

MAYARA RIBEIRO CASARTELLI

Efeitos da complexidade de habitat sobre o estado nutricional e estrutura da comunidade de algas do perifíton: estudo observacional e experimental

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, 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

2014

MAYARA RIBEIRO CASARTELLI

Efeitos da complexidade de habitat sobre o estado nutricional e estrutura da comunidade de algas do perifíton: estudo observacional e experimental

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, 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**

Casartelli, Mayara Ribeiro

C335e Efeitos da complexidade de habitat sobre o estado nutricional e estrutura da comunidade de algas do perifíton: estudo observacional e experimental / Mayara Ribeiro Casartelli -- São Paulo, 2014.

93 p. il.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, 2014

Bibliografia.

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

CDU: 582.26

Aos meus pais, Suely e Ubajara, por
toda a força, compreensão e amor.
Dedico.

“O universo poderia facilmente ter permanecido sem vida e simples – apenas física e química, apenas o pó disperso da explosão cósmica que originou o tempo e o espaço. O fato de isso não ter ocorrido – o fato de a vida ter evoluído a partir de quase nada, cerca de 10 bilhões de anos depois de o universo ter evoluído a partir de quase nada – é tão espantoso que eu seria louco se tentasse fazer-lhe justiça pondo-o em palavras.”

A Grande História da Evolução

Richard Dawkins

Agradecimentos

À minha orientadora, Dra. Carla Ferragut, pela excelente orientação, por estar sempre presente, por me passar com muita paixão todos os seus conhecimentos, pelo apoio, dedicação, paciência, compreensão, por me ajudar nos bons e maus momentos e por ter me acolhido desde a iniciação científica. Você é o meu maior exemplo de profissional, e muito mais do que limnologia e ecologia, você me ensina a ser uma cientista. Agradeço também pela amizade e carinho desenvolvidos junto com o trabalho e, principalmente, por sempre ter acreditado em mim.

À Dra. Denise de Campos Bicudo pelas importantes contribuições ao presente trabalho, mesmo quando ele ainda estava apenas começando, por passar de forma tão didática seus conhecimentos dentro e fora das disciplinas, pelas sugestões feitas no Exame de Qualificação, por sempre acreditar no meu trabalho e me tratar como uma profissional.

Ao Dr. Carlos Eduardo de Mattos Bicudo pela disposição de seu acervo particular, e por compartilhar sempre com muito bom humor suas histórias e conhecimentos. Agradeço a oportunidade de ter convivido com um dos maiores nomes da limnologia brasileira.

À Dra. Ilka Schincariol Vercellino por ter me mostrado o mundo da limnologia e pelas contribuições feitas no Exame de Qualificação. Agradeço também por sempre ter me incentivado, por estar sempre presente, pelos conselhos valiosos, pela amizade e carinho. Obrigada por me mostrar a porta e me ajudar a atravessá-la.

À Dra. Maria do Carmo Carvalho pelas contribuições e sugestões feitas no Exame de Qualificação.

À Dra. Liliana Rodrigues por permitir que eu fizesse a disciplina “Multifractals in Ecology using R” na Universidade Estadual de Maringá e pela ótima recepção, acolhimento e cuidado comigo durante a disciplina.

Ao Dr. Leonardo Saravia por ter ministrado a disciplina de “Multifractals in Ecology Using R”, por me ajudar a compreender a geometria fractal e pela fundamental ajuda no cálculo das dimensões fractais que usei neste trabalho.

À excelente e sempre bem humorada equipe do Laboratório de Ecologia Aquática: Ana Margarita, Bárbara Pellegrini, Gabrielle Araújo, Gisele Marquardt, Jeniffer Pereira, Karine Rivelino, Larissa Stevanato, Luciane Fontana, Lucineide Santana, Majoi Nascimento, Mariane Souza, Priscilla Denise, Samantha Faustino, Simone Oliveira, Simone Wengrat, Stefania Biolo, Stéfano Zorzal, Thiago dos Santos e Vanessa Camargo. Obrigada pela preciosa ajuda nos dias de coleta, pela convivência e amizade.

À Amariles Souza, Maria Auxiliadora (Dorinha), Marly e Valdenice, pela imensa ajuda dada nos dias de coleta e de análises, pela dedicação e cuidado com as vidrarias e estarem sempre prontas a ajudar. Especialmente, agradeço à Dorinha pela amizade, cuidado e preocupação comigo durante todo esse tempo. Sou muito sortuda por tê-la ao meu lado.

À Karine, Samantha, Lucineide, Mariane e Bárbara pela ajuda na confecção, montagem e colocação do experimento no lago. Teria sido muito difícil sem vocês!

A todos os pesquisadores, alunos e funcionários do Núcleo de Pesquisas em Ecologia, pelo apoio e convivência agradável no desenvolvimento do trabalho.

Ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, pela infraestrutura disponibilizada, auxílio nas coletas e uso irrestrito do laboratório e equipamentos do Núcleo de Pesquisas em Ecologia. Além de proporcionar um local de trabalho onde posso estar sempre em contato com a natureza, tornando meus dias melhores.

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 acolhimento e pelas disciplinas oferecidas que foram essenciais para a realização deste trabalho.

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

À FAPESP, Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo, pela concessão da bolsa de mestrado, que permitiu a realização deste trabalho (processo no. 2012/07366-8).

À Camila Rosal e Denise Amazonas por tornarem as disciplinas mais divertidas, por serem ótimas companheiras de trabalho e pela amizade que ficou quando as disciplinas terminaram.

À Karine por ter sido uma amiga incondicional em todas as horas. Vou levar os momentos bons para sempre.

À minha amiga Lucineide que tornou meus dias de trabalho mais alegres e sempre me ajudou nas horas em que precisei, com conselhos, pontos de vista e muito bom humor. Obrigada de coração.

À querida Samantha que passou comigo por todas as alegrias, dificuldades, coletas, experimento, almoços e cafés, disciplinas e situações das mais variadas durante o mestrado. Dividiu comigo os momentos felizes, ajudou-me nos difíceis e sempre torceu por mim, mesmo quando eu não conseguia. Fico feliz de perceber que além de todo o ganho intelectual que obtive durante este trabalho, ganhei também uma amizade para vida toda.

Às minhas lindas e queridas irmãs/amigas Gabi e Marina, pela força em todos os momentos e por dividirem e me deixar dividir experiências e vivências. Obrigada por sempre me estimularem a me tornar uma pessoa melhor.

Aos meus avós Durval (*in memoriam*) e Clarisse pelo suporte, ajuda e amor com que sempre me trataram. Serei para sempre grata.

Aos meus pais queridos Suely e Ubajara por acreditarem em mim, principalmente quando eu mesma não acreditava, por todo apoio incondicional que me deram e por me deixarem livre para seguir a minha vocação e paixão. Obrigada por despertarem o melhor em mim e me darem todo seu amor. Sem vocês eu não teria conseguido.

Índice

| | |
|---|----|
| Resumo geral..... | 1 |
| General summary..... | 2 |
| Introdução geral..... | 3 |
| | |
| Capítulo 1: Influência da sazonalidade e da estrutura do habitat sobre as características estruturais da comunidade perifítica | |
| Resumo..... | 8 |
| 1. Introdução..... | 9 |
| 2. Material e Métodos..... | 11 |
| 2.1. Área de estudo..... | 11 |
| 2.2. Delineamento amostral..... | 13 |
| 2.3. Variáveis analisadas..... | 15 |
| 2.4. Tratamento dos dados..... | 17 |
| 3. Resultados..... | 18 |
| 3.1. Variáveis climáticas..... | 18 |
| 3.2. Variáveis abióticas da água..... | 19 |
| 3.3. Cobertura de macrófitas e clorofila-a do fitoplâncton..... | 23 |
| 3.4. Perifíton..... | 23 |
| 4. Discussão..... | 34 |
| | |
| Capítulo 2: Efeitos da complexidade de habitat sobre as características estruturais da comunidade perifítica | |
| Resumo..... | 38 |
| 1. Introdução..... | 39 |
| 2. Material e Métodos..... | 41 |
| 2.1. Área de estudo..... | 41 |
| 2.2. Delineamento experimental..... | 41 |
| 2.3. Variáveis analisadas..... | 45 |
| 2.4. Tratamento dos dados..... | 45 |
| 3. Resultados..... | 47 |
| 3.1. Variáveis limnológicas..... | 47 |
| 3.2. Comunidade perifítica..... | 50 |
| 4. Discussão..... | 60 |
| Conclusão geral..... | 64 |
| Referências bibliográficas..... | 65 |
| Anexo..... | 80 |

Resumo geral

Um dos fatores ambientais que está relacionado diretamente com a manutenção da biodiversidade é a complexidade do habitat, contudo, a influência deste fator sobre as características estruturais da comunidade perifítica ainda é pouco compreendido. A influência da complexidade estrutural do habitat sobre a comunidade de algas do perifíton foi avaliada por meio de um estudo observacional e experimental (Lago das Ninféias, PEFI, SP). No estudo observacional, a influência da sazonalidade foi avaliada e as macrófitas aquáticas foram consideradas o fator chave da estruturação do habitat. Para a comunidade perifítica em diferentes estruturas de habitat foram escolhidos três pontos com ausência de macrófitas e três pontos com presença de macrófitas. Para isolar experimentalmente o fator complexidade de habitat foram construídos 16 mesocosmos, os quais constituíram em controle e tratamentos de alta, média e baixa complexidade de habitat. A complexidade estrutural do habitat foi quantificada por meio da dimensão fractal. O tempo de colonização do perifíton foi de 15 e 30 dias no experimento e 30 dias no estudo observacional. As características estruturais analisadas foram clorofila-a, massa seca livre de cinzas, densidade e biovolume algal, o conteúdo de N e P e razão molar N:P, classes algais, espécies descritoras, riqueza e diversidade de espécies. No estudo observacional todas as características estruturais da comunidade perifítica foram diferentes significativamente entre as estações do ano e apenas a clorofila-a não foi influenciada pela estrutura do habitat. A densidade de Bacillariophyceae e Chlorophyceae apresentou diferença significativa entre as estações do ano e as estruturas de habitat. As maiores mudanças na composição de espécies descritoras da comunidade de algas perifíticas foram determinadas pela sazonalidade. No estudo experimental a MSLC e o conteúdo de N e P do perifíton apresentou resposta significativa ao aumento da complexidade de habitat no 15° e 30° dias de colonização. Contudo, a clorofila-a foi sensível ao aumento da complexidade de habitat apenas no estágio sucessional mais jovem (15d). A riqueza foi maior nos tratamentos de média e alta complexidade. A abundância de *Cosmarium minutum* e *Cosmarium ocellatum* foram significativamente diferentes nas diferentes complexidades de habitat. Conclui-se que tanto a complexidade estrutural do habitat promovida pela presença ou ausência de macrófitas, como os diferentes graus de complexidade estrutural de habitat influenciaram o desenvolvimento da comunidade perifítica. Porém, esta influência não foi primária e atuou conjuntamente com a sazonalidade e o tempo de colonização sobre o perifíton.

Palavras – chave: estrutura de habitat, dimensão fractal, mesocosmo, macrófitas aquáticas, reservatório

General summary

One of the environmental factors that are directly related to the mechanisms and the maintenance of biodiversity is habitat complexity, but the influence of this factor on periphyton structural characteristics is still poorly understood. The influence of the habitat structural complexity on algal periphyton community was assessed using an observational and experimental study (Lago das Ninféias, PEFI, SP). In the observational study, the influence of seasonality was also evaluated and macrophytes were considered the key factor for structuring the habitat. To experimentally isolate the habitat complexity factor were built 16 mesocosms, which constituted the control and high, medium and low structural complexity treatment. The habitat structural complexity was quantified by fractal dimension. The colonization time was 15 and 30 days in experiment and 30 days in the observational study. The structural characteristics were analyzed chlorophyll-a, AFDM, algal density and biovolume, and the N and P content and molar ratio N:P. We analyzed the algal species descriptors and classes. In observational study, all the periphyton structural characteristics were significantly different between seasons and only chlorophyll-a was not influenced by habitat structure. Bacillariophyceae and Chlorophyceae density showed a significant difference between the seasons and habitat structure. The higher changes in the periphyton species descriptors composition were determined by seasonality. In the experimental study, AFDM and N and P content of the periphyton showed a significant response to increased habitat complexity on the 15th and 30th days of colonization. However, the chlorophyll a was sensitive to increased habitat complexity just early successional stage (15d). The richness was higher in the treatment of medium and high structural complexity. *Cosmarium minutum* and *Cosmarium ocellatum* are sensitive to increased habitat complexity. We conclude that both the habitat structural complexity promoted by the presence or absence of macrophytes, such as different degrees of habitat complexity influenced the development of periphyton. However, this influence was not primary and acted in parallel to seasonality and colonization time on periphyton.

Keywords: habitat structure, fractal dimension, mesocosm, aquatic macrophytes, reservoir

Introdução geral

Uma das questões centrais no estudo da ecologia de comunidades é como a biodiversidade é mantida (Tokeshi & Arakaki 2012). Atualmente, essa é uma questão muito importante, pois existem cada vez mais evidências de que a biodiversidade enfrenta riscos sem precedentes, devido às ações antrópicas, assim, a biodiversidade está sendo perdida mais rapidamente do que a ciência obtém informações e conhecimento (Dudgeon *et al.* 2006, Balian *et al.* 2008, Tokeshi & Arakaki 2012). Os ecossistemas de água doce são mais vulneráveis às ações humanas, principalmente, porque a riqueza de espécies nesses ambientes é elevada e, ainda, porque a água doce é um recurso fundamental para a sobrevivência humana (Lundberg *et al.* 2000, Dudgeon *et al.* 2006).

Dentre os fatores ambientais que podem influenciar a biodiversidade, a estrutura do habitat é considerada um importante fator (Tews *et al.* 2004). A estrutura do habitat refere-se às estruturas físicas distribuídas em um espaço e compreende componentes quantitativos e qualitativos, que podem ser abióticos e bióticos (McCoy & Bell 1991, Taniguchi *et al.* 2003, Warfe *et al.* 2006). Os efeitos dos componentes estruturais do habitat podem ser separados e avaliados pela complexidade do habitat, a qual está diretamente ligada à manutenção da biodiversidade. (Tews *et al.* 2004, Tokeshi & Arakaki 2012,). Recentemente, Tokeshi & Arakaki (2012) reportaram que a complexidade do habitat é caracterizada, principalmente, por cinco características da estrutura física dos ecossistemas aquáticos: o espaço; 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.

Cerca de 85% dos estudos em ecossistema terrestre mostram uma relação positiva entre a diversidade dos animais e a complexidade de habitat (Tews *et al.* 2004). Os estudos sobre a complexidade do habitat começaram na ecologia terrestre e um dos principais trabalhos foi o de MacArthur & MacArthur (1961). Neste clássico trabalho os autores mostraram que os ambientes complexos podem suportar uma ampla diversidade de espécies de aves porque podem conter recursos suficientes para suportar um grande número de espécies. Hutchinson (1959) afirmava que a diversidade da fauna terrestre poderia ser parcialmente explicada pelas propriedades físicas fornecidas pela diversa vegetação. Dentro desta linha de pensamento, muitos estudos foram desenvolvidos com o objetivo de entender como a complexidade de habitat afeta a estrutura e o funcionamento das comunidades biológicas nos ecossistemas terrestres e aquáticos. Por exemplo, como a complexidade de habitat influencia a comunidade de mamíferos (August 1983), peixes

(Crowder & Cooper 1982, Beukers & Jones 1997, Grenouillet *et al.* 2002, Almany 2004), formigas (Lassau & Hochuli 2004), aves (Hurlbert 2004) e invertebrados (O'Connor 1991, Downes *et al.* 1998, Robson & Barmuta 1998, Downes *et al.* 2000, Kelaher 2003, Karunaratne *et al.* 2006, Warfe & Barmuta 2006, Muotka & Syrjänen 2007, Matias *et al.* 2010, Mormul *et al.* 2011, Verdonschot *et al.* 2012). Todos estes estudos evidenciaram que a complexidade do habitat tem um efeito positivo sobre a diversidade dos organismos.

A lacuna no entendimento do papel da estruturação do habitat na organização das comunidades é amplificada porque muitos dos estudos utilizam a “complexidade de habitat” para explicar resultados encontrados (Kovalenko *et al.* 2012). A segunda razão é que a complexidade do habitat é geralmente definida por uma série de termos como “heterogeneidade do substrato”, “complexidade topográfica”, “arquitetura do habitat” e é muitas vezes usado como sinônimo de heterogeneidade de habitat. A revisão recente de Tokeshi & Arakaki (2012) trata a complexidade de habitat como diferenças na estrutura física dos elementos, ampliando a natureza multifacetada da complexidade de habitat e incluindo a escala espacial, diversidade, tamanho, densidade e disposição dos elementos estruturais.

Outra dificuldade da compreensão dos efeitos da complexidade de habitat sobre a estruturação de assembleias bióticas é a que a maioria dos trabalhos não quantifica a complexidade de habitat, apenas a classifica de forma qualitativa, como por exemplo, “presença ou ausência”, “rugoso ou liso”, o que diminui a exatidão sobre como a complexidade afeta os organismos (Taniguchi & Tokeshi 2004). Uma forma de solucionar esse problema é quantificar a complexidade de habitat por meio da dimensão fractal (Tokeshi & Arakaki 2012). A geometria fractal permite a quantificação da complexidade do habitat e estabelece um número simples para formas complexas, que não poderiam ser calculadas pela geometria euclidiana (Halley *et al.* 2004, Mandelbrot 1983). A dimensão fractal também permite a comparação da complexidade com outros ambientes e habitats, pois descreve a geometria de uma grande variedade de objetos naturais, tais como litorais, cadeias de ilhas, recifes de corais, imagens de satélite do oceano e padrões de cor e manchas de vegetação (Sugihara & May 1990, Seuront 2010). Muitos trabalhos que avaliam o efeito complexidade de habitat sobre os organismos a quantificam por meio da dimensão fractal (Ferreiro *et al.* 2014; Taniguchi & Tokeshi 2004, Mormul *et al.* 2011, Thomaz *et al.* 2008, Taniguchi *et al.* 2003), no entanto o foco da maioria dos trabalhos têm sido a comunidade de invertebrados.

Existem vários métodos usados para a determinação da dimensão fractal, mas o método da fotografia digital é o mais popular, principalmente, devido ao crescente avanço das tecnologias usadas nas câmeras digitais (Frost *et al.* 2005). A disponibilidade de programas específicos para calcular a dimensão fractal a partir da análise de imagens também contribuem para a maior

aplicação do método fotográfico, como Fractalyse, Fractop e Image J. Este método permite o cálculo das coordenadas tridimensionais de qualquer ponto fotografado. Considerando que a comunidade perifítica desenvolve uma arquitetura complexa comparável às florestas tropicais, Saravia *et al.* (2012) usaram métodos multifractais para testar a ocorrência de auto-organização espacial do perifíton, buscando explicar a distribuição da comunidade no ecossistema em mosaico.

Os efeitos da complexidade de habitat sobre a diversidade e a riqueza de espécies no perifíton têm sido abordados principalmente com a comunidade de micro e macroinvertebrados (Robson & Barmuta 1998, Warfe & Barmuta 2006, Muotka & Syrjänen 2007, Matias *et al.* 2010), sendo as algas perifíticas abordadas apenas como recurso para os herbívoros (Taniguchi & Tokeshi 2004, Ferreira *et al.* 2014). Há estudos que abordaram a complexidade de habitat em microescala, precisamente em escala de substrato, verificando que as diferenças microtopográficas poderiam influenciar a composição de espécies e a biomassa algal (Murdock & Dodds 2007, Souza & Ferragut 2013). Em escala ecossistêmica, poucos estudos abordaram a influência da complexidade de habitat sobre a estrutura da comunidade perifítica (Warfe & Barmuta 2006), sendo praticamente inexistentes os estudos que focam a comunidade de algas perifíticas (Ferreira *et al.* 2014). Em região tropical, destacam-se os estudos de Pellegrini (2012) e Souza (2013). Estes estudos observacionais evidenciaram que a sazonalidade e a estrutura de habitat, promovida pelas macrófitas, eram fatores determinantes da estrutura da comunidade perifítica em substrato natural (*Nymphaea*) e artificial, respectivamente. Contudo, estes estudos não mediram o grau de influência da complexidade estrutural do habitat sobre o perifíton. Desta forma, há uma lacuna no conhecimento sobre o grau de influência da complexidade do habitat sobre a comunidade de algas perifíticas.

Nos ecossistemas aquáticos, principalmente os ecossistemas rasos, as macrófitas aquáticas proporcionam estrutura física, aumentando a complexidade dos habitats (Thomaz *et al.* 2008, Thomaz & Cunha 2010). As macrófitas podem atuar sobre o aumento da disponibilidade de luz para o perifíton pelo bloqueio da ressuspensão do sedimento, ou pela diminuição da disponibilidade de luz pela elevada cobertura vegetal, 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). A forma biológica e a arquitetura da planta podem afetar o desenvolvimento da comunidade de algas perifíticas (Jones *et al.* 2000, Santos *et al.* 2013). Quimicamente, as macrófitas podem fornecer nutrientes ao perifíton por meio da decomposição, excreção e senescência (Wetzel 2001). É consenso na literatura que as macrófitas aquáticas têm um importante papel na estruturação de comunidades em ambientes aquáticos (Thomaz & Cunha 2010).

Para Stevenson (1997) o aumento da biomassa, diversidade e estabilidade da comunidade de algas perifíticas pode ser uma consequência direta das propriedades emergentes da heterogeneidade de habitat. Além da complexidade de habitat, vários fatores ambientais podem atuar sinergicamente sobre a estrutura das algas perifíticas (disponibilidade de recursos). Desta forma, o efeito da complexidade de habitat sobre o perifíton poderá ser identificado com maior grau de certeza através de estudos experimentais, que promovam o isolamento dos fatores controladores. Estudos experimentais sobre os efeitos positivos da complexidade de habitat sobre a comunidade zooplancônica foram realizados com sucesso (Meerhoff *et al.* 2007). Thomaz & Cunha (2010) ressaltam que a complexidade de habitat proporcionada pelas macrófitas foi exaustivamente estudada, mas raramente tem sido feito de forma padronizada, dificultando comparações entre estudos e o estabelecimento de conclusões gerais.

Destaca-se, ainda, que a manutenção da qualidade do habitat deve ser um ponto central nas políticas de conservação dos ambientes, principalmente os de água doce, considerados hot spots para a biodiversidade (Harper & Everard 1998, Strayer & Dudgeon 2010). As estratégias para a conservação da biodiversidade são baseadas, principalmente, na composição florística e na riqueza de espécies (Margurran 2004). A inclusão da diversificada comunidade perifítica nos levantamentos é fundamental para que se chegue a um diagnóstico mais exato da biodiversidade dos ecossistemas aquáticos (Fernandes & Esteves 2011). A não-inclusão do perifíton no levantamento florístico de um reservatório oligotrófico poderia ter levado ao desconhecimento de 47% da biodiversidade algal (Ferragut *et al.* 2005). Além deste aspecto, a comunidade perifítica tem papel fundamental no funcionamento dos ecossistemas aquáticos rasos (Vadeboncoeur & Steinman 2002), os quais são dominantes em nível mundial (Wetzel 1990) e no Brasil (Esteves 2011). Portanto, o aumento do conhecimento da biodiversidade de algas e a identificação dos fatores ambientais que direcionam e controlam a diversidade de espécies de algas perifíticas é muito importante para elaboração de diagnósticos ambientais mais eficientes e precisos, particularmente em região tropical.

O presente estudo insere-se no projeto “Influência da heterogeneidade espacial sobre a estrutura e o estado nutricional (N, P) da comunidade perifítica, fitoplanctônica e metafítica no Lago das Ninféias (PEFI, São Paulo)” (Fapesp 2009/52253-4). Especificamente, o presente estudo contribuiu para o maior entendimento da ecologia do perifíton avaliando a influência da complexidade de habitat sobre o estado nutricional e a estrutura da comunidade de algas perifíticas por meio de um estudo observacional e experimental.

No presente estudo, o **estudo observacional** foi realizado com o objetivo principal de avaliar a variação sazonal da estrutura e do estado nutricional do perifíton em pontos do reservatório com estruturas de habitat diferentes: ausência de macrófitas (habitat de menor

complexidade estrutural); presença de macrófitas (habitat de maior complexidade estrutural), visando avaliar em condições naturais a influência do aumento da complexidade de habitat, bem como da variação das condições limnológicas. O **estudo experimental** foi realizado com o objetivo principal de isolar e avaliar os efeitos da alteração da complexidade de habitat sobre o estado nutricional e a estrutura da comunidade perifítica. Especificamente, o presente estudo pretende responder se o aumento da complexidade de habitat tem efeito positivo sobre o estado nutricional e o incremento de biomassa do perifíton e se o aumento da complexidade de habitat tem efeito positivo sobre a diversidade e densidade algal. A avaliação conjunta da diversidade de espécies no estudo observacional e no experimental permitirá uma melhor avaliação da relação entre a complexidade de habitat e diversidade de algas perifíticas.

A presente dissertação apresenta os seguintes capítulos:

- Capítulo 1 Influência da sazonalidade e da estrutura do habitat sobre as características estruturais da comunidade perifítica em reservatório raso
- Capítulo 2: Efeitos da complexidade de habitat sobre as características estruturais da comunidade perifítica: um estudo experimental

Capítulo 1

Influência da sazonalidade e da estrutura do habitat sobre as características estruturais da comunidade perifítica em reservatório raso

Resumo

O presente estudo teve como objetivo avaliar sazonalmente as características estruturais da comunidade perifítica em diferentes estruturas de habitat em reservatório tropical raso (Lago das Ninféias, São Paulo, PEFI): locais com ausência de macrófitas (habitat de menor complexidade estrutural) e locais com presença de macrófitas (habitat de maior complexidade estrutural). As macrófitas aquáticas foram consideradas o fator chave da estruturação do habitat, sendo escolhidos três pontos de amostragem (n=3) com ausência de macrófitas (AM) e três pontos (n=3) com presença de macrófitas (PM). Lâminas de vidro foram utilizadas como substrato para colonização e o tempo de colonização foi de 30 dias. Os atributos estruturais analisados foram clorofila-a, MSLC, densidade e biovolume algal, bem como o conteúdo de N e P e razão molar N:P. Foram analisadas as classes algais e espécies descritoras. O eixo 1 da PCA representou a escala sazonal de variação das condições limnológicas nos bancos de macrófitas e as macrófitas aquáticas influenciaram as condições limnológicas da água circundante. Todas as características estruturais da comunidade perifítica foram significativamente diferentes entre as estações do ano e apenas a clorofila-a não foi influenciada pela estrutura do habitat. A densidade de Bacillariophyceae e Chlorophyceae apresentou diferença significativa entre as estações do ano e as estruturas de habitat, enquanto a densidade das demais classes apresentou diferença significativa apenas entre as estações do ano. As maiores mudanças na composição de espécies descritoras da comunidade de algas perifíticas foram determinadas pela sazonalidade, mas diferenças na densidade e biovolume algal foram detectadas na presença e ausência de macrófitas. Concluiu-se que a maioria das características estruturais da comunidade perifítica foi influenciada pela interação dos fatores sazonalidade e estrutura de habitat, ou seja, estes fatores atuaram sobre o desenvolvimento da comunidade perifítica.

Palavras-Chave: algas perifíticas, conteúdo de N e P, biomassa, diversidade, macrófitas aquáticas

1. Introdução

A estrutura da comunidade de algas e o estado nutricional do perifíton podem variar em função das condições ambientais (Liboriussen & Jeppesen 2009), como as condições químicas (qualidade e quantidade de nutrientes dissolvidos), físicas (temperatura, turbulência e luminosidade) e a disponibilidade do substrato para a colonização (Wetzel 1993, Vadeboncoeur & Steinman 2002). Outro aspecto ambiental importante é a estruturação do habitat (Messyasz & Kippen 2006), que pode atuar diretamente sobre a estrutura e o funcionamento da comunidade de algas perifíticas (Jones *et al.* 2000). A estrutura do habitat desempenha importante papel na estrutura e no funcionamento das comunidades biológicas, pois fisicamente habitats mais complexos podem suportar um maior número de espécies, podendo assim, regular a diversidade de espécies, ou seja, habitats complexos são associados a uma riqueza maior do que habitats mais simples (MacArthur & MacArthur 1961, Downes *et al.* 1998, Thomaz *et al.* 2008). A estrutura do habitat pode afetar os organismos perifíticos, pois interfere diretamente sobre a colonização, crescimento, reprodução, aquisição de recursos e número de predadores/pastadores (Tokeshi & Arakaki 2012).

