-111.1 (106.1 ± 4.4)	17.3-27.3 (22.3 ± 5.0)	16.4-41.7 (27.5 ± 12.9)	b	b	a	a
Nitrogênio Total ($\mu\text{g L}^{-1}$)	2109.6-2201.2 (2163.5 ± 47.9)	1071.0-1167.2 (1119.4 ± 48.1)	305.9-465.7 (359.9 ± 91.6)	1322.4-1456.8 (1400.2 ± 69.7)	a	b	c	d
P-PO ₄ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	4.5-5.2 (4.9 ± 0.4)	<4.0	<4.0	<4.0	a	a	a	a
Fósforo Total Dissolvido ($\mu\text{g L}^{-1}$)	<10.0-16.5 (12.5 ± 3.5)	<10.0	<10.0	<10.0	a	a	a	a
Fósforo Total ($\mu\text{g L}^{-1}$)	12.2-33.5 (21.5 ± 19.9)	7.8-11.2 (9.8 ± 1.8)	7.7-10.5 (9.0 ± 1.5)	13.8-15.1 (14.4 ± 0.7)	a	a	a	a
Razão N:P	143.4-149.9 (146.7 ± 3.2)	30.3-33.2 (31.8 ± 1.4)	20.3-32.3 (24.4 ± 6.8)	34.3-37.8 (36.1 ± 1.8)	b	a,c	c	a
Silicato (mg L^{-1})	1.9-3.0 (2.4 ± 0.6)	3.1-3.2 (3.2 ± 0.0)	2.2-2.3 (2.3 ± 0.0)	2.9-3.0 (3.0 ± 0.1)	b	b	a	a,b
Material Particulado (mg L^{-1})	7.5-18.4 (11.2 ± 6.2)	3.6-5.1 (4.4 ± 0.8)	3.4-5.5 (4.4 ± 1.0)	3.8	a	a	a	a
Material Orgânico Particulado (mg L^{-1})	7.2-18.3 (11.0 ± 6.3)	3.6-5.1 (4.4 ± 0.8)	3.4-5.3 (4.3 ± 1.3)	3.8	a	a	a	a
Clorofila-a Fitoplâncton ($\mu\text{g L}^{-1}$)	2.4-5.8 (3.7 ± 1.8)	3.1-5.0 (4.2 ± 1.0)	4.4-13.2 (8.8 ± 4.4)	5.3-9.7 (7.0 ± 2.3)	a	a	a	a
Cobertura Vegetal (%)	3.0-25.0 (14.0 ± 11.0)	15.0-24.0 (20.7 ± 4.9)	22.0-100.0 (67.7 ± 40.7)	86.0-100.0 (92.0 ± 7.2)	a	a	a,b	b
Quantidade de utrículos	190.0-950.0 (572.7 ± 380.0)	255.0-843.0 (604.7 ± 309.4)	136.0-2112.0 (848.0 ± 1097.6)	636.0-1667.0 (1142.3 ± 574.7)	-	-	-	-

Tabela 2. Correlação de Pearson das variáveis limnológicas (r) com os eixos 1 e 2 da PCA e seus respectivos códigos.

Variáveis Limnológicas	código	eixo 1	eixo 2
Nitrogênio Total	NT	-0.943	0.292
Nitrato	NO3	-0.962	0.232
Amônio	NH4	-0.810	-0.576
Fósforo Total	PT	-0.672	0.305
Fósforo Total Dissolvido	PDT	-0.629	0.164
Silicato	Si	-0.204	0.001
CO ₂ livre	CO2	0.738	0.210
pH	pH	0.696	-0.250
Temperatura	Temp	0.065	0.882
Condutividade Elétrica	Cond	-0.249	-0.799
Radiação Subaquática (%)	RSA	-0.100	0.145
Material Particulado	MPA	-0.594	-0.222

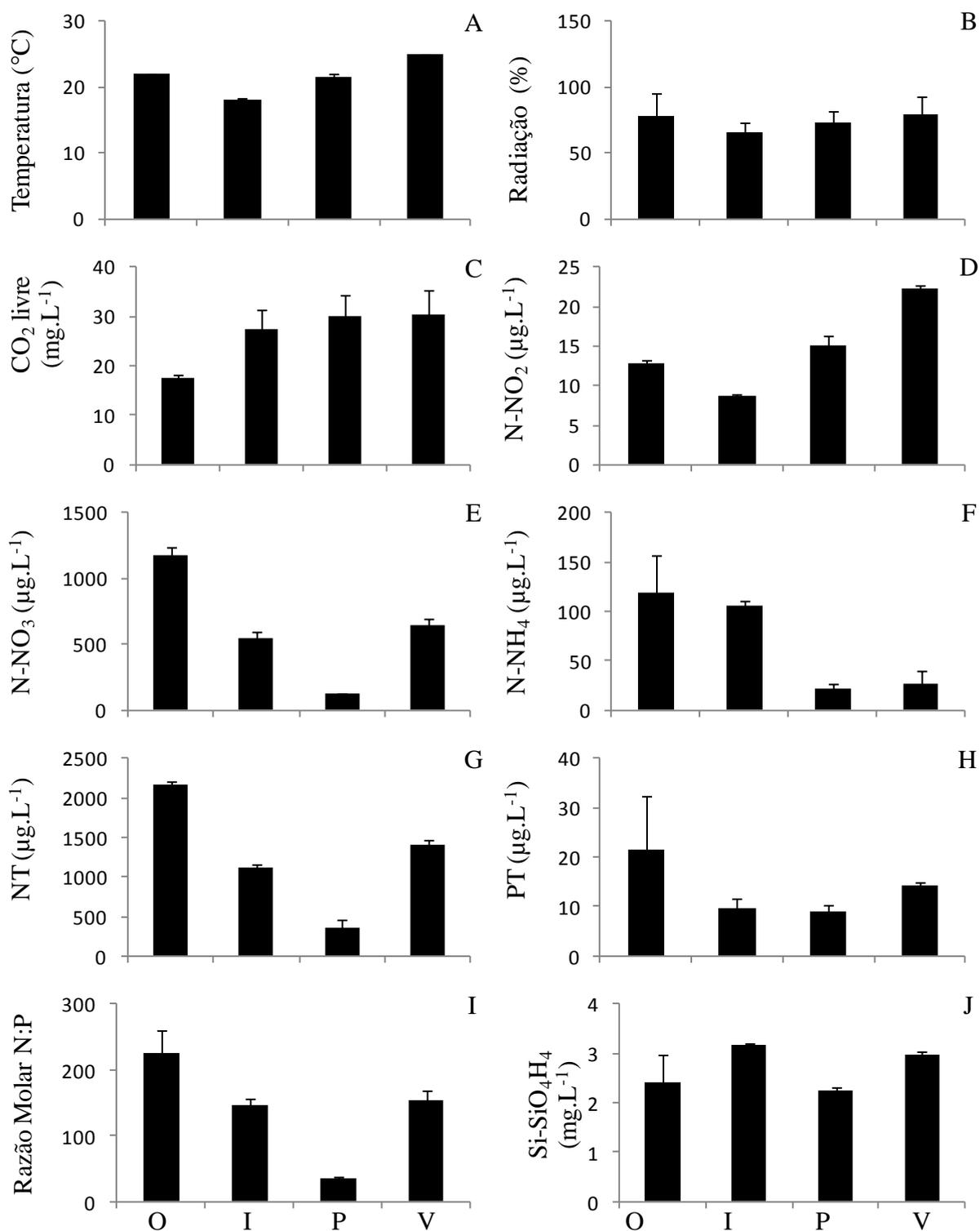


Figura 3. Variação dos valores médios ($n = 3$, \pm DP) de temperatura, radiação subaquática, CO₂ livre, formas de nitrogênio dissolvido e total, fósforo total, razão molar N:P e sílica no interior do banco de *U. foliosa* nas estações do ano (O-outono, I-inverno, P-primavera, V-verão).

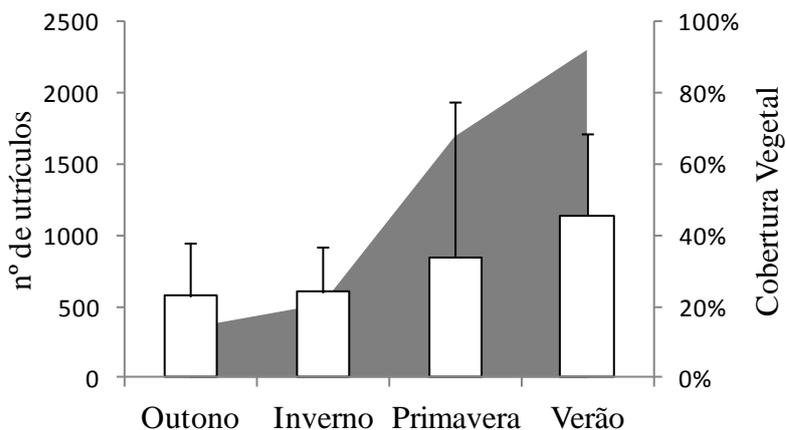


Figura 4. Variação sazonal do número médio de utrículos na folha modificada ($n = 3$) e da cobertura de *U. foliosa*.

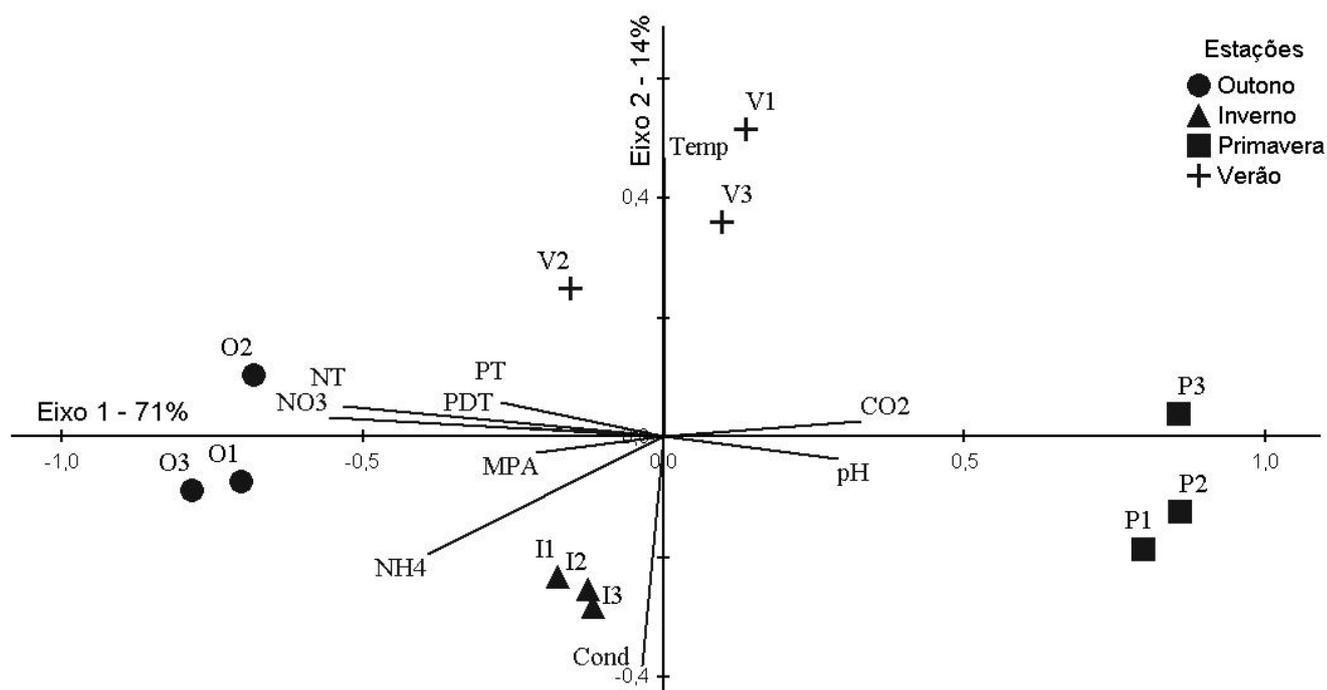


Figura 5. "Biplot" da ACP das variáveis limnológicas no interior dos bancos de *U. foliosa* em cada estação do ano. Unidades amostrais: primeira letra refere à estação (O-outono, I-inverno, P-primavera, V-verão) e números referem-se aos locais de coleta. Correlação das variáveis limnológicas com o eixo 1 e 2 e seus respectivos códigos encontram-se na tabela 2.

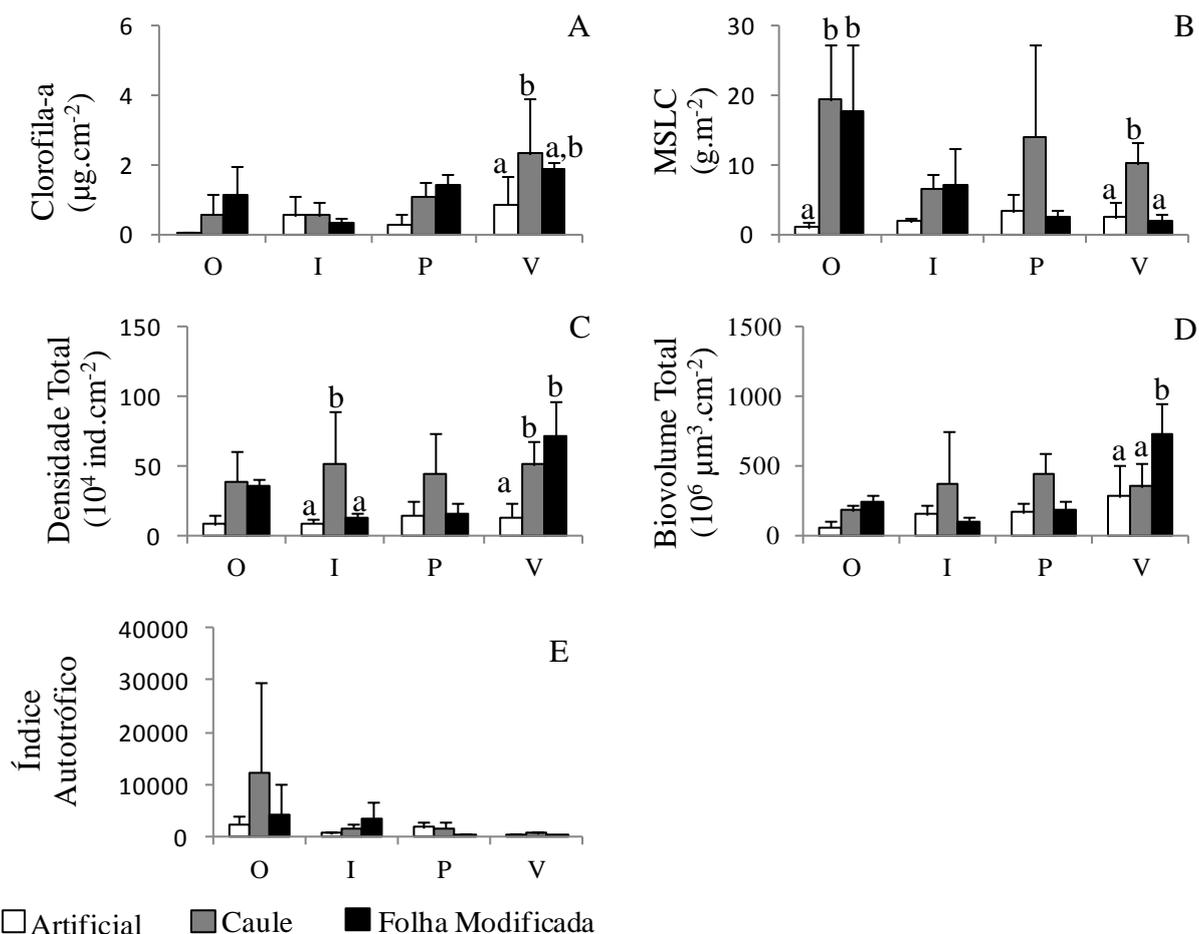


Figura 6. Variação média da biomassa (n = 3, DP): clorofila-a, massa seca livre de cinzas, densidade total, biovolume total e índice autotrófico de algas periféricas em substrato artificial e naturais nas estações do ano (O-outono, I-inverno, P-primavera, V-verão). Barras marcadas com a mesma letra não são significativamente diferentes ($p \leq 0,05$).

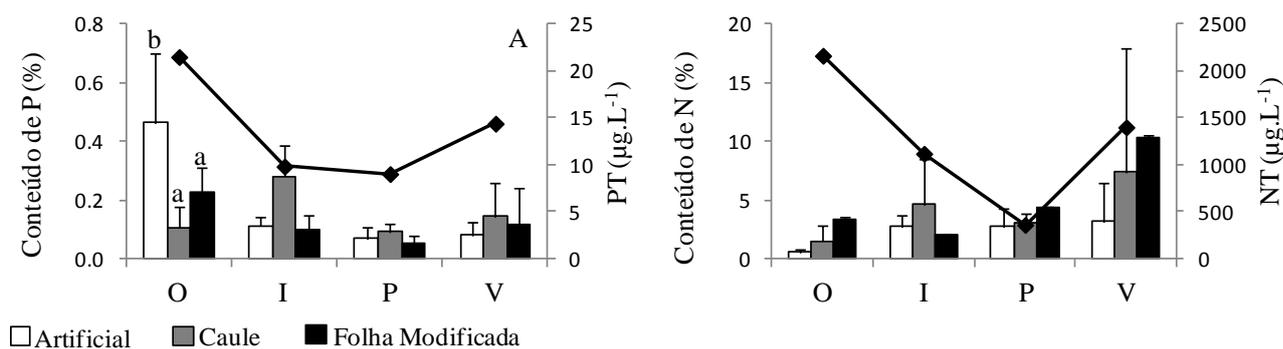


Figura 7. Variação média do conteúdo de P do perifíton expresso em MSLC sobre substrato artificial e naturais (n = 3, DP) e da concentração de PT da água (A) e do conteúdo de N do perifíton expresso em MSLC sobre substratos artificial e naturais (n = 3, DP) e da concentração de NT da água (B) nas estações do ano (O-outono, I-inverno, P-primavera, V-verão). Barras marcadas com a mesma letra não são significativamente diferentes ($p \leq 0,05$).

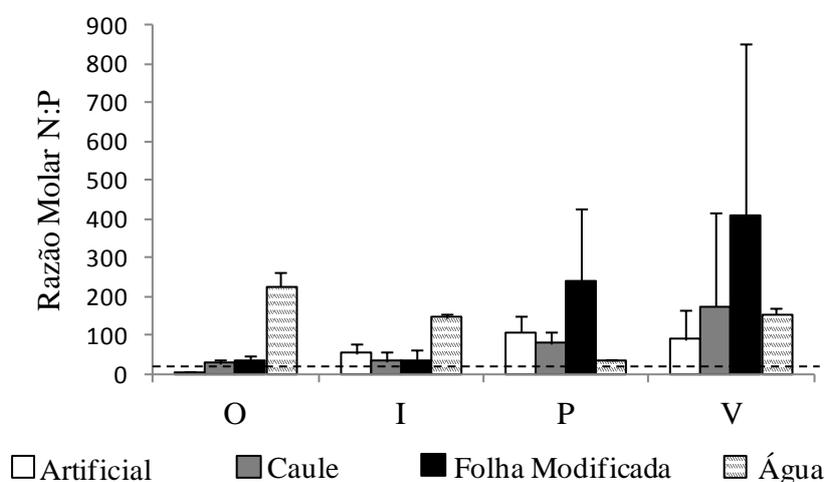


Figura 8. Variação média da razão molar N:P do perifíton (n = 3, ± DP) sobre substrato artificial, substratos naturais e da água (n = 3, DP) nas estações do ano (O-outono, I-inverno, P-primavera, V-verão). Linhas pontilhadas indicam limitação nutricional de 18N:1P (Kahlert 1998).

