

MARIANE LIMA DE SOUZA

Influência da complexidade de habitat sobre a estrutura e estado nutricional da comunidade de algas perifíticas em escala sazonal

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, na Área de Concentração de Plantas Avasculares e Fungos.

SÃO PAULO

2013

MARIANE LIMA DE SOUZA

Influência da complexidade de habitat sobre a estrutura e estado nutricional da comunidade de algas perifíticas em escala sazonal

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, na Área de Concentração de Plantas Avasculares e Fungos.

ORIENTADORA: DRA. CARLA FERRAGUT

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

Souza, Mariane Lima de

S729i Influência da complexidade de habitat sobre a estrutura e estado nutricional da comunidade de algas perifíticas em escala sazonal / Mariane Lima de Souza -- São Paulo, 2013
90 p. il.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, 2013

Bibliografia.

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

CDU: 582.26

Aos meus pais, Elizabeth e Manoel por todo
carinho, dedicação e apoio.

Dedico.

"Na natureza, nada se cria, nada se perde, tudo se transforma."

Antoine Lavoisier

Agradecimentos

É com sinceridade que expresso minha imensa gratidão a todos que, de uma forma ou de outra, colaboraram e apoiaram-me na realização deste trabalho. Desta forma, agradeço:

À minha orientadora Dra. Carla Ferragut pela dedicação, paciência e empenho na orientação deste trabalho. Agradeço de coração por ter me recebido de braços abertos desde a iniciação científica, por todos os seus conhecimentos passados, por sempre acreditar em mim, pela colaboração e amizade nos bons e maus momentos. E por fim agradecer pela pessoa e profissional que você é, pois faz questão de ser didática na hora de transmitir o conhecimento e trabalha com muita ética e paixão, sendo, portanto um exemplo de profissional a ser seguido.

À Dra. Denise de Campos Bicudo pelas valiosas contribuições para o presente trabalho e por deixar à disposição sua biblioteca particular.

Ao Dr. Carlos E. de Matos Bicudo por sempre estar disposto a ajudar na identificação das algas, pelo uso irrestrito de sua riquíssima biblioteca particular e por sempre compartilhar um pouco do seu enorme conhecimento científico. Sem dúvida é uma grande referência no mundo científico e eu agradeço a oportunidade de convivência nestes anos.

À Prof^a Dr^a Andrea Tucci, pela ajuda na taxonomia das algas e pela amizade.

À Prof^a Dr^a Ilka Vercellino, Prof^a Dr^a Célia Leite Sant'Anna e ao Prof. Dr. Décio Luis Semensatto Junior pelas sugestões feitas durante o Exame de Qualificação.

À eficiente e sempre disposta equipe do Laboratório de ecologia aquática: Ana Margarita, Angélica Righetti, Débora Góes, Fernanda Ferrari, Gabriela Lavagnolli, Gabrielle Araújo, Gisele Marquardt, Jeniffer Pereira, Larissa Stevanato, Lívia Costa, Luciane Fontana, Lucineide Santana, Majoi Nascimento, Mayara Casartelli, Murilo Borduqui, Pryscilla Denise, Samantha Faustino, Simone Wengrat, Stefania Biolo, Stéfano Zorzal, Thiago dos Santos e Vanessa Camargo pela união, pelos

momentos de descontração e por todo auxílio, dedicação e disponibilidade nas exaustivas coletas. Sem a ajuda de vocês nada disso seria possível.

Agradeço especialmente à Barbara Pellegrini, Mayara Casartelli e Thiago dos Santos, os quais fizeram parte do projeto maior à que este estudo está vinculado e, portanto estavam comigo em todas as coletas, procedimentos de laboratório, discussões sobre o projeto e etc. Agradeço-lhes por compartilharem comigo bons e maus momentos e pela imensa colaboração, união, ajuda e incentivo nestes anos.

Às Panteras Amarelas, Marly Bataglia, Marly, Valdenice (Val) e em especial à Maria Auxiliadora (Dorinha), pela imensa dedicação e auxílio nos dias de coleta, pelo cuidado no momento de lavar vidrarias visando sempre o sucesso das análises, pela disponibilidade em ajudar até o fim, pelos momentos descontraídos de muita risada e claro pela grande amizade que cultivamos durante todos estes anos.

À todos os pesquisadores, alunos e funcionários do Núcleo de Pesquisa em Ecologia, por tornarem este local um ótimo lugar para se trabalhar e estudar, e também por proporcionarem prazerosos momentos de conversas e risadas que auxiliam muito na quebra da rotina e na tão importante descontração do ambiente de trabalho.

À FAPESP, Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo, pela concessão da bolsa de mestrado, que permitiu a realização deste projeto (FAPESP 2011/14751-2).

Ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, pela infraestrutura colocada sempre à disposição e pelo uso irrestrito do laboratório e equipamentos do Núcleo de Pesquisa em Ecologia. Sem isto o desenvolvimento deste projeto não seria viável.

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, pelo respaldo e pelas disciplinas oferecidas que acrescentaram muito conhecimento.

À Estação Meteorológica do Instituto Astronômico e Geofísico da Universidade de São Paulo, pelo fornecimento os dados climatológicos.

Ao meu noivo, Arthur Avancini, quero agradecer pelo imenso incentivo, paciência, amizade, ajuda, por sempre ter confiado em mim e por me mostrar que sou sempre capaz de superar os obstáculos. A sua cumplicidade, carinho e seus conselhos foram, sem dúvida, essenciais para a conquista deste título e sempre serão essenciais para a minha vida. Obrigada por ser tão presente e por nunca ter me deixado baixar a cabeça mesmo nos momentos mais difíceis. Você foi e sempre será fundamental na minha vida.

Em especial à minha família que é sempre tão presente e que me ensinou a maior e mais pura forma de amor. Agradeço ao meu pai e minha mãe pelo esforço que fizeram para eu chegar até aqui, por serem pessoas maravilhosas que ensinaram todos os valores que eu tanto prezo, por sempre estarem ao meu lado, pelos conselhos, pelo apoio, pela dedicação, pelo carinho e pelo exemplo de vida que vocês dois representam para mim. O meu amor imenso por vocês me impulsionou até aqui, e a nossa união é fundamental para o sucesso da minha jornada. Os momentos mais felizes da minha vida eu compartilhei com vocês e aqui está mais um deles. Obrigada por tudo meus amores, eu amo, amarei e serei grata a vocês por toda a eternidade.

Índice

Resumo geral	1
General summary.....	2
Introdução geral	3
Referências bibliográficas	7
Conclusão geral	84
Anexo	86

Capítulo 1: Influência da complexidade de habitat sobre os atributos estruturais da comunidade perifítica (substrato artificial).

Resumo	12
1. Introdução.....	13
2. Material e Métodos	15
2.1. Área de estudo	15
2.2. Delineamento amostral	16
2.3. Variáveis analisadas	18
2.3.1 Variáveis variáveis biológicas.....	18
2.3.2 Variáveis climatológicas	19
2.3.3 Variáveis físicas e químicas	20
2.4. Tratamento dos dados	20
3. Resultados.....	21
3.1. Variáveis climatológicas	21
3.2. Variáveis limnológicas	21
3.3. Cobertura total e de espécies de macrófitas	27
3.4. Comunidade perifítica	28
4. Discussão	36
5. Referências bibliográficas.....	41

Capítulo 2: Grupos morfológicos, composição e riqueza de espécies da comunidade de algas perifíticas associados a diferentes graus de complexidade de habitat.

Resumo	50
1. Introdução.....	51
2. Material e Métodos	53
2.1. Área de estudo	53
2.2. Delineamento amostral	53
2.3. Variáveis climatológicas	53
2.4. Atributos estruturais do perifíton	53
2.5. Tratamento dos dados	55
3. Resultados.....	56
3.1. Variáveis abióticas	56
3.2. Estrutura de habitat: macrófitas aquáticas.....	56
3.3. Comunidade de algas perifíticas.....	56
3.4. Classes algais	56
3.5. Espécies descritoras da comunidade de algas perifíticas.....	59
3.6. Similaridade na composição de espécies.....	61
3.7. Análise conjunta das variáveis abióticas e das algas perifíticas.....	61
3.8. Grupos morfológicos: estratégias adaptativas.....	65
3.9. Diversidade de espécies e de grupos morfológicos.....	69
4. Discussão.....	72
5. Referências bibliográficas.....	78

Resumo geral

A complexidade de habitat é reconhecida como um fator determinante da estrutura das comunidades biológicas, mas a influência deste fator ambiental sobre a estrutura das comunidades algais do perifíton é ainda pouco compreendido. O presente estudo avaliou sazonalmente a influência da complexidade de habitat sobre a estrutura da comunidade de algas do perifíton em substrato artificial em reservatório tropical raso (Lago das Ninféias - São Paulo, PEFI). O tempo de colonização foi de 30 dias. O perifíton foi avaliado em seis tipos de estrutura de habitat ($n=3$) com diferentes graus de complexidade, os quais foram identificados, numerados e classificados em monoespecíficos e pluriespecíficos (2, 3 e 4 espécies de macrófitas). A estrutura da comunidade perifítica foi analisada pela clorofila-a, MSLC, razão N:P, biovolume e densidade total, composição, riqueza e diversidade de espécies, densidade de classes algais, estratégias adaptativas e diversidade de grupos morfológicos. Houve variação das condições ambientais em função da sazonalidade. As condições limnológicas no outono e inverno foram caracterizadas pela maior disponibilidade de nitrogênio, menor transparência e radiação subaquática na água, enquanto a primavera e verão caracterizaram-se pela maior disponibilidade de luz e fósforo dissolvido. O período seco apresentou menor cobertura de macrófitas e menor variação das condições limnológicas entre as estruturas de habitat. Situação oposta ocorreu no período chuvoso, contudo na primavera houve dominância de *Nymphaea* spp. e no verão coabundância de *Nymphaea* e *Utricularia foliosa*. A razão molar N:P identificou que o perifíton foi P-limitado em todas as estruturas de habitat. Os atributos estruturais do perifíton apresentaram variação entre os diferentes tipos de complexidade de habitat somente no outono e no inverno, quando ocorreram os maiores valores de densidade total e Chrysophyceae, maior dominância de espécies, abundância de espécies unicelulares, nanoperifíticas e flageladas, principalmente nos pontos mais complexos. No verão ocorreram os maiores valores de diversidade e de grupos morfológicos, biomassa e densidade de microperifíton e Zygnemaphyceae. Na primavera, o perifíton apresentou o menor desenvolvimento. Comparando os pontos com ausência e presença de macrófitas, evidenciou-se menor variação da comunidade nos habitats complexos. As assembleias algais foram influenciadas pela variação sazonal das condições ambientais e complexidade de habitat. Portanto, concluímos que a complexidade de habitat foi um importante fator determinante da estrutura da comunidade de algas perifíticas. Os resultados evidenciaram que estrutura do habitat não pode ser ignorada nos estudos que buscam identificar os fatores que direcionam as mudanças estruturais no perifíton, pois a estrutura do habitat pode influenciar o desenvolvimento e organização da comunidade de algas perifíticas.

General summary

The habitat complexity is recognized as a determinant of the biological communities structure, but the influence of this environmental factor on the structure of periphytic algal communities is still poorly understood. The present study evaluated the influence of habitat complexity on community structure of algal periphyton on artificial substratum in shallow tropical reservoir (Ninféias Lake, PEFI, São Paulo). The colonization time was 30 days. The periphyton was evaluated in six types of habitat structure ($n = 3$) with different degrees of complexity, which were identified, numbered and classified as monospecific and plurispecific structures (2, 3 and 4 macrophytes). Periphyton community structure was analyzed for chlorophyll-a, AFDM, N:P ratio, biovolume and total density, composition and species diversity, density algal classes, adaptive strategies and diversity of functional groups. There was variation in environmental conditions due to seasonality. The limnological conditions in autumn and winter were characterized by greater nitrogen availability, low transparency and underwater radiation, while the spring and summer were characterized by greater light and dissolved phosphorus availability. The dry period had lower macrophyte cover and lower variation of limnological conditions between habitat structures. The opposite occurred in the rainy season, but in the spring there was dominance of *Nymphaea* spp. and summer coabundance of *Nymphaea* and *Utricularia foliosa*. The molar ratio of N:P was indicated the periphyton P - limiting in all habitat structures. The periphyton structural attributes showed variation between different types of habitat complexity only in autumn and winter, when there were higher total density and Chrysophyceae, dominant species, abundance of unicellular and flagellated nanoperiphytic algae, especially in sites more complex. In the summer, there were the highest values of species diversity and functional groups diversity, and higher biomass and density of microperiphyton and Zygnemaphyceae density. Periphyton showed the lowest development in the spring. A comparison of structural attributes in sites with and without macrophytes showed the lowest variation of the community was in complex habitats. The algal assemblies were influenced by seasonal variation of environmental conditions and habitat complexity. Therefore, we conclude that habitat complexity was an important determinant of the periphytic algae community structure. The results showed that habitat structure can not be ignored in studies that aimed at identifying the factors that drive the structural changes in periphyton because habitat structure can influence the development and organization of the periphyton community.

Introdução Geral

Entende-se por perífíton a “complexa comunidade de microbiota constituída por algas, bactérias, fungos, animais e detritos orgânicos e inorgânicos, os quais se encontram associados a substratos orgânicos ou inorgânicos submersos, vivos ou mortos” (Wetzel 1983). As comunidades perifíticas desempenham importante papel nos ecossistemas lênticos rasos como produtores primários (Vadeboncoeur et al. 2001, Liboriussen & Jeppesen 2003, Liboriussen & Jeppesen 2006), fontes de alimento para outros níveis tróficos (Hecky & Hesslein 1995, Vadeboncoeur & Steinman 2002) e habitat para muitos organismos (Stevenson 1996). Em relação à disponibilidade de nutrientes, o perífíton pode afetar a taxa de renovação dos nutrientes (Wetzel 1983), promover a transferência de nutrientes entre zona pelágica e bentônica (Zanden & Vadeboncoeur 2002) e, ainda, competir com macrófitas por luz e carbono (Jones et al. 2002) e com fitoplâncton por nutrientes (ex. Havens et al. 1996). Por estas razões, estudar o perífíton pode auxiliar na compreensão do funcionamento dos ecossistemas aquáticos.

Dentre os componentes do perífíton, as algas são, geralmente, os componentes mais abundantes (ex. Kahlert 1998). Inúmeros são os trabalhos que mostram a relevância da comunidade de algas perifíticas em estudos de conservação, impactos ambientais e propostas de recuperação e manejo (McCormick & Stevenson 1998, Hill et al. 2000, Wu et al. 2010). As algas perifíticas possuem importantes atributos para bioindicação, tais como a ampla distribuição nos ambientes aquáticos; modo de vida sésil, não migra em condições adversas; espacialmente compactada; alta diversidade de espécies; possuem ciclo de vida curto (Lowe & Pan 1996, McCormick & Stevenson 1998). Destaca-se que a elevada diversidade de espécies comunidade de algas perifíticas pode contribuir para diagnósticos mais exatos da biodiversidade dos ecossistemas aquáticos, particularmente dos ambientes rasos que são dominantes não apenas no Brasil (Esteves 1998), mas também em escala mundial (Wetzel 1983).

Apesar do considerável aumento das pesquisas sobre a comunidade de algas perifíticas nas últimas décadas, há várias lacunas no entendimento da variação da estrutura e do funcionamento da comunidade, particularmente em ecossistema lêntico tropical. Vários fatores ambientais em escala de paisagem e de ecossistema podem influenciar a estrutura e dinâmica da comunidade algal no perífíton, tais como a morfometria e a heterogeneidade de habitat (Vadeboncoeur & Steinman 2002).

Apesar da importância ecológica das comunidades perifíticas, a identificação dos fatores que dirigem a variabilidade espacial e temporal é, ainda, um desafio para a ecologia do perífíton. Em escala espacial, a complexidade de habitat é dos fatores que pode atuar sobre a distribuição da comunidade perifítica. A variação temporal da disponibilidade de recursos, principalmente luz e nutrientes, é

considerada um dos principais fatores direcionadores da estrutura da comunidade. Nesse sentido, o presente estudo pretende contribuir para o maior entendimento da variação temporal e espacial da estrutura da comunidade de algas do perifíton em substrato artificial.

Em escala temporal, a comunidade perifítica está presente ao longo do ano nos ecossistemas aquáticos (Burkholder & Wetzel 1989), mas a biomassa e a composição de espécies variam em resposta a diferentes fatores ambientais, independentemente da região climática (ex. Moschini-Carlos *et al.* 2000, Liboriussen & Jeppesen 2006, Leandrini & Rodrigues 2008, Oliveira *et al.* 2010). No Brasil, os inúmeros estudos observacionais mostraram a influência da sazonalidade sobre a variação da estrutura da comunidade perifítica, tendo como principais fatores abióticos a disponibilidade de luz (ex. Borduqui *et al.* 2008, Borduqui & Ferragut 2012) e nutrientes (ex. Moschini *et al.* 2000)

A complexidade de habitat assume importante papel como fator de estruturação das comunidades e possui importância na formação da estrutura e do funcionamento das comunidades (Floater 2001, Williams *et al.* 2002, Frost *et al.* 2005), incluindo a comunidade perifítica. Conforme Tokeshi & Aragaki (2012), o conceito de complexidade de habitat consiste na existência de diferentes "tipos" de elementos constituindo um habitat e deve ser interpretada como um conjunto de características além da estrutura, em vez de se referir apenas a "abundância de componentes estruturais", como sugerido por McCoy & Bell (1991).

As macrófitas aquáticas são os principais componentes na estruturação dos habitats, sendo, portanto componentes chaves na complexidade dos habitats (Jeppesen *et al.* 1998, Thomaz *et al.* 2008). Além disso, influenciam processos ecológicos como a ciclagem de nutrientes através da transferência de elementos químicos do sedimento para a água por meio de processos ativos e passivos (Carignan & Kalff 1980, Camargo *et al.* 2003). As propriedades físicas e químicas da água também são influenciadas pelo metabolismo das macrófitas, como mudanças nos níveis de oxigênio, carbono inorgânico, pH, alcalinidade e transparência (Caraco & Cole 2002, Scheffer *et al.* 1993). Assim, as macrófitas aquáticas podem aumentar a complexidade do habitat (Thomaz *et al.* 2008), afetar a estrutura biológica e processos físicos e químicos na região litorânea dos lagos (Carpenter & Lodge 1986, Jeppesen *et al.* 1997).

Ambientes mais complexos possuem uma maior disponibilidade de microhabitats, microclimas, refúgios e, portanto, podem acolher mais organismos (Begon *et al.* 2006), aumentando a diversidade e riqueza de espécies. Além disso, a complexidade de habitat afeta processos ecológicos em todos os níveis de organização e essa influência varia ao longo do espaço e do tempo, podendo influenciar as

interações entre espécies como, por exemplo, entre os sistemas predador-presa (Murdoch *et al.* 1996), na competição por recursos (Tilman 1982), no comportamento (Holomuzki & Biggs 1999), na dinâmica populacional (Holomuzki & Biggs 2000) e também pode determinar a riqueza de espécies nas comunidades (Stevens & Carson 2002).

Nos ecossistemas aquáticos e terrestres a natureza heterogênea do habitat tem uma influência significativa sobre a diversidade de comunidades, como mostram os estudos sobre esta influência na comunidade de micro e macroinvertebrados (ex. Bergstrom *et al.* 2000, Lansac-Toha *et al.* 2003), peixes (ex. Agostinho *et al.* 2003, Theel *et al.* 2008) aves (ex. MacArthur & MacArthur 1961, Guadagnin *et al.* 2009). Em ecossistemas lóticos, a complexidade de habitat é um importante fator na distribuição de macroalgas (Necchi-Júnior *et al.* 2008) e diatomáceas (Hollingsworth & Vis 2010). Contudo, o grau de influência da complexidade do habitat sobre a estrutura das comunidades algais do perifíton é ainda pouco compreendido, principalmente em ecossistema lântico tropical.

Em nível micro-escala, substrato pode promover mais do que uma superfície inerte, pois as características físicas e químicas podem influenciar a composição de espécies e a biomassa algal (Bergey 2008, Murdock & Dodds 2007, Souza & Ferragut 2013). Considerando a possível influência da micro-topografia (Bergey 2008), orientação (Murdock & Dodds 2007) e a influência dos substratos naturais sobre a disponibilidade de nutrientes (Burkholder 1996) para o perifíton, o substrato artificial (lâminas de vidro) foi escolhido para a colonização do perifíton no presente estudo. O emprego de substratos artificiais no estudo da comunidade perifítica é amplo e justifica-se, principalmente, pelo fácil manuseio para amostragem, inerte do ponto de vista químico, baixo custo, superfície uniforme, precisão na determinação da área e do tempo de colonização (Cattaneo & Amireault 1992). Apesar das inúmeras vantagens do uso do substrato artificial, estudos mostram que no substrato artificial a comunidade pode apresentar uma simplificação estrutural (Cattaneo & Amireault 1992) e, ainda, ser pouco representativa da comunidade natural (Lane *et al.* 2003). Assim, considerando os prós e os contra, optou-se pela utilização do substrato artificial. Duas características foram consideradas na escolha do tipo de substrato: inerte quimicamente e tempo de colonização conhecido. A primeira permitiu avaliar a influência da complexidade de habitat sobre o estado nutricional e a segunda permitiu comparar o perifíton nas diferentes estruturas de habitat no mesmo estágio sucessional. Portanto, as interferências do tipo de substrato foram minimizadas.

Outro aspecto importante e, ainda pouco explorado em nível mundial, é o papel da complexidade do habitat e da sazonalidade sobre o estado nutricional do perifíton (ausência ou presença de limitação

do crescimento por N e/ou P). O interesse no entendimento da estequiometria N e P vêm do sucesso de sua aplicação na indicação do potencial de limitação algal no perifíton (Hillebrand & Sommer 2000).

O presente estudo insere-se no projeto maior “Influência da heterogeneidade espacial sobre a estrutura e estado nutricional (N, P) da comunidade perifítica, fitoplanctônica e metafítica no Lago das Ninféias (PEFI, São Paulo)” em desenvolvimento (Fapesp 2009/52253-4). Especificamente, o presente projeto de pesquisa contribuirá para o maior entendimento da ecologia do perifíton através da avaliação conjunta das variáveis físicas, químicas e biológicas da água e da comunidade perifítica (estrutura) em diferentes graus de complexidade de habitat ao longo da escala sazonal em substrato artificial.

O presente estudo tem como objetivo avaliar a estrutura da comunidade perifítica em estruturas de habitats com diferentes tipos de complexidade no Lago das Ninféias (Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo). Os diferentes tipos de complexidade de habitat foram determinados pela riqueza de espécies e pela forma biológica da macrófita aquática. Especificamente, pretende-se responder se diferenças na complexidade da estrutura de habitat são fatores determinantes da estrutura da comunidade perifítica em todas as estações do ano. A variação dos atributos estruturais foi analisada em relação a dois fatores: a **complexidade de habitat** (riqueza e formas de macrófitas) e a **sazonalidade** (variação das condições ambientais). De modo geral, este estudo contribui para o melhor entendimento da Ecologia do Perifíton em reservatório raso tropical, trazendo uma nova abordagem para auxiliar na identificação dos fatores que direcionam as mudanças estruturais do perifíton.

A presente dissertação apresenta os seguintes capítulos:

- Capítulo 1: Influência da complexidade de habitat sobre os atributos estruturais da comunidade perifítica (substrato artificial).
- Capítulo 2: Grupos morfológicos, composição e diversidade de espécies da comunidade de algas perifíticas associadas a diferentes graus de complexidade de habitat.

Referências Bibliográficas

- Agostinho, A.A., Gomes, L.C. & Julio Jr., H.F.** 2003. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. *In*: S.M. Thomaz, & L.M. Bini (eds.). *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Maringá: Eduem pp. 261-280.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L.** 2006. *Ecology: From individuals to ecosystems*. Blakwell Publishing, Oxford.
- Bergey, E.A.** 2008. Does rock chemistry affect periphyton accrual in streams? *Hydrobiologia* 614:141-150.
- Bergström, S.E., Svensson, J.E. & Westberg, E.** 2000. Habitat distribution of zooplankton in relation to macrophytes in an eutrophic lake. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 27: 2861-2864.
- 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. & Ferragut, C.** 2012. Controlling factors of successional periphytic algae in tropical hypereutrophic reservoir. *Hydrobiologia* 683: 109-122.
- Burkholder J.M., & Wetzel, R.G.** 1989 Epiphytic microalgae on a natural substratum in a phosphorus-limited hardwater lake: Seasonal dynamics of community structure, biomass and ATP content. *Archiv für Hydrobiologie* 83: 1-56.
- Burkholder, J.M.** 1996. Interaction 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 - 298.
- Camargo, A.F.M., Pezzato, M.M. & Henry-Silva, G.G.** 2003. Fatores limitantes à produção primária de macrófitas aquáticas. *In*: S.M. Thomaz & L.M. Bini (eds.). *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Maringá: Eduem pp. 59-83.
- Cattaneo, A. & Amireault, M.C.** 1992. How artificial is artificial substrata for periphyton? *Journal of the North American Benthological Society* 11: 244–256.

- Caraco, N.F. & Cole, J.J.** 2002. Contrasting impacts of a native and alien macrophyte on dissolved oxygen in a large river. *Ecological Applications* 12: 1496-1509.
- Carignan, R. & Kalff, J.** 1980. Phosphorus Sources for Aquatic Weeds: Water or Sediments? *Science* 207: 987-989.
- Carpenter, S.R. & Lodge, D.M.** 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26: 341-370.
- Esteves, F.A.** 1998. Fundamentos de limnologia. Interciência. 2ª ed., Rio de Janeiro, pp. 602.
- Floater, G.J.** 2001. Habitat complexity, spatial interference, and ‘minimum risk distribution’: a framework for population stability. *Ecological Monographs* 71: 447-468.
- Frost, P.C., Hillebrand, H. & Kahlert, M.** 2005. Low algal carbon content and its effect on the C:P stoichiometry of periphyton. *Freshwater Biology* 50: 1800-1807.
- Guadagnin, D.L., Maltchik, L. & Fonseca, C.R.** 2009. Species–area relationship of neotropical waterbird assemblages in remnant wetlands: looking at the mechanisms. *Diversity and Distributions* 15: 319-327.
- Havens, K.E., East, T.L., Meeker, R.H. & Davis, W.P.** 1996. Phytoplankton and periphyton responses to in situ experimental nutrient enrichment in a shallow subtropical lake. *Journal of Plankton Research*. 18: 551-556.
- Hecky, R.E. & Hesslein, R.H.** 1995. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *Journal of the North American Benthological Society* 14: 631–653.
- Hill, A.R., DeVito, K.J., Campagnolo, S. & Sanmugadas, K.** 2000. Subsurface denitrification in a forest riparian zone: interactions between hydrology and supplies of nitrate and organic carbon. *Biogeochemistry* 51: 193–223.
- Hillebrand, H. & Sommer, U.** 2000. Effect of continuous nutrient enrichment on microalgae colonizing hard substrates. *Hydrobiologia* 426: 183-190.
- Hollingsworth, E.K. & Vis, M.L.** 2010. The spatial heterogeneity of diatoms in eight southeastern Ohio streams: how far does a single riffle reach? *Hydrobiologia* 651: 173-184.
- Holomuzki, J.R. & Biggs, B.J.F.** 1999. Distributional responses to flow disturbance by a stream-dwelling snail. *Oikos* 87:36-47.