Nos ecossistemas aquáticos, as macrófitas aquáticas são os principais componentes na estruturação do habitat, pois são componentes chaves na heterogeneidade espacial (Jeppesen *et al.* 1998, Thomaz *et al.* 2008). As macrófitas proporcionam a estrutura física para organismos aderidos, aumentando a complexidade e a heterogeneidade de habitats (Jeppesen *et al.* 1998, Thomaz *et al.* 2008, Thomaz & Cunha 2010). Durante o desenvolvimento, a arquitetura das macrófitas é modificada, podendo afetar o crescimento e a sobrevivência dos organismos aquáticos (Carpenter & Lodge 1986). Além disso, as macrófitas podem modificar quimicamente o meio circundante por meio da assimilação e excreção de nutrientes, tendo significativa liberação de nutrientes durante os processos de senescência ou decomposição (Wetzel 2001). É consenso na literatura que as macrófitas aquáticas têm um importante papel na estruturação de comunidades em ambientes aquáticos (Thomaz & Cunha 2010). A forma de estruturação do habitat pode aumentar a biodiversidade de um ecossistema, assim, entender o grau de influencia do habitat sobre os organismos pode ajudar a desenvolver estratégias mais eficientes para a conservação da biodiversidade (Kovalenko *et al.* 2012, Tokeshi & Arakaki 2012).

Com a finalidade de compreender melhor a relação perifíton-macrófitas, inúmeros estudos evidenciaram o papel das macrófitas aquáticas como fator determinante da estrutura do habitat (ex. Thomaz *et al.* 2008, Pellegrini 2012, Santos *et al.* 2013, Souza 2013, Ferreira *et al.* 2014). A arquitetura e forma de vida das macrófitas determina a complexidade estrutural do habitat, que pode

atuar sobre a organização das comunidades nos ecossistemas aquáticos (Thomaz *et al.* 2008). A influência da complexidade de habitat sobre as comunidades biológicas foi observada em várias assembleias aquáticas, como peixes e macroinvertebrados (Padial *et al.* 2009), invertebrados bentônicos (Taniguchi & Tokeshi 2004, Thomaz *et al.* 2008) e zooplâncton (Meerhoff *et al.* 2007). Especificamente em relação à comunidade algal em ecossistemas lóticos, a complexidade estrutural do habitat é um importante fator na distribuição das algas perifíticas (Hollingsworth & Vis 2010, Schneck *et al.* 2011) e de macroalgas (Branco *et al.* 2005). Recentemente, estudos observacionais mostraram que a estrutura do habitat, promovida pelas macrófitas, e a sazonalidade tinham influência sobre a estrutura da comunidade perifítica em reservatório raso (Pellegrini 2012, Souza 2013).

As mudanças na estrutura do perifíton podem ser detectadas pelos atributos estruturais (ex. biomassa, densidade algal) e pelo estado nutricional. O estado nutricional é determinado pela avaliação conjunta do conteúdo de nutrientes, principalmente N e P, e da razão estequiométrica destes nutrientes (Kahlert 1998, Kahlert *et al.* 2002). O estado nutricional pode ser usado para detectar alterações na comunidade perifítica, pois a composição química da comunidade pode mudar em função de uma mudança na composição de espécies, ciclagem interna de nutrientes e da disponibilidade de nutrientes na água circundante (Burkholder 1996, Stevenson 1996, Kahlert, 1998). O interesse no entendimento da estequiometria N e P vem do sucesso de sua aplicação na indicação do potencial de limitação algal no perifíton (Hillebrand & Sommer 2000, Ferragut & Bicudo 2009), bem como na detecção das alterações ambientais (Taniwaki *et al.* 2013). Portanto, espera-se que mudanças na estrutura do habitat podem ser indicadas pela composição elementar do perifíton (conteúdo de nitrogênio e fósforo).

O presente estudo teve como objetivo avaliar sazonalmente as características estruturais da comunidade perifítica em diferentes estruturas de habitat no reservatório: locais com ausência de macrófitas (habitat de menor complexidade estrutural); locais com presença de macrófitas (habitat de maior complexidade estrutural). Especificamente, o estudo pretende responder se a presença ou a ausência de macrófitas tem influência sobre as características estruturais do perifíton, incluindo mudanças na similaridade da composição de espécies. Além disso, este estudo visa avaliar se a influência da estrutura do habitat promovido pelas macrófitas sobre o perifíton é dependente da sazonalidade.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de Estudo

O Lago das Ninféias é um reservatório pequeno, raso e mesotrófico, formado pelo barramento do córrego Pirarungaua com finalidade paisagística no Jardim Botânico de São Paulo (Tabela 1, Figura 1). Este reservatório foi escolhido por apresentar região litorânea extensa e com grande abundância de macrófitas aquáticas (*Nymphaea* spp., *Utricularia foliosa* L., *Panicum repens* L., *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth, *Utricularia gibba* L., *Eleocharis acutangula* (Roxb.) Schult) e, também, porque estudo anterior "Influência da heterogeneidade espacial sobre a estrutura e estado nutricional (C, N, P) da comunidade perifítica, fitoplanctônica e metafítica no Lago das Ninféias em dois períodos climáticos" (Fapesp 2009/52253-4) forneceu informações que embasaram os objetivos e a escolha dos pontos de amostragem do presente estudo.

O Lago das Ninféias está localizado no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI) (23°39'15,60"S, 46°37'22,83"W). Esta reserva está inserida na malha urbana de São Paulo e possui perfil paisagístico bastante variado, com mata natural associada a áreas desmatadas, em consequência da ocupação antrópica (Figura 1). O PEFI situa-se na região sudeste do Município de São Paulo (23°38'20,03"S; 46°37'19,20"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 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. A precipitação anual média é de 1.368 milímetros e a temperatura média do ar do mês mais frio (julho) é de 15 °C e temperatura média dos meses mais quentes (janeiro-fevereiro) é 21,4-21,6 °C (Santos & Funari 2002). A velocidade do vento é normalmente baixa (<2,5 ms⁻¹).

Tabela 1. Dados morfométricos do Lago das Ninféias (PEFI, São Paulo).

| Características | Lago das Ninféias |
|-------------------------------------|----------------------|
| Comprimento máximo | 187 m |
| Largura máxima | 52,6 m |
| Perímetro | 512,1 m |
| Área | 5.433 m ² |
| Volume | 7.170 m ³ |
| Profundidade máxima ($Z_{\max.}$) | 3,6 m |
| Profundidade média (Z) | 1,32 m |
| Profundidade relativa | 4,3 % |
| Declividade média | 8,65 % |
| Desenvolvimento do perímetro (DL) | 1,96 |
| Desenvolvimento do volume (DV) | 1,10 |
| Tempo médio de residência | 7,2 dias |
| Tempo máximo de residência | 24 dias |
| Tempo mínimo de residência | 3 dias |

Fonte: Bicudo *et al.* (2002).

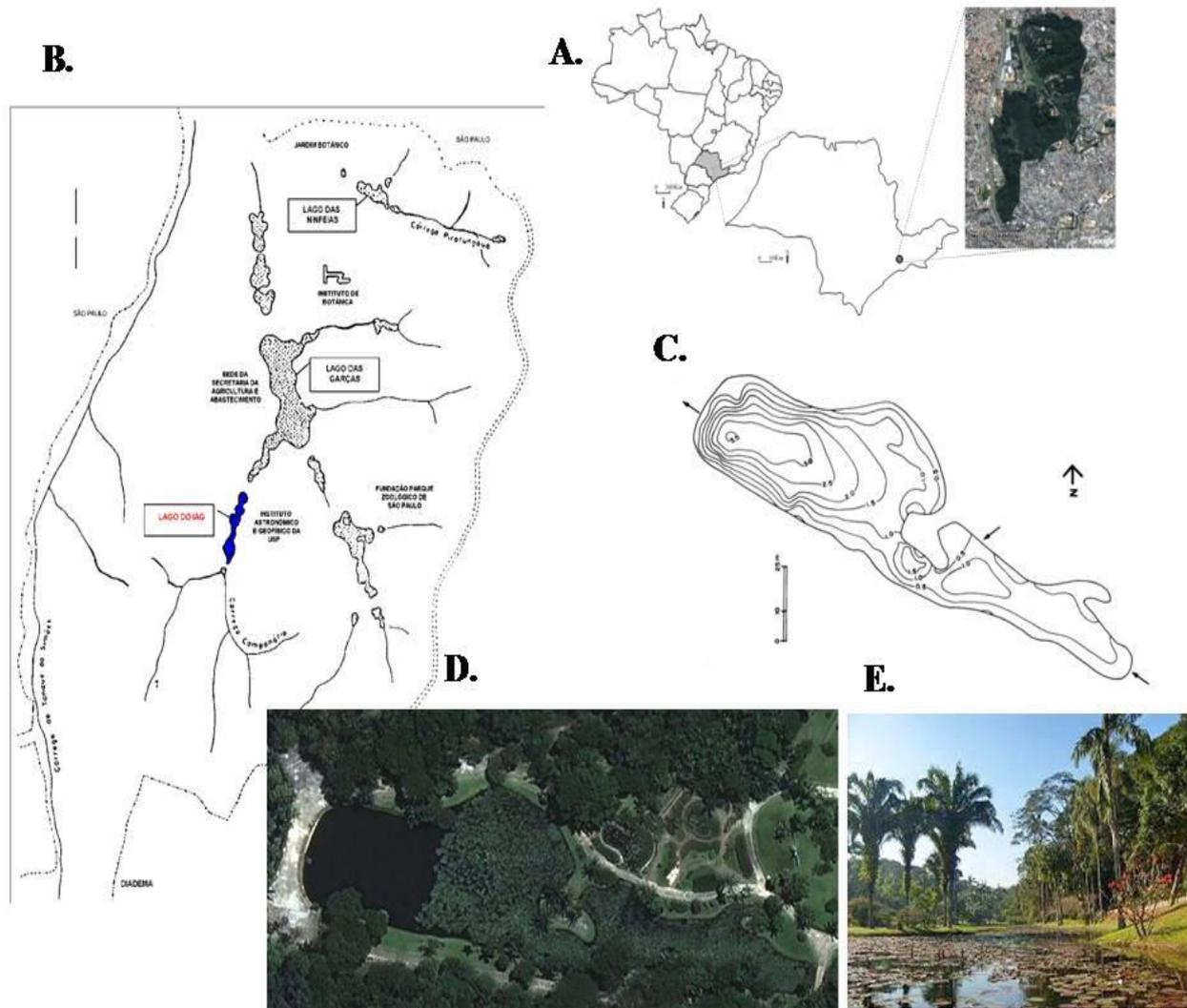


Figura 1. (A) Mapa do Brasil destacando o Estado de São Paulo e a localização aproximada do PEFI (<http://www.earth.google.com> em 20/11/2009); (B) mapa de localização do lago na reserva do PEFI (Bicudo *et al.* 2002); (C) mapa batimétrico do Lago das Ninféias (Bicudo *et al.* 2002); (D) Lago das Ninféias, vista do satélite (Google Maps, em 24/03/2010); (E) foto do Lago das Ninféias mostrando os bancos de macrófitas (cedida por B.G. Pellegrini 2009).

2.2. Delineamento amostral

As amostragens para determinação das variáveis físicas, químicas e biológicas da água e do perifiton foram realizadas em pontos com presença e ausência de macrófitas na região litorânea do reservatório. A amostragem nos pontos com presença de macrófitas foi realizada somente em pontos monoespecíficos de *Nymphaea* spp., a qual é a macrófita mais abundante no reservatório. Para atender a escala sazonal, as amostragens foram realizadas no verão (15 de março de 2012),

outono (04 de maio de 2012), inverno (10 de setembro de 2012) e primavera (14 de dezembro de 2012).

No delineamento amostral as macrófitas aquáticas foram consideradas o fator chave da estruturação do habitat, sendo escolhidos três pontos de amostragem (n=3) com ausência de macrófitas (AM) e três pontos (n=3) com presença de macrófitas (PM) (Figura 2). Portanto, os pontos de amostragem apresentaram diferenças contrastantes em relação à complexidade estrutural do habitat para o perifíton. A localização dos pontos de amostragem com presença de macrófitas teve como base informações do banco de dados de projeto Fapesp 2009/534522. Os critérios de escolha dos pontos de amostragem com presença de macrófitas foram a ocorrência de elevada complexidade de habitat e baixa variação sazonal das condições limnológicas. Os pontos de amostragem com presença e ausência de macrófitas foram posicionados na mesma direção e apresentaram a menor distância possível para minimizar a influência das diferenças de profundidade.

A comunidade perifítica foi analisada em substrato artificial para evitar a influência do substrato vivo (Burkholder & Wetzel 1990, Murdock & Dodds 2007, Bergey 2008). Em cada ponto de amostragem, 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 6 suportes e 60 lâminas de vidro foi colocado em cada ponto de amostragem em cada estação do ano (outono, inverno, primavera e verão), sendo 6 amostras em cada estação do ano (total de 24 amostras). Destaca-se que as lâminas de vidro para amostragem do perifíton foram retiradas do suporte de forma aleatória por meio de sorteio.

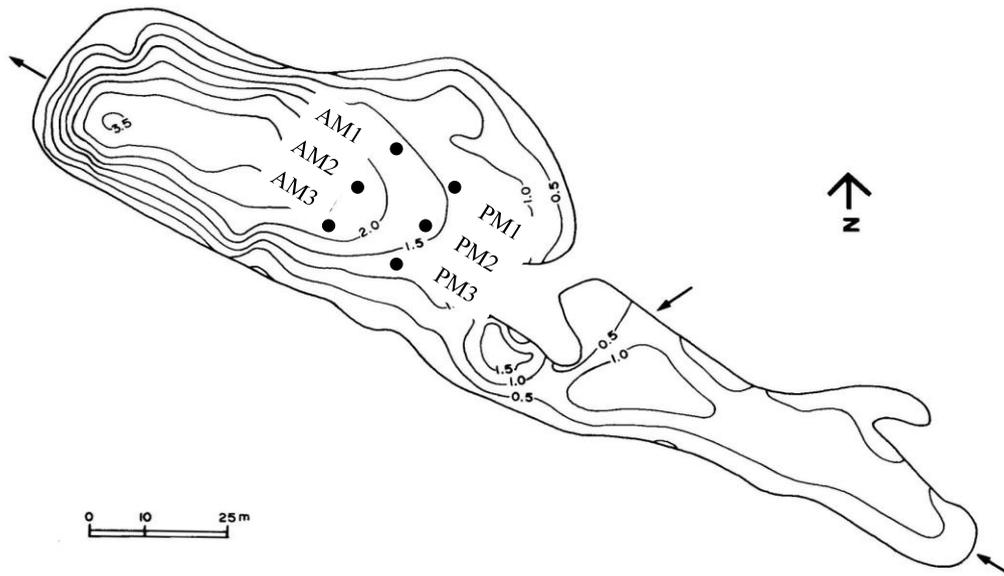


Figura 2. Localização dos pontos de amostragem com presença de macrófitas (PM) e ausência de macrófitas (AM) no Lago das Ninféias.

2.3. Variáveis analisadas

2.3.1. Variáveis climatológicas

As variáveis climatológicas 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 (estacao.iag.usp.br). Foram analisadas as seguintes variáveis: temperatura do ar e precipitação pluviométrica.

2.3.2. Variáveis físicas e químicas

Amostras de água foram coletadas manualmente na subsuperfície por meio da introdução de frascos de polietileno em cada ponto de amostragem para determinação das variáveis limnológicas nos dois tipos de estrutura de habitat e estações do ano.

Foram analisadas as seguintes variáveis abióticas da água: transparência da água (profundidade do disco de Secchi), radiação subaquática (luxímetro Li-Cor LI-250A), temperatura, condutividade elétrica (condutímetro 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) (Mackereth *et al.* 1978), nitrogênio

amoniacoal (N-NH₄) (Solorzano 1969), ortofosfato (P-PO₄) e fósforo total dissolvido (PDT) (Strickland & Parsons 1960), nitrogênio total (NT) e fósforo total (PT) (Valderrama 1981) e sílica solúvel reativa (Golterman *et al.* 1978). As amostras para a fração dissolvida dos nutrientes foram filtradas em filtro de fibra de vidro GF/F Whatman 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 máximo 30 dias após a coleta.

Destaca-se que na coleta da primavera o luxímetro estava quebrado e, portanto, a medida da radiação subaquática não foi realizada nesta estação do ano.

2.3.3. Variáveis biológicas

Para caracterizar a variação da estrutura do habitat promovida pelas macrófitas aquáticas, determinou-se a porcentagem de cobertura das macrófitas aquáticas pelo método do quadrado, o qual consiste na utilização de um quadrado de PVC de 1m² dividido em 100 quadrados menores de 10 cm x 10 cm (Thomaz *et al.* 2004).

A clorofila-a do fitoplâncton foi determinada pelo método do etanol (90%) (Marker *et al.* 1980, Sartory & Grobbelaar 1984). Esta estimativa foi realizada para avaliar a possível interferência do fitoplâncton sobre o perifíton, principalmente a interferência na turbidez.

O perifíton aderido às lâminas de vidro foi removido por meio de raspagem com lâminas de barbear e jatos de água destilada, exceto para composição química na qual se utilizou água ultrapura. A estrutura da comunidade perifítica foi avaliada a partir de das estimativas de biomassa, composição de espécies, densidade e biovolume algal, riqueza e diversidade de espécies.

Amostras do perifíton foram filtradas em filtro de fibra de vidro Whatman GF/F sob baixa pressão ($\leq 0,3$ atm) para a determinação da clorofila-a corrigida da feofitina (Marker *et al.* 1980, Sartory & Grobbelaar 1984) e para a massa seca livre de cinzas (MSLC, APHA 2005).

Para a análise qualitativa das algas perifíticas, as amostras foram fixadas com formalina 4% e analisadas ao microscópio binocular da marca Zeiss Axioscop, munido de câmara clara e ocular de medição. Para a identificação das diatomáceas foram preparadas lâminas permanentes cuja oxidação e preparo seguiram Batarbee (1986). A identificação taxonômica das algas teve como base as publicações regionais, principalmente, as referentes ao PEFI (Sormus & Bicudo 1994, Azevedo *et al.* 1996, Bicudo 1996, Bicudo *et al.* 1998, Bicudo *et al.* 1999, Bicudo *et al.* 2003, Ferragut *et al.* 2005, Araújo & Bicudo 2006, Tucci *et al.* 2006, Godinho *et al.* 2010).

As amostras foram fixadas com lugol acético a 1% e mantidas no escuro até o momento da análise para quantificação das algas perifíticas. 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 e o limite de contagem foi estabelecido pela curva de rarefação de espécies e pela contagem mínima de 400 indivíduos na amostra (Ferragut *et al.* 2013).

O biovolume ($\mu\text{m}^3 \cdot \text{cm}^{-2}$) é o produto da densidade populacional e do volume médio de cada espécie. O biovolume da maioria das espécies foi obtido na lista de biovolume das espécies da 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 5% 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 riqueza de espécies foi medida pelo número de espécies por amostra. A diversidade da comunidade de algas perifíticas foi calculada pelo índice de diversidade de Shannon (Magurran 2004). A fórmula utilizada no cálculo da diversidade foi a seguinte: $H' = -\sum \left(\frac{n_i}{N}\right) \text{LN} \left(\frac{n_i}{N}\right)$.

O estado nutricional do perifíton foi avaliado com base no conteúdo de N e P e na razão molar N:P. O conteúdo de fósforo do perifíton foi determinado pelo método descrito por Andersen (1976) e modificado por Pompêo & Moschini-Carlos (2003). O conteúdo de nitrogênio total foi determinado pelo método micro-Kjeldhal conforme Umbreit *et al.* (1964). O conteúdo de N e P foi expresso por porcentagem de unidade de massa seca livre de cinzas.

2.4. Tratamento dos dados

A análise de variância de dois fatores (ANOVA 2-fatores) foi utilizada para a determinação das diferenças significativas entre as médias das variáveis abióticas nos pontos AM e PM (n=3) e estações do ano, bem como da interação entre estes dois fatores (habitat e sazonalidade). Conforme as exigências para realização da ANOVA testou-se a homogeneidade de variância e a distribuição normal dos dados. Estas análises foram realizadas no programa estatístico SigmaPlot (11.0). A avaliação conjunta dos dados abióticos nas diferentes estruturas de habitats e nas estações do ano foi feita pela análise de componentes principais (PCA) a partir de matriz de covariância e os dados logaritimizados $[(\log(x+1))]$.

A influência da sazonalidade e da estrutura do habitat (presença e ausência de macrófitas) e da interação destes fatores (sazonalidade e habitat) sobre os atributos estruturais da comunidade de algas e do estado nutricional do perifíton foi verificada pela análise de variância multivariada

permutacional (PERMANOVA 2-fatores). PERMANOVA é uma análise univariada ou multivariada de variância não-paramétrica que utiliza procedimentos de permutação para obter valor de P (Anderson 2001). Esta análise foi realizada com dados logaritimizadas, utilizando a medida de similaridade de Bray-Curtis e 9.999 permutações no programa estatístico Past 3.01 (Hammer *et al.* 2001).

A similaridade entre as estrutura de habitat (presença e ausência de macrófitas) com base na composição de espécies de algas perifíticas foi determinada pela Análise Hierárquica de Agrupamento. Esta análise foi realizada a partir da matriz de densidade de espécies (132 espécies), utilizando o método de UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) e o índice de similaridade de Bray-Curtis. A similaridade foi representada por meio de dendrograma e as distorções da similaridade foram expressas pelo coeficiente cofenético. A análise foi realizada no programa estatístico PAST 3.01 (Hammer *et al.* 2001).

Para avaliar conjuntamente a densidade de algas perifíticas e as variáveis ambientais em cada estrutura de habitat em escala sazonal realizou-se a Análise de Correspondência Canônica (CCA), a qual foi feita a partir de matriz de covariância e com os dados transformados pela amplitude de variação (ranging: $[(x-x_{\min})/(x_{\max}-x_{\min})]$). Para que o conjunto de espécies seja o mais representativo possível foram selecionadas espécies com contribuição maior ou igual a 0,5% da densidade total e 100% de ocorrência em cada estrutura de habitat. As variáveis ambientais foram selecionadas com base na análise de componentes principais (variáveis mais correlacionadas com os eixos 1 e 2). O programa estatístico utilizado foi PC-ORD 6.0 (McCune & Mefford 2011).

3. Resultados

3.1. Variáveis climáticas

O verão e a primavera foram as estações mais quentes, com médias mensais de 23°C e 21,5°C, respectivamente (Figura 3A). No inverno houve ocorrência de precipitação pluviométrica em apenas 3 dias, sendo a média mensal muito baixa, apenas de 1,3mm (Figura 3B).

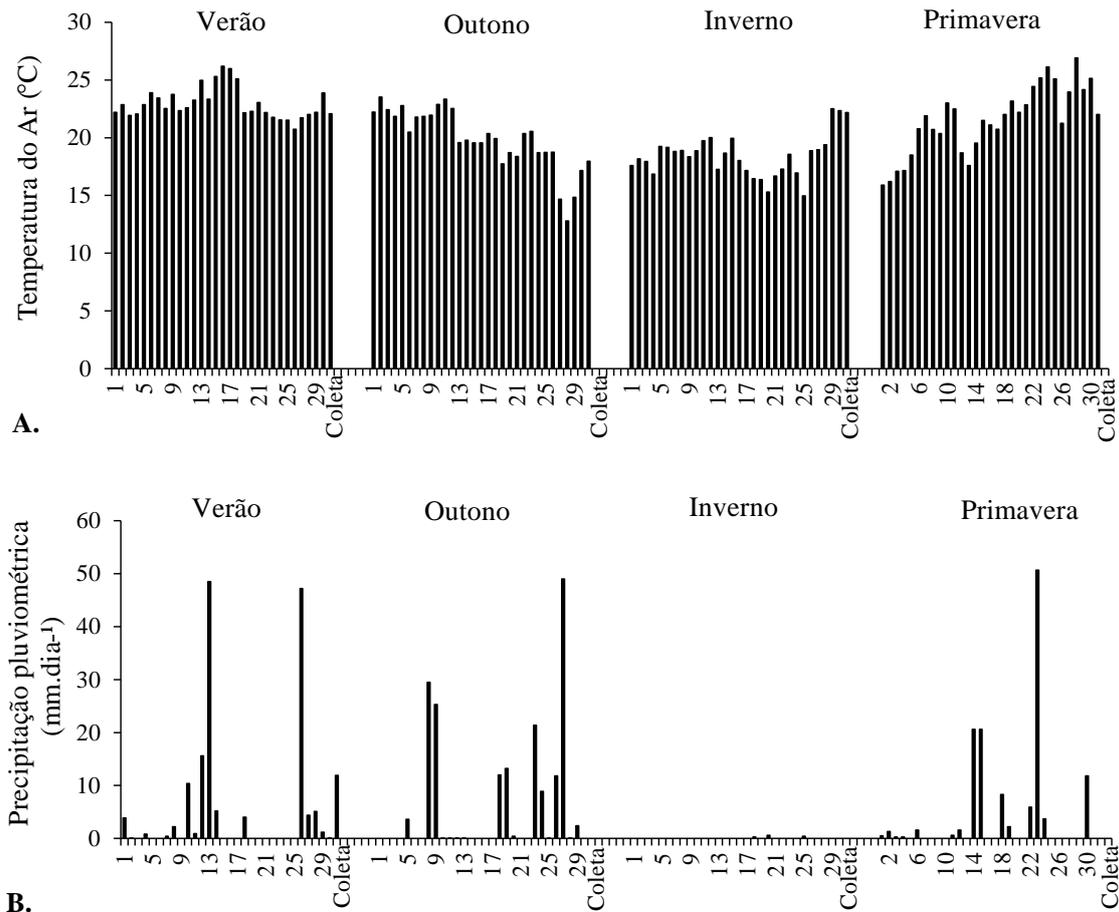


Figura 3. Variação sazonal dos valores médios diários da temperatura do ar (A) e da precipitação pluviométrica (B) nos 30 dias anteriores à coleta.

3.2. Variáveis abióticas da água

A tabela 2 resume as condições limnológicas nas estruturas de habitat (ausência e presença de macrófitas) em cada estação do ano, bem como os resultados da ANOVA 2-fatores.

De acordo com Anova 2-fatores (Tabela 2), verificou-se que em relação ao fator sazonalidade a maioria das variáveis analisadas apresentou diferença significativa entre as estações do ano, exceto a concentração de CO₂ livre e OD. Em relação às estruturas de habitats, verificou-se que a alcalinidade, pH e as concentrações de CO₂ livre, bicarbonato, nitrito, nitrato e amônio apresentaram diferenças significativas entre os pontos AM e PM. A interação entre os fatores sazonalidade e estrutura de habitat foram significativas para os valores de alcalinidade, CO₂ livre, pH, bicarbonato, OD, NT, amônio, nitrato, silicato e transparência da água. Destaca-se que as concentrações de P-PO₄ e PDT estiveram sempre abaixo do limite de detecção do método (<10µg.L⁻¹, Tabela 2). A transparência da água foi maior nos pontos com ausência de macrófitas.

Considerando apenas o outono, inverno e verão, a radiação subaquática apresentou os menores valores no outono (Tabela 2).

A avaliação conjunta das variáveis limnológicas pela PCA resumiu 85,2% da variabilidade dos dados nos dois primeiros eixos (Figura 4, Tabela 3). O teste de randomização (9999 vezes) indicou que os eixos 1 e 2 são passíveis de interpretação ($p = 0,001$). O eixo 1 ordenou as duas estruturas de habitat (AM e PM) da primavera e do verão no lado positivo e as estruturas do inverno e outono do lado negativo. No lado positivo do eixo 1, as unidades amostrais foram associadas com as maiores concentrações de PT, temperatura e clorofila-a do fitoplâncton ($r > 0,6$). No lado negativo, as unidades amostrais do inverno e outono foram mais associadas com a maior concentração de sílica e de transparência da água ($r > 0,6$). O eixo 1 representou a variação sazonal (período seco e chuvoso) das condições limnológicas nas estruturas de habitat no Lago das Ninféias.