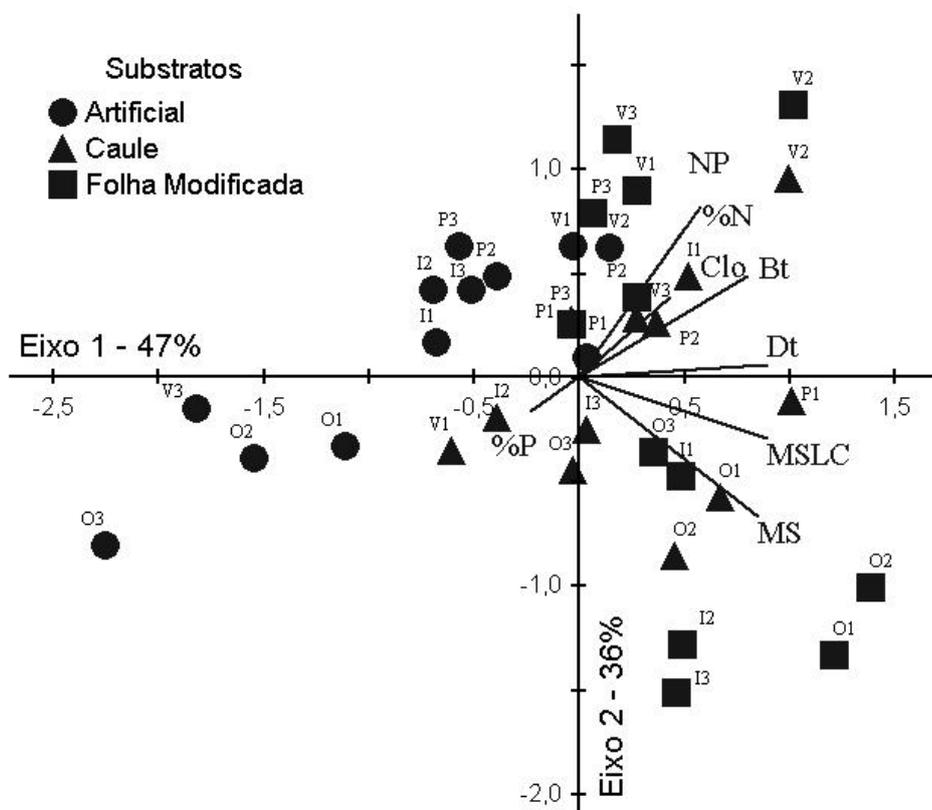


Figura 9. “Biplot” da ACP das variáveis biológicas do substrato artificial e dos naturais (caule e folha modificada) de *U. foliosa* em cada estação do ano. Unidades amostrais: primeira letra refere-se a estação (O-outono, I-inverno, P-primavera, V-verão) e os números aos locais de coleta. Clo-clorofila-a, MS-massa seca, MSLC-massa seca livre de cinzas, Dt-densidade total, Bt-biovolume total, %P-conteúdo de fósforo, %N-conteúdo de nitrogênio, NP-razão molar N:P.

4. Discussão

O Lago das Ninféias é um reservatório raso, mesotrófico, com extensos bancos de macrófitas aquáticas (Bicudo *et al.* 2002), características as quais o tornam ideal para desenvolvimento do perifíton (Goldsborough & Robinson 1996). É conhecido o papel das macrófitas aquáticas no funcionamento dos lagos e sua influência sobre as demais comunidades aquáticas (Søndergaard & Moss 1997), para a comunidade perifítica, as

macrófitas podem fornecer vantajosas áreas de colonização e ainda servir como fonte extra de nutrientes (Burkholder 1996). Especificamente, *U. foliosa* obtém parte de seus nutrientes da digestão de presas (Guisande *et al.* 2007). Este processo de carnivoría libera nutrientes que podem influenciar o desenvolvimento do perifíton. Os resultados do presente estudo são discutidos a partir da premissa de que o aumento da biomassa e do estado nutricional do perifíton pode ser influenciado pela macrófita e, especificamente, pela carnivoría.

As condições limnológicas no interior dos bancos de *U. foliosa* variaram em escala sazonal, junto com a abundância da macrófita. As condições limnológicas na primavera e no verão foram caracterizadas pela elevada cobertura de *U. foliosa*. Apesar de limnologicamente semelhantes, a primavera caracterizou-se pelos elevados valores de pH e CO₂ livre e o verão pelas altas temperaturas e radiação subaquática. Contrapondo, o outono e o inverno caracterizaram-se pela menor cobertura de macrófitas e maior disponibilidade de N, o outono pelos altos valores de material particulado em suspensão, nitrato e amônio e o inverno pela alta condutividade. A elevada quantidade de material particulado no outono pode ser explicada pela elevada precipitação pluvial, pois esta estação do ano apresentou forte influência do fenômeno climático El Niño (Infoclima-INMET, 2010).

Considerando os fatores ambientais que controlam o desenvolvimento da comunidade perifítica (Stevenson 1997), verificou-se a ocorrência de fatores diretos (nutrientes e luz) e indiretos (precipitação e predação). Em relação à disponibilidade de recursos, a maior concentração de nutrientes na água ocorreu no verão e no outono, mas o maior desbalanceamento estequiométrico entre N e P ocorreu no outono. Estudos anteriores realizados no Lago das Ninféias registraram limitação por P no reservatório, bem como a extrema condição P-limitante no outono (Fermino *et al.* 2011, Ferragut *et al.* 2011, Souza & Ferragut em submissão). A disponibilidade de luz não foi considerada fator limitante durante todo o período de estudo, sendo relatado em estudos de variação temporal das condições limnológicas que a luz chega sempre até o fundo do reservatório (Bicudo *et al.* 2002, Fonseca & Bicudo 2011). Ressalte-se, ainda, que apesar da zona eufótica chegar até o fundo do reservatório, a elevada quantidade de material em suspensão atenuou a penetração da luz no outono devido à elevada precipitação pluvial. A chuva é um dos fatores ambientais que pode influenciar o desenvolvimento do perifíton, pois pode atuar como fator de perturbação para a comunidade perifítica, promovendo perda de biomassa (Vercellino & Bicudo 2006, Bicudo *et al.* 1995) ou estimulando aumento quando a camada superficial da matriz é removida e permitindo a entrada de nutrientes (Borchardt 1996). Dada ocorrência de carnivoría na

macrófita selecionada, a predação é um fator determinante indireto que pode atuar sobre o desenvolvimento do perifíton (Steinman 1996, Stevenson 1997). Contudo, os resultados apontam que a predação deve ter exercido pequena influência sobre a biomassa perifítica, pois a biomassa algal foi elevada onde, presumivelmente, o pastoreio seria mais intenso (folha modificada).

A avaliação da biomassa perifítica em escalas de micro-hábitat e sazonal apontou a influência de *U. foliosa* sobre o perifíton, porém, dependente da variação sazonal das condições limnológicas. Tal fato foi constatado por conta da ocorrência dos maiores valores de biomassa (clorofila-a e MSLC) nos substratos naturais e, ainda, por não ter sido detectada diferença entre os substratos em todas as estações do ano. Consequentemente, a diferença da biomassa entre os tipos de substratos foi determinada pelas condições limnológicas no interior do banco. Para Ferragut *et al.* (2011), a biomassa foi controlada pela escala sazonal no reservatório sede deste estudo, mas seu aumento variou entre os distintos tipos de substrato. De acordo com Jones *et al.* (2000), a relação entre o perifíton e a macrófita pode, simplesmente, refletir as mudanças em nível de micro-hábitat, as quais são causadas pelo desenvolvimento da macrófita hospedeira. De fato, o grau de interferência da macrófita sobre o aumento da biomassa perifítica pode variar sazonalmente, mas a influência positiva ou negativa da macrófita é inegável. Tal influência é relatada em inúmeros estudos levados a efeito nas regiões temperada (Burkholder & Wetzel 1990, Cattaneo *et al.* 1998, Jones *et al.* 2000) e tropical (Felisberto & Rodrigues 2010, Ferragut *et al.* 2011). Em lagoa costeira húmica, Guariento *et al.* (2007, 2009) mostraram diferença significativa da biomassa orgânica entre substratos apenas comparando folhas senescentes com substrato artificial. Em região temperada, Cattaneo *et al.* (1998) relataram que as macrófitas atuaram positivamente sobre a biomassa epifítica melhorando a disponibilidade de luz e nutrientes. Estudos mostraram que as condições físicas (microtopografia) e químicas (liberação de nutrientes) da macrófita podem afetar o aumento da biomassa, pois fornecem maior área para colonização e podem melhorar o estado nutricional da comunidade (Kahlert & Pettersson 2002, Murdock & Dodds 2007). Em ampla comparação geográfica, Vadeboncoeur *et al.* (2006) documentaram o tipo de substrato como preditor da biomassa (conteúdo de clorofila-a) do perifíton.

Em escalas de micro-hábitat e sazonal, a densidade e o biovolume algal do perifíton evidenciaram a influência de *U. foliosa*, contudo, dependente da sazonalidade. Portanto, as condições microambientais da macrófita favoreceram o aumento da densidade e do biovolume total das algas perifíticas em relação àqueles do substrato artificial, no entanto, não foi

detectada diferença entre os substratos em todas as estações do ano. Acredita-se que, além da liberação de nutrientes, a complexidade do hábitat possa atuar positivamente sobre os atributos do perifíton. Os substratos naturais são estruturalmente complexos, podendo fornecer mais refúgios e diferentes hábitats para as algas e, conseqüentemente, aumentar a biomassa (Bergey 1999, Murdock & Dodds 2007) e estimular seu crescimento. Conforme Cattaneo *et al.* (1998), a arquitetura, o número de espécies e a densidade das macrófitas apresentam forte efeito sobre o desenvolvimento das epífitas.

Com base na biomassa, na densidade e no biovolume algal, o verão foi a estação do ano mais favorável ao desenvolvimento do perifíton. Nesta estação do ano, ocorreu maior abundância de *U. foliosa* e biomassa fitoplanctônica, indicando boa disponibilidade de recursos (luz e nutrientes) para as todas comunidades vegetais do reservatório. Acredita-se que a combinação de fatores ambientais no verão tenha favorecido o desenvolvimento das comunidades, tais como alta temperatura, disponibilidade de luz e nutrientes (dissolvidos/PDT), particularmente P. Estudos anteriores realizados neste reservatório destacaram a importância do fósforo para o desenvolvimento do perifíton (Fermino *et al.* 2011). Além do P, o aumento da temperatura acelerou o metabolismo fotossintético, o que pode ter contribuído para o aumento da produção algal (DeNicola 1996). Moschini-Carlos *et al.* (2000) correlacionaram o aumento da temperatura da água com a maior acumulação algal em substrato artificial. Destaque-se, também, que apesar de o outono ter apresentado maior disponibilidade de nutrientes, o desbalanceamento estequiométrico do N e P e a alta quantidade de material em suspensão podem ter reduzido o desenvolvimento do perifíton em relação ao verão.

O conteúdo de P do perifíton foi influenciado pelo tipo de substrato, sendo no substrato artificial (inerte) mais dependente da variação sazonal da disponibilidade de P na água e no natural da *U. foliosa*. Diferentemente, nos substratos naturais o conteúdo de P não apresentou correlação com a disponibilidade do ambiente, além da ausência de diferença entre as estações do ano. Contudo, o conteúdo de P do perifíton foi maior nos substratos naturais do que no artificial, particularmente quando foram detectados os menores valores de P na água (PT, PTD). Estes resultados suportam a influência de *U. foliosa* sobre o conteúdo de P do perifíton. Em substratos inertes, estudos experimentais (Havens *et al.* 1999, Ferragut 1999, Gaiser *et al.* 2004) e observacionais (Oliveira *et al.* 2010, Ferragut *et al.* 2011) demonstraram a associação do P da água com o conteúdo de P do perifíton. Por outro lado, a comunidade perifítica aderida a substratos vivos pode receber P de fontes diversas como, por exemplo, da

água circundante, da ciclagem interna na matriz e do substrato (Burkholder & Wetzel 1990, Burkholder 1996). Para Kahlert & Pettersson (2002), os substratos vivos liberam nutrientes estabilizando o estado nutricional da comunidade, principalmente quando o ambiente é nutricionalmente limitado. Especificamente para *U. foliosa*, Guisande *et al.* (2004, 2007) indicaram que a carnivoría pode fornecer tanto P quanto N, no entanto, N é o principal nutriente advindo da carnivoría.

A influência da macrófita sobre o conteúdo de N do perifíton não foi evidente neste estudo, pois, apesar dos maiores teores terem sido detectados nos substratos naturais, estes não foram significativos e, ainda, não estiveram acoplados à disponibilidade do ambiente. A ausência de uma tendência clara do conteúdo de N do perifíton pode ser explicada pela elevada disponibilidade do nutriente no reservatório em todas as estações do ano. Estudos experimentais e observacionais sobre o perifíton na área de estudo também não identificaram o N como sendo um nutriente limitante primário da comunidade (Fermino 2006, Vercellino & Bicudo 2006, Ferragut & Bicudo 2009, Oliveira *et al.* 2010). Estudos recentes reportaram a limitação por N do perifíton e a covariação do conteúdo de N com a disponibilidade do meio em reservatório hipereutrófico (Ferrari 2010, Borduqui 2011). Considerando que a resposta do perifíton muda em função da disponibilidade do nutriente limitante (Kahlert & Pettersson 2002), acredita-se que a variação do conteúdo de N do perifíton seja pequena em ambientes com alta concentração de N, como é o caso do Lago das Ninféias. O clássico estudo de Emlinson & Moss (1980) relatou que os nutrientes dos substratos naturais podem ter importância apenas secundária para o perifíton em ambientes enriquecidos.

Conforme Guisande *et al.* (2004), o número de utrículos de *U. foliosa* aumenta com a diminuição da concentração de NO_3 na água estimulando, dessa forma, o investimento na carnivoría para compensar a menor disponibilidade do nutriente. No presente estudo, ocorreu o maior conteúdo de N do perifíton e a menor disponibilidade de N na água na primavera e no verão, ao mesmo tempo em que o maior número de utrículos foi observado na macrófita. Muito provavelmente, o nitrogênio liberado pela digestão nos utrículos aumentou a concentração de N que já é naturalmente elevada na água e, conseqüentemente, aumentou o desequilíbrio estequiométrico de N e P.

De acordo com a razão molar N:P proposta por Kahlert (1998), o perifíton foi considerado P-limitado em todos os substratos e estações do ano, exceto no artificial no outono. No substrato artificial, a grande maioria dos estudos experimentais (Murakami &

Rodrigues 2009, Ferragut & Bicudo 2009, Ferragut *et al.* 2011, Fermino *et al.* 2011) e observacionais (Moschini-Carlos *et al.* 1998, Borduqui *et al.* 2008, França *et al.* 2009, Oliveira *et al.* 2010, Martins & Fernandes 2011) realizados na região tropical demonstrou que o perifíton é mais comumente limitado por P. Em relação ao potencial de limitação algal no substrato natural em região tropical, estudos relataram que o perifíton foi limitado por P em ecossistema lótico (Martins & Fernandes 2011) e em reservatório (Ferragut *et al.* em preparação). A limitação por N do perifíton em substrato natural foi relatada em lago temperado (Gross *et al.* 2003) e na planície amazônica (Engle & Melack 1993). Presentemente, o substrato natural contribuiu com o teor de N e P, mas não promoveu o balanço estequiométrico ideal (N:P = 18).

A razão molar N:P do perifíton e da água foram desacopladas, evidenciando que a razão do perifíton (artificial e natural) não representou as condições nutricionais da água no interior do banco. Outros estudos mostraram que a razão N:P foi um preditor pobre das condições ambientais (Oliveira *et al.* 2010, Borduqui 2011).

De fato, todos os atributos do perifíton (densidade, biovolume, clorofila-a e conteúdo de N e P) evidenciaram a influência de *U. foliosa* sobre biomassa e o estado nutricional do perifíton. A análise conjunta dos atributos do perifíton pela ACP mostrou que o tipo de substrato foi o principal fator responsável pela ordenação das unidades amostrais, seguido pela escala sazonal.

Finalmente, o micro-hábitat *U. foliosa* afetou o estado nutricional e o aumento da biomassa do perifíton, no entanto, o grau de influência da macrófita dependeu da escala sazonal de variação das condições ambientais. O conteúdo de P do perifíton no substrato artificial esteve relacionado com a disponibilidade do meio, enquanto que o estado nutricional não foi sensível às mudanças das condições nutricionais no caso do substrato natural. *Utricularia foliosa* favoreceu o aumento da biomassa e o crescimento algal do perifíton em reservatório raso tropical. Concorda-se, enfim, com os estudos que afirmaram que as macrófitas aquáticas submersas aumentam a importância do epifíton no funcionamento dos ecossistemas aquáticos rasos (Cattaneo *et al.* 1998, Kiss *et al.* 2003, Liboriussen & Jeppesen 2006).

Capítulo 2

Estrutura da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial e em diferentes partes da macrófita carnívora *Utricularia foliosa* L.

Resumo

A influência dos substratos vivos sobre a estrutura da comunidade perifítica é ainda uma questão em aberto. O presente estudo avaliou sazonalmente a estrutura da comunidade de algas perifíticas na folha modificada (local da carnívora) e no caule da *Utricularia foliosa* no Lago das Ninféias, Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo. Para avaliar a influência do tipo de substrato, foram feitas comparações entre os substratos vivos e o artificial. Visa identificar o atributo estrutural da comunidade de algas perifíticas mais sensível ao tipo de substrato. Por meio de amostragem randômica estratificada foram selecionados bancos monoespecíficos de *Utricularia foliosa*. A amostragem das variáveis físicas, química e biológicas da água e do perifíton no interior dos bancos de *U. foliosa* foram realizadas no outono (abril/2010), inverno (julho/2010), primavera (novembro/2010) e verão (fevereiro/2011). O fio de náilon foi usado como substrato artificial (30 dias exposição). A estrutura da comunidade foi avaliada através do biovolume de classes e das espécies, grupos funcionais (formas de vidas, formas de aderência e tamanho) e índices biológicos. A diversidade e a riqueza foram maiores nos substratos naturais, no entanto a homogeneidade foi baixa em todos os substratos. Formas de vida cocóides, microperifíticas e frouxamente aderidas foram dominantes em todos os substratos, com exceção do caule na primavera. Classes algais variaram sazonalmente, mas clorofíceas e diatomáceas apresentaram maior biovolume no substrato natural. A composição de espécies apresentou menor similaridade entre substratos naturais e o artificial. Índices biológicos, grupos funcionais e estrutura de classes foram atributos estruturais da comunidade de algas perifíticas menos sensíveis ao efeito do substrato. A estrutura em nível de espécie respondeu de forma mais clara ao tipo de substrato, sendo que a macrófita *U. foliosa* forneceu um hábitat com condições bastante favoráveis para o desenvolvimento do perifíton.

Palavras-chave: algas perifíticas, atributos estruturais, *Utricularia foliosa*

1. Introdução

As macrófitas aquáticas executam, de modo geral, um importante papel no funcionamento e na estruturação das comunidades biológicas dos ecossistemas lacustres (Søndergaard & Moss 1997, O'Farrel *et al.* 2009, Søndergaard *et al.* 2010). Frequentemente, as macrófitas submersas são cobertas por algas perifíticas (Wetzel 1983a, Jones *et al.* 2000). Essa associação entre as macrófitas e o perifíton sugere a existência de interações ecológicas entre ambas (Sand-Jensen & Borum 1991).

Diversos autores discutiram o efeito das macrófitas aquáticas sobre a comunidade perifítica, mas as conclusões são controversas. Estudos sugeriram a existência de uma interação positiva entre a macrófita e o perifíton, sendo a macrófita uma fonte extra de nutrientes (Burkholder 1996, Burkholder & Wetzel 1990). Contrapondo, as macrófitas podem liberar compostos alelopáticos e inibir o crescimento do perifíton, evidenciando uma interação negativa (Wium-Andersen *et al.* 1982, Erhard & Gross 2006). Outra possibilidade é a existência de interação neutra, na qual a macrófita é uma simples área para colonização e o suprimento de nutrientes seria insignificante para a comunidade perifítica (Cattaneo & Kalf 1979, Rodrigues & Bicudo 2001).