- Holomuzki, J.R. & Biggs, B.J.F.** 2000. Taxon-specific responses to high-flow disturbance in streams: implications for population persistence. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 670-679.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Pedersen, L.J. & Jensen, L.** 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343:151-164.
- Jeppesen E., Lauridsen T.L., Kairesalo T. & Perrow M.R.** 1998. Impact of submerged macrophytes on fish–zooplankton interactions in lakes. *In*: E. Jeppesen, M. Søndergaard & K. Christoffersen (eds.). The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer, Verlag, New York pp. 91–114.
- 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 Special Issues Advanced Limnology* 51: 104 – 114.
- 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.
- Lansac-Tôha, F.A., Velho, L.F.M. & Bonecker, C.C.** 2003. Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplancônica. *In*: S.M. Thomaz & L.M. Bini (eds.). *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Maringá: Eduem pp. 231-243.
- Leandrini, J.A. & Rodrigues, L.** 2008. Temporal variation of periphyton biomass in semilotic environment of the upper Paraná river floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia*. 20:21–28.
- Liboriussen, L. & Jeppesen, E.** 2003. Temporal dynamics in epipellic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake. *Freshwater Biology* 48: 418-431.
- 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.

- Lowe, R.L. & Pan, Y.** 1996. Benthic algal communities as biological monitors. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.). *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego pp. 705-739.
- Macarthur, R.H. & Macarthur, J.W.** 2008. On Bird Species Diversity. 1961, *Ecology* 42: 594-598.
- 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.
- McCoy, E.D. & Bell, S.S.** 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. *In*: S.S. Bell, E.D. McCoy & H. R. Mushinsky (eds.). *Habitat Structure The physical arrangement of objects in space*. London: Chapman & Hall pp. 3-27.
- 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.
- Murdoch, W.W., Swarbrick, S.L., Luck, R.F., Walde, S. & Yu, D.S.** 1996. Refuge dynamics and metapopulation dynamics: an experimental test. *American Naturalist* 147:424-444.
- Murdock J.N. & Dodds W.K.** 2007. Linking benthic algal biomass to stream substratum topography. *Journal of Phycology* 43: 449-460.
- Necchi Júnior, O., Branco, L.H.Z. & Spezámiglio, D.N.** 2008. Distribuição ecológica de comunidades de macroalgas de ambientes lóticos do Parque Nacional de Itatiaia (RJ, MG) Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 135-145.
- 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.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.L., Moss, B. & Jeppesen, E.** 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 275-279.
- Souza, M.L. & Ferragut, C.** 2013. Influence of substratum surface roughness on periphytic algal community structure in a shallow tropical reservoir. *Acta Limnologica Brasiliensia* 24 (4): 397-407.
- Stevens, M.H.H. & Carson, W.P.** 2002. Resource quantity, not resource heterogeneity, maintains plant diversity. *Ecology Letters* 5: 420-426.

- Stevenson, J.R.** 1996. An in freshwater benthic habitats. *In*: R.J. Stevenson & M.L. Bothwell (ed.). Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems. New York, Academic Press pp. 3-30.
- Theel, H.J., Dibble, E.D. & Madsen, J.D.** 2008. Differential influence of a monotypic and diverse native aquatic plant bed on a macroinvertebrate assemblage; an experimental implication of exotic plant induced habitat. *Hydrobiologia*, 600: 77-87.
- 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.
- Tilman, D.** 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Tokeshi, M. & Arakaki, S.** 2012. Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685: 27 - 47.
- Vadeboncoeur Y., Lodge, D.M. & Carpenter, S.R.** 2001. Whole-lake fertilization effects on distribution of primary production between benthic and pelagic habitats. *Ecology* 82: 1065-1077.
- Vadeboncoeur, Y. & Steinman, A.D.** 2002. Periphyton function in lake ecosystems. *Scientific World Journal* 12: 1449-68.
- Wetzel, R.G.** 1983. *Limnologia*. Lisboa, Fundação Calouste Gulbenkian.
- Williams, P.H., Margules, C.R. & Hilbert, D.W.** 2002. Data requirements and data sources for biodiversity priority area selection. *Journal of Biosciences* 27: 327–338.
- Wu, J., Zhang, S., Zhao, H. & Yang, L.** 2010. Environmentally benign periphyton bioreactors for controlling cyanobacterial growth. *Bioresource Technology* 101: 9681-9687.
- Zanden, M.J.V. & Vadeboncoeur, Y.** 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83: 2152-2161.

Capítulo 1

Influência da complexidade de habitat sobre os atributos estruturais da comunidade perifítica (substrato artificial).

Resumo

O presente estudo teve como objetivo avaliar a estrutura da comunidade perifítica em estruturas de habitat com diferentes tipos de complexidade de habitat em reservatório tropical raso (Lago das Ninféias - São Paulo, PEFI). Os diferentes tipos de complexidade de habitat foram determinados pela riqueza de espécies e pela forma de vida das macrófitas. Os atributos estruturais do perifíton foram avaliados em relação a dois fatores: a complexidade de habitat e a sazonalidade. Especificamente, pretende-se responder se diferenças na complexidade da estrutura de habitat são fatores determinantes da estrutura da comunidade perifítica em todas as estações do ano. Visou identificar a estrutura de habitat responsável pela maior variabilidade estrutural da comunidade de algas perifíticas. Lâminas de vidro foram utilizadas como substrato para colonização e o tempo de colonização foi de 30 dias. A comunidade perifítica foi avaliada em seis tipos de estrutura de habitat ($n=3$), os quais foram determinados após a identificação e classificação das espécies de macrófitas. A amostragem foi randômica estratificada. Na primavera e no verão ocorreu a maior cobertura de macrófitas aquáticas, contudo na primavera houve dominância de *Nymphaea spp.* e no verão a distribuição das espécies foi mais equitativa. No verão ocorreram os maiores valores de conteúdo de fósforo total dissolvido na água, biovolume, biomassa fotossintética e diversidade de espécies no perifíton. A razão molar N:P indicou P-limitação na água e no perifíton. No outono e inverno ocorreu alta variação dos valores da maioria dos atributos estruturais do perifíton entre as diferentes estruturas de habitat. Tais estações apresentaram os maiores valores de densidade total, com menores valores nos pontos de maior complexidade de habitat os quais também apresentaram maior dominância de espécies. Comparando os pontos com e sem macrófitas, evidenciou-se menor variação estrutural da comunidade nos habitats complexos. No verão a elevada complexidade de todas as estruturas de habitat e a maior disponibilidade de luz e fósforo resultou no maior desenvolvimento do perifíton e na maior diversidade algal. Concluiu-se que a complexidade do habitat gerada por macrófitas aquáticas teve influência sobre a maioria dos atributos estruturais da comunidade de algas perifíticas em escala sazonal e entre diferentes estruturas de habitat.

Palavras-Chave: biomassa, espécies descritoras, estrutura do habitat, diversidade, razão molar C:N:P

Introdução

A destruição ou degradação dos **habitats** é uma das principais ameaças à biodiversidade nos vulneráveis **ecossistemas de água doce** (Dudgeon *et al.* 2006). A **estrutura de habitat** desempenha importante papel na estrutura e no funcionamento das comunidades biológicas, pois fisicamente habitats mais complexos podem suportar um grande número de espécies (Bell *et al.* 1991, Begon *et al.* 2006, Thomaz *et al.* 2008). No sentido de elucidar esta relação, inúmeros estudos têm focado a influência da **arquitetura e da complexidade do habitat** sobre a organização das comunidades nos ecossistemas aquáticos (Floater 2001, Jenkins *et al.* 1997, Williams *et al.* 2002). Estudos mostraram que a **complexidade de habitat** tem influência sobre a composição, estrutura, biomassa, diversidade e estabilidade temporal das assembleias bióticas e dos processos ecológicos, oferecendo ampla variedade de condições físicas (Gorman & Karr 1978, Thorp *et al.* 2006, Taniguchi & Tokeshi 2004). A compreensão do papel da complexidade de habitat sobre a estrutura das comunidades biológicas é extremamente importante para a preservação da biodiversidade e do funcionamento dos ecossistemas, principalmente em uma época de perda de habitat sem precedentes (Kovalenko *et al.* 2012).

Estudos mostraram a influência da **complexidade de habitat** sobre a estrutura de diferentes comunidades, como em peixes (Padial *et al.* 2009), macroinvertebrados (ex. Brown 2007, Kawata & Agawa 1999), invertebrados bentônicos (Taniguchi & Tokeshi 2004, Thomaz *et al.* 2008), zooplâncton (ex. Meerhoff *et al.* 2007), macroalgas e microalgas marinhas (Eriksson *et al.* 2006) e macroalgas dulciaquícolas (Downes *et al.* 1998). Considerando que o aumento da **complexidade de habitat** pode atuar sobre as interações tróficas e a estabilidade do ecossistema (Kovalenko *et al.* 2012), estudos que envolvam a base da cadeia trófica são essenciais para o entendimento destas relações, já que os níveis mais baixos podem desencadear mudanças nos níveis mais altos (Odum 1988). Nesse sentido, a avaliação da influência da complexidade de habitat sobre a **comunidade de algas perifíticas** poderá contribuir para o melhor entendimento das consequências das alterações da estrutura de habitat, particularmente em ecossistemas rasos. Porém, apesar da complexidade de habitat ser mundialmente reconhecida como um importante fator mediador das interações ecológicas, o grau desta influência sobre a estrutura das comunidades algais do perifíton é ainda pouco compreendido.

As algas constituem os componentes mais abundantes do perifíton (Vadeboncoeur & Steinman 2002) e possuem importante papel no ecossistema devido à sua enorme diversidade e contribuição para produção primária e na ciclagem de nutrientes (Stevenson 1997, Dodds 2003). A diversidade das algas perifíticas pode ser influenciada por diversos fatores ambientais, dentre eles a complexidade do habitat,

já que ambientes complexos possuem uma maior disponibilidade de micro-habitats, micro climas, refúgios e, portanto podem acolher mais organismos (Begon *et al.* 2006). A biomassa algal do perifíton, bem como a diversidade, pode variar em função de várias condições ambientais (ex. Liboriussen & Jeppesen 2009, Oliveira *et al.* 2010) como disponibilidade de substrato para a colonização e condições químicas (nutrientes) e físicas (espaço, luz) do corpo d'água (Wetzel 1993). A variação da biomassa perifítica afeta a disponibilidade de nutrientes na água e a interação entre as demais comunidades vegetais (Sand-Jensen & Borum 1991, Liboriussen & Jeppesen 2006), sendo assim torna-se importante a avaliação da influência da complexidade de habitat sobre a diversidade e biomassa das algas perifíticas.

Em pequenas escalas espaciais, os habitats aquáticos podem ser estruturados por diferentes tipos de substratos, incluindo macrófitas aquáticas, as quais podem influenciar fortemente, através de vários mecanismos, a variabilidade espacial e temporal da biomassa e diversidade de espécies do perifíton (Palmer & Poff 1997, Stephen *et al.* 1998, Burks *et al.* 2006). A **comunidade perifítica e de macrófitas aquáticas** parecem estar intimamente relacionadas, principalmente devido às possíveis interações ecológicas, como competição por luz e nutrientes (Jones *et al.* 2000, Wetzel 2001), mutualismo (Eminson & Moss 1980, Wetzel 1993, Burkholder 1996) e/ou alelopatia (Wium-Andersen *et al.* 1982, Ehard & Gross 2006). Além disso, as macrófitas podem determinar o grau de **complexidade de habitat** (Thomaz *et al.* 2008), pois a forma biológica e a arquitetura da planta podem afetar o desenvolvimento de vários grupos de organismos, incluindo o perifíton, como evidenciado em alguns estudos (Cattaneo & Amirealt 1992, Lane *et al.* 2003, Murdock & Dodds 2007, Thomaz *et al.* 2008, Santos *et al.* 2013).

Conforme Tokeshi & Aragaki (2012), a **complexidade do habitat** é caracterizada, principalmente, por cinco diferentes características da **estrutura física** nos ecossistemas aquáticos: as escalas espaciais; a diversidade de elementos físicos (estrutural); arranjo espacial dos elementos; tamanhos de elementos; abundância/densidade de elementos. De fato, o conceito de complexidade de habitat implica na existência de diferentes "tipos" de elementos que constituem um habitat. Estes autores (*op. cit*) propuseram, por razões práticas, que a complexidade de habitat deve ser interpretada como um conjunto de características, além da estrutura, em vez de se referir apenas a "abundância de componentes estruturais", como sugerido por McCoy & Bell (1991). Evidentemente, a clara compreensão do papel ecológico da complexidade de habitat é bastante dificultada pelos problemas associados a sua medição (Frost *et al.* 2005), principalmente nos estudos observacionais. Contudo, alguns estudos em condições naturais estabeleceram critérios para a avaliação da complexidade de habitat, tais como: a atribuição de valores relativos da cobertura de rochas, densidade e número de formas de vida de macrófitas (Vono &

Barbosa 2001); a identificação e escalonamento (escala de 0-5) do grau de complexidade de habitat dos bancos de macrófitas com base no tipo de vegetação e nos diferentes padrões estruturais de caules e raízes (Pettry *et al.* 2003); a identificação de pontos no rio com a presença de macrófitas com folhas de diferentes morfologias (Tanigushi *et al.* 2003); a determinação da densidade de caules e folhas de macrófitas (Theel *et al.* 2008).

O presente estudo teve como objetivo avaliar a estrutura da comunidade perifítica em estruturas de habitat com diferentes tipos de complexidade em reservatório tropical raso. Os diferentes tipos de complexidade de habitat foram determinados pela riqueza de espécies e pela forma biológica da macrófita aquática em pontos no reservatório. Assim, os atributos estruturais foram avaliados em relação a dois fatores: a **complexidade de habitat** (riqueza e formas de macrófitas) e a **sazonalidade** (variação das condições ambientais). Além disso, o estudo identificou se diferenças na complexidade da estrutura de habitat são fatores determinantes da estrutura da comunidade perifítica em todas as estações do ano. Visou identificar a estrutura de habitat responsável pela maior variabilidade estrutural da comunidade de algas perifíticas. De modo geral, este estudo contribui para o melhor entendimento da Ecologia do Perifíton em reservatório raso tropical, trazendo uma nova abordagem para auxiliar na identificação dos fatores que direcionam as mudanças estruturais do perifíton.

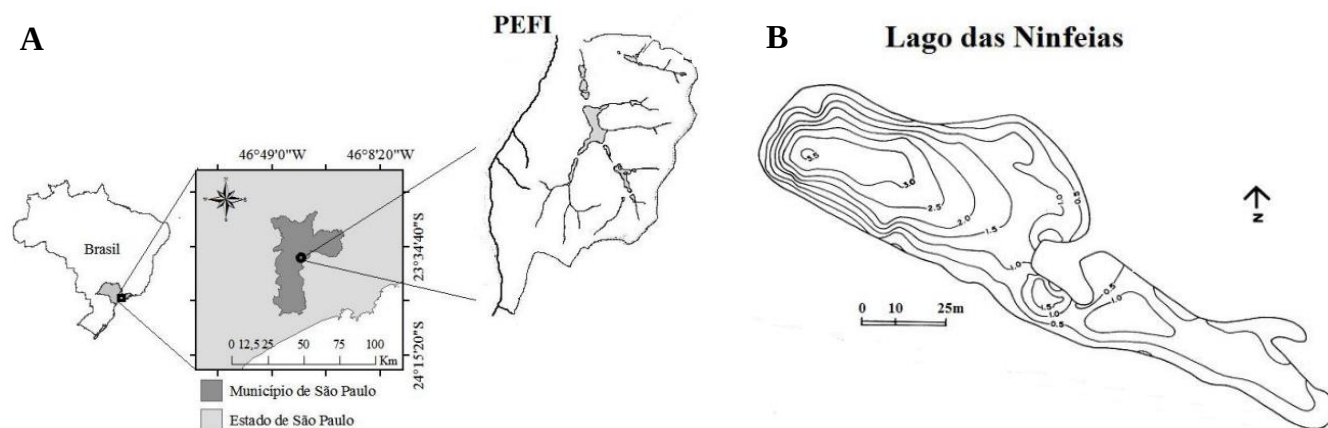
2. Material e Métodos

2.1. Área de Estudo

Inserido na malha urbana de São Paulo (sudeste do Brasil), o Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI) possui perfil paisagístico bastante variado, com mata natural associada a áreas desmatadas, em consequência da ocupação antrópica (Figura 1A). O PEFI situa-se na região sudeste do Município de São Paulo (23°39'03,4" S; 46°37'26,7" W) e apresenta altitude média de 798 m e área total de 526,4 ha (Bicudo *et al.* 2002). Trata-se de uma unidade de conservação que abriga a terceira maior reserva de Mata Atlântica do Município de São Paulo. Possui uma grande importância ambiental e histórica, pois o abriga mais de 24 nascentes (que afloram do lençol freático) que constituem as cabeceiras do Riacho Ipiranga e abastecem em seu trajeto nove reservatórios. O clima da região é tropical (Conti & Furlan 2003) e segundo o sistema internacional de Köppen, pertence aos tipos Cwa e Cwb, isto é, mesotérmico, de inverno seco (Fernandes *et al.* 2002), com precipitação anual média de 1393,9 mm (Boletim Climatológico Anual da Estação Meteorológica do IAG-USP). A temperatura

média do ar no mês mais frio (julho) é de 15 °C e nos mais quentes (janeiro-fevereiro) de 21,4-21,6 °C (Santos & Funari 2002).

O Lago das Ninféias é um reservatório artificial formado pelo barramento do córrego Pirarungaua com fins paisagísticos do Jardim Botânico de São Paulo (Figura 1B). É um ecossistema raso mesotrófico e polimítico de acordo com classificação de Lewis (Bicudo *et al.* 2002). Possui área de 5.433 m², profundidade máxima e média de 3,6 m e 1,32 m, respectivamente, tempo de residência de 7,2 dias (Bicudo *et al.* 2002). O Lago das Ninféias caracteriza-se por apresentar extensa região litorânea com grande abundância de macrófitas aquáticas, como *Nymphaea* spp., *Utricularia foliosa* L., *Panicum repens* L. e *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth., *Utricularia gibba* L. e *Eleocharis acutangula* (Roxb.) Schult.



reservatório foi realizado, primeiramente, um mapa de distribuição das espécies de macrófitas com base no mapa batimétrico. Após a localização das espécies de macrófitas, os pontos foram classificados em monoespecíficos de *Nymphaea* spp. e de *Utricularia foliosa* e pluriespecíficos de 2, 3 e 4 espécies. Com base no mapa batimétrico, cada tipo de estrutura de habitat foi dividida em parcelas de 10 m², das quais três parcelas de cada tipo de estrutura foram sorteadas para a determinação dos pontos de amostragem. Desta forma, a amostragem foi estratificada randômica (n=3) (Figura 2A-B). Este tipo de amostragem garantiu a aleatoriedade e, ainda, permitiu que todos os tipos de estrutura de habitat fossem contemplados na comparação.

A comunidade perifítica foi avaliada em **seis tipos de estrutura de habitat** (n=3): habitat sem a presença de macrófitas aquáticas (**SM**, estrutura muito simples); monoespecíficos de macrófita enraizada de folha flutuante (*Nymphaea* spp. **N**); monoespecífico de macrófita livre flutuante (*Utricularia foliosa*, **Uf**); pluriespecífico de 2 espécies de macrófitas (*Nymphaea* spp., *Utricularia foliosa*, **2M**); pluriespecífico de 3 espécies de macrófitas (*Nymphaea* spp., *Utricularia foliosa*, *Panicum repens*, **3M**); pluriespecífico de 4 espécies de macrófitas (*Nymphaea* spp., *Utricularia foliosa*, *Eleocharis acutangula*, *Panicum repens* e/ou *Eichhornia azurea*, **4M**) (Figura 2C). A classificação das macrófitas aquáticas em formas de vida seguiu Irgang *et al.* (1984): submersa enraizada, livre flutuante, emergente, emergente/anfíbia. Ressalta-se que a amostragem foi realizada 2 ou 3 dias após o mapeamento de distribuição das espécies de macrófitas para minimizar o impacto sobre as comunidades algais e possível revolvimento do sedimento.

Em cada estrutura de habitat na região litorânea, um suporte de acrílico contendo 10 lâminas de vidro (26 x 76 mm) foi submerso a 30 centímetros de profundidade durante 30 dias para a colonização do perifíton. As lâminas de vidro foram colocadas verticalmente em um suporte de acrílico. Um total de 18 suportes e 180 lâminas de vidro foi colocado em cada parcela de amostragem em cada estação do ano, sendo um total de 72 amostras. Destaca-se que as lâminas para amostragem do perifíton foram retiradas de forma aleatória.

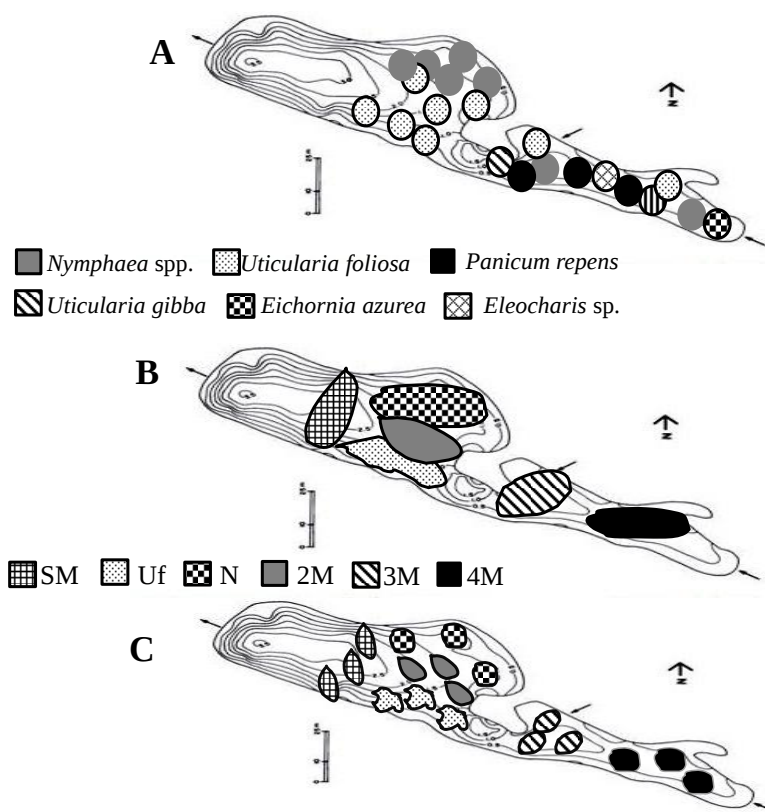


Figura 2. Esquema mostrando o procedimento de amostragem: A) mapeamento da distribuição das espécies de macrófitas no lago; B) identificação e classificação das estruturas de habitat; C) pontos de amostragem sorteados em cada estrutura de habitat.

2.3. VARIÁVEIS ANALISADAS

2.3.1. Variáveis Biológicas

Perifíton

O perifíton aderido às lâminas de vidro foi removido por meio de raspagem com lâminas de barbear e lavagem com água destilada, exceto para composição química na qual se utilizou água ultrapura.

Amostras do perifíton foram filtradas em filtro de fibra de vidro Whatman GF/F para determinação da clorofila-a corrigida da feofitina (Marker *et al.* 1980, Sartory & Grobbelaar 1984) e para massa seca livre de cinzas (MSLC, APHA 1995).

Para análise quantitativa das algas perifíticas, as amostras foram fixadas com lugol acético e mantidas no escuro até o momento da análise. A contagem foi feita em microscópio invertido Zeiss

Axiovert, seguindo o método de Utermöhl (1958) e o tempo de sedimentação seguiu Lund *et al.* (1958). A contagem foi realizada em transectos conforme sugerido por Bicudo *et al.* (1990) e o limite de contagem foi estabelecido pela curva de rarefação de espécies e pela contagem mínima de 100 indivíduos da espécie mais abundante (Bicudo 1990). O biovolume ($\mu\text{m}^3 \cdot \text{cm}^{-2}$) é o produto da densidade populacional e do volume médio de cada espécie (Hillebrand *et al.* 1999, Sun & Liu 2003). O biovolume da maioria das espécies foi obtido em uma lista de biovolume já calculado para a área de estudo (Fonseca *et al.* 2014) e para táxons ausentes na lista o biovolume foi calculado a partir das formas geométricas descritas em Hillebrand *et al.* (1999). A determinação do tamanho médio do organismo teve como base a medição, sempre que possível, de no mínimo 15 indivíduos.

Espécies de algas com biovolume e densidade relativa maior ou igual a 10% do total da amostra foram consideradas espécies descritoras. As espécies que possuíam biovolume e densidade relativa maior ou igual a 50% foram consideradas dominantes e as que superarem o valor médio das populações de cada amostra foram consideradas abundantes.

A estrutura da comunidade foi avaliada também por meio da riqueza de espécies que se refere ao número total de táxons encontrados nas amostras quantificadas, os índices de diversidade de Shannon (bits ind^{-1}) e equitatividade de Pielou (J') (Magurran 2004).

Para a determinação da razão molar C:N:P, o perifíton ($n=3$) foi removido do substrato por meio de raspagem e lavagem com volume conhecido de água ultrapura. O conteúdo de fósforo do perifíton foi determinado pelo método descrito por Andersen (1976) modificado por Pompêo & Moschini-Carlos (2003). O conteúdo de N e C foi determinado através do Analisador Elementar (Perkin-Elmer CHN 2400). O conteúdo de C, N e P foram expressos por unidade de massa seca do perifíton.

Macrófitas Aquáticas

Para avaliar a influência da variação sazonal da cobertura de macrófitas sobre a estrutura do perifíton determinou-se a porcentagem de cobertura de macrófitas aquáticas. Em cada ponto, a cobertura total e de cada espécie de macrófita foi estimada pelo método do quadrado, o qual consiste na utilização de um quadrado de PVC de 1m^2 dividido em 100 quadrados menores de $10\text{ cm} \times 10\text{ cm}$ (Thomaz *et al.* 2004).

2.3.2. Variáveis climatológicas

Para caracterizar as estações do ano durante o período de estudo obteve-se dados de temperatura

do ar e precipitação pluviométrica de 30 dias antes de cada coleta. Estes dados foram fornecidas pela Estação Meteorológica do Instituto Astronômico e Geofísico da Universidade de São Paulo (IAG), campus da Água Funda, que se localiza cerca de 200 metros do local de estudo (<http://www.estacao.iag.usp.br/>).

2.3.3. Variáveis físicas e químicas

Para avaliar as variáveis ambientais entre os diferentes tipos de estrutura de habitat e entre as estações do ano, amostras de água foram coletadas manualmente na subsuperfície por meio da introdução de frascos dentro de cada parcela amostrada (unidade amostral). Foram analisadas as seguintes variáveis abióticas na água: transparência (profundidade do Disco de Secchi), radiação subaquática (luxímetro Li-Cor LI-250A), valores relativos da radiação subaquática [(radiação da superfície x 100)/radiação a 30 cm], temperatura, condutividade elétrica (condutivímetro Digimed), oxigênio dissolvido (Golterman *et al.* 1978), alcalinidade (Golterman & Clymo 1971), pH (potenciômetro Digimed), formas de carbono inorgânico dissolvido, nitrito (N-NO₂) e nitrato (N-NO₃) (Mackeret *et al.* 1978), nitrogênio amoniacal (N-NH₄) (Solorzano 1969), ortofosfato (P-PO₄) e fósforo total dissolvido (PDT) (Strickland & Parsons 1960), nitrogênio total (NT) e fósforo total (PT) (Valderrama 1981), sílica solúvel reativa (Golterman *et al.* 1978) e a matéria orgânica particulada (MOP) (APHA 2005). As amostras para a fração dissolvida dos nutrientes foram filtradas em filtro GF/F sob baixa pressão ($\leq 0,3$ atm). Todas as análises foram realizadas no dia da coleta, exceto a análise de nutrientes totais que foram realizadas no prazo máximo de 30 dias após a coleta.

2.4. Tratamento dos dados

Para análise descritiva dos dados foram utilizadas medidas de tendência central (média aritmética) e de dispersão dos dados, como desvio padrão (DP) e coeficiente de variação (CV).

