

THIAGO RODRIGUES DOS SANTOS

Dinâmica da comunidade de algas planctônicas, perifíticas e metafíticas em reservatório tropical raso: um estudo observacional e experimental

Tese apresentada ao Instituto de Botânica da
Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos
requisitos exigidos para a obtenção do título de
DOUTOR em BIODIVERSIDADE VEGETAL
E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração
de Plantas Avasculares e Fungos em Análises
Ambientais.

SÃO PAULO

2017

THIAGO RODRIGUES DOS SANTOS

Dinâmica da comunidade de algas planctônicas, perifíticas e metafíticas em reservatório tropical raso: um estudo observacional e experimental

Tese apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de DOUTOR em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de Plantas Avasculares e Fungos em Análises Ambientais.

ORIENTADORA: DRA. CARLA FERRAGUT

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

Santos, Thiago Rodrigues dos
S237d Dinâmica da comunidade de algas planctônicas, perifíticas e metafiticas em reservatório tropical raso: um estudo observacional e experimental / Thiago Rodrigues dos Santos -- São Paulo, 2017.
124p. il.

Tese (Doutorado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, 2017.
Bibliografia.

1. Autótrofos aquáticos. 2. Inter-relação. 3. Nutrientes. I. Título

CDU: 582.26

Ao meu filho Rafael por toda a alegria que me trouxe neste último ano, que sirva de inspiração para o futuro e que ele possa ver que com esforço podemos alcançar os nossos objetivos.

Dedico

*“Vi a ocupação que Deus deu aos filhos dos homens para mantê-los ocupados. Ele fez tudo
belo a seu tempo. Pôs até mesmo eternidade no coração deles; no entanto, a humanidade
nunca compreenderá plenamente o trabalho do verdadeiro Deus. ”*

Eclesiastes 3:10 e 11

Agradecimentos

Gostaria de externar os meus sinceros agradecimentos a todos que participaram de alguma forma para que esta tese de doutorado fosse realizada.

Em primeiro lugar, à Jeová Deus por ter me dado vida, saúde, orientação e por ter me abençoado com a companhia de pessoas maravilhosas que tanto colaboraram comigo até este momento da minha vida, não tenho dúvida que a sua mão poderosa me orientou até aqui.

À Dra Carla Ferragut pelos quase 10 anos de parceria, pela orientação, paciência, oportunidade e amizade. Me ensinou mais do que fazer artigos, dissertações e teses, me ensinou a ser um profissional ético, esforçado, estudioso e me ensinou a fazer ciência. Devo muito a você pelo profissional que me tornei.

Ao Dr. Raoul Henry pela colaboração, às sugestões, opiniões e por ter me dado a oportunidade de trabalhar com o senhor nestes últimos 4 anos. A sua experiência e boa vontade em ajudar me inspiram a ser um profissional semelhante.

À Dra. Denise Bicudo, ao Dr. Clóvis Ferreira do Carmo e à Dra. Andrea Tucci pelas valiosas contribuições no exame de qualificação, as colocações foram importantes na maneira de pensar e organizar esta tese.

Aos pesquisadores e alunos do Núcleo de Pesquisa em Ecologia pelo convívio, incentivo e por terem tornado o Núcleo de Ecologia um excelente lugar de trabalho e estudo. Gostaria de fazer uma referência especial ao Dr. Carlos Bicudo por compartilhar seu amplo conhecimento e agradecer por sempre ser tão solícito em atender minhas dúvidas taxonômicas.

À FAPESP, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pela concessão da bolsa de doutorado, o que permitiu a realização deste projeto de pesquisa (FAPESP 2013/03130-2).

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

Ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente do Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, pelas oportunas disciplinas oferecidas e por sempre atenderem às minhas petições.

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

Às técnicas do Núcleo de Ecologia, Dorinha, Amariles, Marli Ferreira, Valdenice (aposentada) e Marly Bataglia (aposentada) pela ajuda irrestrita, pela disposição em ajudar, pelos ensinamentos e pelos momentos agradáveis que passamos juntos. Quero fazer um agradecimento especial para Dorinha, que foi sempre tão prestativa, venceu o medo de entrar no barco para poder ajudar nas coletas de campo, fez análise, lavou vidraria, se desdobrou para me ajudar e nunca me deixou na mão, agradeço muito pela ajuda no trabalho, mas especialmente pela amizade.

Aos técnicos da UNESP de Botucatu, Miguel, Joaquim e Hamilton, pela ajuda nas coletas, pelo almoço, companhia e simpatia, trabalhar com pessoas assim, torna o trabalho cansativo em agradável.

Aos amigos do Núcleo de Ecologia, Ana Margarita, Angela Lehmkuhl, Angélica Righetti, Barbara Pellegrini, Camila Araújo, Camila Rodrigues, Carolina Destito, Diego Tavares, Elaine Bartozek, Gabrielle Araújo, Elton Lehmkuhl, Gisele Marquardt, Jennifer Paola, Jenifer Pereira, Karine Rivelino, Krysna Moraes, Lívia Costa, Luciane Fontana, Lucineide Santana, Luyza Amaral, Mariane Souza, Majoi Nascimento, Mayara Casartelli, Pryscilla Denise, Richard Wilander, Samantha Faustino, Simone Oliveira, Simone Wengrat, Stéfano Zorzal, Suele Mendes pela ajuda essencial no laboratório sem vocês era impossível ter realizado este trabalho, agradeço também pelas sugestões e amizade foi muito bom conhecer e trabalhar com todos vocês.

Aos amigos da UNESP de Botucatu, Carolina Silva, Maria Carolina Castilho, Mariana Furtado, Natalia Kaori pela ajuda nas coletas, análises, troca de experiências, colaboração no trabalho e pela convivência nos dias de trabalho.

Ao meu primo, Leonardo Tivo, pela grande ajuda dada na realização da batimetria do reservatório, pela elaboração do mapa batimétrico, cálculo das áreas do reservatório e na ajuda

com o cálculo que expressa fitoplâncton em unidade de área, sua ajuda foi essencial para a elaboração deste trabalho.

À toda minha família, especialmente, ao meu pai Mauro Santos, minha mãe, Lílian Santos, e minha avó, Cida Rodrigues, agradeço por todo apoio emocional, confiança, orientação e por sempre estarem presentes nos momentos mais importantes, tenho a oportunidade de estar finalizando este doutorado graças ao empenho de vocês. Quero agradecer de forma especial, a ajuda que minha avó deu nas coletas, durante 14 meses seguidos fez bolo para toda a equipe do laboratório e na última coleta do experimento fez um almoço delicioso, isso que é avó!

À minha esposa, Danielle Santos pela paciência, amizade, carinho, por me fazer sentir importante e pelo companheirismo, você me faz muito bem, graças a você tenho motivação para nunca desistir dos meus objetivos, mesmo quando parecem muito difíceis e distantes.

Sumário

Resumo geral.....	1
General abstract.....	2
Introdução geral.....	3
Área de estudo.....	8
Referência bibliográficas.....	99
Conclusão geral.....	114
Anexos.....	116

Capítulo 1. Dinâmica da biomassa e abundância algal no plâncton, epipélon, epifítton em diferentes estados limnológicos

1. Introdução.....	10
2. Materiais e métodos.....	13
3. Resultados.....	22
4. Discussão.....	41

Capítulo 2. Dinâmica da estrutura taxonômica da comunidade de algas planctônicas, epifíticas e epipélicas em diferentes estados de equilíbrio

1. Introdução.....	48
2. Materiais e métodos.....	50
3. Resultados.....	53
4. Discussão.....	69

Capítulo 3. Dinâmica da inter-relação da comunidade de algas planctônicas, epifíticas e epipélicas em diferentes estados de equilíbrio

1. Introdução.....	77
2. Materiais e métodos.....	79
3. Resultados.....	80
4. Discussão.....	86

Capítulo 4. Efeito do potencial de limitação por N e P sobre estado nutricional e biomassa das comunidades algais

1. Introdução.....	89
2. Materiais e métodos.....	91
3. Resultados.....	94
4. Discussão.....	97

Resumo geral

Ecossistemas aquáticos rasos podem alternar os estados de equilíbrio das comunidades algais. Este estudo visa avaliar a dinâmica das comunidades algais em condições naturais e experimentais, buscando determinar se a biomassa, estrutura taxonômica, diversidade, similaridade de espécies e a composição química das comunidades algais refletem as mudanças nas condições limnológicas. Realizou-se estudo observacional com amostragens mensais e estudos experimentais, ambos estudos experimentais foram realizados em mesocosmos de fundo aberto para incluir o epipélon. O primeiro experimento integrou a macrófita enraizada *Nymphaea* spp. e constituiu-se de 2 tratamentos em tréplica (controle, adição combinada de N e P), durou 35 dias, sendo 15 dias com enriquecimento diário e 20 dias sem enriquecimento. As coletas ocorreram no 7º, 10º, 15º e 35º dia. O segundo experimento não incluiu macrófitas e constituiu-se de 4 tratamentos em trélicas (controle, adição combinada e isolada de N e P), sendo a amostragem realizada no 14º dia. As variáveis climatológicas e limnológicas foram determinadas. Clorofila-a, densidade e biovolume total, estratégias adaptativas, espécies descritoras, riqueza e diversidade de espécies, conteúdo de N e P e razão molar N:P foram as variáveis analisadas no fitoplâncton, epipélon, epifíton e perifíton sobre substrato artificial. As variáveis biológicas foram expressas em área. O verão e a primavera caracterizaram-se pela estratificação da coluna d'água, maiores concentrações de nutrientes e de cobertura de macrófitas, enquanto o outono e o inverno caracterizaram-se pela ocorrência de mistura, menores concentrações de nutrientes e de cobertura de macrófitas. O fitoplâncton foi dominante na produção de biomassa no verão e o epipélon no inverno. Em todas as comunidades algais, as algas flageladas, representadas por *Chromulina elegans*, foram dominantes no verão e na primavera, enquanto algas não flageladas, representadas por *Discostella stelligera*, *Aphanocapsa grevillei* e *Frustulia crassinervia*, foram abundantes no outono e inverno. A maior similaridade entre as comunidades algais foi observada no inverno e a maior diversidade algal no verão. O enriquecimento combinado por N e P teve efeito positivo sobre todos os parâmetros biológicos avaliados. Conclui-se que o aumento na concentração de nutrientes pode ter fortes implicações sobre a dinâmica da biomassa, estrutura taxonômica e similaridade das comunidades algais em reservatório tropical pequeno e raso, onde há forte inter-relação entre os autótrofos.

Palavras chaves: autótrofos aquáticos, inter-relação, nutrientes, reservatório raso, mesocosmos fundo aberto.

General summary

Shallow aquatic ecosystems can shift the equilibrium states of the algal community. This study aims to evaluate the dynamics of algal communities in natural and experimental conditions, searching to determine if biomass, taxonomic structure, diversity, similarity and chemical composition of algal communities reflect the changes in the limnological conditions. Monthly samplings and experimental studies, both experimental studies have been realized in open bottom mesocosm. The first experiment included a rooted macrophyte, *Nymphaea* spp., and constituted of 2 triplicate treatments (control and NP combined addition), lasted 35 days, being 15 days with daily enrichment and 20 days without enrichment. The samplings were performed in 7th, 10th, 15th and 35th. The second experiment without macrophytes was constituted of 4 treatments (control, NP combined and isolated addition) samples were taken on the 14th day. Climatological and limnological variables were determined. Chlorophyll-a, total density and biovolume, adaptive strategies, descriptors species, richness and diversity species, N and P content and N:P molar ratio variables were analyzed in the phytoplankton, epipelon, epiphyton and periphyton on artificial substrate. The biological variables were expressed in area. Summer and spring showed stratification of the water column, high nutrient concentration and macrophyte coverage, whereas in the autumn and winter showed mixing, low nutrient concentration and macrophyte coverage. Phytoplankton dominated to biomass production in the summer and epipelon in the winter. Flagellated algae, represented by *Chromulina elegans*, were dominant in the summer and spring, while non-flagellated algae, represented by *Discostella stelligera*, *Aphanocapsa grevillei* e *Frustulia crassinervia*, were dominant in the autumn and winter. The highest similarity in the species composition between algal communities was observed in winter and the greatest diversity in summer. Combined enrichment by N and P had a positive effect on all biological parameters evaluated. We concluded that the increase in nutrient concentration can have strong implications on biomass dynamic, taxonomic structure and similarity of the algal communities in a small and shallow tropical reservoir, where there is strong relationship among autotrophs.

Key word: aquatic autotrophs, interrelation, nutrients, shallow reservoir, open bottom mesocosms.

Introdução geral

A maioria dos ecossistemas lênticos do mundo são pequenos ($<1 \text{ km}^2$ de área superficial) e rasos ($<10\text{m}$ profundidade média) (Wetzel 1990, Downing et al. 2006). Além disso, a construção de reservatórios artificiais tem aumentado nas regiões tropicais (Finer & Jenkins 2012). Os lagos/reservatórios pequenos e rasos têm um importante papel nos ciclos globais (Downing et al. 2006). Ecossistemas aquáticos pequenos e rasos apresentam algumas características que os tornam peculiares, por exemplo, apresentam extensas regiões litorâneas, elevada disponibilidade de luz em todos os compartimentos, ampla colonização de macrófitas aquáticas e intensa interações químicas, biológicas e físicas entre o habitat pelágico, bentônico e litorâneo (Wetzel 1983, Schindler & Scheuerell 2002, Scheffer 2004).

Ambientes aquáticos rasos sustentam as principais comunidades algais, tais como: o fitoplâncton, algas que estão suspensas na coluna de água; epipélton, algas que estão associadas à sedimentos não consolidados; o epifíton, algas aderidas ou associadas a partes submersas de macrófitas aquáticas; o metafiton, massas de algas filamentosas que flutuam na coluna de água (Goldsborough & Robinson 1996). Estas comunidades algais executam papel chave no funcionamento dos ecossistemas aquáticos, pois contribuem com mais de 90% da produtividade primária total do sistema (Vadeboncoeur et al. 2001, Liboriussen & Jeppesen 2009), compõem a base da cadeia alimentar (Vadeboncoeur & Steinman 2002), participam da ciclagem de nutrientes, sendo capazes de alterar a disponibilidade destes na água (Dodds 2003, Huszar et al. 2006) e contribui grandemente para biodiversidade local (Stevenson 1996, Ferragut et al. 2005). Além disso, as algas são organismos ideais para o biomonitoramento, pois estão distribuídas em todos os ecossistemas aquáticos do mundo, são ricas em espécies e respondem rapidamente às alterações ambientais (Lowe & Pan 1996).

Os produtores primários possuem requerimentos semelhantes dentro do ecossistema aquático, por isso tendem a interagir, afetar o crescimento ou taxa de mortalidade um do outro no espaço e no tempo (Odum, 1983). A interação dos produtores primários pode ser negativa,

positiva ou neutra. Macrófitas aquáticas, fitoplâncton e perifíton interagem através da competição por recursos, como luz e nutrientes (Sand-Jensen & Borum 1991, Vadeboncouer & Steinman 2002). As macrófitas aquáticas submersas e perifíton limitam o crescimento do fitoplâncton através da estabilização e oxidação do sedimento, diminuindo o fluxo de nutrientes do sedimento para água (Madsen et al. 2001, Liboriussen & Jeppesen 2003; Genkai-Kato et al. 2012). As macrófitas flutuantes e o fitoplâncton limitam o desenvolvimento do perifíton através da atenuação da luz que alcança o habitat perifítico (Hansson 1992, Scheffer et al. 2003). Além disso, as macrófitas podem limitar o crescimento das comunidades algais através da liberação de substâncias alelopáticas que restringem o crescimento das algas (Hilt & Gross 2008). As algas também afetam o crescimento das macrófitas aquáticas, especialmente as submersas. Estudos mostram declínio destas macrófitas em condições de elevada concentração de nutrientes, devido ao sombreamento exercido pelo fitoplâncton e perifíton (Havens et al., 1999, Olsen et al. 2015). No entanto, os produtores primários podem interagir de forma positiva, existem evidências que as macrófitas aquáticas beneficiam o perifíton através da liberação de nutrientes e áreas para colonização (Burkholder & Wetzel 1990, Pakulski 1992, Burkholder 1996) e o perifíton, por sua vez, protege as macrófitas da ação direta da herbivoria (Sand-Jensen & Borum 1991) e em casos de macrófitas aquáticas carnívoras podem aumentar a quantidade de herbívoro a serem predados (Jones et al. 1999). O fitoplâncton e perifíton também apresentam interações positivas, pois podem realizar intercâmbio de espécies algais. Este intercâmbio pode acontecer pela migração de espécies do perifíton para o fitoplâncton devido a perturbações físicas do substrato (Carrick et al. 1993, Havens et al. 1996) ou por espécies do fitoplâncton procurando melhores condições de recursos no perifíton (Werner & Köhler 2005). Outra forma de interação comum nos ecossistemas aquáticos é a herbivoria. As macrófitas aquáticas e perifíton podem servir de refúgio para zooplâncton e estes, por sua vez, exercerem forte efeito sobre a biomassa fitoplancônica (Lauridsen et al. 1996, Goldsborough & Robinson 1996). O perifíton também pode ser influenciado pela pastagem dos herbívoros (Jones et al.

2002). A forma de interação entre os autótrofos irá depender das condições ambientais (Odum, 1983). Macrófitas, fitoplâncton e perifíton podem coexistir em ambientes equilibrados nutricionalmente (Goldsborough & Robinson 1996). Já, em ambientes eutrofizados o fitoplâncton apresenta vantagem competitiva e pode excluir os demais produtores primários (Scheffer et al. 1993).

As comunidades algais variam temporal e espacialmente, diversos fatores influenciam direta ou indiretamente a dinâmica das comunidades algais (Burkholder 1996, Stevenson 1997). Fatores ambientais como, temperatura (Staehr & Sand-Jensen 2006, Trochine et al. 2014), nutrientes (McCormick & O'Dell 1996, Kangur et al. 2003), luz (O' Farrel et al. 2009, Cano et al. 2013), regime hidrológico (Rodrigues & Bicudo 2001, Henry et al. 2006), macrófitas (Sondegaard & Moss 1998, Burkholder 1996) e herbívoros (Hobbs et al. 2012, Rober et al. 2015) são observados afetando a composição química e estrutura das comunidades algais. Sabe-se que as algas respondem as condições ambientais, contudo as respostas nos diferentes tipos de habitat nem sempre são concordantes, sendo na maioria das vezes antagônicas (Havens et al. 1996, Santos et al. 2013).

Goldsborough & Robinson (1996) elaboraram um modelo conceitual (modelo G & R) com base no funcionamento das áreas alagáveis, estabelecendo quatro estados de equilíbrio (estado lago, seco, aberto e protegido). Em cada um dos estados identificados, os autores (op. cit) encontraram uma comunidade algal dominante (fitoplanctônica, epipélica, epifítica ou metafítica), tendo a persistência dos estados determinada pelos fatores ambientais. Os autores relatam ainda que na ausência de uma grande mudança ambiental uma determinada comunidade algal pode persistir por anos. De acordo com estes autores, um dos fatores ambientais responsáveis pela alternância das comunidades algais nas planícies de inundação, é o aumento na concentração de nutrientes. Comparando planícies de inundação restauradas com as já existentes, Zheng & Stevenson (2006) notaram que a concentração de nutrientes foi um dos fatores que alterou a interação das comunidades algais. A disponibilidade de nutrientes é um

dos fatores ambientais que mais exerce influência sobre a dinâmica das comunidades algais. Na teoria dos estados alternativos de equilíbrio, proposto por Scheffer et. al. (1993), o aumento na concentração de nutrientes é responsável por desestabilizar as condições de água claras dominado por macrófitas e estabelecer o estado turbido dominado pelo fitoplâncton. Portanto, fica claro que os produtores primários se inter-relacionam e que os nutrientes influenciam a forma dos organismos interagirem.

Em ecossistema aquático tropical, diversos estudos avaliaram a estrutura das comunidades fitoplanctônica (ex. Train et al. 2000, Philips et al. 2007, Lopes et al. 2009, Granado & Henry 2014) e perifítica (Felisberto & Rodrigues 2010, França et al. 2011, Almeida & Fernandes 2012, Souza et al. 2015), mas poucos avaliaram estas comunidades algais conjuntamente. Em planície de inundação, Taniguchi et al. (2005) avaliaram a estrutura e a dinâmica do fitoplâncton e perifíton, Dunck et al (2013) avaliaram o efeito do pulso de inundação sobre a diversidade funcional do fitoplâncton e perifíton. Em reservatório tropical, destacam-se os trabalhos realizados por Thomas et al. (2000) sobre a dinâmica da biomassa das macrófitas e das algas planctônicas e perifíticas na África, Borduqui & Ferragut (2012) sobre o efeito da floração de cianobactérias sobre a sucessão das algas perifíticas e, mais recentemente, Casartelli & Ferragut (2015) sobre o efeito das macrófitas sobre a estrutura da comunidade de algas perifíticas. No entanto, não há estudos que tenham avaliado a dinâmica das comunidades algais (fitoplâncton, epipélton e epifíton) conjuntamente nos ecossistemas brasileiros. Em relação às algas epipélicas no Brasil, apenas trabalhos desenvolvidos com foco em taxonomia de diatomáceas foram realizados (ex. Fontana & Bicudo 2009, 2012, Silva & Bicudo 2014, Faustino et al. 2016). Ressalta-se que não há informações sobre a variação da estrutura taxonômica da comunidade de algas epipélicas no Brasil.

No reservatório de estudo, sabe-se que existe variação nas condições limnológicas e biomassa das algas fitoplanctônicas e perifíticas (Fonseca & Bicudo 2011, Pereira 2013, Souza et al. 2015). Além disso, sabe-se que a variação na concentração de nutrientes é um dos fatores

que alteram a estrutura da comunidade de algas perifíticas (Fermino et al. 2011). Este estudo avaliou conjuntamente a dinâmica do fitoplâncton, epipélton e epifítton, durante um ano. O estudo compreendeu 2 abordagens: observacional e experimental. Estas abordagens foram tratadas de forma complementar, visando confirmar os dados obtidos em condições naturais. O estudo observacional consistiu na avaliação mensal das comunidades algais, incluindo a comunidade epipélica. O estudo experimental simulou às condições limnológicas de maior disponibilidade de nutrientes (N e P) e o efeito sobre a dinâmica das comunidades algais.