Tabela 2. Valores médios e desvio padrão dos dados limnológicos (n=3) nas estruturas de habitat (PM, presença de macrófitas; AM, ausência de macrófitas) em cada estação do ano no Lago das Ninféias. Resultados da ANOVA 2-fatores para os fatores estrutura de habitat e sazonalidade e interação destes fatores. Abreviações: ns = não significativo, * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,001$.

| Variáveis | Verão | | Outono | | Inverno | | Primavera | | Anova 2-fatores | | |
|---|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|---------|-----------|
| | AM | PM | AM | PM | AM | PM | AM | PM | Sazonalidade | Habitat | Interação |
| Alcalinidade (mEq.L ⁻¹) | 0,026 (± 0,001) | 0,025 (± 0,001) | 0,032 (± 0,0) | 0,028 (± 0,001) | 0,031 (± 0,0) | 0,030 (± 0,0) | 0,034 (± 0,0) | 0,033 (± 0,001) | ** | ** | * |
| Bicarbonato (mg.L ⁻¹) | 1,6 (± 0,04) | 1,5 (± 0,03) | 1,9 (± 0,02) | 1,7 (± 0,08) | 1,9 (± 0,01) | 1,9 (± 0,1) | 2,1 (± 0,0) | 2,0 (± 0,04) | ** | ** | * |
| CO ₂ livre (mg.L ⁻¹) | 16 (± 10,7) | 3,7 (± 1,1) | 6,5 (± 3,6) | 3,8 (± 0,3) | 5,1 (± 0,5) | 5,2 (± 0,2) | 6,7 (± 3,4) | 7,4 (± 2,1) | ns | * | * |
| Condutividade elétrica (µmS.cm ⁻²) | 45 (± 0,02) | 36 (± 0,0) | 38 (± 0,01) | 36 (± 0,0) | 28 (± 0,0) | 27 (± 0,0) | 33 (± 0,01) | 29 (± 0,0) | * | ns | ns |
| Fósforo total (µg.L ⁻¹) | 17,9 (± 4,9) | 20,5 (± 2,4) | 14,8 (± 0,4) | 14,5 (± 2,8) | 12,3 (± 1,0) | 14,3 (± 1,7) | 23,7 (± 0,5) | 29,4 (± 2,9) | ** | * | ns |
| Nitrogênio total (µg.L ⁻¹) | 575,2 (± 103,7) | 609,6 (± 64,9) | 748,9 (± 29,4) | 839,0 (± 82,2) | 422,8 (± 128,2) | 257,3 (± 38,6) | 243,4 (± 20,9) | 207,4 (± 24,8) | ** | ns | * |
| N-NH ₄ (µg.L ⁻¹) | 38,4 (± 4,6) | 28,6 (± 2,8) | 58,4 (± 9,0) | 9,7 (± 7,1) | 25,1 (± 9,8) | 8,9 (± 6,2) | 14,9 (± 12,2) | < 5 | ** | ** | ** |
| N-NO ₂ (µg.L ⁻¹) | 11,5 (± 1,0) | 11,2 (± 0,8) | 14,0 (± 0,7) | 12,3 (± 0,1) | 3,9 (± 0,1) | 4,2 (± 0) | 6,3 (± 1,4) | 6,1 (± 0,1) | ** | * | ns |
| N-NO ₃ (µg.L ⁻¹) | 156,8 (± 17,8) | 134,9 (± 26,5) | 333,3 (± 7,6) | 437,5 (± 55,0) | 195,3 (± 5,6) | 209,7 (± 1,3) | 30,7 (± 2,0) | 34,5 (± 12,9) | ** | * | * |
| Oxigênio Dissolvido (mg.L ⁻¹) | 4,2 (± 0,4) | 4,5 (± 0,4) | 4,8 (± 0,1) | 5,8 (± 0,1) | 5,1 (± 0,4) | 5,0 (± 0,1) | 2,0 (± 0,3) | 1,9 (± 0,1) | ** | ns | * |
| PDT (µg.L ⁻¹) | <10 | <10 | <10 | <10 | <10 | <10 | <10 | <10 | - | - | - |
| pH | 5,3 (± 0,3) | 5,8 (± 0,1) | 5,7 (± 0,2) | 5,9 (± 0) | 5,8 (± 0) | 5,8 (± 0) | 5,7 (± 0,2) | 5,7 (± 0,1) | ns | * | * |
| P-PO ₄ (µg.L ⁻¹) | <10 | <10 | <10 | <10 | <10 | <10 | <10 | <10 | - | - | - |
| Radiação subaquática (µmol.s ⁻¹ .m ⁻²) | 384,7 (± 235,7) | 273,3 (± 123,8) | 82,1 (± 10,1) | 105,3 (± 38,4) | 916,9 (± 13,9) | 840,8 (± 290,3) | - | - | ** | ns | ns |
| Silicato (mg.L ⁻¹) | 2,7 (± 0,03) | 2,7 (± 0,04) | 3,2 (± 0,07) | 3,2 (± 0,02) | 4,1 (± 0,1) | 4,2 (± 0,03) | 3,4 (± 0,04) | 3,3 (± 0,05) | ** | ns | * |
| Temperatura da água (°C) | 24,4 (± 0,1) | 24,3 (± 0,1) | 17,8 (± 0,3) | 17,8 (± 0,1) | 21,2 (± 0,2) | 21,2 (± 0,1) | 25,4 (± 0,0) | 25,2 (± 0,0) | ** | ns | ns |
| Tranparência da água (m) | 1,0 (± 0,1) | 0,8 (± 0,1) | 1,0 (± 0,1) | 1,1 (± 0,1) | 1,5 (± 0,1) | 1,0 (± 0,2) | 0,8 (± 0,1) | 0,6 (± 0,0) | ** | ns | * |

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

| Variáveis limnológicas | Código | Eixo 1 | Eixo 2 |
|-----------------------------|--------|--------|--------|
| Alcalinidade | Alcali | -0,435 | -0,558 |
| Amônio | NH4 | 0,185 | 0,748 |
| Bicarbonato | HCO3 | -0,446 | -0,550 |
| Clorofila-a do fitoplâncton | Clo-a | 0,620 | -0,264 |
| CO2 livre | CO2 | 0,298 | -0,035 |
| Condutividade | Cond | 0,410 | 0,472 |
| Fósforo total | PT | 0,647 | -0,535 |
| Nitrato | NO3 | -0,458 | 0,768 |
| Nitrito | NO2 | 0,473 | 0,703 |
| Nitrogênio total | NT | 0,067 | 0,892 |
| Oxigênio dissolvido | OD | -0,441 | 0,728 |
| pH | pH | -0,461 | -0,043 |
| Sílica | Sílica | -0,877 | -0,387 |
| Temperatura | Temp | 0,659 | -0,585 |
| Transparência | Secchi | -0,580 | 0,367 |

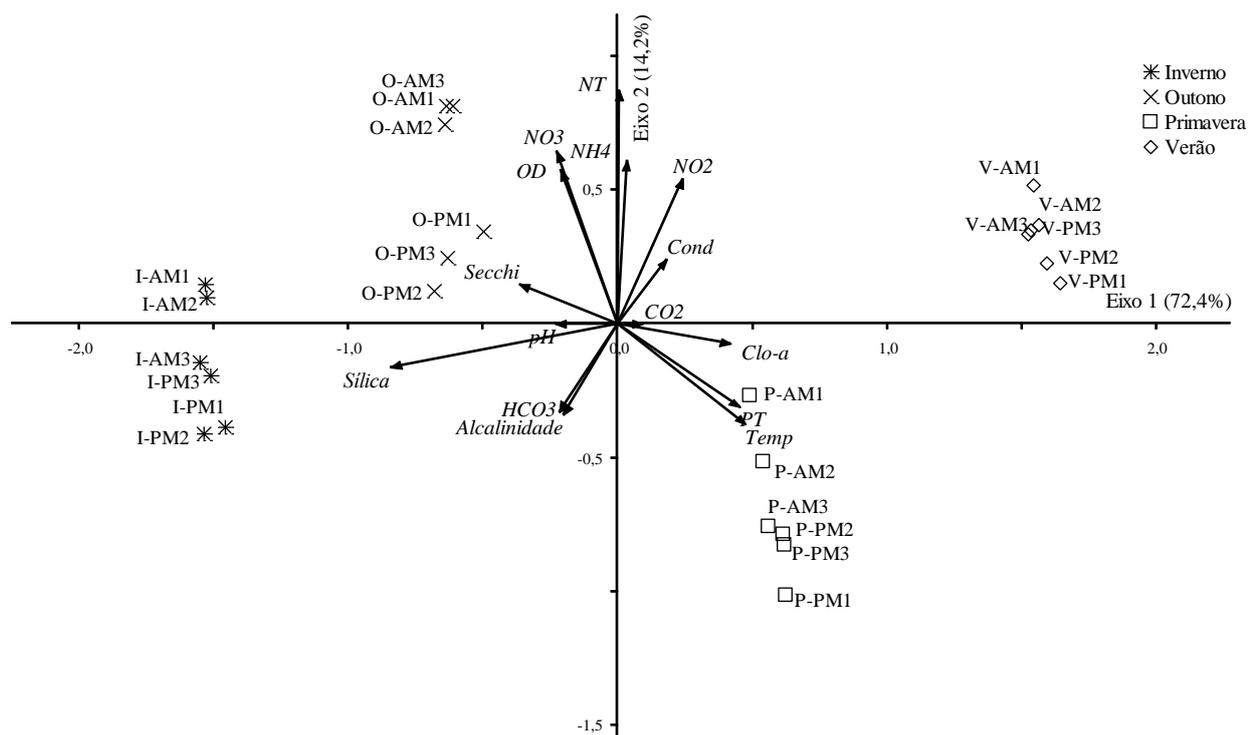


Figura 4. “Biplot” da PCA das variáveis limnológicas nas estruturas de habitat em cada estação do ano. Abreviações das unidades amostrais: o primeiro caractere indica a estação do ano (O – outono, I – inverno, P – primavera, V – verão), os demais caracteres representam as estruturas de habitat (AM – ausência de macrófitas, PM – presença de macrófitas) e o número representa o número da réplica no lago das Ninféias. Os códigos dos vetores encontram-se na tabela 3.

3.3. Cobertura de macrófitas e clorofila-a do fitoplâncton

O fitoplâncton apresentou os maiores valores de clorofila-a nos pontos PM em todas as estações do ano e o maior valor foi registrado no verão (Figura 5A). A média da clorofila-a nos pontos com presença e ausência de macrófitas na primavera foi significativamente diferente das demais estações do ano. Conforme a PERMANOVA 2-fatores, a média da clorofila-a do fitoplâncton foi significativamente diferente entre as estruturas de habitat ($F = 12,14$ $p < 0,001$), estações do ano ($F = 11,1$ $p < 0,001$) e a interação entre estes dois fatores também foi significativa ($F = 5,84$ $p < 0,001$).

A cobertura total de macrófitas nos pontos PM foi elevada em todas as estações do ano (55 - 79%). A menor porcentagem de cobertura foi encontrada no inverno (55%) e as demais estações apresentaram valores similares de cobertura (66-71%) (Figura 5B).

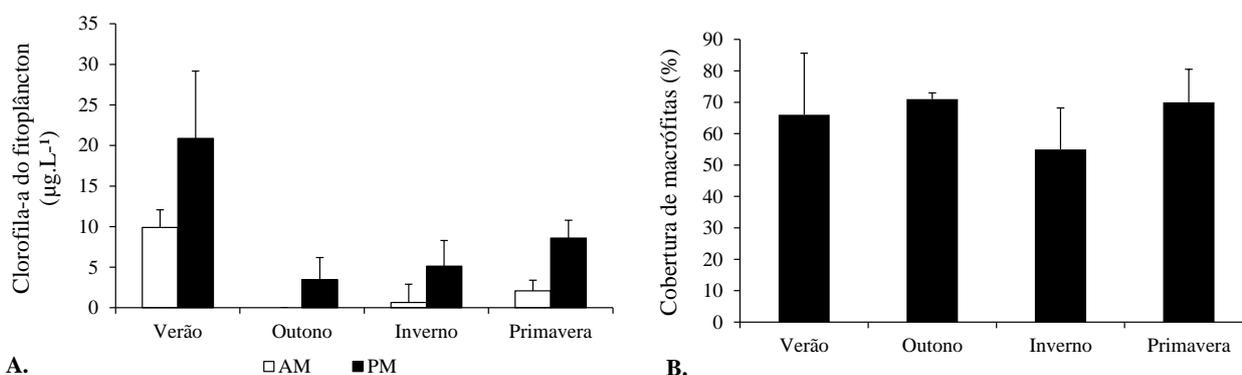


Figura 5. Variação sazonal da clorofila-a do fitoplâncton (A) e da cobertura de macrófitas aquáticas (B) ($n=3$, \pm DP) nas estruturas de habitat (AM – ausência de macrófitas, PM – presença de macrófitas).

3.4. Perifíton

Características estruturais da comunidade perifítica

As características estruturais da comunidade perifítica analisadas foram significativamente diferentes entre as estações do ano e entre as estruturas de habitat (AM, PM) pela PERMANOVA 2-fatores, exceto a clorofila-a que não teve diferença entre os pontos AM e PM (Tabela 4, Figura 6A-H). Claramente, a variação da biomassa algal foi significativamente influenciada pela sazonalidade, mas a estrutura de habitat teve pouca ou nenhuma influência sobre a biomassa algal. Contudo, a interação significativa entre os fatores sobre a clorofila-a, conteúdo N, razão N:P, densidade algal, biovolume, riqueza e a diversidade de espécies do perifíton indicou que a variação

destes atributos foi dependente de ambos os fatores (Tabela 4). Por outro lado, a sazonalidade e a estrutura do habitat influenciaram significativamente a MSLC e conteúdo de P do perifíton, mas não houve a interação dos fatores.

Os maiores valores de MSLC e biovolume total foram encontrados no outono e inverno, o maior conteúdo de N e P foi verificado no inverno, e os maiores valores de densidade total foram encontrados no outono, evidenciando o maior desenvolvimento do perifíton no período seco (Outono e inverno) (Figura 6A, B, C, D, G e H).

De acordo com a razão molar N:P de Kahlert (1998), o perifíton foi limitado por fósforo em todas as estruturas de habitat e as estações do ano (N:P<18; Figura 6I). O melhor balanço estequiométrico entre N e P no perifíton foi observado no período seco (outono e inverno) em ambas as estruturas de habitat.

Tabela 4. Resultados da PERMANOVA 2-fatores para detecção de diferença significativa dos atributos estruturais do perifíton entre as estruturas de habitat, estações do ano e da interação destes fatores (habitat e sazonalidade). Abreviações: MSLC – massa seca livre de cinzas; DT – densidade total; BT – biovolume total; %P – conteúdo de fósforo do perifíton; %N – conteúdo de nitrogênio do perifíton.

| Variáveis | Sazonalidade | | Estrutura de habitat | | Interação dos fatores | |
|-------------|--------------|----------|----------------------|----------|-----------------------|----------|
| | F | <i>p</i> | F | <i>p</i> | F | <i>p</i> |
| Clorofila-a | 3,61 | 0,002 | 2,19 | ns | 2,07 | 0,049 |
| MSLC | 3,29 | 0,010 | 10,29 | <0,001 | 0,84 | ns |
| DT | 5,34 | <0,001 | 7,44 | <0,001 | 3,12 | 0,002 |
| BT | 5,27 | <0,001 | 5,82 | <0,001 | 3,53 | <0,001 |
| %P | 3,66 | <0,001 | 7,30 | <0,001 | 1,67 | ns |
| %N | 4,45 | <0,001 | 7,28 | <0,001 | 2,21 | 0,033 |
| Riqueza | 5,03 | <0,001 | 5,78 | <0,001 | 3,34 | <0,001 |
| Diversidade | 5,11 | <0,001 | 5,68 | <0,001 | 3,33 | <0,001 |

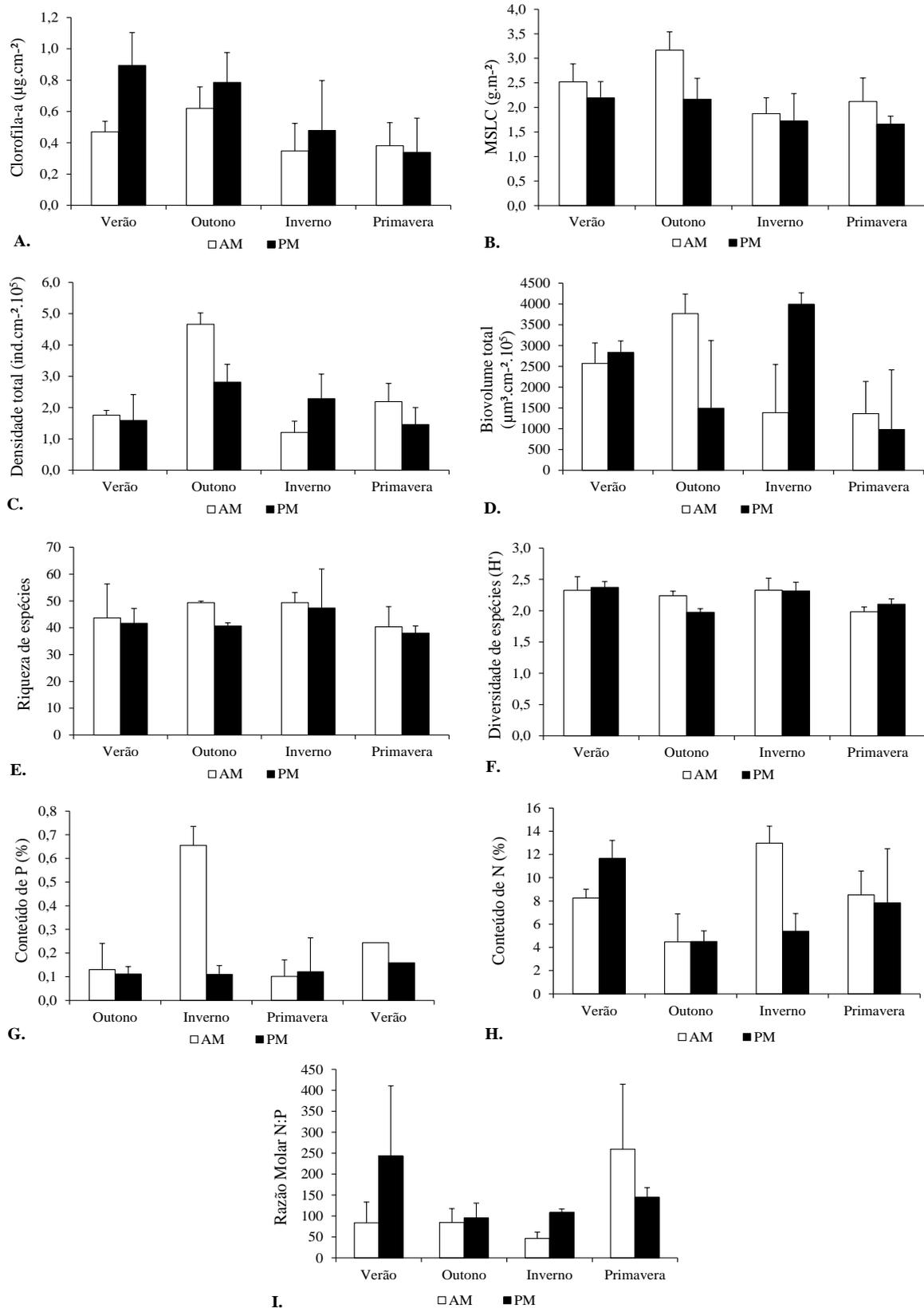


Figura 6. Variação sazonal dos valores médios ($n=3$, \pm DP) da clorofila-a (A), massa seca livre de cinzas (B), densidade total (C), biovolume (D), riqueza de espécies (E), diversidade de espécies (F), conteúdo de nitrogênio (G), conteúdo de fósforo (H), índice autotrófico (I) e razão molar N:P (J) nas estruturas de habitat (AM – ausência de macrófitas, PM – presença de macrófitas).

Classes e espécies de algas perifíticas

Na avaliação da **composição de espécies** da comunidade de algas perifíticas foi identificado o total de 132 táxons específicos, os quais foram distribuídos em nove classes taxonômicas: Chlorophyceae (54 táxons), Zygnemaphyceae (28 táxons), Bacillariophyceae (18 táxons), Cyanophyceae (9 táxons), Euglenophyceae (8 táxons), Chrysophyceae (6 táxons), Xanthophyceae (5 táxons), Cryptophyceae (2 táxon) e Dinophyceae (2 táxons).

Em termos de **densidade relativa de classes algais**, Chrysophyceae foi a classe de maior contribuição durante todo o período de estudo e pontos de amostragem, seguida por Bacillariophyceae, Cyanophyceae e Chlorophyceae (Figura 7A). No outono, a classe dominante foi Chrysophyceae nos pontos AM e PM (66% e 78%, respectivamente), seguida por Zygnemaphyceae e Bacillariophyceae. No inverno Chrysophyceae foi dominante nos pontos AM e PM, seguida por Bacillariophyceae nos pontos AM e Cyanophyceae nos pontos PM. Na primavera, Chrysophyceae e Bacillariophyceae foram as classes mais abundantes. No verão as maiores contribuições para comunidade foram de Chrysophyceae e Zygnemaphyceae.

A densidade de Bacillariophyceae e Chlorophyceae apresentou diferença significativa entre as estações do ano e as estruturas de habitat AM e PM, enquanto a densidade das demais classes apresentou diferença significativa apenas entre as estações do ano (Permanova: $p < 0,05$), exceto Cryptophyceae cujas diferenças não foram significativas. A densidade de Bacillariophyceae foi 3 vezes maior na primavera do que nas demais estações do ano. A interação positiva entre os fatores sazonalidade e estrutura de habitat foi evidenciada na densidade média de Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Cyanobacteria e Zygnemaphyceae (Permanova: $p < 0,05$).

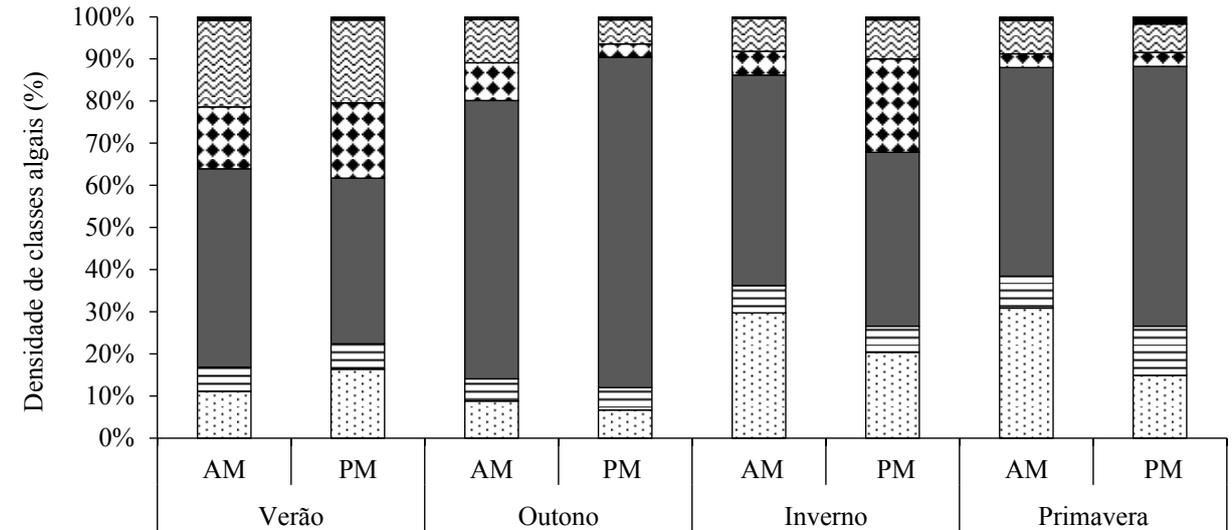
Em relação ao **biovolume das classes algais**, as maiores contribuições para o perifíton foram de Cyanophyceae, Zygnemaphyceae e Bacillariophyceae no período de estudo (Figura 7B). No inverno Bacillariophyceae teve alta representatividade na comunidade em ambas as estruturas de habitat (AM=49%, PM= 24%). No outono, nos pontos AM, a maior contribuição foi Cyanophyceae e nos pontos PM, as Zygnemaphyceae apresentaram a maior contribuição. Na primavera, Bacillariophyceae e Cyanophyceae foram as classes de maior representatividade. No verão Zygnemaphyceae e Cyanophyceae foram as classes de maior contribuição nos pontos AM e PM.

Considerando as **espécies descritoras** da comunidade com biovolume e densidade maior ou igual a 5% da densidade total nas estações do ano e estruturas de habitat, verificou-se a presença de 18 espécies descritoras na comunidade de algas perifíticas durante o período de estudo (Figura 8A-B).

Com base na **densidade de algas** (Figura 8A), *Chromulina pygmaea* Nygaard e *Chromulina elegans* Doflein foram abundantes em todas as estações do ano e estruturas de habitat (AM: 21-46%; PM: 8-37%). Nos pontos AM do inverno houve a maior participação de diatomáceas entre as descritoras, principalmente de *Brachysira vitrea* (Grunow) R.Ross (6%), *Gomphonema gracile* Ehrenberg (10%) e *Fragilaria* sp. (6%). Nos pontos PM foi observada a maior participação de *Geitlerinema unigranulatum* (R.N.Singh) J.Komárek & M.T.P.Azevedo (22%), sendo a segunda espécie de maior participação neste ponto. No outono, nos pontos AM e PM, *Chromulina* sp. foi a espécie mais abundante (31 e 29%, respectivamente). Na primavera, além de *C. pygmaea* e *C. elegans*, *Brachysira vitrea* também esteve entre as espécies descritoras nos dois pontos de amostragem, porém com menor participação nos pontos PM (AM: 27%; PM: 7%). No verão, os dois pontos AM e PM apresentaram as mesmas espécies descritoras, mas com a maior participação de *Geitlerinema unigranulatum* (16%) e *Frustulia crassinervia* (Brébisson) Lange-Bertalot & Krammer (10%) nos pontos PM.

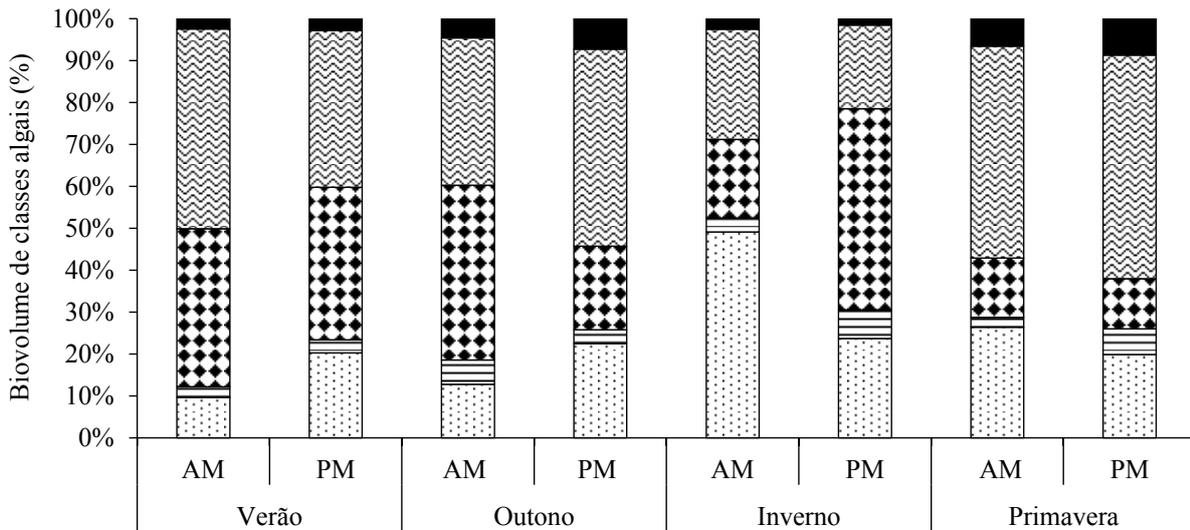
Em termos de **biovolume das espécies descritoras** (Figura 8B), *Gomphonema gracile* foi a espécie mais abundante nos dois pontos do inverno (AM: 45% e PM: 27%). No outono, *Geitlerinema unigranulatum* foi a espécie mais abundante nos pontos AM (18%) seguida de *Cosmarium margaritatum* (P.Lundell) J.Roy & Bisset (17%). Já, nos pontos PM, *Frustulia crassinervia* foi a espécie mais abundante (24%), seguida também por *Cosmarium margaritatum* (20%). Ainda com base no biovolume algal (Figura 8B), na primavera *Brachysira vitrea* e *Closterium diana* Ehrenberg ex Ralfs (21%) foram co-abundantes nos pontos AM, e nos pontos PM, *Closterium diana* (34%) e *Frustulia crassinervia* (11%) foram as espécies mais abundantes. No verão *Cosmarium margaritatum* foi a espécie mais abundante nos dois pontos de amostragem (AM: 30% e PM: 20%), mas nos pontos PM, *Netrium digitus* (Brébisson ex Ralfs) Itzigsohn & Rothe (5%) e *Stauroneis phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg (7%) estiveram entre as descritoras, mas não apareceram entre as mais abundantes nos pontos AM.

A **análise de agrupamento** realizada com a matriz de densidade de 132 espécies de algas perifíticas mostrou a formação de dois grupos ao nível de corte de 45% de similaridade: outono/primavera/verão e inverno (Figura 9). Esta análise mostrou, com base na composição de espécies, que as estruturas de habitat apresentaram maior similaridade dentro de cada estação do ano. Notou-se que a maior similaridade entre AM e PM ocorreu no verão (80%) e menor no inverno (67%). O coeficiente cofenético foi de 0,886, indicando pequena distorção na formação do dendrograma.



□ Bacillariophyceae □ Chlorophyceae ■ Chrysophyceae ▣ Cyanophyceae ▤ Zygnemaphyceae ■ Outros

A.