Considerando que a dinâmica da comunidade perifítica difere entre regiões morfoclimáticas, a relação perifíton-substrato em região tropical pode apresentar características específicas. Estudos que avaliaram o efeito do tipo de substrato realizados em reservatório tropical mostraram a influência do substrato sobre a biomassa e o estado nutricional do perifíton (Guariento *et al.* 2009, Ferragut *et al.* 2011). Conclusões semelhantes foram obtidas de estudos realizados em região temperada (Eminsson & Moss 1980, Burkholder & Wetzel 1990). Outros estudos desenvolvidos em ambiente tropical evidenciaram que as condições ambientais, tais como a concentração de nutrientes e o regime hidrodinâmico, podem ser mais importantes na organização do perifíton do que o tipo de substrato (Rodrigues & Bicudo 2001, Diaz-Olarte *et al.* 2007). Em região temperada, estudos observacionais e experimentais também demonstraram as condições ambientais como determinantes da estrutura do perifíton (Cattaneo e Kalf 1979, Lalonde & Downing 1991, Jones *et al.* 2000). Em torno deste assunto existem ainda vários questionamentos como, por exemplo, a influência das macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade perifítica em ambientes tropicais.

Em região temperada, estudos mostraram que a macrófita *Potamogeton illinoensis* e *Scirpus subterminalis* podem atuar como uma fonte extra de nutrientes para o perifíton (Burkholder & Wetzel 1990). Por outro lado, o suprimento de nutrientes pode ser negligenciável para o perifíton em *Potamogeton richardsonii* (Cattaneo & Kallf 1979). Estudos apontam para uma interação mutualística entre *Utricularia* e os pastadores do perifíton (Jones *et al.* 1999, Sirová *et al.* 2009), que pode ter sua qualidade nutricional melhorada. A macrófita carnívora *Utricularia foliosa* obtém seu suprimento de nutrientes a partir da carnivoría realizada pelas folhas modificadas em utrículos (Guisande *et al.* 2007). Conforme Jones *et al.* (1999), o perifíton aderido aos utrículos ajudaria a atrair as presas, permitindo o sucesso da predação. Para Sirová *et al.* (2009), além de ser um atrativo, o perifíton pode servir como fonte de nutrientes para a macrófita. Apesar dos estudos indicarem a importância do perifíton para o desenvolvimento de *U. foliosa* (ex. Sirová *et al.* 2009), não há estudos direcionados para os atributos estruturais da comunidade de algas perifíticas. Nesse sentido, o presente estudo pretendeu avaliar a estrutura da comunidade de algas perifíticas sobre a folha modificada (local da carnivoría) e sobre o caule de *Utricularia foliosa*. Para avaliar a influência do tipo de substrato, pretende-se estabelecer comparações entre os substratos vivo e artificial. Secundariamente, este estudo buscou identificar o atributo estrutural da comunidade de algas perifíticas mais sensível ao tipo de substrato. De modo geral, o estudo contribuirá com informações sobre a biodiversidade e ecologia da comunidade de algas perifíticas, em especial sobre a relação perifíton-*U. foliosa*, cuja distribuição é ampla nos ecossistemas aquáticos rasos (Walker 2004).

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de Estudo

A área de estudo está descrita no capítulo 1.

2.2. Delineamento Amostral

O delineamento amostral está descrito no capítulo 1.

2.3. Variáveis físicas, químicas e biológicas

As variáveis físicas, químicas e biológicas da água e de *U. foliosa* encontram-se descritas no capítulo 1.

2.4. Atributos estruturais da comunidade perifítica

Para o estudo qualitativo, as amostras foram fixadas em solução de formalina a 4% e analisadas sob microscópio Zeiss Primo Star. O sistema de classificação adotado para classes e ordens foi o de Van den Hoek *et al.* (1997) e para o nível específico utilizou-se literatura especializada regional (Sormus & Bicudo 1994, Xavier 1994, Azevedo *et al.* 1996, Bicudo 1996, Bicudo *et al.* 1998, Bicudo *et al.* 1999, Bicudo *et al.* 2003, Bicudo *et al.* 2004, Araújo 2005, Ferragut *et al.* 2005, Tucci *et al.* 2006, Godinho *et al.* 2010). A análise das diatomáceas foi feita através de lâminas permanentes cuja oxidação e preparo seguiram Battarbee (1986).

Análises quantitativas das algas perifíticas foram feitas no microscópio Zeiss Axiovert de acordo com o método de Utermöhl (1958). O tempo de sedimentação da amostra foi estabelecido de acordo com Lund *et al.* (1958). A contagem foi realizada em transecções e o limite de contagem foi estabelecido pela curva de rarefação de espécies e pela contagem mínima de 100 indivíduos da espécie mais comum (Bicudo 1990). O biovolume ($\mu\text{m}^3 \text{cm}^{-2}$) da maioria das espécies foi obtido através de uma lista de biovolume calculado para a área de estudo (Fonseca *et al.* em elaboração). O cálculo do biovolume foi feito pela multiplicação da densidade de cada espécie pelo volume médio das células (Hillebrand *et al.* 1999, Sun & Liu 2003) considerando, quando possível, a dimensão média de 15 indivíduos. Para os táxons raros e que não foram encontrados novamente, as dimensões foram obtidas a partir da literatura local.

Classes e espécies dominantes foram consideradas com base no biovolume ($n = 3$). A espécie foi considerada dominante quando apresentou biovolume maior do que 50% do biovolume total da amostra, sendo abundante a espécie com biovolume maior do que o biovolume médio da amostra (Lobo & Leighton 1986). Foram consideradas espécies descritoras aquelas cujo biovolume médio foi maior ou igual a 5% do biovolume total da amostra.

Os grupos funcionais analisados foram:

- *Formas de vida* – as algas foram classificadas em função do tipo de talo em cocóides, coloniais/ cenobiais, flageladas e filamentosas (Graham & Wilcox 2000).
- *Classes de tamanho* – as algas foram classificadas conforme Sieburth *et al.* (1978) em picoperifíton (0,2-2 μm), nanoperifíton (2-20 μm), microperifíton (20-200 μm), mesoperifíton (200 μm -2 mm).

- *Forma de aderência ao substrato* – as algas perifíticas foram classificadas em firme e frouxamente aderidas ao substrato. As algas sem estrutura de locomoção e com alguma estrutura ou modo de fixação foram classificadas como firmemente, enquanto que as algas com algum tipo de mecanismo de locomoção ou nenhuma estrutura de fixação foram consideradas frouxamente aderidas (Sládecková & Sládecek 1964, 1977).

Os índices biológicos calculados foram diversidade e homogeneidade de Simpson (Magurran 2004).

2.5. Tratamento estatístico

Para a análise descritiva usou-se a média aritmética como medida da tendência central e calculou-se o desvio e o erro padrão para medir o grau de dispersão dos dados. Para a análise inferencial aplicou-se a análise de variância (ANOVA 1-fator) para comparação dos grupos funcionais e das classes algais em cada estação do ano. Para comparação das médias e determinação da diferença mínima significativa foi utilizado o teste de comparação múltipla de Tukey para os dados paramétricos e o de Kruskal-Wallis para os dados não paramétricos. Considerou-se como resultado significativo o valor de $\alpha < 0,05$. As comunidades foram analisadas conjuntamente através da Análise das Coordenadas Principais (ACoP), excluindo as espécies raras para evitar distorções na análise (Collins *et al.* 2000). A ACoP foi obtida a partir de uma matriz de similaridade com dados transformados (*ranging*) calculada com base no coeficiente de Bray-Curtis. A comparação conjunta das espécies descritoras nos substratos foi feita a partir dos valores dos escores do eixo 1, sendo usado o tipo de substrato como fator. A similaridade do biovolume entre as comunidades de algas perifíticas, excluindo as espécies raras, dos diferentes substratos foi realizada através da análise de agrupamento, usando o índice de Bray-Curtis. Os programas estatísticos utilizados foram SigmaPlot 11, PC-ORD 6.0 (McCune & Mefford 2011) e PAST 2.13 (Hammer *et al.* 2001).

3. Resultados

3.1. Variáveis abióticas e bióticas no interior dos bancos de *Utricularia foliosa*

Os resultados das variáveis físicas, químicas e biológicas da água e de *U. foliosa* encontram-se descritas no capítulo 1 do presente estudo.

3.2. Atributos estruturais da comunidade perifítica

O total de 180 táxons foi identificado em todos os substratos, sendo 125 táxons identificados sobre o substrato artificial, 133 no caule e 149 na folha modificada. Estes táxons foram distribuídos nas seguintes 11 classes algais: Bacillariophyceae (23 táxons), Chlorophyceae (66 táxons), Chrysophyceae (9 táxons), Craspeomonadophyceae (1 táxon), Cryptophyceae (2 táxons), Cyanophyceae (15 táxons), Dinophyceae (1 táxon), Euglenophyceae (11 táxons), Oedogoniophyceae (2 táxons), Xanthophyceae (3 táxons) e Zygnemaphyceae (47 táxons). O substrato artificial apresentou 11 táxons exclusivos e os substratos naturais 54, sendo 12 exclusivos do caule, 28 da folha modificada e 14 compartilhados entre caule e folha.

3.3. Índices Biológicos

A maior diversidade de espécies foi registrada nos substratos naturais, destacando-se a folha modificada que obteve os maiores valores nas estações amostradas, exceto no verão onde a maior diversidade foi observada no caule. No entanto, diferença significativa entre os substratos naturais e o artificial foi obtida apenas no inverno e no verão (Figura 1A).

Em todos os substratos a homogeneidade de espécies foi baixa. O maior valor da homogeneidade foi obtido no substrato artificial no outono. Diferença significativa só foi obtida no inverno entre o caule e os demais substratos (Figura 1B). Os substratos naturais apresentaram maior riqueza de espécies, exceto no inverno onde o artificial obteve ligeiramente maior riqueza do que o caule. Entre os substratos naturais, a folha modificada foi o que apresentou a maior riqueza em todas as estações sendo constatada diferença estatística significante entre a folha e os demais substratos (Figura 1C).

3.4. Grupos funcionais: estratégias adaptativas

A estrutura da comunidade de algas nos diferentes tipos de substratos foi avaliada através dos grupos funcionais baseados nas estratégias de formas de vida, de aderência ao substrato e de classes de tamanho (Figura 2A-I).

Em relação ao tipo de substrato, as respostas destes grupos funcionais variaram sazonalmente.

Quanto às formas de vida, as algas cocóides dominaram em todos os substratos (> 50%), sendo o maior biovolume encontrado nos substratos naturais (Figura 2A). No outono e

verão, a folha modificada apresentou biovolume de algas cocóides significativamente maior do que o substrato artificial. Apesar das formas coloniais terem pouca representatividade nos substratos (3-19%), o biovolume desta forma de vida foi menor no substrato artificial em todas as estações do ano (Figura 2B). As formas flageladas também apresentaram maior biovolume nos substratos naturais, principalmente, no caule (exceto no verão). Contudo, as diferenças foram consideradas significativas apenas no inverno (Figura 2C). Diferente das demais formas, as filamentosas apresentaram maior biovolume no substrato artificial em todas as estações, principalmente, no verão (Figura 2D). Diferenças significativas foram constatadas entre o substrato artificial e os naturais no outono e entre o artificial e a folha modificada no inverno.

Considerando as estratégias de aderência das algas perifíticas, constatou-se que as formas frouxamente aderidas dominaram em todos os substratos e em todas as estações do ano (55-87%). Comparativamente, as algas frouxamente aderidas estiveram mais bem representadas em termos de biovolume nos substratos naturais (Figura 2E). Diferenças significativas foram detectadas entre o substrato artificial e a folha modificada no outono e entre o caule e o artificial na primavera. As algas firmemente aderidas apresentaram sua maior representatividade no substrato artificial (31-45%), exceto no verão cuja representatividade foi bastante similar entre os substratos (13-23%) (Figura 2F). Apesar da contribuição relativa similar no verão, o biovolume apresentou diferença significativa entre o substrato artificial e a folha modificada.

Em termos de classes de tamanho, o microperifíton esteve bem representado em todos os substratos (40-75%), exceto no caule, onde foi baixo durante a primavera (23%) (Figura 2G). Contudo, o biovolume do micro e do nanoperifíton apresentou diferença significativa entre o substrato artificial e a folha modificada apenas no verão. Por outro lado, o biovolume do nanoperifíton mostrou diferença significativa entre o substrato artificial e o caule no inverno e na primavera (Figura 2H). A ocorrência de mesoperifíton variou bastante entre os substratos (Figura 2I). Algas nanoperifíticas estiveram ausentes no substrato artificial e no caule no outono, enquanto que no verão o biovolume foi elevado no substrato artificial, ausente no caule e baixo na folha. Em todos os substratos, houve redução da participação do microperifíton e aumento do mesoperifíton na primavera, o qual foi dominante no caule (58%) e muito abundante na folha modificada (47%).

3.5. Estrutura das classes algais

Bacillariophyceae, Chlorophyceae e Zygnemaphyceae apresentaram a maior representatividade na estrutura da comunidade de algas perifíticas em todos os substratos e estações do ano (Figura 3). Apesar da alta frequência de ocorrência (100%) e contribuição relativa durante o estudo, o biovolume destas classes variou sazonalmente e entre os tipos de substratos.

Bacillariophyceae não foi dominante em todos os substratos, mas no outono apresentou elevada representatividade (30-42%, Figura 4A). Diferença significativa entre o biovolume no substrato artificial e na folha modificada foi detectada somente no outono e no verão. Chlorophyceae apresentou representatividade máxima de 27% na folha modificada durante o outono, sendo na maioria menor do que 12% (Figura 4B). A menor contribuição desta classe na estrutura do perifíton foi observada no substrato artificial (3-8%). O biovolume das Chlorophyceae no substrato artificial foi significativamente diferente na folha modificada no outono e no caule no inverno. Zygnemaphyceae foi considerada a classe mais importante no perifíton desenvolvido em todos os substratos, exceto no outono (Figura 4C). No inverno, na primavera e no verão, esta classe apresentou dominância ou elevada contribuição no substrato artificial (41-71%), nos substratos naturais manteve a mesma participação (27-50%). O biovolume das Zygnemaphyceae não apresentou diferença significativa em todas as estações do ano.

3.6. Estrutura específica

A estrutura da comunidade perifítica nos diferentes substratos não apresentou espécie dominante durante todo o período de estudo. Considerando as espécies com biovolume maior ou igual a 5% em cada substrato e estação do ano, verificou-se a presença de 20 espécies descritoras (Figura 5A-T, Tabela 1).

No outono, o conjunto das espécies descritoras da comunidade em cada substrato foi diferente, mas tais espécies estiveram presentes no caule ou na folha modificada no substrato artificial. Por outro lado, *Stauroneis phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg apresentou elevado biovolume somente nos substratos naturais, sendo *Chlamydomonas planctogloea* Skuja uma espécie descritora somente no caule e *Scenedesmus westii* (Smith) Chodat, *Closterium diana* Ehrenberg ex Ralfs e *Chlamydomonas epibiotica* Ettl somente na folha modificada. Portanto, a estrutura da comunidade em termos de espécies descritoras mostrou que apenas a

representatividade das descritoras no substrato artificial durante o outono foi diferente, mas nos substratos naturais um maior número de descritoras obteve sucesso de crescimento.

No inverno, três espécies descritoras do perifíton no substrato artificial foram diferentes daquelas dos substratos naturais, quais sejam: *Spirogyra* spp., *Pleurotaenium simplicissimum* Grönblad e *Eunotia sudetica* Müller. *Eunotia bilunaris* (Ehrenberg) Schaarschmidt foi, apesar da variação do biovolume, descritora em todos os substratos. *Closterium diana*e Ehrenberg ex Ralfs e *Scenedesmus westii* (Smith) Chodat foram descritoras nos substratos naturais. *Euastrum abruptum* Nordstedt e *Stauroneis phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg foram descritoras somente no caule, enquanto que *Cosmarium botrytis* Meneghini ex Ralfs e *Chlamydomonas epibiotica* Ettl o foram na folha modificada. Portanto, a estrutura de descritoras mostrou no inverno que algumas espécies apresentaram maior sucesso no substrato artificial e outras nos naturais.

Na primavera, *Pleurotaenium simplicissimum* Grönblad e *Eunotia bilunaris* (Ehrenberg) Schaarschmidt foram espécies descritoras comuns a todos os substratos, sendo a primeira delas a mais abundante (29-34%). *Closterium diana*e Ehrenberg ex Ralfs foi descritora apenas nos substratos naturais, enquanto que *Spirogyra* spp. e *Eunotia sudetica* Müller o foram no artificial. *Geitlerinema unigranulatum* (Singh) Komárek & Azevedo foi descritora apenas no caule e *Cosmarium botrytis* Meneghini ex Ralfs somente na folha modificada.

No verão, *Cosmarium margaritatum* (Lundell) Roy & Bisset, *Closterium navicula* (Brébisson) Lütkemüller e *Frustulia crassinervia* (Brébisson) Lange-Bertalot & Krammer foram espécies descritoras comuns a todos os substratos. *Spirogyra* spp. e *Closterium diana*e Ehrenberg ex Ralfs foram descritoras apenas no substrato artificial, *Navicula cryptotenella* Lange-Bertalot no caule e *Pseudanabaena galeata* Böcher na folha modificada.

Uma ACoP foi realizada com 106 táxons para ordenação dos substratos amostrados durante todo o período de estudo (Figura 6). A análise resumiu 41% das variáveis biológicas nos dois primeiros eixos e o teste de permutação foi significativo para os eixos 1 e 2 ($p = 0,001$).

No lado positivo do eixo 1 foram ordenadas todas as unidades referentes ao caule e à folha modificada que possuíram maior correlação com os maiores biovolume dos táxons amostrados. No lado negativo, ordenaram-se as unidades do substrato artificial. Os táxons

com maior correlação com o eixo 1 ($r > 0,700$) foram *Scenedesmus ecornis* (Ehrenberg) Chodat, *Scenedesmus westii* (Smith) Chodat, *Desmodesmus brasiliensis* (Bohlin) Hegewald, *Chlamydomonas sagittula* Skuja e *Chlamydomonas epibiotica* Ettl (Tabela 2, Figura 6). No lado positivo do eixo 2 foram ordenadas as unidades do outono e do verão e no negativo as unidades do inverno e da primavera. Apenas *Dinobryon sertularia* Ehrenberg mostrou forte associação com este eixo ($r > -0,700$) (Tabela 2, Figura 6). De modo geral, as unidades amostrais foram ordenadas no eixo 1 em função do tipo de substrato e no eixo 2 em função da escala sazonal.

Análise de variância (Anova 1-fator) foi aplicada aos escores das unidades amostrais do substrato artificial e dos naturais do eixo de maior explicabilidade da ACoP. A análise variância revelou a existência de diferença significativa entre o conjunto de espécies de cada tipo de substrato ($p < 0,001$) (Figura 7).

A análise de agrupamento realizada com 106 espécies ($\geq 0,1\%$) de algas perifíticas revelou a formação de dois grupos diferentes, sendo um composto pela comunidade dos substratos naturais e o outro pela comunidade aderida ao substrato artificial (Figura 8). A composição de espécies sobre o substrato artificial apresentou baixa similaridade com a dos substratos naturais em todas as estações do ano (20%). A maior similaridade foi detectada entre a composição de espécies da comunidade perifítica desenvolvida sobre o caule e aquela sobre a folha modificada no outono e no verão (50% a 55%, respectivamente). No inverno, a composição de espécies sobre o caule apresentou maior similaridade com a dos substratos naturais do outono (40%). A composição de espécies sobre a folha modificada no inverno e na primavera apresentou alta similaridade (45%).

Tabela 1. Contribuição relativa das espécies descritoras ($\geq 5\%$ do biovolume total) da comunidade de algas perifíticas desenvolvidas em substrato artificial e substratos naturais (caule e folha modificada) da *Utricularia foliosa* nas estações do ano.