A hipótese geral da tese é: se o reservatório alterna fases limnológicas, então em cada fase limnológica haverá uma comunidade algal mais importante para o funcionamento do reservatório e as condições limnológicas irão afetar a estrutura taxonômica e a inter-relação das comunidades algais. O presente estudo pretende responder se há alternância da dominância das comunidades algais durante o ano e qual (is) fator (es) ambiental é responsável pela dinâmica da biomassa, estrutura taxonômica, inter-relação e composição química das comunidades algais. A avaliação conjunta das comunidades algais no estudo observacional e no experimental permitirá uma melhor avaliação da contribuição das algas perifíticas, em especial as algas epipélicas, em nível ecossistêmico. Para responder a estas questões, abordaremos vários tópicos ordenados nos seguintes capítulos:

Capítulo 1: Dinâmica da biomassa e abundância algal no plâncton, epipélton, epifítton em diferentes estados limnológicos

Capítulo 2: Dinâmica da estrutura taxonômica da comunidade de algas planctônicas, epifíticas e epipélicas em diferentes estados de equilíbrio

Capítulo 3: Dinâmica da inter-relação da comunidade de algas planctônicas, epifíticas e epipélicas em diferentes estados de equilíbrio

Capítulo 4: Efeito do potencial de limitação por N e P sobre o estado nutricional do perifítton e biomassa das comunidades algais

Área de estudo

O Lago das Ninféias está situado no PEFI, Parque Estadual das Fontes do Ipiranga ($23^{\circ}38'18,95''\text{S}$ e $46^{\circ}37'16,3''\text{W}$), na cidade de São Paulo (São Paulo, Brasil). O parque é uma área de preservação que abriga um remanescente de Mata Atlântica (526 ha) inserido na malha urbana de São Paulo (Figura 1A). O Lago das Ninféias é um reservatório com finalidade paisagística no Jardim Botânico de São Paulo (Figura 1B).

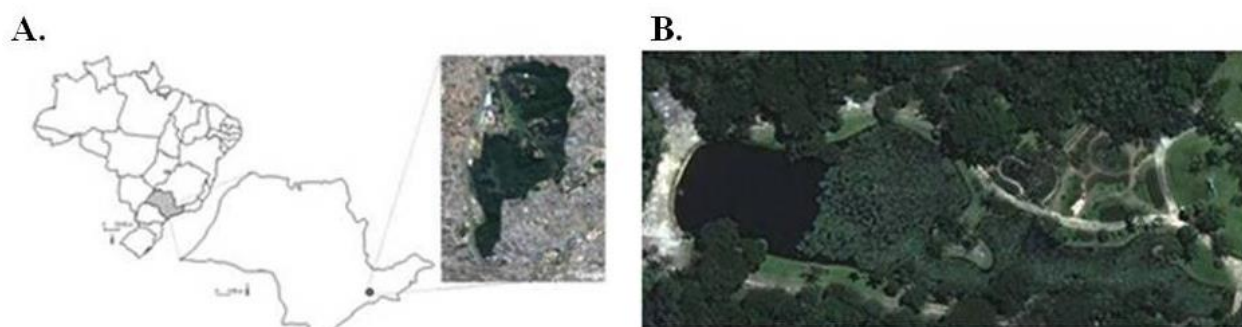


Figura 1. Mapa do Brasil destacando o Estado de São Paulo e a localização aproximada do PEFI (A); Lago das Ninféias (B), vista do satélite (<http://www.earth.google.com> em 20/11/2009).

O reservatório é pequeno e raso e é classificado como mesotrófico (Bicudo et al. 2002), possui extensa região litorânea, a área superficial e área do sedimento da região litorânea é maior que a área superficial e área do sedimento da região pelágica (tabela 1). Destaca-se que foi realizado uma nova batimetria durante o período de estudo, mas houve poucas alterações nos dados morfométricos do reservatório. Os parâmetros morfométricos foram descritos na tabela 1.

Tabela 1. Parâmetros morfométricos do Lago das Ninféias.

Parâmetros	Batimetria realizada	
	2002*	2015
Área (m ²)	5433,0	5457,4
Área do sedimento litorânea (m ²)	-	3439,3
Área do sedimento pelágica (m ²)	-	2099,7
Área superficial litorânea (m ²)	-	3389,4
Área superficial pelágica (m ²)	-	2040,5
Comprimento máximo (m)	187,0	192,4
Largura máxima (m)	52,6	44,0
Perímetro (m)	512,1	517,7
Profundidade máxima (m)	3,6	3,5
Profundidade média (m)	1,3	1,0
Volume (m ³)	7170,0	5561,2

* Bicudo et al. 2002

O reservatório possui uma flora de macrófitas aquáticas diversa na região litorânea (Bicudo et al. 2002), sendo *Nymphaea* spp. a espécie dominante, a qual é co-abundante com *Utricularia foliosa* no reservatório em determinadas épocas do ano. Além destas macrófitas mais abundantes, *Panicum repens*, *Eleocharis acutangula*, *Utricularia gibba*, *Eichornia azurea* são comumente encontradas (Souza et al. 2015).

Capítulo 1

Dinâmica da biomassa e abundância algal no plâncton, epipélon, epifíton em diferentes estados limnológicos

1. Introdução

Há algumas décadas estuda-se a alternância de estados limnológicos nos lagos rasos, inúmeros estudos evidenciam a existência de dois estados alternativos de equilíbrio, um estado claro e outro turbido (Scheffer et al. 1993; Jeppesen 1998, Scheffer 2004). A identificação dos estados alternativos de equilíbrio nos ecossistemas aquáticos permite entender quais mecanismos estão associados à estabilidade do ecossistema e, do ponto de vista prático, auxilia na elaboração de planos para conservação ou recuperação de lagos/reservatórios rasos (Beisner et al. 2003).

Macrófitas aquáticas (submersas e flutuantes) e fitoplâncton são os únicos autótrofos avaliados na maioria dos estudos sobre estados alternativos de equilíbrio em lagos rasos. Tais estudos mostram que as macrófitas constituem a biomassa dominante em condições de águas claras e o fitoplâncton em águas turvas, sendo que a comunidade vegetal dominante possui mecanismos que reforçam o estado de equilíbrio (Scheffer et al. 2003; Beisner et al. 2003; Sayer et al. 2010; Hobbs et al. 2012). De modo geral, o papel das algas perifíticas sobre a manutenção de águas claras é pouco estudado (Vadeboncouer et al. 2002).

Trabalhos recentes evidenciaram a importância da comunidade de algas epipélicas para a produtividade primária e biomassa total de lagos rasos em ambientes temperados (Libouriussen & Jeppesen 2003; Vadeboncouer et al. 2003; Casco et al 2009; Genkai-Kato et al. 2012). Em lagos e/ou reservatórios tropicais, pouco se sabe sobre a alternância dos estados

de equilíbrio (Bicudo et al. 2007, Kosten et al. 2009) e, menos ainda, sobre o papel das comunidades de algas perifíticas, especialmente o papel das algas epipélicas, em manter condições de águas claras.

Os produtores primários (macrófitas e algas) competem pelos mesmos recursos, principalmente luz e nutrientes, nos ecossistemas aquáticos (Wetzel 2001). Os autótrofos possuem habitats próximos e, muitas vezes, se sobrepõem (Sand-Jensen & Borum 1991), o que pode tornar a competição entre as comunidades bastante acirrada. As macrófitas competem por luz e nutrientes com as comunidades algais, levando inúmeras vantagens devido à sua morfologia e fisiologia (Scheffer et al. 2003; O'Farrel et al. 2009), como controle da saída de nutrientes do sedimento (Barko & James 1998, Madsen et al. 2001) e produção de compostos alelopáticos (Burkholder 1996). Contudo, as macrófitas podem favorecer o desenvolvimento algal pelo aumento da disponibilidade de nutrientes através da excreção, senescência e decomposição (Burkholder & Wetzel 1990, Guariento et al. 2009) e disponibilidade de área para colonização do perifíton (Cattaneo et al. 1998, Laugaste & Reunanen 2005). Inversamente, as algas podem afetar negativamente o desenvolvimento das macrófitas pela competição e sombreamento (Roberts et al. 2003; Oliveira et al. 2010; Olsen et al. 2015).

Assim como relações entre as macrófitas e as algas, as relações entre as comunidades algais também são muito complexas. As algas possuem diferentes habilidades competitivas e, dependendo das condições ambientais, pode ocorrer a coexistência ou exclusão competitiva de espécies nas comunidades (Passarge et al. 2006). As principais relações entre o sistema bentônico e pelágico envolve a deposição de material planctônico sobre o epipélon (bentos) e a interceptação de luz e nutrientes na coluna de água antes que eles alcancem organismos epipélicos (Schindler & Scheuerell 2002). Estudos evidenciaram o epipélon como controlador da saída dos nutrientes do sedimento para o fitoplâncton (Liboriussen & Jeppesen 2003; Genkai-Kato et al. 2012). As inter-relações entre os autótrofos podem ter grandes consequências para o funcionamento dos lagos e/ou reservatórios rasos, pois pode influenciar

a produtividade primária total, a ciclagem de nutrientes e a transferência de energia através da rede alimentar (Vadeboncouer et al. 2003; Libouriussen & Jeppesen 2003).

Goldsborough & Robinson (1996) elaboraram um modelo conceitual com base no funcionamento das áreas alagáveis, estabelecendo quatro estados de equilíbrio (estado lago, seco, aberto e protegido). Em cada um dos estados identificados, os autores (*op. cit*) encontraram uma comunidade algal dominante (fitoplanctônica, epipélica, epifítica ou metafítica), sendo a persistência dos estados determinada pelos fatores ambientais. A dominância de uma determinada comunidade algal pode persistir por anos na ausência de grande mudança ambiental (Goldsborough & Robinson 1996). Este modelo foi testado e confirmado nos lagos dos Pampas argentinos (Cano et al. 2008). Em ambientes tropicais, estudos evidenciaram a fechada relação entre perifíton e fitoplâncton (Taniguchi et al. 2005, Borduqui & Ferragut, 2011) e entre perifíton e macrófitas (Thomaz et al. 2000, Casartelli & Ferragut 2015, Ward et al. 2016). No entanto, não há trabalhos que avaliem conjuntamente macrófitas, fitoplâncton e perifíton (epifíton e epipélton), principalmente incluindo o epipélton, em ecossistemas tropicais.

Em ambientes rasos tropicais, a inter-relação das comunidades algais são pouco compreendidas, assim como quais fatores ambientais podem promover a mudança na contribuição destas comunidades para todo o lago. No Lago das Ninfeias, um reservatório raso tropical, estudos evidenciaram a ocorrência de alternância de fases limnológicas (Fonseca & Bicudo 2011; Souza et al. 2015). Portanto, se limnologicamente o ecossistema alterna fases, espera-se que em cada estado de equilíbrio uma determinada comunidade algal seja dominante e, conseqüentemente, mais importante para o funcionamento do reservatório, como observado em outros ecossistemas (Cano et al. 2008).

Desta forma, acompanhamos a variação mensal da clorofila-a e a variação sazonal da densidade e biovolume de todas as comunidades algais presentes em um reservatório raso

tropical. O objetivo deste trabalho foi avaliar a variação espacial e temporal das comunidades algais no plâncton, epipélton e epifítton. Especificamente, visamos responder a seguinte questão: qual comunidade algal é dominante em cada estado limnológico? Considerando que a disponibilidade de nutrientes muda sazonalmente e é fator determinante da estrutura das comunidades algais no reservatório estudado (Fonseca & Bicudo 2011; Fermino et al. 2011; Santos et al. 2013; Souza et al. 2015), nós avaliamos experimentalmente o efeito do enriquecimento por N e P sobre a dinâmica das comunidades algais (clorofila-a, densidade e biovolume total). O aumento na concentração de nutrientes foi o fator responsável pela alternância das comunidades algais em lagos de ecossistemas temperados, especificamente no ambiente de estudo a variação na concentração de nutrientes afeta a clorofila-a da comunidade fitoplanctônica (Goldsborough & Robinson 1996, Liboriussen & Jeppesen 2003, Pereira 2013). Portanto, a nossa principal hipótese é que variação da disponibilidade de nutrientes na água, principalmente o fósforo, pode desencadear a alternância na dominância das comunidades algais.

2. Materiais e Métodos

2.1. Delineamento amostral

Amostras de água e das comunidades algais foram coletadas em pontos de amostragens fixos na região pelágica e litorânea do reservatório. Os pontos de amostragem foram selecionados em função da profundidade, visando obtenção de amostras representativas das comunidades no reservatório. Com base no mapa batimétrico, três pontos de amostragem foram selecionados na parte mais profunda da região pelágica (2,8 a 3,5m), três pontos na parte mais funda (LF; 1m a 2m) da região litorânea e três na parte mais rasa (LR; <1m). Levando em conta a grande extensão da zona litorânea, foram selecionados seis pontos de amostragem. Amostragens mensais (janeiro/2014 a dezembro/2014) foram realizadas para a determinação

das variáveis físicas e químicas da água, clorofila-a do fitoplâncton, epipélon e epifíton e densidade do zooplâncton. Dentro deste período de amostragem, amostras para determinação dos nutrientes dissolvidos e dos atributos quantitativos do fitoplâncton, epipélon e epifíton foram coletadas em todas as estações amostrais.

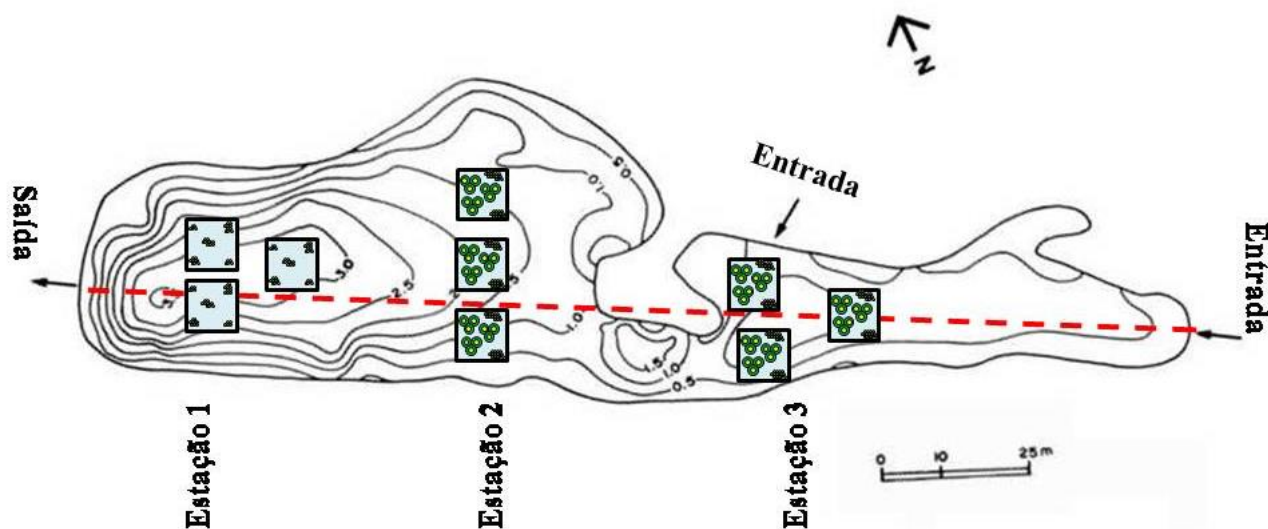


Figura 1. Mapa batimétrico mostrando as unidades amostrais dentro do gradiente de profundidade no Lago das Ninfeias.

Amostras de água foram coletadas com auxílio de garrafa de Van Dorn em cada ponto de amostragem. Amostras da superfície, 1m (meio) e 3m (fundo) foram integradas manualmente no mesmo frasco. No laboratório, alíquotas das amostras foram congeladas para posterior determinação dos nutrientes totais, filtradas para a determinação da fração dissolvida dos nutrientes e da clorofila-a do fitoplâncton e separadas para análise quantitativa.

Amostras de água para a determinação da densidade de zooplâncton foram coletadas com bomba elétrica de sucção, integrando a coluna d'água, em uma rede de plâncton com abertura de 50 μm (Fernando 2002). Foram filtrados 100 L de água na pelágica e 50 L na

litorânea funda e rasa. Para evitar a contração dos organismos, o processo de narcotização com saturação de CO₂ foi realizado através da adição de água gaseificada (Fernando 2002).

Amostras do sedimento superficial foram coletadas por meio de um coletor de sedimento (tipo Kajak) e um tubo de acrílico com 7 cm de diâmetro e 50 cm de altura. O sobrenadante foi cuidadosamente retirado por meio de uma mangueira de PVC para minimizar a inclusão de algas planctônicas. O sedimento foi extrudado com auxílio de um pistão para obter um centímetro de sedimento (Eaton & Moss 1966). No laboratório, amostras do sedimento superficial foram ajustadas à um volume constante com água destilada e subamostras foram filtradas para posterior análise de clorofila-a e separadas para análise quantitativa. Antes da filtração, removeu-se manualmente quaisquer pedaços de macrófitas e subamostras foram armazenadas.

Para amostragem do epifítton, cerca de 10 pecíolos de 30 cm de *Nymphaea spp.* foram cortados aproximadamente 5 cm abaixo da folha. O tamanho das folhas foi padronizado para minimizar a influência do tempo de colonização da comunidade aderida. Os pecíolos de *Nymphaea spp.* foram coletados aleatoriamente nas unidades amostrais da região litorânea. Plantas com folhas jovens e senescentes foram excluídas da amostragem sempre que possível para minimizar as diferenças no tempo de colonização. No laboratório, o material perifítico aderido aos pecíolos foi removido por meio de lavagem e raspagem cuidadosa e, depois, integrado no mesmo frasco. Subamostras foram filtradas para posterior análise da clorofila-a e separadas para a análise quantitativa.

Amostras coletadas de água, epifítton e do sedimento superficial (epipélton) foram armazenadas em frascos protegidos da luz e transportadas sob baixa temperatura até o laboratório. As amostras reservadas para a análise de clorofila-a foram filtradas em filtro de fibra de vidro (GF/F Whatman, 0,6-0,7 µm de porosidade), sob baixa pressão (≤ 0.3 atm). As amostras armazenadas para análise quantitativas das algas foram preservadas com solução de

Lugol acético 0,5% e mantidas no escuro até o momento da análise. As amostras armazenadas para análise quantitativa do zooplâncton foram fixadas com formol 4%.

Para a avaliação da cobertura de macrófitas, seis transectos fixos, dispostos paralelamente, de margem a margem, tendo 25m de distância um do outro, foram estabelecidos na região litorânea, sendo 4 transectos na parte mais rasa, pois apresenta a maior área, e 2 transectos na parte mais profunda. A cada 5m ao longo dos transectos foram colocados pontos de amostragem. Determinamos também a abundância de pecíolos de ninfeias em cada ponto de amostragem. As estimativas foram sempre feitas pela mesma pessoa (Moreira et al. 2011).

2.2. Delineamento experimental

O experimento de enriquecimento com adição combinada de N e P e interrupção do enriquecimento em mesocosmos de fundo aberto foi realizado para avaliar o efeito da variação da disponibilidade de fósforo e nitrogênio sobre a contribuição do fitoplâncton, epifíton e epipélton (Figura 2A). O experimento foi realizado na região litorânea do reservatório em setembro de 2014, quando a precipitação pluviométrica é, geralmente, baixa, média histórica = 77,1mm (IAG/USP 2014), minimizando o efeito da chuva sobre o enriquecimento.

Os mesocosmos usados foram cubos de acrílicos transparentes (1m de altura; 0,6m de comprimento, 0,6m de largura, volume 316,8L) abertos para o sedimento e para a atmosfera. As estruturas foram enterradas no sedimento, permitindo o isolamento da coluna de água e integração das comunidades algais (Figura 2B e C).

O experimento foi constituído de 2 tratamentos em tréplica designados de: C – controle (ausência de enriquecimento) e NP – enriquecimento combinado de N e P. O período experimental abrangeu 35 dias, sendo 3 dias de aclimação, 12 dias com enriquecimento diário de nutrientes nos tratamentos NP (período de enriquecimento) e 20 dias sem adição de nutrientes (pós enriquecimento). O enriquecimento teve como objetivo aumentar a disponibilidade de P ($P-PO_4 = 38 \mu g. L^{-1}$) na água e manter a razão molar N:P igual ou próxima

de 16. A concentração de P-PO₄ foi escolhida com base na maior média de PT encontrada na região pelágica do reservatório, pois P-PO₄ encontra-se sempre abaixo do limite do método (<4 µg. L⁻¹). A razão N:P de 16 foi mantida durante o período de enriquecimento porque foi a menor razão registrada para o reservatório considerando zona pelágica e litoral (C. Ferragut, *dados não publicados*). Após 3 dias da instalação dos mesocosmos, a coleta foi realizada para determinação das concentrações de NID (NH₄ + NO₂ + NO₃) e P-PO₄ dentro dos mesocosmos. Com base nesta concentração de NID e P-PO₄ foram realizados os cálculos para a determinação da quantidade de P a ser adicionada nos mesocosmos para atingir a razão desejada (razão molar NP 16). Desta forma, o enriquecimento simulou as condições limnológicas de melhor balanço estequiométrico, condição observada no período chuvoso no reservatório (*dados não publicados*). Os sais utilizados no enriquecimento foram o nitrato de sódio (NaNO₃ Merck) e o fosfato monobásico de potássio (KH₂PO₄ Merck). Após o 15º dia experimental, interrompemos a adição de nutrientes para simularmos o efeito da transição da fase com maior concentração de nutrientes para a menor concentração de nutrientes sobre a dinâmica das comunidades algais. As coletas de monitoramento para determinação da concentração de NID e P-PO₄ na água foram realizadas diariamente após o 3º dia da instalação dos mesocosmos. Durante o período de adição de nutrientes, 3 coletas foram realizadas no 7º, 10º e 15º dia do período experimental, após a interrupção da adição de nutrientes, realizamos 1 coleta, no 35º dia do período experimental. Esta frequência de amostragem foi escolhida, com objetivo de acompanhar as possíveis mudanças na clorofila-a, densidade e biovolume de cada comunidade algal (Figura 2 D e E).

Amostras de água foram coletadas na subsuperfície em cada mesocosmos, com o auxílio de proveta de 0,5L. Amostras do sedimento superficial dentro dos mesocosmos foram coletados por meio de cano de PVC com 5cm de diâmetro e 100cm de altura, conforme método modificado de Kornijów & Kairesalo (2013). Os demais procedimentos para amostragem do epipélon, pecíolos de *Nymphaea* spp. e os procedimentos no laboratório foram semelhantes à parte observacional deste estudo.

Alguns cuidados foram tomados no dia da amostragem, os mesocosmos do controle foram amostrados primeiros para evitar contaminação, a amostragem das comunidades algais seguiu a seguinte ordem: fitoplâncton, epifíton e epipélon, para que a amostragem de uma comunidade não interferisse na amostragem da outra.