□ Bacillariophyceae □ Chlorophyceae ▣ Cyanophyceae ▤ Zygnemaphyceae ■ Outros

B.

Figura 7. Variação sazonal da densidade relativa média e biovolume médio das classes algais (n=3) nas estruturas de habitat (AM – ausência de macrófitas, PM – presença de macrófitas).

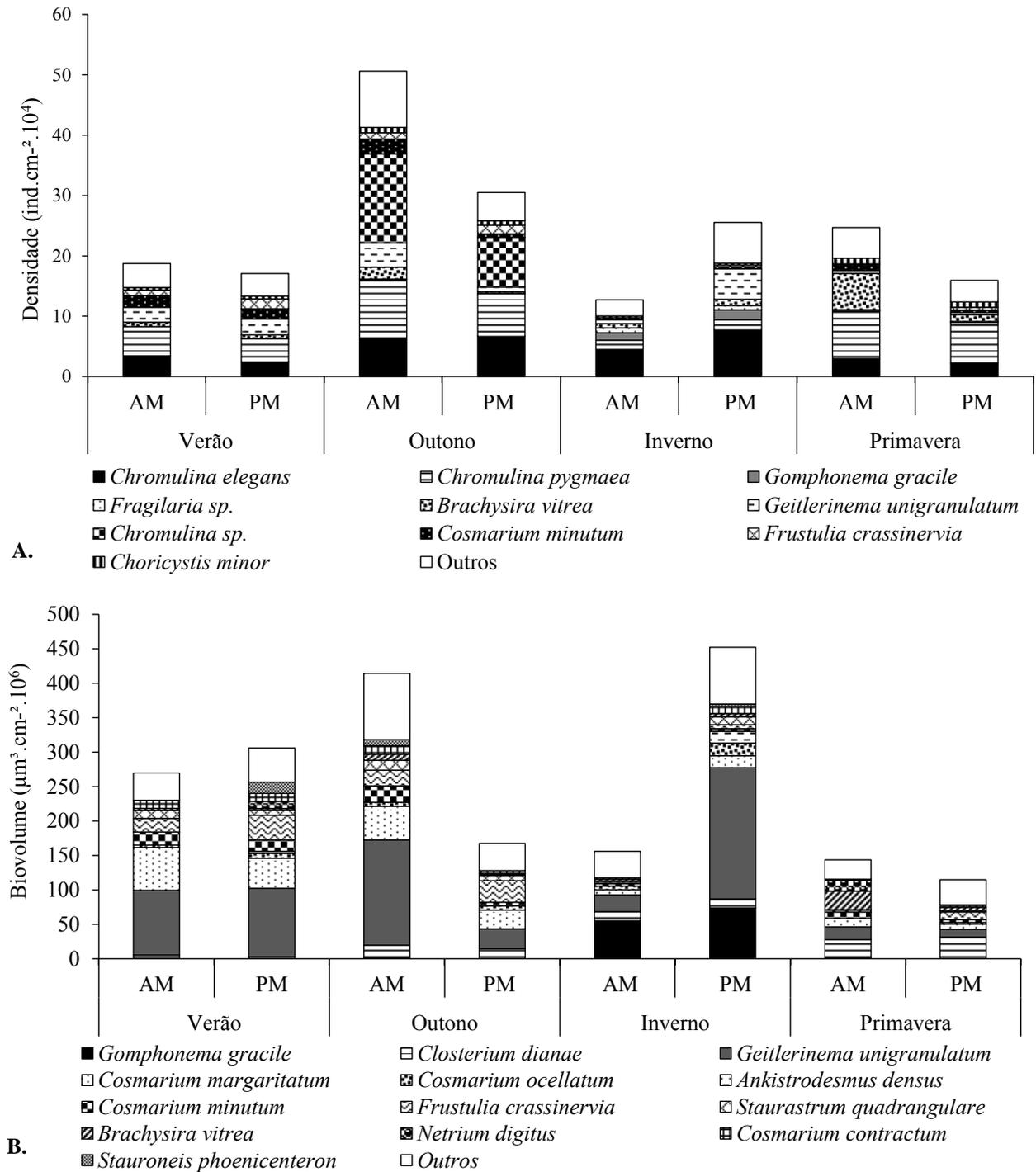


Figura 8. Variação sazonal da densidade das espécies descritoras ($\geq 5\%$ da densidade total e biovolume total) da comunidade de algas perifíticas nas estruturas de habitat (AM – ausência de macrófitas, PM – presença de macrófitas).

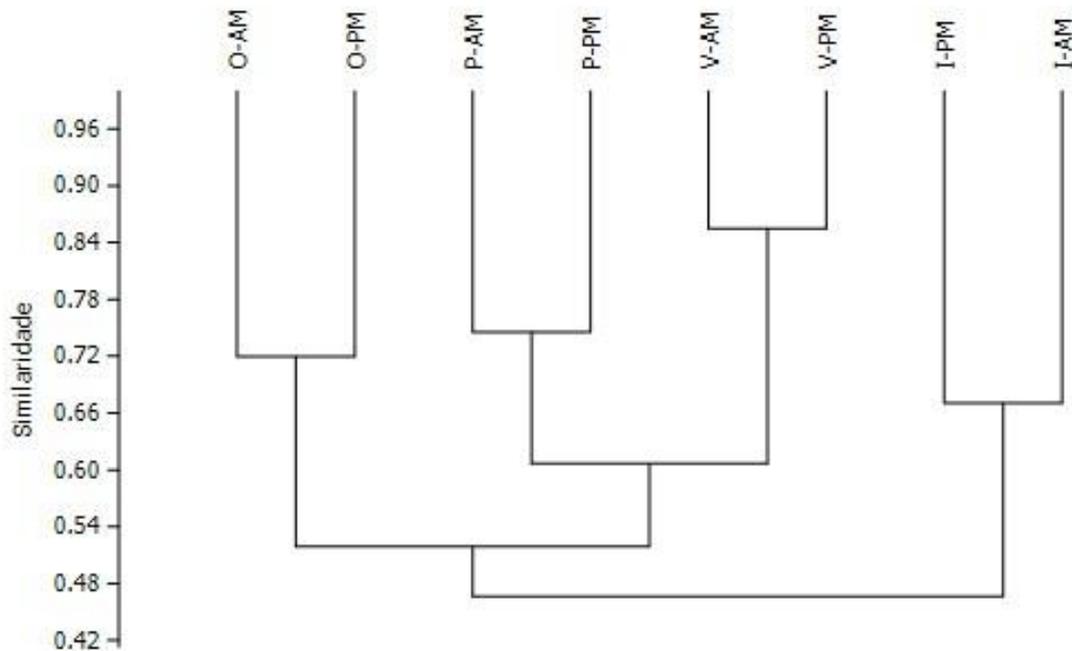


Figura 9. Agrupamento de similaridade (UPGMA, índice de Bray Curtis) das estruturas de habitat (AM – ausência de macrófitas, PM – presença de macrófitas) nas estações do ano (I – inverno, O – outono, P – primavera, V – verão) construído a partir dos dados de densidade de algas perifíticas.

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

A análise de correspondência canônica foi realizada com 4 variáveis ambientais e a densidade de 27 espécies de algas perifíticas cuja representatividade foi maior que 0,5% da densidade total e 100% de ocorrência em cada estrutura de habitat (Figura 10, Tabela 5 e 6). Os autovalores para o eixo 1 ($\lambda = 0,213$) e 2 ($\lambda = 0,121$) explicaram 41,6% da variabilidade total dos dados. A correlação espécie-ambiente de Pearson para o eixo 1 ($r = 0,947$) e 2 ($r = 0,886$) indicou forte relação entre a distribuição de espécies e as variáveis ambientais. O teste de Monte Carlo foi estatisticamente significativo para o eixo 1 e 2 ($p = 0,001$), indicando que ambos os eixos são passíveis de interpretação.

O coeficiente canônico mostrou que a sílica foi a variável ambiental mais importante na ordenação do eixo 1 e temperatura para a ordenação do eixo 2 (Tabela 5). No lado negativo do eixo 1 foram ordenados os pontos AM e PM do inverno, os quais foram altamente associados com os altos valores de sílica ($r = -0,9$). Em relação ao eixo 2, as unidades amostrais da primavera foram altamente associadas aos altos valores de temperatura, PT ($r > 0,7$), enquanto todas as unidades do outono e a maioria do verão foram correlacionadas aos altos valores de nitrato ($r > 0,9$).

As espécies *Encyonema mesianum*, *Fragilaria* sp., *Eunotia bilunaris* e *Gomphonema gracile* foram altamente correlacionadas aos pontos do inverno no lado negativo eixo 1 ($r > -0,53$). No lado positivo do eixo 1, as espécies *Cosmarium minutim*, *Chromulina pygmaea* e *Frustulia crassinervia* foram associadas as unidades amostrais do verão ($r > 0,5$). No lado positivo do eixo 2, verificou-se que as espécies *Brachysira vitrea*, *Choricystis minor* e *Trachelomonas curta* foram as espécies mais associadas às unidades amostrais da primavera ($r > 0,4$). No lado negativo do eixo 2, as espécies *Chromulina* sp., *Chromulina elegans* e *Cosmarium blyttii* foram associadas as unidades do outono ($r > 0,5$).

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 | |
|--------------------|---------|-----------------------|--------|----------------------|--------|
| | | Eixo 1 | Eixo 2 | Eixo 1 | Eixo 2 |
| Fósforo total | PT | -0,038 | -0,820 | 0,386 | 0,363 |
| Nitrato | NO3 | 0,420 | 0,907 | 0,587 | 0,708 |
| Sílica | Silica | -0,902 | 0,089 | -1,014 | 0,347 |
| Temperatura | Temp | 0,190 | 0,769 | -0,023 | 0,868 |

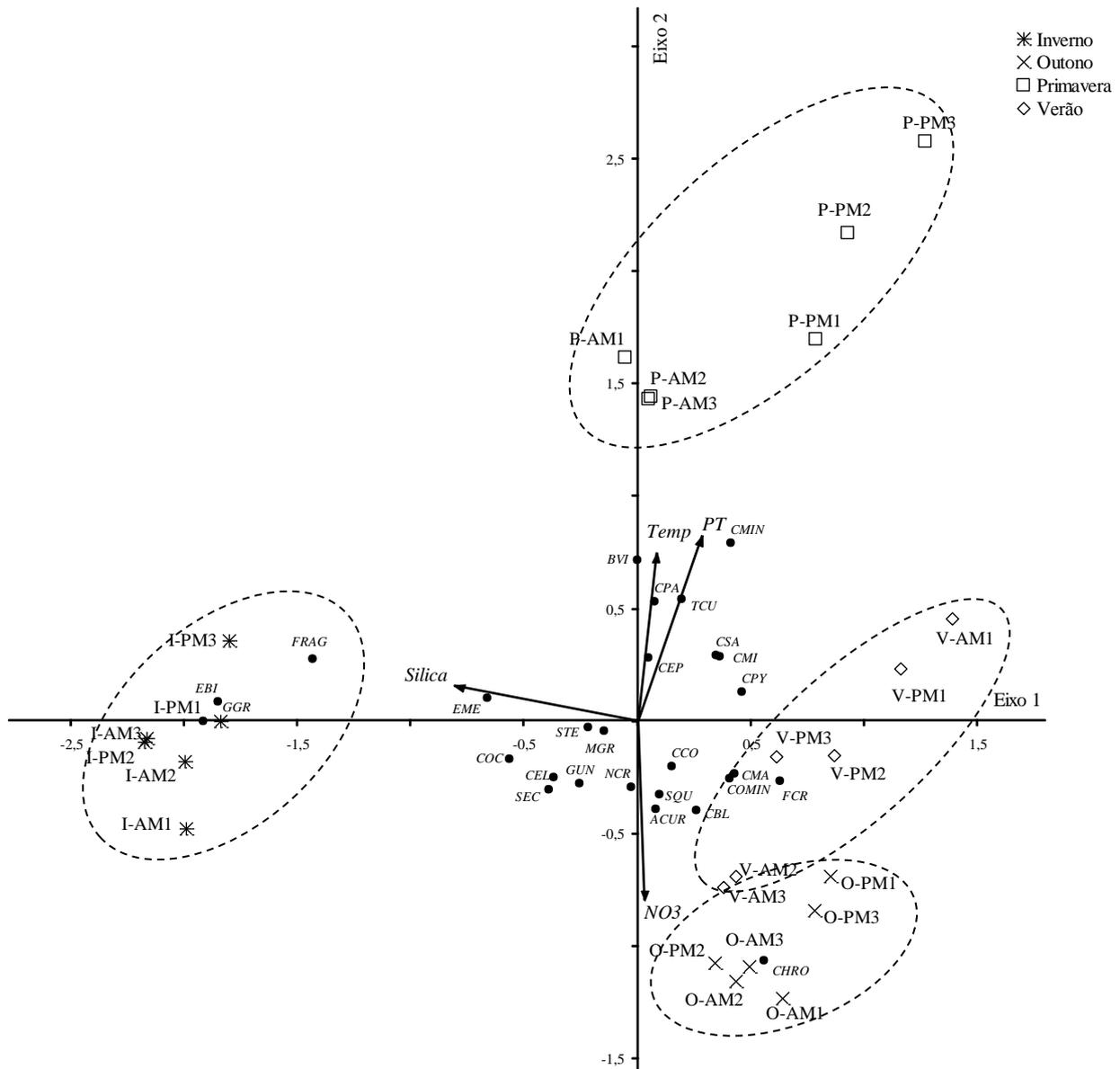


Figura 10. “Biplot” da CCA da densidade das espécies descritoras da comunidade de algas perifíticas nas estruturas de habitat em cada estação do ano. Abreviações das unidades amostrais: o primeiro caractere indica a estação do ano (O – outono, I – inverno, P – primavera, V – verão), os demais caracteres representam as estruturas de habitat (AM – ausência de macrófitas, PM – presença de macrófitas) e o número representa o número da repetição no lago das Ninféias. Os códigos dos vetores encontram-se na Tabela 5 e das espécies na Tabela 6.

Tabela 6. Correlação de Pearson (r) da densidade das espécies descritoras da comunidade de algas perifíticas com os eixos 1 e 2 da CCA, bem como os valores médios da densidade relativa das espécies ($n=3$). Abreviações: AM – ausência de macrófitas; PM – presenças de macrófitas.

| Táxon | Código | Eixo1 (r) | Eixo2 (r) | Contribuição da espécie (%) | | | | | | | |
|-----------------------------------|--------|---------------|---------------|-----------------------------|-------|--------|-------|-----------|-------|-------|-------|
| | | | | Inverno | | Outono | | Primavera | | Verão | |
| | | | | AM | PM | AM | PM | AM | PM | AM | PM |
| <i>Actinotaenium curtum</i> | ACUR | 0,067 | -0,382 | 0,13 | 0,28 | 0,19 | 0,15 | 0,00 | 0,03 | 0,31 | 0,54 |
| <i>Brachysira vitrea</i> | BVI | 0,014 | 0,422 | 6,01 | 4,57 | 4,16 | 1,07 | 27,43 | 7,80 | 4,12 | 4,01 |
| <i>Chlamydomonas sagittula</i> | CSA | 0,482 | 0,219 | 0,42 | 0,64 | 0,44 | 0,73 | 0,65 | 1,98 | 0,89 | 0,84 |
| <i>Chlamydomonas epibiotica</i> | CEP | 0,093 | 0,207 | 0,38 | 0,56 | 0,13 | 0,47 | 0,48 | 0,86 | 0,56 | 0,44 |
| <i>Choricystis minor</i> | CMI | 0,503 | 0,208 | 2,09 | 1,16 | 1,88 | 2,70 | 4,30 | 5,90 | 2,43 | 3,04 |
| <i>Choroococcus minutus</i> | CMIN | 0,34 | 0,56 | 0,22 | 0,06 | 0,03 | 0,28 | 1,01 | 1,22 | 0,09 | 1,15 |
| <i>Chromulina elegans</i> | CEL | -0,446 | -0,545 | 37,26 | 33,80 | 13,35 | 23,72 | 13,64 | 15,07 | 19,50 | 15,10 |
| <i>Chromulina sp.</i> | CHRO | 0,265 | -0,599 | 0,00 | 0,00 | 31,58 | 29,44 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Chromulina pygmaea</i> | CPY | 0,594 | -0,012 | 12,53 | 7,31 | 21,09 | 25,16 | 35,78 | 46,58 | 27,57 | 24,21 |
| <i>Cosmarium contractum</i> | CCO | 0,195 | -0,406 | 0,41 | 1,05 | 0,61 | 0,45 | 0,23 | 0,56 | 1,54 | 1,65 |
| <i>Cosmarium margaritatum</i> | CMA | 0,462 | -0,421 | 0,21 | 0,26 | 0,36 | 0,33 | 0,19 | 0,17 | 1,20 | 0,92 |
| <i>Cosmarium minutum</i> | COMIN | 0,384 | -0,384 | 2,55 | 1,80 | 5,33 | 1,92 | 4,46 | 3,07 | 11,10 | 10,73 |
| <i>Cosmarium ocellatum</i> | COC | -0,436 | -0,271 | 0,39 | 0,68 | 0,10 | 0,19 | 0,00 | 0,14 | 0,18 | 0,38 |
| <i>Cosmarium pachydermum</i> | CPA | 0,083 | 0,367 | 0,16 | 0,18 | 0,13 | 0,09 | 0,60 | 0,35 | 0,16 | 0,08 |
| <i>Cosmarium blyttii</i> | CBL | 0,252 | -0,524 | 0,29 | 0,57 | 0,88 | 0,49 | 0,27 | 0,27 | 0,95 | 1,04 |
| <i>Encyonema mesianum</i> | EME | -0,529 | -0,032 | 2,45 | 1,36 | 0,18 | 0,22 | 0,36 | 0,58 | 0,24 | 1,56 |
| <i>Eunotia bilunaris</i> | EBI | -0,568 | -0,019 | 0,78 | 1,93 | 0,00 | 0,00 | 0,12 | 0,17 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Fragilaria sp.</i> | FRAG | -0,728 | 0,077 | 6,65 | 3,20 | 0,12 | 0,05 | 1,03 | 0,90 | 0,06 | 0,03 |
| <i>Frustulia crassinervia</i> | FCR | 0,595 | -0,404 | 0,51 | 1,11 | 2,20 | 5,04 | 0,52 | 3,33 | 5,09 | 10,16 |
| <i>Geitlerinema unigranulatum</i> | GUN | -0,189 | -0,374 | 5,39 | 22,07 | 8,65 | 2,71 | 2,24 | 2,06 | 14,15 | 16,54 |
| <i>Gomphonema gracile</i> | GGR | -0,878 | -0,072 | 10,20 | 7,22 | 0,09 | 0,00 | 0,18 | 0,09 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Monoraphidium griffithii</i> | MGR | -0,145 | -0,239 | 0,53 | 0,59 | 0,30 | 0,45 | 0,45 | 0,49 | 0,36 | 0,31 |
| <i>Navicula cryptotenella</i> | NCR | -0,005 | -0,359 | 2,54 | 0,86 | 1,82 | 0,27 | 0,81 | 1,39 | 1,57 | 0,39 |
| <i>Scenedesmus eornis</i> | SEC | -0,316 | -0,414 | 0,83 | 0,96 | 0,70 | 0,21 | 0,23 | 0,34 | 0,21 | 0,09 |
| <i>Staurastrum quadrangulare</i> | SQU | 0,105 | -0,442 | 0,56 | 1,64 | 1,01 | 0,90 | 0,17 | 0,43 | 2,13 | 1,40 |
| <i>Staurastrum tetracerum</i> | STE | -0,197 | -0,189 | 1,21 | 1,66 | 0,85 | 0,34 | 0,78 | 0,76 | 0,82 | 1,18 |
| <i>Trachelomonas curta</i> | TCU | 0,21 | 0,427 | 0,10 | 0,36 | 0,13 | 0,32 | 0,41 | 1,09 | 0,27 | 0,14 |

4. Discussão

No presente estudo a avaliação da comunidade perifítica foi realizada em locais com presença e ausência de macrófitas, ou seja, com estruturas de habitat distintas. Os pontos com ausência de macrófitas constituíram o habitat estruturalmente mais simples e os pontos com presença de macrófitas os mais complexos. Estudos mostraram que a estrutura do habitat exerce forte influência sobre o estabelecimento dos organismos, principalmente, porque atua sobre a disponibilidade de recursos, refúgios e interações ecológicas (ex. Kovalenko *et al.* 2012, Tokeshi & Arakaki 2012). A forma biológica, o tamanho e a arquitetura da macrófita podem afetar o desenvolvimento de vários grupos de organismos, incluindo o perifíton (Lane *et al.* 2003, Murdock & Dodds 2007, Thomaz *et al.* 2008). Pellegrini (2012) verificou que a forma biológica da *Nymphaea* (enraizada de folhas grandes e flutuantes) foi um importante fator controlador do desenvolvimento do perifíton, reduzindo a disponibilidade de luz por sombreamento. É lógico que apesar das diferenças estabelecidas pela estrutura física do habitat, o desenvolvimento do perifíton depende de outros fatores ambientais, principalmente luz e nutrientes (Hill & Fanta 2008, Ferragut & Bicudo 2010), que podem agir sinergicamente com as diferenças estruturais do habitat sobre a comunidade. Conforme Stevenson (1997), inúmeros fatores ambientais podem influenciar hierarquicamente e de forma direta ou indiretamente o desenvolvimento da comunidade perifítica. No presente estudo, a avaliação dos fatores sazonalidade e estrutura do habitat mostrou que ambos exerceram forte influência sobre o desenvolvimento da comunidade perifítica.

No presente estudo, diferenças significativas foram encontradas nos valores médios da alcalinidade, CO₂ livre, bicarbonato, nitrito, nitrato e amônia entre os pontos com ausência e presença de macrófitas, evidenciando que as macrófitas mudaram as condições ambientais circundantes. Além disso, a concentração de PT foi sempre maior nos pontos com presença de macrófitas, exceto no outono cuja concentração foi similar. As macrófitas aquáticas podem afetar as condições limnológicas da água circundante, pois podem liberar nutrientes durante os processos de senescência e decomposição (ex. amônio) (Wetzel, 1993) e, também, podem causar mudanças nos valores de oxigênio, carbono inorgânico, pH, alcalinidade e transparência na água, por meio do metabolismo (Scheffer *et al.* 1993, Caraco & Cole 2002). Inúmeros estudos mostraram que as macrófitas podem liberar nutrientes na água circundante e favorecer o desenvolvimento da comunidade perifítica, principalmente as macrófitas enraizadas que podem disponibilizar o fósforo assimilado no sedimento (Burkholder 1996.). Assim, os resultados evidenciaram que as macrófitas

proporcionaram a estrutura física do habitat para o perifíton e, também, podem alterar as condições abióticas circundantes ao substrato.

A maioria das características estruturais da comunidade perifítica apresentou diferença significativa entre as estações do ano, a contribuição das classes algais e espécies descritoras também mudaram. Este resultado evidenciou que a comunidade perifítica foi fortemente influenciada pela sazonalidade, sendo a disponibilidade de nutrientes o fator mais importante. Estudos anteriores em ecossistemas tropicais evidenciaram que a estrutura da comunidade de algas perifíticas variou fortemente em escala sazonal, sendo a disponibilidade de luz e de nutrientes os fatores determinantes (Moschini-Carlos *et al.* 2000, Fonseca & Rodrigues 2005, Vercellino & Bicudo 2006, Borduqui *et al.* 2008, Cavati & Fernandes 2008, Borduqui 2011, Ferragut *et al.* 2011, Santos *et al.* 2013). Assim, no presente estudo constatou-se que independentemente da estrutura de habitat (presença ou ausência das macrófitas aquáticas), a sazonalidade foi um importante fator controlador da estrutura da comunidade de algas perifíticas.

Considerando o desenvolvimento do perifíton na presença e ausência de macrófitas em escala sazonal, o período seco (outono/inverno) foi considerado o mais favorável para o desenvolvimento da comunidade nas duas estruturas de habitat. Neste período climático foram registrados os maiores valores de massa orgânica (MSLC), biovolume total, densidade total, riqueza de espécies e o melhor balanço estequiométrico entre N e P no perifíton. As condições ambientais no outono e no inverno foram bastante favoráveis ao desenvolvimento da comunidade, pois a disponibilidade de luz (transparência e radiação subaquática) e nutrientes (nitrato, amônio e sílica) na água foi significativamente maior do que nas outras estações. Apesar da baixa disponibilidade de P na água (nutriente limitante), a razão molar N:P do perifíton indicou a menor limitação de P do período de estudo, evidenciando que a melhor estequiometria entre N e P ocorreu no período seco. Estudos anteriores nos reservatórios do PEFI relataram o período seco como um período de maior desenvolvimento do perifíton (Borduqui *et al.* 2008, Ferrari 2010, Ferragut *et al.* 2011, Pellegrini & Ferragut 2012). Outro aspecto favorável para o perifíton no período seco, principalmente no inverno, foi a redução da cobertura de macrófitas e, principalmente, da biomassa fitoplanctônica no reservatório, pois estas comunidades são potencialmente fortes competidores. O perifíton pode competir por nutrientes com o fitoplâncton e com as macrófitas, além disso, as duas comunidades podem sombrear a comunidade perifítica (Jones *et al.* 2000, Zander & Vadeboncoeur 2002, Cano *et al.* 2008).

No presente estudo, com base nas características estruturais, evidenciou-se que na presença das macrófitas ocorreu apenas aumento da biomassa algal, mas a ausência das macrófitas favoreceu o aumento da densidade, biovolume e riqueza e diversidade de espécies. A presença das macrófitas

atuou muito pouco ou negativamente sobre a biomassa algal (clorofila-a), como observado também por Pellegrini (2012), que encontrou relação negativa entre a cobertura de macrófitas e os atributos estruturais da comunidade. Estudos anteriores no Lago das Ninféias, evidenciaram que a riqueza e a forma biológica das macrófitas atuaram sobre a organização da comunidade de algas perifíticas em *Nymphaea* (Pellegrini 2012), *Panicum repens* (Casartelli & Ferragut, *submetido*) e em substrato artificial (Souza 2013). Presentemente, os resultados mostraram que a presença das macrófitas promoveu uma estrutura de habitat mais complexa e condições limnológicas diferenciadas (disponibilidade de luz e nutrientes) para o perifíton, interferindo negativamente ou positivamente sobre o desenvolvimento do perifíton dependendo da estação do ano.

As estruturas de habitat não determinaram mudanças qualitativas na estrutura de classes algais no perifíton, mas diferenças significativas na densidade foram verificadas entre a presença e ausência de macrófitas. A ocorrência de interação significativa evidenciou que os fatores sazonalidade e estrutura de habitat foram determinantes para a estrutura de classes algais no perifíton, principalmente de Bacillariophyceae e Chlorophyceae. Da mesma forma que em outros estudos no reservatório do presente estudo (Pellegrini 2012, Souza 2013, Santos & Ferragut 2013), Bacillariophyceae, Chrysophyceae e Cyanophyceae apresentaram elevada participação na estrutura da comunidade perifítica do Lago das Ninféias.

A avaliação conjunta das espécies de algas perifíticas pelas análises multivariadas (Agrupamento e CCA) mostrou a influência da sazonalidade sobre a organização das assembleias algais. *Chromulina pygmaea* e *Chromulina elegans* foram espécies descritoras da comunidade durante todo o estudo, sendo a primeira altamente correlacionada ao verão e a segunda ao outono pela CCA. As espécies de *Chromulina* são reportadas frequentemente como dominantes ou muito abundantes no perifíton na área de estudo (Vercellino & Bicudo 2006, Ferragut & Bicudo 2009, Ferrari 2010, Ferragut & Bicudo 2012, Pellegrini & Ferragut 2012, Santos *et al.* 2013, Santos & Ferragut 2013). As espécies de *Chromulina* são favorecidas pela alta eficiência competitiva na obtenção de recursos, pois apresentam motilidade e são mixotróficas, podendo alternar processos de autotrofia, heterotrofia e fagotrofia (Sandgreen 1988, Ferragut & Bicudo 2011). Outras descritoras importantes na estrutura foram as diatomáceas *Fragilaria* sp. e *Gomphonema gracile*, as quais foram associadas ao inverno e às altas concentrações de sílica na água. Outra diatomácea descritora da comunidade foi *Frustulia crassinervia*, que apesar da alta frequência de ocorrência na comunidade, foi altamente associada as condições ambientais do verão pela CCA. Assim, como *Chromulina elegans* e *C. pygmaea*, a diatomácea *F. crassinervia* é frequentemente reportada como descritora do perifíton nos reservatório do PEFI (ex. Ferrari 2010, Pellegrini & Ferragut 2012). Pellegrini (2012) reportou a presença de *F. crassinervia* em todas as estações do ano e estruturas de

habitat, principalmente no outono. Ferrari (2010) relacionou a presença de *F. crassinervia* às maiores temperaturas e maiores concentrações de nitrogênio total em reservatório eutrófico no PEFI. Como reportado em outros estudos de região tropical, a composição das espécies e as espécies descritoras do perifíton mudaram grandemente em escala sazonal, principalmente em função da disponibilidade de nutrientes na água. Apesar da forte influência da sazonalidade sobre a estrutura de espécies, constatou-se que a estrutura de habitat promovida pela presença e ausência de macrófitas também teve influência em nível de espécies, pois alterações significativas foram observadas em termos de densidade e biovolume algal.