	Artificial	%	Caule	%	Folha modificada	%
Outono	<i>Cosmarium margaritatum</i>	26.3	<i>Stauroneis phoenicenteron</i>	14.9	<i>Closterium diana</i>	16.7
	<i>Pinnularia divergens</i>	10.3	<i>Trachelomonas</i> sp3	14.7	<i>Stauroneis phoenicenteron</i>	16.6
	<i>Frustulia crassinervia</i>	9.4	<i>Pinnularia divergens</i>	12.8	<i>Eunotia bilunaris</i>	7.6
	<i>Eunotia bilunaris</i>	9.4	<i>Cosmarium margaritatum</i>	9.7	<i>Pinnularia divergens</i>	7.5
	<i>Trachelomonas</i> sp3	5.6	<i>Chlamydomonas planctogloea</i>	7.0	<i>Scenedesmus westii</i>	5.9
			<i>Frustulia crassinervia</i>	6.6	<i>Chlamydomonas epibiotica</i>	5.1
Inverno	<i>Spirogyra</i> spp.	31.9	<i>Eunotia bilunaris</i>	13.5	<i>Closterium diana</i>	19.5
	<i>Pleurotaenium simplicissimum</i>	19.8	<i>Cosmarium margaritatum</i>	11.7	<i>Eunotia bilunaris</i>	18.9
	<i>Eunotia bilunaris</i>	14.7	<i>Closterium diana</i>	8.6	<i>Cosmarium botrytis</i>	8.0
	<i>Cosmarium margaritatum</i>	6.5	<i>Euastrum abruptum</i>	5.7	<i>Chlamydomonas epibiotica</i>	7.0
	<i>Eunotia sudetica</i>	5.3	<i>Stauroneis phoenicenteron</i>	4.7	<i>Scenedesmus westii</i>	5.2
Primavera	<i>Pleurotaenium simplicissimum</i>	33.6	<i>Pleurotaenium simplicissimum</i>	31.4	<i>Pleurotaenium simplicissimum</i>	28.5
	<i>Eunotia sudetica</i>	22.4	<i>Closterium diana</i>	31.3	<i>Closterium diana</i>	17.7
	<i>Eunotia bilunaris</i>	14.9	<i>Eunotia bilunaris</i>	7.7	<i>Cosmarium botrytis</i>	7.5
	<i>Spirogyra</i> spp.	10.3	<i>Geitlerinema unigranulatum</i>	4.9	<i>Scenedesmus westii</i>	5.7
					<i>Eunotia bilunaris</i>	5.7
				<i>Ulnaria acus</i>	4.9	
Verão	<i>Spirogyra</i> spp.	41.3	<i>Cosmarium margaritatum</i>	21.4	<i>Cosmarium margaritatum</i>	20.8
	<i>Closterium diana</i>	12.2	<i>Frustulia crassinervia</i>	11.2	<i>Closterium navicula</i>	17.5
	<i>Cosmarium margaritatum</i>	8.0	<i>Closterium navicula</i>	7.2	<i>Frustulia crassinervia</i>	7.3
	<i>Closterium navicula</i>	6.7	<i>Navicula cryptotenella</i>	5.7	<i>Pseudanabaena galeata</i>	5.7
	<i>Frustulia crassinervia</i>	6.2	<i>Eunotia bilunaris</i>	5.6		

Tabela 2. Correlação de Pearson do biovolume das algas perifíticas (r) com o eixos 1 e 2 da ACoP e seus respectivos códigos e o tipo de associação com cada substrato.

Táxons	Códigos	Eixo 1	Eixo 2	Associação
<i>Chlamydomonas epibiotica</i> Smith	Cep	0.709	0.266	natural
<i>Chlamydomonas planctogloea</i> Skuja	Cpl	0.674	0.311	natural
<i>Chlamydomonas sagittula</i> Skuja	Csa	0.717	0.348	natural
<i>Chlamydomonas sordida</i> Ettl	Cso	0.600	0.240	natural
<i>Chromulina elegans</i> Doflein	Cel	0.666	0.110	natural
<i>Closterium diana</i> Ehrenberg ex. Ralfs	Cdi	0.292	-0.323	associação não evidenciada
<i>Closterium navicula</i> (Brébisson) Lütkenmüller	Cnav	0.361	0.409	associação não evidenciada
<i>Coelastrum astroideum</i> De Notaris	Cas	0.637	0.159	natural
<i>Cosmarium botrytis</i> Meneghini ex. Ralfs	Cbo	0.032	-0.689	Natural - folha modificada
<i>Cosmarium margaritatum</i> (Lundell) Roy & Bisset	Cma	0.497	0.549	sazonal
<i>Cosmarium subtumidum</i> Nordstedt	Csu	0.531	0.650	natural
<i>Desmodesmus armatus</i> (Chodat) Hegewald	Dar	0.640	0.016	natural
<i>Desmodesmus brasiliensis</i> (Bohlin) Hegewald	Dbr	0.720	0.095	natural
<i>Didymogenes palatina</i> Schmidle	Dpa	0.602	0.394	natural
<i>Dinobryon sertularia</i> Ehrenberg	Dse	0.230	-0.700	Natural - folha modificada
<i>Euastrum abruptum</i> Nordstedt	Eab	0.584	0.303	natural
<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehrenberg) Schaarshmidt	Ebi	0.408	-0.193	associação não evidenciada
<i>Eunotia sudetica</i> Müller	E su	-0.368	-0.333	associação não evidenciada
<i>Frustulia crassinervia</i> (Brébisson) Lange-Bertalot & Krammer	Fcr	0.492	0.614	sazonal
<i>Geitlerinema unigranulatum</i> (Singh) Komárek & Azevedo	Gun	0.187	-0.373	associação não evidenciada
<i>Gloeocystis</i> sp1	Glo	0.631	0.369	natural
<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot	Ncr	0.644	0.482	natural
<i>Pinnularia divergens</i> Smith	Pdi	0.306	0.121	associação não evidenciada
<i>Pleurotaenium simplicissimum</i> Grönblad	Psi	-0.044	-0.554	Natural - folha modificada
<i>Pseudanabaena galeata</i> Böcher	Pga	0.432	0.405	associação não evidenciada
<i>Scenedesmus ecornis</i> (Ehrenberg) Chodat	Sec	0.777	0.018	natural
<i>Scenedesmus westii</i> (Smith) Chodat	Swe	0.763	-0.274	natural
<i>Spirogyra</i> spp.	Spi	-0.446	0.342	artificial
<i>Stauroneis phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenberg	Sph	0.357	0.041	associação não evidenciada
<i>Trachelomonas curta</i> Da Cunha emend. Deflandre	Tcu	0.682	0.342	natural
<i>Trachelomonas oblonga</i> Lemmermann	Tob	0.694	0.305	natural
<i>Trachelomonas</i> sp3	Tra	0.234	-0.009	associação não evidenciada
<i>Ulnaria cf. acus</i> (Kützing) Aboal	Uca	0.293	-0.136	associação não evidenciada

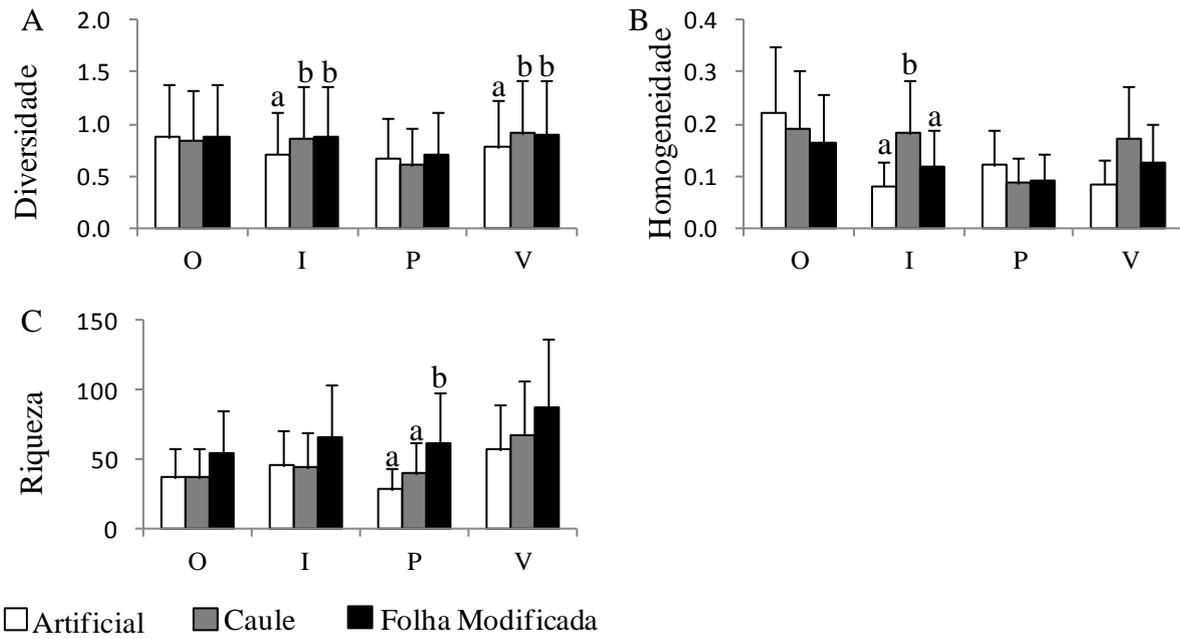


Figura 1. Variação da diversidade, homogeneidade e riqueza de espécies (n=3, ± Ep) da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial e substratos naturais (caule e folha modificada) nas estações do ano (O-outono, I-inverno, P-primavera, V-verão). Barras marcadas com a mesma letra não são significativamente diferentes ($p \leq 0,006$).

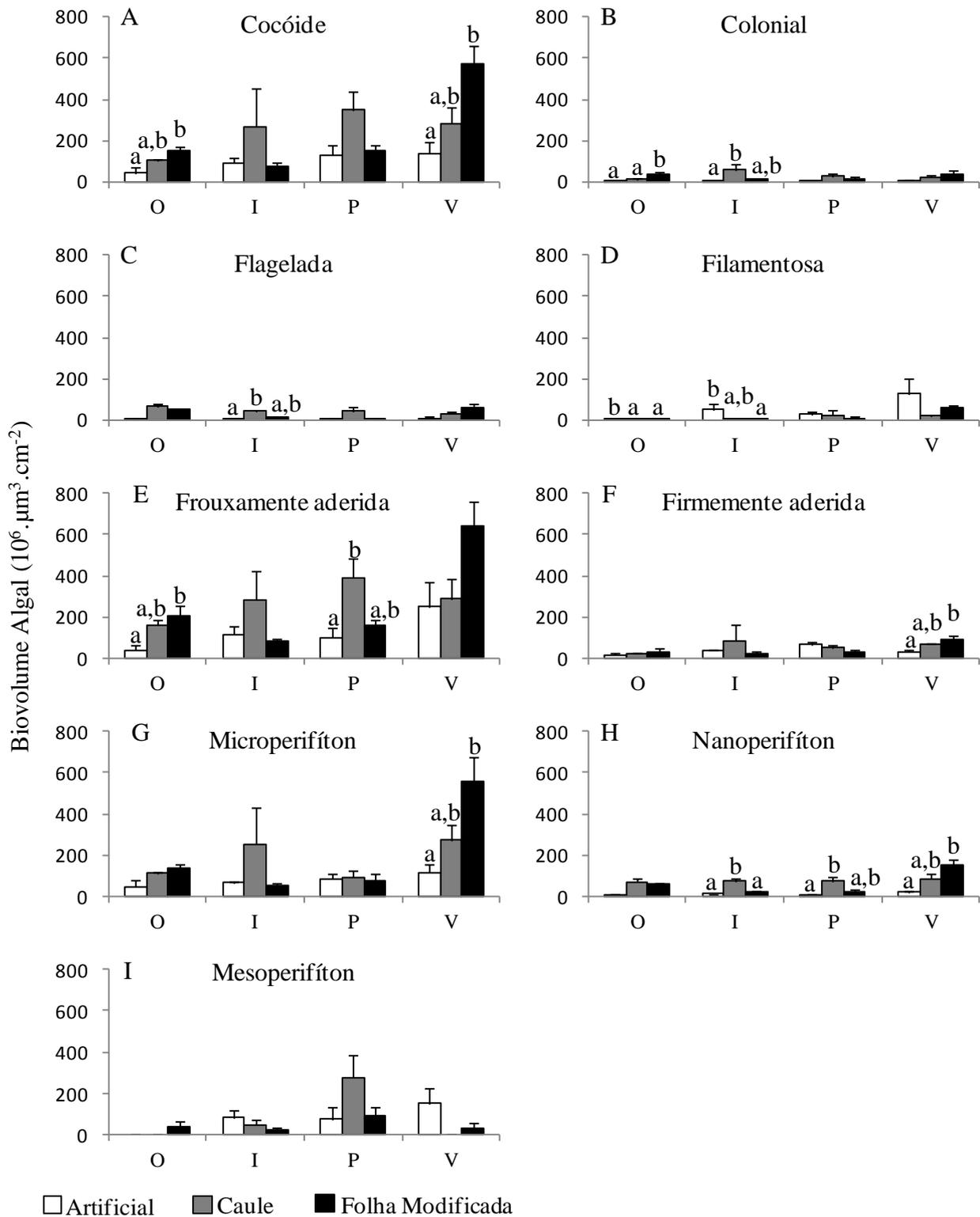


Figura 2. Variação dos grupos funcionais ($n=3$, \pm Ep): formas de vida, forma de aderência e classes de tamanho da comunidade de algas perífíticas em substrato artificial e substratos naturais (caule e folha modificada) nas estações do ano (O-outono, I-inverno, P-primavera, V-verão). Barras marcadas com a mesma letra não são significativamente diferentes ($p \leq 0,043$).

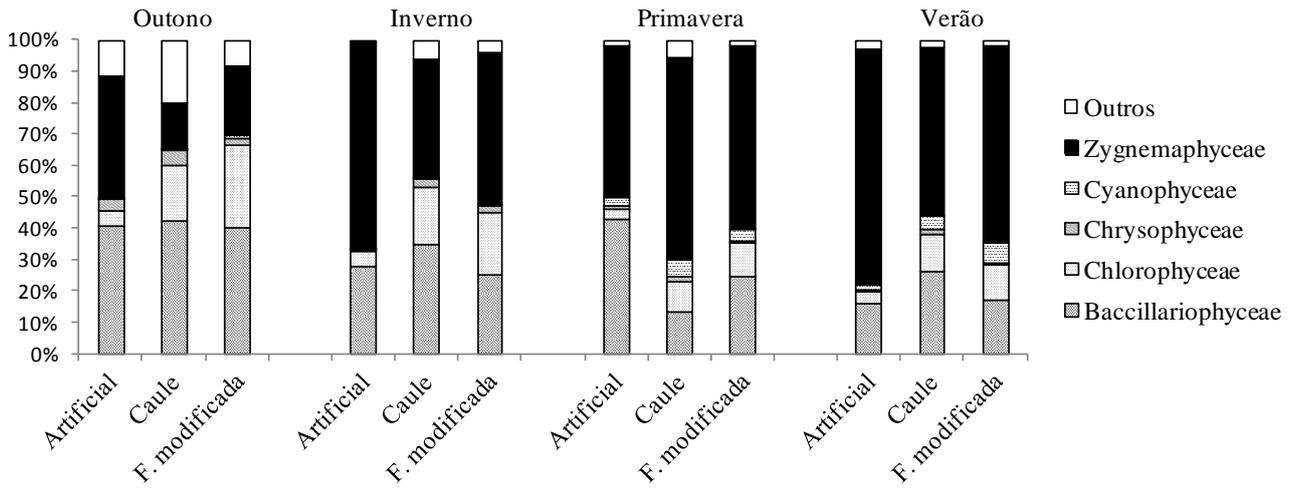


Figura 3. Contribuição média das classes algais (%) da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial e substratos naturais (caule e folha modificada) nas estações do ano

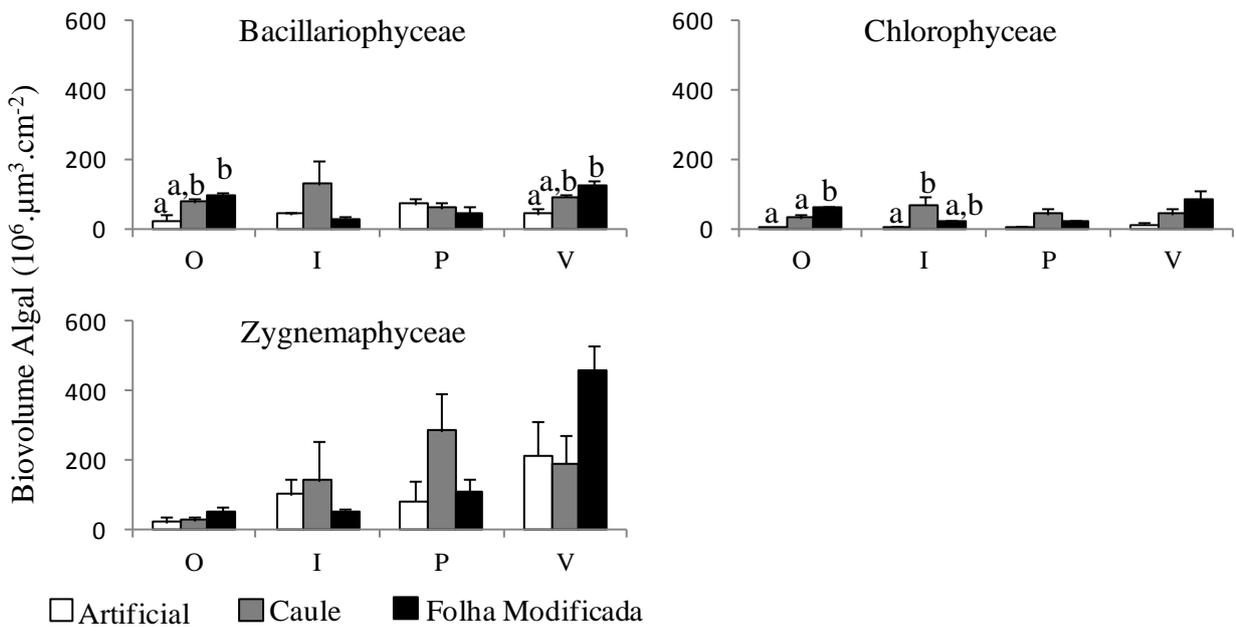


Figura 4. Variação das classes algais ($n=3$, \pm Ep) da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial e substratos naturais (caule e folha modificada) nas estações do ano (O-outono, I-inverno, P-primavera, V-verão). Letras iguais ausência de diferença significativa ($p \leq 0,022$).