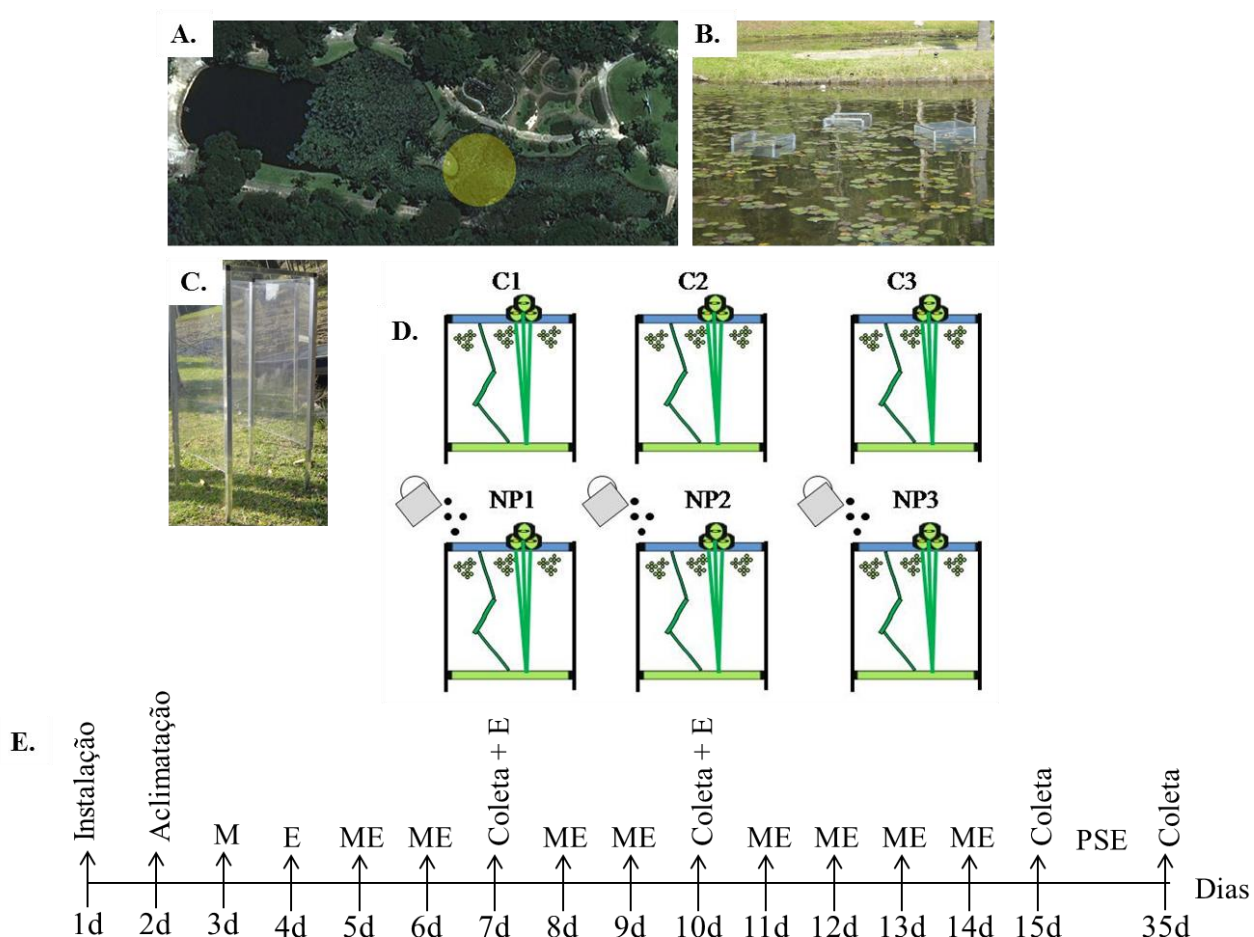


Figura 2. (A) Local de amostragem; (B) Mesocosmos *in situ*; (C) Estrutura do mesocosmos; (D) Esquema da amostragem experimental; (E) Linha do tempo experimental. Abreviações: M = monitoramento; E = enriquecimento; ME = monitoramento e enriquecimento; PSE = período sem enriquecimento.

2.3. Variáveis climatológicas

As variáveis climatológicas foram fornecidas pela Estação Meteorológica do Instituto Astronômico e Geofísico da Universidade de São Paulo, campus da Água Funda, que se localiza

cerca de 200 metros do local de estudo (estacao.iag.usp.br). As variáveis analisadas foram: temperatura do ar, radiação solar, precipitação pluviométrica e velocidade do vento.

2.4. Variáveis limnológicas analisadas

As seguintes variáveis foram determinadas: transparência da água (profundidade do desaparecimento do disco de Secchi), radiação atmosférica, subaquática e a 10cm acima do fundo (luxímetro Li-Cor LI-250A), temperatura, condutividade elétrica (sonda multiparâmetros, Horiba W-23 XD), profundidade da coluna de água (ecobatímetro speedtech), pH (pHmetro 20 Digimed), oxigênio dissolvido (Golterman *et al.* 1978), alcalinidade (Golterman & Clymo 1971), formas de carbono nitrito, nitrato (Mackeret *et al.* 1978), amônio (Solorzano 1969), ortofosfato, fósforo total dissolvido (Strickland & Parsons 1960), nitrogênio e fósforo total (Valderrama 1981).

2.5. Variáveis bióticas analisadas

2.5.1 Macrófitas aquáticas

A cobertura de macrófitas aquáticas foi estimada mensalmente através da abundância relativa das macrófitas pelo método do quadrado, o qual consistiu na utilização de um quadrado de PVC de 1m² dividido em 100 quadrados menores de 10 cm x 10 cm (Thomaz et al. 2004). O número de folhas de *Nymphaea* spp. (macrófitas dominantes) foi determinado no período seco (junho a agosto) e chuvoso (setembro a dezembro) através da contagem de folhas dentro de um quadrado de PVC de 1m².

No estudo experimental, determinamos a cobertura de *Nymphaea* spp., única macrófita presente no mesocosmos. Primeiramente, 3 folhas de *Nymphaea* spp. foram coletadas em cada mesocosmo e escaneadas para determinação da área foliar no programa *ImageJ* (Rasband 2008). O número de folhas presentes em cada mesocosmos foi multiplicado pela área foliar média e, por fim, foi estimado a porcentagem cobertura das macrófitas. Este método foi usado

para não perturbar as condições ambientais dos mesocosmos. A quantidade de folhas nos mesocosmos foi mantida constante durante todo o experimento (14 folhas em média).

2.5.2 Zooplâncton

Para a determinação quantitativa do zooplâncton, na dependência da curva de rarefação, sub-amostras até a amostra toda foram analisadas em placa de acrílico quadriculada sob microscópio estereoscópio, com aumento de 50x para Cladocera e Copepoda. As contagens de Rotífera e náuplios de Copepoda foram realizadas em câmara de Sedgewick-Rafter sob microscópio óptico, com aumento de 100X (Fernando 2002).

2.5.3 Comunidades algais

A extração da clorofila-a (corrigida da feofitina) foi feita com etanol (90%), segundo Sartory & Grobbelaar (1984). A análise quantitativa foi realizada usando um microscópio invertido, Zeiss Axiovert, seguindo Utermöhl (1958) e o tempo de sedimentação na câmara seguiu Lund et al. (1958). O limite de contagem foi estabelecido através da curva de rarefação de espécies e até alcançar 100 indivíduos da espécie mais comum (Ferragut et al. 2013). A densidade total do fitoplâncton, epipélton e epifítton foi calculada. O biovolume foi calculado por multiplicar a densidade de cada espécie pelo volume médio ($\mu\text{m}^3 \text{ cm}^{-2}$). A maioria do biovolume algal foi obtido em Fonseca et al. (2014). O biovolume total foi calculado através do somatório dos biovolumes dos táxons que contribuíram com $\geq 1\%$ da densidade total da amostra, evitando superestimar táxons raros com elevado volume algal. Espécies algais com densidade e biovolume $\geq 20\%$ da densidade e biovolume total da amostra foram considerados espécies descritoras.

Os valores de clorofila-a, densidade e biovolume do fitoplâncton, epipélton e epifítton foram expressos em área (m^{-2}), conforme Robinson *et al.* (1997) e Cano *et al.* (2008) para a comparação das diferentes comunidades algais.

Para a avaliação das comunidades algais em escala ecossistêmica, os dos atributos das comunidades foram expressos em área (m²) e extrapolados para o lago, sendo considerado a área superficial total do lago para o fitoplâncton, a área total do sedimento para o epipélton e a área total dos pecíolos de Ninféias no litoral para o epifítton. A área superficial e do sedimento do lago foram obtidas pelo mapa batimétrico, o qual foi construído no ano presente do estudo. A área total dos pecíolos das Ninféias no litoral do lago foi determinada pela quantificação mensal em 25 pontos de amostragem.

A comunidade algal que contribuiu com $\geq 50\%$ da clorofila-a no lago foi considerada dominante em um determinado período, conforme descrito em Cano et al. (2008). A clorofila-a foi usada porque foi a variável medida mensalmente, sendo as medidas bimestrais da densidade e biovolume algal usadas para corroborar a dominância.

2.6. Tratamento estatístico

Na parte observacional, os dados limnológicos foram analisados conjuntamente através da Análise dos Componentes Principais (PCA) a partir de matriz de covariância e dos dados transformados por $\log(x + 1)$. Selecionamos os dados abióticos mais importantes para a explicação da variação da biomassa das comunidades algais. PCA foi realizada para cada estação de amostragem, pois os locais foram selecionados devido às diferenças limnológicas. A PCA foi realizada usando o programa PC-ORD 6.0 (McCune & Mefford 2011). A análise permutacional de variância multivariada (PERMANOVA 2-fatores) foi aplicada para analisar o efeito da sazonalidade e do espaço sobre a biomassa (clorofila-a, densidade e biovolume) das comunidades algais. Esta análise foi executada usando dados relativizados, similaridade de Bray-Curtis e 9999 permutações no programa Past 3.14 (Hammer et al. 2001).

Na parte experimental do estudo, a análise de variância 2-fatores (ANOVA; $\alpha < 0,05$) foi aplicada para testar diferenças estatísticas das variáveis limnológicas entre os dias amostrados e os tratamentos. A clorofila-a, densidade e biovolume das comunidades algais

foram comparadas através da análise de variância 2-fatores com medidas repetidas (ANOVA; $\alpha < 0,05$). O teste de comparação múltipla de Tukey foi usado para comparar médias dos dados paramétricos e o de Student Newman Keuls para comparar médias dos dados não paramétricos ($\alpha < 0,05$). O coeficiente de correlação de Pearson (r) foi usado para medir o grau de relação linear entre a concentração de nutrientes dissolvidos (P-PO₄ e NID) e a contribuição da clorofila-a, densidade e biovolume relativo do fitoplâncton, epipélton e epifítton. As análises estatísticas da parte experimental foram realizadas no pacote estatístico Sigma Plot 11.0.

3. Resultados

3.1 Estudo observacional

3.1.1 Variáveis climáticas

O verão foi caracterizado pelos maiores valores de temperatura (média 23,6°C), irradiação solar (média 20,6 MJ m⁻²) e precipitação mensal acumulada (média 168,2mm). No entanto, a precipitação acumulada em fevereiro foi baixa (81,1 mm) (Figura 3). Os menores valores de temperatura, irradiação solar e precipitação mensal acumulada foram registrados no inverno. A velocidade do vento esteve abaixo de 1,7 m/s durante todo o ano.

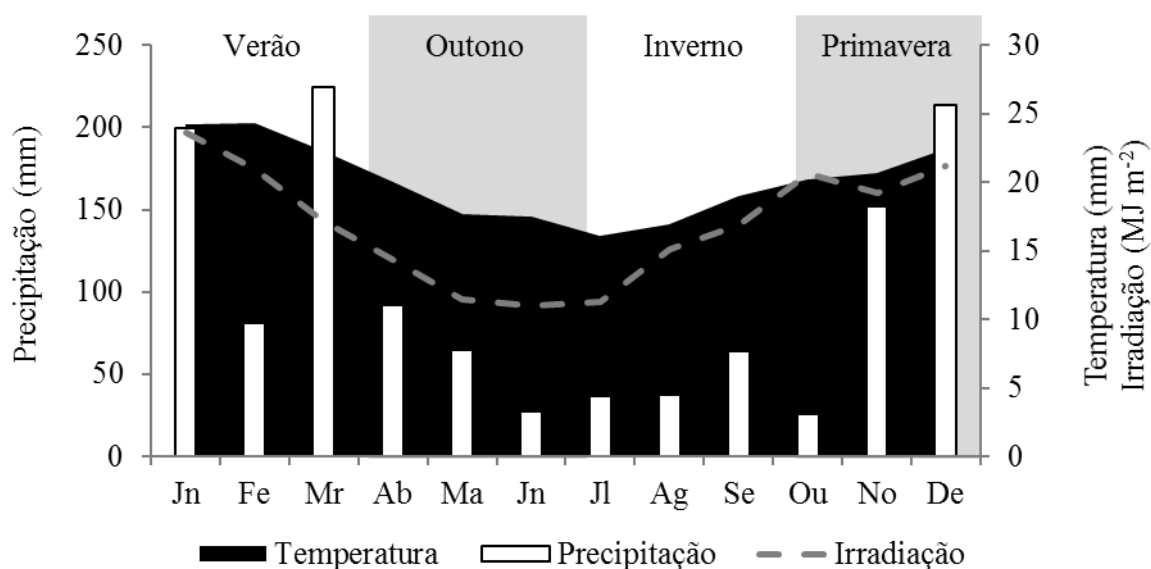


Figura 3. Variação média mensal da irradiação solar e temperatura do ar e a precipitação acumulada durante o período de estudo.

3.1.2 Variáveis limnológicas

Radiação subaquática (Tabela 1): Em relação à disponibilidade de luz, os maiores valores de radiação na superfície e subsuperfície foram verificados no verão e na primavera. No inverno, observamos os maiores valores de radiação no fundo e razão Secchi:Zmax.

Perfil térmico e químico da coluna de água (Figura 4): Estratificação física e química da coluna de água ocorreu no verão (janeiro-março) e final da primavera (dezembro), enquanto a mistura completa ou quase completa da coluna ocorreu no outono e inverno (abril-setembro).

Concentração de nutrientes (Figura 5): As maiores concentrações de nutrientes totais e dissolvidos foram encontradas no verão e primavera, exceto a concentração de nitrogênio inorgânico dissolvido, que foi elevada também no outono.

Tabela 1. Valores médios (n=3) da radiação na superfície, sub superfície e no fundo e da razão Secchi:Zmax nos pontos de amostragem nas estações do ano.

		Radiação			Razão
		Superfície	Subsuperfície	Fundo	Secchi:Zmax
Verão	Pelágica	12582.4	4554.4	25.3	0.4
	L. Funda	16862.7	5797.8	161.2	0.7
	L. Rasa	12181.1	4084.0	813.4	0.9
Outono	Pelágica	4110.6	1285.9	33.2	0.5
	L. Funda	7664.0	2703.5	430.7	1.0
	L. Rasa	11288.4	3614.0	1796.7	1.0
Inverno	Pelágica	10352.1	4061.9	113.2	0.8
	L. Funda	13158.0	5116.6	915.6	1.0
	L. Rasa	15891.0	5291.7	2038.9	1.0
Primavera	Pelágica	12842.3	4341.9	34.8	0.4
	L. Funda	14206.4	6246.5	455.0	0.8
	L. Rasa	14423.8	5238.8	1077.4	1.0

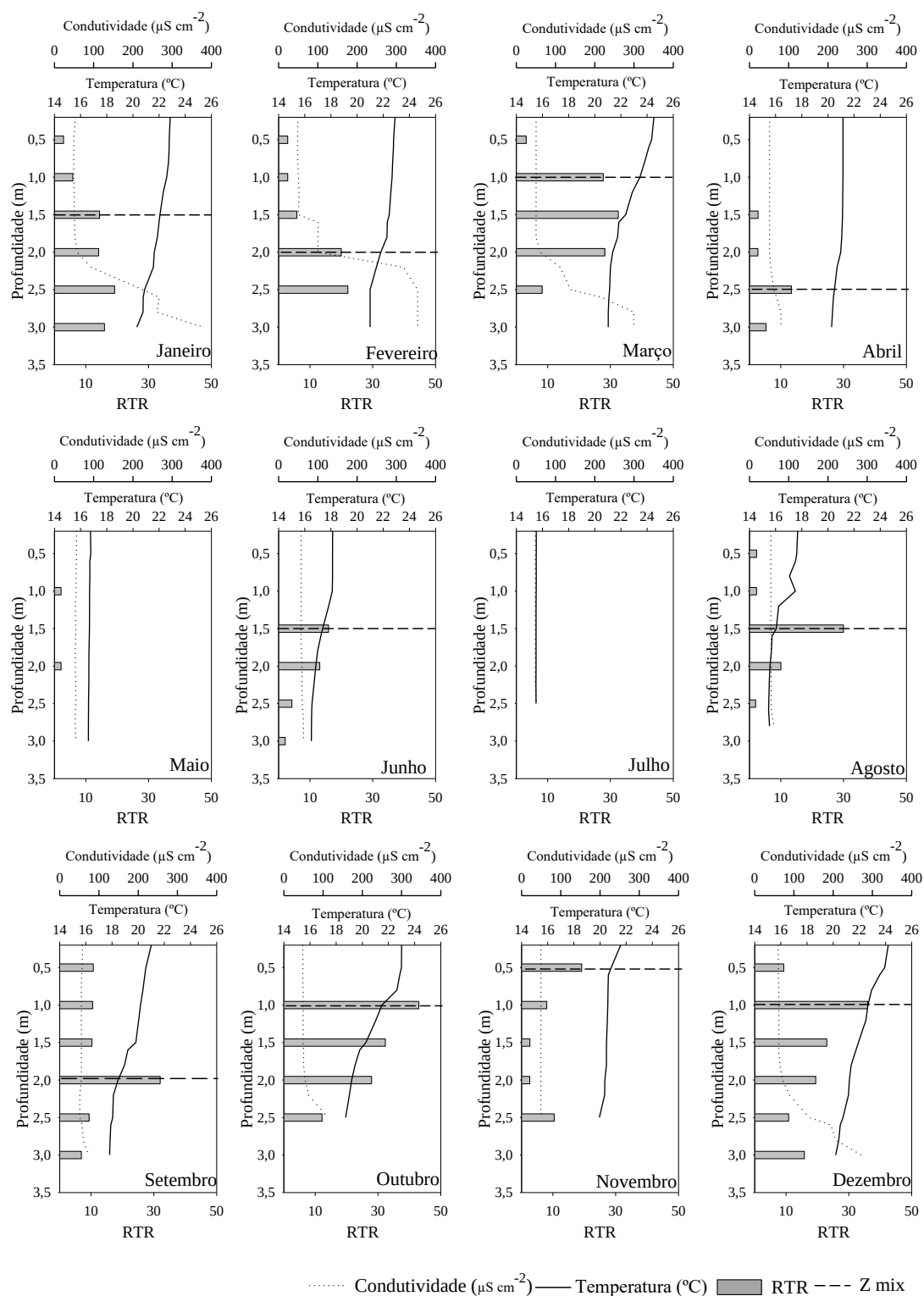


Figura 4. Perfil vertical da temperatura da água, condutividade elétrica e a resistência térmica relativa (RTR) na região pelágica do Lago das Ninféas. A zona de mistura é representada pela linha tracejada.

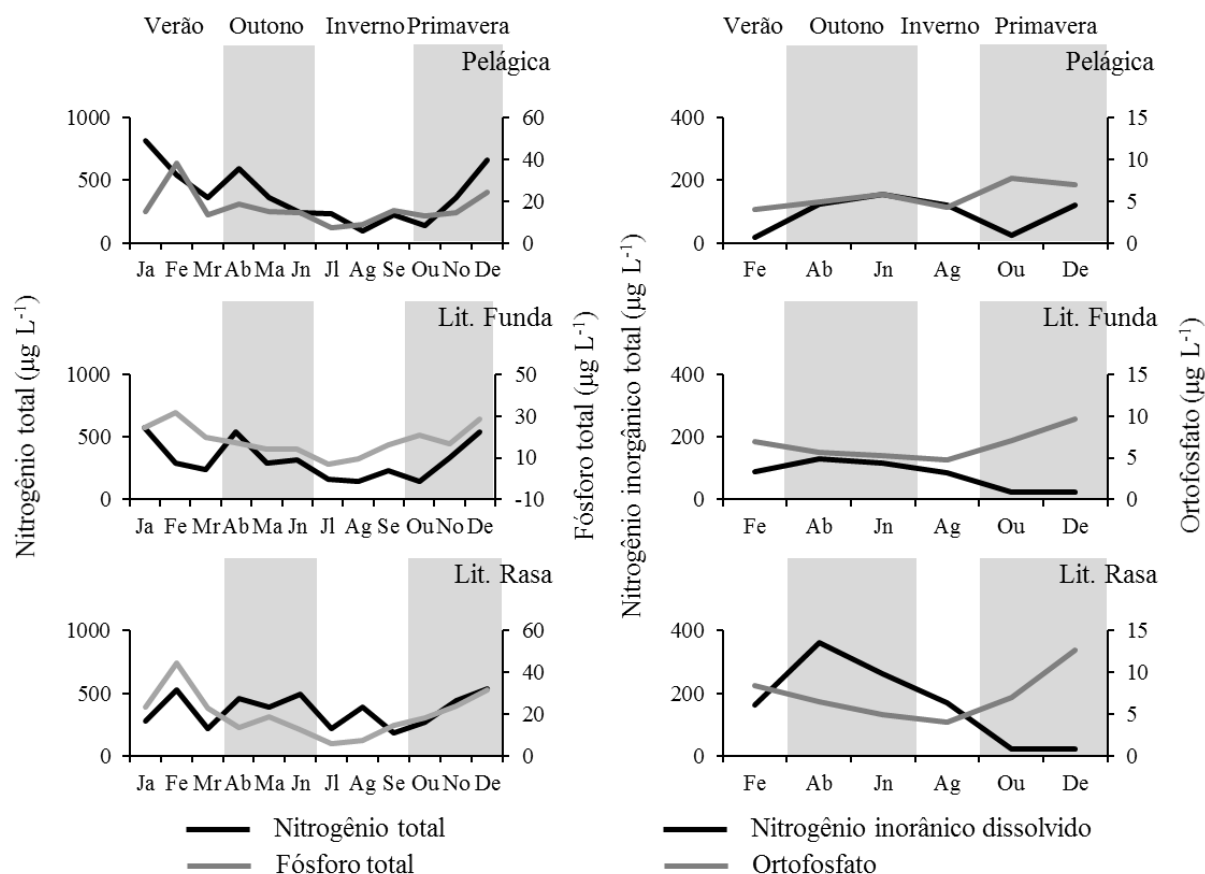


Figura 5. Variação média mensal ($n=3$) da concentração de nitrogênio e fósforo total, nitrogênio inorgânico dissolvido e fósforo dissolvido durante o período de estudo na região pelágica e litorânea (funda e rasa) no Lago das Ninfeias.

Análise dos componentes principais (Figura 6, tabela 2): Em todos os locais de amostragem a PCA foi executada com 9 variáveis limnológicas. A PCA das variáveis abióticas nos pontos de amostragem da região pelágica e litorânea explicaram de 85% a 92% da variabilidade total dos dados. O eixo 1 foi o de maior explicabilidade e único eixo significativo para a zona pelágica e litorânea rasa (Monte Carlo: $p < 0,01$). Em todas as regiões, as unidades amostrais referentes aos meses do verão foram ordenadas no lado negativo do eixo 1. As unidades amostrais do verão (janeiro a março) foram associadas às maiores concentrações de NT, PT, CO_2 livre e temperatura da água ($r > 0,5$), em todas as regiões. As unidades amostrais referentes às demais estações climáticas foram ordenadas no lado positivo, as quais apresentaram maior correlação com os maiores valores de pH ($r > 0,5$). O eixo 1 da PCA

realizadas para cada região do reservatório indicou que as unidades amostrais foram ordenadas em função da escala temporal, dentro da qual evidenciou-se diferentes fases limnológicas. Com a PCA foi possível identificar 2 fases distintas ao longo do ano: uma fase 1 que abrange os meses de janeiro a março (verão), os quais foram associados às maiores concentrações de NT, PT, CO₂ livre e temperatura e uma fase 2 que abrange os meses de abril a dezembro (outono, inverno e primavera), os quais foram associados aos maiores valores de pH no reservatório.