A análise de variância (ANOVA 1-fator) foi aplicada para comparar as variáveis ambientais e bióticas entre períodos climáticos e entre as diferentes estruturas de habitat dentro de cada estação separadamente. Destaca-se que as premissas para aplicação da ANOVA foram cumpridas e, quando não foi possível, aplicou-se aos dados a análise não paramétrica de Kruskal-Wallis. Para comparar as médias e determinar a diferença mínima significativa utilizou-se o teste de comparação múltipla de Tukey. O coeficiente de correlação de Pearson (r) foi usado para medir o grau de relação linear entre as variáveis

ambientais ou cobertura vegetal e as métricas do perifíton. Para o cálculo da análise de variância e da relação linear, foi utilizado o programa estatístico SigmaPlot 11.

A avaliação conjunta dos dados abióticos nas diferentes estruturas de habitats nas estações do ano foi feita pela análise de componentes principais (PCA) a partir de matriz de covariância e os dados transformados pela amplitude de variação dos dados (ranging: $[(x-x_{\min})/(x_{\max}-x_{\min})]$). Esta análise de ordenação foi realizada no programa PC-ORD 6.0 (McCune & Mefford 2011).

3. Resultados

3.1. Variáveis Climatológicas

As variáveis climatológicas caracterizaram as estações do ano durante o período de estudo. Maiores valores de temperatura e precipitação pluviométrica foram registrados no verão. Contudo, a média da precipitação no outono esteve próximo à do verão. No inverno, como esperado, ocorreram os menores valores de temperatura. Na primavera foram registrados os menores valores de precipitação. Quanto à irradiação solar, maiores valores foram encontrados na primavera e verão (Tabela 1).

Tabela 1. Média e desvio padrão e entre parênteses os valores mínimo e máximo da temperatura, irradiação solar e precipitação pluviométrica nas quatro estações do ano de estudo.

	Outono	Inverno	Primavera	Verão
Temperatura (°C)	18,7± 2,4 (14,9-24,4)	17,3±1,9 (12,6-20,6)	21,1±2,4 (13,0-22,5)	23,5±1,1 (20,8-26,5)
Irradiação solar (MJ.m ²)	11,6±3,6 (5,7-16,8)	9,3±3,6 (3,8-13,3)	19,1±6,7 (7,3-29,6)	18,8±4,6 (9,4-27,4)
Precipitação pluviométrica (mm)	6,0±12,1 (0,0-50,0)	3,0±8,7 (0,0-37,6)	2,3±5,7 (0,0-21,8)	6,7±9,9 (0,0-37,2)

3.2. Variáveis limnológicas

Os valores das variáveis limnológicas no interior de cada tipo de estrutura de habitat nas estações do ano, bem como os resultados da ANOVA encontram-se sumarizados na Tabela 2.

Em relação à disponibilidade de luz durante o período de estudo, verificou-se que a zona eufótica chegou até o fundo do lago (Figura 3). A radiação subaquática apresentou diferença significativa entre as estruturas de habitat apenas na primavera e no verão. Nestas estações, a radiação subaquática foi menor nos pontos SM, os quais de acordo com o teste de Tukey foi o mais distinto em relação aos outros pontos nos dois períodos. Os valores de radiação subaquática e de transparência da água não

apresentaram diferença significativa entre as estações do ano. A transparência teve diferença significativa entre as estruturas de habitat apenas no inverno e verão. Os maiores valores de transparência foram encontrados nos pontos N no inverno e nos pontos 3M e 4M no verão, os quais foram considerados diferentes pelo teste de Tukey. Comparativamente, na primavera e no verão foram registrados os maiores valores de radiação e de transparência da água (Tabela 2).

As condições limnológicas no outono e no inverno foram caracterizadas pelos maiores valores de NH_4 , NO_3 e NT, sendo a concentração de amônio maior no inverno e de nitrato no outono (Figura 4, Tabela 2). Nestas estações, verificaram-se diferenças significativas nas formas nitrogenadas e CO_2 livre entre as estruturas de habitat, mas os valores de ortossilicato e pH foram diferentes somente no inverno e de MOP somente no outono.

As condições limnológicas na primavera e no verão foram caracterizadas pelos maiores valores de radiação subaquática, transparência (Disco de Secchi), PDT e P-PO_4 (Figura 4, Tabela 2). Nestas estações, verificou-se que maioria das variáveis apresentou diferença significativa entre as estruturas de habitat, exceto temperatura e condutividade. Ortofosfato e OD apresentaram diferença significativa entre as estruturas de habitat somente na primavera e o PDT, amônio e razão molar N:P somente no verão.

Comparando as diferentes estruturas de habitat, constatou-se que a concentração de PT foi maior nos pontos de maior complexidade de habitat, exceto no inverno.

A avaliação das condições limnológicas pela da PCA resumiu 47,2% da variabilidade dos dados no primeiro eixo e 21,3% no segundo eixo. Desta forma, os dois eixos resumiram 68,5% da variabilidade total dos dados nos dois primeiros eixos. Os dois eixos foram considerados significativos pelo teste de randomização e, assim, passíveis de interpretação ($P=0,001$) (Figura 5). O eixo 1 ordenou as unidades amostrais da primavera e do verão no lado negativo e outono e inverno no lado positivo, evidenciando a existência de duas fases limnológicas distintas: período seco e chuvoso. No lado positivo as maiores correlações com o eixo 1 foram com os altos valores de nitrato ($r = 0,92$) e nitrogênio total ($r = 0,84$) e no lado negativo foi com radiação ($r = 0,80$) e PDT ($r = 0,76$). O eixo 2 ordenou no lado positivo as unidades do verão e do outono, as quais foram correlacionadas com altos valores de temperatura ($r = 0,73$) e PT ($r = 0,7$). Em oposição, no lado negativo foram alocadas as unidades amostrais da primavera e do inverno que apresentaram alta correlação com os altos valores de oxigênio dissolvido alcalinidade e bicarbonato ($r = >0,55$). Portanto, os eixos da PCA mostraram a escala sazonal de variação das condições limnológicas no reservatório.

Tabela 2 – Valores médios e desvio padrão (n=24) das variáveis abióticas na região litorânea do Lago das Ninféias. Resultados da ANOVA ao nível de significância de 0,05. Ns = não significativo.

	Outono		Inverno		Primavera		Verão		
Variáveis	ANOVA (entre pontos)		ANOVA (entre pontos)		ANOVA (entre pontos)		ANOVA (entre pontos)		ANOVA (entre estações)
Temperatura (°C)	22,3 (±0,4)	ns	18,8 (±0,7)	ns	22 (±0,6)	ns	24,8 (±0,4)	ns	<0,001
Condutividade elétrica (μS.cm ⁻¹)	57,3 (±1,2)	ns	56 (±3,2)	ns	56,8 (±2)	ns	47,3 (±1,4)	ns	0,001
Oxigênio dissolvido (mg.L ⁻¹)	3,8 (±0,6)	ns	5,4 (±1,1)	ns	4,1 (±0,3)	ns	2,8 (±1,2)	< 0,0001	<0,001
CO ₂ livre (mg.L ⁻¹)	1,4 (±0,3)	0,011	2,7 (±1,1)	0,018	1 (±0,2)	0,026	2,6 (±0,9)	0,009	<0,001
pH	6,2 (±0,1)	ns	6 (±0,1)	0,0006	6,5 (±0,1)	0,0007	6,1 (±0,1)	0,0002	ns
Ortofosfato (μg.L ⁻¹)	< 4	-	< 4	-	< 4	-	4,7 (±0,9)	ns	ns
PDT (μg.L ⁻¹)	< 4	-	< 4	-	5,5 (±0,5)	0,037	6,6 (±2,4)	ns	<0,001
PT (μg.L ⁻¹)	18,9 (±6,3)	ns	9,6 (±1,3)	ns	10,1 (±2,7)	0,015	13,9 (±2,8)	0,044	0,009
Matéria Orgânica Particulada(mg .L ⁻¹)	7,6 (±2,9)	0,012	3,4 (±0,7)	ns	3,8 (±1,2)	ns	3,3 (±1,6)	ns	0,001
N-NO ₃ ⁻ (μg.L ⁻¹)	1227,1 (±196,2)	0,042	719 (±487,2)	0,0002	153,3 (±73)	0,0007	227,0 (±89,0)	<0,0001	<0,001
N-NH ₄ ⁺ (μg.L ⁻¹)	107 (±32,4)	0,003	122 (±44,9)	<0,0001	24,7 (±7,5)	0,025	23,8 (±12,9)	ns	<0,001
NID (μg.L ⁻¹)	1356,8 (±188,7)	ns	928,2 (±453)	0,009	201,1 (±67,8)	<0,001	610,3 (±199,8)	<0,001	<0,001
NT (μg.L ⁻¹)	2066,9 (±431,1)	<0,0001	1018,4(±314,9)	0,002	335,4 (±76,2)	0,0009	578,1 (±198,5)	0,003	<0,001
Ortossilicato (mg.L ⁻¹)	2,2 (±0,3)	ns	3,1 (±0,2)	0,0006	2,3 (±0,2)	0,024	3,1 (±0,1)	0,043	<0,001
Radiação Subaquática (μmol. s ⁻¹ . m ⁻²)	169,5 (±83,0)	ns	253,7 (±181,6)	ns	872,1 (±233,2)	<0,001	204,4 (±171,4)	ns	<0,001
Radiação Subaquática (%)	45,8 (±18,5)	ns	37,3 (±18,4)	ns	66,3 (±13,2)	0,028	80,2 (±15,2)	0,021	<0,001
Razão molar DIN:PSR	749,5 (±104,5)	ns	511,4 (±249,9)	0,018	147,1 (±40,5)	0,0009	121,5 (±33,2)	0,007	<0,001
Transparência da água (Zds/Zmax)	0,9 (±0,2)	ns	0,6 (±0,2)	0,008	0,8 (±0,2)	ns	0,8 (±0,2)	<0,001	ns

Tabela 3. Correlação de Pearson das variáveis limnológicas (r) com os escores dos eixos 1 e 2 da PCA.

Variáveis limnológicas	Código	Eixo 1	Eixo 2
Ortosilicato	Si	-0,209	0,085
Oxigênio dissolvido	OD	0,318	-0,558
Condutividade elétrica	Cond	0,715	-0,452
Disco de Secchi	Secchi	-0,406	0,155
Amônio	NH4	0,729	-0,233
Nitrato	NO3	0,915	0,317
Nitrogênio total	NT	0,843	0,433
pH	pH	-0,361	-0,332
Fósforo total	PT	0,312	0,709
Radiação subaquática (%)	Rad	-0,799	0,336
CO ₂ livre	CO2	-0,106	0,024
Alcalinidade	Alc	-0,737	-0,546
Fósforo total dissolvido	PDT	-0,758	0,310
Bicarbonato	HCO3	-0,737	-0,546
Temperatura	Temp	-0,598	0,733
Matéria orgânica particulada	MOP	0,559	0,406

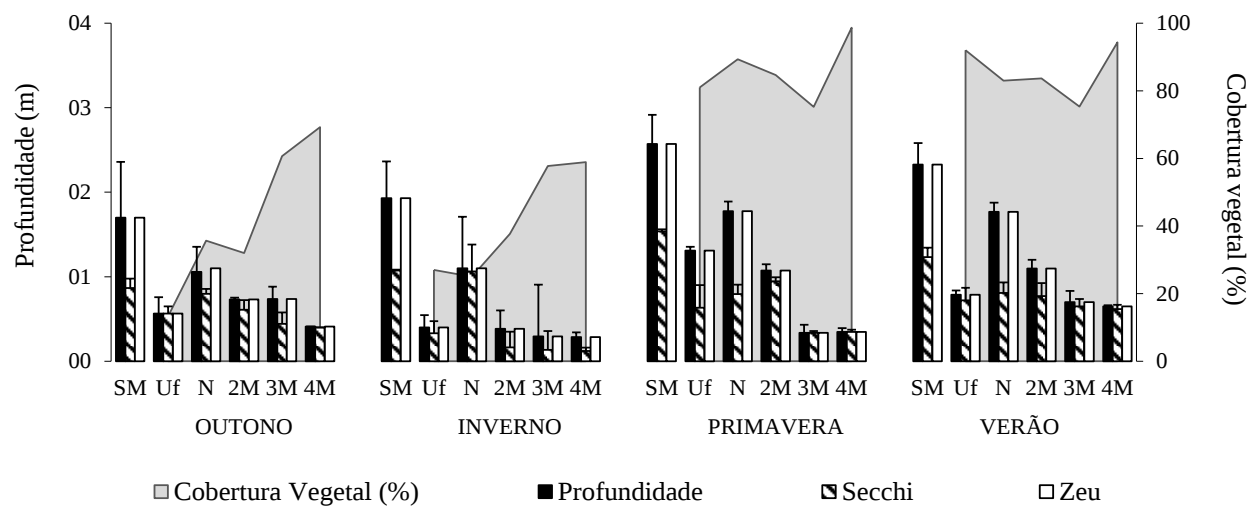


Figura 3. Variação sazonal dos valores médios ($n=3$; $\pm DP$) da profundidade da coluna d'água, profundidade do disco de Secchi e zona eufótica nos diferentes tipos de complexidade de habitat (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, N – *Nymphaea* spp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas). A área cinza representa a cobertura total de macrófitas.

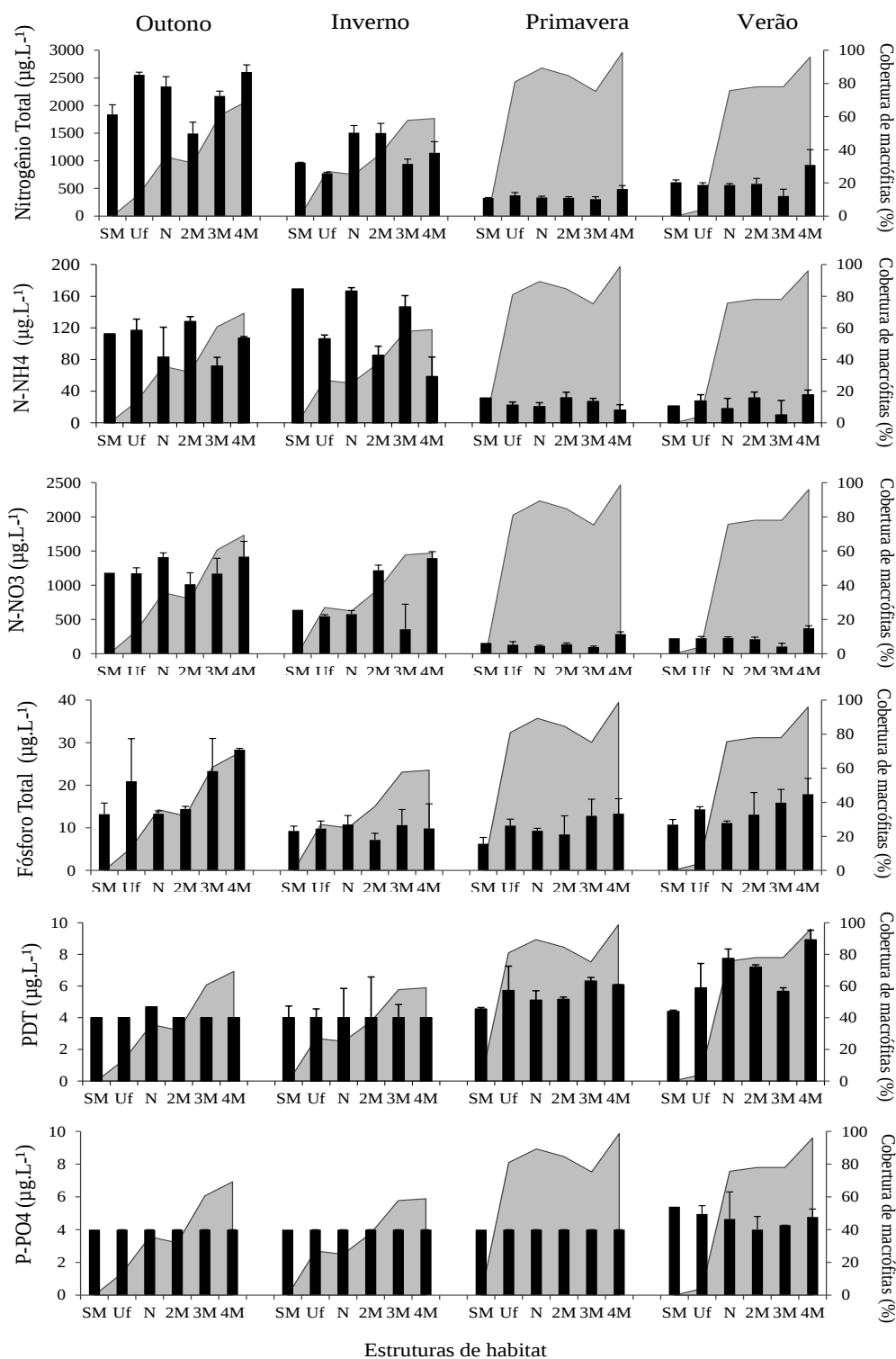


Figura 4. Variação sazonal dos valores médios ($n=3$; $\pm DP$) de nutrientes totais e dissolvidos nas diferentes estruturas de habitat (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, N – *Nymphaea* spp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas). A área cinza representa a cobertura total de macrófitas.

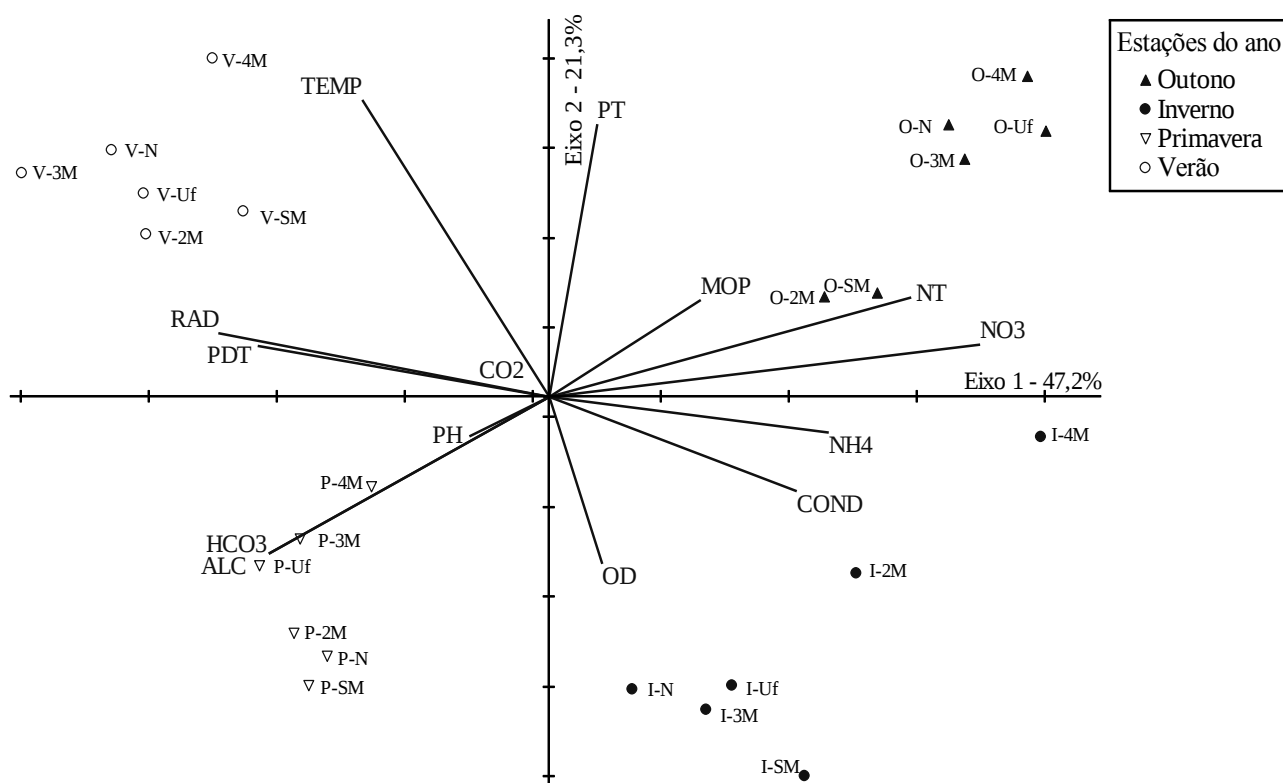


Figura 5. PCA das variáveis limnológicas em estruturas de habitat de diferentes complexidades no reservatório em escala sazonal. Abreviações das unidades amostrais: primeiro caractere refere-se às estações do ano (O = outono; I = inverno; P = primavera; V = verão), o segundo e o terceiro caracteres indicam o tipo de estrutura de habitat (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, Ny – *Nymphaea* spp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas). As abreviações dos vetores encontram-se na Tabela 3.

3.3. Cobertura total e das espécies de macrófitas

Considerando a estrutura de habitat com diferentes complexidades, verificou-se que em todas as estações do ano a cobertura total de macrófitas foi sempre maior nos pontos 4M (59-99%) (Figura 6). A menor cobertura total de macrófitas no outono ocorreu nos pontos de *Utricularia foliosa* (13%), no inverno nos de *Nymphaea* spp. (25%) e na primavera e verão nos pontos 3M (75% e 78%, respectivamente).

Houve elevada contribuição de *Nymphaea* spp. e *Utricularia foliosa* nos pontos 3M e 4M em todas as estações do ano, exceto na primavera quando houve dominância das macrófitas enraizadas de folhas flutuantes *Nymphaea* spp. (2M = 65%, 3M = 52% e 4M = 55%) (Figura 6). No verão houve uma distribuição mais equitativa da participação das espécies nos pontos 2M, 3M e 4M.

Em escala sazonal, considerando a média da cobertura total de macrófitas nos pontos de amostragem, os valores na primavera (85,8%) e no verão (85,7%) foram duas vezes maiores do que no outono (44%) e inverno (41%). No verão e na primavera a cobertura total nos pontos variou de 47% a 100%, tendo baixo coeficiente de variação (CV = 17-18%). Diferentemente, no outono e no inverno houve maior variabilidade da cobertura total entre os pontos (CV= 58% e 52%, respectivamente), sendo a variação da cobertura no outono de 3% a 91% e no inverno de 15% a 81%.

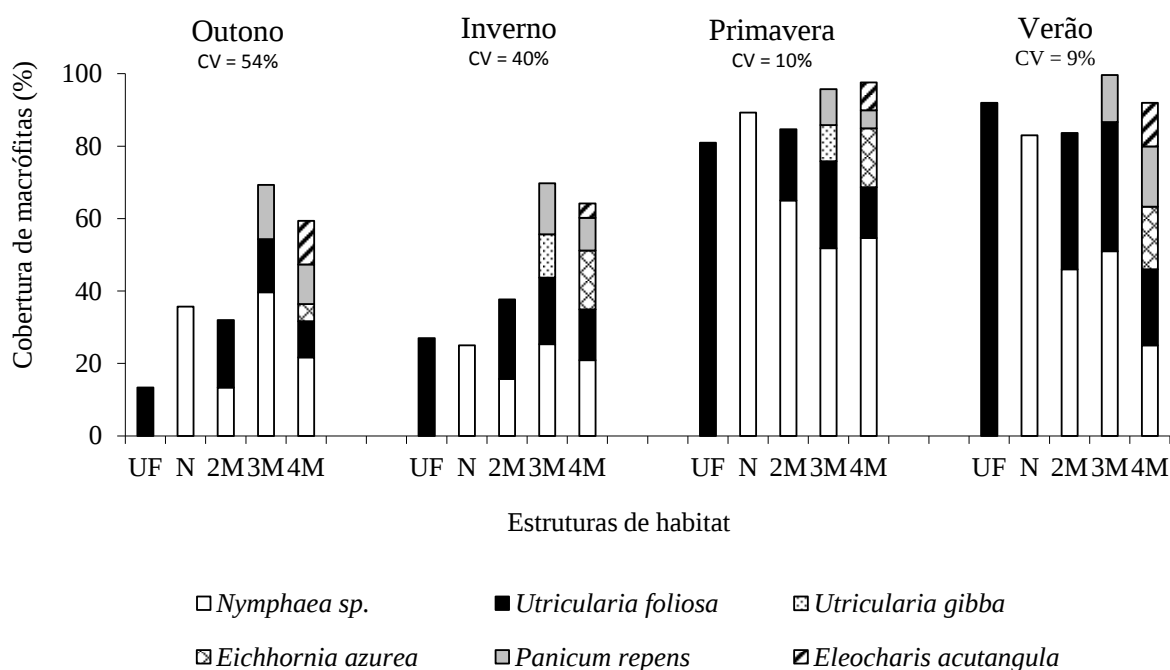


Figura 6. Variação sazonal da cobertura média das espécies de macrófitas aquáticas (n=3) nas diferentes estruturas de habitat no Lago das Ninféias (Uf – *Utricularia foliosa*, N – *Nymphaea* spp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas). CV indica o coeficiente de variação dos dados na estação do ano.

3.4. Comunidade perifítica

3.4.1. Biomassa, densidade e biovolume total

Os valores de **clorofila-a** do perifíton foram significativamente diferentes entre as estruturas de habitat no outono e no inverno (ANOVA: $P < 0,014$; Figura 7A). No inverno os pontos com ausência de macrófitas foi em média 3,2 vezes menor do que as outras estruturas de habitat. Nesta estação do ano, a correlação de Pearson entre a clorofila-a do perifíton e a cobertura de macrófitas foi positiva ($r = 0,74$, $P = 0,06$), indicando tendência de aumento no teor de clorofila-a com o aumento da cobertura de macrófitas. No verão ocorreu o contrário,

os maiores valores de clorofila-a foram encontrados nos pontos sem macrófitas, sendo a correlação negativa ($r = -0,68$, $P = 0,09$). Em escala sazonal, os teores médios de clorofila-a do perifíton foram maiores no verão (em média, $1,14 \mu\text{g.cm}^{-2}$) e pela análise de variância os valores médios foram significativamente diferentes entre as estações do ano (ANOVA: $P = <0,001$).

Quanto à **massa seca livre de cinzas** (MSLC) do perifíton, observou-se que os valores nos pontos 2M, 3M e 4M foram sempre levemente menores do que nas demais estruturas de habitat (Figura 7B). Porém, pela ANOVA não foram detectadas diferenças significativas entre os tipos de estrutura de habitat, exceto nos pontos 2M do outono, no qual foram registrados os menores valores e, ainda, foi considerado diferente dos demais pelo teste de Tukey. Sazonalmente, a MSLC do perifíton apresentou, em média, os maiores valores no outono ($3,4 \text{ g.m}^{-2}$) e no verão ($4,4 \text{ g.m}^{-2}$), enquanto os menores foram registrados na primavera (1 g.m^{-2}) e inverno (2 g.m^{-2}). A MSLC do perifíton foi significativamente diferente entre as estações do ano (ANOVA: $P = <0,001$).

Em média, a **densidade total** das algas perifíticas foi duas vezes maior no inverno do que nas demais estações do ano. Nesta estação a DT foi significativamente diferente entre as estruturas de habitat (ANOVA: $P = <0,001$), tendo sido registrado os maiores valores nos pontos 2M cujos valores foram diferentes das demais estruturas de habitat pelo teste de Tukey (Figura 7C). A análise de variância em cada estação do ano revelou que a densidade total no outono, primavera e verão não apresentou diferença com significância entre as estruturas de habitat, porém revelou diferença significativa entre as estações do ano (ANOVA: $P = 0,003$). Comparativamente, o perifíton na primavera apresentou os menores valores de DT ($\bar{X} = 5.10^4 \text{ ind.cm}^{-2}$), sendo em média duas vezes menor do que as demais estações do ano.