A presença das macrófitas promoveu uma estrutura de habitat mais complexa, interferindo negativamente ou positivamente sobre o desenvolvimento do perifíton dependendo da estação do ano. As mudanças mais significativas na estrutura em nível de espécies foram marcadas pela sazonalidade, mas a estrutura de habitat (presença/ausência de macrófita) teve influência significativa sobre a densidade e biovolume das espécies descritoras. Concluiu-se que a maioria das características estruturais da comunidade perifítica foi influenciada pela interação dos fatores sazonalidade e estrutura de habitat (clorofila-a, DT, BT, %N, riqueza, diversidade), ou seja, estes fatores atuaram sobre o desenvolvimento da comunidade perifítica.

Capítulo 2

Efeitos da complexidade de habitat sobre as características estruturais da comunidade perifítica: um estudo experimental

Resumo

A complexidade do habitat é um dos fatores ambientais mais importantes para estruturação das comunidades biológicas, mas ainda não temos conhecimento básico sobre seus mecanismos de atuação sobre a comunidade perifítica. Para compreender melhor a relação perifíton-habitat, o presente estudo avaliou experimentalmente a influência da complexidade de habitat sobre as características estruturais da comunidade de algas perifíticas. Visa verificar se o aumento da complexidade de habitat tem efeito positivo sobre o incremento de biomassa, diversidade das algas perifíticas e composição de espécies, bem como sobre o estado nutricional da comunidade. Para isolar o fator complexidade de habitat foram construídos 16 mesocosmos, os quais se constituíram no controle e tratamentos de alta, média e baixa complexidade estrutural de habitat. As diferenças estruturais dos substratos (folhas de acetato) foram obtidas por cortes laterais de tamanhos diferentes. O tempo de colonização do perifíton foi de 15 e 30 dias. As variáveis abióticas não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos no 15º dia, porém foram encontradas diferenças significativas entre a fração particulada do N e P da água no 30º dia. A massa seca livre de cinzas e o conteúdo de N e P do perifíton apresentou resposta significativa ao aumento da complexidade de habitat no tempo de colonização de 15 e 30 dias e a clorofila-a foi sensível ao aumento da complexidade de habitat apenas no estágio sucessional mais jovem (15d). Com 30 dias de colonização, o tratamento de média e alta complexidade apresentaram os maiores valores de riqueza, os quais foram significativamente diferentes do controle e baixa complexidade, mas a diversidade não apresentou diferença significativa entre os tratamentos. *Cosmarium minutum* e *Cosmarium ocellatum* mostram-se sensíveis ao aumento da complexidade do habitat. Concluiu-se que a complexidade estrutural do habitat influenciou positivamente a comunidade perifítica, pois a maioria das características estruturais do perifíton foi sensível ao aumento da complexidade do habitat.

Palavras-chave: algas, conteúdo de N e P, diversidade, biomassa, dimensão fractal

1. Introdução

A comunidade de algas perifíticas possui características que permitem desenvolver e testar teorias ecológicas, como as teorias relacionadas à diversidade e estabilidade da comunidade (Tilman & Downing 1994). Tal aplicação é possível devido às características do perifíton, tais como viver em sistemas com limites físicos bem definidos e espacialmente compactados, o componente algal pode ser identificado em nível específico e, ainda, possuem curto tempo de geração, permitindo respostas rápidas às variações ambientais (Lowe & Pan 1996, Stevenson 1996, McCormick & Stevenson 1998). Além disso, as algas perifíticas possuem uma ampla distribuição nos ecossistemas aquáticos (Lowe & Pan 1996). A complexa estrutura da comunidade perifítica é comparável às florestas tropicais, onde a competição por luz e nutrientes tem importante papel (Saravia *et al.* 2012). Todas estas características combinadas permitem que teorias ecológicas possam ser testadas na comunidade perifítica, gerando resultados muito mais rapidamente do que ocorreria se fossem testadas em uma floresta. Por exemplo, a comunidade perifítica encontra-se rapidamente em estágio sucessional avançado, podendo atingir o climáx em 30 dias de colonização, o que representa um acúmulo de informações passíveis de serem testadas muito mais rapidamente do que em uma floresta tropical cujo processo sucessional pode durar mais de 100 anos (Cattaneo & Amireault 1992, Ács & Kiss 1993, Biggs 1996, Finegan 1996, Rodusky *et al.* 2001).

Considerando os principais conceitos ecológicos, a complexidade do habitat é um dos fatores ambientais mais importantes para estruturação das comunidades biológicas, mas ainda não temos conhecimento básico sobre seus mecanismos de atuação (Kovalenko *et al.* 2012). De modo geral, a maior compreensão do papel da complexidade de habitat sobre a estrutura das comunidades biológicas e manutenção da diversidade biológica torna-se extremamente importante para a conservação da biodiversidade e do funcionamento dos ecossistemas, visto que muitos aspectos da diversidade, particularmente em ambiente aquáticos, continuam desconhecidos (Kovalenko *et al.* 2012; Tokeshi & Arakaki, 2012).

Em relação aos ecossistemas aquáticos, a influência da complexidade de habitat sobre as comunidades aquáticas é bastante estudada (Tokeshi & Arakaki 2012), sendo reconhecidamente um importante fator mediador das interações ecológicas. Contudo, os estudos ainda são poucos e, praticamente, não abordam as comunidades de microalgas, as quais formam a base da cadeia trófica na maioria dos ecossistemas aquáticos (Stevenson 1996). Teoricamente, a disponibilidade de recursos e a estrutura do habitat são os principais fatores determinantes da variabilidade espacial e temporal das assembleias algais (Burkholder 1996, Stevenson 1997). Conforme Wehr & Sheath

(2003), a grande variedade de micro-habitat disponível para a colonização do perifíton já sugere que esta comunidade pode ser a comunidade mais diversa e, ainda, pode apresentar uma complexidade trófica maior do que a do fitoplâncton. Apesar da reconhecida importância da complexidade de habitat na estruturação das assembleias bióticas, muitos aspectos de sua influência ainda não são claramente entendidos, pois o grande enfoque dos trabalhos é apenas sobre a riqueza de espécies (Warfe & Barmuta 2004, Lucena-Moya & Duggan 2011), ocasionando uma lacuna no conhecimento básico do efeito da complexidade de habitat em outros aspectos da organização biológica (Kovalenko *et al.* 2012).

As macrófitas aquáticas são o substrato natural mais favorável ao desenvolvimento da comunidade (Goldsborough & Robinson 1996). Neste sentido, as macrófitas aquáticas podem fornecer área para colonização do perifíton e aumentar a complexidade dos habitats, favorecendo um possível aumento da diversidade nas assembleias aquáticas, incluindo a comunidade de algas perifíticas (Taniguchi *et al.* 2003, Thomaz *et al.* 2008, Kovalenko *et al.* 2012).

Os efeitos da complexidade de habitat sobre a estrutura da comunidade de algas perifíticas também pode estar associado ao tempo de colonização do perifíton. Conforme a comunidade se desenvolve, as mudanças vão ocorrendo na matriz perifítica e esta se torna mais espessa devido ao aumento da produção de EPS (substâncias poliméricas extracelulares) por algas e bactérias, estabilizando a comunidade até que se torne madura (Hoagland *et al.* 1982, Biggs 1996, Allison 2003). Com a comunidade madura e estabilizada, outras influências, como a da complexidade de habitat, podem ser minimizadas (Biggs 1996). Em trabalho experimental sobre a influência da topografia do substrato sobre o perifíton, Souza & Ferragut (2013) relataram que as classes algais e espécies descritoras foram mais sensíveis à mudanças na topografia nos estádios iniciais da sucessão do que nos avançados. Desta forma, avaliar os efeitos da complexidade de habitat em diferentes tempos de colonização pode melhorar a compreensão da relação perifíton-habitat.

Estudos observacionais no local do presente estudo evidenciaram que a sazonalidade e a estrutura de habitat, promovida pelas macrófitas, eram fatores determinantes da estrutura da comunidade de algas perifíticas em substrato natural (*Nymphaea*) e artificial, respectivamente (Pellegrini 2012, Souza 2013, Capítulo 1, presente estudo). Contudo, estes estudos foram observacionais e não mediram o grau de influência da complexidade estrutural do habitat sobre o perifíton. Nesse sentido, o presente estudo teve como objetivo avaliar o efeito da complexidade estrutural do habitat sobre a comunidade perifítica, avaliar os efeitos de diferentes graus de complexidade de habitat sobre a biomassa, estado nutricional e estrutura da comunidade de algas do perifíton. Especificamente, o estudo pretende responder se o aumento da complexidade de habitat tem efeito positivo sobre o incremento de biomassa, diversidade das algas perifíticas e composição

de espécies, bem como sobre a composição química da comunidade. Secundariamente, visa verificar se o aumento do tempo de colonização (15 e 30 dias) tem influência sobre a resposta da biomassa e do conteúdo de N e P do perifíton ao aumento da complexidade estrutural do habitat.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de Estudo

A área de estudo encontra-se descrita no capítulo 1

2.2. Delineamento experimental

Com a finalidade de isolar o efeito da complexidade de habitat sobre a comunidade perifítica foi realizado um experimento *in situ* com quatro tipos de tratamentos em mesocosmos (n=4), nos quais foram inseridos substratos inertes com formas estruturais predefinidas. As amostragens das variáveis físicas, químicas e biológicas foram realizadas no 15º e no 30º dia do período experimental (10 de agosto a 10 de setembro de 2012).

Os substratos para a colonização do perifíton foram confeccionados com folhas de acetato transparente (dimensões da folha tipo A5), com as dimensões: 21 cm de altura e 14,8 cm de largura, com área de 621,6 cm² (Figura 1). Estes substratos foram diferenciados pelo número de cortes laterais, resultando em 3 complexidades distintas: estrutura simples não apresentava nenhum tipo de corte (Figura 1A); substratos de baixa complexidade estrutural apresentavam cortes a cada 4,5 cm (Figura 1B); substratos de média complexidade estrutural apresentavam cortes a cada 1,5 cm (Figura 1C); substratos de alta complexidade estrutural apresentavam cortes a cada 0,5 cm (Figura 1D). Para precisar a área de colonização do perifíton, a área total dos substratos foi calculada incluindo as pequenas áreas criadas pelos cortes padronizados de comprimento de 6,9 centímetros (Tabela 1).

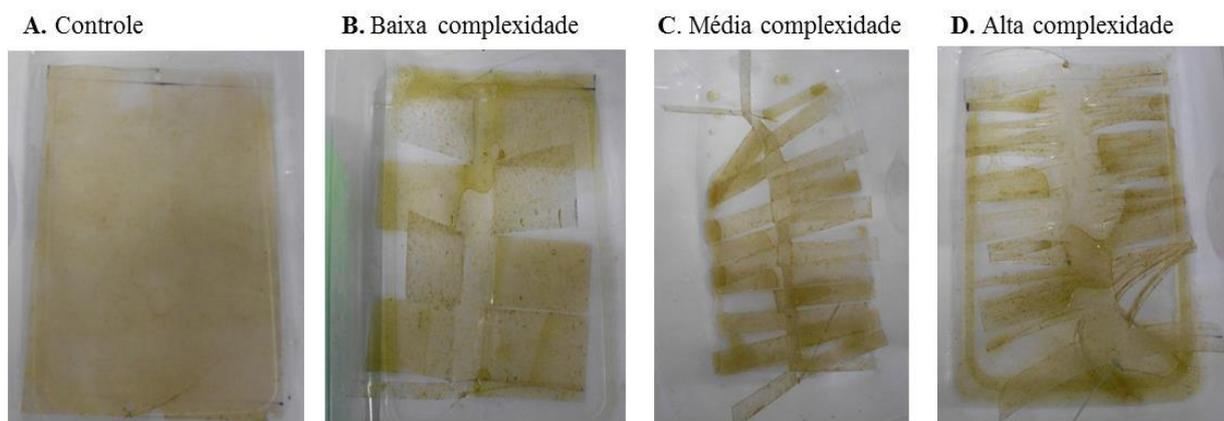


Figura 1. Fotografias mostrando os substratos de diferentes tipos de complexidade de habitat colonizados pela comunidade perifítica: controle (A); substrato com baixa complexidade estrutural (B); substrato com média complexidade estrutural (C); substrato com alta complexidade estrutural (D). Autor das fotografias: M.R. Casartelli (2012).

Tabela 1. Área total da superfície do substrato, distância entre os cortes, número total de cortes, área total das bordas, área criada pelos cortes e a área total considerada nos cálculos de cada tipo de substrato.

| Tipo de substrato | Distância entre os cortes (cm) | No. de cortes | Área do substrato (cm ²) | Área da borda (cm ²) | Área de cada corte (cm ²) | Área total dos cortes (cm ²) | Área total (cm ²) |
|--------------------|--------------------------------|---------------|--------------------------------------|----------------------------------|---------------------------------------|--|-------------------------------|
| Controle | 0 | 0 | 621,6 | 0,01 | 0 | 0 | 621,6 |
| Baixa complexidade | 4,5 | 18 | 621,6 | 0,01 | 0,069 | 0,13 | 621,7 |
| Média complexidade | 1,5 | 56 | 621,6 | 0,01 | 0,069 | 0,39 | 622,0 |
| Alta complexidade | 0,5 | 156 | 621,6 | 0,01 | 0,069 | 1,08 | 622,7 |

Os substratos com diferentes tipos de complexidade estrutural foram colocados no interior dos mesocosmos, formando quatro tipos de tratamentos com 4 repetições:

- Controle (C): mesocosmos contendo 10 substratos de estrutura simples;
- Baixa complexidade de habitat (Bc): mesocosmos contendo 10 substratos de baixa complexidade estrutural;
- Média complexidade de habitat (Mc): mesocosmos contendo 10 substratos de média complexidade estrutural;
- Alta complexidade de habitat (Ac): mesocosmos contendo 10 substratos de alta complexidade estrutural;

Os tratamentos representaram sistema de diferentes tipos de complexidade de habitat, os quais foram gerados pela presença dos substratos com diferentes tipos de complexidades físicas.

Os mesocosmos eram constituídos de uma estrutura de canos de PVC (1m x 1m) revestida com tela de plástico de malha fina (tela protetora de insetos) com altura de 50 cm (Figura 2A). O revestimento de tela possibilitou a passagem da água, impedindo o possível esgotamento dos nutrientes, além de permitir que as condições limnológicas, principalmente de recursos (luz e nutrientes) fossem similares às condições naturais e iguais em todos os mesocosmos. A parede de tela também evitou a invasão de peixes, tartarugas e macrófitas nos mesocosmos. Um total de dezesseis mesocosmos foi submerso na região litorânea do reservatório, o mais próximo possível dos pontos de amostragem do estudo observacional descrito no Capítulo 1 do presente estudo (Figura 2B). A posição dos mesocosmos de cada tipo de tratamento na região litorânea foi determinada aleatoriamente por meio de sorteio.

Dentro de cada mesocosmo foram inseridos dez substratos de cada tipo de estrutura física (simples, baixa, média e alta complexidade estrutural) colocados na região central a profundidade de 20 cm e distância de 10 cm um do outro. Utilizou-se um peso para manutenção dos substratos na posição vertical (Figura 2C-E). Os substratos foram coletados aleatoriamente por meio de sorteio em cada mesocosmo.

Para avaliação dos efeitos da complexidade de habitat sobre o perifíton nos estádios avançados da sucessão (30 dias) foram utilizados os seguintes atributos estruturais: biomassa (clorofila-a, massa seca livre de cinzas), composição de espécies, densidade e biovolume algal, diversidade e riqueza de espécies. Para avaliar a influência do tempo de colonização sobre os efeitos da complexidade de habitat sobre o perifíton realizou-se uma amostragem no 15º dia também do período experimental, sendo avaliada apenas a biomassa (clorofila-a, massa seca livre de cinzas) e o estado nutricional (conteúdo de N e P) do perifíton. Amostragens para determinação das variáveis físicas e químicas da água nos mesocosmos foram realizadas no 15º e no 30º dia.

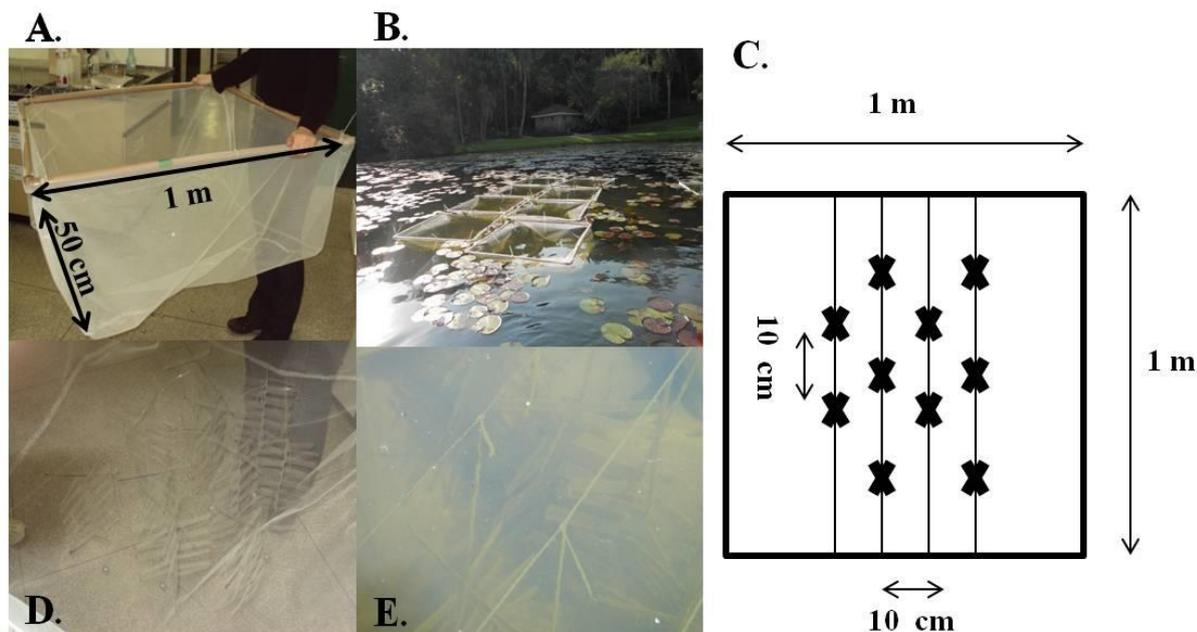


Figura 2. Medidas da estrutura do mesocosmo (A). Disposição do experimento no lago (B). Esquema da distribuição dos substratos dentro do mesocosmo, evidenciando o local onde cada substrato foi amarrado (C). Substratos dentro do mesocosmo. (E). Interior do mesocosmo já submerso no reservatório, com destaque nos substratos (D). Autor das fotografias: M.R. Casartelli (2012).

Cálculo da dimensão fractal (D_f)

Além das diferenças pré-estabelecidas dos substratos, calculou-se a dimensão fractal de cada substrato para quantificar a complexidade estrutural (os valores da dimensão fractal de cada substrato encontram-se na Tabela 2). Para isso, cada substrato foi escaneado, sem a comunidade periférica. Todas as imagens possuíam o mesmo formato, tamanho e resolução (JPEG, 6925x9870 pixels e 1200 dots) e as bordas dos cortes foram ressaltadas para facilitar o cálculo da dimensão fractal. As imagens foram modificadas para eliminar sombras e reflexos e transformadas em preto e branco. Então, a dimensão fractal foi estimada pelo método do box-counting (Sugihara & May 1990), usando-se o programa ImageJ 1.47 (Rasband 2008).

A dimensão fractal calculada pelo método box - counting consiste na medida do número de caixas (“boxes”) necessárias para cobrir um objeto como uma função da escala (tamanho da caixa) (Halley *et al.* 2004). A contagem das caixas foi feita usando-se uma grade de caixas (“boxes”) com dimensão s , superposta na imagem do substrato escaneado. O número de caixas ocupadas, $N(s)$, foi contado. O processo foi repetido aumentando o número de caixas (“boxes”) por multiplicação até o tamanho máximo suportado. A dimensão dos “boxes” utilizada foi de 2, 4, 6, 8, 12, 16, 32, 64, 128

e 256. Deste modo, a dimensão fractal foi determinada estimando a inclinação da reta do $\log N(s)$ plotado contra o $\log(1/s)$, onde s representa a escala de análise (dimensão dos “boxes”) e $N(s)$ o número de caixas contadas em uma dada escala (Halley *et al.* 2004, Thomaz *et al.* 2008, Mormul *et al.* 2011).

Tabela 2. Dimensão fractal de cada tipo de substrato.

| Tipo de substrato | Dimensão fractal (D_f) |
|--------------------|----------------------------|
| Controle | 1,2 |
| Baixa complexidade | 1,4 |
| Média complexidade | 1,5 |
| Alta complexidade | 1,6 |

2.3. Variáveis analisadas

2.3.1. Variáveis abióticas

Para avaliar as variáveis ambientais no estudo experimental, amostras de água (1,5 litros) foram coletadas manualmente na subsuperfície por meio da introdução de frascos de polietileno em uma profundidade de aproximadamente 25 cm em cada unidade amostral. As variáveis abióticas da água analisadas encontram-se descritas no capítulo 1.

2.3.2. Perifíton

A amostragem do perifíton foi realizada com 15 e 30 dias de colonização. O perifíton aderido aos substratos artificiais foi removido por meio de raspagem (pincel) e jatos de água destilada, exceto para composição química na qual se utilizou água ultrapura. Os métodos empregados para as análises qualitativas e quantitativas das algas perifíticas e a determinação da clorofila-a, massa seca livre de cinzas e conteúdo de N e P do perifíton, diversidade e riqueza encontram-se descritos no Capítulo 1 do presente estudo.

2.4. Tratamento dos dados

ANOVA 1-fator com aplicação do teste *a posteriori* de comparação múltipla de Tukey para diferença mínima significativa ($\alpha < 0.05$) foi aplicada para a determinação de diferenças significativas entre as variáveis abióticas dos tratamentos de diferentes complexidades estruturais.

Conforme as exigências para realização da ANOVA testou-se a homogeneidade de variância e a distribuição normal dos dados. Estas análises foram realizadas no programa estatístico SigmaPlot 11.

Os efeitos da complexidade do habitat sobre as características estruturais da comunidade do perifíton foram verificados pela análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA 1-fator). PERMANOVA é uma análise univariada ou multivariada de variância não-paramétrica que utiliza procedimentos de permutação para obter valor de P (Anderson 2001). Esta análise foi realizada com dados logaritimizados, utilizando a medida de similaridade de Bray-Curtis e 9.999 permutações. Para a comparação a *posteriori* dos tratamentos foi usado o teste de Bonferroni corrigido ($\alpha = 0,05$). Estas análises foram realizadas no Past 3.01 (Hammer *et al.* 2001).

A correlação não-paramétrica de Spearman foi calculada para a determinação do grau de relação entre as variáveis bióticas e a dimensão fractal dos tratamentos. A análise foi realizada no programa SigmaPlot 11.

A avaliação conjunta dos dados abióticos foi feita a partir da análise de componentes principais (PCA), utilizando uma matriz de covariância e os dados logaritimizados $[(\log(x + 1))]$. O programa estatístico utilizado foi PC-ORD 6.0 (McCune & Mefford 2011).

A similaridade entre os tratamentos com base na composição de espécies de algas perifíticas foi determinada pela Análise Hierárquica de Agrupamento. Esta análise foi realizada a partir da matriz de densidade de espécies (113 espécies), utilizando o método de UPGMA e o índice de similaridade de Bray-Curtis. A similaridade foi representada por meio de dendrograma e as distorções da similaridade foram expressas pelo coeficiente cofenético. A análise foi realizada no programa estatístico PAST 3.01 (Hammer *et al.* 2001).

3. Resultados

3.1. Variáveis limnológicas

A Tabela 3 resume as condições físicas e químicas dos tratamentos com diferentes graus de complexidade de habitat no 15° e 30° dia do período experimental.

Com base nos resultados da ANOVA 1-fator, verificou-se que as variáveis abióticas analisadas no 15° dia do período experimental não apresentaram diferença significativa entre os tratamentos (Tabela 3). No 30° dia do período experimental a maioria das variáveis não apresentou diferença significativa entre os tratamentos (Tabela 3), exceto as concentrações de nitrato e PT (ANOVA 1-fator – NO₃: $F = 4,801$ e $p = 0,02$; PT: $F = 8,585$, $P = 0,003$). O Teste de Tukey mostrou que a concentração de nitrato do controle foi significativamente diferente dos tratamentos Ac e Bc ($p = 0,006$), enquanto a concentração de PT do tratamento Ac foi diferente dos demais tratamentos ($p < 0,001$). Verificou-se, também, que a concentração de nitrogênio e fósforo particulado na água foi significativamente maior nos tratamentos de média e alta complexidade do que no controle e baixa complexidade (Tabela 3). A concentração de clorofila-a do fitoplâncton não apresentou diferença significativa entre os tratamentos no 15° e no 30° dia do período experimental (Tabela 3).

A avaliação conjunta das variáveis limnológicas pela PCA foi realizada com 15 variáveis limnológicas dos tratamentos com diferentes graus de complexidade de habitat no 15° e 30° dia do período experimental (Figura 4, Tabela 4). A avaliação das condições limnológicas através da PCA resumiu 82,9% da variabilidade dos dados nos dois primeiros eixos e o teste de randomização foi significativo para o eixo 1 ($p = 0,004$) e valores do "Broken stick" indicaram que os eixos 1 e 2 são passíveis de interpretação. O eixo 1 ordenou no lado positivo todos os tratamentos de alta e média complexidade (Mc, Ac) e duas réplicas do tratamento de baixa complexidade (Bc3, Bc4) do 30° dia do período experimental. Estas unidades amostrais foram associadas aos altos valores de NT ($r = 0,962$) e temperatura ($r = 0,670$). No lado negativo foram ordenados todos os tratamentos do 15° dia e o controle e duas unidades amostrais do tratamento de baixa complexidade (Bc1, Bc2) do 30° dia, que foram correlacionados aos altos valores de amônio, sílica e alcalinidade ($r > 0,60$). O eixo 1 representou a variação das condições limnológicas nos tratamentos, representando claramente as diferenças ambientais nos diferentes graus de complexidade de habitat.