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

Variáveis limnológicas	Zonas códigos	Eixos da PCA					
		Pelágica		Litorânea Funda		Litorânea Rasa	
		1	2	1	2	1	2
CO ₂ livre (mg L ⁻¹)	CO2	-0.733	-0.635	-0.574	0.809	-0.606	0.772
Condutividade (µS cm ⁻¹)	Cond	-0.722	-0.267	0.229	0.312	-0.240	-0.093
Fósforo total (mg L ⁻¹)	PT	-0.654	-0.541	-0.723	-0.042	-0.762	-0.013
HCO ₃ (mg L ⁻¹)	HCO3	-0.251	-0.338	0.333	-0.064	0.240	-0.281
Material em suspensão (mg L ⁻¹)	MS	-0.742	-0.203	-0.764	-0.229	-0.469	-0.505
Nitrogênio total (mg L ⁻¹)	NT	-0.982	0.187	-0.982	-0.175	-0.976	-0.127
Oxigênio dissolvido (mg L ⁻¹)	OD	0.366	0.279	0.011	0.003	-0.189	-0.067
Potencial hidrogeniônico	pH	0.717	0.615	0.635	-0.766	0.658	-0.735
Temperatura (°C)	Temp	-0.745	-0.126	-0.551	-0.203	-0.527	-0.221

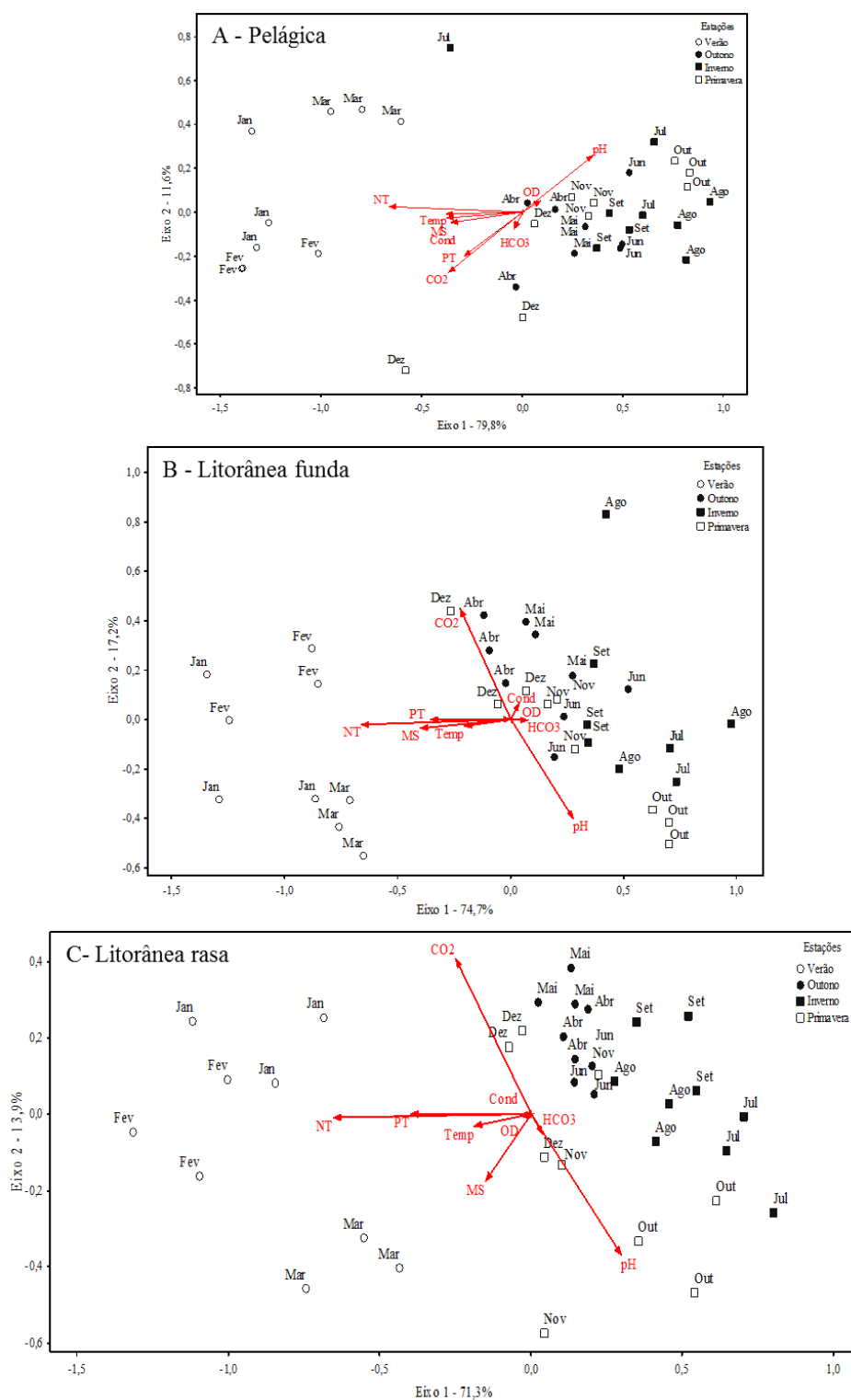


Figura 6. PCA das variáveis limnológicas na região pelágica (A), litorânea funda (B) e rasa (C) durante o período de estudo. Abreviação das unidades amostrais: as letras representam as iniciais dos meses do ano. Correlação das variáveis limnológicas com os escores do eixo 1 e 2 e seus respectivos códigos encontram-se na tabela 2.

3.1.3 Variáveis biológicas

3.1.3.1. Macrófitas aquáticas

A maior cobertura de macrófitas foi registrada na primavera (média: 61,0%) e a menor no outono (média 30,4%). No final da primavera (dezembro) e começo do verão (janeiro e fevereiro), observamos aumento da contribuição de *Utricularia foliosa* para a cobertura total (Figura 7).

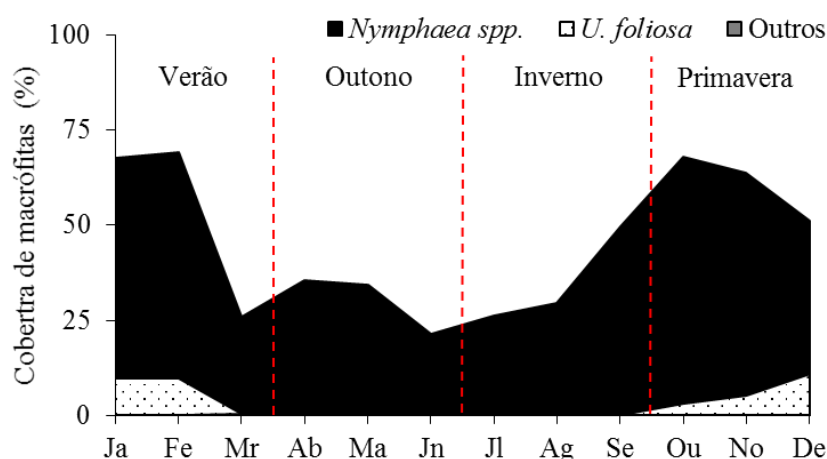


Figura 7. Variação mensal da cobertura de macrófitas (n=25) na região litorânea do lago das Ninféias.

3.1.3.2. Zooplâncton

A densidade do zooplâncton variou ao longo do período de estudo no reservatório (Figura 8). As maiores densidades de zooplâncton ocorreram no verão e no meio do outono (média: $517,1 \cdot 10^{10}$ ind lago) e a menor na primavera (média: $301,0 \cdot 10^{10}$ ind lago).

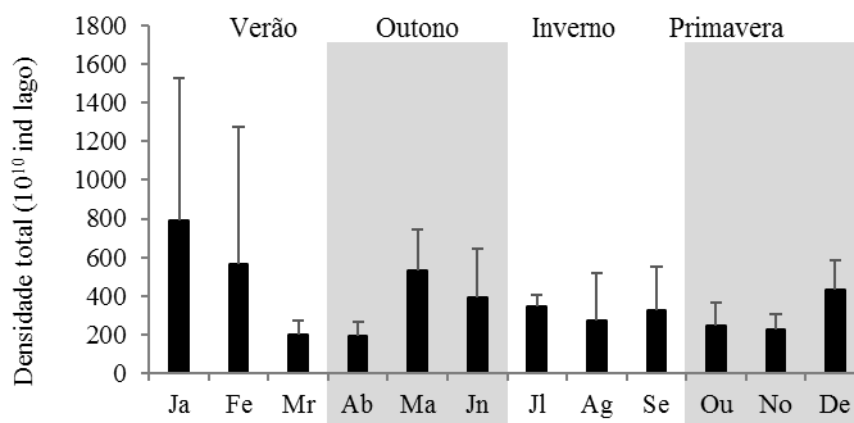


Figura 8. Variação média mensal da densidade de zooplâncton (n=9) durante o período de estudo na região pelágica e litorânea (funda e rasa) no Lago das Ninfeias.

3.1.3.3. Comunidades algais

Clorofila-a, densidade e biovolume algal das comunidades algais

Os valores médios da clorofila-a, densidade e biovolume das comunidades algais variaram sazonalmente na região pelágica e litorânea (Figuras 9A-C).

Região Pelágica (Figura 9A) – O fitoplâncton apresentou as maiores concentrações de clorofila-a no verão, quando representou, em média, 71,4% da clorofila-a total amostrada. O epipélton apresentou as maiores concentrações de clorofila-a no inverno, representando em média 73,7% da clorofila-a total amostrada. A densidade e biovolume algal foi sempre maior no plâncton do que no epipelon, exceto no começo da primavera (outubro), quando o biovolume do epipélton representou 63% do biovolume total amostrado.

Região Litorânea Funda (Figura 9B) – O epipélton foi a comunidade que apresentou os maiores valores de clorofila-a no outono, inverno e primavera, quando representou em média 58,2% da clorofila-a total amostrada. O fitoplâncton apresentou as maiores concentrações de clorofila-a no verão e no início da primavera (outubro), representando 59,3% da clorofila-a total amostrada. Diferentemente, o fitoplâncton apresentou os maiores valores de densidade e biovolume algal nos meses amostrados. Verificou-se que o epifíton apresentou os maiores

valores de clorofila-a, densidade e biovolume total no outono (abril), superando o epipélon.

Região Litorânea Rasa (Figura 9C) – O epipélon foi a comunidade com os maiores valores de clorofila-a durante o ano, representando em média 71,9% da clorofila-a total amostrada. O fitoplâncton apresentou as maiores concentrações de clorofila-a no verão e primavera, quando representou 59% da clorofila-a total amostrada. A densidade e biovolume total do fitoplâncton foram elevados no verão e começo do outono e primavera, representando mais do que 60% do total amostrado. O epipélon apresentou os maiores valores de biovolume algal no outono (abril) e inverno (agosto), representando 41,4% e 79,2% do biovolume total amostrado. O mesmo resultado foi encontrado para densidade algal do epipelon (46,9% e 75,5%). O epifítton apresentou os maiores valores de densidade e biovolume no outono, superando o fitoplâncton em termos de biovolume total (39%).

A PERMANOVA 2-fatores revelou que a concentração de clorofila-a, densidade e biovolume do fitoplâncton e epipélon foram influenciados pela sazonalidade e pelo espaço (estações de amostragem) e o epifítton apenas pela sazonalidade ($p=0,0001$). Apenas os valores relativos da biomassa do epipélon demonstraram interação significativa entre sazonalidade e espaço ($p=0,02$).

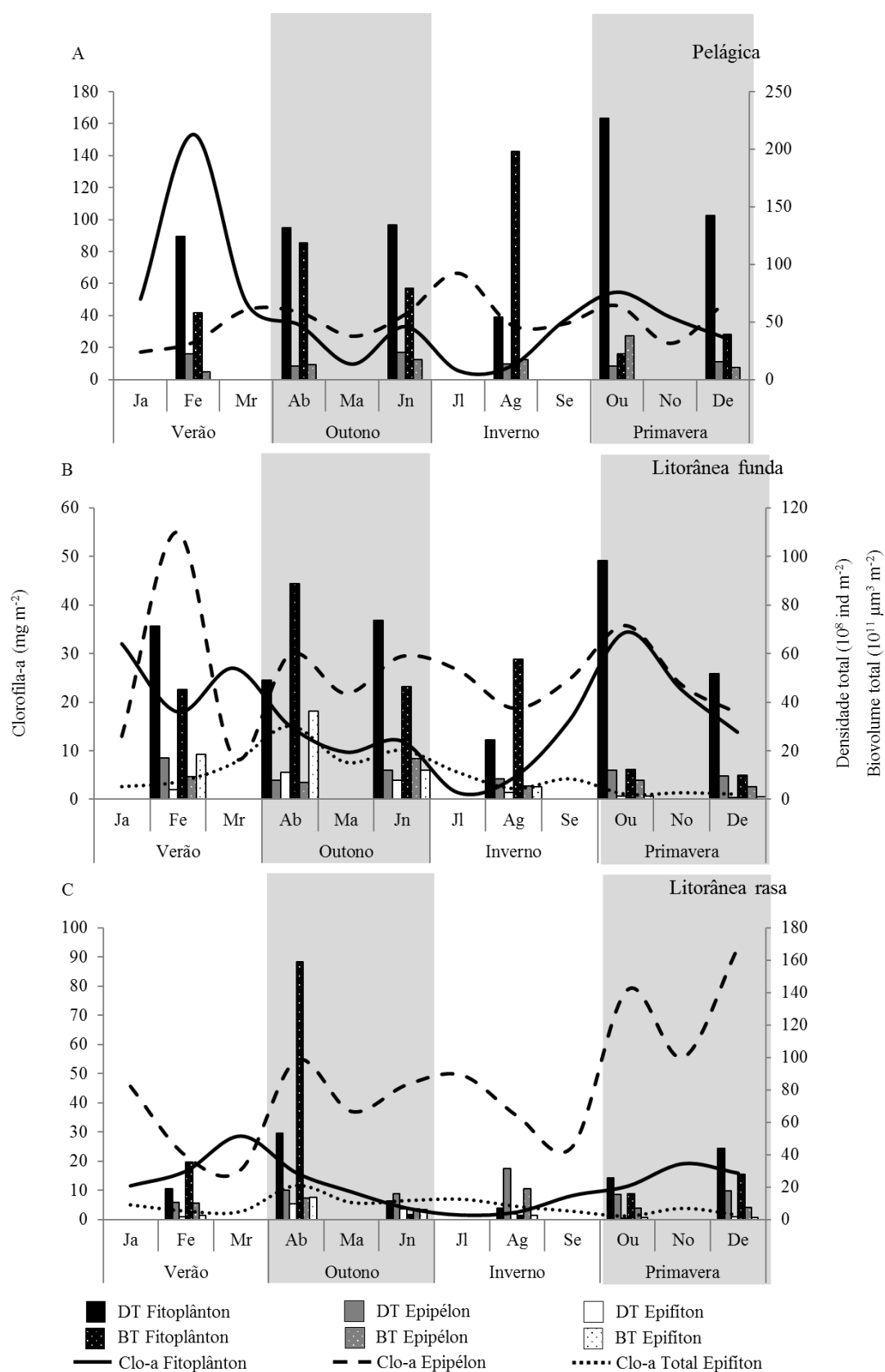


Figura 9. Variação média da clorofila-a (Clo-a), densidade total (DT) e biovolume total (BT) (n=3) do fitoplâncton, epipélton e epifítton durante o período de estudo na região pelágica (A) e litorânea funda (B) e rasa (C) no Lago das Ninfeias. As escalas não estão padronizadas.

Contribuição das comunidades algais para a biomassa total no lago

Considerando a concentração da clorofila-a, densidade e biovolume das comunidades algais para o lago inteiro durante o período de estudo, verificou-se que a contribuição das comunidades algais variaram sazonalmente (Figura 10 A, C e E). O fitoplâncton foi a comunidade que mais contribuiu para a clorofila-a total no verão (55% a 67%) e apresentou os maiores valores de densidade e biovolume total durante a ano (61% a 90%). O epipélton contribuiu com 55% a 93% da clorofila-a total no lago no outono, inverno e primavera e apresentou elevada contribuição para a densidade algal no inverno, mas não superou a contribuição do fitoplâncton. No começo da primavera, o epipélton contribuiu com 52% do biovolume total do lago. O epifítton apresentou elevada concentração de clorofila-a e densidade algal no outono e de biovolume algal no verão, mas não superou a contribuição das demais comunidades algais (Figura 10 B, D e F).

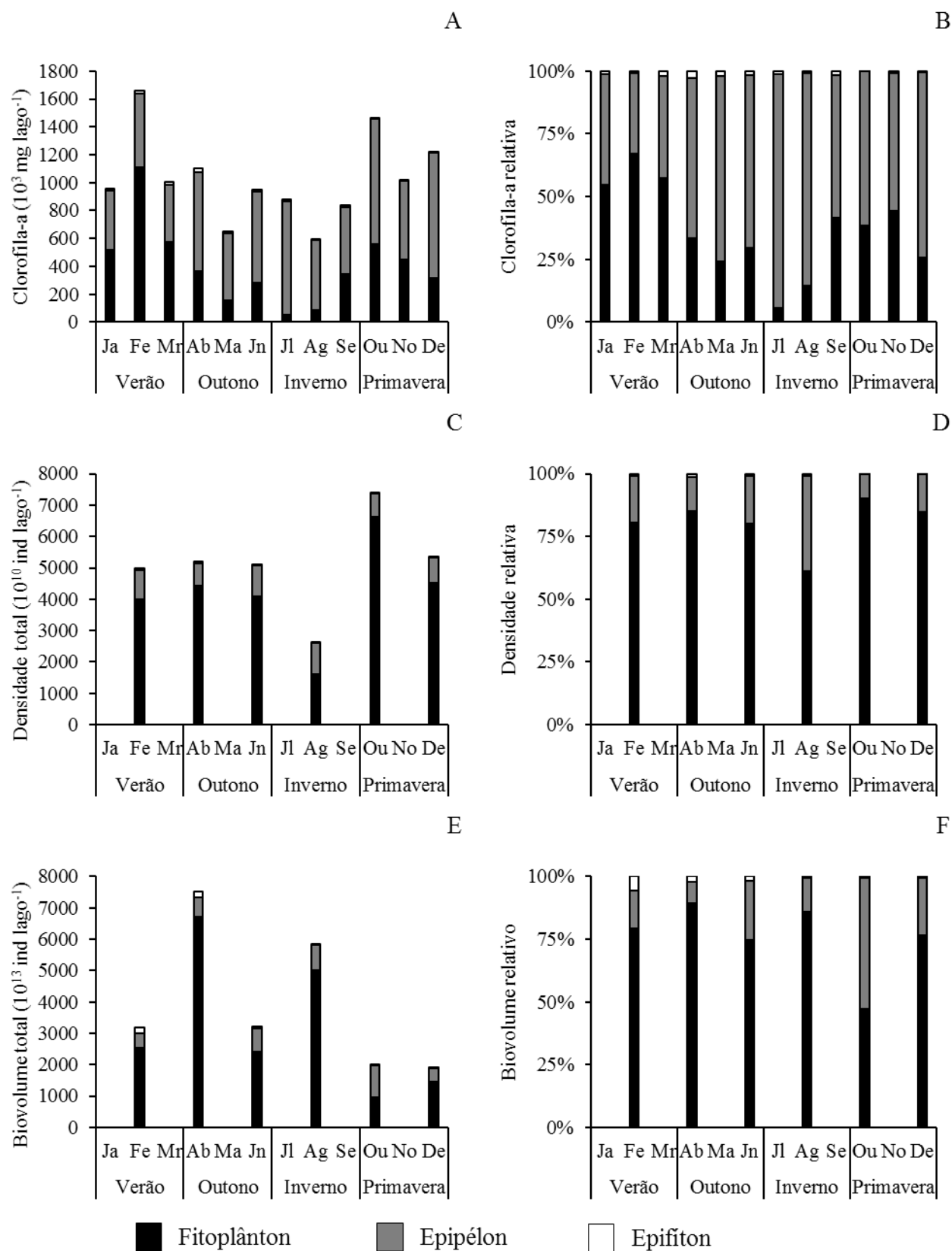


Figura 10. Variação média ($n=3$) e contribuição relativa do fitoplâncton, epipélton e epifítton para clorofila-a total (A e B), densidade total (C e D) e biovolume total (E e F) em todo o Lago das Ninféias durante o período de estudo.

Biovolume relativo das espécies descritoras

Região pelágica (Figura 11A): O fitoplâncton apresentou elevado biovolume de *Peridinium umbonatum* no verão, *P. gatunense* e *D. stelligera* no outono. *Mallomonas* spp. no inverno e *C. sphaerica*, *P. hypermaculatum* e *P. gatunense* na primavera. O epipélon apresentou elevado biovolume de *Trachelomonas volvocina* e *T. volvocinopsis* no verão, *Stauroneis phoenicenteron*, *D. stelligera* e *Pinnularia viridis* no outono, *P. viridis* e *S. phoenicenteron* no inverno e primavera.

Região litorânea funda (Figura 11B): O fitoplâncton teve elevado volume de *P. umbonatum* no verão, *Mallomonas* spp. e *D. stelligera* no outono, *Mallomonas* spp. no inverno e *P. hypermaculatum* e *P. umbonatum* na primavera. Já, o epipélon apresentou elevado biovolume de *Coelastrum cruciatum* no verão e inverno, *C. margaritatum*, *P. viridis*, *D. stelligera* e *S. phoenicenteron* no outono e de *P. viridis* e *D. stelligera* na primavera. Em relação ao epifítton, encontramos elevado biovolume de *C. margaritatum* no verão, outono e primavera, *F. crassinervia* no outono e inverno, *E. sudetica* apenas no inverno e *C. contractum* apenas na primavera.

Região litorânea rasa (Figura 11C): As algas com maiores volumes no fitoplâncton foram *P. umbonatum*, *P. gatunense* e *Mallomonas* spp. no verão, *Mallomonas* spp. no outono, *Mallomonas* spp. e *P. umbonatum* no inverno e *P. hypermaculatum* e *P. umbonatum* na primavera. No epipélon, encontramos elevados volumes de *S. phoenicenteron* no verão e inverno, de *S. phoenicenteron* e *A. grevillei* no outono e de *A. grevillei* na primavera. No epifítton, os maiores volumes encontrados foram de *C. margaritatum* e *F. crassinervia* no verão, apenas *F. crassinervia* no outono, *E. sudetica* e *F. crassinervia* no inverno e de *E. sudetica*, *E. flexuosa*, *Spirogyra* spp. e *C. margaritatum* na primavera.