Com relação ao **biovolume total** das algas perifíticas (BT), somente no outono e na primavera foram detectadas diferenças significativas entre as estruturas de habitat (ANOVA: $P = <0,001$). Contudo, o biovolume na primavera apresentou diferença significativa pelo teste de Tukey apenas os pontos de *Utricularia foliosa* (Uf) e no outono apenas os pontos SM (Figura 7D). No outono os menores valores de BT foram encontrados nos pontos 4M e os maiores nos pontos SM. A correlação de Pearson entre BT e a cobertura de macrófitas foi negativa e significativa ($r = -0,82$, $P = 0,04$) e coeficiente de variação foi elevado ($CV = 60\%$). Na primavera, os valores de BT também tiveram alta variação entre as estruturas de habitat ($CV = 80\%$). Em média, perifíton no verão teve o maior biovolume, sendo a média de

1,9 a 2,7 vezes maiores do que nas outras estações do ano. Diferenças significativas do BT foram detectadas entre as estações do ano (ANOVA: $P = 0,008$).

Comparando o coeficiente de variação dos valores dos atributos estruturais do perifiton ao longo do ano nas diferentes estruturas de habitat, observou-se que, de modo geral, os pontos monoespecíficos (N e Uf) apresentaram os menores valores (Figura 8). Com relação à densidade e biovolume total os valores dos pontos 2M também apresentaram elevada variação.

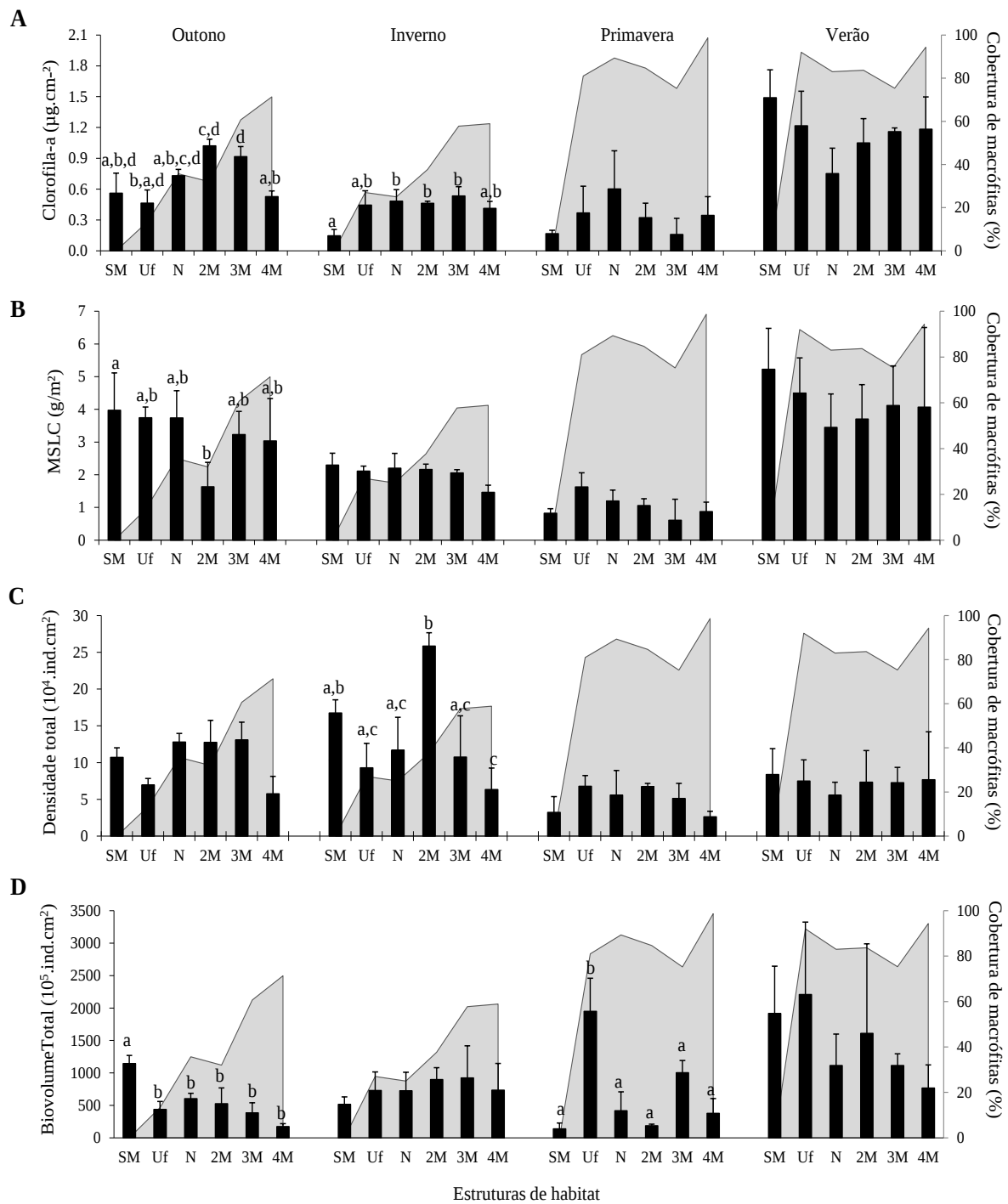


Figura 7. Variação sazonal dos valores médios de clorofila-a, massa seca livre de cinzas, densidade total e biovolume total ($n=3$; $\pm\text{DP}$) nas diferentes estruturas de habitat (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, Ny – *Nymphaea* spp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas). A área cinza representa a cobertura total de macrófitas. Estruturas de habitat marcadas com letras diferentes indicam diferença significativa pelo teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

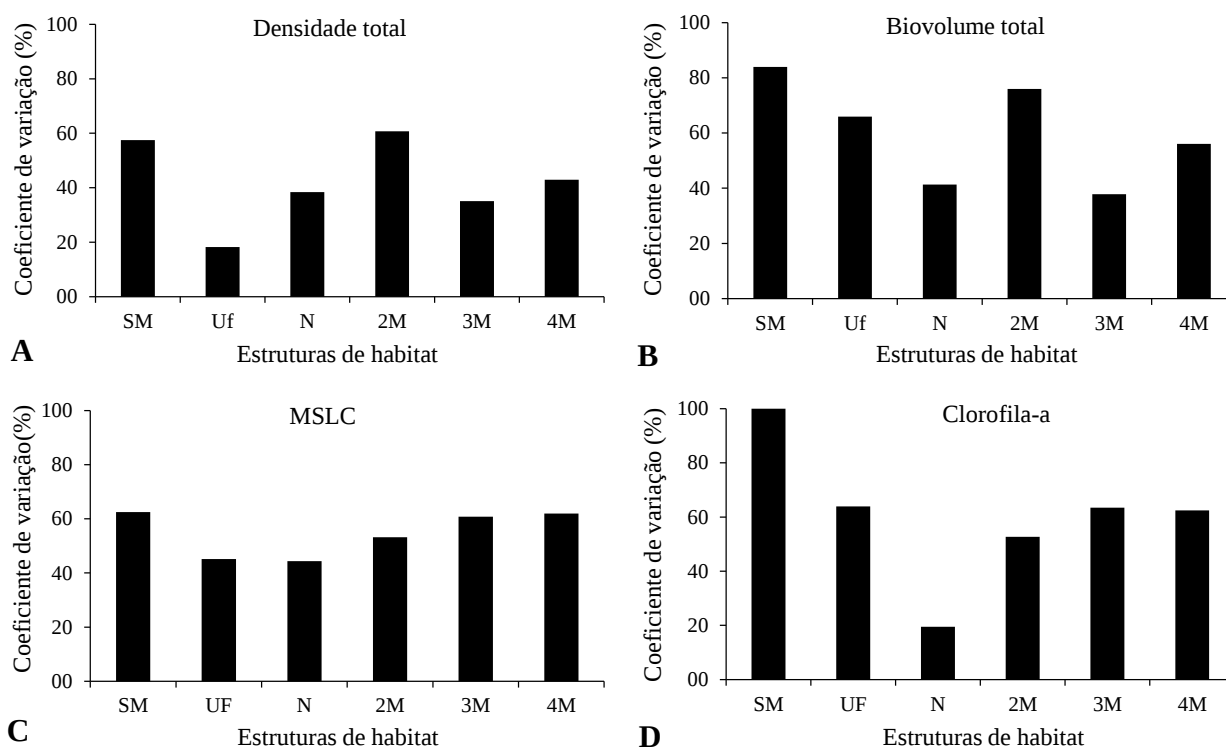


Figura 8. Coeficiente de variação dos atributos estruturais do perifíton em cada uma das diferentes estruturas de habitat (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, Ny – *Nymphaea* spp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas) ao longo das quatro estações do ano de estudo.

3.4.2. Diversidade, Equitatividade e Riqueza de espécies

A diversidade alfa e a equitatividade apresentou diferença significativa entre as estruturas de habitat apenas no outono e no inverno (Figura 9A-B; Anova: $P = <0,001$). No outono e no inverno ocorreram os menores valores de diversidade nos pontos de maior complexidade de habitat (3M e 4M; 2M apenas no inverno). A correlação entre a diversidade e a cobertura de macrófitas foi negativa e significativa no outono ($r = -0,95$, $P = 0,003$). A riqueza de espécies teve diferença significativa entre as estrutura de habitat somente no outono, tendo os pontos 4M os menores valores (Figura 9C).

Em média, o perifíton no verão apresentou a maior diversidade alfa ($\bar{X} = 3,8$) e equitatividade ($\bar{X} = 0,7$), tendo ambas as medidas diferença entre as estações do ano ($P < 0,001$). A diversidade no verão foi diferente das demais estações pelo teste de Tukey. O oposto foi observado na primavera, quando ocorreram os menores valores de diversidade ($\bar{X} = 2,4$) e riqueza de espécies ($\bar{X} = 27$). A riqueza de espécies apresentou valores médios muito

próximos no outono e verão ($\bar{X} = 45-50$) e o teste de Tukey detectou ausência de diferença significativa entre as estações.

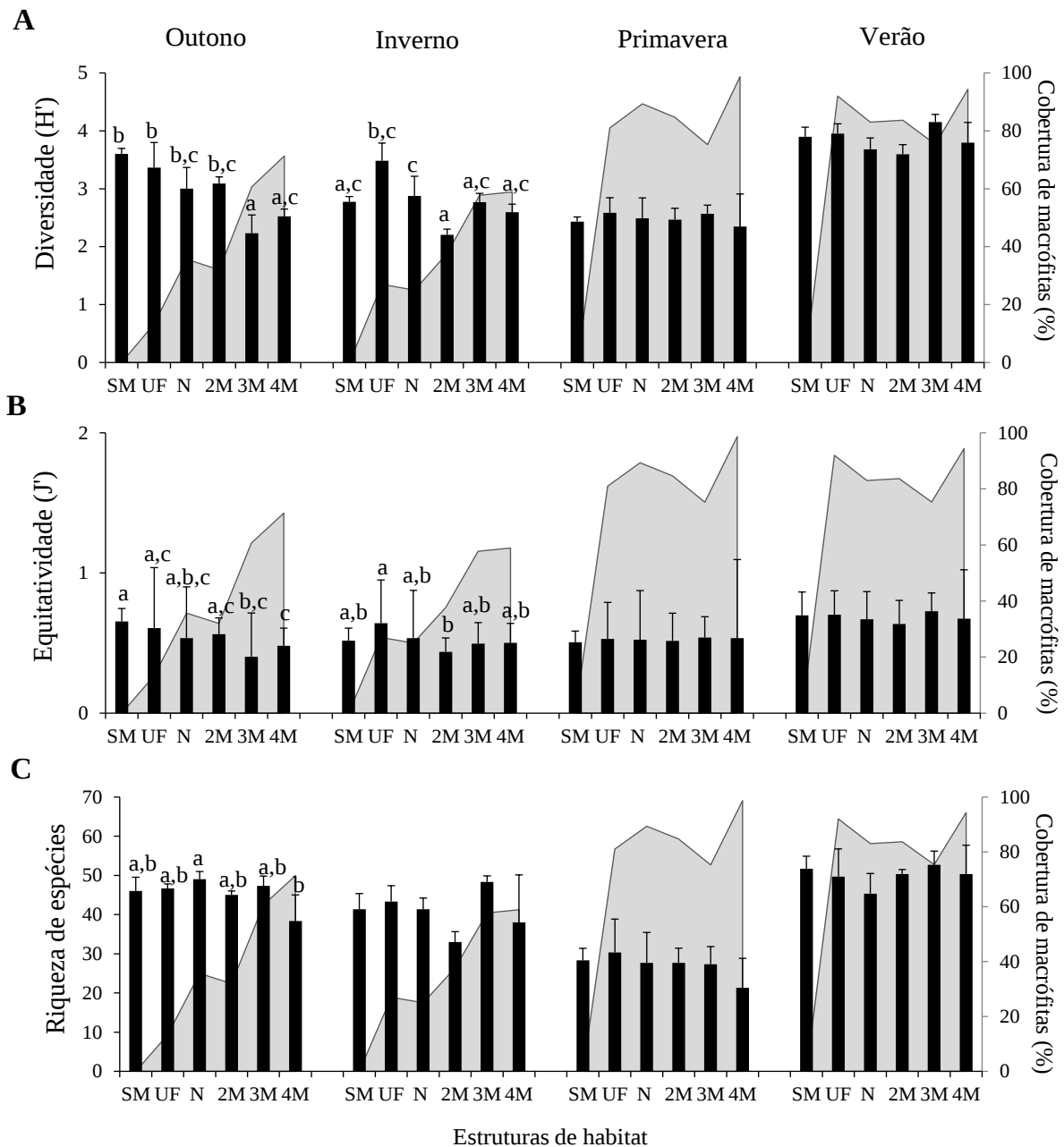


Figura 9. Variação sazonal da diversidade de Shannon (H'), equitatividade (J') e riqueza de espécies da comunidade de algas perifíticas ($n=3$, $\pm$ DP) nos pontos com diferentes estruturas de habitat (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, N – *Nymphaea* spp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas). A área cinza representa a cobertura total de macrófitas. Estruturas de habitat marcadas com letra diferentes indicam diferença significativa pelo teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

3.4.3. Principais espécies descritoras da comunidade perifítica

Com base na densidade de algas, verificou-se que no outono a *Chromulina elegans* Doflein foi a espécie mais abundante em todas as estruturas de habitat e dominante nos pontos com maior complexidade de habitat (3M: 68%; 4M: 59%). Em termos de biovolume, *Cosmarium margaritatum* (Lundell) Roy & Bisset (18 – 26%) e *Oscillatoria* spp. (17% e 19%) foram coabundantes na comunidade em praticamente em todas as estruturas de habitat. No inverno a crisofícea *Ochromonas danica* E.G. Pringsheim (10-23%) apareceu como abundante em todas as estruturas de habitat em biovolume e densidade, exceto nos pontos 4M onde *Chromulina elegans* foi mais abundante. Na primavera, *Chromulina elegans* (36-24%) e *Chromulina* sp. (49-36-2%) foram as espécies de maior densidade em todas as estruturas de habitat. Em biovolume, *Pleurotaenium simplicissimum* Grönblad foi dominante (77-55%) na maioria dos pontos, exceto nos pontos SM e 2M que apresentaram elevada abundância de *Stauroneis phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg (15-31%). No verão, período de maior biovolume algal, a espécie *Netrium* cf. *digitus* (Ehrenberg) Itzighson & Rothe apresentou dominância em praticamente todas as estruturas de habitat (67-51%), exceto nos pontos 4M, onde foi apenas abundante (39%).

3.4.4. Razão molar N:P e C:N do perifíton

De acordo com a razão estequiométrica N:P de Kahlert (1998), o perifíton foi limitado por fósforo em todas as estruturas de habitat e estações do ano (Figura 10A), porém os valores foram muito próximos ao limite ideal da razão na primavera e verão (18:1). No outono e no inverno a razão N:P foi menor nos pontos com maior complexidade de habitat (3M e 4M), indicando menor limitação por fósforo nestas estruturas de habitat. Apenas no outono a razão N:P apresentou diferença significativa entre as estrutura de habitat (ANOVA: $P = 0,04$), sendo os pontos N e 4M diferentes pelo teste de Tukey.

A razão C:N do perifíton evidenciou ausência de limitação por nitrogênio na maioria das estruturas de habitat em todas as estações do ano ($C:N < 158:18$) (Figura 10B). Apenas os pontos de *Nymphaea* spp. na primavera e de 2M no verão apresentaram leve limitação por nitrogênio ($C:N = < 9,4$), porém com valores muito próximos ao limite desta razão.

A relação entre a razão N:P do perifíton (variável dependente) e a razão N:P da água foi considerada linear, ou seja, a razão N:P do perifíton covariou com a razão N:P da água ($R^2 = 0,3177$), sendo a relação positiva e significativa ($r = 0,56$; $p = 0,003$) (Figura 11).

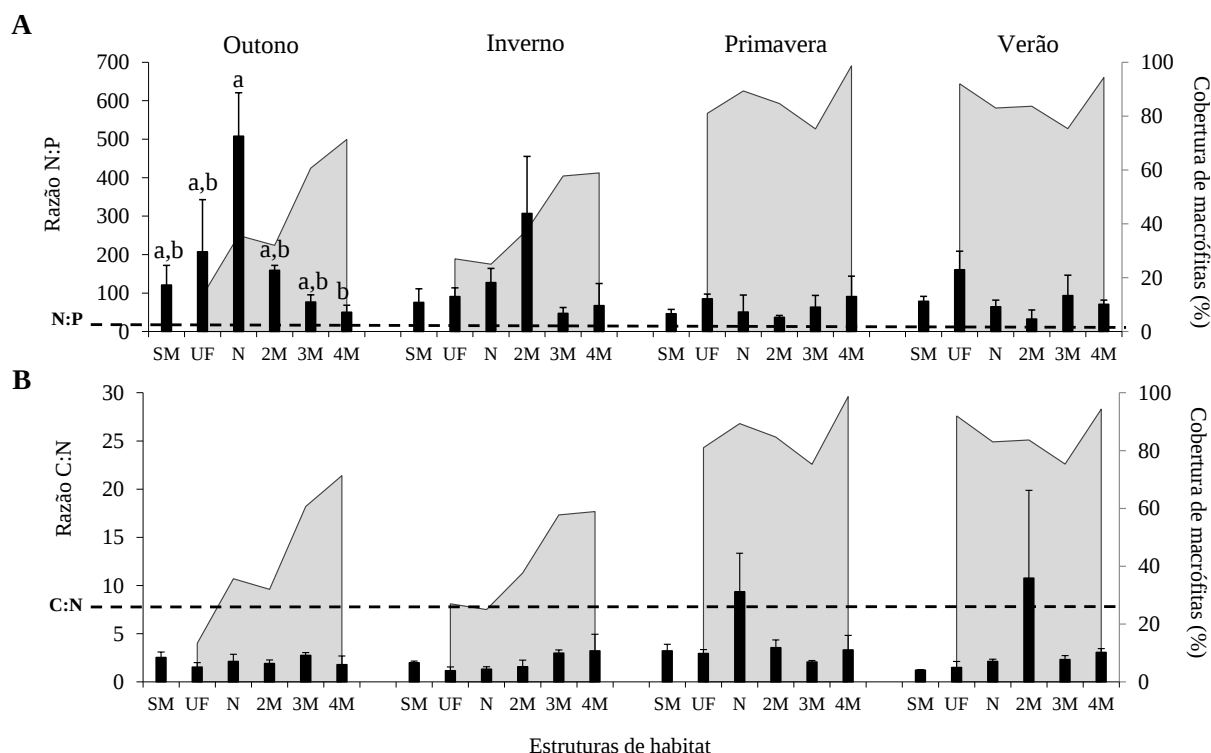


Figura 10. Variação sazonal dos valores médios da razão molar N:P e C:N do perifíton ($n=3, \pm$ DP) nas diferentes estruturas de habitat (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, N – *Nymphaea* spp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas). A linha tracejada indica o limiar da razão N:P (18:1) e da razão C:N (158:18) e a área em cinza representa de cobertura total de macrófitas. Estruturas de habitat marcadas com letras diferentes indicam diferença significativa pelo teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

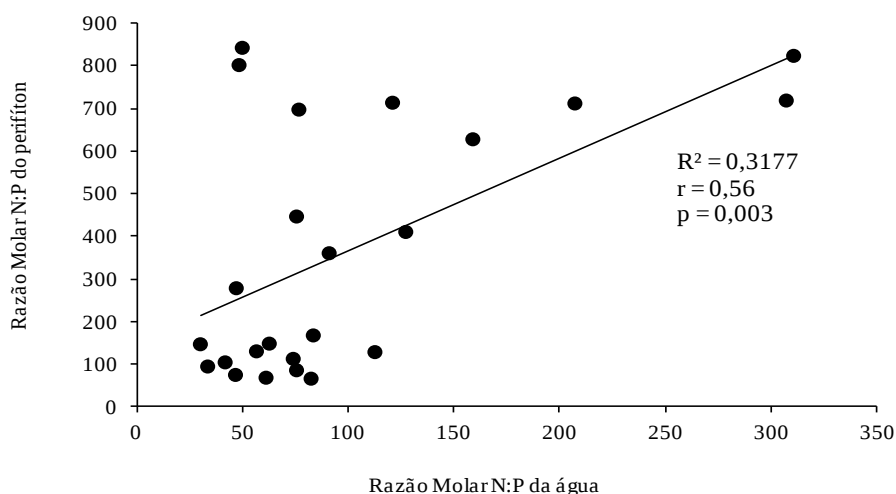


Figura 11. Diagrama de dispersão dos valores médios ($n=3$) da razão molar N:P do perifíton e a razão molar N:P da água nas diferentes estruturas de habitat ($n=24$). O símbolo r indica o coeficiente da correlação de Pearson e R^2 indica o coeficiente de determinação da regressão linear simples.

4. Discussão

No presente estudo a grande abundância de macrófitas aquáticas determinou grande quantidade e diversidade de habitats para a colonização do perifíton no Lago das Ninféias. A presença de diferentes espécies de macrófitas formou um mosaico de microambientes na zona litorânea, criando locais com maior e menor complexidade habitat. Neste cenário ambiental, os atributos estruturais mudaram com a variação da estrutura de habitat, revelando que a complexidade do habitat pode atuar sobre a organização da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial. Contudo, o grau de influência da estrutura do habitat foi dependente da variação sazonal das condições ambientais no reservatório.

A razão molar N:P do perifíton indicou que a estequiometria destes nutrientes esteve na faixa da limitação por fósforo em todas as estruturas de habitat, sendo, em média, altamente P-limitante no outono e inverno e próxima da faixa do ideal na primavera e verão. A razão C:N corroborou a ausência de limitação por nitrogênio no perifíton nas estruturas de habitat em todas as estações do ano. Esta resposta da comunidade coincidiu com os menores valores da razão N:P na água do reservatório na primavera e no verão devido às maiores concentrações de fósforo total dissolvido e ortofosfato e as menores de nitrato e amônio. Portanto, a razão N:P do perifíton covariou com a razão N:P da água, ambas indicando limitação por fósforo em todas as estações, porém a menor limitação ocorreu na primavera e verão. Estudos experimentais e observacionais, no mesmo reservatório, também reportaram limitação por P na comunidade perifítica (Fermino *et al.* 2011, Pellegrini & Ferragut 2012, Santos *et al.* 2013) e na água (Fonseca & Bicudo 2011). A alta limitação por fósforo encontrada no período seco (outono e inverno) favoreceu na comunidade perifítica a maior densidade de algas de menor biovolume, o que pode ser atribuído a eficiente absorção e reciclagem de nutrientes destas algas que possuem elevada razão superfície-volume e a metade da constante de saturação para absorção do fósforo do que as espécies maiores (Friebele *et al.* 1978). No outono e inverno, as principais descritoras em densidade foram *Chromulina elegans* e *Chromulina* sp. que além de pequenas também são flageladas, o que lhes confere vantagem de locomoção dentro da matriz perifítica em busca de recursos (Happey-Wood 1988, Ferragut & Bicudo 2011). Em estudo realizado na mesma área (PEFI-São Paulo), as espécies flageladas e ruderais, como *Chromulina elegans*, foram associadas a condição de limitação por fósforo (Ferragut & Bicudo 2010) e, às condições ambientais do período seco (Vercellino & Bicudo 2006). Por outro lado, no verão houve a maior disponibilidade de fósforo na água e a menor limitação por P no perifíton em substrato

artificial e o maior desenvolvimento do perifíton (biovolume, clorofila-a e massa orgânica) em todas as estruturas de habitat.

A estrutura do habitat apresentou influência sobre a estrutura da comunidade de algas perifíticas, contudo, o grau desta influência foi dependente da escala sazonal. As diferenças dos atributos estruturais da comunidade perifítica entre as estruturas de habitat ocorreram somente no outono e inverno (período seco), apesar das condições limnológicas no ecossistema estarem espacialmente muito similares. De modo geral, o menor desenvolvimento (biomassa, DT, BT) do perifíton foi observado nos pontos de maior complexidade de habitat (4M), principalmente no outono. A quantidade de matéria orgânica particulada nesta estação foi muito elevada devido ao visível processo de decomposição das macrófitas, além disso nos pontos 4M foram detectados os maiores valores de cobertura vegetal. Assim, o menor desenvolvimento do perifíton nessas estruturas de habitat deve-se muito provavelmente ao sombreamento. De acordo com Beyruth (1992), o impacto de macrófitas aquáticas no ambiente e nas relações bióticas aumenta com a diminuição da profundidade do corpo d'água, o que pode ter influenciado o baixo desenvolvimento das algas perifíticas, já que as menores profundidades foram encontradas nesses pontos independente da estação do ano. No inverno não houve um padrão na variação dos valores referentes aos atributos estruturais da comunidade. Nesta estação houve alta densidade de espécies de pequeno biovolume nos pontos 2M representadas principalmente por *Ochromonas danica* e *Chromulina elegans*, sendo coincidente com a alta limitação por fósforo. Este resultado pode ser associado a eficiência de tais espécies na assimilação do P (Sandgreen 1988).

Diferentemente, a estrutura de habitat apresentou pouca ou nenhuma influência sobre a estrutura da comunidade perifítica no verão, apesar das condições limnológicas no lago terem sido mais heterogêneas entre os bancos de macrófitas. Este resultado foi, muito provavelmente, associado à elevada cobertura de macrófitas em todos os pontos de amostragem, que de acordo com Kovalenko *et al.* (2012) funcionam como barreira física diminuindo a ação dos ventos e da chuva e, conseqüentemente, diminuindo processos de mistura da coluna d'água. Este fato foi relatado em estudo de longa duração (5 anos) no reservatório do presente estudo, isto é, o estudo mostrou que os períodos de estratificação na coluna d'água ocorreram no período chuvoso com abundância de macrófitas (Pereira 2013). Além disso, no verão também ocorreu a maior disponibilidade de luz (radiação subaquática e transparência) e do nutriente limitante (ortofosfato e fósforo total dissolvido) na água. Nestas condições ambientais, a comunidade perifítica apresentou elevada clorofila-a, massa orgânica

e biovolume algal, evidenciando a presença de algas com elevado biovolume na comunidade, como a dominância de *Netrium digitus* em todas as estruturas de habitat. As espécies grandes conseguem competir melhor em ambientes estáveis (McCormick 1996). As espécies de algas com elevado biovolume podem ter sido favorecidas pela maior disponibilidade de luz e fósforo (nutriente limitante), na forma assimilável pelas algas e pela menor interferência da ação da chuva e vento sobre a comunidade devido à alta cobertura vegetal. Estudos em nível mundial e regional também encontraram elevada biomassa algal sob condições de alta disponibilidade de fósforo e de luz (DeNicola *et al.* 2006, Hill & Fanta 2008, Borduqui & Ferragut 2012, Muramaki & Rodrigues 2009, Felisberto *et al.* 2011). Outro aspecto favorável ao maior desenvolvimento do perifíton no verão em todas as estruturas de habitat foi participação mais equitativa das macrófitas *Nymphaea* spp. e *Utricularia foliosa* em todos os bancos pluriespecíficos, aumentando a complexidade dos habitats. Isto, muito provavelmente, também favoreceu o aumento da diversidade na comunidade no verão, pois os habitats fisicamente complexos fornecem qualitativamente diferentes espaços para a vida do perifíton (Kovalenko *et al.* 2012). Esta diversidade de microhabitats aumenta o número de nichos e, pode aumentar a riqueza e a diversidade de espécies (Dean & Connell 1987; Bell *et al.* 1991), pois ambientes mais complexos podem conter mais recursos capazes de suportar um grande número de espécies (Mc Arthur 1972).