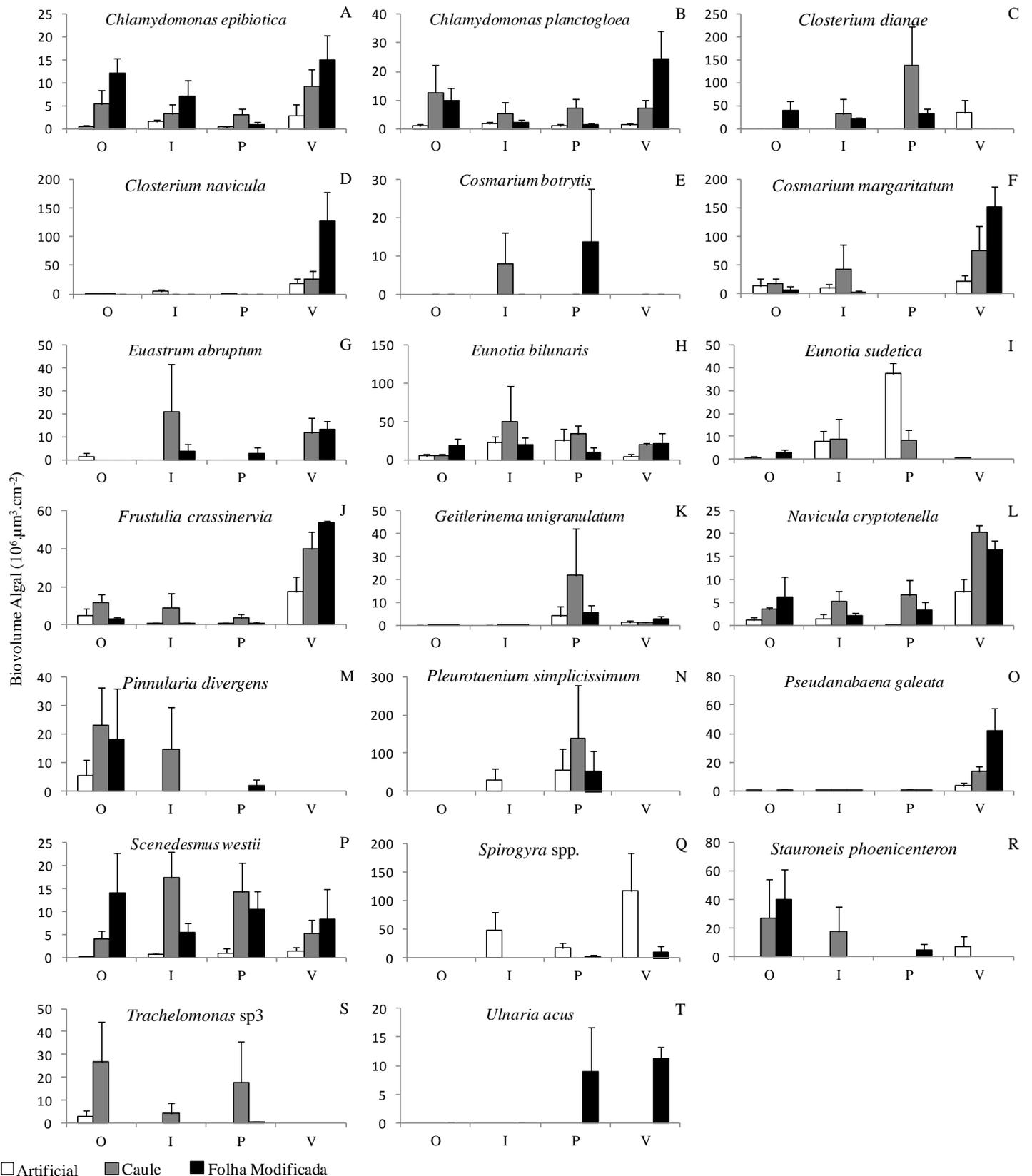


Figura 5. Variação das espécies descritoras ($n=3$, \pm Ep) da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial e substratos naturais (caule e folha modificada) nas estações do ano (O-outono, I-inverno, P-primavera, V-verão). Escala do eixo y está diferente.

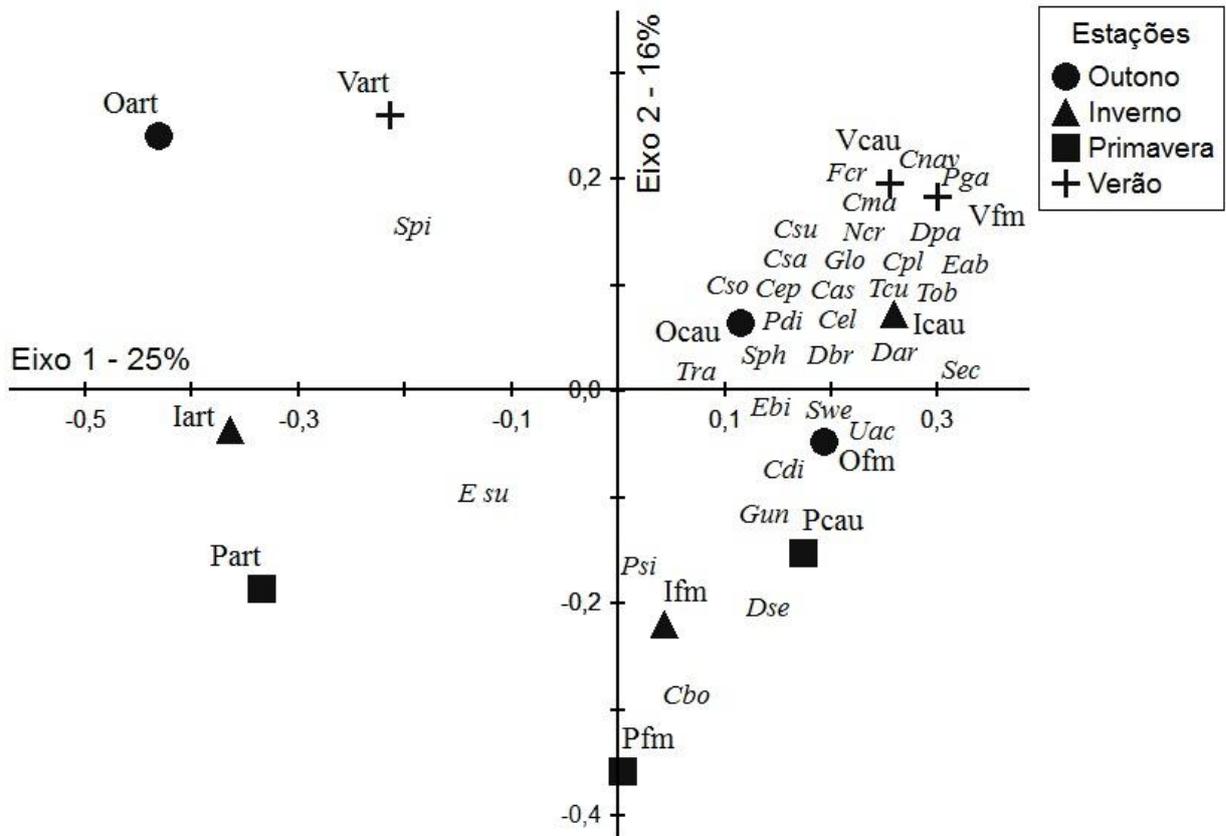


Figura 6. “Bitplot” da ACoP do biovolume de 106 espécies ($\geq 0,1\%$) da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial e substratos naturais (caule e folha modificada). Abreviações: Unidades amostrais: primeira letra refere à estação (O-outono, I-inverno, P-primavera, V-verão) e as demais letras ao tipo de substrato (art, artificial; cau, caule; FM, folha modificada). Correlação das espécies com os eixos 1 e 2 e seus respectivos códigos encontram-se na tabela 2.

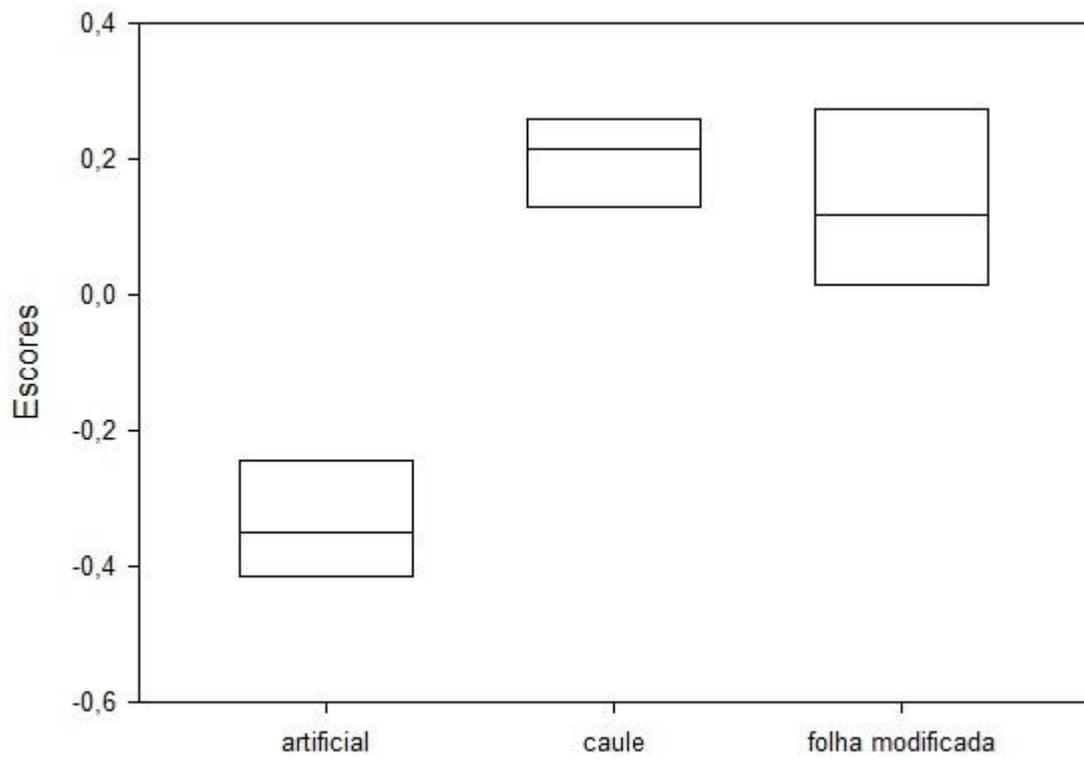


Figura 7. Caixas esquemáticas (mediana, quartis, n=3) dos escores da ACoP das espécies ($\geq 0,1\%$) da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial e substratos naturais (caule e folha modificada).

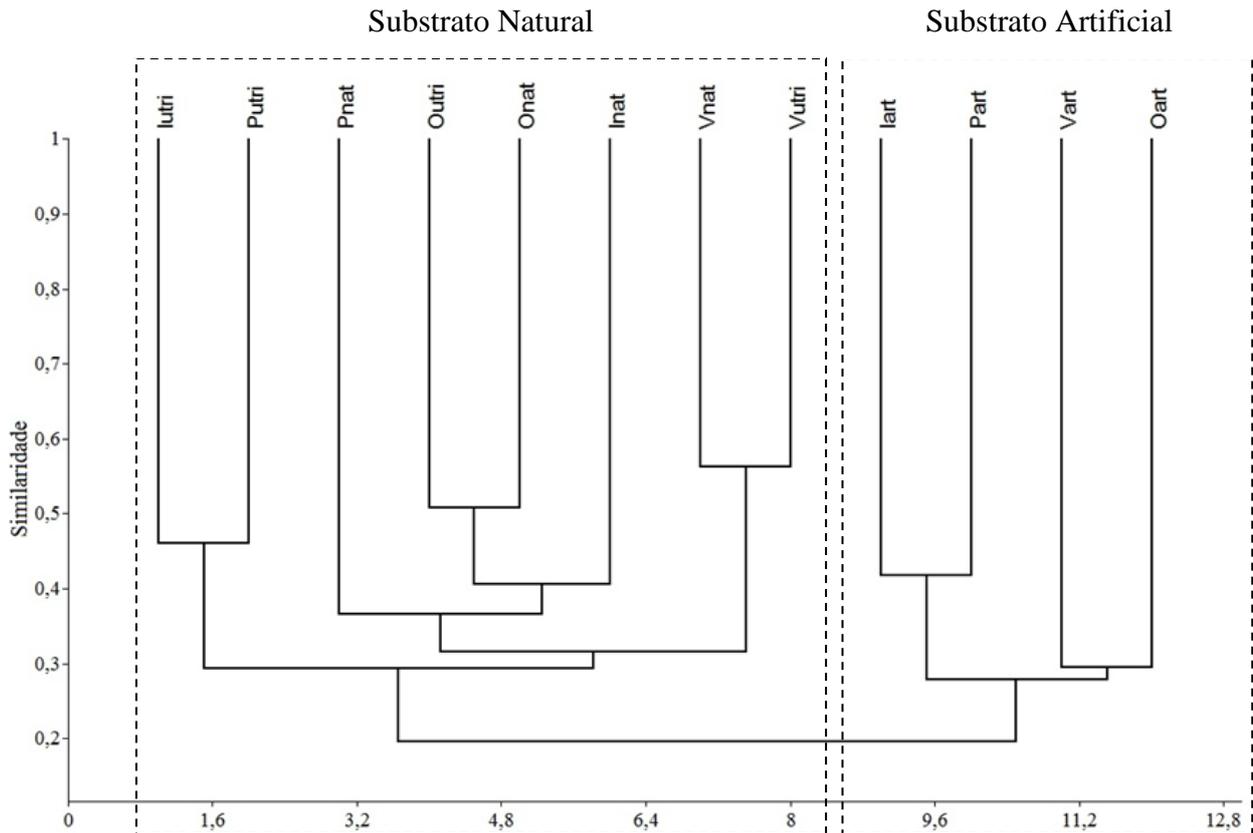


Figura 8. Índice de similaridade de Bray – Curtis do biovolume de 106 espécies de algas perifíticas em substrato artificial e substratos naturais (caule e folha modificada) nas estações do ano. Abreviações das unidades amostrais: primeira letra refere à estação (O-outono, I-inverno, P-primavera, V-verão) e as demais letras ao tipo de substrato (art - artificial, cau - caule, fm - folha modificada).

4. Discussão

O Lago das Ninféias é um ecossistema bastante favorável ao desenvolvimento de perifíton, pois é um ecossistema raso e com extensos bancos de macrófitas aquáticas na região litorânea (Bicudo *et al.* 2002). As macrófitas podem modificar o hábitat circundante e atuar sobre as propriedades dos substratos e inter-relações ecológicas (Søndergaard & Moss 1997). Especificamente no Lago das Ninféias, os estudos mostraram a influência direta e indireta das macrófitas aquáticas sobre a dinâmica das algas perifíticas (Fermino *et al.* 2011, Pellegrini & Ferragut *no prelo*) e fitoplanctônicas (Fonseca & Bicudo 2011). O presente estudo discute a relação perifíton-*Utricularia*. Mais especificamente, discute as características estruturais em substrato quimicamente inerte e sobre *Utricularia foliosa*, que é um substrato vivo e pode liberar nutrientes

para água pela excreção e decomposição (Wetzel 1993) e, ainda, pode obter nutrientes do processo de digestão de organismos. Conforme Guisande *et al.* (2004, 2007), durante o processo de digestão nos utrículos da folha modificada há liberação de nutrientes (N e P), os quais podem beneficiar o perifíton. O presente estudo partiu da premissa que o perifíton desenvolvido sobre *U. foliosa* poderia apresentar vantagens, principalmente, em termos nutricionais e, conseqüentemente, influenciar a organização da comunidade. Inúmeros estudos apontam para a disponibilidade de nutrientes como um dos principais controladores da estrutura da comunidade (ex. Ferragut & Bicudo 2012). As condições limnológicas no interior dos bancos de *U. foliosa* variaram sazonalmente (ver Capítulo 1), e dentro desta variação sazonal, as mudanças estruturais do perifíton foram avaliadas em substrato artificial e no caule e na folha modificada de *U. foliosa*.

Em relação a outros estudos em região tropical, a diversidade de espécies do perifíton foi bastante elevada em todos os substratos em todas as estações do ano (Vercellino & Bicudo 2006, Borduqui & Ferragut 2012, França *et al.* 2011). A elevada abundância de macrófitas é um fator que pode aumentar a diversidade de espécies do perifíton, pois aumenta a disponibilidade de hábitat para colonização (Wetzel 2001). Esta relação é comumente relatada em reservatórios rasos de região tropical (Felisberto & Rodrigues 2010, Fermino *et al.* 2011, Pellegrini & Ferragut *no prelo*). Particularmente para *U. foliosa*, não existem dados sobre a diversidade de espécies de algas perifíticas no Brasil. No presente estudo, apesar da elevada diversidade, o índice de homogeneidade foi baixo em todos os substratos e durante todas as estações do ano, denotando que as comunidades estiveram longe de atingir sua diversidade máxima. A homogeneidade de Simpson leva em conta a riqueza de espécies, que pode ser afetada por diversos fatores, tais como: complexidade do hábitat, taxa de colonização e esforço amostral (Thomaz *et al.* 2008). Considerando a elevada diversidade e a baixa homogeneidade encontrada no perifíton, a riqueza de espécies apresentou o maior peso na variação da diversidade em escala sazonal e em microescala (substrato).

A diversidade e a riqueza de espécies foram maiores na folha modificada do que nos demais substratos em todas as estações do ano, evidenciando a existência de condições microambientais diferenciadas. Assim, as condições microambientais decorrentes da carnivoría (disponibilidade de nutrientes) e da complexidade física do substrato (inúmeros folíolos) podem ter favorecido um maior número de espécies. Em microescala, a matriz perifítica tem importante papel na disponibilidade de nutrientes, pois atua como armadilha para os nutrientes devido ao seu caráter polianiônico (Lock *et al.* 1984, Burkholder 1996). Acredita-se, assim, que tais características da matriz perifítica sejam bastante acentuadas na folha modificada.

Conforme Hillebrand & Sommer (2000), os índices de diversidade são úteis para avaliar o efeito das condições ambientais sobre a comunidade perifítica. Presentemente, a diversidade de espécies do perifíton não apresentou diferença significativa entre os substratos, mas apresentou diferença sazonal. Este resultado mostrou que a diversidade foi influenciada pela variação das condições limnológicas no interior do banco de *U. foliosa*, mas este índice foi pouco sensível ao tipo de substrato. Estudos anteriores mostraram a pouca sensibilidade da diversidade ao enriquecimento artificial (Ferragut & Bicudo 2012) e a sazonalidade (Vercellino & Bicudo 2006).

Grupo funcional é definido como grupo de espécies que exibem respostas similares às condições ambientais, sendo empregado tanto para vegetais superiores como microalgas (Reynolds 1988, Fonseca & Ganade 2001). No presente estudo as algas foram classificadas em grupos funcionais baseados nas estratégias adaptativas de formas de vida, classes de tamanho e formas de aderência ao substrato. A classificação das algas em função das estratégias adaptativas permitiu uma visão mais ampla da fisionomia da comunidade perifítica nos diferentes substratos.

Em termos de estratégias adaptativas, a estrutura da comunidade de algas perifíticas foi caracterizada pela dominância de formas cocóides e microperifíticas em todos os substratos e em todas as estações do ano, exceto no caule que apresentou dominância de mesoperifíton na primavera. Apesar da ampla dominância de cocóides, as demais formas de vida apresentaram diferenças significativas entre o substrato natural e o artificial. As algas filamentosas apresentaram maior participação no substrato artificial, em especial no verão. Uma estratégia adaptativa desta forma de vida é sua eficiência no transporte de nutrientes, principalmente fósforo (Cattaneo 1987, Horner *et al.* 1990). Tal estratégia pode ter contribuído para o sucesso do grupo em substrato inerte em um reservatório com alta limitação por P. Outro aspecto foi o elevado biovolume de filamentosas no verão, quando o perifíton foi caracterizado como menos heterótrofo pelo Índice Autotrófico (ver capítulo 1). Conforme Jones *et al.* (2000), a ausência de organismos pastadores acarretou a maior abundância de formas filamentosas.

Quanto à forma de aderência ao substrato, as algas frouxamente aderidas foram dominantes em todos os substratos e estações do ano. Burkholder (1996) afirmou que as algas estão estrategicamente posicionadas na matriz perifítica, de modo a utilizar eficientemente os recursos nutricionais disponíveis a partir do substrato e da coluna d'água. A elevada participação das algas frouxamente aderidas no perifíton sobre substrato artificial foi relatada em outros trabalhos desenvolvidos na atual área de estudo, particularmente as flageladas (Vercellino & Bicudo 2006, Fermino 2006, Ferragut & Bicudo 2012). Presentemente, as formas flageladas também apresentaram

maior biovolume nos substratos naturais, principalmente no caule (exceto no verão). Portanto, as condições limnológicas no interior dos bancos de *U. foliosa* favoreceram as algas sem qualquer estrutura de fixação ao substrato, independentemente do tipo de substrato. Claramente, as formas de aderência das algas perifíticas mudaram em escala sazonal, mas não caracterizaram os diferentes substratos.