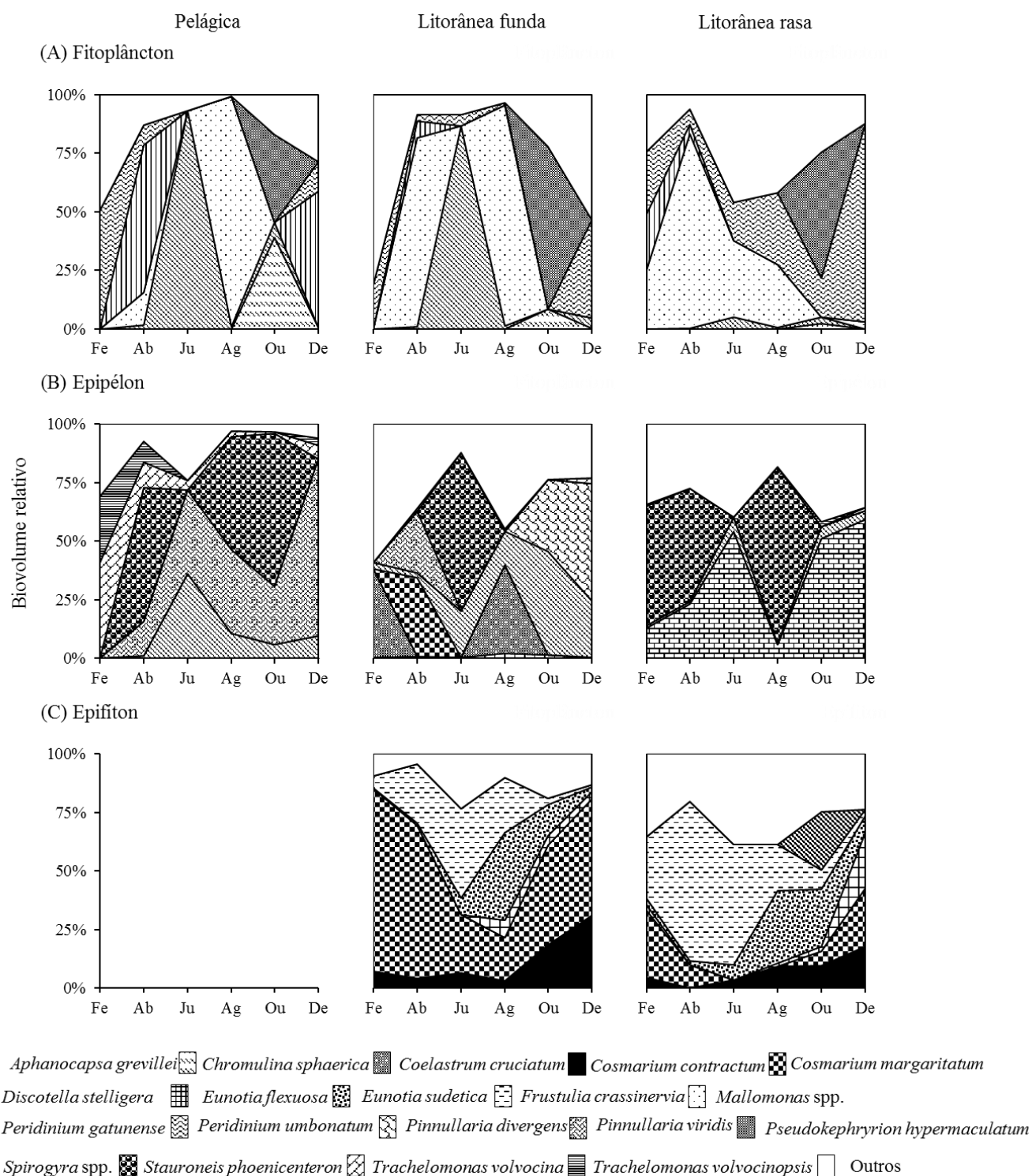


Figura 11. Biovolume relativo das espécies descritoras (n=3) do fitoplâncton (A), epipélton (B) e epifítton (C) durante o período de estudo na região pelágica e litorânea (funda e rasa) no Lago das Ninféias.

3.2 Estudo experimental

3.2.1 Variáveis limnológicas

A adição e a interrupção dos nutrientes mudaram as condições limnológicas (Tabela 3). Durante o período de adição de nutrientes (3-15º dia), a concentração de nitrogênio total no tratamento NP foi maior e significativamente diferente do controle no 7º dia ($p < 0,001$). A concentração de fósforo total e ortofosfato no tratamento NP foram maiores e significativamente diferentes do que controle no 7º e 15º dia ($p < 0,01$). A concentração de nitrogênio inorgânico dissolvido foi maior e significativamente diferente do controle no 7º e 10º ($p < 0,03$). Após 20 dias de interrupção da adição de nutrientes, a concentração de NID no controle foi maior e significativamente diferente do tratamento NP ($p = 0,006$). A razão N:P no controle variou de 11,9 a 21,1 e no tratamento NP variou de 16,2 a 77,7 durante a adição de nutrientes. Após a interrupção do enriquecimento, detectou-se aumento da razão no controle (61,9) e diminuição no tratamento NP (11,2).

Tabela 3. Média e desvio padrão das variáveis limnológicas durante o período experimental. O asterisco (*) indica diferença significativa entre os tratamentos ($p > 0,05$).

Variáveis limnológicas	Enriquecimento							
	7d		10d		15d		Pós enriquecimento 35d	
	Controle	NP	Controle	NP	Controle	NP	Controle	NP
Alcalinidade (mEq L^{-1})	0.3	0.4	0.3	0.5*	0.3	0.5 $\pm$ 0.1*	0.3	0.5 $\pm$ 0.1*
CO ₂ livre (mg L^{-1})	4.1 $\pm$ 0.9	3.3 $\pm$ 0.4	4.5 $\pm$ 1.5	4.6 $\pm$ 0.8	9.6 $\pm$ 1.6	4.8 $\pm$ 1.1*	13.7 $\pm$ 4.3	8.4 $\pm$ 2.1*
Condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	50.3 $\pm$ 4.0	65.6 $\pm$ 10.6	55.7 $\pm$ 26.8	67.1 $\pm$ 12.6	49.3 $\pm$ 9.0	59.3 $\pm$ 2.7	48.4 $\pm$ 1.9	62.7 $\pm$ 4.2
Cobertura de macrófitas (%)	57 $\pm$ 15.7	66.1 $\pm$ 10.3	49.3 $\pm$ 15.7	57.0 $\pm$ 5.9	57.0 $\pm$ 13.7	57.0 $\pm$ 8.1	70.0 $\pm$ 17.0	79.1 $\pm$ 24.7
Fósforo total ($\mu\text{g L}^{-1}$)	17.8 $\pm$ 1.1	209.7 $\pm$ 92.4*	15.4 $\pm$ 2.9	68.8 $\pm$ 13.1	24.8 $\pm$ 2.3	117.3 $\pm$ 27.8*	18.7 $\pm$ 6.1	15.5 $\pm$ 3.1
Luz fundo (%)	2.7 $\pm$ 2.4	1.4 $\pm$ 1.1	0.3 $\pm$ 0.1	0.7 $\pm$ 0.2	0.8 $\pm$ 0.3	1.1 $\pm$ 0.2	0.6 $\pm$ 0.6	6.9 $\pm$ 10.7
Luz fundo ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	498.4 $\pm$ 434.9	257.2 $\pm$ 206.7	60.7 $\pm$ 16.6	130.5 $\pm$ 40.7	140.7 $\pm$ 61.6	203.9 $\pm$ 42.0	112.3 $\pm$ 109.5	1283.8 $\pm$ 1985.2
Luz superfície (%)	11.7 $\pm$ 7.6	6.7 $\pm$ 5.0	3.6 $\pm$ 2.0	3.8 $\pm$ 1.5	9.7 $\pm$ 1.1	12.3 $\pm$ 2.9	24.9 $\pm$ 6.4	32.2 $\pm$ 2.6
Luz superfície ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	2238.1 $\pm$ 1527.7	1272.8 $\pm$ 978.6	371.9	725.4 $\pm$ 305.8	1836.9 $\pm$ 172.5	2312.1 $\pm$ 477.3	4705.3 $\pm$ 1180.0	6076.3 $\pm$ 340.1
Material em suspensão (mg L^{-1})	2.2 $\pm$ 1.0	5.1 $\pm$ 1.1*	5.5 $\pm$ 0.8	6.6 $\pm$ 1.5	4.5 $\pm$ 1.3	8.8 $\pm$ 0.9*	4.9 $\pm$ 1.1	6.1 $\pm$ 1.1
Nitrogênio inorgânico dissolvido ($\mu\text{g L}^{-1}$)	9.0 $\pm$ 2.1	102.5 $\pm$ 83.7*	14.7 $\pm$ 2.4	129.2 $\pm$ 25.8*	28.4 $\pm$ 9.1	97.0 $\pm$ 16.3	136.6 $\pm$ 96.8	15.4 $\pm$ 13.0*
Nitrogênio total ($\mu\text{g L}^{-1}$)	366.6 $\pm$ 28.2	1009.8 $\pm$ 148.8*	139.1 $\pm$ 26.8	201.5 $\pm$ 4.9	396.0 $\pm$ 18.9	612.0 $\pm$ 276.9	758.4 $\pm$ 323.9	522.0 $\pm$ 88.7
Ortofosfato ($\mu\text{g L}^{-1}$)	1.7	7.7 $\pm$ 3.2*	1.7	3.7 $\pm$ 0.1	3.2 $\pm$ 0.8	13.3 $\pm$ 1.4*	4.3 $\pm$ 2.3	2.8 $\pm$ 1.8
Oxigênio dissolvido (mg L^{-1})	3.6 $\pm$ 0.1	3.8 $\pm$ 0.7	2.9 $\pm$ 0.5	2.5 $\pm$ 0.2	2.6 $\pm$ 1.1	4.5 $\pm$ 1.7	3.1 $\pm$ 1.5	2.5 $\pm$ 1.0
pH	6.9 $\pm$ 0.1	7.1 $\pm$ 0.1	6.9 $\pm$ 0.2	7.0 $\pm$ 0.2	6.6 $\pm$ 0.1	7.0 $\pm$ 0.1*	6.4 $\pm$ 0.1	6.8 $\pm$ 0.1*
Razão N:P	11.9 $\pm$ 2.7	33.9 $\pm$ 35.7	19.4 $\pm$ 3.2	77.7 $\pm$ 17.5*	21.1 $\pm$ 11.2	16.2 $\pm$ 3.6	61.9 $\pm$ 24.8	11.2 $\pm$ 2.2*
Silicato (mg L^{-1})	4.8 $\pm$ 0.1	4.1 $\pm$ 0.1*	4.2 $\pm$ 0.1	3.9 $\pm$ 0.2*	4.2 $\pm$ 0.1	3.6 $\pm$ 0.2*	3.7 $\pm$ 0.2	1.8 $\pm$ 0.1*

3.2.2. Comunidades algais

Considerando o período de enriquecimento contínuo (15 dias), o epipélton apresentou as maiores contribuições para a clorofila-a total em todos os tratamentos, mas não houve diferença significativa entre os tratamentos. Em relação ao controle, o fitoplâncton aumentou a contribuição para a clorofila-a total do tratamento NP no 7º e 15º dia ($p < 0,03$) e contribuiu com os maiores valores de densidade e biovolume total em todos os tratamentos. Contudo, não detectamos diferenças estatísticas. O epifítton contribuiu com a maior densidade total no controle no 10º e 15º dia ($p < 0,03$). Após 20 dias sem enriquecimento, a contribuição para a clorofila-a, densidade e biovolume total das comunidades algais não apresentaram diferença entre os tratamentos (Figura 12, tabela 4).

Comparando as comunidades algais no tratamento NP durante o enriquecimento e após o enriquecimento, verificou-se que o fitoplâncton apresentou a maior contribuição para a clorofila-a e densidade total no período com adição de nutrientes. Em oposição, o epipélton apresentou a maior contribuição para a clorofila-a e densidade total após a interrupção da adição de nutrientes (Figura 12, tabela 4).

Tabela 4. ANOVA 2-fatores com medidas repetidas da contribuição do fitoplâncton, epipélton e epifítton à clorofila-a, densidade e biovolume total nos diferentes tratamentos e períodos de enriquecimento. Valores em negrito indicam diferenças significativas.

			Clorofila-a		Densidade total		Biovolume total	
		GL	F	P	F	P	F	P
Fitoplâncton (%)	Tratamento	1	53.7	0.018	5.4	0.145	4.4	0.171
	Tempo	3	4.8	0.048	5.2	0.041	1.5	0.317
	Interação	3	2.6	0.145	0.6	0.665	2.6	0.146
Epipélton (%)	Tratamento	1	12.7	0.070	3.3	0.209	3.4	0.206
	Tempo	3	6.6	0.025	5.9	0.032	2.4	0.166
	Interação	3	2.1	0.201	0.5	0.684	1.8	0.248
Epifítton (%)	Tratamento	1	0.8	0.458	24.3	0.039	3.3	0.209
	Tempo	3	1.0	0.450	1.8	0.245	0.6	0.641
	Interação	3	1.8	0.254	1.1	0.427	0.7	0.576

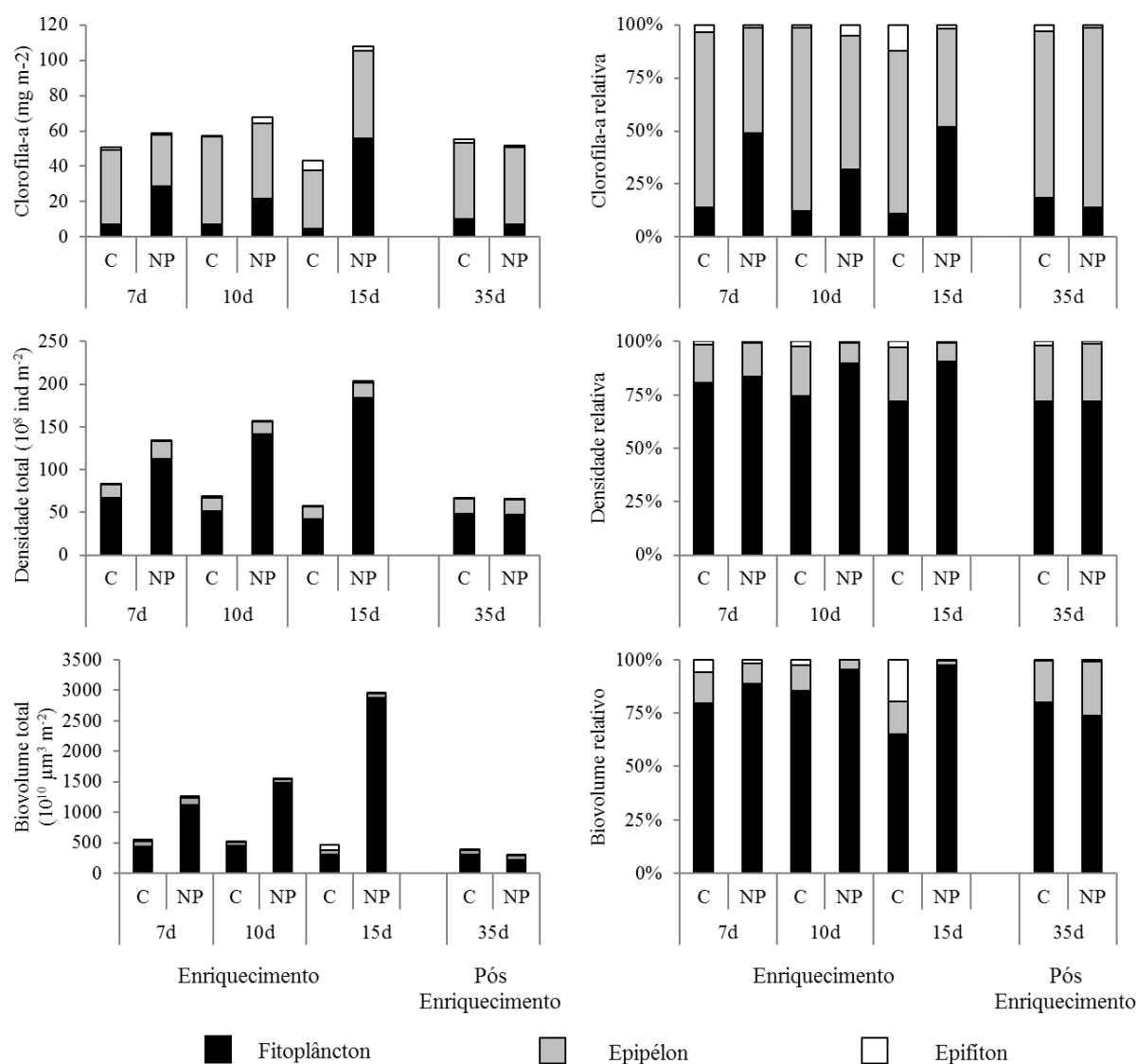


Figura 12. Variação dos valores médios (n=3) da clorofila-a, densidade e biovolume e contribuição para a clorofila-a, densidade e biovolume total do fitoplâncton, epipélton e epifítton nos diferentes tratamentos e períodos de enriquecimento. Abreviações: C – controle e NP – tratamento com adição de nutrientes.

4. Discussão

Os resultados encontrados no presente estudo mostraram que o ecossistema alternou fases limnológicas ao longo do ano, tendo estados de equilíbrio com uma comunidade algal dominante e, portanto, mais importante para o funcionamento do reservatório. Como reportada para a maioria dos ecossistemas tropicais (Felisberto & Rodrigues 2005, Fonseca e Bicudo

2011, Passarinho et al. 2013, Souza et al. 2015), a sazonalidade foi um fator determinante das condições limnológicas e da dinâmica das comunidades algais no reservatório. Contudo, as diferentes fases limnológicas, certamente, estão relacionadas com as características morfológicas e funcionais do ecossistema, que é um reservatório raso com extensa região litorânea e grande abundância de macrófitas, principalmente espécies de *Nymphaea* spp., que variam sazonalmente (Souza et al. 2015; Casartelli & Ferragut 2015). O reservatório estudado tem potencial para alternar estados limnológicos devido à variação sazonal das macrófitas e concentração de nutrientes e da extensa zona eufótica (atinge o sedimento), como observado em lagos rasos de ambientes temperados (Genkai-Kato et al 2012). Em reservatórios tropicais, trabalhos evidenciaram a ocorrência de fases limnológicas, as quais foram determinadas em função de pulsos de inundação e dos processos de estratificação e mistura associadas com a variação somente do fitoplâncton (Philips et al. 2007, Granado et al. 2009, Fonseca & Bicudo 2011, Perbiche-Neves et al 2011. A inclusão da comunidade epipélica evidenciou sua importância no funcionamento do ecossistema, em especial na região litorânea. As mudanças cíclicas das condições limnológicas e climáticas determinaram a alternância da dominância das comunidades algais no ecossistema. Dentro deste cenário, identificou-se quatro fases limnológicas no reservatório raso durante o período de estudo.

A primeira fase limnológica (**FASE 1:** janeiro a março) de mudanças abióticas e biológicas ocorreu no verão, tendo o fitoplâncton como a principal comunidade algal, a qual contribuiu em média com >43% para a clorofila-a, densidade e biovolume total do reservatório. Esta fase foi caracterizada pelas maiores temperaturas da água (média: 23,4°C), estratificação térmica e química (condutividade), elevada concentração média de NT (427 $\mu\text{g L}^{-1}$) e PT (26 $\mu\text{g L}^{-1}$), elevada cobertura de macrófita (em média 61,4%). Além disso, as condições climáticas no verão caracterizaram-se pelos maiores valores de temperatura e precipitação pluviométrica, o que aumenta o metabolismo e favorece o aporte de nutrientes alóctone no sistema (Cano et al 2008). Outros trabalhos na área de estudo, relataram elevados valores de clorofila-a e biomassa

do fitoplâncton no período chuvoso, especialmente nos meses mais quentes do ano (Bicudo et al. 2007; Fonseca & Bicudo et al. 2011; Gil-Gil et al. 2011; Pereira 2013). Apesar da maior densidade do zooplâncton ter ocorrido no verão, nenhum grande efeito da herbivoria sobre as comunidades algais foi detectado, o que pode ser explicado pelo diminuto tamanho da espécie dominante (M.C. Castilho, *dados não publicados*). O zooplâncton exerce menor pressão sobre a comunidade fitoplanctônica em ambientes tropicais (Scheffer & van Nes 2007). Portanto, a fase 1 representou um estado de equilíbrio dominado pelo fitoplâncton, a qual teve dominância dos dinoflagelados *Peridinium umbonatum* e *P. gatunense*, os quais foram beneficiados pela maior disponibilidade de nutrientes no reservatório.

A segunda fase limnológica (**Fase 2:** abril-junho) foi encontrada no outono e caracterizou-se principalmente pela senescência das macrófitas e pela redução da cobertura vegetal (21,4%). Apesar da elevada contribuição do fitoplâncton nesta fase, o epifíton foi especialmente favorecido, pois a senescência das macrófitas permitiu a maior penetração de luz no reservatório, e em termos de biovolume, o epifíton superou a contribuição do epipélton (Figura 10). A fase 2 foi considerada de transição, pois não houve comunidade algal dominante no reservatório, além disso as condições nutricionais foram intermediárias (média NT: 410 $\mu\text{g L}^{-1}$; 15 $\mu\text{g L}^{-1}$). Estudos reportaram a ocorrência de fases de transição entre estados de equilíbrio devido à instabilidade causada por eventos de chuva (Cano et al. 2008) e retirada de peixes planctívoros (Hobbs et al. 2012).

A terceira fase limnológica (**FASE 3:** julho-setembro) ocorreu no inverno (julho a setembro) e as algas epipélicas contribuíram com 78% da clorofila-a total e >75% da densidade e biovolume algal total na parte mais rasa da região litorânea. A fase 3 caracterizou-se por apresentar as menores temperaturas da água (média: 18,1°C), estratificação térmica e física pouco pronunciada, baixa concentração de nutrientes (NT e PT) e cobertura de macrófitas (27,9%) e, em termos climáticos, foram registrados as menores temperaturas e precipitação pluviométrica acumulada (37,3mm). Esta fase apresentou todas as características do estado seco

descrito para áreas alagáveis da América do Norte (Goldsbourough & Robinson, 1996). Em ambientes temperados, a maior contribuição do epipélton em condições de baixa concentração de nutrientes, maior penetração de luz e baixa abundância de macrófitas (Libouriussen & Jeppensen 2003; Cano et al. 2008; Genkai-Kato et al. 2012). O fitoplâncton apresentou as maiores contribuições para a densidade e biovolume algal total na região pelágica nesta fase, mas pouco contribuiu em termos de clorofila-a total. Durante a fase 3, o fitoplâncton apresentou dominância de *Mallomonas* spp., que possui cor dourada devido à fucoxantina (Wehr & Sheath 2003, Bellinger & Sigee 2010), que não é estimado pelo método da clorofila-a, logo a biomassa fotossintética pode estar subestimada.