A primavera, assim como o verão, apresentou altas temperaturas, maior transparência da água e boa disponibilidade de fósforo e luz. Contudo, na primavera a cobertura das espécies de macrófitas nos pontos de amostragem não foi equitativa como no verão, pois houve predominância e alta cobertura de *Nymphaea* spp. (angiosperma enraizada de folhas flutuantes) nos pontos monoespecíficos e pluriespecíficos. A dominância de *Nymphaea* spp. e a menor participação de livre flutuante *U. foliosa* na primavera, certamente, aumentou o sombreamento sobre o perifíton. De acordo com Diaz-Oleart *et al.* (2007), as macrófitas flutuantes podem controlar a dinâmica do fitoplâncton através da variação na disponibilidade de luz. Em relação à comunidade perífita, Cattaneo *et al.* (1998) observaram que o desenvolvimento da biomassa perífita foi fortemente influenciado por diferentes intensidades de luz em diferentes substratos. Desta forma, a atenuação da luz nos densos bancos de *Nymphaea* spp., principalmente devido sua morfologia, desempenha papel fundamental na redução da biomassa fotossintética e, conseqüentemente, na redução da densidade, biovolume, diversidade e riqueza das espécies.

Comparando a variação dos valores dos atributos estruturais nas diferentes estruturas de habitat ao longo do ano de estudo, constatou-se que a estrutura de habitat sem macrófitas

apresentou a maior variabilidade estrutural da comunidade de algas perifíticas. De acordo com Jones *et al.* (1994), as macrófitas aquáticas funcionam como engenheiros biológicos nos ecossistemas aquáticos, pois reduzem a velocidade do fluxo e diminui a influência de ventos e chuva, proporcionando maior número de habitats e refúgio para microrganismos, invertebrados e peixes (Taniguchi & Tokeshi 2004, Thomaz *et al.* 2008, Kovalenko *et al.* 2012). Com isso, os habitats complexos podem aumentar a estabilidade e persistência da comunidade, podendo reduzir a intensidade das perturbações para a população (Floater 2001).

As macrófitas formaram uma complexa estrutura de habitat para a comunidade perifítica. Além da estrutura do habitat, as macrófitas podem atuar sobre os dois principais recursos para o desenvolvimento do perifíton, a luz e os nutrientes. Fisicamente, as macrófitas podem atuar sobre a disponibilidade de luz para o perifíton, pois contribuíram para o aumento (primavera e verão) ou diminuição (outono e inverno) da transparência da água e penetração da luz. As macrófitas podem atuar sobre a disponibilidade de luz para o perifíton pelo bloqueio da ressuspensão do sedimento, pela elevada cobertura vegetal, pelo aumento da turbidez nos períodos de decomposição e, ainda, dependendo da forma biológica a atenuação da luz pode ser muito acentuada (Diaz-Oleart *et al.* 2007). Quimicamente, as macrófitas podem fornecer nutrientes para o perifíton por meio da decomposição, excreção e senescência e, especialmente, as espécies enraizadas podem fornecer o fósforo devido ao bombeamento do sedimento para coluna d'água (Wetzel 1993). Portanto, o efeito sinérgico da estrutura física do habitat e das alterações ambientais que as macrófitas podem acarretar à comunidade perifítica não pode ser desconsiderado.

Com base nos resultados, pode-se concluir que a complexidade do habitat gerada por macrófitas aquáticas teve influência sobre a maioria dos atributos estruturais da comunidade de algas perifíticas. Esta influência sobre o perifíton foi observada somente no outono e no inverno, quando o perfil horizontal das variáveis limnológicas no reservatório foi mais homogêneo devido à pouca ou nenhuma diferença significativa entre as estruturas de habitat, principalmente nutrientes. Logo, muito provavelmente a estrutura física do habitat apresentou maior peso na organização da comunidade perifítica. Comparando as estruturas de habitat no reservatório em escala sazonal, constatou-se que o reservatório no verão apresentou a maior complexidade de habitat decorrente da alta cobertura vegetal, redução da dominância de ninféias, distribuição mais equitativa das diferentes espécies de macrófitas nos habitats e elevada participação de *Utricularia foliosa*. Este cenário juntamente com a maior transparência da água e maior disponibilidade de fósforo resultou no maior desenvolvimento

do perifíton e na maior diversidade algal em todas as estruturas de habitat. Desta forma, o presente estudo evidenciou que a estrutura do habitat pode influenciar o desenvolvimento e organização da comunidade de algas perifíticas e, portanto, não pode ser ignorada nos estudos que buscam identificar os fatores que direcionam as mudanças estruturais no perifíton.

Referências Bibliográficas

- APHA, AWWA & WEF** 2005. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. 21st ed. American Public Health Association, Washington, DC.
- Bell, S.S., Maccony, E.R. & Msuhinsky, H.R.** 1991. Habitat structure: the physical arrangement of objects in space. *The Journal of Ecology* 79:558-558.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L.** 2006. Ecology: From Individuals to Ecosystems. 4th Ed. Blackwell Publishing, Oxford.
- Beyruth, Z.** 1992. Macrófitas aquáticas de um lago marginal ao rio Embu-mirim, São Paulo, Brasil. *Revista de Saúde pública, São Paulo* 26: 272-82.
- Bicudo, D.C.** 1990. Considerações sobre metodologias de contagem de algas do perifíton. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3: 459 - 475.
- Bicudo, D.C., Forti, M.C. & Bicudo, C.E.M.** 2002. Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI): unidade de conservação que resiste à urbanização de São Paulo. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo.
- Biggs, B.J.F., Stevenson R.J. & Lowe R.L.** 1998. A habitat matrix conceptual modes for stream periphyton. *Archiv für Hydrobiologie* 143: 21–56.
- Borduqui, M. & Ferragut, C.** 2012. Controlling factors of successional periphytic algae in tropical hypereutrophic reservoir. *Hydrobiologia* 683: 109-122.
- Brown, B.L.** 2007. Habitat heterogeneity and disturbance influence patterns of community temporal variability in a small temperate stream. *Hydrobiologia* 586: 93-106.
- Burks, R.L., Mulderij, G., Gross, E., Jones, J.I., Jacobsen, L., Jeppesen, E. & Van Donk, E.** 2006. Center stage: the crucial role of macrophytes in regulating trophic interactions in shallow lake wetlands. *In*: R. Bobbink, B. Beltman, J.T.A. Verhoeven & D.F. Whigham (eds.). *Wetlands: Functioning, Biodiversity Conservation, and Restoration*. Springer, Berlin, pp. 37-59.
- Burkholder, J.M.** 1996. Interaction 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 - 298.
- Cattaneo, A. & Amireault, M.C.** 1992. How artificial is artificial substrata for periphyton? *Journal of the 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.
- Conti, J.B. & Furlan, S.A.** 2003. Geoecologia: o clima, os solos e a biota. *In*: J.L.S. Ross (ed.). Geografia do Brasil. EDUSP, São Paulo, pp. 67-237.
- Dean, R.L. & Connell, J.H.** 1987. Marine invertebrates in algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 107: 249-273.
- Denicola, D.M., Eyto, E., Wemaere, A. & Irvine, K.** 2006. Periphyton response to nutrient addition in 3 lakes of different benthic productivity. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 616-631.
- 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-vellaneda, M.** 2007. Periphyton and phytoplankton associated with the tropical carnivorous plant *Utricularia foliosa*. *Aquatic Botany* 87: 285-291.
- Dodds, W.K.** 2003. The misuse of soluble reactive phosphorus and inorganic nitrogen to indicate nutrient status of surface waters. *Journal of the North American Benthological Society* 22: 171-181.
- Downes, B.J., Lake, P.S., Schreiber, E.S.G. & Glaister, A.** 1998. Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony, upland stream. *Ecological Monographs* 68: 237-257.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.H., Soto, D., Stiassny, M.L.J. & Sullivan, C.A.** 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Review* 81: 163-182.
- Erhard, D. & Gross, E.M.** 2006. Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttalli* 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.
- Eppley, R.W. & Thomas, W.H.** 1969. Comparison of half-saturation constants for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton. *Journal of Phycology* 5: 375-379.

- Eriksson, B.K., Rubach, A. & Hillebrand, H.** 2006. Biotic habitat complexity controls species diversity and nutrient effects on net biomass production. *Ecology* 87: 246–254.
- Esteves, F.A.** 1998. Fundamentos de limnologia. Interciência. 2ª ed., Rio de Janeiro, pp. 602.
- Felisberto, S.A., Leandrini, J.A., Rodrigues, L.** 2011. Effects of nutrients enrichment on algal communities: an experimental in mesocosms approach. *Acta Limnologica Brasiliensia* 23: 128-137.
- 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, A.J., Reis, L.A.M. & Carvalho, A.** 2002. Caracterização do meio físico. *In*: D.C. Bicudo, M.C. Forti & C.E.M. Bicudo (eds.). Parque Estadual das Fontes do Ipiranga: unidade de conservação que resiste à urbanização de São Paulo. Secretaria do Meio Ambiente de São Paulo, São Paulo, pp. 49-62.
- Ferragut, C. & Bicudo, D.C.** 2010. Periphytic algal community adaptive strategies in N and P enriched experiments in a tropical oligotrophic reservoir. *Hydrobiologia* 646: 295-309.
- Ferragut, C. & Bicudo, D.C.** 2011. Effect of N and P enrichment on periphytic algal community succession in a tropical oligotrophic reservoir. *Limnology* 13: 131-141.
- Floater, G.J.** 2001. Habitat complexity, spatial interference, and ‘minimum risk distribution’: a framework for population stability. *Ecological Monographs* 71: 447-468.
- Fonseca B.M., Bicudo C.M.** 2011. Phytoplankton seasonal and vertical variations in a tropical shallow reservoir with abundant macrophytes (Ninféias Pond, Brazil). *Hydrobiologia* 665: 229-245.
- Fonseca, B.M., Ferragut, C., Tucci, A., Crossetti, L.O., Ferrari, F., Bicudo, D.C. & Bicudo, C.E.M.** 2014. Biovolume de cianobactérias e algas de reservatórios tropicais do Brasil com diferentes estados tróficos. *Hoehnea* 41(1): 9-30.
- Friebele, E.S., Correll, D.L. & Faust, M.A.** 1978. Relationship between phytoplankton cell size and the rate of orthophosphate uptake: in situ observations of an estuarine population. *Marine Biology* 45: 39-52.

- Frost, P.C., Hillebrand, H. & Kahlert, M.** 2005. Low algal carbon content and its effect on the C:P stoichiometry of periphyton. *Freshwater Biology* 50: 1800-1807.
- 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.
- Gorman, O.T. & Karr, J.R.** 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology* 59:507-515.
- Happey-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.
- Hill, W.R. & Fanta, S.E.** 2008. Phosphorus and light colimit periphyton growth at subsaturating irradiances. *Freshwater Biology* 53: 215-225.
- 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.
- Irgang, B.E., Pedralli, G. & Waechter, J.I.** 1984. Macrófitos aquáticos da Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul, Brasil. *Roessleria, Porto Alegre* 6: 395-404.
- Jenkins G.P., May H.M.A., Wheatley M.J., Holloway M.G.** 1997. Comparison of fish assemblages associated with seagrass and adjacent unvegetated habitats of Port Philip Bay and Corner Inlet. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44:569–588.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M.** 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- 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.
- Kahlert, M.** 1998. C:N:P ratios of freshwater benthic algae. *Archiv für Hydrobiologie. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 51: 104 – 114.
- Kawata, K. & Agawa, A.** 1999. Perceptual scales of spatial heterogeneity of periphyton for freshwater snails. *Ecology Letters* 2: 210-214.

- Kovalenko, K.E, Thomaz, S.M. & Warfe, D.M.** 2012. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685: 1-17.
- 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.
- Liboriussen, L. & Jeppesen, E.** 2009. Periphyton biomass, potential production and respiration in a shallow lake during winter and spring. *Hydrobiologia* 632: 201-210.
- 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.
- MacArthur, R.H.** 1972. *Geographical Ecology*. New York: Harper & Row.
- Mackeret, 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*. Oxford, Blackwell Science, 256p.
- Marker, A.F.H., Nusch, H., Rai, H. & Riemann, B.** 1980. The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standardization of methods: conclusion and recommendations. *Archiv für Hydrobiologie* 14:91-106.
- McCormick, P.V.** 1996. Resource competition and species coexistence in freshwater benthic algal assemblages. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.). *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp. 229-252.
- McCoy, E.D. & Bell, S.S.** 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. *In*: S.S. Bell, E.D. McCoy & H.R. Mushinsky (eds.). *Habitat Structure The physical arrangement of objects in space*. London: Chapman & Hall. pp. 3-27.
- McCune, B. & Mefford, M.J.** 2011. *PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data*. Version 6.0. MjM Software: Gleneden Beach, OR.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., De Mello, F.T., Clemente, J.M., Jensen, E., Lauridsen, T.L. & Jeppesen, E.** 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator

avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology* 52(6): 1009-1021.

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 biomass to stream substratum topography. *Journal of Phycology* 43: 449-460.

Odum, E.P. 1988. *Ecologia*. Rio de Janeiro, Guanabara, pp. 434.

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.

Padial, A.A., Thomaz, S.M. & Agostinho, A.A. 2009. Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia* 624: 161-170.

Palmer, M.A. & Poff, N.L. 1997. The influence of environmental heterogeneity on patterns and processes in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 16:169-173.

Pellegrini, B.G. & Ferragut, C. 2012. Variação sazonal e sucessional da comunidade de algas perifíticas em substrato natural em um reservatório mesotrófico tropical. *Acta Botânica Brasilica* 26:807-818.

Pereira, S.J. 2013. Estrutura e dinâmica da comunidade fitoplanctônica no Período de cinco anos em ambiente mesotrófico (Lago das Ninfeias), parque estadual das fontes do ipiranga, São Paulo. Tese de doutorado, UNESP, Rio Claro.

Petry, P., Bayley, P.B. & Markle, D.F. 2003. Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology* 63:547-579.

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

- Reynolds, C.S. & Davies, P.S.** 2001. Sources and bioavailability of phosphorus fractions in freshwaters: a British perspective. *Biology Review* 76: 27-64.
- Sandgreen, C.D.** 1988. The ecology of chrysophyte flagellates: their growth and perennation strategies as freshwater phytoplankton. *In: C.D. Sandgreen (ed.). Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton.* Cambridge, Cambridge University Press, pp. 9-104.
- Sand-Jensen, K. & Borum, J.** 1991. Interactions among phytoplankton periphyton and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany* 41: 137-175.
- Santos, T.R., Ferragut, C. & Bicudo, C.E.M.** 2013. Does macrophyte architecture influence periphyton? Relationships among *Utricularia foliosa*, periphyton assemblage structure and its nutrient (C, N, P) status. *Hidrobiologia* 714: 71-83.
- Santos, P.M. & Funari, F.L.** 2002. Clima local. *In: D.C. Bicudo, M.C. Forti, & C.E.M. Bicudo (eds.). Parque Estadual das Fontes do Ipiranga: uma reserva biológica na cidade de São Paulo, São Paulo. Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, pp.29-48.*
- Sartory, D.P. & Grobbelaar, J.U.** 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia* 114: 177-187.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F., Berman, T. & McCarthy, J.J.** 1982. Differences in nitrate and ammonia uptake components of a phytoplankton population. *Journal of Plankton Research* 4: 961-965.
- Solorzano, L.** 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenylhypochlorite method. *Limnology and Oceanography* 14: 799-801.
- Stephen, D., Moss, B. & Phillips, G.** 1998. The relative importance of top-down and bottom-up control of phytoplankton in a shallow macrophyte-dominated lake. *Freshwater Biology* 39: 699-713.
- Stevenson, R.J.** 1997. Scale-dependent determinants and consequences of benthic algal heterogeneity. *Journal of the 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.

- Sun, J. & Liu, D.** 2003. Geometrics models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331-1346.
- Taniguchi, H., Nakano, S. & Tokeshi, M.** 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48: 718-728.
- Taniguchi, H. & Tokeshi, M.** 2004. Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshwater Biology* 49: 1164-1178.
- Theel, H.J., Dibble, E.D. & Madsen, J.D.** 2008. Differential influence of a monotypic and diverse native aquatic plant bed on a macroinvertebrate assemblage; an experimental implication of exotic plant induced habitat. *Hydrobiologia*, 600: 77-87.
- Thomaz, S.M., Pagioro, T.A., Bini, L.M., Roberto, M.C. & Rocha, R.R.A.** 2004. Limnological characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. *In*: S.M .Thomaz, A.A. Agostinho & N.S. Hahn (eds). *The Upper Paraná River and its floodplain: Physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers: Leiden pp.75-102.
- 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.
- Thorp, J.H., Thoms, M.C., Delong, M.D.** 2006. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research & Applications* 22: 123-147.
- Tokeshi, M. & Arakaki, S.** 2012. Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685: 27- 47.
- 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. *Scientific World Jorنال* 12: 1449-68.
- 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.

- Vono, V. & Barbosa, A.R.** 2001. Habitats and littoral zone fish community structure of two natural lakes in southeast Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 61: 371-379.
- Wetzel, R.G.** 1993. *Limnologia*. Fundação Calouste Gulbenkian. Lisboa.
- Wetzel, R.G.** 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. 3ed. Academic Press. San Diego.
- Williams P.H., Margules, C.R. & Hilbert, D.W.** 2002. Data requirements and data sources for biodiversity priority area selection. *Journal of Biosciences* 27: 327–338.
- 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.

Capítulo 2

Grupos morfológicos, composição e diversidade de espécies da comunidade de algas perifíticas associados a diferentes graus de complexidade de habitat

Resumo - A complexidade do habitat é um fator determinante para a distribuição, estrutura e funcionamento da comunidade perifítica, pois tem forte influência sobre o estabelecimento dos organismos, disponibilidade de recursos e refúgios. Para entender a relação entre a estrutura de habitat e a estrutura da comunidade perifítica avaliou-se sazonalmente a composição de espécies e grupos morfológicos das algas em pontos com diferentes tipos de complexidade de habitat (Lago das Ninféias - São Paulo, PEFI). Este estudo investigou a hipótese de que a organização das assembleias algais e dos grupos morfológicos no perifíton varia com a complexidade de habitat e sazonalidade. Lâminas de vidro foram utilizadas como substrato para colonização e o tempo de colonização foi de 30 dias. A comunidade perifítica foi avaliada em seis tipos de estrutura de habitat (n=3), os quais foram determinados após a identificação e classificação das espécies de macrófitas. A amostragem foi randômica estratificada. A estrutura da comunidade de algas perifíticas foi analisada através da composição, biovolume e densidade de espécies e de classes taxonômicas, estratégias de vida, diversidade de espécies e de grupos morfológicos e espécies descritoras. No outono e inverno ocorreram diferenças significativas na estrutura da comunidade de algas entre as estruturas de habitat. Em média, o perifíton nestas estações apresentou baixa diversidade e abundância de espécies unicelulares, nanoperifíticas e flageladas e elevada densidade de Chrysophyceae. O perifíton no verão foi caracterizado pela elevada biomassa, densidade de algas microperifíticas e de Zygnemaphyceae e alta diversidade de espécies e de grupos morfológicos. Na primavera, o perifíton apresentou baixa diversidade e dominância de Chrysophyceae e de nanoperifíton. Concluiu-se que a variação da estrutura do habitat assumiu importante papel na fisionomia, organização das assembleias algais e representatividade dos grupos morfológicos na comunidade de algas perifíticas.

Palavras-chave: estrutura de habitat, estratégias adaptativas, espécies descritoras, diversidade

1. Introdução

As algas constituem-se, normalmente, nos componentes mais abundantes do perifíton, apresentando elevada diversidade de espécies e grande importância para a produção primária dos ecossistemas aquáticos (Vadeboncouer & Steinman 2002), particularmente nas zonas litorâneas dos ambientes rasos, onde consistem na principal fonte de matéria orgânica (Wetzel 1993, 1996). Assim, torna-se evidente a importância da comunidade perifítica na cadeia alimentar, podendo afetar o crescimento, o desenvolvimento, a sobrevivência e a reprodução de muitos organismos (Campeau *et al.* 1994). Porém, as taxas de produção primária das algas do perifíton dependem de diversos fatores ambientais, dentre eles a estrutura do habitat (Taniguchi & Tokeshi 2004). Sabe-se que a estrutura do habitat tem forte influência sobre o estabelecimento dos organismos, a disponibilidade de recursos e refúgios e as interações entre os mesmos (Kovalenko *et al.* 2012, Tokeshi & Arakaki 2012). Portanto, os estudos que abordam o conhecimento sobre a influência da estrutura do habitat sobre a base da cadeia trófica, como as algas, pode aumentar o entendimento do funcionamento dos ecossistemas lênticos tropicais.

A análise das comunidades biológicas por meio dos grupos funcionais pode facilitar a compreensão e a comparação das comunidades que são complexas em termos do grande número de espécies (Carrick *et al.* 1988, Reynolds *et al.* 2002), como é o caso da comunidade de algas perifíticas. Em geral, a estrutura do habitat pode impor pressões seletivas para os organismos, causando a evolução das estratégias adaptativas semelhantes entre os membros das guildas (Carrick *et al.* 1988). Nesse sentido, a diversidade dos grupos morfológicos baseado nas estratégias adaptativas é fortemente influenciada pelas características do habitats disponíveis.

Nos ecossistemas tropicais, inúmeros estudos evidenciaram que a estrutura da comunidade de algas perifíticas varia fortemente em escala sazonal, sendo a disponibilidade de luz e nutrientes os principais fatores determinantes (ex. Borduqui *et al.* 2008, Borduqui 2011, Moschini-Carlos *et al.* 2000, Vercellino & Bicudo 2006). Contudo, em escala espacial a variação estrutural da comunidade é pobremente compreendida, particularmente em relação à estrutura do habitat. Apesar da estrutura de habitat ser considerada um fator determinante da organização da comunidade de algas perifíticas (Kovalenko *et al.* 2012, Tokeshi & Arakaki 2012), as investigações ainda não identificaram se variação na estrutura de habitat, como o aumento da complexidade, pode determinar a presença e a organização de assembleias e guildas de algas perifíticas. O aumento da complexidade de habitat tem sido associado ao aumento da riqueza de espécies nas comunidades biológicas, como

consequência do aumento do número de micro-habitats ou nichos potenciais para a colonização de diferentes espécies (Downing 1991, Kovalenko *et al.* 2012). Esta relação foi observada nas comunidades de peixes, macroinvertebrados, invertebrados bentônicos e zooplâncton (Padial *et al.* 2009, Brown 2007, Taniguchi & Tokeshi 2004, Thomaz *et al.* 2008, Meerhoff *et al.* 2007), mas esta relação é ainda desconhecida na comunidade de algas perifíticas. Portanto, desconhecemos os efeitos da complexidade de habitat sobre a base da cadeia trófica na região litorânea. Ao afetar grupos de organismos aquáticos de formas diferentes, os efeitos dos habitats complexos podem-se propagar a vários níveis bióticos (Thomaz & Cunha 2010) e, considerando, que a diversidade de espécies está diretamente relacionada à produtividade e à estabilidade dos ecossistemas aquáticos, entender o papel da complexidade de habitat sobre a comunidade perifítica é fundamental para manutenção e funcionamento dos mesmos (Engelhardt & Ritchie 2002, Loreau *et al.* 2002).

Para entender melhor a relação entre a estrutura de habitat e a estrutura da comunidade perifítica realizou-se uma avaliação sazonal da **composição de espécies e grupos morfológicos baseado em estratégias adaptativas** em pontos com diferentes tipos de complexidade de habitat, a qual foi promovida pela riqueza, forma de vida e arquitetura das macrófitas. Este estudo investigou a hipótese de que a organização das **assembleias algais** e dos **grupos morfológicos** no perifíton varia com os fatores **complexidade de habitat** (estrutura de habitat) e **sazonalidade** (variação sazonal dos fatores ambientais). Acredita-se que a variação da diversidade de **grupos morfológicos** e de **espécies** pode ser explicada pela complexidade de habitat em reservatório tropical raso.

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

A área de estudo encontra-se descrita no capítulo 1.

2.2. Delineamento amostral

O delineamento amostral encontra-se descrito no capítulo 1.

2.3. Variáveis físicas, químicas e biológicas

As variáveis físicas, químicas e biológicas da água analisadas em cada estação do ano de estudo encontram-se descritas no capítulo 1 do presente estudo.

2.4. Atributos estruturais da comunidade de algas perifíticas

Para análise quantitativa das algas perifíticas, após o material perifítico ser removido do substrato (auxílio da raspagem e água destilada), as amostras foram fixadas com lugol acético e mantidas no escuro até o momento da análise. A contagem foi feita em microscópio invertido Zeiss Axiovert, seguindo o método de Utermöhl (1958) e o tempo de sedimentação seguiu Lund *et al.* (1958). A contagem foi realizada em transectos conforme sugerido por Bicudo *et al.* (1990) e o limite de contagem foi estabelecido pela curva de rarefação de espécies e pela contagem mínima de 100 indivíduos da espécie mais abundante.

Para o estudo qualitativo, as amostras foram fixadas em solução de formalina a 4% e analisadas sob o microscópio óptico Zeiss Axioskop. O sistema de classificação adotado para classes e ordens foi o de Van den Hoek *et al.* (1997) e para o nível de espécies utilizou-se Starmach (1985) para espécies da classe Chrysophyceae e literatura regional especializada para as outras (Sormus & Bicudo 1994, Azevedo *et al.* 1996, Bicudo 1996, Bicudo *et al.* 1998, Bicudo *et al.* 1999, Bicudo *et al.* 2003, Araújo 2006, Ferragut *et al.* 2005, Tucci *et al.* 2006, Godinho *et al.* 2010). Para a identificação das diatomáceas foram preparadas lâminas permanentes cuja oxidação e preparo seguiram Batarbee (1986).

Foram consideradas dominantes as espécies com biovolume ou densidade superior a 50% do total da amostra e abundantes as espécies com biovolume ou densidade superior a média das populações de cada amostra. Foram consideradas descritoras as espécies com biovolume ou densidade média maior ou igual a 10% do total da amostra.

Para medida da estrutura da comunidade foi utilizado o índice de diversidade de Shannon (bits ind⁻¹) (Magurran 2004).

No presente estudo realizou-se a classificação de grupos morfológicos com base nas estratégias adaptativas das espécies de algas perifíticas em relação às formas de vida, de aderência ao substrato e tamanho celular (Tabela 1). Em termos de forma de vida, as algas foram classificadas de acordo com o tipo de talo em coloniais, flageladas, filamentosas e unicelulares (Graham & Wilcox 2000). As algas sem estrutura de locomoção e com alguma estrutura de fixação foram classificadas como firmemente aderidas e as algas com algum mecanismo de locomoção ou nenhuma estrutura de fixação foram classificadas como frouxamente aderidas (Sládecková & Sládecek 1964, 1977). Em relação às classes de tamanho, as algas foram classificadas em nanoperifíton (2-20µm), microperifíton (20-200µm) e mesoperifíton (200µm - 2mm), seguindo critério usado para o fitoplâncton (Sieburth *et al.* 1978).