Tabela 3. Média e desvio padrão (entre parênteses) dos dados abióticos e da clorofila-a do fitoplâncton nos quatro tipos de tratamentos (n=4) no 15° e 30° dia do período experimental (C - controle; Bc – baixa complexidade, Mc – média complexidade, Ac – alta complexidade). Resultados da ANOVA 1-fator para o fator complexidade de habitat. Abreviações: ns = não significativo.

| Variáveis | 15°dia | | | | | 30°dia | | | | |
|---|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------------|
| | C | Bc | Mc | Ac | Anova 1-fator | C | Bc | Mc | Ac | Anova 1-fator |
| Bicarbonato (mg.L ⁻¹) | 1,9 (±0,01) | 1,9 (±0,02) | 1,9 (±0,02) | 1,9 (±0,01) | ns | 1,9 (±0,02) | 1,8 (±0,04) | 1,8 (±0,03) | 1,8 (±0,03) | ns |
| Clorofila-a do fitoplâncton (µg.L ⁻¹) | 6,5 (±2,5) | 2,4 (±3,6) | 10,6 (±6,9) | 4,9 (±3,2) | ns | 15,8 (±24,2) | 9,7 (±12,6) | 9,4 (±19,3) | 10,5 (±2,2) | ns |
| CO ₂ livre (mg.L ⁻¹) | 11,15 (± 3,31) | 10,13 (± 3,59) | 13,61 (± 9,04) | 12,29 (± 5,41) | ns | 14,15 (± 3,25) | 15,36 (± 9,21) | 8,94 (± 3,7) | 13,44 (± 7,35) | ns |
| Condutividade elétrica (m.S.cm) | 0,024 (± 0,006) | 0,024 (± 0,002) | 0,024 (± 0,005) | 0,023 (± 0,002) | ns | 0,025 (± 0,004) | 0,024 (± 0,006) | 0,024 (± 0,004) | 0,022 (± 0,006) | ns |
| Fósforo particulado (µg.L ⁻¹) | 6,8 (±1,2) | 11,2 (±4,8) | 3,5 (± 1,1) | 13,6 (±8,9) | ns | 5,4 (±1,7) | 5,6 (±4,7) | 1,8 (±0,9) | 14,7 (±5,9) | P = 0,003 F = 8,024 |
| Fósforo total (µg.L ⁻¹) | 14,5 (±1,8) | 18,6 (±4,6) | 14,0 (± 1,0) | 21,7 (±8,7) | ns | 13,2 (±1,7) | 15,1 (±4,6) | 10,8 (±0,8) | 25,2 (±5,9) | P = 0,003 F = 8,585 |
| Nitrogênio particulado (µg.L ⁻¹) | 174,6 (±22,1) | 167,4 (±26,3) | 342,2 (± 8,1) | 387,7 (±108,0) | ns | 77,1 (±36,2) | 695,4 (±679,2) | 2979,8 (±81,7) | 5721,5 (±932,6) | P<0,001 F= 78,33 |
| Nitrogênio total (µg.L ⁻¹) | 439,6 (± 35,3) | 422,3 (± 28,8) | 593,4 (± 15,3) | 636,5 (± 94,2) | ns | 319,1 (±33,2) | 932,7 (± 692,3) | 3219,0 (± 68,0) | 5916,5 (± 935,9) | ns |
| N-NH ₄ (µg.L ⁻¹) | 25,6 (± 11,7) | 15,4 (± 3,3) | 16,7 (± 1,7) | 13,1 (± 5,9) | ns | 4,9 (± 3,5) | 5,1 (± 3,1) | 6,3 (± 6,2) | 3,2 (± 0) | ns |
| N-NO ₂ (µg.L ⁻¹) | 4,98 (± 0,75) | 5,39 (± 0,74) | 5,42 (± 0,84) | 4,56 (± 0,61) | ns | 3,8 (± 0,07) | 4,58 (± 1,18) | 3,97 (± 0,49) | 3,56 (± 0,18) | ns |
| N-NO ₃ (µg.L ⁻¹) | 234,5 (± 9,1) | 234 (± 5,6) | 229,1 (8,4) | 232,1 (± 15,3) | ns | 233,4 (± 14,4) | 227,5(± 23,5) | 236,7(± 35,4) | 188,3 (± 13,7) | P = 0,02 F = 4,801 |
| Oxigênio Dissolvido (mg.L ⁻¹) | 4,59 (± 0,26) | 5,18 (± 0,59) | 4,75 (± 0,2) | 5,37 (± 0,39) | ns | 5,68 (± 0,06) | 6,44 (± 0,46) | 5,75 (± 0,52) | 5,71 (± 0,36) | ns |
| PDT (µg.L ⁻¹) | <10 | <10 | 10,6 (± 0,3) | <10 | -- | <10 | <10 | <10 | <10 | -- |
| pH | 5,48 (± 0,15) | 5,53 (± 0,17) | 5,44 (± 0,25) | 5,38 (± 0,16) | ns | 5,38 (± 0,12) | 5,36 (± 0,23) | 5,58 (± 0,23) | 5,38 (± 0,19) | ns |
| P-PO ₄ (µg.L ⁻¹) | <10 | <10 | <10 | <10 | -- | <10 | <10 | <10 | <10 | -- |
| Radiação subaquática (%) | 55,1 (±11,1) | 53,3 (±11,5) | 56 (±4,3) | 53 (±5,6) | ns | 53,6 (±3,3) | 52,1 (±7,2) | 53,6 (±5) | 53,4 (±3,3) | ns |
| Silicato (mg.L ⁻¹) | 3,85 (± 0,06) | 3,86 (± 0,02) | 3,78 (± 0,28) | 3,76 (± 0,07) | ns | 3,11 (±0,06) | 3,05 (± 0,07) | 2,97 (± 0,04) | 3,0 (0,12) | ns |
| Temperatura da água (°C) | 18,8 (± 0,3) | 19,3 (± 0,2) | 19,0 (± 0,3) | 19,0 (± 0,4) | ns | 22,2 (± 0,1) | 22,2 (± 0,3) | 22,3 (± 0,5) | 22,5 (± 0,2) | ns |

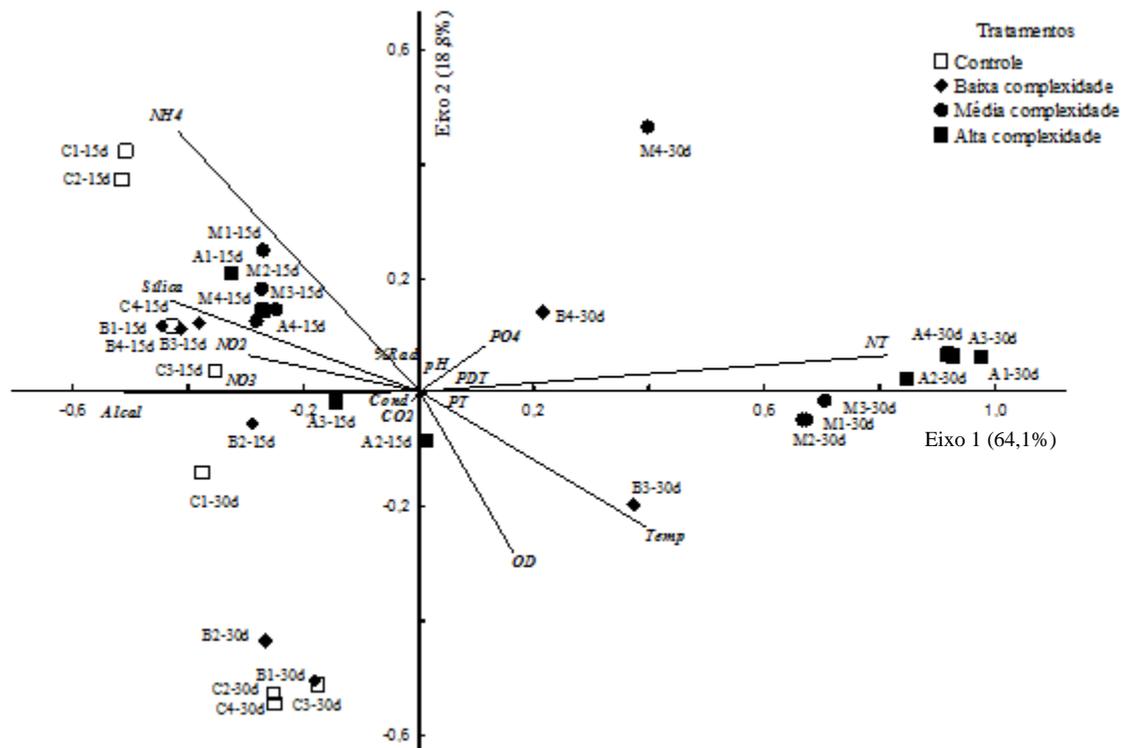


Figura 4. Diagrama biplot da PCA das variáveis limnológicas nos tratamentos com diferentes graus de complexidade de habitat no 15º e 30º dia do período experimental. Abreviações das unidades amostrais: o primeiro caractere indica o tipo de tratamento (C – controle, B – baixa complexidade, M – média complexidade, A – alta complexidade), o número representa a réplica e os demais caracteres indicam o tempo de colonização (15 e 30 dias). Os códigos dos vetores encontram-se na tabela 5.

Tabela 4. Correlação de Pearson das variáveis limnológicas (r) com os escores do eixo 1 e 2 da PCA.

| Variáveis limnológicas | Código | Eixo 1 | Eixo 2 |
|--------------------------|--------|--------|--------|
| Alcalinidade | Alcal | -0,764 | -0,053 |
| Amônio | NH4 | -0,691 | 0,722 |
| CO ₂ livre | CO2 | -0,129 | -0,144 |
| Condutividade elétrica | Cond | -0,063 | 0,037 |
| Fósforo total | PT | 0,116 | -0,041 |
| Fósforo total dissolvido | PDT | 0,270 | 0,051 |
| Nitrato | NO3 | -0,563 | 0,032 |
| Nitrito | NO2 | -0,581 | 0,268 |
| Nitrogênio total | NT | 0,962 | 0,271 |
| Ortofosfato | PO4 | 0,364 | 0,305 |
| Oxigênio dissolvido | OD | 0,431 | -0,567 |
| pH | pH | 0,037 | 0,183 |
| Radiação subaquática | %Rad | -0,044 | 0,162 |
| Sílica solúvel reativa | Sílica | -0,702 | 0,427 |
| Temperatura da água | Temp | 0,670 | -0,520 |

3.2. Comunidade Perifítica

3.2.1. Atributos estruturais analisados no tempo de colonização de 15 e 30 dias

Clorofila-a e massa seca livre de cinzas do perifíton

Considerando o tempo de colonização de 15 dias, os maiores valores de clorofila-a e MSLC no perifíton foram encontrados no tratamento Ac (Figura 5A-B). Estes atributos da comunidade apresentaram diferença significativa entre os tratamentos (PERMANOVA 1-fator: Clorofila, $F=4,70$, $p=0,002$; MSCL, $F=5,74$, $p=0,008$). O Teste de Bonferroni *a posteriori* mostrou que clorofila-a no tratamento Ac foi significativamente diferente dos demais e a MSLC no tratamento Ac foi diferente do controle e do tratamento Bc ($p < 0,03$). No 30º dia de colonização, o perifíton apresentou os maiores valores de clorofila-a e MSLC nos tratamentos Mc e Ac (Figura 5A-B). Contudo, apenas a MSLC apresentou diferença significativa entre os tratamentos (PERMANOVA 1-fator: $F=2,61$, $p=0,015$), sendo a média no tratamento Mc significativamente diferente dos demais ($p=0,034$). Os valores de clorofila-a e MSLC foram correlacionados positivamente com a dimensão fractal dos substratos, portanto, tenderam a aumentar com o aumento da complexidade estrutural no 15º dia (Spearman: $n=16$, $r > 0,6$ e $p < 0,006$) e no 30º dia de colonização (Spearman: $n=16$, $r > 0,79$ e $p < 0,001$).

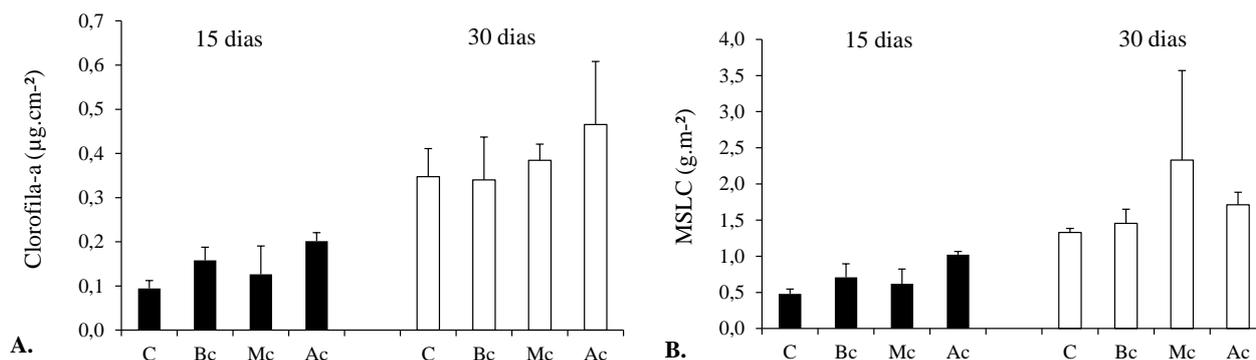


Figura 5. Clorofila-a e MSLC do perifíton ($n=4$, \pm DP) no 15º e 30º dia de colonização nos tratamentos com diferentes graus de complexidade de habitat (C – controle, Bc – baixa complexidade, Mc – média complexidade, Ac – alta complexidade).

Conteúdo de N e P e razão molar N:P do perifíton

O conteúdo de N e P do perifíton foi significativamente diferente entre os tratamentos com diferentes graus de complexidade de habitat no 15º dia e no 30º dia de colonização (Permanova 1-fator: $F = 1,9-4,2$; $p < 0,04$) (Figura 6A-B). Em média, o conteúdo de P e N no tratamento Ac foi significativamente diferente dos demais no 15º dia de colonização (Bonferroni: $p < 0,004$). No 30º dia de colonização, o conteúdo de N teve diferença nos tratamentos de Ac e Mc e o conteúdo de P teve diferença somente no tratamento Mc (Bonferroni: $p < 0,03$).

De acordo com a razão estequiométrica N e P ideal de 18:1 proposta por Kahlert (1998), o perifíton foi potencialmente limitado por fósforo ($N:P > 18$) em todos os tratamentos e tempo de colonização (Figura 6C). No 15º dia do experimento o melhor balanço estequiométrico foi observado no controle e tratamentos Bc e Mc, no 30º dia ocorreu no controle.

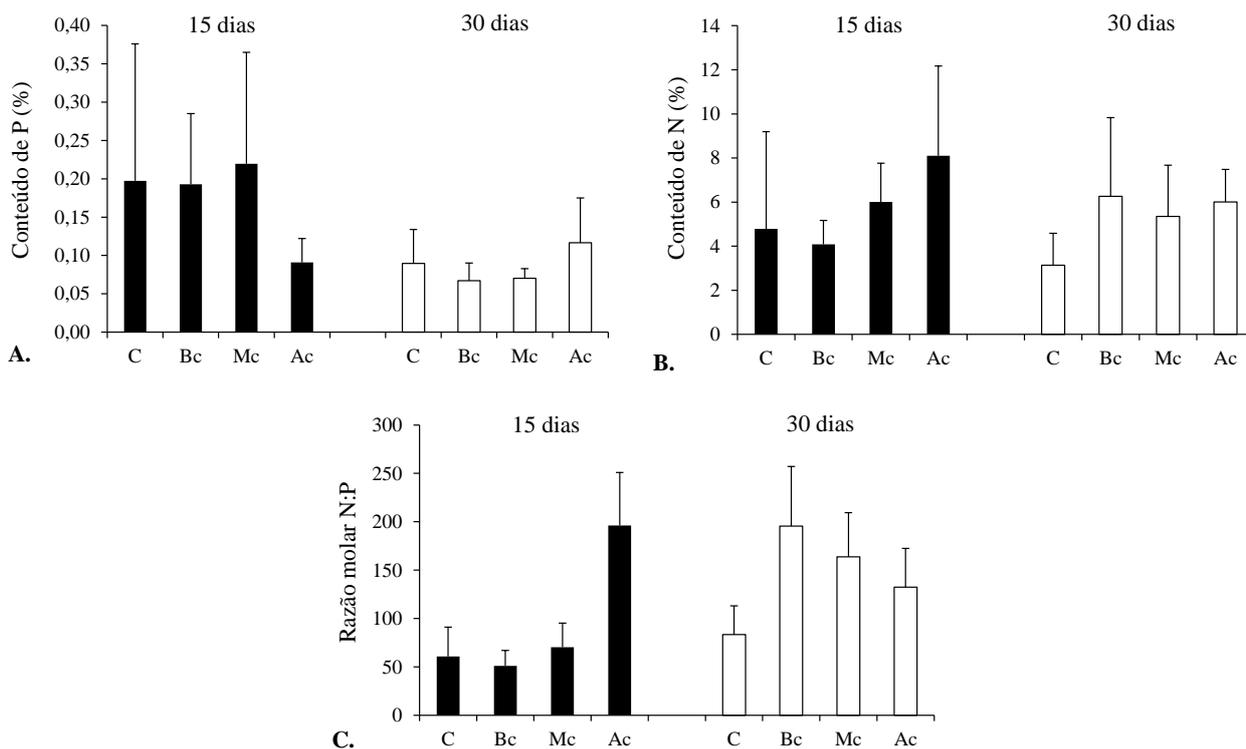


Figura 6. Conteúdo de nitrogênio (A), fósforo (B) e razão molar N:P (C) do perifíton ($n=4$, \pm DP) no 15º e 30º dia colonização nos tratamentos com diferentes graus de complexidade de habitat (C – controle, Bc – baixa complexidade, Mc – média complexidade, Ac – alta complexidade).

3.2.2. Atributos estruturais analisados no tempo de colonização de 30 dias

Composição taxonômica

Foram identificados o total de 113 táxons específicos na comunidade perifítica, os quais foram distribuídos em nove classes taxonômicas: Chlorophyceae (56 táxons), Zygnemaphyceae (25 táxons), Bacillariophyceae (15 táxons), Cyanophyceae (5 táxons), Euglenophyceae (4 táxons), Chrysophyceae (3 táxons), Dinophyceae (2 táxons), Xanthophyceae (2 táxons) e Cryptophyceae (1 táxon).

Dentre as espécies identificadas e quantificadas, verificou-se a ocorrência de espécies exclusivas nos diferentes graus de complexidade de habitat (Tabela 5). No controle e no tratamento Bc identificou-se a ocorrência de 8 espécies exclusivas, 7 espécies no tratamento Mc, e de 10 espécies no tratamento Ac.

Densidade e biovolume total, riqueza e diversidade de espécies

A densidade total, biovolume total e riqueza de espécies da comunidade de algas perifíticas foram significativamente diferentes entre os tratamentos com diferentes graus de complexidade (Figura 7A-C; PERMANOVA 1-fator: $F = 1,9 - 2,1$; $p < 0,04$). Em média, estas variáveis foram significativamente maiores nos tratamentos Ac e Mc do que no controle (Bonferroni: $p < 0,03$). Nenhuma diferença significativa foi encontrada em relação à diversidade de espécies entre os tratamentos no 30º dia de colonização (Figura 7D).

Classes algais

Em termos de densidade relativa de classes algais, as maiores contribuições para estrutura da comunidade perifítica foram de Bacillariophyceae, Chrysophyceae e Cyanophyceae em todos os tratamentos (Figura 8A). A densidade de classes algais não apresentou diferença significativa entre os tratamentos.

Com relação ao biovolume das classes algais (Figura 8B), Cyanophyceae foi dominante em todos os tratamentos (79 a 87%), seguida por Zygnemaphyceae (7 a 9%). O biovolume das classes algais não apresentou diferença significativa entre os tratamentos.

Tabela 5. Espécies exclusivas do controle e dos tratamentos.

| Controle | Baixa complexidade | Média complexidade | Alta Complexidade |
|---------------------------------|--|---------------------------------|----------------------------------|
| <i>Achnanthydium catenatum</i> | <i>Achnanthydium cf. microcephalum</i> | <i>Characiopsis</i> sp. | <i>Botryococcus braunii</i> |
| <i>Chlorococcales</i> sp.2 | <i>Characium acuminatum</i> | <i>Chlorococcales</i> sp.3 | <i>Cosmarium bioculatum</i> |
| <i>Chlorococcus minutus</i> | <i>Chlamydomonas debaryana</i> | <i>Chlorococcum infusionum</i> | <i>Cosmarium botrytis</i> |
| <i>Euastrum validum</i> | <i>Closterium parvulum</i> | <i>Closteriopsis acicularis</i> | <i>Desmodesmus quadricauda</i> |
| <i>Lagynion ampullaceum</i> | <i>Desmatractum cf. bipyramidatum</i> | <i>Desmodesmus bicaudatus</i> | <i>Eutetramorus globosus</i> |
| <i>Monoraphidium circinale</i> | <i>Eunotia papilio</i> | <i>Nitzschia palea</i> | <i>Monoraphidium nanum</i> |
| <i>Monoraphidium irregulare</i> | <i>Scenedesmus aculeolatus</i> | | <i>Oocystis lacustris</i> |
| <i>Scenedesmus dimorphus</i> | <i>Staurodesmus glaber</i> | | <i>Pediastrum tetras</i> |
| | | | <i>Stauroneis phoenicenteron</i> |
| | | | <i>Synechocystis aquatilis</i> |

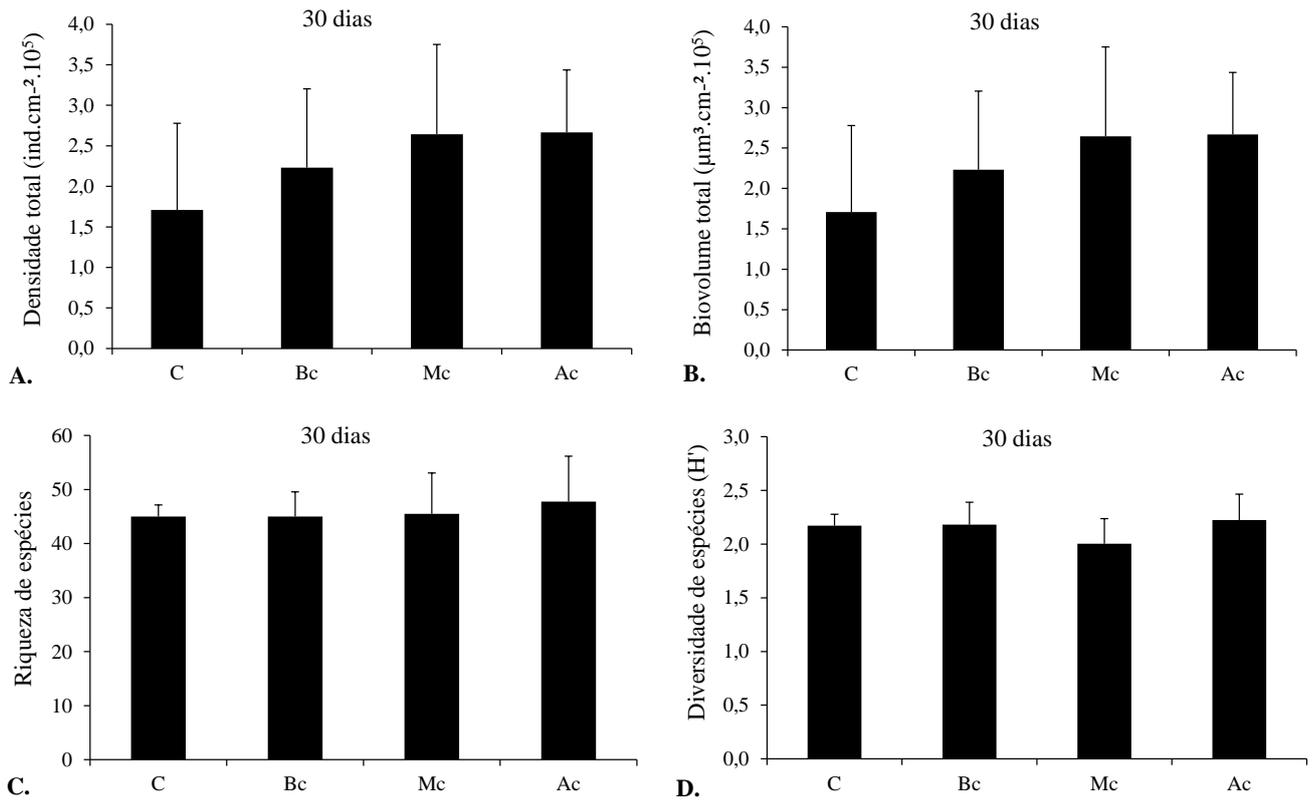


Figura 7. Densidade total (A), biovolume total (B), riqueza (C) e diversidade (D) de espécies da comunidade de algas perifíticas (n=4, \pm DP) no 30º dia de colonização nos tratamentos com diferentes graus de complexidade habitat (C – controle, Bc – baixa complexidade, Mc – média complexidade, Ac – alta complexidade).

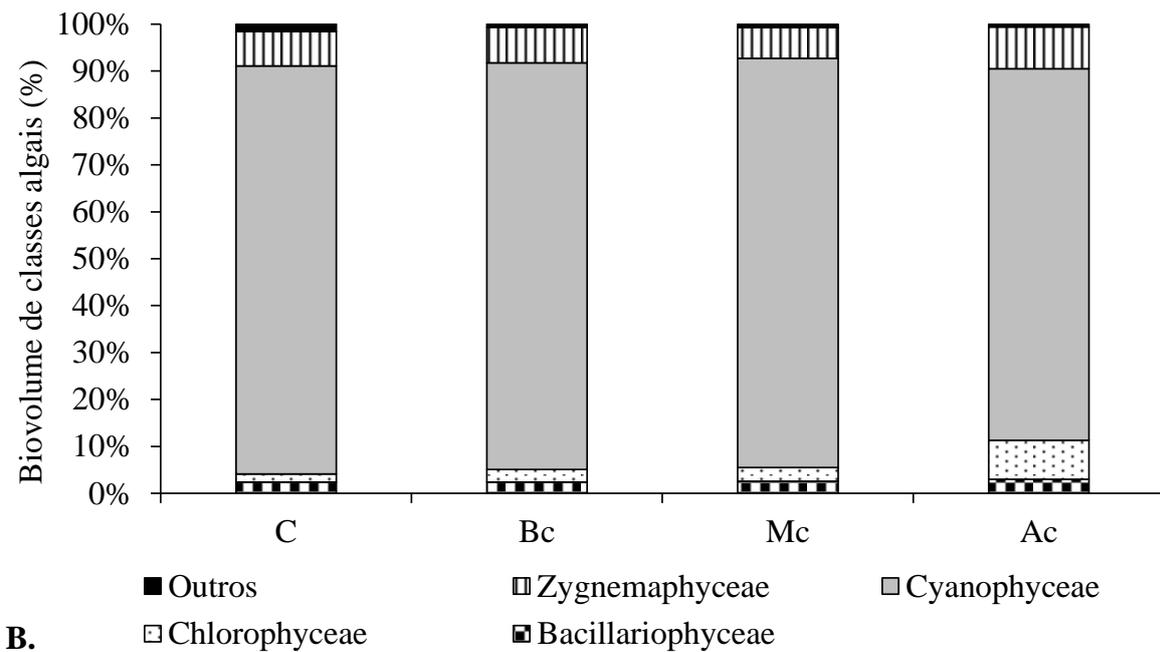
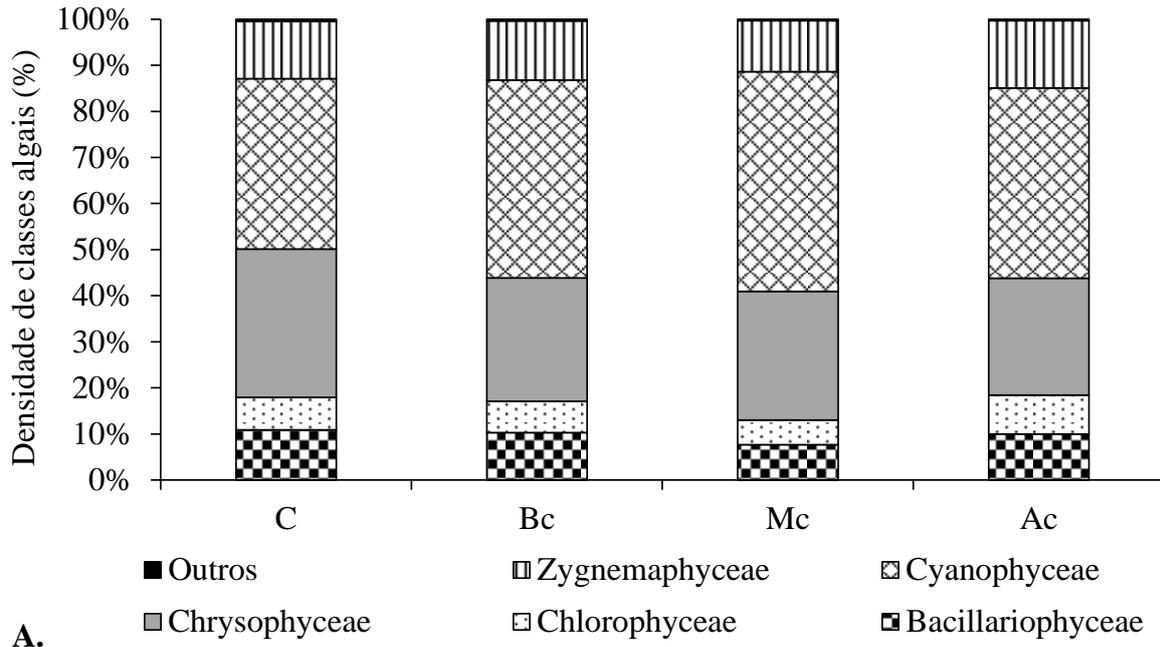


Figura 8. Densidade relativa média (A) e biovolume relativo médio das classes algais (B) nos tratamentos com diferentes graus de complexidade de habitat (C – controle, Bc – baixa complexidade, Mc – média complexidade, Ac – alta complexidade).

Espécies descritoras da comunidade

Considerando as espécies com densidade maior ou igual a 5% da densidade total, verificou-se a presença de sete espécies descritoras (Figura 9 e 10). *Geitlerinema unigranulatum* (R.N.Singh) J.Komárek & M.T.P.Azevedo, *Chromulina pygmaea* Nygaard e *Chromulina elegans* Doflein foram as espécies mais abundantes em todos os tratamentos (36,6 – 47,6%; 17 – 22%; 5,1 – 9,6%, respectivamente). Considerando a densidade das espécies descritoras, verificou-se que somente o *Cosmarium minutum* foi correlacionado positivamente com o aumento da dimensão fractal dos substratos (Figura 10F) ($r = 0,655$ e $p = 0,005$). Além disso, diferenças significativas na densidade de *C. minutum* foram encontradas entre os tratamentos (PERMANOVA: $F = 3,73$, $p = 0,034$).