A comunidade epipélica apresentou às maiores contribuições na região litorânea do reservatório, principalmente na região litorânea rasa. De acordo com o modelo proposto para áreas alagáveis por Goldsbourough & Robinson (1996), uma condição que caracteriza o estado dominado pelo epipélton é o baixo nível da coluna de água. Apesar do reservatório de estudo não ter mudado substancialmente o nível da água ao longo do período de estudo, nós observamos que a contribuição relativa do epipélton foi negativamente correlacionado com a profundidade ($r=-0,3$ $p<0,05$). Um trabalho de avaliação da biomassa epipélica em diferentes lagos, Vadeboncoeur et al. (2014) observaram que a biomassa algal diminuía em função da profundidade, a qual foi fator chave para organização das algas epipélicas, pois determina a intensidade da luz, disponibilidade de nutrientes e os regimes de perturbação. Portanto, a fase 3 indicou um estado de equilíbrio com dominância do epipélton, o qual teve elevada abundância de *Stauroneis phoenicenteron*, *Pinnularia viridis* e *Coelastrum cruciatum*. As condições de baixa disponibilidade de nutrientes na água e baixa cobertura de macrófitas favorecem as algas epipélicas, principalmente devido à maior penetração de luz.

A quarta fase (**FASE 4:** outubro-dezembro) de mudanças abióticas e biológicas no reservatório ocorreu na primavera e caracterizou-se, principalmente, pelo crescimento das macrófitas (63,8% cobertura). Dentro destas condições ambientais, o fitoplâncton apresentou a

maior contribuição em densidade (84,8%), enquanto o epipélon apresentou a maior contribuição em clorofila-a (63,5%). De modo geral, o fitoplâncton e o epipélon contribuíram de maneira semelhante em termos de clorofila-a e biovolume nesta fase. Portanto, esta fase foi considerada como transição, pois novamente não houve uma comunidade algal dominante. No entanto, difere da fase 2, pois a contribuição do epifíton é muito baixa e nesta fase observamos crescimento das macrófitas.

Os resultados mostraram que a contribuição das espécies descritoras variou sazonalmente em todas as comunidades algais e, que algumas espécies foram intimamente associadas às fases limnológicas. As algas flageladas apresentaram elevado biovolume em os habitats na fase 1 e fase 4 quando a cobertura de macrófitas foi bastante elevada no reservatório. Organismos flagelados são recorrentemente encontrados no reservatório, particularmente nos períodos de elevada cobertura de macrófitas (Fonseca & Bicudo 2010, 2011; Pellegrini e Ferragut 2012; Souza et al. 2015). Durante a fase 1 (dominância de fitoplâncton), *Coelastrum cruciatum* e *Stauroneis phoenicenteron* apresentaram elevados biovolume no epipélon e *Cosmarium margaritatum* e *Frustulia crassinervia* no epifíton da região litorânea. Estes táxons possuem adaptações para ambientes com baixa disponibilidade de luz, como a presença de pigmentos acessórios e elevada razão superfície:volume (Anning et al. 2000, Domozych & Domozych, 2007, Shi et al. 2015). Algas com elevado volume, *D. stelligera*, *Mallomonas* spp. e *P. umbonatum*, apresentaram elevada abundância no plâncton na fase 2 e 3, coincidindo com o período que houve mistura completa da coluna de água e maior profundidade da zona de mistura (Fonseca & Bicudo 2011). Portanto, a estrutura taxonômica das comunidades algais mudou com as fases limnológicas, mas manteve especificidade de cada habitat.

É importante ressaltar que a comunidade epifítica pouco contribuiu para a clorofila-a, densidade e biovolume total em condições naturais e experimentais, mesmo as macrófitas ocupando grande parte do lago e grande porção dos mesocosmos. As condições microambientais do substrato precisam ser favoráveis para que a comunidade epifítica se

desenvolva juntamente com as macrófitas (Burkholder 1996; Cattaneo et al. 1998; Santos et al. 2013). A arquitetura de *Nymphaea* spp. não é favorável para o desenvolvimento do perifíton, pois é um substrato pouco complexo quando comparado com a arquitetura de outras macrófitas (Thomaz et al. 2008) e, ainda, a presença de folhas grandes e flutuantes reduz o desenvolvimento do perifíton devido ao forte sombreamento (Pellegrini & Ferragut 2012, Souza et al. 2015).

Em condições naturais, a alternância das comunidades algais foi controlada principalmente pela variação sazonal na concentração de nutrientes. Este resultado foi corroborado pelo estudo experimental, no qual observou-se que a adição e a interrupção de nutrientes na água mudaram a contribuição das comunidades algais nos tratamentos. A clorofila-a e densidade total do fitoplâncton foram significativamente diferentes entre os tratamentos, indicando que o aumento da concentração de nutrientes teve efeito positivo sobre a concentração de clorofila-a e densidade das algas planctônicas. Estudos observacionais relataram o aumento da biomassa fitoplanctônica com o aumento da disponibilidade de nutrientes (Cano et al. 2008, Casco et al. 2009, Oliveira et al. 2010, Genkai-Kato et al. 2012, Olsen et al. 2015). O aumento artificial dos nutrientes reduziu a densidade de algas epifíticas, sendo observado diferença significativa entre os tratamentos. Os efeitos interativos entre a disponibilidade de luz e de nutrientes podem influenciar a habilidade do perifíton em assimilar e utilizar o N e P, o que poderia reduzir o desenvolvimento do perifíton (Liess et al. 2009).

Em resumo, dois estados de equilíbrio foram identificados, um dominado pelo fitoplâncton e outro dominado pelo epipélton durante o período de estudo. Evidenciou-se que a alternância das comunidades algais foi intimamente associada à variação sazonal das condições limnológicas, constituindo-se em fases limnológicas (Figura 13). Com base no estudo observacional e experimental, evidenciou-se que a variação na concentração de nutrientes promoveu a alternância das comunidades algais, tendo o enriquecimento natural e experimental favorecido o desenvolvimento do fitoplâncton em detrimento das algas epipélicas e epifíticas.

A variação da concentração de nutrientes e o regime de luz foram os principais fatores responsáveis pela alternância das comunidades algais no reservatório. Finalmente, conclui-se que o aumento na concentração de nutrientes pode ter fortes implicações sobre a dinâmica e alternância das algas planctônicas, epipélicas e epifíticas em lago raso tropical com elevada cobertura de macrófitas, onde há intensa inter-relação entre os autótrofos. O nosso trabalho destacou a importância do epipélon para o funcionamento dos reservatórios rasos tropicais, principalmente em condições de baixa disponibilidade de nutrientes.

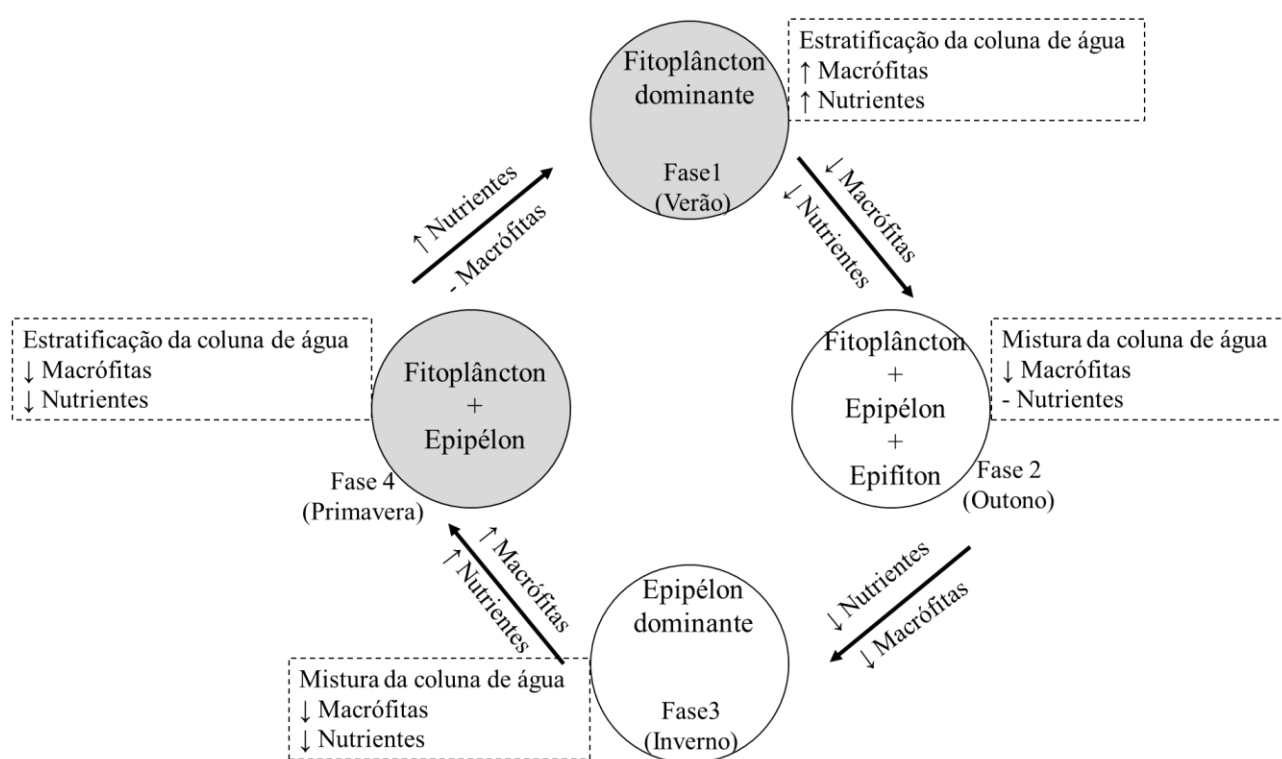


Figura 13. Alternância das comunidades algais no Lago das Ninfeias durante o período de estudo.

Dinâmica da estrutura taxonômica da comunidade de algas planctônicas, epifíticas e epipélicas em diferentes estados de equilíbrio

1. Introdução

Os lagos e reservatórios rasos sustentam elevada diversidade de comunidades algais, pois possuem características ideais para o desenvolvimento destas comunidades (Wetzel 2001). As algas têm grande importância para o funcionamento dos ecossistemas aquáticos, pois são importantes produtores primários (Vadeboncouer & Steinman 2002), ocupam a base da rede trófica (Goldsborough & Robinson 1996), participam na ciclagem de nutrientes (Dodds 2003) e contribuem com a biodiversidade aquática (Dudgeon et al 2006). Vários fatores ambientais podem influenciar a estrutura das comunidades algais, tais como a concentração de nutrientes (Huszar et al. 2006), estabilidade da coluna de água (Fonseca & Bicudo 2011), regime de luz (Vadeboncouer et al. 2014) e presença de macrófitas (O'Farrel et al. 2009; Casartelli & Ferragut 2015). O conhecimento dos mecanismos que agem sobre a estruturação das comunidades algais permite compreender melhor o funcionamento dos ecossistemas aquáticos.

Os lagos rasos alternam os estados de equilíbrio, dependendo das condições ambientais, abundância e dominância de macrófitas aquáticas ou fitoplâncton (Scheffer et al 1993). Estudos relatam grandes mudanças na estrutura das comunidades biológicas em função dos diferentes estados de equilíbrio, como as de peixes (Jeppesen et al. 2000), zooplâncton (Hobbs et al. 2012), macrófitas (Sayer et al. 2010) e fitoplâncton (Bicudo et al. 2007). Considerando os estados claros e turbidos em ambientes temperados, as comunidades de algas perifíticas exercem importante papel na manutenção de águas claras (Genkai-Kato et al. 2012), mas pouco se sabe

sobre a estrutura taxonômica destas comunidades em diferentes estados de equilíbrio. Inúmeros estudos abordaram a estrutura taxonômica do epifítion e epipélion (ex. Cano et al. 2012, 2016), mas poucos avaliaram as mudanças estruturais destas comunidades conjuntamente (Lane et al. 2003, Zheng & Stevenson 2006). Mudanças na composição e abundância das algas planctônicas e epipélicas em resposta à variação ambiental foram avaliadas em lagos de montanhas em região temperada (McMaster & Schindler 2005). Em ecossistema tropical, vários estudos avaliaram as estratégias adaptativas e a diversidade funcional do fitoplâncton (ex. Crossetti & Bicudo 2008, Longhi & Beisner 2010, Weithoff et al. 2015) e epifítion (Dunck et al. 2013). Apenas o trabalho de Casco et al. (2009) descreveu a dinâmica da estrutura do fitoplâncton e epipélion conjuntamente, no entanto, não avaliaram a estrutura taxonômica das algas epifíticas. A avaliação conjunta da dinâmica da estrutura taxonômica e composição de espécies das comunidades algais permite uma visão mais ampla do ecossistema, principalmente para o estabelecimento de metas de conservação e manejo mais confiáveis dos ecossistemas aquáticos e, ainda, pode contribuir para o maior conhecimento da biodiversidade.

Estudos que abordam o epipélion evidenciam a importância desta comunidade para a regulação dos nutrientes no sedimento (Hansson 1988), para a produtividade primária total do lago (Libouriussen e Jeppesen 2003), para estabilização do sedimento (Sand-Jensen & Borum 1991) e para a diversidade aquática (Hasler et al. 2008). A maioria dos estudos que avaliaram a estrutura taxonômica do epipélion foram realizados em ecossistemas temperados (Poulickova et al. 2008). Em ecossistema tropical, destaca-se os trabalhos realizados com diatomáceas do sedimento superficial (Fontana & Bicudo 2009, 2012, Faustino et al. 2016), mas inexistem trabalhos que avaliam todos os grupos de algas epipélicas. Portanto, há uma lacuna de conhecimento sobre o epipélion em ecossistemas aquáticos tropicais, particularmente no Brasil.

O presente trabalho visa analisar a variação sazonal e espacial da estrutura taxonômica das comunidades de algas planctônicas, epipélicas e epifíticas em reservatório raso tropical. As mudanças da estrutura taxonômica das comunidades algais foram associadas com as fases

limnológicas encontradas durante o período de estudo (Capítulo 1), visando identificar os fatores ambientais responsáveis pela maior variabilidade estrutural das comunidades. Nesse sentido, a primeira hipótese é que se o ecossistema apresenta diferentes fases limnológicas ao longo do ano, então a estrutura taxonômica das comunidades deve refletir tais condições ambientais. Especificamente, visamos identificar as espécies descritoras de cada comunidade algal e avaliar se as estratégias adaptativas refletem as fases limnológicas. A disponibilidade de nutrientes é comumente um fator determinante das mudanças estruturais nas comunidades algais (Havens et al. 1996, Kangur et al. 2003, DeNicola et al. 2006, Gottlieb et al. 2006), inclusive na área de estudo (Fermino et al 2011, Ferragut & Bicudo 2011). Nesse sentido, avaliamos experimentalmente o efeito da adição combinada de N e P sobre a estrutura taxonômica das comunidades algais. A hipótese testada no experimento foi que se a disponibilidade de nutrientes é um fator determinante da estrutura das comunidades algais, então o enriquecimento altera as espécies descritoras em todas as comunidades algais e as estratégias adaptativas devem refletir essa mudança estrutural.

2. Materiais e Métodos

2.1. Delineamento amostral, delineamento experimental e variáveis analisadas

O delineamento amostral, o procedimento de amostragem das comunidades algais e métodos para quantificação das algas encontra-se descritos no Capítulo 1 itens 2.1, 2.2, 2.4, 2.5, respectivamente.

2.2. Comunidades algais

Em ambos os estudos realizados (observacional e experimental), as algas foram classificadas em função da estratégia adaptativa em relação à forma de vida, mecanismo de aderência e presença ou ausência de mecanismos de mobilidade: colonial/cenobial (CC), colonial flagelado (CF), colonial não flagelado (CNF), filamentosa emaranhada (FE), filamentosa fixa (FF), filamentosa livre (FL), unicelular com disco mucilaginoso (UDM), unicelular flagelado (UF), unicelular imóvel (UI), unicelular mucilaginoso (UM) e unicelular móvel sem flagelo (UMSF). Os grupos morfológicos e espécies consideradas abundantes foram aqueles que contribuíram com 20% ou mais da densidade total.

A taxa de modificação da comunidade (índice das diferenças somadas) foi calculada para medir quantitativamente as mudanças na composição e abundância de espécies ao longo da escala temporal (Reynolds 1997). O cálculo foi realizado entre densidade média das algas ($n=3$) de cada região em amostras cronologicamente contínuas e próximas.

$$DS = \sum_i \frac{\{[ni_{t1} / N_{t1}] - [ni_{t2} / N_{t2}]\}}{(t_2 - t_1)}$$

onde: $ni(t)$ = densidade da espécie i ; $N(t)$ = densidade da comunidade; $t_2 - t_1$ = intervalo de tempo

2.3. Tratamento estatístico

Os dados limnológicos foram analisados conjuntamente através da Análise dos Componentes Principais (PCA) a partir de matriz de covariância e dos dados transformados por $\log(x + 1)$, o teste de randomização foi executado (9999 randomizações) para escolher a dimensão para interpretação da PCA.

A análise permutacional de variância multivariada (PERMANOVA 2-fatores) foi aplicada para as estratégias adaptativas das comunidades algais e densidade das espécies descritoras ($\geq 20\%$ da densidade total da amostra) para analisar o efeito da sazonalidade e do espaço. Esta análise foi executada usando dados logaritimizados, $\log(x+1)$, similaridade de Bray-Curtis e 9999 permutações no programa Past 3.14 (Hammer et al. 2001).

A análise de redundância (RDA) foi selecionada para avaliar a relação entre os dados abióticos e biológicos, pois a análise de correspondência canônica (DCA) apresentou gradiente de comprimento curto para todas as comunidades algais, indicando que a relação da densidade algal com o gradiente ambiental apresentou resposta linear (Birks 2010). A matriz ambiental da RDA de todas as comunidades algais foram executadas com seis variáveis (concentração de CO_2 livre, N-NH_4 , N-NO_3 , PDT, profundidade, radiação subaquática), as quais foram selecionadas em função do grau de importância na ordenação das unidades amostrais pela PCA, exceto a profundidade, a qual foi selecionada com base na literatura (Vadeboncouer et al. 2014, Cano et al. 2016). As espécies que contribuíram com $\geq 1\%$ da densidade total da amostra foram usadas para elaborar a matriz de espécies. Os dados abióticos e biológicos foram transformados usando $\log x+1$. O teste de randomização foi executado e consideramos eixos interpretáveis aqueles com $p < 0,05$. As análises multivariadas foram feitas no programa PC-ORD 6.0 (McCune & Mefford 2011).

A análise permutacional de variância multivariada (PERMANOVA 2-fatores) foi aplicada para as estratégias adaptativas e espécies descritoras ($\geq 20\%$ da densidade total da amostra) para analisar o efeito do tratamento e do tempo. Esta análise foi executada usando dados relativizados, $(n \cdot 100) / \text{densidade total}$, similaridade de Bray-Curtis e 9999 permutações no programa Past 3.14 (Hammer et al. 2001).

3. Resultados

3.1. Estudo Observacional

3.1.1 Variáveis limnológicas

A PCA foi executada com 14 variáveis limnológicas. O eixo 1 e 2 da PCA explicou 65,3% da variabilidade total dos dados (Figura 1). De acordo com o teste de randomização, ambos os eixos são interpretáveis ($p < 0,05$). As unidades amostrais da primavera foram ordenadas no lado positivo do eixo 1 e estiveram correlacionadas com os maiores valores de PDT ($r > 0,55$), enquanto no lado negativo deste eixo, as unidades do verão, outono e inverno correlacionadas com os maiores valores de amônio e nitrato ($r > -0,85$). Apenas as unidades amostrais da primavera e outono foram ordenadas no eixo 2, no lado positivo deste eixo, as unidades amostrais do final da primavera apresentaram correlação com os maiores valores de radiação subaquática e RTR ($r > 0,65$). As unidades amostrais do final do outono apresentaram correlação com os maiores valores de CO_2 livre ($r > 0,55$). No lado negativo do eixo 2, as unidades amostrais do começo da primavera apresentaram correlação com os maiores valores de pH ($r > -0,6$), enquanto as unidades do começo do outono apresentaram correlação com as maiores profundidades da zona de mistura ($r > -0,2$).

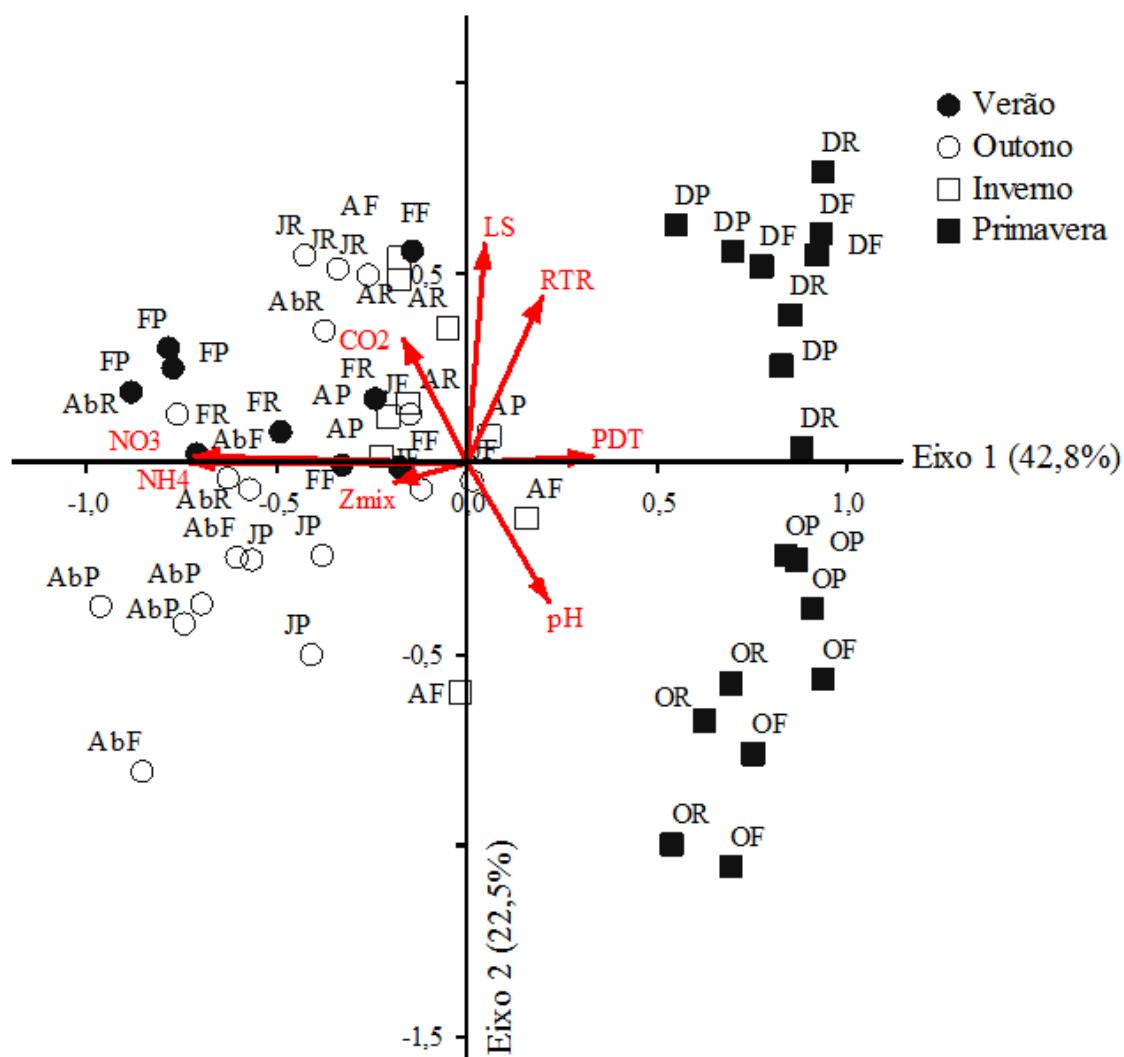


Figura 1. PCA das variáveis limnológicas nas estações amostrais nos meses estudados. Abreviações: Unidades amostrais: Primeira letra refere-se ao mês (F-fevereiro, Ab-abril, J-junho, A-agosto, O-outubro e D-dezembro) e segunda letra a região amostrada (P-pelágica, F-litorânea funda e R-litorânea rasa); Vetores: CO₂-CO₂ livre; LS-radiação subaquática; NH₄-amônio; NO₃-nitrato; PDT-fósforo total dissolvido; pH-pH; RTR-resistência térmica relativa e Zmix-profundidade da zona de mistura.