Para a avaliação da diversidade das estratégias adaptativas classificadas em grupos morfológicos foi aplicado o índice de Shannon (Magurran 2004) a partir da densidade de espécies dos grupos morfológicos formados pelas estratégias adaptativas de formas de vida, aderência ao substrato e tamanho celular. Os grupos morfológicos propostos estão sumarizados na tabela 1.

Tabela 1. Classificação de grupos morfológicos baseados nas estratégias adaptativas das espécies de algas perifíticas em relação às formas de vida, de aderência ao substrato e tamanho celular.

Grupos morfológicos	Código
Colonial cenobial microperifítica	CCM
Colonial cenobial nanoperifítica	CCN
Colonial flagelada nanoperifítica	CFN
Colonial não flagelado microperifítica	CNFM
Colonial não flagelado nanoperifítica	CNFN
Filamento emaranhado microperifítico	FEM
Filamento emaranhado mesoperifítico	FEMS
Filamento livre microperifítica	FLM
Unicelular disco mucilaginoso microperifítica	UDMM
Unicelular disco mucilaginoso nanoperifítica	UDMN
Unicelular mucilaginoso mesoperifítica	UMMS
Unicelular mucilaginoso microperifítica	UMM
Unicelular mucilaginoso nanoperifítica	UMN
Unicelular móvel com flagelo microperifítica	UFM
Unicelular móvel com flagelo nanoperifítica	UFN
Unicelular não móvel microperifítica	UNMM
Unicelular não móvel nanoperifítica	UNMN
Unicelular móvel sem flagelo microperifítica	USFM
Unicelular móvel sem flagelo nanoperifítica	USFN
Unicelular pediculada microperifítica	UPM

2.5. Tratamento dos dados

Para a análise descritiva dos dados usou-se a média aritmética como medida da tendência central e calculou-se o desvio padrão para medir o grau de dispersão destes dados. Para a análise inferencial aplicou-se a análise de variância ANOVA – 1 fator para a comparação das variáveis analisadas entre as diferentes estruturas de habitat em cada uma das estações do ano, bem como para a comparação dos dados entre as estações do ano. Para comparação múltipla das médias e determinação da diferença mínima significativa foi utilizado o teste de comparação múltipla de Tukey e nível de significância de 0,05.

A similaridade entre os pontos de amostragem em relação à composição de espécies da comunidade de algas perifíticas nos diferentes tipos de complexidade de habitat e estações do ano foi determinada pela análise de agrupamento, a qual foi processada a partir da matriz de densidade de espécies e distância de Bray-Curtis (Hammer *et al.* 2001 – PAST 2.13). A avaliação conjunta da densidade das espécies descritoras da comunidade de algas perifíticas e das variáveis ambientais foi realizada pela Análise de Correspondência Canônica (CCA), bem como da densidade de grupos morfológicos e variáveis ambientais. Estas análises foram feitas a partir da matriz de covariância e dados transformados por amplitude de variação dos dados (ranging: $[(X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})]$). A significância dos eixos canônicos para relação espécie-ambiente foi avaliada pelo Teste Monte Carlo (999 permutações; $p \leq 0,05$). As variáveis ambientais foram selecionadas com base na PCA das variáveis abióticas e as espécies selecionadas foram aquelas com densidade média acima 1% da densidade total em cada estrutura de habitat e estação do ano. As análises multivariadas foram processadas no programa PC-ORD 6.0 (McCune & Mefford 2011).

3. Resultados

3.1. Variáveis abióticas

Os resultados das variáveis abióticas encontram-se descritas no capítulo 1 do presente estudo (Tabela 2, Figuras 3 e 4).

3.2. Estrutura de habitat: macrófitas aquáticas

Os resultados da cobertura total e da cobertura das espécies de macrófitas aquáticas em cada parcela encontram-se descritos no capítulo 1 do presente estudo (ver Figura 6).

3.3. Comunidade de algas perifíticas

3.3.1. Composição taxonômica

Foram identificados na comunidade perifítica um total de 158 táxons, os quais foram distribuídos em dez classes taxonômicas: Bacillariophyceae (24 táxons), Chlorophyceae (59 táxons), Chrysophyceae (9 táxons), Cryptophyceae (1 táxon), Cyanophyceae (6 táxons), Dinophyceae (2 táxons), Euglenophyceae (11 táxons), Prasinophyceae (1 táxon) e Zygnemaphyceae (45 táxons).

3.4. Classes algais

Considerando a densidade relativa em todo o período de estudo, a comunidade perifítica apresentou elevada contribuição de Chrysophyceae, Bacillariophyceae e Chlorophyceae. A contribuição destas classes na estrutura do perifíton variou sazonalmente, mas diferenças entre as estruturas de habitat foram observadas somente no outono e inverno (Tabela 2; Figura 1-2). Chrysophyceae apresentou elevada contribuição para a estrutura do perifíton em todas as estruturas de habitat no outono (55-85%), inverno (69-94%) e na primavera (76-82%). Comparando-se a estruturas de habitat, verificou-se que a densidade absoluta e relativa de Bacillariophyceae e Chlorophyceae diminuiu e de Chrysophyceae aumentou nos pontos de maior complexidade de habitat no outono e no inverno. Contrapondo, na primavera e no verão não houve diferença significativa entre os valores de densidade de nenhuma das classes algais entre as estruturas de habitat com diferentes tipos de complexidade de habitat. No verão, a comunidade perifítica apresentou distribuição mais equitativa das classes algais em todos os tipos de complexidade de habitat e, observou-se um aumento significativo na contribuição de Zygnemaphyceae (30-43%), principalmente nos pontos SM e Uf. A

densidade média de Zygnemaphyceae foi significativamente diferente entre as estações do ano (ANOVA: $P < 0,001$) e, de acordo com o teste de Tukey, a densidade populacional no verão foi a mais distinta.

Tabela 2. Valor do P ao nível de significância de 0,05 da análise de variância 1-fator da densidade de classes algais nas diferentes estruturas de habitat (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, N – *Nymphaea* sp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas) nas estações do ano e entre as estações do ano.

Classes algais	ANOVA entre as estruturas de habitat com diferentes tipos de complexidade de habitat				ANOVA entre as estações do ano
	Outono	Inverno	Primavera	Verão	Sazonal
Bacillariophyceae	0,010	0,030	Ns	ns	0,014
Chlorophyceae	0,026	0,016	Ns	ns	0,005
Chrysophyceae	0,002	<0,001	ns	ns	<0,001
Zygnemaphyceae	0,024	ns	ns	ns	<0,001
Cyanophyceae	0,014	0,014	ns	ns	<0,001
Cryptophyceae	ns	0,020	ns	ns	0,005
Dinophyceae	0,007	ns	ns	ns	<0,001
Euglenophyceae	0,006	ns	ns	ns	0,228

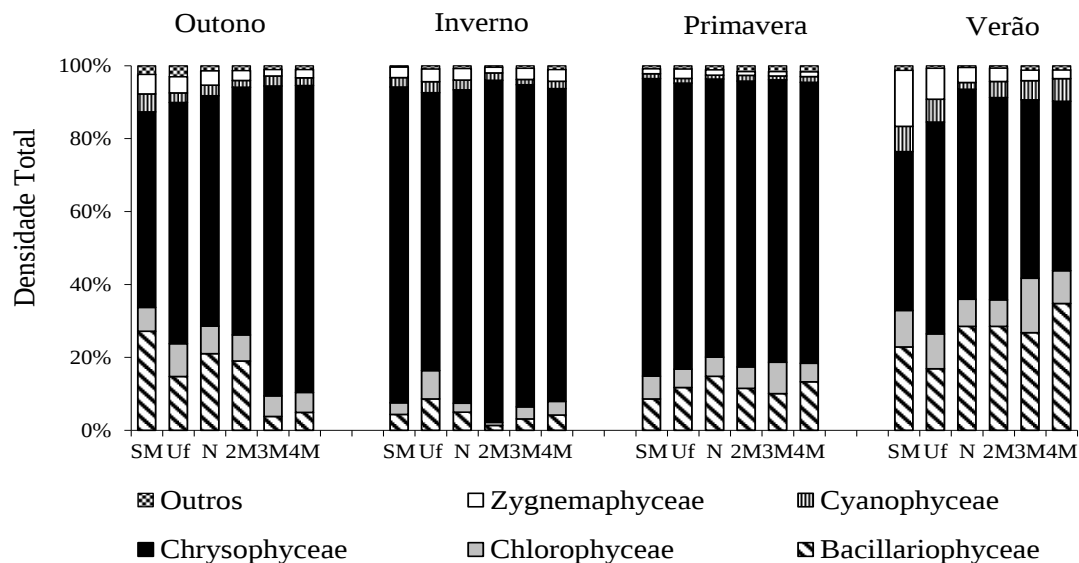


Figura 1. Variação sazonal da densidade de classes algais no perífiton ($n=3$) nas estruturas de habitat com diferentes tipos de complexidade (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, N – *Nymphaea* sp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas).

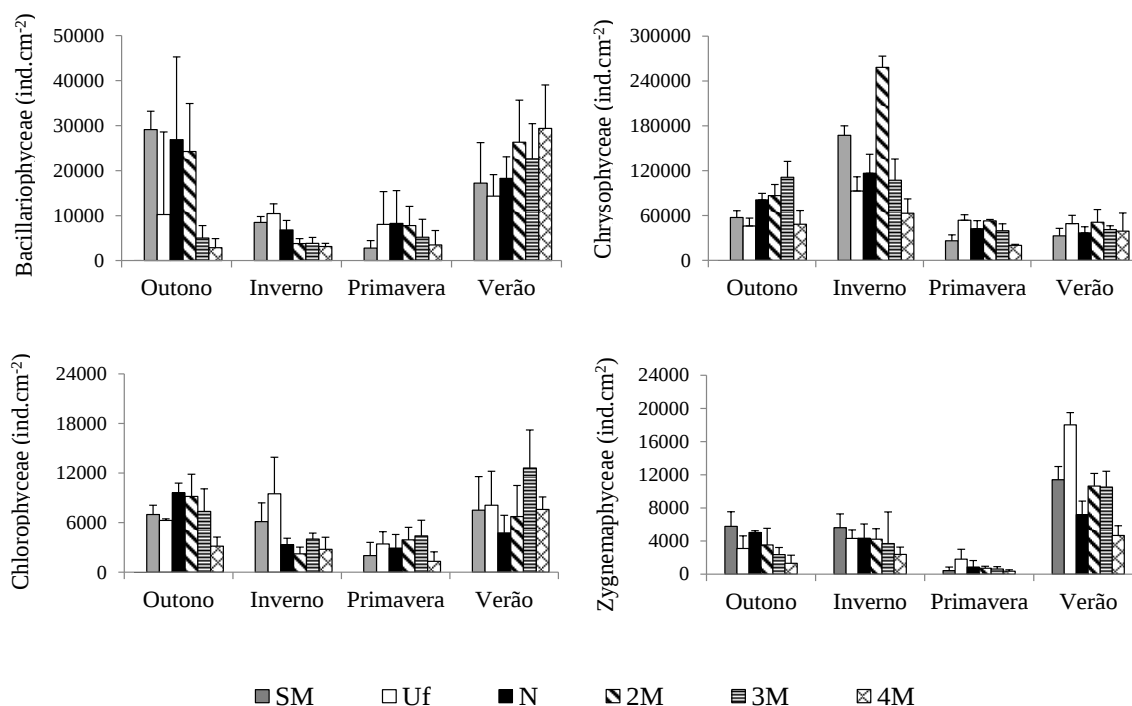


Figura 2. Variação sazonal da densidade das classes algais mais representativas na comunidade perifítica ($n=3$, $\pm$ Dp) nas estruturas de habitat com diferentes tipos de complexidade (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, N – *Nymphaea* spp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas).

3.5. Espécies descritoras da comunidade de algas perifíticas

Considerando as espécies com biovolume e densidade maior ou igual a 10% da densidade total em estrutura de habitat e estação do ano, verificou-se a presença de 20 espécies descritoras (Figura 3A-B). Com base na densidade de algas (Figura 3A), no outono, *Chromulina elegans* Doflein foi a espécie mais abundante em todos os pontos de amostragem, sendo dominante nos pontos 3M e 4M (68% e 59%, respectivamente), seguida por *Chromulina* sp. (12-25%) e *Chromulina pygmea* Nygaard (13-20%), as quais também foram abundantes em todos os pontos. Com base no biovolume algal (Figura 3B), *Netrium digitus* (Ehrenberg) Itzighson & Rothe (53%) apresentou-se como a espécie mais abundante nos pontos sem macrófitas, *Cosmarium margaritatum* (Lundell) Roy & Bisset (18 – 26%) nos pontos Ny, Uf e 3M e *Oscillatoria* sp. nos pontos 2M e 4M (17% e 19%, respectivamente).

No inverno as espécies mais abundantes no perifíton foram *Chromulina elegans* (48-34%), *Chromulina* sp. (26-13%) e *Ochromonas danica* E.G. Pringsheim (36-10%). Destaca-se o aumento da participação de *Ochromonas danica* nos pontos de *Nymphaea* (36%) e de *Chromulina pygmea* nos pontos sem macrófitas e *Utricularia foliosa* (11%, 10%, respectivamente). Em biovolume, *Netrium digitus* foi a espécie mais representativa no perifíton nos pontos Uf e 2M, *Cosmarium botrytis* e *Ochromonas danica* nos pontos *Nymphaea* spp., *Pleurotaenium simplicissimum* Grönblad nos pontos 3M e *Spirogyra* sp. nos pontos 4M.

Na primavera *Chromulina elegans* (36-24%) e *Chromulina* sp. (49-36-2%) também foram as espécies de maior densidade em todas as estruturas de habitat e as únicas que apresentaram abundância $\geq 10\%$ (24-49%). Em biovolume, *Pleurotaenium simplicissimum* foi dominante na maioria dos pontos (77-55%), exceto nos pontos sem macrófitas e 2M, nos quais não apresentaram dominância de nenhuma espécie, porém apresentaram elevada abundância de *Stauroneis phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg.

No verão a estrutura da comunidade perifítica apresentou alta abundância de *Chromulina elegans* (31-18%), *Chromulina* sp. (36-14%), *Brachysira vitrea* (Grunow) R. Ross (19-10%), *Chromulina pygmea* (14-10%) e *Navicula cryptotenella* Lange-Bertalot (14-10%) em todos os tipos de complexidade de habitat. Destaca-se que a maior participação de *Navicula cryptotenella* nos pontos de *Utricularia foliosa*, *Nymphaea* sp. e 2M e de *Brachysira vitrea* nos pontos SM, 3M e 4M. Considerando o biovolume, *Netrium digitus* apresentou dominância em praticamente todos os pontos (67-51%), exceto nos pontos de maior complexidade de habitat 4M (39%).

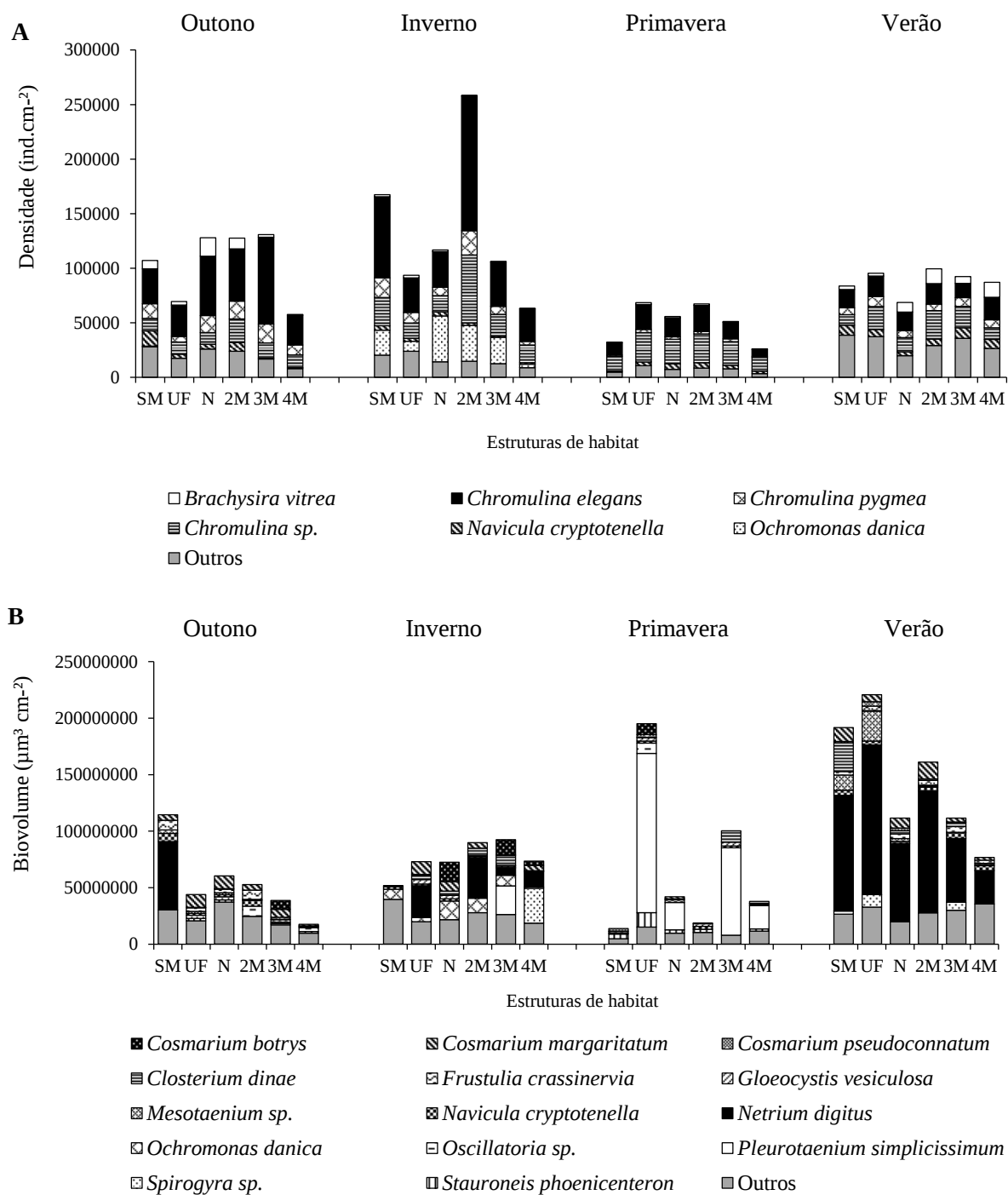


Figura 3. Variação sazonal da densidade relativa das espécies descritoras ($\geq 10\%$ da densidade total e biovolume total) da comunidade de algas perifíticas nos pontos de diferentes tipos de complexidade de habitat (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, N – *Nymphaea* spp., 2-4M = pontos de 2-4 espécies de macrófitas) nas estações do ano.

3.6. Similaridade na composição de espécies

A análise de agrupamento realizada com a matriz de densidade de 151 espécies algas perifíticas mostrou a formação de três grupos ao nível de corte de 53%: primavera/verão (período chuvoso) e outono/inverno (período seco) (Figura 4). As estruturas de habitat na primavera apresentaram similaridade de 62,5% na composição de espécies e no verão de 72,5%. Por outro lado, a similaridade entre as estruturas de habitat no outono e no inverno não foi evidente. O coeficiente cofenético mostrou a consistência da análise (0,683).

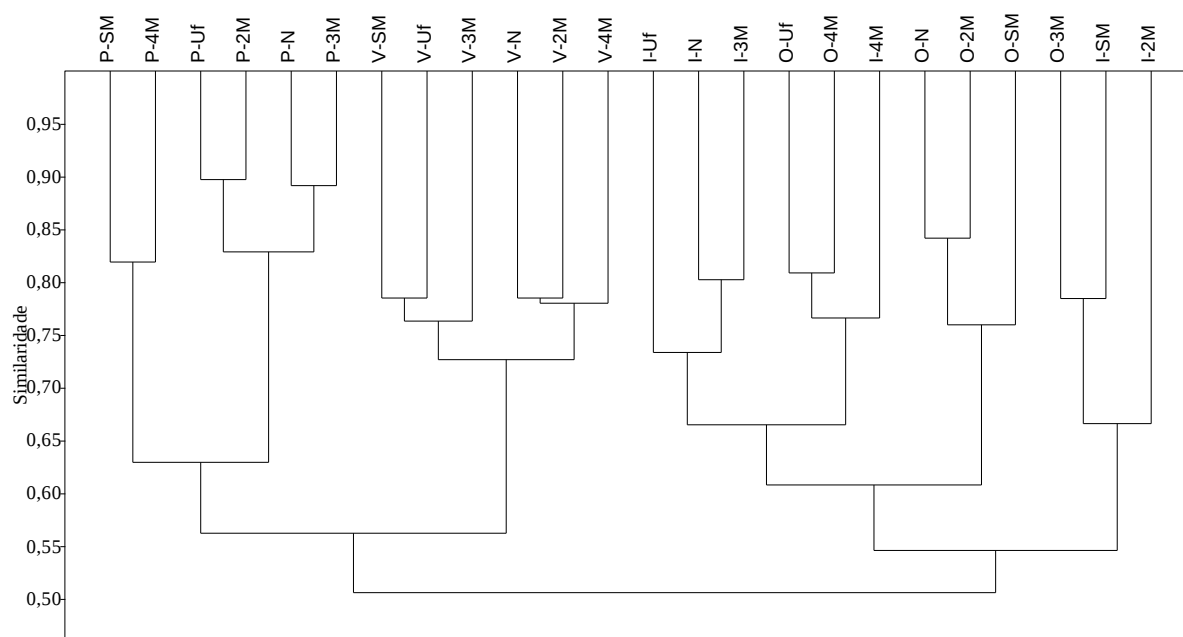


Figura 4. Dendrograma de similaridade (índice de Bray Curtis) da comunidade de algas perifíticas (n=24) nos diferentes tipos de complexidade de habitat e estações do ano. Abreviação: último caractere refere-se à estação do ano (O-outono, I-inverno, P-primavera e V-verão) e os demais aos tipos de complexidade de habitat (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, N – *Nymphaea* spp., 2-4M = nos pontos com 2-4 espécies de macrófitas).

3.7. Análise conjunta das variáveis abióticas e das algas perifíticas (CCA)

A análise de correspondência canônica foi realizada com 5 variáveis ambientais e a densidade de 30 espécies de algas perifíticas cuja representatividade foi maior que 1% da densidade total (Figura 5). Os autovalores para o eixo 1 ($\lambda = 0,153$) e 2 ($\lambda = 0,112$) explicaram 23% da variabilidade total dos dados. A correlação espécie-ambiente de Pearson para o eixo 1 ($r = 0,94$) e 2 ($r = 0,72$) indicou forte relação entre a distribuição de espécies e

as variáveis ambientais. O teste de Monte Carlo mostrou que a relação entre a densidade algal e as variáveis ambientais foi estatisticamente significativa ($p = 0,01$), tendo baixa probabilidade de ser ao acaso.

O coeficiente canônico mostrou que o nitrato e o amônio foram as variáveis ambientais mais importantes na ordenação do eixo 1 e nitrato, NT e radiação subaquática para a ordenação do eixo 2 (Tabela 3). No lado positivo do eixo 1 foram ordenadas as unidades amostrais do outono e inverno, as quais foram correlacionadas aos altos valores das formas nitrogenadas (NT, NH_4 e NO_3). Do lado negativo, situaram-se as unidades da primavera e verão correlacionadas aos altos valores de radiação subaquática e fósforo total dissolvido (PDT).

Conforme características centroides das espécies na CCA, as espécies mais associadas com as unidades do outono foram *Chlamydomonas sordida*, *Frustulia crassinervia*, *Chromulina pygmaea* e *Gomphonema gracile*, no inverno a espécie *Ochromonas danica* apresentou alta associação principalmente com os pontos 4M, seguida de *Pseudodidymocystis fina*. *Oscillatoria* sp., *Monallantus angustus* e *Aphanocapsa delicatissima* foram associadas às unidades da primavera, principalmente com os pontos 2M. As espécies mais associadas às unidades do verão foram *Achnantidium catenatum*, *Mesotaenium* sp., *Cosmarium sphagnicolum* e *Monoraphidium tortile* (Tabela 4).

Tabela 3. Coeficientes canônicos e correlação de Pearson das variáveis ambientais com os dois primeiros eixos da CCA.

Variável ambiental	Códigos	Correlação de Pearson		Coeficiente Canônico	
		<i>Eixo 1</i>	<i>Eixo 2</i>	<i>Eixo 1</i>	<i>Eixo 2</i>
Amônio	NH4	0,912	-0,008	0,645	-0,078
Nitrato	NO3	0,829	0,526	0,494	0,601
Nitrogênio total	NT	0,789	0,628	-0,096	0,595
Fósforo total dissolvido	PDT	-0,782	0,198	-0,151	0,372
Radiação subaquática (%)	%Rad	-0,749	0,349	-0,053	0,776

Tabela 4. Correlação de Pearson (r) da densidade média das espécies descritoras da comunidade de algas perifíticas com os eixos 1 e 2 da CCA, bem como os valores mínimo e máximo da densidade relativa de cada espécie (%).

Táxon	Código	E1 (r)	E2 (r)	Contribuição da espécie (%) (min-máx)			
				Out	Inv	Pri	Ver
<i>Achnanthes</i> cf.	ACSSP	-0,444	-0,009	0,3-2,1	0,0-1,3	1,2-2,7	0,4-2,1
<i>Achnantidium catenatum</i>	ACAT	-0,391	0,214	-	0,0-1,3	-	0,0-2,3
<i>Actinotaenium perminutum</i>	APER	-0,388	0,030	0,0-0,1	0,0-0,4	-	0,2-2,2
<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	ADEL	-0,330	-0,351	-	0,0-0,1	0,2-1,1	0,0-0,1
<i>Brachysira vitrea</i>	BVT	-0,079	0,639	1,5-25,8	0,2-2,6	1,2-4,2	3,7-15,7
<i>Chlamydomonas epibiotica</i>	CEPI	-0,209	-0,154	0,0-0,6	0,0-1,9	0,2-0,7	0,0-1,4
<i>Chlamydomonas sagittula</i>	CSAG	-0,377	-0,473	0,0-1,6	0,2-3,5	1,4-3,0	1,3-2,8
<i>Chlamydomonas sordida</i>	CSOR	0,225	0,521	1,6-4,2	0,0-1,0	0,0-0,2	1,7-2,1
<i>Chlorella vulgaris</i>	CVUL	-0,024	-0,022	0,0-0,4	0,0-0,2	0,0-1,2	0,0-0,8
<i>Chromulina elegans</i>	CELE	0,617	0,075	33-68,1	28-74,5	35,6-24,2	14,2-25
<i>Chromulina pygmaea</i>	CPYG	0,628	0,272	3,6-19,8	5,1-15,4	3,3-14,7	5,9-12,2
<i>Chromulina</i> sp.	CSP	0,037	-0,167	9,1-25,2	13,0-25,7	32,0-49,2	12,1-26,3
<i>Cosmarium blyttii</i>	CBLY	-0,002	0,430	0,1-1,4	0-0,1	0,1-0,6	0,2-1,3
<i>Cosmarium sphagnicolum</i>	CSPH	-0,319	0,489	0,3-0,9	0,0-0,02	-	0,0-2,4
<i>Encyonema</i> cf. <i>mesianum</i>	EMES	-0,443	0,141	0,0-0,2	0,0-0,2	0,0-0,3	0,1-1,2
<i>Eunotia bilunaris</i>	EBIL	-0,211	-0,002	0,0-0,2	0,0-0,5	0,0-0,2	0,1-1,9
<i>Frustulia crassinervia</i>	FCRA	0,097	0,545	0,5-4,9	0,1-0,3	0,0-0,2	1,7-3,4
<i>Gomphonema gracile</i>	GGRA	0,286	0,063	0,0-2,1	0,0-0,7	0,0-0,4	0,0-0,2
<i>Mesotaenium</i> sp.	MCF	-0,196	0,069	0,0-0,6	-	-	0,0-4,1
<i>Monallantus angustus</i>	MANG	-0,388	-0,376	-	0,0-0,1	0,3-1,1	0,0-0,1
<i>Monoraphidium tortile</i>	MTOR	-0,531	0,132	0,0-0,1	0,0-0,1	0,1-0,8	0,5-2,9
<i>Mougeotia</i> sp.	MOSSP	-0,215	0,126	0,0-0,3	0,1-1,6	0,0-0,4	0,5-1,8
<i>Navicula cryptotenella</i>	NCRY	-0,168	0,227	0,7-14,5	0,8-4,2	3,2-9,1	5,2-10,8
<i>Ochromonas danica</i>	ODAN	0,492	-0,236	0,0-0,7	5,0-36	-	0,0-0,1
<i>Oscillatoria</i> sp.	OSSP	-0,168	-0,127	-	0,0-5,7	0,0-1,1	0,0-0,3
<i>Pseudanabena galeata</i>	PGAL	0,359	0,185	1,4-4,5	1,3-3,5	0,0-0,9	1,4-5,7
<i>Pseudodidymocystis fina</i>	PFIN	0,466	-0,316	0,1-0,7	0,1-1,2	0,1-0,9	0,1-0,5
<i>Staurostrum tetracerum</i>	STET	0,364	-0,064	0,2-0,7	0,0-0,9	0,0-0,1	0,1-1,3
<i>Staurodesmus mamillatus</i>	SMAM	0,069	-0,131	0,0-0,1	0,1-1,0	0,0-0,3	0,3-0,8
<i>Trachelomonas volvocina</i>	TVOL	0,196	-0,139	0,2-0,7	0,3-0,9	0,7-1,4	0,2-0,9

3.8. Grupos morfológicos: estratégias adaptativas

A estrutura da comunidade de algas perifíticas nas estruturas de habitat com diferentes complexidades de habitat foi avaliada pelos grupos morfológicos formados pelas estratégias adaptativas de formas de vida, aderência ao substrato e classes de tamanho.