Visivelmente, as classes algais do perifíton variaram sazonalmente com as condições limnológicas no interior dos bancos de *U. foliosa*. Em todos os substratos, a maior participação de diatomáceas ocorreu no outono, enquanto no inverno houve co-abundância de zignemafíceas e diatomáceas e na primavera e no verão dominância de zignemafíceas. Embora a sazonalidade tenha sido um fator determinante da estrutura de classes algais, as clorofíceas apresentaram diferença significativa entre os substratos no período seco (outono e inverno). A participação das clorofíceas foi maior no substrato natural do que no artificial. As clorofíceas requerem boa disponibilidade de nutrientes para atingir uma taxa ótima de crescimento (Happey-Wood 1988), como já relatado para o perifíton em região tropical (ex. Vercellino & Bicudo 2006, Ferragut & Bicudo 2012). Diferenças significativas foram observadas no biovolume das diatomáceas, as quais apresentaram sucesso também nos substratos naturais. No substrato natural as condições micro-ambientais favoreceram o maior sucesso das diatomáceas. Alguns estudos apontam a excreção de sílica pela macrófita como uma vantagem para o maior desenvolvimento das diatomáceas em macrófitas (Wetzel 1996). Apesar de algumas diferenças significativas, as classes algais estiveram muito mais associadas à variação sazonal das condições ambientais do que, especificamente, ao tipo de substrato.

Diferentemente dos grupos funcionais e das classes algais, a estrutura específica da comunidade perifítica foi, conjuntamente, mais sensível às mudanças sazonais e ao tipo de substrato. Em outras palavras, as espécies mudaram em escala sazonal e as descritoras foram específicas para cada tipo de substrato, principalmente entre o artificial e o natural. A avaliação da composição de espécies pela análise multivariada de ordenação e de agrupamento, bem como das espécies descritoras, mostrou que a estrutura específica foi sensível ao tipo de substrato. Inúmeros estudos mostraram que as espécies respondem a uma fina escala de alterações nas condições ambientais, as quais podem ser químicas (Ferragut & Bicudo 2009) ou físicas (Murdock & Dodds 2007).

Considerando a escala sazonal, o perifíton sobre substrato artificial apresentou a zignemafícea *Spirogyra* spp. e a diatomácea *Eunotia sudetica* Müller como descritoras específicas. Apesar das duas espécies apresentarem estratégias adaptativas para garantir o sucesso em substrato inerte, apenas a *Spirogyra* spp. foi altamente correlacionada com o substrato artificial pela ACoP. *Spirogyra*

spp. é uma alga filamentosa que cresce formando emaranhado e tem a capacidade de funcionar como antena para adquirir luz, deslocar nutrientes entre as células e, ainda, ocupar grandes espaços no substrato (Cattaneo 1987, Horner *et al.* 1990, Coesel 1982). Em região tropical, *E. sudetica* é comumente encontrada no perifíton de substrato artificial formando grandes filamentos de células agregadas em cadeias (Felisberto & Rodrigues 2010). *E. sudetica* é considerada uma colonizadora rápida (Bicudo *et al.* 1995) e, geralmente, encontra-se associada a meios de boa disponibilidade de nutrientes (Ferragut & Bicudo 2012).

Três espécies foram descritoras da comunidade somente no substrato natural (caule e folha), *Stauroneis phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg (inverno), *Closterium diana* Ehrenberg *ex* Ralfs e *Scenedesmus westii* (Smith) Chodat (verão), porém, apenas a última esteve altamente correlacionada com os escores dos substratos naturais na ACoP. A diatomácea *S. phoenicenteron* possui um eficiente sistema de rafe para deslocamento, o que permite se movimentar no interior da matriz perifítica, assimilando recursos (Barsanti & Gualtieri 2006). A desmídia *C. diana* secreta, por sua vez, muita mucilagem, a qual serve de proteção contra a herbivoria e adaptação às condições de baixa luminosidade (Brook & Williamson 1988). Os substratos naturais sustentaram elevado biovolume de alguns táxons que estão normalmente associados à degradação de matéria orgânica como, por exemplo, *Eunotia bilunaris* (Ehrenberg) Schaarschmidt e *S. phoenicenteron* (Moro & Fürstenberg 1997). Conforme descrito em Thomaz & Bini (2003), o caule submerso e as raízes das macrófitas aquáticas retêm considerável quantidade de material particulado, o qual favorece o desenvolvimento do perifíton. O gênero *Scenedesmus* é comumente encontrado como descritor dos estádios avançados da sucessão, onde se registra elevada quantidade de matéria orgânica (Borduqui & Ferragut 2012, Ferragut & Bicudo 2012)

O perifíton desenvolvido no caule da *Utricularia foliosa* apresentou elevada participação de *Chlamydomonas planctogloea* Skuja (outono), *Euastrum abruptum* Nordstedt (inverno), *Geitlerinema unigranulatum* (Singh) Komárek & Azevedo (primavera) e *Navicula cryptotenella* Lange-Bertalot (verão). Com exceção de *G. unigranulatum*, as demais espécies apresentaram alta correlação com os escores dos substratos naturais pela ACoP. A diatomácea *N. cryptotenella* foi descritora da comunidade perifítica em *Nymphaea* spp. no período seco (Pellegrini & Ferragut *no prelo*), sendo associada à maior disponibilidade de nutrientes.

Na folha modificada da *Utricularia foliosa*, foram consideradas descritoras do perifíton *Chlamydomonas epibiotica* Ettl (outono-inverno), *Cosmarium botrytis* Meneghini *ex* Ralfs (inverno-primavera) e *Pseudanabaena galeata* Böcher (verão). Com exceção da *P. galeata*, as demais

espécies apresentaram alta correlação com os escores dos substratos naturais da ACoP. *C. epibiotica* é uma espécie comumente encontrada no perifíton da área de estudo associada à alta disponibilidade de N e P (Fermino *et al.* 2011, Ferragut & Bicudo 2012). Quanto à *P. galeata*, esta espécie possui amplo espectro de ocorrência nos reservatórios da área de estudo, estando presente em ambientes desde oligotróficos (Vercellino & Bicudo 2006) até hipertróficos (Ferrari 2010, Borduqui & Ferragut 2012).

Cinco espécies descritoras do perifíton apresentaram evidente variação sazonal, porém, não evidenciaram clara associação com o tipo de substrato. Foram elas: *Eunotia bilunaris* (Ehrenberg) Schaarschmidt (inverno-primavera), *Pleurotaenium simplicissimum* Grönblad (primavera), *Frustulia crassinervia* (Brébisson) Lange-Bertalot & Krammer, *Closterium navicula* (Brébisson) Lütkemüller e *Cosmarium margaritatum* (Lundell) Roy & Bisset (verão). Com exceção de *E. bilunaris* que apresentou baixa correlação com o eixo 1, as demais espécies foram altamente correlacionadas ao eixo 2 da ACoP, o qual representou a sazonalidade. *E. bilunaris* foi relatada como descritora do perifíton em reservatório oligotrófico (Vercellino & Bicudo 2006) associada ao enriquecimento combinado por N e P (Ferragut & Bicudo 2012). Segundo van Dam *et al.* (1994), *E. bilunaris* tolera elevada concentração de nitrogênio, como ocorre no Lago das Ninféias (ver Capítulo 1). Outra descritora não associada ao tipo de substrato foi *F. crassinervia*, que já havia sido documentada como descritora do perifíton em reservatório hipertrófico (Borduqui & Ferragut 2008, Ferrari 2010) e mesotrófico (Pellegrini & Ferragut *no prelo*). Para Ferrari (2010), *F. crassinervia* apresenta, possivelmente, maior amplitude ecológica do que a registrada até o momento, pois a espécie possui ampla distribuição geográfica e ocorrência no perifíton e no fitoplâncton. Na primavera, a zignemafícea *P. simplicissimum* apresentou alto biovolume em todos os substratos. O gênero *Pleurotaenium* é considerado cosmopolita (Wehr & Sheath 2003) e, geralmente, encontrado em lagos e reservatórios oligotróficos ácidos; ademais, suporta bem as variações de condutividade (Coesel 1982). Além disso, os indivíduos representantes desse gênero aderem-se ao substrato através da produção de mucilagem (Domozych *et al.* 2007), garantindo uma eficiente colonização.

O conjunto de espécies disponível no interior do banco de *Utricularia foliosa* foi o mesmo para a colonização de todos os substratos, mas a similaridade foi pequena entre as comunidades nos substratos natural e artificial. Além do mais, a composição de espécies sobre a folha modificada e o caule foi mais similar no outono e verão e menos similar no inverno e na primavera. Estes resultados mostraram a existência de diferentes condições microambientais entre o substrato artificial e o caule e a folha modificada. Visivelmente, o tipo de substrato afetou as condições da matriz perifítica, oferecendo condições diferentes para o desenvolvimento das comunidades. A matriz perifítica

funciona como um microecossistema (Bosserman 1983, Wetzel 1993). Vale destacar que os organismos que co-habitam um determinado espaço comportam-se de maneiras diferentes dependendo dos recursos disponíveis e afetam, fortemente, as respostas de outros membros da comunidade (Stevenson 1997, Townsend *et al.* 2010). Os resultados presentemente encontrados retomam a discussão dos ficólogos sobre a representatividade do substrato artificial. Lane *et al.* (2003) evidenciaram alta similaridade entre a comunidade natural de diatomáceas e a desenvolvida sobre vidro e argila em lagos de região temperada. Contrapondo, outros estudos relataram a ineficiência do substrato artificial em representar a comunidade natural de diatomáceas (ex. Barbiero 2000). Em ecossistemas lóticos, Townsend & Gell (2005) mostraram que as assembléias de diatomáceas desenvolvidas no epilítton e no epidendron foram mais similares, enquanto que as assembléias de macroalgas e macrófitas foram altamente variáveis. Apesar da pouca representatividade do substrato, Barbiero (2000) afirmou que a replicabilidade das informações foi muito elevada sendo, por isso, útil em estudos de monitoramento. Em região tropical, Rodrigues & Bicudo (2001) mostraram que o tipo de substrato apresentou menor influência sobre a composição de espécies do perifítton quando comparado ao tipo de ambiente e nível hidrológico. Com base na literatura e nos resultados da presente pesquisa, acredita-se que a estrutura em nível de espécies sobre *U. foliosa* pode não ser boa indicadora das condições ambientais, pois, apesar de responderem as variações sazonais, também responderam ao tipo de substrato, dificultando o acesso à informação ambiental.

Em conclusão, os resultados mostraram que os índices biológicos, os grupos funcionais e a estrutura de classes foram atributos estruturais da comunidade de algas perifíticas menos sensíveis ao efeito do substrato. Em contraposição, a estrutura em nível de espécie respondeu de forma mais clara ao tipo de substrato, ou seja, respondeu em nível de microescala. Finalmente, a estrutura da comunidade de algas perifíticas nos diferentes substratos foi determinada pela escala sazonal de variação das condições limnológicas no interior dos bancos de *Utricularia foliosa*. Contudo, as condições físicas e químicas microambientais de cada tipo de substrato foram determinantes para a composição de espécies e de espécies descritoras da comunidade. Estudos apontam para existência de interação mutualística entre *Utricularia* e os pastadores do perifítton, onde a macrófita pode ter sua qualidade nutricional melhorada (Jones *et al.* 1999, Diaz-Olarte *et al.* 2007, Sirová *et al.* 2009). De fato, *U. foliosa* é um hábitat com condições bastante favoráveis para o desenvolvimento do perifítton, reforçando a hipótese de que o perifítton possa ser utilizado para atrair presas (Jones *et al.* 1999). Considerando a dinâmica das comunidades algais em região tropical, sugere-se que mais estudos

devam ser realizados para identificar e avaliar os fatores direcionadores na estruturação da comunidade de algas perifíticas em substrato natural.

5. Referências Bibliográficas

APHA - American Public Health Association. 1995. Standard methods for the examination of water and waste water. 17 ed. American Public Health Association, Washington.

Andersen, J.M. 1976. An ignition method for determination of total phosphorus in lake sediments. *Water Research* 10: 329-331.

Araújo, A. 2005. Diversidade específica e de habitat dos *Cosmarium* de parede lisa (Zygnemaphyceae) do Estado de São Paulo. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

Azevedo, M.T.P., Nogueira, N.M.C. & Sant'Anna, C.L. 1996. Criptógamas do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. *Algas*, 8: Cyanophyceae. *Hoehnea* 23: 1-38.

Barbiero, R.P. 2000. A multi-lake comparison of epilithic diatom communities on natural and artificial substrates. *Hydrobiologia* 438: 157–170.

Barsanti, L. & Gualtieri, P. 2006. *Algae Anatomy, Biochemistry, and Biotechnology*. CRC Press, Florida.

Battarbee, R.W. 2006. Diatoms analysis. *In*: B.E Berglund (ed.). *Handbook of Holocene Palaeohydrology*. John Wiley & Sons, New York. pp. 527-570.

Bergey, E.A. 1999. Crevices as refugia for stream diatoms: Effect of crevice on abraded substrates. *Limnology and Oceanography* 44: 1522-1524.

Bicudo, D.C. 1984. Algas epífitas (exceto diatomáceas) do Lago das Ninféias, São Paulo: levantamento e aspectos ecológicos. Tese de Doutorado, Rio Claro.

Bicudo, D.C. 1990. Considerações sobre metodologias de contagem de algas do perifíton. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3: 459 - 475.

Bicudo, D.C., Necchi Júnior, O. & Chamixaes, C.B.C.B. 1995. Periphyton studies in Brazil: present status and perspectives. *In* J.G. Tundisi, C.E.M. Bicudo & T. Matsumura-Tundisi (eds.). *Limnology in Brazil*. Academia Brasileira de Ciências e Sociedade Brasileira de Limnologia, Rio de Janeiro, pp. 37-58.

Bicudo, D.C. 1996. Algas epífitas do Lago das Ninféias, São Paulo, Brasil, 4: Chlorophyceae, Oedogoniophyceae e Zygnemaphyceae. *Revista Brasileira de Biologia* 56: 345-374.

Bicudo, C.E.M., Sormus, L. & Schetty, S.P. 1998. Criptógamas do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. Algas,11: Zygnemaphyceae (Desmidiaceae, 1: *Haplotaenium*, *Pleurotaenium*, *Tetmemorus* e *Triploceras*). Hoehnea 25: 33-43.

Bicudo, C.E.M., Sormus, L. & Schetty, S.P. 1999. Criptógamas do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. Algas,12: Zygnemaphyceae (Desmidiaceae, 2: *Desmidium*, *Groenbladia*, *Hyalotheca*, *Spondylosium* e *Teilingia*). Hoehnea 26: 75-85.

Bicudo, C.E.M., Carmo, C.F., Bicudo, D.C., Henry, R., Piao, A.C.S., Santos, C.M. & Lopes, M.R.M. 2002. Morfologia e morfometria de três reservatórios do PEFL. In: D.C. Bicudo, M.C.Forti, & C.E.M. Bicudo (eds.). Parque Estadual das Fontes do Ipiranga: unidade de conservação ameaçada pela urbanização de São Paulo. Editora Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, pp. 141-158.

Bicudo, C.E.M., Bicudo, D.C., Ferragut, C., Lopes, M.R.M. & Pires, P.R. 2003. Criptógamas do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. Algas,17: Chrysophyceae. Hoehnea 30: 127-153.

Bicudo, D.C., Oliveira, A.M., Ferragut, C. & Bicudo, C.E.M. 2004. Criptógamas do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. Algas, 19: Eustigmatophyceae. Hoehnea 31: 97-101.

Borchardt, M.A. 1996. Nutrients. In: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.). Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems. Academic Press, San Diego, pp. 184-227.

Borduqui, M., Ferragut, C., & Bicudo, C.E.M. 2008. Chemical composition and taxonomic structure vertical and seasonal variation of periphyton community in a shallow hypereutrophic reservoir (Garças Reservoir, São Paulo, Brazil). Acta Limnologica Brasiliensia, 20: 381-392.

Borduqui, M. 2011. Avaliação sucessional da estrutura e estado nutricional da comunidade perifítica e sua inter-relação com o fitoplâncton, em pontos de entrada de água de nascente e efluente doméstico, em reservatório hipereutrófico. Dissertação de Mestrado. Instituto de Botânica, São Paulo.

Borduqui, M. & Ferragut, C. 2012. Factors determining periphytic algae succession in a tropical hypereutrophic reservoir. Hydrobiologia 683:109–122.

Bosserman, R.W. 1983. Elemental composition of *Utricularia*-periphyton ecosystems from Okefenokee Swamp. Ecology 64: 1637-1645.

Brook, J.A. & Williamson, D.B. 1988. The Survival of Desmids on the Drying Mud of a Small Lake. *In*: F.E. Round (ed.). *Algae and the Aquatic Environment*. Biopress, Bristol, pp.185-196.

Burkholder, J.M. & Wetzel, R.G. 1990. Epiphytic alkaline phosphatase on natural and artificial plants in an oligotrophic lake: Re-evaluation of the role of macrophytes as a phosphorus source for epiphytes. *Limnology and Oceanography* 35: 736-747.

Burkholder, J. M. 1996. Interactions of benthic algae with their substrata. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.) *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego. pp. 253-297.

Cattaneo, A. & Kalff, J. 1979. Primary production of algae growing on natural and artificial aquatic plants: A study of interactions between epiphytes and their substrate. *Limnology and Oceanography* 24: 1031-1037.

Cattaneo, A. 1987. Periphyton in lakes of different trophic. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science*. 44: 296–303.

Cattaneo, A. & Amireault, M.C. 1992. How artificial are artificial substrate for periphyton? *Journal of North American Benthological Society* 11: 244-256.

Cattaneo, A., Galanti, G., Gentinetta, S. & Romo, S. 1998. Epiphytic algae and macroinvertebrates on submerged and floating-leaved macrophytes in an Italian lake. *Freshwater Biology* 39: 725-740.

Coesel, P.F.M. 1982 Structural characteristics and adaptations of desmids communities. *Journal of Ecology*, 70: 163-177.

Collins, S.L., Micheli, F. & Hartt, L. 2000. A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. *Oikos* 91: 285-293.

DeNicola, D.M. 1996. Periphyton responses to temperature at different ecological levels. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, & R.L. Lowe (eds.). *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego. pp. 149-181

Díaz-Olarte, J., Valoyes-Valois, V., Guisande, C., Torres, N.N., González-Bermúdez, A., Sanabria-Aranda, L., Hernández, A.M.M., Duque, S.R., Marciales, L.J. & Nuñez-Avellaneda, M. 2007. Periphyton and phytoplankton associated with the tropical carnivorous plant *Utricularia foliosa*. *Aquatic Botany* 87: 285-291.

Dodds, W.K. 2003. The role of periphyton in phosphorus retention in shallow freshwater aquatic systems. *Journal of Phycology* 39: 840-849.

Domozych, D.S., Elliott, L., Kiemle, S.N & Gretz, M.R. 2007. *Pleurotaenium trabecula*, a desmid of wetland biofilms: the extracellular matrix and adhesion mechanisms. *Journal of Phycology* 43: 1022–1038.

Ehard, D. & Gross, E.M. 2006. Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. *Aquatic Botany* 85: 203-211.

Eminson, D.F. & Moss, B. 1980. The composition and ecology of periphyton communities in freshwater. *British Phycology Journal* 15: 429-446.

Engle, D.L. & Melack, J.M. 1993. Consequences of riverine flooding for seston and periphyton of floating meadows in an Amazon floodplain lake. *Limnology and Oceanography* 38: 1500-1520.

Esteves, F.A. 1998. *Fundamentos de Limnologia*. 2ªed. Editora Interciência, Rio de Janeiro.

Felisberto, S.A & Rodrigues, L. 2005. Influência do gradiente longitudinal (rio-barragem) na similaridade das comunidades de desmídias perifíticas. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 241-254.

Felisberto, S.A & Rodrigues, L. 2010. Periphytic algal community in artificial and natural substratum in a tributary of the Rosana reservoir (Corvo Stream, Paraná State, Brazil). *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 32: 373-385.