3.1.2 Comunidades algais

3.1.2.1. Estratégias adaptativas

Fitoplâncton (Figura 2A): O fitoplâncton apresentou elevada densidade de algas unicelulares flageladas na região pelágica e litorânea no período de estudo (27% a 93%), exceto pelo aumento da abundância de unicelulares não-flageladas no começo do outono na pelágica (67%) e litorânea funda (66%).

Epipélton (Figura 2B): O epipélton apresentou elevada densidade de algas unicelulares flageladas no lago, mas a dominância ocorreu somente na região pelágica. Na região pelágica, verificou-se o aumento da abundância de unicelulares não-flageladas no começo do outono (31%) no começo da primavera (23%). Na região litorânea funda, unicelulares não-flageladas (21% a 35%) aumentaram em abundância no final do outono e na primavera. Na região litorânea rasa, houve dominância de algas coloniais não flageladas no inverno (73%) e aumento das filamentosas emaranhadas no começo do outono (20%).

Epifítton (Figura 2C): Observou-se a elevada riqueza de formas no epifítton no litoral durante o período de estudo. Na parte funda, verificou-se aumento da abundância de unicelulares mucilaginosas no verão (49%) e começo da primavera (23%) e de unicelulares móveis sem flagelo no outono e inverno (34% a 47%), unicelulares com disco mucilaginoso (29%) no inverno e de unicelulares flageladas na primavera (54%). Na parte rasa, as algas unicelulares flageladas foram as mais abundantes no verão, inverno e primavera (38% a 61%) e algas unicelulares móveis sem flagelo foram dominantes no outono (>54%) e abundantes no verão e inverno (27%).

A PERMANOVA 2-fatores mostrou que a densidade das estratégias adaptativas do fitoplâncton, epipélton e epifítton apresentaram diferença significativa entre as estações do ano ($p < 0,004$). Em relação ao espaço, a densidade das estratégias adaptativas foi significativamente

diferente somente no fitoplâncton e epipélton ($p=0,0001$). Constatou-se interação significativa entre o fator tempo e espaço apenas no epipélton e epifítton ($p<0,041$).

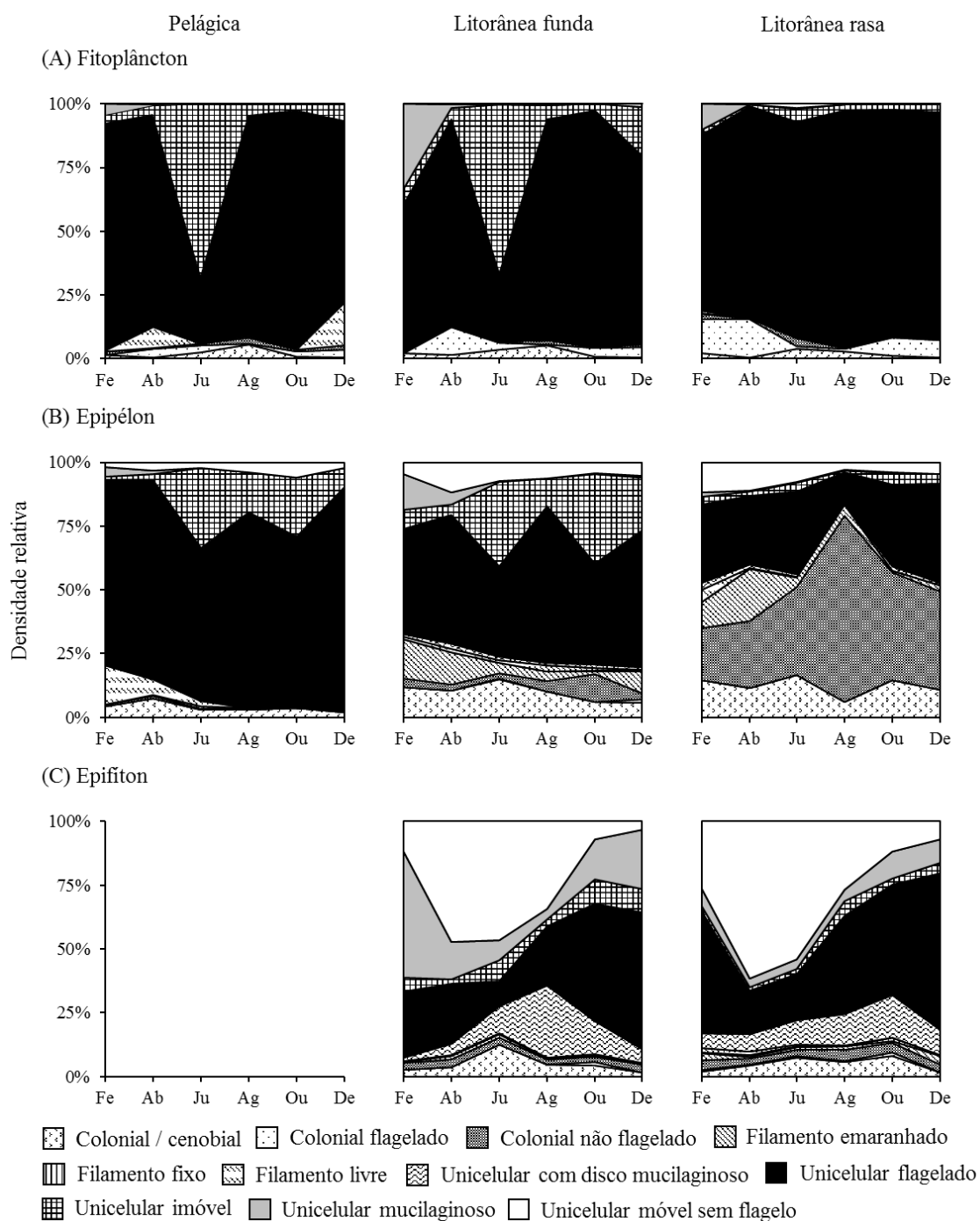


Figura 2. Densidade relativa das estratégias adaptativas do fitoplâncton, epipélton e epifítton ($n=3$) durante o período de estudo na região pelágica e litorânea (funda e rasa) no Lago das Ninfas.

3.1.2.2. Espécies descritoras

Fitoplâncton (Figura 3A): *Chromulina elegans* teve elevada abundância durante todo o período de estudo em todas as regiões amostradas (15% a 63%), principalmente no final da primavera. *Cosmarium minutum* foi abundante no verão na litorânea funda (23%), *Discostella stelligera* dominou a densidade algal no final do outono na pelágica e litorânea funda (64%), *Mallomonas* spp. apresentou elevada densidade no começo do outono na litorânea funda e rasa (25% e 42%) e no inverno na pelágica e litorânea funda (61% e 38%) e *Pseudokephyrion hypermaculatum* foi abundante no começo da primavera na pelágica e litorânea funda (41% e 50%).

Epipélon (Figura 3B): *C. elegans* teve elevada abundância durante todo o ano em todas as regiões amostradas, sendo dominante do outono até a primavera na pelágica e no inverno e no final da primavera na litorânea funda (51% a 81%). *D. stelligera* foi abundante no fim do outono e começo da primavera nas regiões pelágica e litorânea funda (22% a 34%). Na região litorânea rasa, *Geitlerinema unigranulatum* apresentou elevada densidade no começo do outono (20%), *Aphanocapsa grevillei* foi abundante no outono e na primavera (25% a 37%) e *Coccomyxa* sp. e *Coenochloris* sp. foram abundantes no inverno (34% e 31%).

Epipélon (Figura 3C): *C. elegans* foi abundante no verão, começo do outono e começo da primavera na região litorânea funda e no verão e inverno e começo da primavera na parte mais rasa (20% a 39%), sendo dominante no final da primavera em ambas as partes da região litorânea (>50%), *Frustulia crassinervia* foi abundante no outono na litorânea funda e rasa (22% a 43%), *Brachysira vítrea* foi representativa no final do outono na litorânea rasa (28%), *Eunotia sudetica* foi a mais abundante no inverno na região litorânea funda (20%).

A PERMANOVA 2-fatores mostrou que a densidade das algas descritoras do fitoplâncton apresentou diferença significativa entre as estações do ano ($p=0,0001$), o epipélon

apresentou diferença significativa entre as regiões amostradas ($p=0,0001$) e o epifíton apresentou diferença significativa entre as estações do ano e regiões amostradas ($p<0,004$).

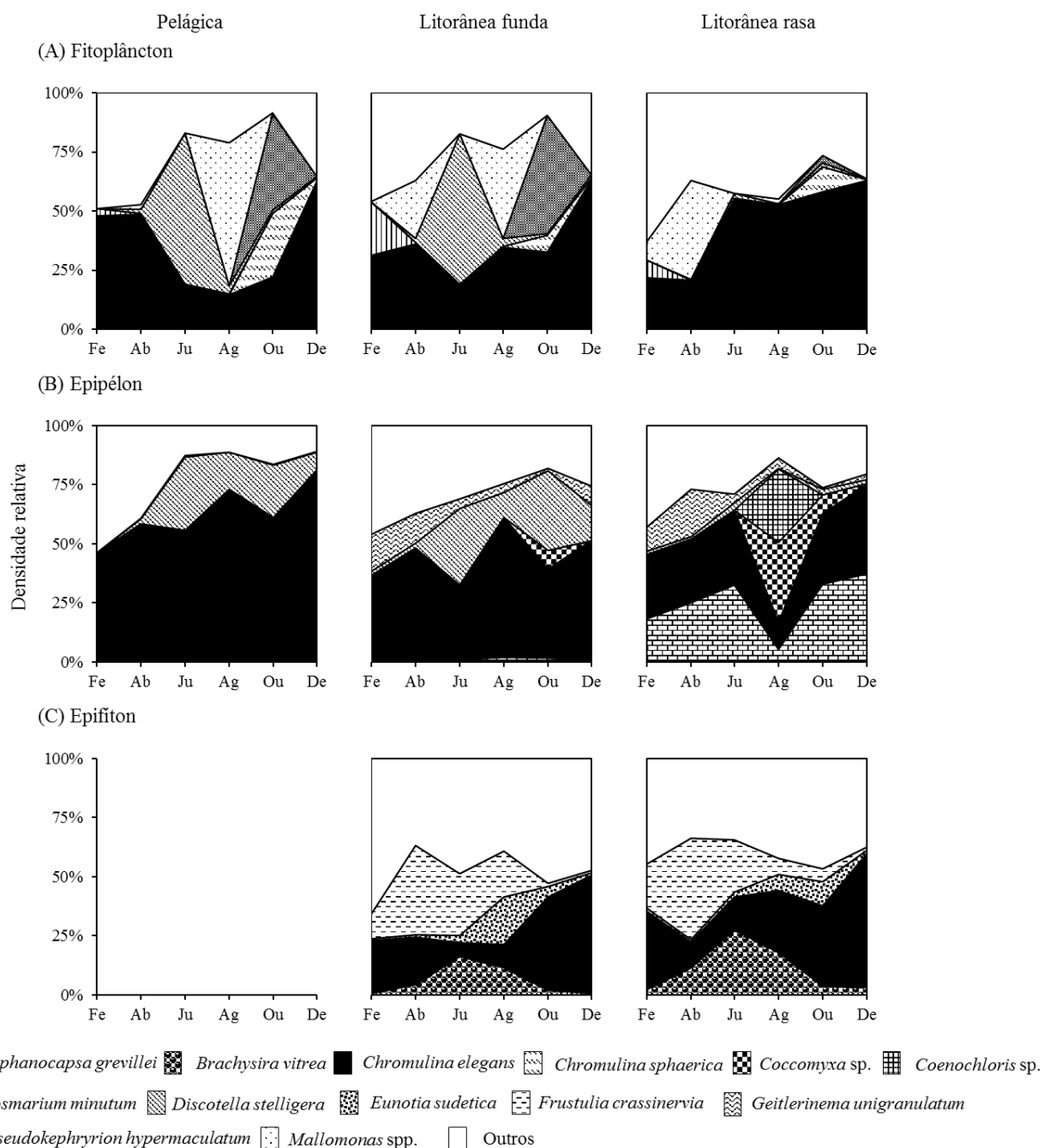


Figura 3. Densidade relativa das espécies descritoras ($n=3$) durante o período de estudo na região pelágica e litorânea (funda e rasa) no Lago das Ninfas.

3.1.2.3. Análise de redundância das comunidades algais

Fitoplâncton – A RDA da comunidade fitoplanctônica foi executada com 37 espécies e 6 variáveis ambientais (Figura 4). Os autovalores do eixo 1 (4,96) e 2 (2,83) explicaram 21,1% da variabilidade total dos dados. A alta correlação espécie-ambiente para o eixo 1 (0,877) e 2 (0,830) indicou forte relação entre distribuição de espécies e variáveis ambientais. O teste de randomização mostrou que ambos os eixos são interpretáveis ($p=0,001$). As unidades amostrais foram ordenadas primariamente em função da sazonalidade. As unidades amostrais do começo da primavera foram ordenadas no lado positivo do eixo 1 e foram mais correlacionadas com a alta concentração de PDT ($r>0,2$) e elevada densidade de *Chromulina sphaerica*, *Pseudokephyrion hypermaculatum* e *Dinobryon* sp1 ($r>0,55$). As unidades amostrais do verão e do começo do outono foram ordenadas no lado negativo do eixo 1 e foram correlacionadas com altos valores de NH_4 , NO_3 e CO_2 ($r>0,6$) e com as maiores densidades de *Chlamydomonas planctogloea* ($r=-0,7$). As unidades amostrais do final da primavera foram ordenadas no lado positivo do eixo 2 e apresentaram correlação com altos valores de PDT ($r>0,6$) e com as maiores densidades de *D. sertularia* ($r>0,8$). As unidades amostrais do fim do outono e inverno foram ordenadas no lado negativo do eixo 2 e estiveram correlacionadas com as maiores concentrações de NO_3 ($r>-0,5$) e com as maiores densidades de *Tetraedron minimum* ($r>-0,35$).

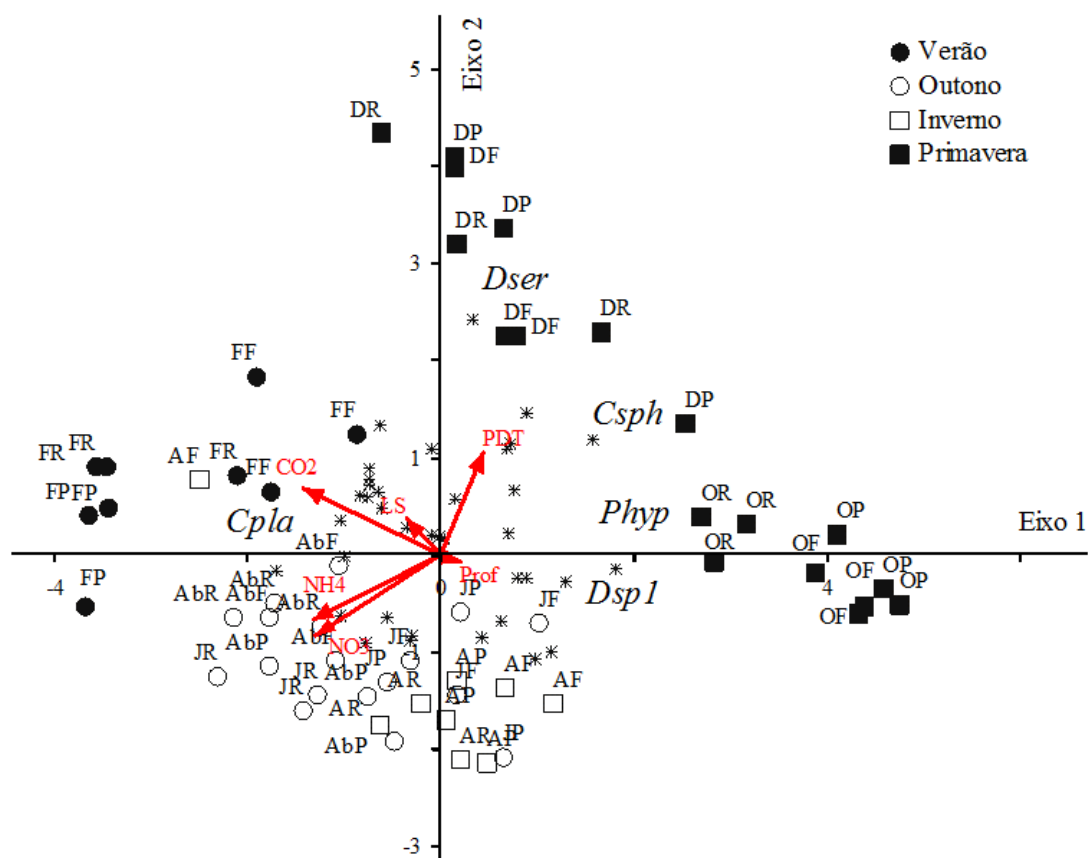


Figura 4. “Bitplot” da RDA da comunidade fitoplanctônica nas estações amostrais nos meses de estudo. Abreviações: Unidades amostrais: Primeira letra refere-se ao mês (F-fevereiro, Ab-abril, J-junho, A-agosto, O-outubro e D-dezembro) e segunda letra a região amostrada (P-pelágica, F-litorânea funda e R-litorânea rasa); Vetores: CO₂-CO₂ livre; LS-radiação subaquática; NH₄-amônio; NO₃-nitrato; PDT-fósforo total dissolvido. Correlação das espécies com os eixos 1 e 2 e seus respectivos códigos encontram-se na tabela 1.

Epipélon – Executamos a RDA para a comunidade epipélica com 45 espécies e 6 variáveis ambientais (Figura 5). Os autovalores do eixo 1 (4,95) e 2 (3,61) explicaram 19,0% da variabilidade total dos dados. A correlação espécie-ambiente para o eixo 1 (0,877) e 2 (0,739) indicou elevada relação entre distribuição de espécies e variáveis ambientais. O teste de randomização mostrou que ambos os eixos são interpretáveis ($p = 0,001$). No eixo 1, as unidades amostrais foram ordenadas em função da profundidade. As unidades amostrais da

região pelágica foram ordenadas no lado positivo do eixo 1 e apresentaram elevada correlação com as maiores profundidades ($r>0,8$) e maior densidade de *Trachelomonas volvocina* ($r>0,3$). As unidades amostrais da região litorânea (funda e rasa) foram ordenadas no lado negativo do eixo 1 e apresentaram elevada correlação com as maiores densidades de *A. grevillei*, *Scenedesmus ecornis*, *A. elachista*, *Pinnularia gibba*, *G. unigranulatum*, *F. crassinervia* e *Nitzschia palea* ($r=-0,5$). No eixo 2, as unidades amostrais foram ordenadas em função da sazonalidade, sendo que as unidades amostrais do inverno e primavera foram ordenadas no lado negativo e correlacionadas com radiação subaquática ($r>0,15$) e com as maiores densidades de *D. stelligera* ($r>0,4$). As unidades amostrais do verão e outono foram ordenadas no lado negativo do eixo 2 e estiveram correlacionadas com altos valores de amônio, CO₂ livre ($r>-0,5$) e com as maiores densidades de *Staurastrum tetracerum* ($r>-0,55$).

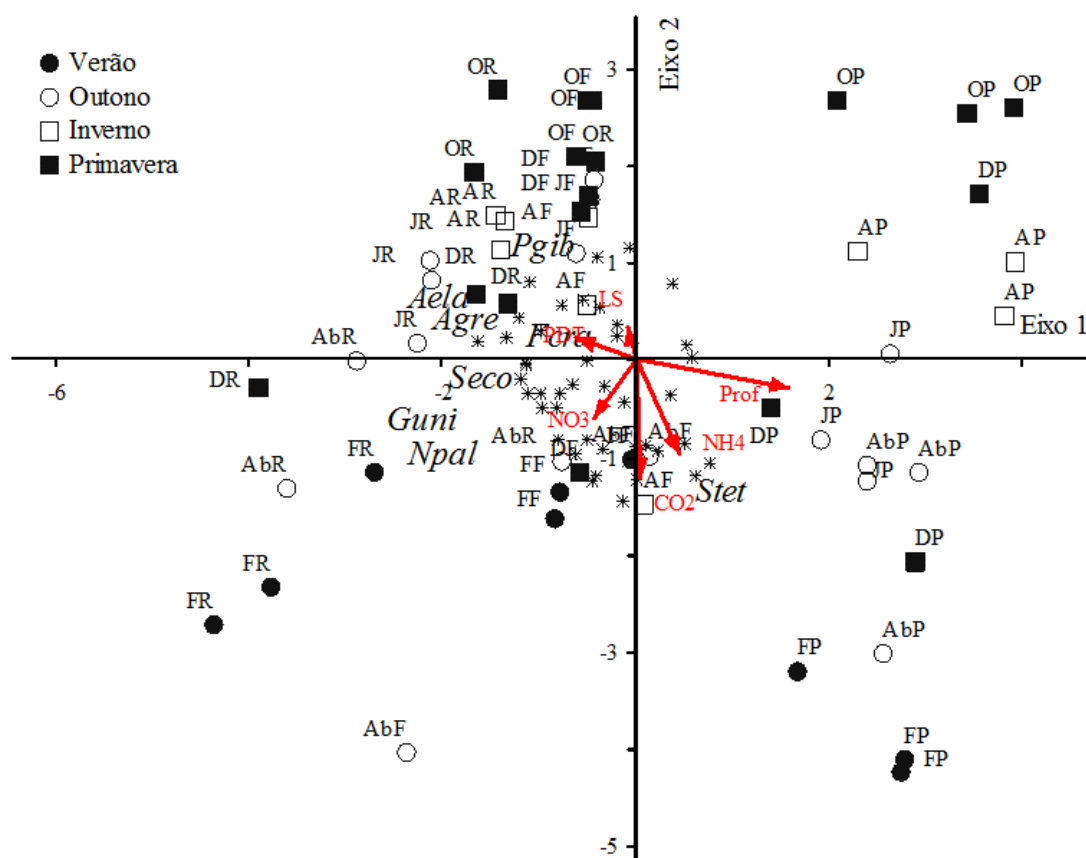


Figura 5. “Bitplot” da RDA da comunidade de algas epipéllicas nas estações amostrais nos meses de estudo. Abreviações: Unidades amostrais: Primeira letra refere-se ao mês (F-fevereiro, Ab-abril, J-junho, A-agosto, O-outubro e D-dezembro) e segunda letra a região amostrada (P-pelágica, F-litorânea funda e R-litorânea rasa); Vetores: CO₂-CO₂ livre; LS-radiação subaquática; NH₄-amônio; NO₃-nitrato; PDT-fósforo total dissolvido. Correlação das espécies com os eixos 1 e 2 e seus respectivos códigos encontram-se na tabela 1.