Em relação à forma de vida e de aderência ao substrato (Figura 6A), as espécies unicelulares e flageladas foram as mais abundantes na comunidade em todas as estações do ano e em todos os pontos de amostragem (Outono: 59-88%, Inverno: 77-94%, Primavera: 81-85% e Verão: 51-58%).

No outono as espécies unicelulares móveis sem flagelo foram substituídas pelas espécies com flagelo nos pontos de maior complexidade de habitat (3M e 4M), esta tendência também foi observada no inverno. A densidade das algas unicelulares móveis sem flagelo e

unicelulares móveis com flagelo apresentaram diferença significativa entre as estruturas de habitat no outono (ANOVA: $P=0,001-0,01$) e no inverno (ANOVA: $P= 0,001-0,005$). Comparando a densidade dessas formas de vida entre as estruturas de habitat pelo teste *a posteriori* de Tukey, detectou-se diferença apenas nos pontos 4M. No verão, as formas unicelulares também tiveram uma alta contribuição na comunidade perifítica em todas as estruturas de habitat (34-43%), porém as formas unicelulares aderidas com mucilagem também apresentaram elevada contribuição (3-15%). Especificamente em relação à densidade das formas unicelulares com muita mucilagem, detectou-se diferença significativa entre as diferentes estações do ano (ANOVA: $P= <0,001$), sendo a densidade dessas formas mais distinta no verão pelo teste de Tukey.

Em termos de classes de tamanho (Figura 6B), as algas nanoperifíticas foram dominantes em todas as estações do ano e estruturas de habitat (Outono: 65-92%, Inverno: 84-95%, Primavera: 86-91% e Verão: 65-79%). Porém, no verão houve aumento significativo da densidade de algas microperifíticas (20-39%). Detectou-se diferença significativa entre as estações do ano dos valores da densidade de nanoperifíton (ANOVA: $P=0,002$) e do microperifíton (ANOVA: $P = <0,001$). Em relação à densidade do microperifíton, o teste *a posteriori* de Tukey evidenciou que os valores no verão foram os mais diferentes.

A análise de correspondência canônica foi realizada com 5 variáveis ambientais e a densidade dos grupos morfológicos (Figura 7). Os autovalores para o eixo 1 ($\lambda = 0,151$) e 2 ($\lambda = 0,097$) explicaram 23,7% da variabilidade total dos dados. A correlação de Pearson para o eixo 1 ($r = 0,97$) e 2 ($r = 0,78$) indicou forte relação entre a distribuição de grupos morfológicos e as variáveis ambientais. O teste de Monte Carlo mostrou que a relação entre a densidade dos grupos morfológicos e as variáveis ambientais foi estatisticamente significativa ($p = 0,01$), tendo baixa probabilidade de ser ao acaso.

O coeficiente canônico mostrou que nitrato e porcentagem de radiação subaquática foram as variáveis ambientais mais importantes na ordenação do eixo 1 e nitrato e NT para a ordenação do eixo 2 (Tabela 5). No lado positivo do eixo 1 foram ordenadas as unidades amostrais do outono e inverno, as quais foram correlacionadas aos altos valores das formas nitrogenadas (NT, NH_4 e NO_3). Do lado negativo, situaram-se as unidades do verão e primavera correlacionadas aos altos valores de porcentagem de radiação subaquática e fósforo total dissolvido (PDT).

Através das características centroides da CCA, os grupos morfológicos FEMS e CNFN foram os mais associados ao inverno, CCN e CCM ao outono, CNFM à primavera e as formas unicelulares com mucilagem (UDMN, UMN, UMM) e USFM ao verão (Tabela 6).

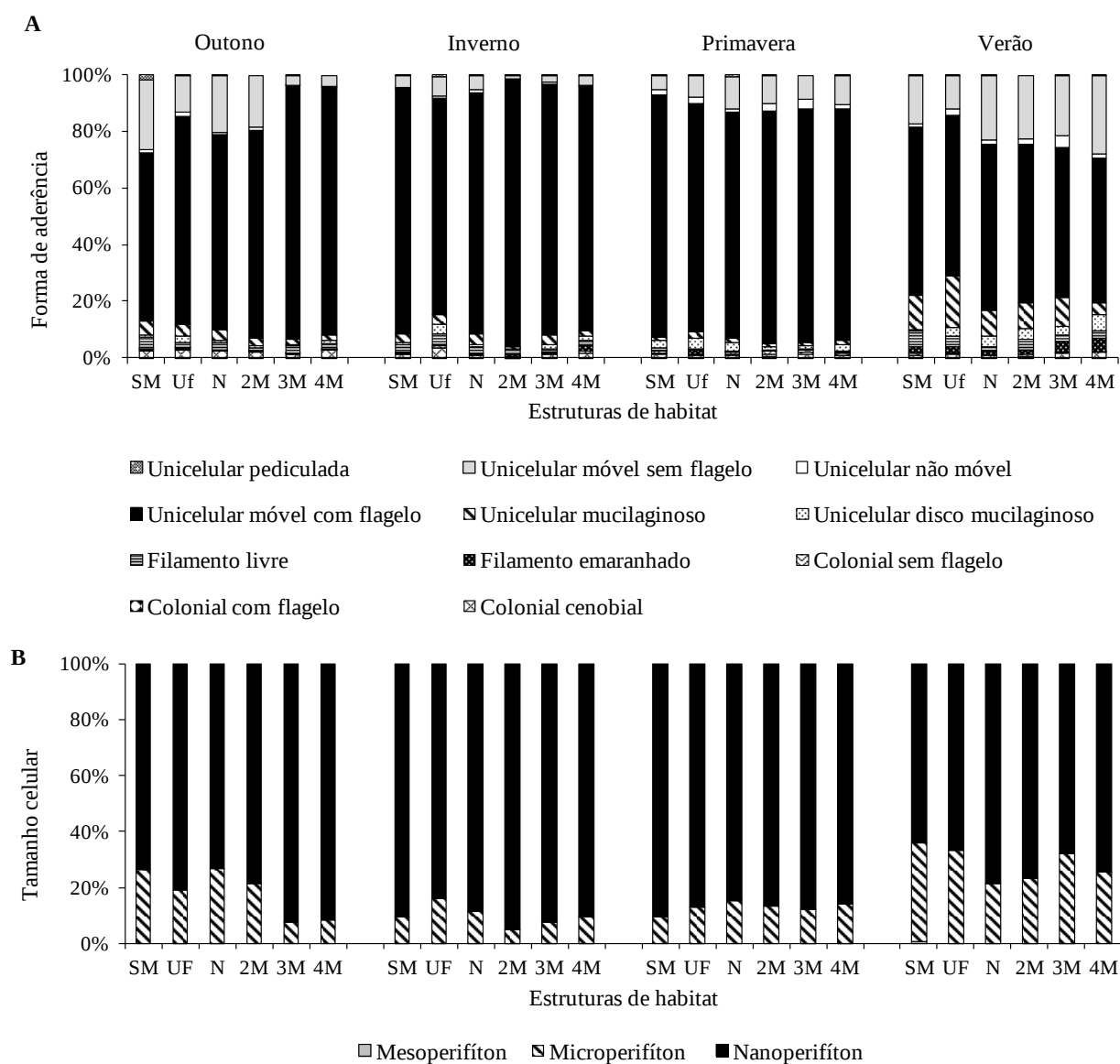


Figura 6. Variação sazonal da densidade relativa das classes de tamanho e formas de aderência ao substrato (n=3) nas estruturas de habitat com diferentes tipos de complexidade (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, N – *Nymphaea* sp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas).

Tabela 5. Coeficientes canônicos e correlação de Pearson das variáveis ambientais com os dois primeiros eixos da CCA.

Variável ambiental	Códigos	Correlação de Pearson		Coeficiente Canônico	
		<i>Eixo 1</i>	<i>Eixo 2</i>	<i>Eixo 1</i>	<i>Eixo 2</i>
Amônio	NH4	0,718	-0,267	0,087	-0,189
Nitrato	NO3	0,862	-0,436	0,579	0,553
Nitrogênio total	NT	0,737	-0,713	-0,106	1,538
Fósforo total dissolvido	PDT	-0,834	-0,131	-0,216	0,503
Radiação subaquática (%)	%Rad	-0,891	-0,211	-0,480	0,413

Tabela 6. Correlação de Pearson da densidade dos grupos morfológicos (r) com os escores dos eixos 1 e 2 da CCA.

Grupos morfológicos	Código	Eixo 1	Eixo 2
Colonial cenobial microperifítica	CCM	0,414	-0,589
Colonial cenobial nanoperifítica	CCN	0,538	-0,306
Colonial flagelada nanoperifítica	CFN	0,057	0,297
Colonial não flagelado microperifítica	CNFM	-0,528	0,325
Colonial não flagelado nanoperifítica	CNFN	0,688	0,239
Filamento emaranhado microperifítico	FEM	-0,440	-0,102
Filamento emaranhado mesoperifítico	FEMS	0,238	0,274
Filamento livre microperifítica	FLM	0,271	-0,191
Unicelular disco mucilaginoso microperifítica	UDMM	-0,347	0,049
Unicelular disco mucilaginoso nanoperifítica	UDMN	-0,501	-0,181
Unicelular mucilaginoso mesoperifítica	UMMS	-0,131	0,284
Unicelular mucilaginoso microperifítica	UMM	-0,318	-0,155
Unicelular mucilaginoso nanoperifítica	UMN	-0,323	-0,067
Unicelular móvel com flagelo microperifítica	UFM	0,174	-0,554
Unicelular móvel com flagelo nanoperifítica	UFN	0,522	-0,010
Unicelular não móvel microperifítica	UNMM	-0,591	-0,085
Unicelular não móvel nanoperifítica	UNMN	0,076	0,199
Unicelular móvel sem flagelo microperifítica	USFM	-0,248	-0,452
Unicelular móvel sem flagelo nanoperifítica	USFN	0,117	-0,174
Unicelular pediculada microperifítica	UPM	0,240	-0,042

3.9. Diversidade de espécies e de grupos morfológicos

Observou-se que no outono a diversidade alfa apresentou os menores valores nos pontos de maior complexidade de habitat (3M e 4M), enquanto os maiores valores foram detectados nos pontos SM e de *Utricularia foliosa*. No inverno os pontos de *Utricularia foliosa* (Uf) também apresentaram a maior diversidade alfa (Figura 8A). Os valores de diversidade entre as diferentes estruturas de habitat apresentaram diferença significativa apenas no outono e

inverno (ANOVA; $P = <0,001$). Comparando as médias entre as estações do ano, verificou-se que os maiores valores de diversidade ocorreram no verão e os menores na primavera. Os valores de diversidade foram significativamente diferentes entre as estações do ano (ANOVA: $P <0,001$) e o teste de Tukey evidenciou que no verão estes valores foram os mais distintos.

Com relação à diversidade dos grupos morfológicos (Figura 8B), pode-se observar que no outono, houve maior diversidade de grupos morfológicos nos pontos sem macrófitas (SM) e diminuição desta nos pontos de maior complexidade de habitat (3M e 4M). No inverno, os maiores valores foram observados nos pontos de *Utricularia foliosa* (Uf). Foram encontradas diferenças significativas da diversidade de grupos morfológicos entre as estruturas de habitat apenas no outono e no inverno (ANOVA: $P = <0,001 - 0,002$). A variação da densidade dos grupos morfológicos entre as estruturas de habitat foi maior no outono e inverno do que na primavera e verão (CV: Outono = 12%; Inverno = 16%; Primavera = 5%; Verão = 7%). Comparando a diversidade dos grupos morfológicos entre as estações do ano, detectou-se diferença significativa (ANOVA: $P = 0,003$), sendo a diversidade no verão diferente das demais pelo teste de Tukey.

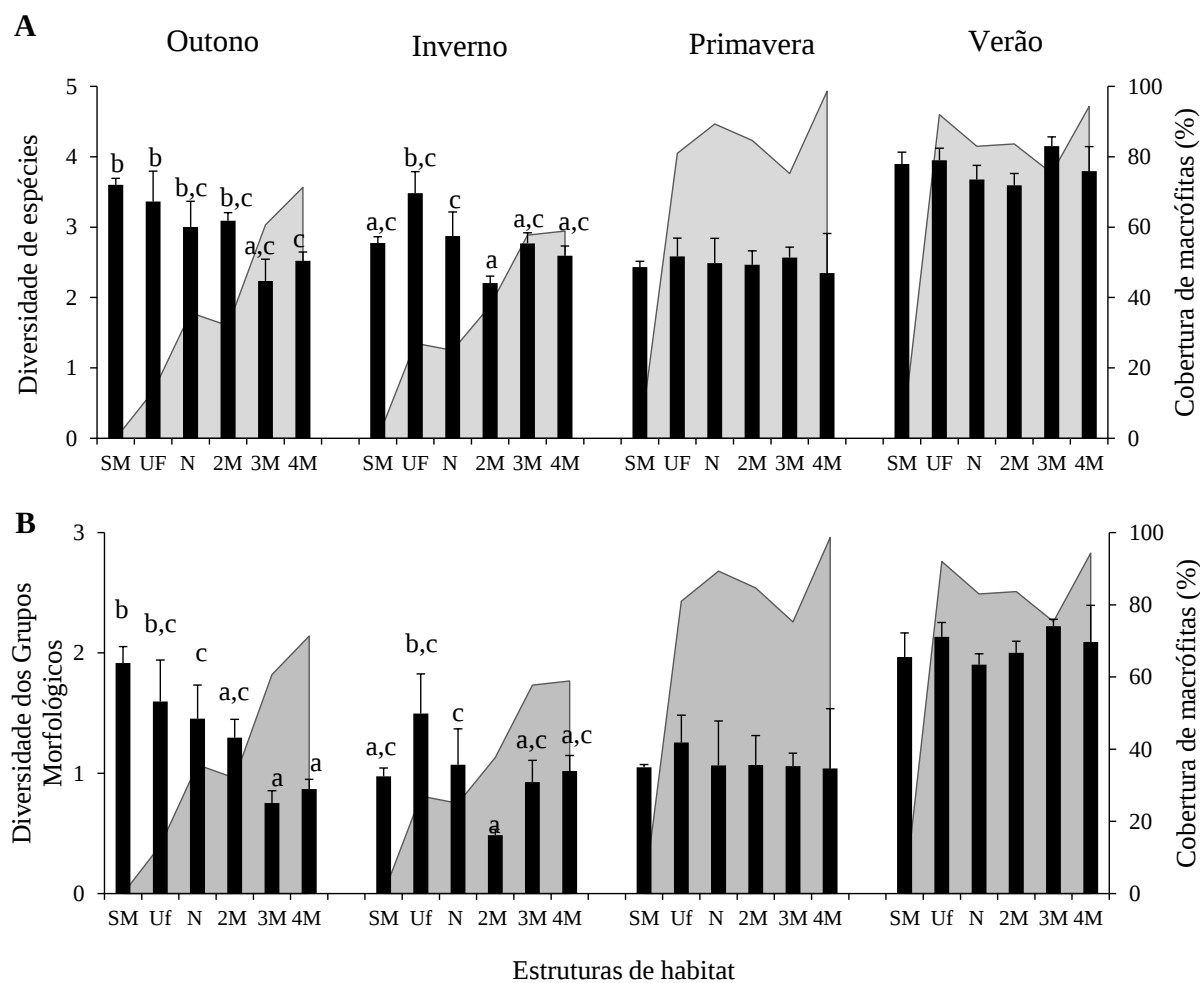


Figura 8. Variação sazonal da diversidade alfa e diversidade de grupos morfológicos ($n=3$, $\pm$ Dp) nas estruturas de habitat com diferentes tipos de complexidade (SM – sem macrófitas, Uf – *Utricularia foliosa*, N – *Nymphaea* spp., 2-4M = pontos com 2-4 espécies de macrófitas). A área cinza representa a cobertura total de macrófitas. Estruturas de habitat marcadas com letras diferentes indicam diferença significativa pelo teste de Tukey ($\alpha = 0,05$).

4. Discussão

De modo geral, os atributos estruturais do perifíton não apresentaram diferença significativa entre as diferentes estruturas de habitat durante o período de elevada cobertura de macrófitas no verão e na primavera (fase clara no reservatório), evidenciando a maior estabilidade da estrutura da comunidade. Em relação às demais estações do ano, o perifíton no verão foi caracterizado pela elevada biomassa algal, algas microperifíticas, aumento de Zygnemaphyceae e alta diversidade de espécies e de grupos morfológicos. Na primavera, o perifíton apresentou dominância de Chrysophyceae, maior predominância de nanoperifíton e baixa diversidade. Diferentemente, a influência da estrutura do habitat sobre a variação da comunidade perifítica foi observada no outono e no inverno. Nestas estações ocorreram diferenças na estrutura da comunidade de algas entre as estruturas de habitat, tendendo a diminuir a diversidade de espécies, de grupos morfológicos e a densidade de Bacillariophyceae nos pontos de maior complexidade de habitat (3M e 4M). O perifíton nestas estações do ano foi caracterizado pela abundância de espécies unicelulares, nanoplantônicas, flageladas e frouxamente aderidas ao substrato e elevada contribuição de Chrysophyceae, porém a diversidade de espécies foi baixa em ambas as estações.

A estrutura de classes algais no perifíton foi muito similar em todas as estações do ano apresentando elevada contribuição de Chrysophyceae, Bacillariophyceae e Chlorophyceae. Porém, observou-se que, no outono e inverno houve maior contribuição de Chrysophyceae, com dominância de organismos unicelulares nanoplantônicos e flagelados como *Chromulina elegans*, *Chromulina pygmaea* e *Chromulina* sp., as quais representaram as espécies mais abundantes. O gênero *Chromulina* apresenta motilidade e é mixotrófico, podendo alternar processos de autotrofia, heterotrofia e fagotrofia (Pearl 1988, Sandgreen 1988). Tais estratégias garantem a sobrevivência e manutenção do crescimento e reprodução mesmo em condições limitantes, como as encontradas nestas estações (menor disponibilidade de luz e P). A espécie *Chromulina elegans* é muito comum na área de estudo e já foi encontrada em reservatórios de diferentes estados tróficos (Ferragut & Bicudo 2012, Pellegrini & Ferragut 2012, Ferrari 2010). Presentemente, esta espécie foi descritora da comunidade e esteve presente em todas as estruturas de habitat e estações do ano, mas apresentou elevada densidade no outono e inverno com os quais foi intimamente associada pela CCA. As espécies de *Chromulina* foram favorecidas pela alta eficiência competitiva na obtenção de recursos (Ferragut & Bicudo 2011).

A análise de correspondência canônica mostrou que a organização das assembléias mudou sazonalmente e que algumas espécies foram bastante associadas a determinadas estações e estruturas de habitat. A clorococales *Chlamydomonas sordida* apresentou elevada associação com o outono e *Ochromonas danica* com o inverno. A capacidade de se moverem na coluna d' água por meio de flagelos confere a estas algas a vantagem de buscar recursos escassos no meio, como relatado em inúmeros estudos (Haphey-Wood 1988, Ferragut & Bicudo 2011). As condições limnológicas no outono e no inverno caracterizaram-se pela menor radiação subaquática, a elevada turbidez da água em decorrência, principalmente, do processo de senescência e decomposição das macrófitas, bem como pela alta limitação por fósforo (N:P>95). Portanto, as condições ambientais estavam favoráveis às r-estrategistas, como *C. sordida* e *O. danica*. Estudos experimentais em ambientes tropicais e temperados mostraram o aumento da densidade de *Ochromonas* sp. em condições de baixa luminosidade (Palsson & Granéli 2004). Estudos experimentais na área de estudo encontraram elevada abundância de *Chlamydomonas sordida* em baixos níveis de fósforo (Ferragut & Bicudo 2009).

No outono e no inverno também foram observadas diferenças na estrutura das classes algais, como a substituição de Bacillariophyceae por Chrysophyceae nos pontos de maior complexidade de habitat (3M, 4M), os quais se caracterizaram por apresentar elevada cobertura vegetal. As diatomáceas são comumente favorecidas pelo aumento da turbulência da água devido ao aumento da resuspensão e evitar a perda por sedimentação (Willén 1991). Na mesma área de estudo a dominância de diatomáceas foi correlacionada ao aumento da turbulência durante o período de mistura do reservatório (Borduqui *et al.* 2008, Ferrari 2010, Borduqui & Ferragut 2012). No presente estudo a alta abundância de macrófitas nos pontos de maior complexidade de habitat, certamente, diminuiu os processos de turbulência, já que de acordo com Madsen *et al.* (2001) estas plantas funcionam como barreira física contra a ação do vento e chuva. Acredita-se que este fato pode ser um dos fatores ambientais que acarretaram a menor participação das diatomáceas e o aumento das crisofíceas no perifíton dos pontos 3M e 4M. *Navicula cryptotenella* e *Brachysira vitrea* foram as representantes das diatomáceas mais abundantes em termos de densidade no outono e no inverno. Estas espécies são consideradas cosmopolitas e com grande amplitude ambiental (Shneck *et al.* 2008), características que podem ter contribuído para a elevada representatividade na comunidade. Em termos de biovolume, a diatomácea com maior contribuição foi *Stauroneis phoenicenteron*, a qual possui um sistema de rafe que permite se movimentar na matriz do

perifíton, permitindo uma melhor eficiência na assimilação de recursos e vantagem na competição por nutrientes em condições limitantes (Barsanti & Gualtieri 2006).

No verão o aumento significativo da densidade de Zygnemaphyceae e das algas microperifíticas foi associada as condições ambientais de maior disponibilidade de fósforo, luz e da temperatura. O aumento de zignemafíceas em condições ambientais similares, ou seja, de boa disponibilidade de recursos foi relatado em outros estudos (Felisberto *et al.* 2011, Soldatelli & Schwarzbald 2010). O principal representante desta classe foi *Netrium digitus*, a qual foi dominante em biovolume em todos os tipos de complexidade de habitat. Este gênero é considerado cosmopolita e, por isso, pode se adaptar facilmente a diferentes condições do ambiente, tendo preferência por águas levemente ácidas e oligotróficas (Franceschini *et al.* 2010). Outra espécie de elevado sucesso no perifíton foi *Cosmarium margaritatum*, que é uma espécie k-estrategistas e, assim, possui vantagem seletiva em sistemas mais protegidos e menos perturbados (McCormick 1996), como observado nas estruturas de habitat do verão. Pela análise de correspondência canônica as demídeas *Cosmarium sphagnicolum* e *Mesotaenium* sp. também foram associadas às unidades amostrais do verão, corroborando o sucesso das Zygnemaphyceae nesta estação do ano. Outra espécie associada aos pontos de alta complexidade de habitat (2M, 3M e 4M) no verão foi *Monoraphidium tortile*. De acordo com Reynolds (2002), este gênero é associado geralmente a ambientes rasos e com alta concentração de nutrientes. De modo geral, os pontos de maior complexidade de habitat no verão apresentaram as maiores concentrações de fósforo e localizam-se nas menores profundidades (Capítulo 1, Figuras 3 e 5). Em outros estudos na mesma área o gênero *Monoraphidium* foi correlacionado aos altos valores de fósforo (Barcelos 2003, Ferragut & Bicudo 2010).

Diferentemente, na primavera apesar das condições limnológicas terem sido tão favoráveis em relação a disponibilidade de recursos (luz e fósforo) como no verão, a comunidade perifítica apresentou o menor desenvolvimento do período de estudo (Capítulo 1, Figura 7). Além disso, o perifíton caracterizou-se também pela dominância de Chrysophyceae com alta representatividade de *Chromulina* sp. e forte associação de *Oscillatoria* sp., *Aphanocapsa delicatissima* e *Monallanthus angustus* às unidades amostrais pela CCA. Apesar da elevada transparência e maior disponibilidade de P na água na primavera, todas as estruturas de habitat apresentaram dominância de *Nymphaea* sp., a qual devido a sua forma biológica e arquitetura muito provavelmente reduziu a quantidade de luz que chega ao perifíton por sombreamento. A influência negativa da elevada cobertura de *Nymphaea* sobre o perifíton foi relatada em bancos monoespecíficos de macrófitas (Pellegrini

2012). Este fato pode ter favorecido novamente as espécies oportunistas e r-estrategistas, como as espécies de *Chromulina*, e as cianobactérias. Conforme Reynolds (1996), *Aphanocapsa* é um gênero muito bem adaptado a águas calmas e com moderadas concentrações de nutrientes, coincidentemente na primavera houve a menor precipitação e dominância de *Nymphaea* o que deve ter conferido maior estabilidade ao sistema. Na primavera, o perifíton apresentou dominância em biovolume de *Pleurotaenium simplicissimum* na maioria das estruturas de habitat. *P. simplicissimum* foi espécie descritora do perifíton em *Nymphaea* spp. e *Utricularia foliosa* na primavera (Pelegriini 2012, Santos *et al.* 2013). Este gênero é cosmopolita (Wehr & Sheath 2003) e, geralmente, encontrado em sistemas oligotróficos ácidos e, ainda, tolera variações de condutividade (Coesel 1982). *Pleurotaenium* tem um padrão de crescimento diferenciado que se caracteriza pela aderência ao substrato pela extremidade polar de apenas uma das semicélulas, enquanto a outra parte da célula fica suspensa na coluna d' água (Domozych *et al.* 2007). Esta forma de crescimento permite um posicionamento ideal na matriz para capturar luz e assimilar nutrientes da coluna de água (Domozych *et al.* 2007) e, experimentalmente, parece crescer bem em condições de baixa luminosidade (Kishimoto & Mawatari 2009). Além disso, esta espécie tem célula grande e, portanto, despende muita energia para formação de biomassa (k-estrategista), então o aumento de fósforo na água na primavera deve ter favorecido o crescimento da espécie (Capítulo 1, Figura 4).