Fermino, F.S. 2006. Avaliação sazonal dos efeitos do enriquecimento por N e P sobre o perifíton em represa tropical rasa mesotrófica (Lago das Ninféias, São Paulo). Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

Fermino, F.S., Bicudo, C.E.M & Bicudo, D.C. 2011. Seasonal influence of nitrogen and phosphorus enrichment on the floristic composition of the algal periphytic community in a shallow tropical, mesotrophic reservoir (São Paulo, Brazil). *Oecologia Australis* 15: 476-493.

Fernandes, V.O. 1993. Estudos sucessionais da comunidade perifítica em folhas de *Typha domiguensis* Pers. relacionado as variáveis limnológicas na lagoa de Jacarepaguá, RJ. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.

Ferragut, C. 1999. Efeito do enriquecimento por N e P sobre a colonização e sucessão da comunidade de algas perifíticas: biomanipulação em reservatório oligotrófico em São Paulo. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

Ferragut, C., Lopes, M.R.M., Bicudo, D.C., Bicudo, C.E.M. & Vercellino, I.S. 2005. Ficoflórula perifítica e planctônica (exceto Bacillariophyceae) de um reservatório oligotrófico raso (Lago do IAG, São Paulo). *Hoehnea* 32: 137-184.

Ferragut, C. & Bicudo, D.C. 2009. Efeito de diferentes níveis de enriquecimento por fósforo sobre a estrutura da comunidade perifítica em represa oligotrófica tropical (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Botânica*, 32: 571-585.

Ferragut, C. Rodello, A.F. & Bicudo, C.E.M. 2011. Seasonal variability of periphyton nutrient status and biomass on artificial and natural substrates in a tropical mesotrophic reservoir. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 397-409.

Ferragut, C. & Bicudo, D.C. 2012. Effect of N and P enrichment on periphytic algal community succession in a tropical oligotrophic reservoir. *Limnology* 13:131–141.

Ferrari, F. 2010. Estrutura e dinâmica da comunidade de algas planctônicas e perifíticas (com ênfase nas diatomáceas) em reservatórios oligotrófico e hipertrófico (Parque Estadual Das Fontes do Ipiranga, São Paulo). Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

Fonseca, C.R. & Ganade, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89: 118-125.

Fonseca, B.M. & Bicudo, C.E.M. 2011. Phytoplankton seasonal and vertical variations in a tropical shallow reservoir with abundant macrophytes (Ninféias Pond, Brazil). *Hydrobiologia* 665: 229–245.

França, R.C.S., Lopes, M.R.M. & Ferragut, C. 2009. Temporal variation of biomass and status nutrient of periphyton in shallow Amazonian Lake (RioBranco, Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia* 21: 175–183.

França, R.C.S., Lopes, M.R.M. & Ferragut, C. 2011. Structural and successional variability of periphytic algal community in a Amazonian lake during the dry and rainy season (Rio Branco, Acre). *Acta Amazonica* 41: 257-266.

Gaiser, E.E., Scintoa, L.J., Richardsb, J.H., Jayachandrana, K., Childersa, D.L., Trexlerb, J.C. & Jones, R.D. 2004. Phosphorus in periphyton mats provides the best metric for detecting low-level P enrichment in an oligotrophic wetland. *Water Research* 38: 507-516.

Godinho, L.R., González, A.A.C & Bicudo, C.E.M. 2010. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. *Algas*, 30: Chlorophyceae (família Scenedesmaceae). *Hoehnea* 37: 513-553.

- Goldsborough, L.G. & Robinson, G.G.C.** 1996. Pattern in wetlands. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.). *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp. 77–117.
- Golterman, H.L. & Clymo, R.S.** 1971. *Methods for chemical analysis of freshwaters*. Blackwell Scientific Publications, International Biological Program, Oxford.
- Golterman, H.L., Clymo, R.S. & Ohmstad, M.A.M.** 1978. *Methods for physical and chemical analysis of freshwaters*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Gough, S.B & Wolkerling, W. J.** 1976. Aufwuchs and plankton communities of selected soft water lakes, hard water lakes and calcareous spring ponds. *Hydrobiologia* 39: 3-25.
- Graham, L.E. & Wilcox, L.W.** 2000. *Algae*. Prentice Hall, New Jersey.
- Gross, E.M., Feldbaum, C. & Graf, A.** 2003. Epiphyte biomass and elemental composition on submersed macrophytes in shallow eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 506–509: 559–565.
- Guariento, R.D., Caliman, A., Esteves, F.A., Enrich-Prast, A., Bozelli, R.L. & Farjalla, V.F.** 2007. Substrate-mediated direct and indirect effects on periphytic biomass and nutrient content in a tropical coastal lagoon, Rio de Janeiro, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 19: 331-340.
- Guariento, R.D., Caliman, R., Esteves, F.A., Bozelli, R.L., Enrich-Prast, A. & Farjalla, R.F.** 2009. Substrate influence and temporal changes on periphytic biomass accrual and metabolism in a tropical humic lagoon. *Limnologia* 39: 209-218.
- Guisande, C., Aranguren, N., Andrade-Sossa, C., Prat, N., Granado-Lorencio, C., Barrios, M.L., Bolivar, A., Núñez-Avellaneda, M. & Duque, S.R.** 2004. Relative balance of the cost and benefit associated with carnivory in the tropical *Utricularia foliosa*. *Aquatic Botany* 80: 271–282.
- Guisande, C., Granado-Lorencio, C., Andrade-Sossa, C. & Duque, S.R.** 2007. Bladderworts. *Functional Plant Science and Biotechnology* 1: 58-68.
- Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D.** 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9.
- Happay-Wood, C.M.** 1988. Ecology of freshwater planktonic green algae. *In*: C.D. Sandgren (ed.). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.

Havens, K.E., East, T.L., Rodusky, A.J. & Sharfstein, B. 1999. Littoral periphyton responses to nitrogen and phosphorus: an experimental study in a subtropical lake. *Aquatic Botany* 63: 267-290.

Hill, B.H., Herlhy, A.T., Kaufmann, P.R, Stevenson, R.J., McCormick, F.H. & Johnson, C.B. 2000. Use of periphyton assemblage data as an index of biotic integrity. *Journal of North American Benthological Society* 19: 50-67.

Hillebrand, H., Durselen, C.D., Kirschtel, D., Pollinger, U. & Zohary, T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-424.

Hillebrand, H. & Sommer, V. 2000. Diversity of benthic in microalgae in response to colonization time an eutrophication. *Aquatic Botany* 67: 221-223.

Horner, R.R., Welch, E.B., Seeley, M.R. & Jacob, J.M. 1990. Responses of periphyton changes in current velocity, suspended sedimentation and concentration phosphorus. *Freshwater Biology* 24: 215-232.

Hwang, S.J., Havens, K.E., Steinman, A.D. 1998. Phosphorus kinetics of planktonic and benthic assemblages in a shallow subtropical lake. *Freshwater Biology* 40: 729-745.

Infoclima-INMET. 2010. Boletim de prognóstico climático. ProgClima. www.cptec.inpe.br (acesso em Jan.2012).

Joly, A.B. 1985. *Botânica introdução à taxonomia vegetal*. 7ed. Companhia Editora Nacional, São Paulo.

Jones, J.I., Young, J.O., Haynes, G.M., Moss, B., Eaton, J.W. & Hardwick, K.J. 1999. Do submerged aquatic plants influence their periphyton to enhance the growth and reproduction of invertebrate mutualists? *Oecologia* 120: 463–474.

Jones, J.I., Moss, B., Eaton, J.W., Young, J.O. 2000. Do submerged aquatic plants influence periphyton community composition for the benefit of invertebrate mutualists? *Freshwater Biology* 43: 591-604.

Jones, J.I., Young, J.O. Eaton, J.W. & Moss, B. 2002. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton. *Journal of Ecology* 90: 12-24.

Kahlert, M. 1998. C:N:P ratios of freshwater benthic algae. *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband. Advances in Limnology* 51: 105-114.

Kahlert, M. & Pettersson, K. 2002. The impact of substrate and lake trophic status on the biomass and nutrient status of benthic algae. *Hydrobiologia* 489: 161-169.

Kibriya, S. & Jones, J.I. (2007) Nutrient availability and the carnivorous habit in *Utricularia vulgaris*. *Freshwater Biology* 52: 500-509.

Kiss, M.K., Lakatos, G., Borics, G., Gido, Z. & Deak, C. 2003. Littoral macrophyte-periphyton complexes in two Hungarian shallow waters. *Hydrobiologia* 506-509: 541-548.

Kralj, K., Moraj, A.P., Gligora, M., Habdija, B.P. & Sipos, L. 2006. Structure of periphytic community on artificial substrata: influence of depth, slide orientation and colonization time in karstic Lake Visovacko, Croatia. *Hydrobiologia* 560: 249-258.

Lalonde, S. & Downing, J.A. 1991. Epiphyton biomass is related to lake trophic status, depth, and macrophyte architecture. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 2285-91.

Lane, C.M., Taffs, K.H. & Corfield, J.L. 2003. A comparison of diatom community structure on natural and artificial substrata. *Hydrobiologia* 493: 65-79

Liboriussen, L. & Jeppesen, E. 2006. Structure, biomass, production and depth distribution of periphyton on artificial substratum in shallow lakes with contrasting nutrient concentrations. *Freshwater Biology* 51: 95-109.

Lobo, E. & Leighton, G. 1986. Estructuras de las fitocenosis planctónicas de los sistemas de desembocaduras de rios y esteros de la zona central de Chile. *Revista de Biología Marina*. 22: 143-170.

Lock, M.A., Wallace, R.R., Costerton, J.W., Ventullo, R.M. & Charlton, S.E. 1984. River epilithon: toward a structural - functional model. *Oikos* 42: 10-12.

Lowe, R. L. & Pan, Y. 1996. Benthic algal communities as biological monitors. In: Stevenson, R. J.; Bothwell, M. L. & Lowe, R. L. (eds.). *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. San Diego: Academic Press, p. 705-739.

Lund, J.W.G., Kipling, C. & Le-Cren, E.D. 1958. The inverted microscope method of estimating algal number and the statistical basis of estimating by counting. *Hydrobiologia* 11: 143-170.

Mackereth, F.J.H., Heron, J. & Talling, J.F. 1978. *Water analysis: some revised methods for limnologists*. Titus Wilson and Son Ltda, Kendall.

Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd, Oxford.

Marker, A.F.H., Nusch, E.A., Rai, H. & Riemann, B. 1980. The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standartization of methods: conclusions and recommendations. *Archiv für Hydrobiologie* 14: 91-106.

Martins, F.C.O & Fernandes, V.O. 2007. Estrutura da comunidade de algas perifíticas em substrato natural da lagoa da Universidade Federal do Espírito Santo, Brasil. *Neotropical Biology and Conservation* 2: 11-20.

Martins, F. C. O. & Fernandes, V. O. 2011. Biomassa e composição elementar (C, N e P) da comunidade perifítica no alto Rio Santa Maria da Vitória, Espírito Santo, Brasil. *Brazilian Journal of Aquatic Scientific and Technology* 15: 11-18.

Manjarrés-Hernández, A., Guisande, C., Torres, N.N., Valoyes-Valois, V., González-Bermúdez, A., Díaz-Olarte, J., Sanabria-Aranda, L. & Duque, S.R. 2006. Temporal and spatial change of the investment in carnivory of the tropical *Utricularia foliosa*. *Aquatic Botany* 85: 212–218.

McCormick, P. V. & Stevenson, R. J. 1998. Periphyton as a tool for ecological assessment and management in the Florida Everglades. *Journal of Phycology* 34: 726-733.

McCormick, P.V., O'Dell, M.B., Shuford III, R.B.E., Backus, J.G. & Kennedy, W.C. 2001. Periphyton responses to experimental phosphorus enrichment in a subtropical wetland. *Aquatic Botany* 71: 119-139.

McCune, B. & Mefford, M.J. 2011. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data.

Moeller, R.E., Burkholder, J.M. & Wetzel, R. G. 1988. Significance of sedimentary phosphorus to a rooted submersed macrophyte (*Najas flexilis*) and its algal epiphytes. *Aquatic Botany* 32: 261-281.

Moraes, A.T.JR. 1993. Colonização de algas perifíticas em *Eleocharis interstincta* (Vahl.) R. et. Sch. Dissertação de Mestrado, Recife.

Moro, RS. & Fürstenberg, CB. 1997. Catálogo dos principais parâmetros ecológicos de diatomáceas não-marinhas. Ed. UEPG, Ponta Grossa.

Moschini-Carlos, V., Pompêo, M.L.M. & Henry, R. 1998. Temporal variation in C, N and P of the temporal aquatic macrophyte *Echinocloa polystachya* (H.B.K.) Mitch. in Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brazil). *Japanese Journal of Limnology* 59: 281-294.

Moschini-Carlos, V., Henry, R. & Pompêo M.L.M. 2000. Seasonal variation of biomass and productivity of the periphytic community on artificial substrata in the Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brazil). *Hydrobiologia* 434: 35-40.

Murakami, E.A. & Rodrigues, L. 2009. Resposta das algas perifíticas às alterações de temperatura e ao enriquecimento artificial de nutrientes em curto período de tempo. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 31: 273-284 .

Murdock, J.N. & Dodds, W.K. 2007. Linking benthic algal to stream substratum topography. *Journal of Phycology* 43: 449-460.

O'Farrel, I., Pinto, P.T., Rodríguez, P.L., Chaparro, G. & Pizarro, H.N. 2009. Experimental evidence of the dynamic effect of free-floating plants on phytoplankton ecology. *Freshwater Biology* 54: 363-375.

Oliveira, D.E, Ferragut, C. & Bicudo, D.C. 2010. Relationships between environmental factors, periphyton biomass and nutrient content in Garças Reservoir, a hypereutrophic tropical reservoir in southeastern Brazil. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 15: 129-137.

Pakulski, J.D. 1992. Foliar release of soluble reactive phosphorus from *Spartina alterniflora* in a Georgia (USA) salt marsh. *Marine Ecology Progress Series* 90: 53-60.

Pan, Y., Stevenson, R. J., Vaithyanathan, P., Slate, J. & Richardson, C. J. 2000. Changes in algal assemblages along observed and experimental phosphorus gradients in a subtropical wetland, USA. *Freshwater Biology* 44: 339-353.

Panitz, C.M.N. 1980. Estudo comparativo do perifíton em diferentes substratos artificiais na Represa do Lobo ("Broa"), São Carlos, SP. Dissertação de Mestrado, São Carlos.

Pellegrini, B.G. & Ferragut, C. Prelo. Variação sazonal e sucessional da comunidade de algas perifíticas em substrato natural em um reservatório mesotrófico tropical. *Revista Brasileira de Botânica*.

Pompêo, M.L.M. & Moschini-Carlos, V. 1997. Produtividade primária da macrófita aquática submersa livre *Utricularia gibba* L. na Lagoa Dourada (Brotas, SP). *Acta Limnologica Brasiliensia* 9: 1-9.

Pompêo, M.L.M., Henry, R. & Moschini-Carlos, V. 1999. Chemical composition of tropical macrophyte *Echinochloa polystachya* (H.B.K.) Hitchcock in Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brazil). *Hydrobiologia* 411: 1-11.

Pompêo, M.L.M. & Moschini-Carlos, V. 2003. Macrófitas aquáticas e perifíton: aspectos ecológicos e metodológicos. Rima/Fapesp, São Carlos.

Pringle, C.M. 1990. Nutrient spatial heterogeneity: effects on community structure, physiognomy, and diversity of stream algae. *Ecology* 71: 905-920.

Reynolds, C.S. 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. *In*: C.D. Sandgreen (ed.). Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge.

Rodrigues, L. & Bicudo, D.C. 2001. Similarity among periphyton algal communities in a lentic-lotic gradient of the upper River floodplain, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 235-248.

Sartory, D.P. & Grobbelaar, J.U. 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia* 114: 177-187.

Sand-Jensen, K. & Borum, J. 1991. Interactions among phytoplankton periphyton and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany* 41: 137-175.

Schwarzbold, A. 1992. Efeitos do regime de inundação do Rio Mogi-Guaçu (SP) sobre a estrutura, diversidade, produção e estoque do perifíton da lagoa do Infernã. Tese de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.

Sieburth, J.M., Smetacek, V. & Lenx, J. 1978. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography* 23: 1256-1263.

Sirová, D., Borovec, J., Cerná, B., Rejmánková, E., Adamec, L. & Vrba, J. 2009. Microbial community development in the traps of aquatic *Utricularia* species. *Aquatic Botany* 90: 129-136.

Sládecková, A. & Sládecek, V. 1964. Periphyton as indicator of the reservoir water quality. I – True-periphyton. *Technology of water* 7: 507–561.

Sládecková, A. & Sládecek, V. 1977. Periphyton as indicator of the reservoir water quality. II – Pseudo-periphyton. *Archiv fur Hydrobiologie* 9: 176-191.

Soares, J.J. 1981. Estudos sobre biomassa e produtividade do perifíton em macrófitas na Represa do Lobo, São Carlos, SP. Tese de Doutorado, UFSCar, São Carlos.

Solorzano, L. 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology and Oceanography* 14: 799-801.

Søndergaard, M. & Moss, B. 1997. Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. *In*: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Cristoffersen (eds.). *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Ecological Studies. Springer Verlag, New York, pp. 99-114.

Søndergaard, M., Johansson, L.S., Lauridsen, T.L., Jørgensen, T.B., Liboriussen, L. & Jeppesen, E. 2010. Submerged macrophytes as indicators of the ecological quality of lakes. *Freshwater Biology* 55: 893–908.

Souza, M.L. & Ferragut, C. Em submissão. Influence of substratum surface roughness on the algae structure and nutrient status of the periphytic community in a shallow tropical reservoir. *Acta Limnologica Brasiliensia*.

Stelzer, R.S. & Lamberti, A. 2001. Effects of N: P ratio and total nutrient concentration on stream periphyton community structure, biomass, and elemental composition. *Limnology and Oceanography* 46: 356-367.

Steinman, A.D. 1996. Effects of grazers on benthic freshwater algae. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.). *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp. 342-373.

Stevenson, R.J. 1996. An introduction to algal ecology in freshwater benthic habits. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.). *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp. 3-30.

Stevenson, R.J. 1997. Scale-dependent determinants and consequences of benthic algal heterogeneity. *Journal of North American Benthological Society* 16: 248-262.

Strickland, J.D.H. & Parsons, T.R. 1960. A manual of seawater analysis. *Bulletin Fisheries Research Board of Canada* 125: 1-185.

Sormus, L. & Bicudo, C.E.M. 1994. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. Algas, 6: Zygnemaphyceae (Closteriaceae). *Hoehnea* 21: 75-92.

Sun, J. & Liu, D. 2003. Geometrics models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331-1346.

Taylor, P. 1991. *Utricularia* in North America North of Mexico. *Carnivorous Plant Newsletter* 20: 8-20.

Thomaz, S.M., Dibble, E.D., Evangelista, L.R., Higuti, J. & Bini, L.M. 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53: 358–367

Thomaz, S.M. & Bini, L.M. 2003. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Universidade Estadual de Maringá, Maringá.

Townsend, S.A. & Gell, P.A. 2005. The role of substrate type on benthic diatom assemblages in the Daly and Roper Rivers of the Australian wet/dry tropics. *Hydrobiologia* 548: 101-115.

Towsend, C.R, Begon, M & Harper, J.L. 2010. *Fundamentos em Ecologia*. Editora Artmed, São Paulo.

Tucci, A., Sant’Anna, C.L., Gentil, R.C. & Azevedo, M.T.P. 2006. Fitoplâncton do Lago das Garças, São Paulo, Brasil: um reservatório urbano eutrófico. *Hoehnea* 33:1-29.

Umbreit, W.W., Burris, R.H. & Stauffer, J.F. 1964. *Manometric methods applicable to the study of tissue metabolism*. Burgess Publishing Company, Minneapolis.

Utermohl, H. 1958. Zur Vervollkomnung der quantitative phytoplankton: metodik. *Internationale Vereinigung Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1-38.

Vadeboncoeur, Y. & Steinman. A.D. 2002. Periphyton Function in Lake Ecosystems. *The Scientific World Journal* 2: 1-20.