Considerando as espécies com biovolume maior ou igual a 2% do biovolume total (Figura 9 e 11), *G. unigranulatum* foi dominante em todos os tratamentos (81 a 86,8%). *Cosmarium ocellatum* B.Eichler & Gutwinski foi a segunda espécie de maior abundância no tratamento de média complexidade (2,1%). *Ankistrodesmus densus* Korshikov (4%), *Cosmarium ocellatum* (2,3%) e *Staurastrum quadrangulare* Brébisson (2,1%) estiveram entre as espécies descritoras no tratamento de alta complexidade.

Todas as espécies descritoras da comunidade em termos de biovolume apresentaram suas maiores contribuições no tratamento de média e alta complexidade (Figura 11), mas apenas biovolume de *C. ocellatum* no tratamento Mc foi significativamente diferente dos outros tratamentos (PERMANOVA 1-fator: $p = 0,027$). Além disso, o biovolume foi correlacionado positivamente com o aumento da dimensão fractal dos substratos, mostrando uma tendência de aumento no biovolume desta espécie com o aumento da complexidade estrutural do habitat ($r = 0,618$ e $p = 0,010$) (Figura 11B).

Similaridade dos tratamentos na composição de espécies

A análise de agrupamento realizada com a matriz de densidade de 113 espécies de algas perifíticas mostrou a formação de dois grupos ao nível de corte de 87% de similaridade: existência de complexidade (baixa/ média/ alta) e controle (Figura 12). Ao nível de corte de 88% de similaridade foi formado outro grupo que separou os tratamentos Bc dos tratamentos Mc e Ac. A maior similaridade dos tratamentos na composição de espécies foi encontrada entre o Mc e Ac ao nível de corte de 90% de similaridade. Esta análise mostrou que a maior similaridade na composição de espécies de algas perifíticas ocorreu entre os tratamentos de maior complexidade estrutural, tendo o controle a menor similaridade com os demais tratamentos. O coeficiente cofenético foi 0,858 e evidenciou a consistência dos grupos formados.

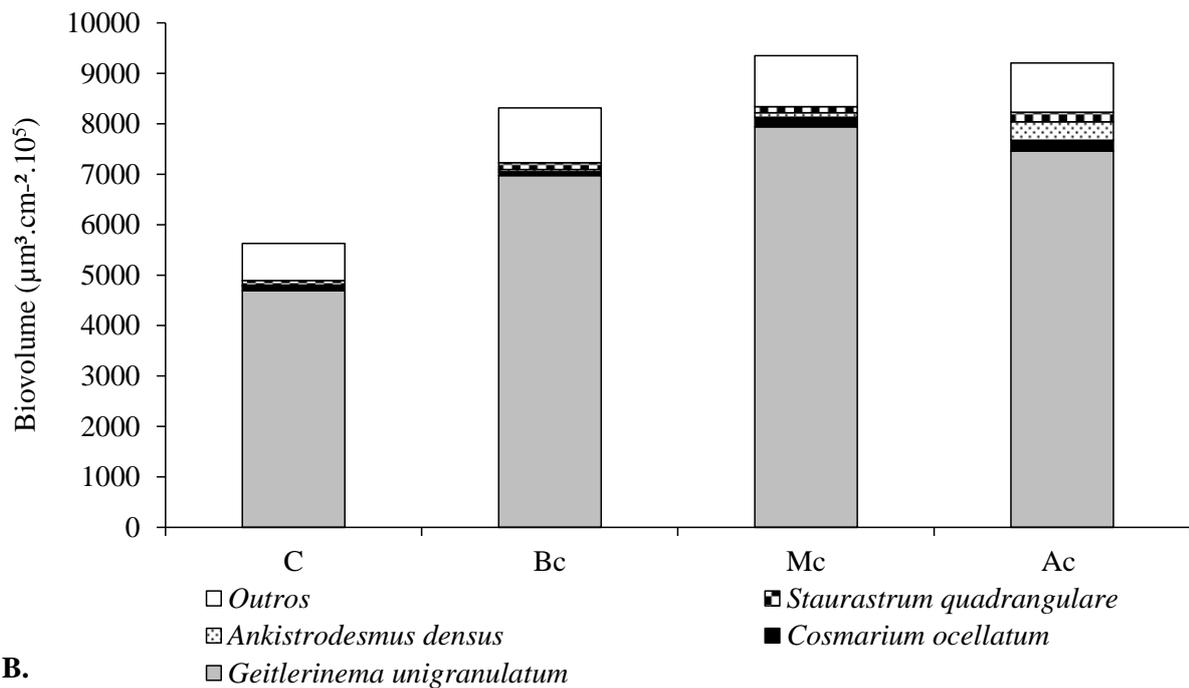
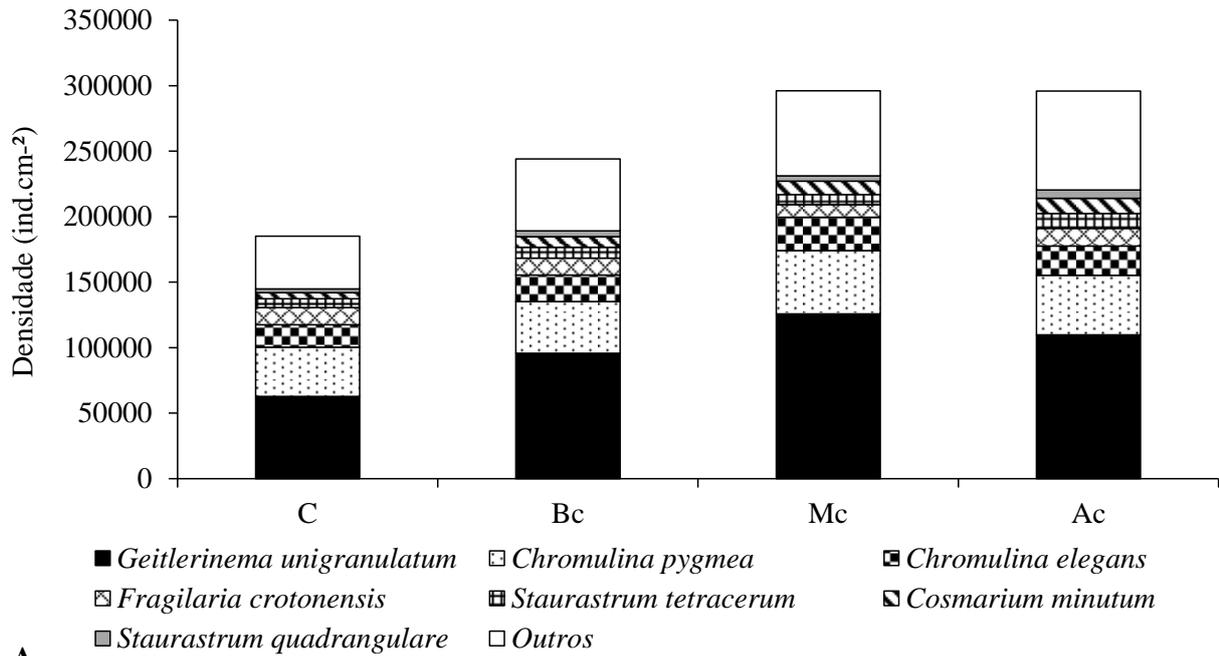


Figura 9. Densidade média (A) e biovolume médio (B) ($n=4$) das espécies descritoras ($\geq 5\%$ da densidade e $\geq 2\%$ biovolume total) da comunidade de algas perifíticas nos tratamentos com diferentes graus de complexidade de habitat (C – controle, Bc – baixa complexidade, Mc – média complexidade, Ac – alta complexidade).

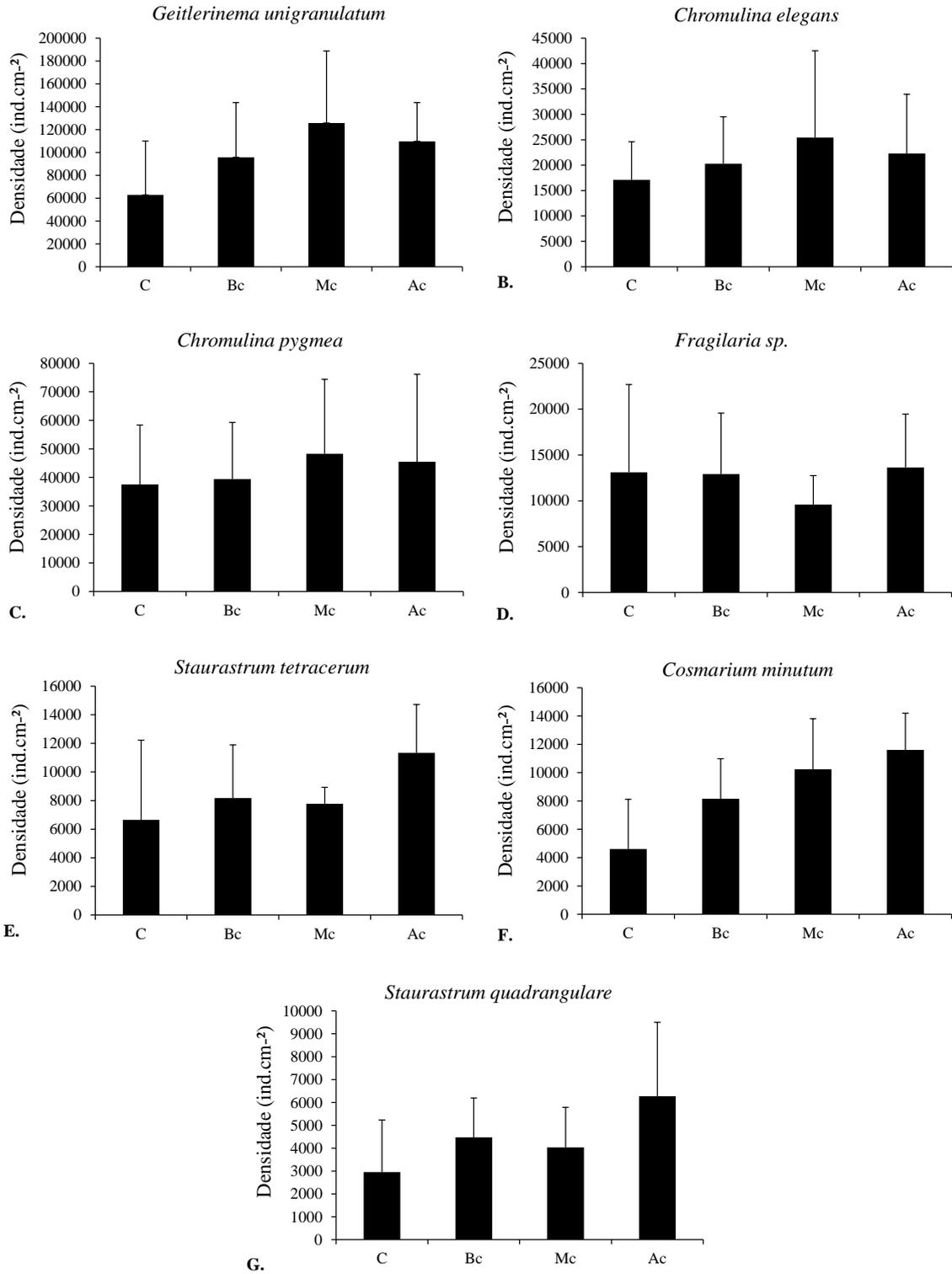


Figura 10. Densidade média de cada espécie descritora ($\geq 5\%$ da densidade total) da comunidade de algas perifíticas do estudo experimental (C – controle, Bc – baixa complexidade, Mc – média complexidade, Ac – alta complexidade).

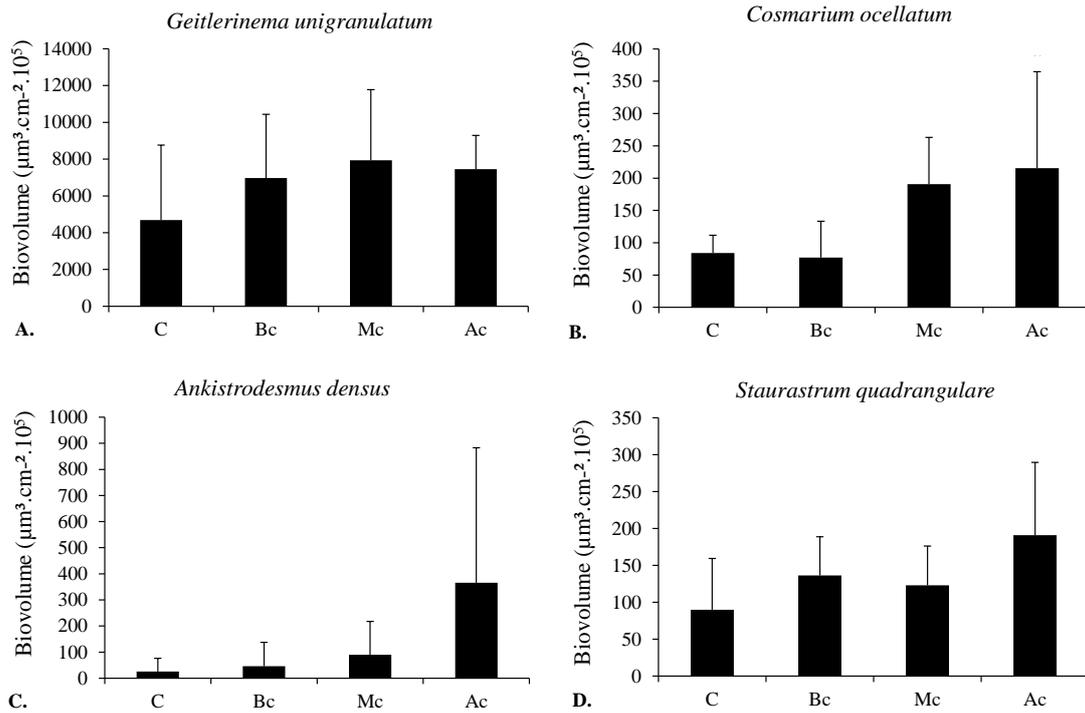


Figura 11. Biovolume médio de cada espécie descritora ($\geq 5\%$ do biovolume total) da comunidade de algas perifíticas do estudo experimental (C – controle, Bc – baixa complexidade, Mc – média complexidade, Ac – alta complexidade).

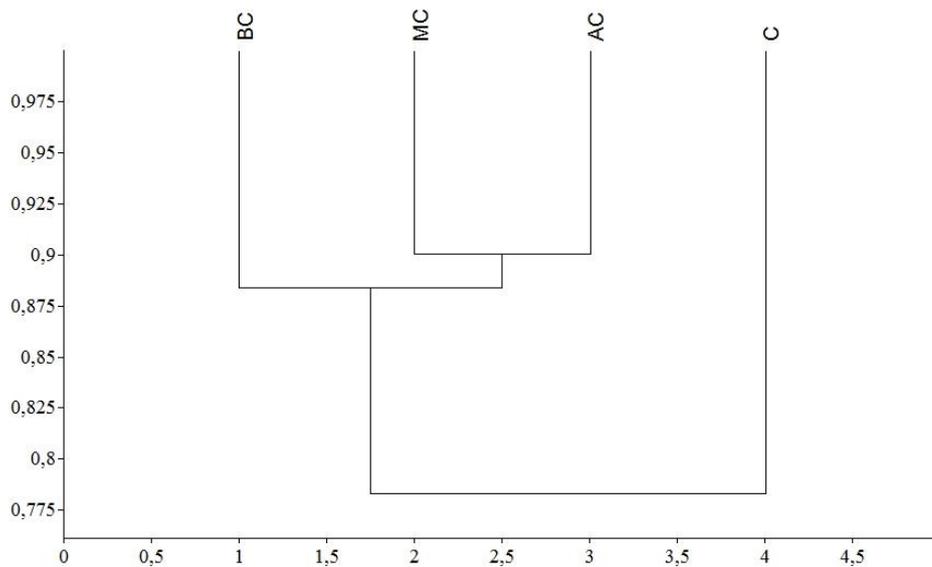


Figura 12. Dendrograma de similaridade (índice de Bray Curtis) da comunidade de algas perifíticas (n=4) (C – controle, BC – baixa complexidade, MC – média complexidade, AC – alta complexidade).

4. Discussão

A literatura mundial aponta as macrófitas como fator chave na estruturação dos habitats dos ecossistemas aquáticos rasos (Jeppesen *et al.* 1998, Thomaz *et al.* 2008, Thomaz & Cunha 2010). As macrófitas não são apenas substrato passível de colonização pelo perifíton, mas também podem influenciar a comunidade de diferentes formas, como: modificar a disponibilidade de luz; atuar tanto na liberação como na assimilação de nutrientes; produzir aleloquímicos; fornecer habitat para herbívoros (ex. Eminson & Moss 1980, Wetzel 1993, Burkholder 1996, Erhard & Gross 2006, Guariento *et al.* 2007). Considerando todas as vias de influência das macrófitas sobre o perifíton, a avaliação do papel da complexidade de habitat sobre o perifíton em condições naturais é extremamente difícil (ex. Pellegrini 2012, Souza 2013). Desta forma, os estudos experimentais procuraram isolar os efeitos da complexidade de habitat (Taniguchi *et al.* 2003, Taniguchi & Tokeshi 2004, Lucena-Moya & Duggan 2011, Mormul *et al.* 2011, Ferreira *et al.* 2014). Conforme Tokeshi & Arakaki (2012), a complexidade do habitat nos ecossistemas aquáticos é caracterizada por pelo menos cinco diferentes aspectos da estrutura física: espaço disponível; diversidade de elementos físicos; arranjo espacial dos elementos; tamanhos de elementos; abundância/densidade dos elementos. No presente estudo, a *complexidade do habitat* foi avaliada somente a partir do *arranjo espacial dos elementos físicos*, sendo padronizadas as demais características físicas do habitat. Assim, o perifíton desenvolveu-se dentro de sistemas (mesocosmos) com diferentes arranjos espaciais (substratos cortados), configurando sistemas com diferentes graus de complexidade de habitat.

A disponibilidade de recursos é considerada o fator mais importante na determinação da estrutura das algas perifíticas (Vadeboncoeur & Steinman, 2002). Assim, é importante ressaltar que durante o desenvolvimento do perifíton considerou-se a *disponibilidade de recursos (luz e nutrientes)* nos tratamentos. Estudos experimentais e observacionais realizados no reservatório do presente estudo evidenciaram a importância dos nutrientes para o desenvolvimento do perifíton e, ainda, detectaram o P como nutriente limitante primário para a comunidade (Fermino *et al.* 2011, Pellegrini 2012, Souza 2013, Capítulo 1 do presente estudo). Primeiramente, o posicionamento e a estrutura dos mesocosmos permitiram que a disponibilidade de luz e nutrientes fosse igual entre os tratamentos. Em segundo, a disponibilidade de luz e nutrientes (N e P) foi avaliada conjuntamente com o perifíton. Os resultados mostraram que a disponibilidade de luz e de nutrientes dissolvidos não apresentou diferença significativa entre os tratamentos de diferentes graus de complexidade no 15º dia do período experimental. Contudo, as condições ambientais nos tratamentos mudaram com

o avanço do tempo de colonização, principalmente nos tratamentos de média e alta complexidade de habitat (Mc e Ac). A concentração de nitrogênio e fósforo particulado foi significativamente maior nos tratamentos de média e alta complexidade do que no controle e baixa complexidade. O nitrogênio e o fósforo particulado são advindos de organismos e detritos (Esteves, 2011). O aumento da fração particulada pode ter sido influenciado por mudanças na comunidade perifítica e de outros materiais particulados, a qual foi influenciada pelo aumento na complexidade do habitat. Portanto, a complexidade do habitat influenciou também as condições ambientais dos tratamentos de maior complexidade estrutural, gerando microhabitats distintos. Este fato foi observado inclusive em campo, com diferenças visíveis das frações particuladas na água. O perifíton apresenta elevada produtividade, que segundo Wetzel (1996) é definida como a "taxa de formação de matéria orgânica em média dentro de um período de tempo definido, como um dia ou ano". Assim, os resultados indicaram que, muito provavelmente, a produção de matéria orgânica pelo perifíton nos tratamentos de média e alta complexidade aumentou e houve desprendimento para água.

Considerando o tempo de colonização, a comunidade perifítica respondeu aos diferentes graus de complexidade de habitat no 15º e no 30º do estágio sucessional, porém a biomassa algal não respondeu significativamente no estágio sucessional mais avançado (30d). A massa orgânica total (MSLC) e o conteúdo de N e P do perifíton apresentou resposta significativa ao aumento da complexidade de habitat no tempo de colonização de 15 e 30 dias. Estes resultados evidenciam que a comunidade foi sensível às diferenças na complexidade de habitat em ambos os tempos de colonização, mas que a biomassa algal foi menos sensível aos tratamentos no estágio mais avançado da sucessão (30d). Estudos mostraram que o aumento da espessura da matriz perifítica pode reduzir as influências externas na comunidade e agir diretamente sobre as propriedades fotossintéticas da comunidade (Sekar *et al.* 2004, Dodds *et al.* 1999). O aumento da espessura da matriz pode atenuar a luz disponível para as algas firmemente aderidas, promovendo uma relação negativa entre a espessura da matriz e a biomassa algal (Enríquez *et al.* 1996; Dodds *et al.* 1999). Uma das funções da matriz perifítica é fornecer estabilidade mecânica para a comunidade perifítica (Allison 2003), logo com 15 dias de colonização a matriz ainda não está totalmente desenvolvida, podendo deixar a comunidade mais suscetível a influências externas, tais como as diferenças na complexidade de habitat. Provavelmente, o aumento da espessura da matriz perifítica com o avanço do tempo de colonização minimizou a influência da complexidade do habitat sobre a biomassa algal.

A dimensão fractal é uma medida da complexidade do habitat e o aumento da dimensão representa o aumento da complexidade estrutural dos habitats. A correlação positiva entre a dimensão fractal e a matéria orgânica (MSLC) em 15 e 30 dias de colonização e da biomassa algal somente com 15 dias, mostrou que a variação no grau de complexidade estrutural do habitat tem

efeito significativo sobre a produtividade do perifíton. Estas correlações positivas indicam uma tendência de aumento da biomassa perifítica com o aumento da complexidade de habitat e, novamente, corroboram o fato de que a complexidade do habitat influenciou a comunidade perifítica. Ferreira *et al.* (2014) também afirmam que o aumento da dimensão fractal influenciou positivamente a biomassa perifítica, especificamente a clorofila-a. A dimensão fractal mostrou-se uma ferramenta importante na detecção de mudanças na comunidade perifítica em relação à influência da complexidade do habitat, pois permitiu que os valores dos atributos estruturais fossem correlacionados aos valores da dimensão fractal das diferentes complexidades, corroborando sua influência. Além de permitir a comparação com o grau de complexidade estrutural do habitat deste trabalho com outros e até com complexidades estruturais encontradas em ambientes marinhos e terrestres.

Com 30 dias de colonização, o tratamento de média e alta complexidade apresentaram os maiores valores de riqueza, os quais foram significativamente diferentes do controle e baixa complexidade. Porém, a diversidade não apresentou diferença significativa entre os tratamentos. Muitos estudos afirmaram que a complexidade do habitat influencia positivamente a diversidade e a riqueza de espécies de micro e macroinvertebrados, pois habitats mais complexos podem fornecer maior variedade de habitats, suportar maior concentração ou variedade de alimento e, ainda, aumentar a proteção contra predadores (Robson & Barmuta 1998; Taniguchi *et al.* 2003; Taniguchi & Tokeshi 2004; Warfe & Barmuta 2006; Meerhoff *et al.* 2007; Thomaz *et al.* 2008; Lucena-Moya & Duggan 2011; Mormul *et al.* 2011). De acordo com os resultados obtidos no presente estudo, no estágio avançado da sucessão, apenas a riqueza de espécies mostrou-se mais sensível ao aumento da complexidade de habitat, apresentando relação positiva com o aumento da dimensão fractal. Jones *et al.* (2000) afirmaram que a arquitetura da macrófita influencia positivamente a diversidade e a riqueza de algas perifíticas. Em oposição, Ferreira *et al.* (2014) não encontraram diferenças na riqueza e na diversidade de algas perifíticas, entretanto, a identificação taxonômica em nível de gênero da maioria dos táxons certamente minimizou as diferenças. Santos *et al.* (2013) relataram que a arquitetura da macrófitas *Utricularia foliosa* foi um importante fator na organização da comunidade de algas perifíticas, e que as condições microambientais advindas da complexidade de habitat afetaram fortemente o sucesso de algumas espécies. No Capítulo 1 do presente estudo, a estrutura de habitat determinada pela presença e ausência de macrófitas aquáticas determinou diferenças estruturais na comunidade perifítica. Portanto, estudos anteriores e o presente estudo evidenciaram a sensibilidade da riqueza de espécies as alterações na complexidade de habitat.

Apesar da pequena resposta da diversidade de espécies, as características estruturais do perifíton mudaram com o aumento da complexidade estrutural do habitat. Mudanças na estrutura

específica da comunidade de algas perifíticas foram observadas pela análise de similaridade, que separou a comunidade do controle dos demais tratamentos. Evidenciou-se, os efeitos do aumento da complexidade de habitat sobre a densidade e o biovolume algal, sendo ambos relacionados positivamente com a dimensão fractal. Santos *et al.* (2013) verificaram que, para o local de estudo, o biovolume das algas perifíticas foi influenciado quantitativamente pela arquitetura da macrófitas. No capítulo 1 do presente estudo, a maioria das características estruturais da comunidade perifítica foi influenciada pela estrutura do habitat promovida pela macrófitas aquáticas e, principalmente, pela interação entre sazonalidade e habitat. Outra evidencia da influência dos graus de complexidade de habitat sobre o perifíton foi a existência de espécies exclusivas de cada tratamento. Por exemplo, *Cosmarium minutum* e *Cosmarium ocellatum* foram as espécies descritoras da comunidade e tenderam a aumentar o biovolume e a densidade com o aumento da dimensão fractal dos substratos. Além disso, *C. ocellatum* apresentou o biovolume significativamente diferente no tratamento de média complexidade (Mc). Estas mudanças na estrutura específica da comunidade foram causadas pela influência da complexidade de habitat, ou seja, pela formação de microhabitats, onde apenas as espécies sensíveis a essas mudanças foram influenciadas.

Concluiu-se que a complexidade estrutural do habitat influenciou positivamente a comunidade perifítica, pois a maioria das características estruturais do perifíton (clorofila-a com 15 dias, massa orgânica, conteúdo de N e P, riqueza de espécies, densidade e biovolume algal) foi sensível aos diferentes graus de complexidade do habitat. O tempo de colonização deve ser considerado na relação perifíton-habitat, particularmente em relação à biomassa algal. De modo geral, os resultados encontrados neste trabalho contribuirão para ecologia do perifíton, no sentido de entender quais os fatores ambientais que controlam ou interferem na organização da comunidade perifítica, bem como compreender quais fatores sustentam a riqueza e diversidade de algas perifíticas. Finalmente, constatou-se que a relação entre a complexidade estrutural do habitat e a estrutura da comunidade de algas perifíticas não deve ser desconsiderada na identificação dos fatores ambientais determinantes do desenvolvimento da comunidade perifítica. Assim, recomenda-se que a estrutura do habitat seja avaliada antes de qualquer amostragem.

Conclusão Geral

Mudanças na comunidade perifítica foram detectadas pela avaliação dos efeitos da complexidade de habitat sobre o estado nutricional e estrutura da comunidade de algas do perifíton por meio de estudo observacional e experimental.

No estudo observacional, verificou-se que a maioria das características estruturais da comunidade perifítica foi influenciada pela sazonalidade e pela estrutura do habitat, mas em nenhum momento estes fatores atuaram independentemente. As macrófitas, além de fornecerem estruturas diferentes de habitat para o perifíton, mudaram as condições ambientais da água circundante. A presença das macrófitas influenciou a comunidade perifítica, mas nem sempre positivamente, pois o perifíton na ausência das macrófitas apresentou o maior crescimento algal. As classes algais e as espécies descritoras foram influenciadas apenas quantitativamente pela estrutura do habitat, pois mudanças qualitativas e quantitativas foram detectadas em função da sazonalidade. A interação dos efeitos da sazonalidade e da estrutura de habitat sobre a maioria das características estruturais do perifíton mostrou que esses fatores atuam sinergicamente.

Experimentalmente, os efeitos da complexidade do habitat sobre a comunidade perifítica foram isolados em mesocosmos que funcionaram como “mini-sistemas” com diferentes graus de complexidade. Claramente, a complexidade estrutural do habitat teve efeito sobre as características estruturais da comunidade perifítica, principalmente incremento de biomassa, composição elementar e riqueza de espécies. O significativo aumento da fração particulada de nitrogênio e fósforo da água nas estruturas de habitats mais complexas (média e alta) evidenciou a influência da complexidade estrutural do habitat sobre as condições limnológicas. Apenas a resposta da biomassa algal aos efeitos da complexidade de habitat foi menos sensível ao avanço do tempo de colonização (30º dia). Por outro lado, a composição de espécies de algas perifíticas mostrou-se bastante sensível aos diferentes graus de complexidade de habitat. A dimensão fractal foi uma importante ferramenta na detecção de mudanças na comunidade perifítica em função do aumento da complexidade estrutural do habitat.