De acordo com McCormick & Stevenson (1991), as diferenças interespecíficas nas **estratégias adaptativas** das algas podem ser resultantes das alterações das condições ambientais. Presentemente, a comunidade perifítica apresentou menor **diversidade de grupos morfológicos e de espécies** nas estruturas de habitats mais complexos no outono e inverno. Por outro lado, estes valores de diversidade não apresentarem diferença significativa entre os habitats na primavera e no verão, tendo valores muito reduzidos na primavera e muito elevados no verão em todas as estruturas de habitat. Considerando o outono e o inverno, todas as estruturas de habitat caracterizaram-se pelas águas mais turvas, menor disponibilidade de fósforo dissolvido ($<4\mu\text{g.L}^{-1}$) e alta razão N:P (<500). Tais condições ambientais, certamente, aumentaram a competição por recursos limitantes entre as algas perifíticas no interior da matriz e entre macrófitas e fitoplâncton. Neste cenário ambiental ocorreu o crescimento de algas com estratégias adaptativas para melhor exploração dos recursos, tais como as formas unicelulares nanoplânctônicas flageladas *Chlamydomonas sordida* no outono e *Ochromonas danica* no inverno. Apesar da menor diversidade no outono

e no inverno, os valores da diversidade apresentaram diferenças significativas entre as estruturas de habitat e tenderam a diminuir com o aumento da complexidade de habitat. A cobertura de macrófitas nos pontos 4M foi sempre maior do que nas demais estruturas de habitat, o que deve ter relação direta a redução da diversidade de espécies e grupos morfológicos do perifíton, já que as demais variáveis limnológicas não apresentaram diferença significativa. Muito provavelmente, à atenuação da luz que chega ao perifíton pode ter acarretado a redução da densidade e favorecido espécies altamente oportunistas, como Chrysophyceae/*Chromulina*. A condição de elevada cobertura de *Nymphaea* spp. nos pontos N, 2M, 3M e 4M na primavera também pode ter atuado negativamente sobre a diversidade.

Situação diferenciada ocorreu no verão, a diversidade de **grupos morfológicos** e de espécies foi elevada e sem diferença significativa entre as estruturas de habitat. A alta cobertura e a abundância mais equitativa das espécies de macrófitas (redução de ninféias) pode ter conferido a maior diversidade de habitats, que aliada a maior disponibilidade de recursos limitantes (luz e fósforo) permitiu a coexistência de espécies com diferentes estratégias adaptativas. Vários estudos reportaram o aumento da diversidade de espécies em condições de maior disponibilidade de nutrientes, principalmente fósforo (ex. Pringle 1990, Barcelos 2003, Vercellino & Bicudo 2006, Ferragut & Bicudo 2009). Para Downing (1991) a diversidade de espécies é maior em habitats mais complexos, em consequência do aumento do número de microhabitats, como observado em todas as estruturas de habitat no verão devido a elevada cobertura de macrófitas de diferentes formas biológicas (*Nymphaea* spp., *U. foliosa*). Portanto, no verão a maior disponibilidade de recursos (luz e P) e habitats favoreceu a maior diversidade de espécies e grupos morfológicos no perifíton no presente estudo.

A comunidade perifítica desenvolvida no habitat de estrutura simples, sem macrófitas, foi responsável pela maior variabilidade dos dados durante o período de estudo, evidenciando que a presença de macrófitas aumentou a estabilidade da comunidade (Capítulo 1 – Figura 8). Em relação aos pontos com maior complexidade de habitat, a estrutura em nível de espécies nos pontos SM mudou significativamente apenas no outono, quando apresentou a maior diversidade de espécies e de grupos morfológicos, de formas unicelulares móveis sem flagelo e de *Netrium digitus* em biovolume. Por outro lado, pouca ou nenhuma diferença foi observada durante o período de alta cobertura vegetal (primavera e verão), o que deve refletir, provavelmente, a grande influência das macrófitas sobre a dinâmica da comunidade algal, como evidenciado e destacado por Fermino *et al.* (2011) e Fonseca & Bicudo (2011).

Diferenças em relação à estrutura específica da comunidade entre os diferentes tipos de estrutura de habitat ocorreram somente no outono e inverno. Nestas estações do ano, a

cobertura vegetal foi menor, porém apresentou alto coeficiente de variação (CV outono = 54%, CV inverno = 40%). Considerando que a maioria das variáveis abióticas não apresentou diferença significativa entre os pontos de amostragem, evidencia-se assim que as variações na estrutura do habitat refletiram na comunidade perifítica. Com relação à composição de espécies, a análise de similaridade evidenciou menor similaridade entre os pontos de amostragem no outono e inverno tendo, portanto a estrutura do habitat maior peso na variação da estrutura específica da comunidade de algas perifíticas. Conforme descrito no capítulo 1, as maiores variações nos valores de clorofila-a, massa seca livre de cinzas e densidade também ocorreram somente no outono e inverno portanto os atributos estruturais do perifíton também evidenciaram a influência das variações na estrutura do habitat. Contrapondo, na primavera e no verão, o aumento da disponibilidade de recursos na água (luz e P) e a alta e constante cobertura de macrófitas em todos os pontos promoveu maior estabilidade ao sistema e, conseqüentemente, à estrutura da comunidade perifítica. A estrutura da comunidade de algas perifíticas não apresentou diferenças significativas em relação a nenhum atributo da estrutura, diversidade de espécies e grupos morfológicos e, ainda, apresentou alta similaridade na composição de espécies entre os pontos com diferentes estruturas de habitat.

Finalmente, a variação sazonal da disponibilidade de recursos (luz e nutrientes) foi determinante para estrutura da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial. Contudo, a estrutura do habitat também foi importante para estrutura do perifíton, principalmente em condições limnológicas horizontalmente mais homogêneas e de baixa disponibilidade de luz e fósforo (outono e inverno). Por outro lado, no verão as estruturas de habitats mais complexas e diversas aliadas a maior disponibilidade de recursos favoreceu o aumento da diversidade de espécies e de grupos funcionais. Na primavera redução da densidade algal, da dominância de Chrysophyceae/*Chromulina*, da diversidade de espécies e de grupos funcionais do perifíton no período de boa disponibilidade de recursos, evidenciou que a forma biológica e a arquitetura das macrófitas também podem influenciarem o desenvolvimento do perifíton. Concluiu-se que a variação da estrutura do habitat apresentou influência sobre a fisionomia, organização das assembleias algais e representatividade dos grupos funcionais na comunidade de algas perifíticas no Lago das Ninféias.

Referências Bibliográficas

- Araújo, A.** 2006. 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.
- Barcelos, E.M.** 2003. Avaliação do perifíton como sensor da oligotrofização experimental em reservatório eutrófico (Lago das Garças, São Paulo). Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Barsanti, L. & Gualtieri, P.** 2006. Algae: anatomy, biochemistry and biotechnology. CRC press: Taylor & Francis Group. Boca Raton pp.301.
- Battarbee, R.W.** 1986. Diatoms analysis. In: B.E Berglund (ed.). Handbook of Holocene Palaeohydrology. John Wiley & Sons, New York. pp. 527-570.
- Bicudo, D.C.** 1990. Considerações sobre metodologias de contagem de algas do perifíton. Acta Limnologica Brasiliensia 3: 459 - 475.
- 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., 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.
- 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.
- Brown, B.L.** 2007. Habitat heterogeneity and disturbance influence patterns of community temporal variability in a small temperate stream. *Hydrobiologia* 586:93-106.
- Campeau, S., Murkin, H.R. & Titman, R.D.** 1994. Relative importance of algae and emergent plant litter to freshwater marsh invertebrates. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences* 51:681-692.
- Coesel, P.F.M.** 1982. Structural characteristics and adaptations of desmids communities. *Journal of Ecology*. 70: 163-177.
- 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. *Jornal Phycology* 43: 1022–1038.
- Downing, J.A.** 1991. The effect of habitat structure on the spatial distribution of freshwater invertebrate populations. *In*: S.S. Bell, E.D. McCoy & H.Mushinsky (eds.). *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, London.
- Engelhardt, K.A.M. & Ritchie, M.E.** 2002. The effect of aquatic plant species richness on wetland ecosystem functioning. *Ecology* 83: 2911-2924.
- Felisberto, S.A., Leandrini, J.A. & Rodrigues, L.** 2011. Effects of nutrients enrichment on algal communities: an experimental in mesocosms approach. *Acta Limnologica Brasiliensia* 23: 128-137.
- 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.
- 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. & Bicudo, D.C.** 2010. Periphytic algal community adaptive strategies in N and P enriched experiments in a tropical oligotrophic reservoir. *Hydrobiologia* 646: 295-309.
- 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, 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.
- Franceschini, I.M., Burliga, A.L., Reviers, B., Prado, J.F. & Rézig, S.H.** 2010. Algas – Uma abordagem filogenética, taxonômica e ecológica. Porto Alegre, Artmed pp. 332.
- 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.
- Graham, L.E., Wilcox, L.W.** 2000. Introduction to the Algae. Prentice-Hall, Inc., Upper Saddle River, NJ pp. 1-20.
- 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.
- Haphey-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.
- Kishimoto, N. & Mawatari, K.** 2009. Restoration of hypolimnetic dissolved oxygen through light irradiation-induced periphyton production. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*. 14: 163-169.
- Kovalenko, K.E, Thomaz, S.M. & Warfe, D.M.** 2012. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685: 1-17.
- Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P.** 2002. Biodiversity and ecosystem functioning. Synthesis and perspectives. Oxford University Press, Oxford, UK.
- 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.

- Madsen, J.D., Chambers, P.A. & James, W.F.** 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 444: 71-84.
- Magurran, A.E.** 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- McCormick, P.V & Stevenson, R.J.** 1991. Mechanisms of benthic algal succession in lotic environments. *Ecology* 72: 1835-1848.
- McCormick, P.V.** 1996. Resource competition and species coexistence in freshwater benthic algal assemblages. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & Lowe, R.L. (eds.). *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego pp. 229-252.
- McCune, B. & Mefford, M.J.** 2011. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., De Mello, F.T., Clemente, J. M., Jensen, E., Lauridsen, T.L. & Jeppesen, E.** 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology* 52(6): 1009-1021.
- 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.
- Padial, A.A., Thomaz, S.M. & Agostinho, A.A.** 2009. Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia* 624: 161-170.
- Pålsson, C. & Granéli, W.** 2004. Nutrient limitation of autotrophic and mixotrophic phytoplankton in a temperate and tropical humic lake gradient. *Journal of Plankton Research* 26: 1005-1014.
- Pearl, H.W.** 1988. Growth and reproductive strategies of freshwater blue-green algae (cyanobacteria). *In*: C.D. Sandgreen (ed.). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge pp.261-317.
- Pellegrini, B.G.** 2012. Influência da heterogeneidade espacial sobre a estrutura e estado nutricional (C, N, P) da comunidade perifítica em substrato natural (*Nymphaea* spp.). Dissertação de mestrado. Instituto de botânica, São Paulo.
- Pellegrini, B.G. & Ferragut, C.** 2012. Variação sazonal e sucessional da comunidade de algas perifíticas em substrato natural em um reservatório mesotrófico tropical. *Acta Botânica Brasilica* 26:807-818.

- 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 adaptative strategies of freshwater phytoplankton. *In*: C. D. Sandgren (ed.). Growth and reproductive Strategies of freshwater Phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press pp. 388-433.
- Reynolds, C.S.** 1984. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biology* 14:111–142.
- Reynolds, C.S.** 1996 The plant life of the pelagic. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 26: 97-113.
- Reynolds, C.S., V. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores & S. Melo** 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24: 417-428.
- Sandgren, C.D.** 1988. The ecology of chrysophyte flagellates: their growth and perennation strategies as freshwater phytoplankton. *In*: C.D. Sandgreen (ed.). Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge, Cambridge University Press, pp.9-104.
- Santos, T.R., Ferragut, C. & Bicudo, C.E.M.** 2013. Does macrophyte architecture influence periphyton? Relationships among *Utricularia foliosa*, periphyton assemblage structure and its nutrient (C, N, P) status. *Hidrobiologia* 714: 71-83.
- 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.
- 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.
- Soldatelli, V.F. & Schawarzbald, A.** 2010. Comunidade fitoplanctônica em lagoas de maturação, Caxias do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev. Iheringia* 65: 5-86.
- 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.
- Starmach, K.** 1985. Chrysophyceae and Haptophyceae. *In*: H. Ettl, J. Gerloff & H. Heynig (eds.). *Süsswasserflora von Mittleuropa*, Band 1. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart pp. 1-515.

- Taniguchi, H. & Tokeshi, M.** 2004. Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshwater Biology* 49: 1164-1178.
- 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. & Cunha, E.R.** 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 218-236.
- Tokeshi, M. & Arakaki, S.** 2012. Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685: 27-47.
- 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.
- Utermöhl, H.** 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für 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.
- Van den Hoek, C., Mann, D.G. & Jahns, H.M.** 1995. *Algae: an introduction to phycology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- 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.
- Wehr, J.D. & Sheath, R.J.** 2003. *Freshwater Algae of North America: ecology and classification*. Academic Press, San Diego.
- 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 (ed). *Algal Ecology, freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, New York, pp.641-667.

Conclusão Geral

Apesar da grande importância ecológica da comunidade perifítica no funcionamento dos ecossistemas aquáticos rasos, as informações sobre os fatores que influenciam a sua estrutura e dinâmica são ainda muito escassos, principalmente nos ecossistemas lênticos tropicais. Neste sentido, o presente estudo trouxe uma abordagem pioneira, contribuindo para o conhecimento da influência da complexidade do habitat sobre a estrutura da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial inerte em ambiente mesotrófico raso tropical.

A complexidade do habitat gerada pelas macrófitas aquáticas teve influência sobre a maioria dos atributos estruturais da comunidade de algas perifíticas. Esta influência sobre o perifíton foi observada no outono e no inverno, quando o perfil horizontal das variáveis limnológicas, principalmente nutrientes, no reservatório foi mais homogêneo e, assim, a estrutura física do habitat apresentou maior peso na organização da comunidade perifítica. A maior complexidade de habitat no verão, decorrente da alta cobertura vegetal e contribuição mais equitativa das diferentes espécies de macrófitas nos habitat, juntamente com a maior transparência da água e maior disponibilidade de fósforo resultou no maior desenvolvimento do perifíton e na maior diversidade algal em todas as estruturas de habitat. Desta forma, o presente estudo evidenciou que a estrutura do habitat pode influenciar o desenvolvimento e organização da comunidade de algas perifíticas e, portanto, não pode ser ignorada nos estudos que buscam identificar os fatores que direcionam as mudanças estruturais no perifíton.

A variação sazonal da disponibilidade de recursos (luz e P) foi determinante para estrutura da comunidade de algas perifíticas em substrato artificial. Contudo, a estrutura do habitat assumiu importante papel na estrutura do perifíton, principalmente no outono e no inverno, quando as condições limnológicas foram mais homogêneas entre as estruturas de habitat e apresentou menor disponibilidade de luz e fósforo. Por outro lado, no verão as estruturas de habitats mais complexas e diversas decorrentes da elevada abundância de macrófitas de diferentes formas biológicas aliadas a maior disponibilidade de luz e P, favoreceu o aumento da diversidade de espécies e de grupos morfológicos. A redução da densidade algal, da dominância de Chrysophyceae/*Chromulina*, da diversidade de espécies e de grupos morfológicos do perifíton no período de boa disponibilidade de recursos e dominância de *Nymphaea* na primavera, evidenciou que a forma biológica e a arquitetura das macrófitas podem determinar o desenvolvimento do perifíton. Concluiu-se que a variação da estrutura do habitat assumiu importante papel na fisionomia, organização das assembleias

algais e representatividade dos grupos morfológicos na comunidade de algas perifíticas no lago das Ninféias. Concluiu-se assim, que de fato, a complexidade de habitat gerada pelas macrófitas aquáticas possui influência sobre a estrutura da comunidade de algas do perifíton. Desta forma, destaca-se a importância da manutenção da diversidade de habitats para a conservação da diversidade biológica, principalmente em uma época de perda de habitat tão acentuada como a que vivemos atualmente. Além disso, considerando que a maioria dos ecossistemas aquáticos tropicais é raso e sustenta grandes bancos de macrófitas, a realização de mais estudos é fundamental para o entendimento de como as alterações na estrutura dos habitats pode afetar o funcionamento do ecossistema como um todo, principalmente em relação aos produtores primários.

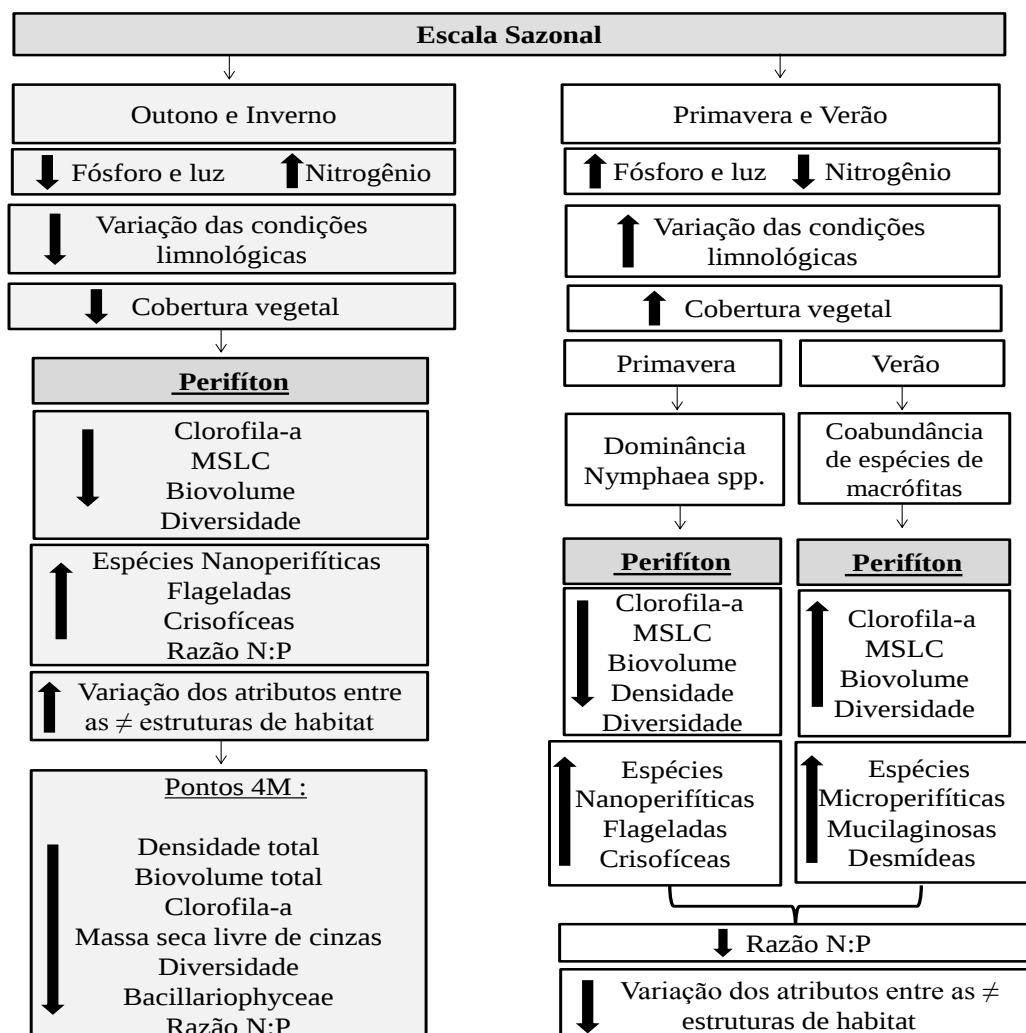


Figura 1: Resumo esquemático dos principais resultados dos atributos estruturais e estado nutricional do perifíton em substrato artificial nas estruturas de habitat com diferentes graus de complexidade de habitat em escala sazonal.

Anexo1

Espécies descritoras da comunidade de algas perifíticas

Chromulina elegans Doflein

Figuras 1 – 2

Medidas: célula 4,8-5,7 x 4,8-5,7 µm.

Chromulina pygmea Nygaard

Figuras 3 – 4

Medidas: 3,6-4,8 x 3,6-4,8 µm.

Chromulina sp.

Figuras 5 – 6

Medidas: 2,4-3 x 2,4-3 µm.

Ochromonas danica E.G. Pringsheim

Figuras 7 – 8

Medidas: 5,9-7,2 x 3,6-4,8 µm.

Brachysira vítreá (Grunow) R.Ross

Figura 9

Medidas: 24,2-27,5 x 3,8-4,6 µm.

Navicula cryptotenella Lange-Bertalot

Figura 10

Medidas: 23,1-25,4 x 4,6-4,9 µm.

Netrium digitus (Ehrenberg) Itzighson & Rothe

Figuras 11 – 12

Medidas: 27-36 x 19-24 µm.

Cosmarium margaritatum (Lundell) Roy & Bisset

Figura 13

Medidas: 44,2-45,6 x 32-36 μm , istmo = 12,5-19,1 μm .

Oscillatoria sp.

Figura 14

Medidas: célula 7,2 x 4,8 μm .

Frustulia crassinervia (Brébisson) Lange-Bertalot

Figura 15

Medidas: célula 45,2-49,0 x 9,7-10,6 μm .

Stauroneis phoenicenteron (Nitzsch) Ehrenberg

Figura 16

Medidas: célula 139-142 x 22,1-24 μm .

Pleurotaenium simplicissimum Grönblad

Figuras 17-18

Medidas: célula 798,2-883,1 x 22-24 μm .

Cosmarium botrytis Meneghini ex Ralfs

Figura 19

Medidas: célula 65,3-72 x 36-38 μm , istmo 27-35 μm .

Closterium dinae Ehr. ex Ralfs

Figura 20

Medidas: célula 142,2-144,1 x 19,4-21,6 μm .

Mesotaenium sp.

Figura 21

Medidas: célula 66,2-72 x 10-12 μm .

Spirogyra sp.

Figura 22

Medidas: 187-192 x 24-26,4 μm .

Gloeocystis vesiculosa Nägeli

Figura 23

Medidas: célula 10-14 x 7-10 µm, colônia 60-94 µm.

Chlamydomonas sordida Ettl.

Figura 24

Medidas: célula 9,7-10,4 x 8,6-9,1 µm

Monallantus angustus Ettl.

Figura 25

Medidas: célula 12-14,4 x 2,8-3,1 µm

Cosmarium sphagnicolum West & West

Figura 26

Medidas: célula 7,5-8,0 x 7-7,8 µm, istmo 2,4 µm.

Pseudodidymocystis fina (Komárek) Hegewald & Deason

Figura 27

Medidas: célula 5,4-9,2 x 2,4-4,8 µm.

Gomphonema gracile Ehrenberg

Figura 28

Medidas: célula 34,3-42,4 x 7,3-8,2 µm.

Monoraphidium tortile (W. West & G.S. West) Komárková-Legnorová

Figura 29

Medidas: célula 40,4-43,2 x 2,4-3,6 µm.

Aphanocapsa delicatissima W. & G.S. West.

Figura 30

Medidas: célula 2,2-2,4 x 2,2-2,4 µm.

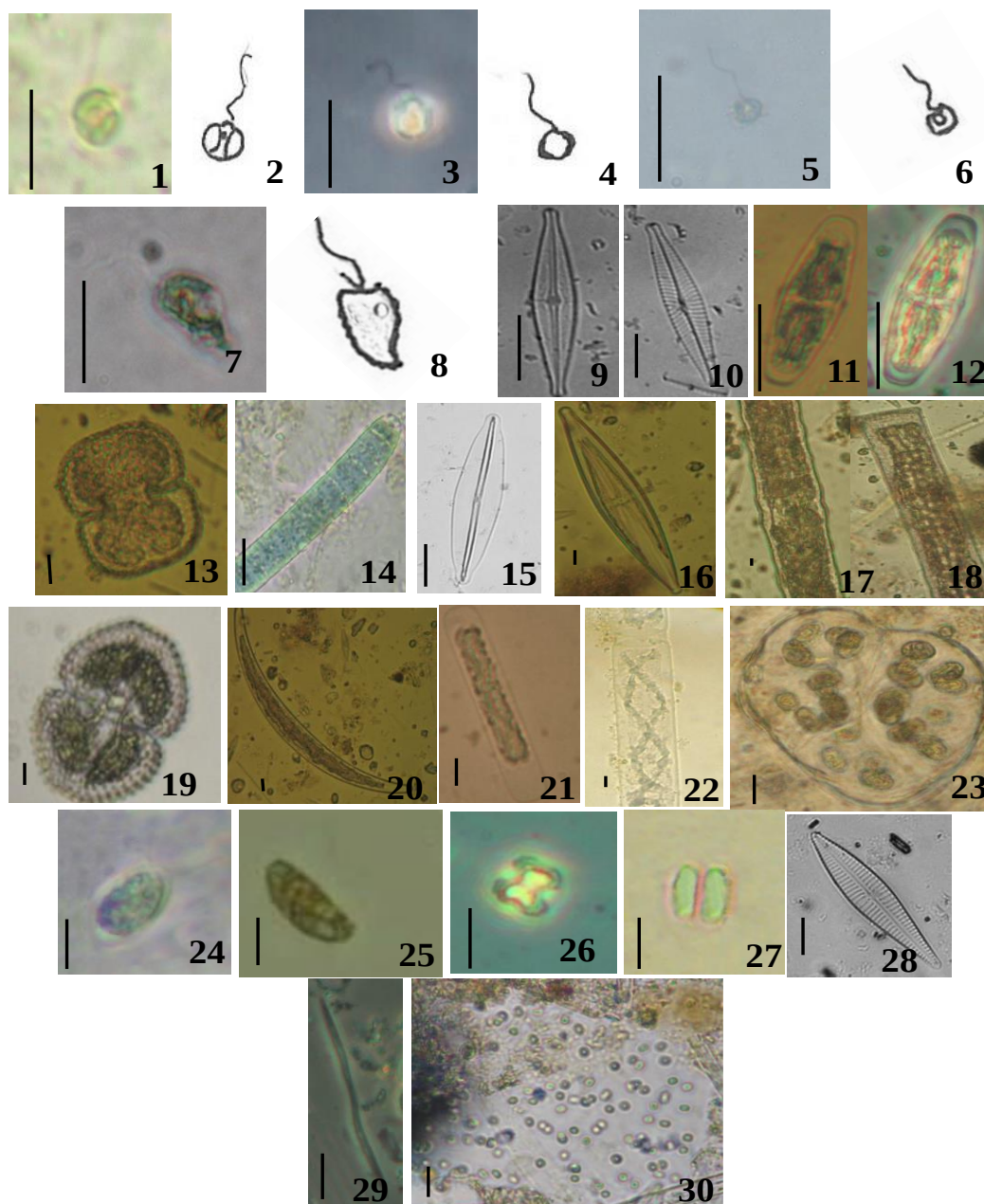


Figura 1-2. *Chromulina elegans*, Figura 3-4. *Chromulina pygmea*, Figura 5-6. *Chromulina* sp., Figura 7-8. *Ochromonas danica*, Figura 9. *Brachysira vitrea*, Figura 10. *Navicula cryptotenella*, Figura 11-12. *Netricium digitus*, Figura 13. *Cosmarium margaritatum*, Figura 14. *Oscillatoria* sp., Figura 15. *Frustulia crassinervia*, Figura 16. *Stauroneis phoenicenteron*, Figura 17-18. *Pleurotaenium simplicissimum*, Figura 19. *Cosmarium botrytis*, Figura 20. *Closterium dinae*, Figura 21. *Mesotaenium* sp., Figura 22. *Spirogyra* sp., Figura 23. *Gloeocystis vesiculosa*, Figura 24. *Chlamydomonas sordida*, Figura 25. *Monallantus angustus*, Figura 26. *Cosmarium sphagnicolum*, Figura 27. *Pseudodidymocystis fina*, Figura 28. *Gomphonema gracile*, Figura 29. *Monoraphidium tortile* e Figura 30. *Aphanocapsa delicatissima*. Escalas: 10 μ m.