Vadeboncouer, Y., Kalf, J., Christoffersen K. & Jeppesen, E. 2006. Substratum as a driver of variation in periphyton chlorophyll and productivity in lakes. *Journal of American Benthological Society* 25: 379-392.

Valderrama, G.C. 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Marine Chemistry* 10: 109-112.

Van Dam, H., A. Mertens & Sinkeldam, J. 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal Aquatic Ecology* 28: 117-133.

Van-der-Hoek, C., Mann, D.G. & Jahns, H.M. 1997. *Algae: an introduction to phycology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Vander Zanden, M. J. & Vadeboncoeur, Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83: 2152-2161.

Vercellino, I.S. & Bicudo, D.C. 2006. Sucessão da comunidade de algas perifíticas em reservatório oligotrófico tropical (São Paulo, Brasil): Comparação entre período seco e chuvoso. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 363-377.

Xavier, M.B. 1994. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. *Algas*, 5: Euglenophyceae (Euglenaceae pigmentadas). *Hoehnea* 21: 47–73.

Walker, I. 2004. Trophic interactions within the in *Utricularia* habitat the reservoir of the Balbina hydroelectric power plant (Amazonas, Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia* 16: 183-191.

Wehr, J.D. & Sheath, R.G. 2003. *Freshwater algae of North America: ecology and classification*. Academic Press, San Diego.

Wetzel, R.G. 1983a. *Limnology*. 2 ed. Saunders College Publishing. San Diego

Wetzel, R.G. 1983b. Attached algal-substrata interations: fact or myth, and when and how? *In*: R.G. Wetzel (ed.). *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Dr. W. Junk Publishers, Hague, pp. 207-215.

Wetzel, R.G. 1993. *Limnologia*. Fundação Calouste Gulbenkian. Lisboa.

Wetzel, R.G. 1996. Benthic Algae and Nutrient Cycling in Lentic Freshwater Ecosystems. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L.Lowe (eds.). *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp. 641-667.

Wetzel, R.G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. 3ed. Academic Press. San Diego.

Wium-Andersen, S., Anthoni, U., Christophersen, C. & Houen, G. 1982. Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales). *Oikos* 39: 187–190.

6. Conclusão geral

Apesar do conhecimento sobre a comunidade perifítica ter avançado em níveis mundial e nacional, ainda existem muitas lacunas no seu conhecimento. É consenso mundial a importância do perifíton no funcionamento dos ecossistemas aquáticos rasos, contudo, o conhecimento sobre essa comunidade na região tropical ainda é muito fragmentado e o Brasil não constitui exceção. Neste sentido, o presente estudo contribuiu pioneiramente para o conhecimento da estrutura da comunidade perifítica sobre *Utricularia foliosa* em ambiente mesotrófico raso situado na região tropical, bem como da utilização do estado nutricional da referida comunidade para avaliar a influência da macrófita aquática para tal estado.

No presente estudo, o micro-hábitat *U. foliosa* favoreceu o aumento da biomassa e afetou o estado nutricional do perifíton, mas o grau de interferência do substrato dependeu das condições ambientais. Além disso, o estado nutricional da comunidade perifítica sobre *U. foliosa* não foi sensível às alterações da disponibilidade de nutrientes do meio. No entanto, o estado nutricional da comunidade perifítica sobre o substrato inerte esteve mais conectado à disponibilidade de nutrientes, particularmente de P do meio.

Em relação à variação sazonal da estrutura específica da comunidade perifítica sobre substratos natural e artificial, constatou-se que a diversidade, os grupos funcionais e as classes algais foram pouco sensíveis ao tipo de substrato. Contudo, estes atributos variaram sazonalmente, conforme as condições ambientais. Claramente, a estrutura específica e as espécies descritoras foram sensíveis ao tipo de substrato, sendo as condições microambientais de cada substrato determinantes na estruturação da composição de espécies.

De fato, as macrófitas aquáticas submersas aumentam a importância da comunidade perifítica sobre o funcionamento de reservatórios rasos. A macrófita aquática *U. foliosa* foi considerada um hábitat com condições bastante favoráveis para o desenvolvimento de perifíton, reforçando a hipótese de que o perifíton possa ser utilizado para atrair presas.

Considerando que a maioria dos ecossistemas aquáticos tropicais é rasa e que sustenta grandes bancos heterogêneos de macrófitas, fica evidente a importância do perifíton para o funcionamento dos ecossistemas tropicais. Desenvolver estudos que conheçam a influência das macrófitas sobre o perifíton permitirá entender a variação da biomassa nos ecossistemas aquáticos rasos e seu efeito sobre outros níveis tróficos. Também, auxiliará programas de recuperação de ambientes degradados, pois o complexo macrófita-perifíton é excelente sequestrador de nutrientes. Por fim, contribuirá para o conhecimento da biodiversidade de micro-organismos em ecossistemas tropicais e auxiliará com mais informações os programas de biomonitoramento.

Anexo

Táxons	Onat	Oart	Ofm	Inat	Iart	Ifm	Pnat	Part	Pfm	Vnat	Vart	Vfm
Bacillariophyceae												
<i>Achnantheidium microcephalum</i> Kützing	-	x	X	x	x	x	x	-	x	x	x	x
<i>Achnantheidium cf. catenatum</i> (Bily & Marvan) Lange-Bertalot	x	-	X	-	x	x	x	x	x	x	-	x
<i>Brachysira cf. vitrea</i> (Grunow) Ross	x	x	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Cocconeis cf. placentula</i> Ehrenberg	-	-	X	-	-	-	-	-	-	x	-	-
<i>Cymbopleura naviculiformes</i> (Auerswald ex Heiberg) K. Krammer	-	-	X	x	x	x	x	x	x	x	-	-
<i>Denticula</i> sp2	x	-	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Encyonema cf. mesianum</i> (Cholnoky) D.G. Mann	x	x	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehrenberg) Schaarschmidt	x	x	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Eunotia sudetica</i> O. F. Miller	-	x	X	x	x	-	x	x	-	-	x	-
<i>Eunotia flexuosa</i> (Brébisson in Kützing) A.Berg	x	x	X	x	x	x	x	-	x	x	x	x
<i>Frustulia crassinervia</i> (Brébisson) Lange-Bertalot & Krammer	x	x	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Frustulia rhomboides</i> (Ehrenberg.) De Toni	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphonema gracile</i> Ehenberg	x	x	X	x	x	x	-	x	x	x	x	x
<i>Gomphonema cf. parvulum</i> (Kützing) Kützing	-	-	X	-	x	x	-	-	-	-	-	x
<i>Gomphonema subtile</i> Ehrenberg	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot	x	x	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W.Smith	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pinnularia brauniana</i> (Grunow) Mills	-	-	-	x	-	-	-	-	x	x	-	x
<i>Pinnularia cf. gibba</i> Ehrenberg	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pinnularia divergens</i> W. Smith	x	x	X	x	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Pinnularia viridis</i> (Nitzsch) Ehrenberg	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Stauroneis phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenberg	x	-	X	x	-	-	-	-	x	-	x	-
<i>Ulnaria cf. acus</i> (Kützing) Aboal	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	x

Chlorophyceae

<i>Ankistrodesmus bernardii</i> Komárek	-	-	-	X	-	-	-	-	X	X	X	X
<i>Ankistrodesmus densus</i> Koršikov	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ankistrodesmus fusiformes</i> Corda <i>sensu</i> Koršikov	-	-	X	-	-	X	X	-	-	-	X	X
<i>Ankistrodesmus gracilis</i> (Reinsch) Koršikov	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Ankistrodesmus spiralis</i> (Turner) Lemmermann	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X
<i>Botryococcus braunii</i> Kützing	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Characium</i> sp1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Chlamydomonas debaryana</i> Ghoroschankin	X	X	X	X	X	-	X	-	X	X	X	X
<i>Chlamydomonas epibiotica</i> Ettl	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Chlamydomonas gloeopara</i> Rodhe & Skuja	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	X
<i>Chlamydomonas planctogloea</i> Skuja	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Chlamydomonas sagittula</i> Skuja	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Chlamydomonas sordida</i> Ettl	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X
<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schrank) Meneghini	-	-	X	-	-	X	X	-	X	X	-	X
<i>Chlorogonium</i> cf <i>fusiforme</i> Matvienko	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-
<i>Chloromonas</i> cf <i>pumilio</i> Ettl	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Chorycistis minor</i> (Skuja) Fott	X	X	-	-	-	X	-	-	X	-	-	X
<i>Closteriopsis acicularis</i> (G.M. Smith) Belcher & Swale	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Coccomonas</i> cf <i>orbicularis</i> F.Stein	X	-	-	X	X	-	X	X	-	X	-	X
<i>Coelastrum astroideum</i> De Notaris	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X
<i>Coelastrum</i> cf <i>microporum</i> Nägeli	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coelastrum sphaericum</i> Nägeli	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-
<i>Crucigeniella rectangularis</i> (Nägeli) Komárek	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Desmodesmus armatus</i> (Chodat) Hegewald	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Desmodesmus bicaudatus</i> (Guglielmetti) Hegewald	-	-	X	-	-	X	-	-	X	X	X	X
<i>Desmodesmus brasiliensis</i> (Bohlin) Hegewald	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Desmodesmus denticulatus</i> Lagerheim	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Desmodesmus dispar</i> (Brébisson) E.H.Hegewald	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Desmodesmus maximus</i> (West & West) E.H.Hegewald	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	X

<i>Desmodesmus pleiomorphus</i> (Hindák) E.Hegew	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Desmodesmus spinosus</i> (Chodat) E.Hegewald	X	-	X	X	X	X	-	-	X	X	X	X
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood	-	-	X	X	-	X	X	-	-	X	X	X
<i>Didymogenes palatina</i> Schmidle	X	-	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X
<i>Diplochlois cf decussata</i> Koršikov	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eutetramoris fottii</i> (Hindák) Komárek	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	X	X
<i>Gloeocystis</i> sp1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Granulocystis cf helenae</i> Hindák	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Kirchneriella lunaris</i> (Kirchner) K.Möbius	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Kirchneriella pinguis</i> Hindák	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Koršikov) Hindák	X	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Monoraphidium circinale</i> (Nyygaard) Nygaard	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuert) Komárkova-Legnerova	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X
<i>Monoraphidium dybowskii</i> (Woloszynska) Hindák & Komárkova Legnerová	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X
<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berkeley) Komárkova-Legnerova	X	X	-	X	-	X	X	X	X	X	X	X
<i>Monoraphidium irregularis</i> (G.M. Smith) Komárkova-Legnerova	-	-	-	-	X	X	-	X	X	X	X	X
<i>Monoraphidium minutum</i> (Nägeli) Komárkova-Legnerova	X	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	X
<i>Monoraphidium nanum</i> (Ettl) Hindák	-	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-	X
<i>Monoraphidium tortile</i> (West & West) Komárkova-Legnerova	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-
<i>Oocystis lacustris</i> Chodat	-	-	X	-	-	-	X	-	-	X	-	-
<i>Oocystis</i> sp1	-	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Pseudodidymocystis fina</i> (Komárek) Hegewald & Deason	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat	-	-	X	X	X	X	-	-	X	-	-	X
<i>Scenedesmus acutus</i> Meyen	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X
<i>Scenedesmus arcuatus</i> Lemmermann	-	-	-	-	-	X	X	-	X	-	-	-
<i>Scenedesmus bicaudatus</i> (Hansgirg) Chodat	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	X
<i>Scenedesmus dimorphus</i> (Turpin) Kützing	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Scenedesmus ecornis</i> (Ehrenberg) Chodat	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Scenedesmus linearis</i> Komárek	-	-	X	X	X	X	-	-	X	-	-	X

<i>Scenedesmus obliquus</i> (Turpin) Kützing	X	-	X	-	X	X	-	-	-	X	-	X
<i>Scenedesmus obtusus</i> Meyen	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Scenedesmus</i> sp4	-	-	X	X	X	X	-	-	X	X	X	-
<i>Scenedesmus westii</i> (G.M.Smith) Chodat	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Tetraëdron caudatum</i> (Corda) Hansgirg	-	-	X	X	X	X	-	-	X	-	-	X
<i>Tetrastrum komarekii</i> Híndak	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	X
<i>Treubaria crassispina</i> Smith	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Ulothrix cf tenerrima</i> Kützing	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-

Chrysophyceae

<i>Chromulina elegans</i> Doflein	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Chrysococcus</i> sp3	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysococcus</i> sp4	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Chrysococcus</i> sp5	-	X	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-
<i>Chrysopyxis colligera</i> Scherffe	-	-	-	X	-	X	-	-	-	X	-	-
<i>Dinobryon divergens</i> (Lemmermann) Brunthaler	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dinobryon sertularia</i> Ehrenberg	-	-	X	-	-	X	X	-	X	-	-	-
<i>Lagynion ampullaceum</i> (Stokes) Pascher	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Lagyniom macrotrachellum</i> (Stokes) Pascher	X	X	X	-	X	X	X	X	-	X	-	X

Craspeomonodaphyceae

<i>Salpingoeca clarkii</i> Stein	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X
----------------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Cryptophyceae

<i>Cryptomonas erosa</i> Eherenberg	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cryptomonas tenuis</i> Pascher	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

Cyanophyceae

<i>Aphanocapsa delicatissima</i> (W. & G.S. West) Starmach	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X
<i>Aphanocapsa elachista</i> West & West	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	X	X
<i>Aphanothece smithii</i> Komárková-Legnerová & Cronberg	-	X	X	-	-	X	-	-	X	X	X	X
<i>Bacularia vermicularis</i> (Fedorov) Komárek & Anagnostidis	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geitlerinema unigranulatum</i> (R.N.Singh) Komárek & Azevedo	X	-	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X

<i>Leptolyngbia perelegans</i> Lemmermann) Anagnostidis & Komárek	-	X	-	-	X	-	X	-	-	-	-	X
<i>Leptolyngbia tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X
<i>Limnithrix ghandii</i> (Kamat) C. Bicudo,	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmermann	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Oscillatoria pulcherrima</i> M. T. P. Azevedo & C. L. Sant'Anna	X	-	-	X	-	-	-	-	-	X	X	-
<i>Pseudanabaena galeata</i> Böcher	-	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X
<i>Rhabdoderma lineari</i> (G.M.Smith) Hollerbach	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	X
<i>Synechococcus nidulans</i> (Pringsheim) Komárek	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauvageau	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X
<i>Woronichinia cf fremyi</i> (Komárek) Komárek & Hindák	-	-	-	X	-	X	-	-	X	X	-	X

Dinophyceae

<i>Peridinium umbonatum</i> Stein	X	-	X	-	X	-	-	-	X	X	X	X
-----------------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Euglenophyceae

<i>Euglena acus</i> Ehrenberg	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglena agilis</i> H.J. Carter	X	X	X	X	-	X	X	-	X	-	X	X
<i>Phacus pleuronectes</i> (O.F. Müller) Dujardin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Trachelomonas baccillifera</i> Playfair	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas curta</i> Da Cunha emend. Deflandre	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Trachelomonas lacustris</i> Drezepolski	-	X	X	X	X	X	-	-	X	X	X	X
<i>Trachelomonas oblonga</i> Lemmermann	X	-	X	X	-	-	X	X	-	X	-	X
<i>Trachelomonas</i> sp3	X	X	-	X	-	-	X	-	X	-	-	-
<i>Trachelomonas raciborskii</i> rossica Skvortzov	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehrenberg	-	-	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X
<i>Trachelomonas volvocinopsis</i> Swirenko	-	X	X	-	-	X	X	-	X	X	-	X

Oedogonophyceae

<i>Bulbochaete</i> spp	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-
<i>Oedogonium</i> spp	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

Xantophyceae

<i>Characiopsis minima</i> (A.Braun) Borzi	X	X	-	-	-	X	X	-	X	-	-	-
--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

<i>Chlorocloster raphidioides</i> Pascher	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X
<i>Ellipsoideum pachydermum</i> A.M. Scott & Prescott	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-
Zygnemaphyceae												
<i>Actinotaenium perminutum</i> (G.S.West) Teiling	-	-	-	-	-	X	-	X	-	X	X	X
<i>Closterium diana</i> e Ehrenberg ex Ralfs	-	-	X	X	-	X	X	-	X	-	X	-
<i>Closterium gracile</i> Brébisson ex Ralfs	-	X	-	-	-	X	-	-	-	X	X	X
<i>Closterium jenneri</i> Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-
<i>Closterium kuetzing</i> Brébisson	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Closterium navicula</i> (Brébisson) Lütkemüller	X	X	-	-	X	-	-	X	-	X	X	X
<i>Closterium parvalum</i> Nägeli	-	-	X	X	-	X	-	-	X	X	X	X
<i>Closterium setaceum</i> Ehrenberg ex Ralfs	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-
<i>Cosmarium abbreviatum</i> Raciborski	X	-	X	-	X	-	X	-	X	X	-	X
<i>Cosmarium bioculatum</i> Brébisson in Ralfs	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X
<i>Cosmarium blyttii</i> Wille	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cosmarium botrytis</i> Meneghini ex Ralfs	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-
<i>Cosmarium contractum</i> Kirchner	X	X	-	X	X	X	-	-	X	X	X	X
<i>Cosmarium majae</i> Ström	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	X	X
<i>Cosmarium margaritatum</i> (Lundell) Roy & Bisset	X	X	X	X	X	X	-	-	-	X	X	X
<i>Cosmarium minutum</i> Delponte	-	-	-	-	X	-	X	X	-	X	-	-
<i>Cosmarium ocellatum</i> B. Eichler & Gutwinski	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cosmarium pseudoconnatum</i> Nordstedt	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	X
<i>Cosmarium pseudoexiguum</i> Raciborski	-	X	-	-	X	-	-	-	-	X	X	X
<i>Cosmarium punctulatum</i> Brébisson	-	X	X	-	X	X	-	X	-	X	X	X
<i>Cosmarium regnesii</i> Reinsch	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X
<i>Cosmarium</i> sp14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X
<i>Cosmarium</i> sp8	X	-	-	-	X	X	-	-	X	X	X	X
<i>Cosmarium sphagnicolum</i> Brébisson	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	X
<i>Cosmarium subtumidum</i> Nordstedt	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X
<i>Cosmarium trilobulatum</i> Reinsch	-	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X	X
<i>Cosmarium undulatum</i> Corda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X

<i>Desmidium cylindricum</i> Greville	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Euastrum abruptum</i> Nordstedt	-	X	-	X	-	X	-	-	X	X	-	X
<i>Euastrum obesum</i> Joshua	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Euastrum validum</i> Ehrenberg	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	X
<i>Gonatozygon pilosum</i> Wolle	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	X
<i>Mougeotia</i> spp	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Netrium</i> cf <i>digitus</i> (Ehrenberg) Itzighson & Rothe	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Netrium</i> sp1	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	X	X
<i>Penium cylindrus</i> (Ehrenberg) Brébisson ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Pleurotaenium simplicissimum</i> Grönblad	-	-	-	-	X	-	X	X	X	-	-	-
<i>Spirogyra</i> spp.	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	X	X
<i>Staurastrum</i> cf <i>setigerum</i>	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Staurastrum margaritaceum</i> (Ehrenberg) Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X
<i>Staurastrum quadrangulare</i> (Brébisson) Ralfs	-	-	-	-	X	X	-	-	X	X	X	X
<i>Staurastrum rotula</i> Nordstedt	-	-	-	X	-	-	-	-	X	X	-	X
<i>Staurastrum tetracerum</i> (Kützing) Ralfs ex Ralfs	-	-	X	X	X	X	-	-	X	X	X	X
<i>Stauroidesmus</i> cf <i>dejectus</i> (Brébisson) Croasdale	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X
<i>Stauroidesmus mamillatus</i> (Nordstedt) Teiling	-	X	X	X	X	X	-	-	-	X	X	X
<i>Stauroidesmus triangularis</i> (Bernard) Coesel	-	-	-	X	-	X	-	-	-	X	X	X
<i>Teilingia</i> cf <i>granulata</i> (J. Roy & Bisset) Bourrelly ex. Compère	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-