Conclui-se assim, que a complexidade estrutural do habitat promovida pela presença ou ausência macrófitas e pelos diferentes graus de complexidade estrutural de habitat influenciou o desenvolvimento da comunidade perifítica. Porém, esta influência não foi primária e atuou paralelamente com a sazonalidade e tempo de colonização sobre o perifíton. A conservação e a manutenção da diversidade dos habitats é muito importante para a conservação da biodiversidade biológica e o entendimento de como a complexidade de habitat influencia os organismos, como as

algas que estão na base da cadeia trófica, é fundamental para a melhor compreensão do funcionamento dos ecossistemas aquáticos.

Referências Bibliográficas

- Ács, E. & Kiss, K.T.** 1993. Effects of the water discharge on periphyton abundance and diversity in large river (River Danube, Hungary). *Hydrobiologia* 249:125-133.
- Allison, D.G.** 2003. The Biofilm Matrix Biofouling. *School of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences* 19: 139-150.
- Almany, G.R.** 2004. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos* 106: 275-284.
- Andersen, J.M.** 1976. An ignition method for determination of total phosphorus in lake sediments. *Water Research* 10: 329-331.
- Anderson, M.J.** 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- APHA, AWWA & WEF.** 2005. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. 21st ed. American Public Health Association, Washington, DC.
- Araújo, A. & Bicudo, C.E.M.** 2006. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. *Algas*, 22: Zygnemaphyceae (gêneros *Actinotaenium*, *Cosmarium* e *Heimansia*). *Hoehnea* 33: 219-237
- August, P.V.** 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64: 1495-1507.
- 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.

- Balian, E.V., Segers, H., Lévêque, C. & Martens, K.** 2008. An introduction to the Freshwater Animal Diversity Assessment (FADA) project. *Hydrobiologia* 595: 3–8.
- Battarbee, R.W.** 1986. Diatom analysis. *In*: B.E. Berglund. Handbook of holocene palaeoecology and palaeohydrology. John Wiley & Sons, New York, pp. 527-570.
- Bergey, E.A.** 2008. Does rock chemistry affect periphyton accrual in streams? *Hydrobiologia* 614: 141- 150.
- Beukers, J.S. & Jones, G.P.** 1997. Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia* 114: 50-59.
- Bicudo, D.C.** 1996. Algas epífitas do Lago das Ninféias, São Paulo, Brasil, 4: Chlorophyceae, Oedogoniophyceae e Zygnemaphyceae. *Revista Brasileira de Biologia* 56: 345-374.
- Bicudo, C.E.M., Sormus, L. & Schetty, S.P.** 1998. Criptógamas do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. Algas,11: Zygnemaphyceae (Desmidiaceae, 1: Haplotaenium, Pleurotaenium, Tetmemorus e Triploceras). *Hoehnea* 25: 33-43.
- Bicudo, C.E.M., Sormus, L. & Schetty, S.P.** 1999. Criptógamas do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. Algas,12: Zygnemaphyceae (Desmidiaceae, 2: Desmidium, Groenbladia, Hyalotheca, Spondylosium e Teilingia). *Hoehnea* 26: 75-85.
- Bicudo, C.E.M., Carmo, C.F., Bicudo, D.C., Henry, R., Pião, A.C.S., Santos, C.M. & Lopes, M.R.M.** 2002. Morfologia e morfometria de três reservatórios do PEFI. *In*: Bicudo, D.C., Forti, M.C. & Bicudo, C.E.M. (orgs.). Parque Estadual das Fontes do Ipiranga: unidade de conservação ameaçada pela urbanização de São Paulo. Ed. Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo.
- 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.

- Biggs, B.J.F.** 1996. Patterns in benthic algae of streams. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.). *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp. 31-51.
- 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.
- Branco, C.C.Z., Branco, L. H. Z., Moura, M. O. & Bertusso, F. R.** 2005. The succession dynamics of a macroalgal community after a flood disturbance in a tropical stream from São Paulo State, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 267-275.
- Burkholder, J.M. & Wetzel, R.G.** 1990. Epiphytic alkaline phosphatase on natural and artificial plants in an oligotrophic lake: Re-evaluation of the role of macrophytes as a phosphorus source for epiphytes. *Limnology and Oceanography* 35: 736-747.
- Burkholder, J. M.** 1996. Interactions of benthic algae with their substrata. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.) *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp. 253-297.
- Cano, M.G., Casco, M.A., Solari, L.C., Mac Donagh, M.E., Gabellone, N.A., Claps, M.C.** 2008. Implications of rapid changes in chlorophyll-a of plankton, epipelon, and epiphyton in a Pampean shallow lake: an interpretation in terms of a conceptual model. *Hydrobiologia* 614: 33-45.
- 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.

- Carpenter, S.R. & Lodge, D.M.** 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26: 341-370.
- Casartelli, M.R. & Ferragut, C.** 2013. Estrutura da comunidade de algas perifíticas no *Panicum repens* L. em reservatório tropical raso. Rodriguésia. Submetido.
- Cattaneo, A. & Amireault, M.C.** 1992. How artificial are artificial substrata for periphyton? *J. N. Am. Benthol. Soc.* 11:244-256
- Cavati, B. & Fernandes, V.O.** 2008. Algas perifíticas em dois ambientes do baixo rio Doce (lagoa Juparanã e rio Pequeno – Linhares, Estado do Espírito Santo, Brasil): variação espacial e temporal. *Acta Scientiarum Biological Science* 30: 439-448.
- Crowder, L.B. & Cooper, W.E.** 1982. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology* 63: 1802-1813.
- 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. & Nuñezvellaneda, M.** 2007. Periphyton and phytoplankton associated with the tropical carnivorous plant *Utricularia foliosa*. *Aquatic Botany* 87: 285-291.
- Dodds, W.K., Biggs, B.J.F. & Lowe, R.L.** 1999. Photosynthesis-irradiance patterns in benthic algae: variations as a function of assemblage thickness and community structure. *Journal Phycology* 35: 42-53.
- 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.
- Downes, B.J., Lake, P.S., Schreiber, E.S.G. & Glaister, A.** 2000. Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. *Oecologia* 123: 569–581.

- 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.
- Eminson, D.F. & Moss, B.** 1980. The composition and ecology of periphyton communities in freshwater. *British Phycology Journal* 15: 429-446.
- Erhard, D. & Gross, E.M.** 2006. Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. *Aquatic Botany* 85: 203-211.
- Esteves, F.A.** 2011. *Fundamentos de Limnologia*. 3ªed. Editora Interciência, Rio de Janeiro.
- Fermino, F.S., Bicudo, C.E.M & Bicudo, D.C.** 2011. Seasonal influence of nitrogen and phosphorus enrichment on the floristic composition of the algal periphytic community in a shallow tropical, mesotrophic reservoir (São Paulo, Brazil). *Oecologia Australis* 15: 476-493.
- Fernandes, V.O. & Esteves, A.F.** 2011. Comunidade perifítica. *In: F.A. Esteves (ed.). Fundamentos de limnologia*. Editora Interciência, Rio de Janeiro, pp. 447-460.
- 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.** 2011. Effect of N and P enrichment on periphytic algal community succession in a tropical oligotrophic reservoir. *Limnology* 13: 131-141.

- Ferragut, C. Rodello, A.F. & Bicudo, C.E.M.** 2011. Seasonal variability of periphyton nutrient status and biomass on artificial and natural substrates in a tropical mesotrophic reservoir. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 397-409.
- Ferragut, C. & Bicudo, D.C.** 2012. Effect of N and P enrichment on periphytic algal community succession in a tropical oligotrophic reservoir. *Limnology* 13: 131-141.
- Ferragut, C., Bicudo, D.C. & Vercellino, I.S.** 2013. Amostragem e medidas de estrutura da comunidade perifítica. *In: A. Schwarzbald, A. Burliga & L.C. Torgan (eds.). Ecologia do perifíton.* Rima, São Carlos, pp. 157-177.
- 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.
- Ferreiro, N., Giorgi, A & Feijó C.** 2014. Effects of macrophyte architecture and leaf shape complexity on structural parameters of the epiphytic algal community in a Pampean stream. *Aquatic Ecology* 47: 389–401.
- Fonseca, I.A. & Rodrigues, L.** 2005. Comunidade de algas perifíticas em distintos ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná. *Acta Scientiarum Biological Sciences*: 27(1): 21-28.
- 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).
- 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.
- Godinho, L.R., González, A.A.C & Bicudo, C.E.M.** 2010. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. *Algas*, 30: Chlorophyceae (família Scenedesmaceae). *Hoehnea* 37: 513-553.

- Goldsborough, L.G. & Robinson, G.G.C.** 1996. Pattern in wetlands. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.). *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp. 77-117.
- Golterman, H.L. & Clymo, R.S.** 1971. *Methods for chemical analysis of freshwaters*. Blackwell Scientific Publications, International Biological Program, Oxford.
- Golterman, H.L., Clymo, R.S. & Ohmstad, M.A.M.** 1978. *Methods for physical and chemical analysis of freshwaters*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Grenouillet, G., Pont, D. & Seip, K. L.** 2002. Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography* 25: 641–650.
- Guariento, R.D., Caliman, A., Esteves, F.A., Enrich-Prast, A., Bozelli, R.L. & Farjalla, V.F.** 2007. Substrate-mediated direct and indirect effects on periphytic biomass and nutrient content in a tropical coastal lagoon, Rio de Janeiro, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 19: 331-340.
- Halley, J. M., Hartley, S., Kallimanis, A. S., Kunin, W. E., Lennon, J. J. & Sgardelis S. P.** 2004. Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters* 7: 254-271.
- 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.
- Harper, D. & Everard, M.** 1998. Why should the habitat-level approach underpin holistic river survey and management? *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 8: 395-413.
- 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.

- Hillebrand, H. & Sommer, V.** 2000. Diversity of benthic in microalgae in response to colonization time an eutrophication. *Aquatic Botany* 67: 221-223.
- Hoagland, K.D., Roemer, S.C. & Rosowski, J.R.** 1982. Colonization and community structure of two periphyton assemblages, with emphasis on the diatoms (Bacillariophyceae). *American Journal of Botany*, vol. 69, p. 188-213.
- 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.
- Hurlbert, A.H.** 2004. Species–energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters* 7: 714-720.
- Hutchinson, G.E.** 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145-159.
- Jeppesen, E.; Søndergaard, M.; Søndergaard, M & Cristoffersen, K.** 1998. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. New York. Springer-Verlag.
- 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.
- Karunaratne, L.B., Darby, P.C. & Bennetts, R.E.** 2006. The effects of wetland habitat structure on Florida apple snail density. *Wetlands* 26: 1143-1150.
- Kahlert, M.** 1998. C:N:P ratios of freshwater benthic algae. *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband. Advances in Limnology* 51: 105-114.
- Kahlert, M., Hasselrot, A.T., Hillebrand, H. & Pettersson, K.** 2002. Spatial and temporal variation in the biomass and nutrient status of epilithic algae in Lake Erken, Sweden. *Freshwater Biology* 47: 1-24.

- Kelaker, B.P.** 2003. Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. *Oecologia* 135: 431-441.
- 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.** 2003. A comparison of diatom community structure on natural and artificial substrata. *Hydrobiologia* 493: 65-79.
- Lassau, S.A. & Hochuli, D. F.** 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27: 157-164.
- Liboriussen, L. & Jeppesen, E.** 2009. Periphyton biomass, potential production and respiration in a shallow lake during winter and spring. *Hydrobiologia* 632: 201-210.
- 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*. San Diego: Academic Press p. 705-739.
- Lucena-Moya, P & Duggan, I.C.** 2011. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. *Aquatic Ecology* 45:279-287.
- 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.
- Lundberg, G., Kottelat, M., Smith, G. R., Stiassny, M. L. J. & Gill, A. C.** 2000. So many fishes, so little time: an overview of recent ichthyological discovery in continental waters. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 87: 26-62.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W.** 1961. On Bird Species Diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- Mackereth, F.J.H., Heron, J. & Talling, J.F.** 1978. *Water analysis: some revised methods for limnologists*. Titus Wilson and Son Ltda, Kendall.

- Magurran, A.E.** 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Science, Oxford.
- Mandelbrot, B.B.** 1983. The fractal geometry of nature. W.H. Freeman and Company, New York.
- 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–Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 14: 91-106.
- Matias, M.G., Underwood, A. J., Hochuli, D. F. & Coleman, R. A.** 2010. Independent effects of patch size and structural complexity on diversity of benthic macroinvertebrates. *Ecology* 91: 1908-1915.
- 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.
- McCune, B. & Mefford, M.J.** 2011. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data.
- Muotka, T. & Syrjänen, J.** 2007. Changes in habitat structure, benthic invertebrate diversity, trout populations and ecosystem processes in restored forest streams: a boreal perspective. *Freshwater Biology* 52: 724-737.
- 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: 1009-1021.
- Messyasz, B. & Kippen, N.** 2006. Periphytic algal communities: a comparison of *Typha angustifolia* L. and *Chara Tomentosa* L. beds in three shallow lakes (West Poland). *Polish Journal of Ecology* 54: 15-27.
- Mormul, R.P., Thomaz, S.M., Takeda, A.M. & Behrend, R.D.** 2011. Structural complexity and distance from source habitat determine invertebrate abundance and diversity. *Biotropica* 43: 738-745.

- 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.
- Murdock, J.N. & Dodds, W.K.** 2007. Linking benthic algal biomass to stream substratum topography. *Journal of Phycology* 43: 449-460.
- O'Connor, N.A.** 1991. The effects of habitat complexity on the macroinvertebrates colonising wood substrates in a lowland stream. *Oecologia* 85: 504-512.
- 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.
- 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 Botanica Brasílica* 26: 807-818.
- Pompêo, M.L.M. & Moschini-Carlos, V.** 2003. Macrófitas aquáticas e perifíton: aspectos ecológicos e metodológicos. Rima/Fapesp, São Carlos.
- Rasband, W.** 2008. ImageJ. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland. <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.
- Robson, J.B. & Barmuta, L.A.** 1998. The effect of two scales of habitat architecture on benthic grazing in a river. *Freshwater Biology* 39: 207-220.
- Rodusky, A.J., Steinman, A.D., East, T.L. Sharfstein B. & Meeker, R.H.** 2001. Periphyton nutrient limitation and other potential growth-controlling factors in Lake Okeechobee, U.S.A. *Hydrobiologia* 448: 27-39.

- Sandgren, C.D.** 1988. The ecology of chrysophyte flagellates: their growth and perennation strategies as freshwater phytoplankton. *In*: Sandgren, C.D. Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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.
- Saravia, L.A., Giorgi, A. & Momo, F.** 2012. Multifractal growth in periphyton communities. *Oikos* 121: 1810-1820.
- Sartory, D.P. & Grobbelaar, J.U.** 1984. Extraction of chlorophyll-a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia* 114: 177-187.
- Scheffer, M., Houser, S.H., Meijer, M.L., Moss, B. & Jeppesen, E.** 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 275-279.
- Schneck, F. Schwarzbald, A. & Melo, A.S.** 2011. Substrate roughness affects stream benthic algal diversity assemblage composition, and nestedness. *The North American Benthological Society* 30: 1042-1056.
- Sekar, R., Venugopalan, V.P., Satpathy, K.K, Nair, K.V.K. & Rao, V.N.R.** 2004. Laboratory studies on adhesion of microalgae to hard substrates. *Hydrobiologia* 512: 109-16.
- Solorzano, L.** 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology and Oceanography* 14: 799-801.
- 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.
- Souza, M.L.** 2013. Influência da complexidade de habitat sobre a estrutura e estado nutricional da comunidade de algas perifíticas em escala sazonal. Dissertação de mestrado. Instituto de Botânica, São Paulo.

- 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: 397-407.
- Stevenson, R.J.** 1996. An introduction to algal ecology in freshwater benthic habits. In: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.). *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp. 3-30.
- Stevenson, R.J.** 1997. Scale-dependent determinants and consequences of benthic algal heterogeneity. *Journal of North American Benthological Society* 16: 248-262.
- Strayer, D.L. & Dudgeon, D.** 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *J. N. Am. Benthol.* 29: 344-358
- Strickland, J.D.H. & Parsons, T.R.** 1960. A manual of seawater analysis. *Bulletin Fisheries Research Board of Canada* 125: 1-185.
- Sugihara, G. & May, R.** 1990. Application of fractals in ecology. *Trends Ecol Evol* 5:79-86.
- 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.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. & Jeltsch.** 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M. & Pagioro, T.A.** 2004. Métodos em Limnologia: macrófitas aquáticas. *In: Bicudo, C.E. & Bicudo, D.C. (orgs.). Amostragem em Limnologia, Rima, São Carlos, 193-212.*

- Thomaz, S.M., Dibble, E.D., Evangelista, L.R., Higuiri, 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.
- Tilman, D.** 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.
- 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.
- Umbreit, W.W., Burris, R.H. & Stauffer, J.F.** 1964. Manometric methods applicable to the study of tissue metabolism. Burgess Publishing Company, Minneapolis.
- Utermohl, H.** 1958. Zur Vervollkommnung der quantitative phytoplankton: metodik. *Internationale Vereinigung Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1-38.
- Vadeboncoeur, Y. & Steinman, A.D.** 2002. Periphyton Function in Lake Ecosystems. *The Scientific World Journal* 2: 1-20.
- Valderrama, G.C.** 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Marine Chemistry* 10: 109-112.
- 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.

- Verdonschot, R.C.M., Didderen, K. & Verdonschot, P.F.M.** 2012. Importance of habitat structure as a determinant of the taxonomic and functional composition of lentic macroinvertebrate assemblages. *Limnologica* 42: 31-42.
- Warfe, D.M. & Barmuta, L.A.** 2006. Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia* 150:141-154.
- Wehr, J.D. & Sheath, R.J.** 2003. *Freshwater Algae of North America: ecology and classification.* Academic Press, San Diego.
- Wetzel, R.** 1990. Land-water interfaces: metabolic and limnological regulators. *International Association of Theoretical and Applied Limnology* 24: 6-24.
- 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.
- Wetzel, R.G.** 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems.* 3 ed. Academic Press, San Diego.
- Zander, V.M.J. & Vadeboncoeur, Y.** 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83: 2152-2161.

Anexo

Anexo 1 - Listagem de táxons registrados no Lago das Ninféias, indicando presença (x) e ausência (-) no experimento, pontos de amostragem e estações do ano.

| Táxons | Experimento 30 dias | | | | Inverno | | Outono | | Primavera | | Verão | |
|--|---------------------|----|----|----|---------|----|--------|----|-----------|----|-------|----|
| | C | Bc | Mc | Ac | AM | PM | AM | PM | AM | PM | AM | PM |
| Bacillariophyceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Achnanthydium cf. microcephalum</i> | - | X | - | - | - | - | X | - | X | - | - | - |
| <i>Achnanthydium catenatum</i> (Bily & Marvan) Lange-Bertalot | X | - | - | - | X | - | X | X | - | X | - | X |
| <i>Brachysira vitrea</i> (Grunow) R.Ross | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Coconeis</i> sp. | - | - | - | - | X | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Cymbopleura naviculiformis</i> (Auerswald ex Heiberg) Krammer | - | - | - | - | X | - | X | - | - | - | - | - |
| <i>Encyonema mesianum</i> (Cholnoky) D.G.Mann | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Eunotia bilunaris</i> (Ehrenberg) Schaarschmidt | X | X | X | X | X | X | - | - | X | X | - | - |
| <i>Eunotia flexuosa</i> (Brébisson) A.Berg | X | X | X | X | X | X | - | - | - | X | - | - |
| <i>Eunotia papilio</i> (Ehrenberg) Grunow | - | X | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Eunotia sudetica</i> Otto Müller | - | - | - | - | X | X | - | - | X | X | - | X |
| <i>Fragilaria</i> sp. | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Frustulia crassinervia</i> (Brébisson) Lange-Bertalot & Krammer | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg | X | X | X | X | X | X | X | - | X | X | - | - |
| <i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W.Smith | - | - | X | - | - | - | - | - | - | X | - | - |
| <i>Pinnularia cf. gibba</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | X | - |
| <i>Pinnularia</i> sp. | X | X | X | X | X | - | X | - | - | - | - | - |
| <i>Stauroneis phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenberg | - | - | - | X | - | X | X | - | - | - | - | X |
| <i>Ulnaria acus</i> (Kützing) M.Aboal | X | X | X | X | - | - | X | - | X | - | - | - |

| Chlorophyceae | | | | | | | | | | | | |
|--|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Ankistrodesmus bernardii</i> Komárek | x | x | - | x | - | x | x | - | - | - | x | - |
| <i>Ankistrodesmus densus</i> Korshikov | x | x | x | x | - | x | - | - | - | - | - | x |
| <i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs | x | x | x | x | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Ankistrodesmus fusiformis</i> Corda ex Korshikov | x | x | x | x | x | x | x | - | x | x | x | x |
| <i>Ankistrodesmus spiralis</i> (W.B.Turner) Lemmermann | x | - | - | x | - | x | - | - | - | - | - | - |
| <i>Botryococcus braunii</i> Kützing | - | - | - | x | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Characium</i> sp. | x | x | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Characium acuminatum</i> Braun | - | x | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Chlamydomonas debaryana</i> Goroschankin | - | x | - | - | - | - | - | x | x | x | - | - |
| <i>Chlamydomonas epibiotica</i> H.Ettl | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| <i>Chlamydomonas gloeopara</i> Rodhe & Skuja | x | x | - | x | x | x | x | x | - | - | x | - |
| <i>Chlamydomonas planctogloea</i> Skuja | x | x | x | x | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Chlamydomonas sagittula</i> Skuja | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| <i>Chlamydomonas sordida</i> Ettl | - | x | x | - | - | x | - | - | - | - | - | - |
| <i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck] | x | x | x | x | x | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Chlorococcales</i> sp.1 | x | x | x | - | - | - | - | - | x | x | - | - |
| <i>Chlorococcales</i> sp.2 | x | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Chlorococcales</i> sp.3 | - | - | x | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Chlorococcum infusionum</i> (Schrank) Meneghini | - | x | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Choricystis minor</i> (Skuja) Fott | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| <i>Closteriopsis acicularis</i> (Chodat) J.H.Belcher & Swale | - | - | x | - | - | - | - | - | x | - | - | - |
| <i>Coelastrum astroideum</i> De Notaris | x | x | x | x | x | x | x | x | - | - | x | x |
| <i>Coelastrum cf. cruciatum</i> | - | - | - | - | - | x | - | - | - | - | - | - |
| <i>Coelastrum microporum</i> Nägeli | - | - | x | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Coelastrum sphaericum</i> Nägeli | - | - | - | - | - | x | - | - | - | - | - | - |
| <i>Crucigeniella rectangularis</i> (Nägeli) Komárek | - | x | x | x | - | x | - | - | - | - | - | - |
| <i>Desmatractum cf. bipyramidatum</i> | - | x | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Desmodesmus bicaudatus</i> (Dedusenko) P.M.Tsarenko | - | - | x | - | x | x | x | - | x | - | - | - |
| <i>Desmodesmus magnus</i> (Meyen) P.Tsarenko | - | x | x | x | x | x | x | - | - | - | x | x |
| <i>Desmodesmus maximus</i> (West & G.S.West) | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| E.H.Hegewald | - | x | x | x | x | x | - | x | x | x | - | x |
| <i>Desmodesmus quadricauda</i> (Turpin) Hegewald | - | - | - | x | x | x | x | x | - | - | x | - |

| | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Scenedesmus linearis</i> Komárek | X | X | X | X | X | X | X | X | X | - | X | X |
| <i>Scenedesmus obtusus</i> Meyen | X | X | X | X | X | X | - | - | - | - | - | - |
| <i>Scenedesmus aculeolatus</i> Reinsch | - | X | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat | - | - | - | - | - | - | X | X | X | X | X | X |
| <i>Scenedesmus obliquus</i> (Turpin) Kützing | - | X | X | X | - | - | X | - | - | - | - | - |
| <i>Scenedesmus regularis</i> Svirenko | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | X | - |
| <i>Scenedesmus westii</i> (G.M.Smith) Chodat | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | X | - |
| <i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansgirg | - | - | - | - | - | X | - | - | - | - | - | - |
| <i>Tetrastrum triangulare</i> (Chodat) Komárek | - | X | X | X | - | X | X | - | X | X | - | X |
| <i>Tetrastrum komarekii</i> Hindák | - | - | - | - | - | X | X | - | X | - | - | - |
| Chrysophyceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Chromulina elegans</i> Doflein | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Chromulina</i> sp. | - | - | - | - | - | - | X | X | - | - | - | - |
| <i>Chromulina pygmaea</i> Nygaard | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Dinobryon sertularia</i> Ehrenberg | - | - | - | - | - | - | - | X | - | - | - | - |
| <i>Lagynion ampullaceum</i> (Stokes) Pascher | X | - | - | - | X | X | - | - | - | - | - | - |
| <i>Lagynion macrotrachelum</i> (Stokes) Pascher | - | - | - | - | X | X | - | X | X | - | - | - |
| Cryptophyceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cryptomonas erosa</i> Ehrenberg | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Cryptomonas tenuis</i> Pascher | - | - | - | - | - | - | - | - | X | - | - | - |
| Cyanophyceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aphanocapsa elachista</i> West & G.S.West | X | X | X | X | X | X | - | - | - | - | - | - |
| <i>Aphanocapsa delicatissima</i> West & G.S.West | - | - | - | - | - | X | - | X | - | - | - | - |
| <i>Aphanothece smithii</i> J.Komárková-Legnerová & G.Cronberg | - | - | - | - | - | - | - | X | - | - | X | - |
| <i>Arthrospira jenneri</i> Stizenberger ex Gomont | - | - | - | - | - | - | X | X | - | - | X | - |
| <i>Choroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli | X | - | - | - | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Geitlerinema unigranulatum</i> (R.N.Singh) J.Komárek & M.T.P.Azevedo | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Oscillatoria</i> sp. | - | - | - | - | - | - | X | - | X | - | X | X |

| | | | | | | | | | | | | |
|--|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Pseudanabaena galeata</i> Böcher | - | - | - | - | - | - | X | - | - | - | X | X |
| <i>Pseudanabaena limnetica</i> (Lemmermann) Komárek | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | X |
| <i>Synechococcus nidulans</i> (Pringsheim) Komárek | X | X | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Synechocystis aquatilis</i> Sauvageau | - | - | - | X | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Dinophyceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Peridinium gatunense</i> Nygaard | X | - | X | - | - | - | - | - | - | - | - | X |
| <i>Peridinium umbonatum</i> Stein | X | X | - | X | - | - | X | - | - | - | X | - |
| Euglenophyceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Lepocinclis ovum</i> (Ehrenberg) Lemmermann | X | - | - | X | X | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Phacus curvicauda</i> Svirenko | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | X | X |
| <i>Trachelomonas curta</i> A.M.Cunha | - | - | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) F.Stein | X | X | X | X | X | - | - | - | X | - | - | X |
| <i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) F.Stein | X | - | X | X | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Trachelomonas abrupta</i> Svirenko | - | - | - | - | - | X | - | - | - | - | - | - |
| <i>Trachelomonas armata</i> (Ehrenberg) F.Stein | - | - | - | - | - | - | X | - | - | - | - | - |
| <i>Trachelomonas volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg | - | - | - | - | X | X | - | X | X | X | X | X |
| <i>Trachelomonas volvocinopsis</i> Svirenko | - | - | - | - | - | - | X | - | - | - | X | - |
| Xanthophyceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Characiopsis</i> sp. | - | - | X | - | - | - | X | - | - | - | - | X |
| <i>Characiopsis minima</i> Pascher | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | X | - |
| <i>Characiopsis minutissima</i> Pascher | X | X | - | - | - | - | X | X | - | - | - | - |
| <i>Characiopsis pyriformis</i> (A.Braun) Borzì | - | - | - | - | - | - | X | X | X | X | - | - |
| <i>Characiopsis sphagnicola</i> Pascher | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | X | X |
| Zygnemaphyceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Actinotaenium curtum</i> (Brébisson ex Ralfs) Teiling | X | X | X | X | X | X | X | X | - | X | X | X |
| <i>Closterium diana</i> Ehrenberg ex Ralfs | X | X | - | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| <i>Closterium parvulum</i> Nägeli | - | X | - | - | - | X | - | - | - | - | - | - |
| <i>Closterium kuetzingii</i> Brébisson | - | - | - | - | X | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Cosmarium bioculatum</i> Brébisson ex Ralfs | - | - | - | X | - | - | - | - | X | - | - | - |