Epifíton – Executamos a RDA para a comunidade epifítica com 43 espécies e 6 variáveis ambientais (Figura 6). Os autovalores do eixo 1 (7,16) e 2 (2,43) explicaram 22,3% da variabilidade total dos dados. A alta correlação espécie-ambiente para o eixo 1 (0,932) e 2 (0,780) indicou uma forte relação entre distribuição de espécies e variáveis ambientais. O teste de randomização de Monte Carlo mostrou que ambos os eixos são interpretáveis ($p = 0,001$). As unidades amostrais da primavera foram ordenadas no lado positivo do eixo 1 e estiveram

mais correlacionadas com as maiores concentrações de PDT ($r < 0,65$) e com as elevadas densidades de *Monoraphidium contortum* ($r = 0,6$). As unidades amostrais do outono e inverno foram ordenadas no lado negativo do eixo 1 e apresentaram correlação com as maiores concentrações de NH_4 e NO_3 ($r > -0,6$) e com a alta densidade de *Achnantidium catenatum*, *Brachysira vítrea*, *Chlamydomonas planctogloea*, *Cosmarium margaritatum*, *Desmodesmus armatus*, *Discostella stelligera*, *Eutetramorus fotti*, *Geitlerinema unigranulatum*, *Navicula cryptotenela*, *Scenedesmus acutus*, *S. ecornis* e *Trachelomonas volvocina* ($r > -0,5$). As unidades amostrais do verão na região litorânea funda foram ordenadas no lado positivo do eixo 2 e estiveram correlacionadas com as maiores profundidades ($r = 0,5$) e com as maiores densidades de *Cosmarium blyttii* e *S. tetracerum* ($r > 0,5$). As unidades amostrais do verão na região litorânea rasa foram ordenadas no lado negativo do eixo 2 apresentando correlação com PDT e NH_4 ($r > -0,2$) e com as maiores densidades de *Mougeotia* spp. ($r > -0,48$). As unidades amostrais foram ordenadas em função da sazonalidade no eixo 1 e em função do espaço no eixo 2.

Figura 6. “Bitplot” da RDA da comunidade de algas epifíticas nas duas estações amostradas durante o período de estudo. Abreviações: Unidades amostrais: Primeira letra refere-se ao mês (F-fevereiro, Ab-abril, J-junho, A-agosto, O-outubro e D-dezembro) e segunda letra a região amostrada (P-pelágica, F-litorânea funda e R-litorânea rasa); Vetores: CO₂-CO₂ livre; LS- radiação subaquática; NH₄-amônio; NO₃-nitrato; PDT-fósforo total dissolvido. Correlação das espécies com os eixos 1 e 2 e seus respectivos códigos encontram-se na tabela 1.

Tabela 1. Correlação de Pearson da densidade das algas planctônicas, epipélicas e epifíticas (r) com os eixos 1 e 2 da RDA e seus respectivos códigos.

Táxons	Códigos	Fitoplâncton		Epipélton		Epifítton	
		Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2
<i>Achnantheidium catenatum</i>	Acat	-0.333	0.193	-	-	-0.611	0.185
<i>Aphanocaspsa elachista</i>	Aela	-0.041	0.066	-0.596	0.228	-0.104	0.247
<i>Aphanocaspsa grevillei</i>	Agre	-	-	-0.726	0.068	-	-
<i>Bachysira vitrea</i>	Bvit	-	-	-0.440	0.110	-0.661	-0.217
<i>Chlamydomonas planctogloea</i>	Cpla	-0.744	-0.057	-0.230	-0.316	-0.575	-0.062
<i>Chromulina sphaerica</i>	Csph	0.689	0.392	-	-	-	-
<i>Cosmarium blyttii</i>	Cbly	-	-	-	-	-0.004	0.513
<i>Cosmarium margaritatum</i>	Cmar	0.312	-0.057	-0.206	-0.476	-0.534	0.098
<i>Desmodesmus armatus</i>	Darm	-	-	-0.499	-0.134	-0.654	-0.100
<i>Dinobryon sertularia</i>	Dser	0.143	0.802	-	-	-	-
<i>Dinobryon sp1</i>	Dsp1	0.569	-0.092	-	-	-	-
<i>Discostella stelligera</i>	Dste	0.499	-0.327	-0.029	0.434	-0.651	0.349
<i>Eutetramorus fottii</i>	Efot	-	-	-	-	-0.576	0.025
<i>Frustulia crassinervia</i>	Fcra	-	-	-0.511	-0.016	-0.485	-0.134
<i>Geitlerinema unigranulatum</i>	Guni	-	-	-0.529	-0.074	-0.544	-0.065
<i>Monoraphidium contortum</i>	Mcon	-0.321	0.291	-0.445	-0.130	0.598	0.128
<i>Mougeotia spp.</i>	Mou	-	-	-	-	0.026	-0.482
<i>Navicula cryptotenella</i>	Ncry	-	-	-0.350	-0.130	-0.696	-0.177
<i>Nitzschia palea</i>	Npal	-	-	-0.506	-0.020	-	-
<i>Pinnularia gibba</i>	Pgib	-	-	-0.545	0.164	-	-
<i>Pseudokephyrion hypermaculatum</i>	Phyp	0.791	-0.048	-	-	-	-
<i>Scenedesmus acutus</i>	Sacu	-	-	-0.372	-0.189	-0.609	0.348
<i>Scenedesmus ecornis</i>	Seco	-0.243	-0.215	-0.602	0.085	-0.585	-0.118
<i>Staurastrum tetracerum</i>	Stet	-0.274	0.439	-0.062	-0.555	0.284	0.537
<i>Tetraedron minimum</i>	Tmin	0.429	-0.351	-	-	-	-
<i>Trachelomonas volvocina</i>	Tvol	0.064	0.189	0.336	-0.404	-0.700	-0.171

3.1.2.4. Taxa de modificação da comunidade

As maiores taxas de modificação do fitoplâncton foram observadas na região pelágica do outono em diante (0,020 a 0,027 ind m⁻² dia⁻¹). No epipélton, as maiores taxas de modificação foram observadas na litorânea rasa do outono para o inverno e do inverno para primavera (0,023 e 0,021 ind m⁻² dia⁻¹). No epifítton, as maiores taxas de modificação foram verificadas na litorânea funda do inverno para a primavera (0,020 ind m⁻² dia⁻¹). O fitoplâncton foi a comunidade algal que apresentou as maiores taxas de modificação (Figura 7).

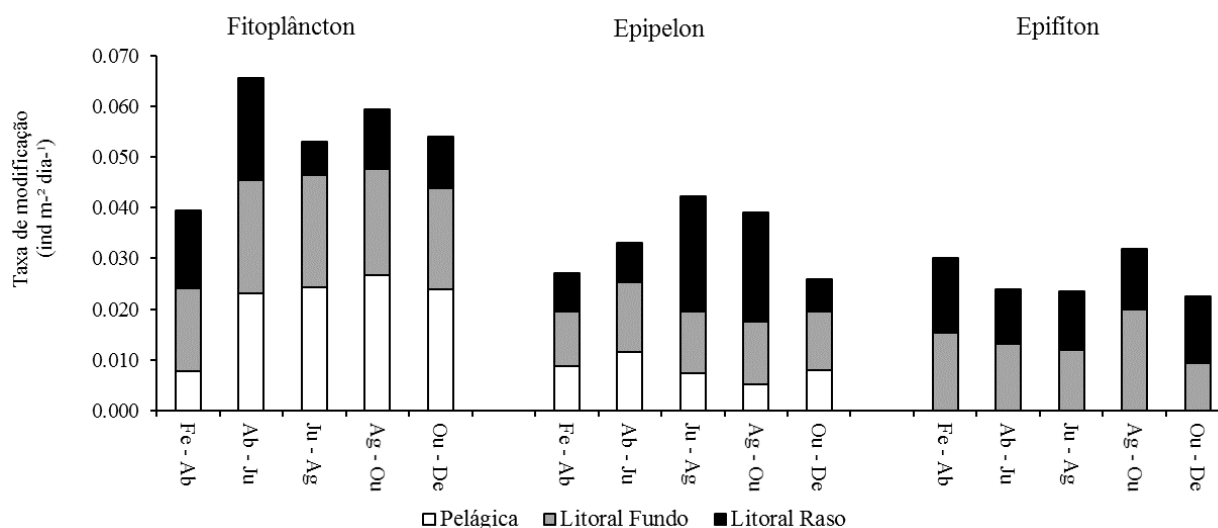


Figura 7. Taxa de modificação média ($n=3$; D_p) da comunidade de algas planctônicas, epipéllicas e epifíticas na região pelágica e litorânea (funda e rasa) durante o período de estudo no Lago das Ninfas.

3.2. Estudo experimental

3.2.1 Estratégias adaptativas

As algas unicelulares flageladas apresentaram as maiores densidades relativas no fitoplâncton, epipelon e epifiton no controle durante todo o período experimental (Fitoplâncton: 56% a 84%; Epipelon: 47% a 57%; Epifiton: 57% a 78%). No tratamento NP, durante a adição de nutrientes, as coloniais flageladas contribuíram com 67% a 72% para a densidade total no fitoplâncton. As coloniais não flageladas apresentaram as maiores densidades no 7º e 10º dia (50% e 40%) e as unicelulares flageladas no 15º dia (44%) no epipelon. As unicelulares flageladas dominaram a densidade de algas epifíticas neste período (76% a 88%). Após a interrupção da adição de nutrientes no NP, as unicelulares flageladas voltaram a ser a estratégia adaptativa mais representativa em todas as comunidades algais (Fitoplâncton: 55%; Epipelon: 44%; Epifiton: 76%) (Figura 8).

A PERMANOVA 2-fatores mostrou que a contribuição das estratégias adaptativas do fitoplâncton, epipélon e epifíton apresentaram diferença significativa entre os tratamentos ($p < 0,02$). Em relação ao tempo, apenas a contribuição das estratégias adaptativas do fitoplâncton apresentou diferença significativa ($p = 0,003$).

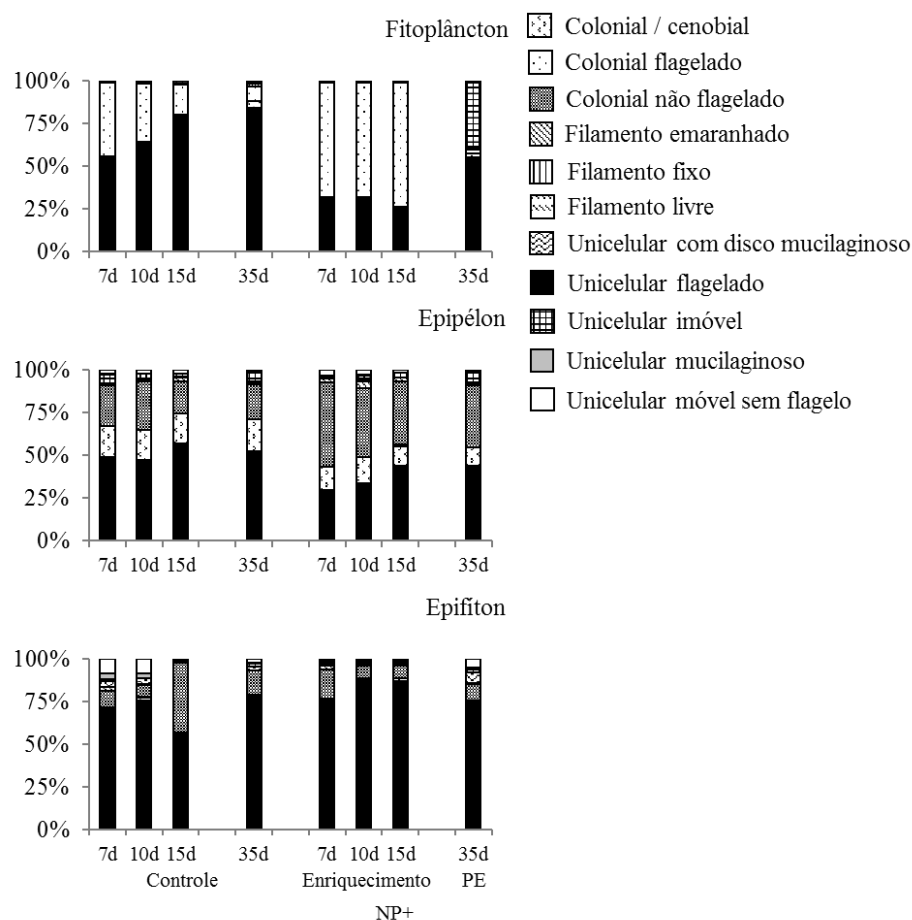


Figura 8. Densidade relativa das estratégias adaptativas do fitoplâncton, epipélon e epifítion ($n=3$) no controle e tratamento NP durante o período de adição de nutrientes (7º, 10º e 15º dia) e após a interrupção da adição de nutrientes (35º dia).

3.2.2. Densidade das espécies descritoras

C. elegans foi a espécie com maior densidade relativas no fitoplâncton, epipélon e epifítion no controle durante todo o período experimental (Fitoplâncton: 45% a 57%; Epipélon: 45% a 55%; Epifítion: 51% a 69%). Durante o período de adição de nutrientes no NP, *Synura*

spp. foi a espécie com maior densidade algal no fitoplâncton (45% a 71%). No epipélon, *Aphanocapsa grevillei* apresentou elevada densidade no 7º e 10º dia (45% e 38%, respectivamente) e *C. elegans* no 15º dia (41%). No epifítton, *C. elegans* contribuiu com 69% a 74% da densidade total. Após a interrupção da adição de nutrientes no NP, *C. elegans* voltou a ser a espécie com maior densidade algal em todas as comunidades algais (Fitoplâncton: 47%; Epipélon: 43%; Epifítton: 70%) (Figura 9).

A PERMANOVA 2-fatores mostrou que a contribuição das espécies descritoras do fitoplâncton, epipélon e epifítton apresentaram diferença significativa entre os tratamentos ($p < 0,05$). Em relação ao tempo, apenas a contribuição das espécies descritoras do fitoplâncton apresentou diferença significativa ($p = 0,0003$).

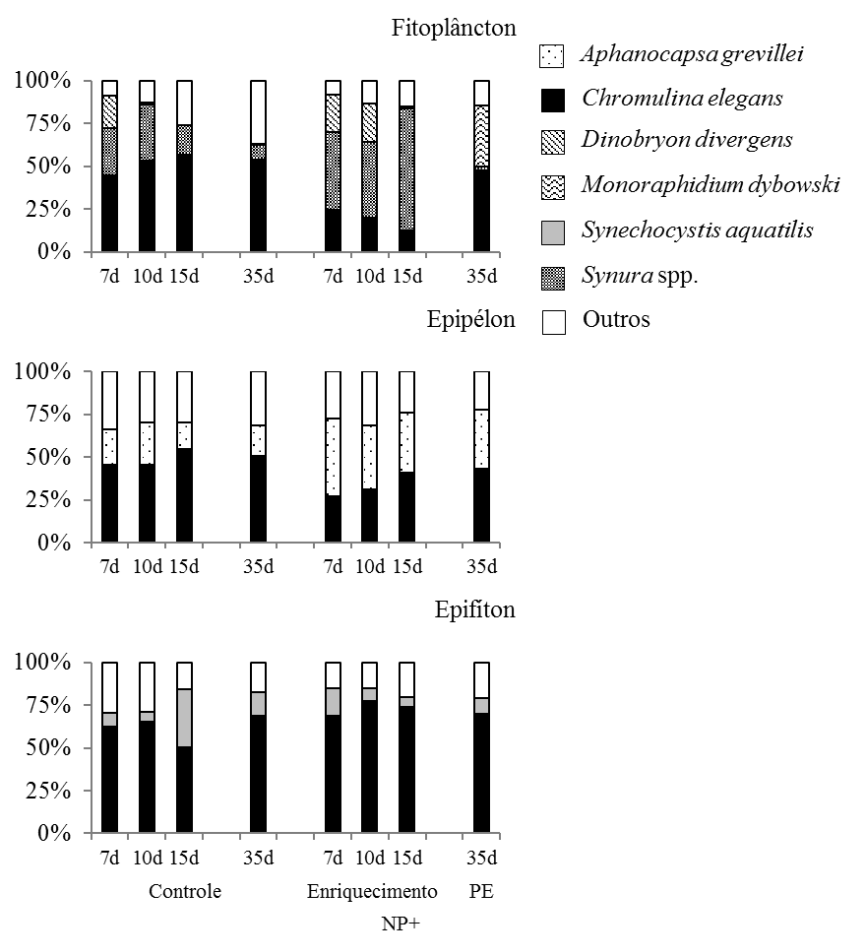


Figura 9. Densidade relativa das espécies descritoras do fitoplâncton, epipélon e epifíton (n=3) no controle e tratamento NP durante o período de adição de nutrientes (7º, 10º e 15º dia) e após a interrupção da adição de nutrientes (35º dia).

4. Discussão

Os resultados do presente estudo mostraram que a estrutura taxonômica das comunidades de algas planctônicas, epipélicas e epifíticas variou sazonalmente, sendo as mudanças mais correlacionadas com a variabilidade da concentração de nutrientes no reservatório durante o período de estudo. Conforme descrito no capítulo 1, a contribuição das algas planctônicas e epipélicas para a clorofila-a, densidade e biovolume total mudaram nas

fases limnológicas durante o período de estudo. As mudanças nas fases limnológicas foram acompanhadas por mudança na densidade e composição de espécies das comunidades algais. Como reportado em estudos anteriores (Fonseca & Bicudo 2011, Souza et al. 2015, Casartelli & Ferragut 2015), a estrutura taxonômica das comunidades algais foi fortemente influenciada pela sazonalidade e pelas mudanças das condições limnológicas no reservatório.

Considerando as estratégias adaptativas das algas, a estrutura taxonômica das comunidades algais apresentou elevada abundância de algas unicelulares flageladas no período de estudo. A espécie que melhor representou esta estratégia foi *Chromulina elegans*, a qual foi mais associada às fases limnológicas caracterizadas pela estratificação da coluna de água, maior concentração de nutrientes e cobertura de macrófitas (Fase 1: verão; Fase 4: primavera). O gênero *Chromulina* é comumente encontrado em ambientes oligotróficos e com abundância de macrófitas (Sondergaard & Moss 1998, Reynolds 2006), incluindo nos reservatórios da área de estudo (ex. Ferragut & Bicudo 2011, Souza et al. 2015). Algas nanoplânctônicas, como *C. elegans*, apresentam elevada razão superfície:volume, o que permite maior absorção de nutrientes (Haphey-Wood 1988). A presença de flagelo confere mobilidade às algas, possibilitando a busca por melhores condições na coluna de água, principalmente os nutrientes dissolvidos (Sommer 1988). A presença do flagelo é uma característica importante para as algas no sedimento, pois evita o soterramento (Haphey-Wood 1988, Poulickova et al. 2008). Portanto, *C. elegans* possui estratégias adaptativas que justificam o sucesso da espécie no habitat planctônico, epifítico e epipélico.

A estrutura do fitoplâncton variou sazonalmente e, em relação às demais comunidades, apresentou a maior taxa de modificação durante o período de estudo. Clorofíceas e crisofíceas apresentaram elevada participação na estrutura da comunidade durante o ano, especialmente as espécies flageladas. Microalgas verdes são comumente encontradas no fitoplâncton de ambientes oligo e mesotróficos (Haphey-Wood 1988), como o presente reservatório.

Chlamydomonas planctogloea foi a clorófitcea mais associada às condições ambientais no verão (fase 1). Conforme Fonseca & Bicudo (2011), o reservatório de estudo possui características oligo-mesotróficas que favorece o sucesso das clorófitceas flageladas, particularmente o gênero *Chlamydomonas*. Algas não-flageladas, representada por *D. stelligera*, foram associadas às condições ambientais do outono (fase 2), como a mistura da coluna de água, o que pode ter sido favorável. *Mallomonas* spp. foi a espécie associada às condições ambientais do inverno, quando ocorreu a menor cobertura de macrófitas e disponibilidade de nutrientes. Este gênero é frequentemente encontrado em lagos pequenos e oligotróficos em baixas temperaturas (Wehr & Sheath 2003). Crisófitceas flageladas, como *C. sphaerica*, *D. sertularia*, *Dinobryon* sp.1 e *P. hypermaculatum*, foram associadas às condições ambientais da primavera (fase 4), quando a cobertura de macrófitas foi extremamente elevada. Estas crisófitceas flageladas são mixotróficas e, assim, podem suplementar suas necessidades energéticas pela fagotrofia, que é uma habilidade útil em baixa disponibilidade de luz e maior concentração de COD (Wehr & Sheath 2003). Na primavera, a elevada cobertura de macrófitas reduziu a radiação subaquática (Capítulo 1) e, de acordo com Sondergaard & Moss (1998), as macrófitas podem aumentar a concentração de COD, tais condições podem ter favorecido a abundância das crisófitceas flageladas.

A estrutura do epipélon variou principalmente em função do espaço, sendo caracterizada pela elevada densidade de algas flageladas nas regiões mais profundas e pelas algas não flageladas na parte mais rasa. As cianobactérias, desmídias e diatomáceas apresentaram elevada densidade no epipélon durante o período de estudo. Cianobactérias e diatomáceas são os grupos de algas mais frequentemente encontrados no habitat bentônico (Hasler et al. 2008; Poulickova et al. 2008; Vadeboncouer et al. 2014). McMaster & Schindler (2005) observaram maior abundância de cianobactérias e diatomáceas em elevada concentração de COD e baixa radiação subaquática. Hasler et al. (2008) encontram grande quantidade de desmídias no epipélon em lagoas da República Tcheca, ocorrendo principalmente nos ambientes oligo a mesotróficos. As

cianobactérias, desmídias e diatomáceas possuem adaptação fotocromática para sobreviverem em condições de baixa disponibilidade de luz ou alta competição com outros autótrofos (Coesel & Wardenaar 1990; Pillsbury & Lowe 1999). *S. tetracerum* foi associada às condições ambientais da região pelágica no verão (fase 1) no epipélon. Esta espécie não possui aparatos de locomoção, a fase 1 foi caracterizada pela estratificação térmica, o que pode ter contribuído a sedimentação e permanência no epipélon. *Aphanocapsa grevillei* esteve associada às condições ambientais do outono (fase 2) na região litorânea rasa, onde a pequena profundidade pode ter sido favorável, pois esta espécie é comumente encontrada em sedimentos bem iluminados de ambientes pantanosos (Komárek & Anagnostidis 1999). *Cocomyxa* sp. e *Coenochloris* sp. foram associadas às condições ambientais do inverno (fase 3) na região litorânea rasa. Apesar ter sido caracterizado pela menor concentração de nutrientes na água e menor cobertura de macrófitas, a região litorânea rasa tem boa disponibilidade de nutrientes e sedimentos bem iluminados, o que conforme a literatura favorece as clorofíceas (Moore 1974, Haphey-Wood 1988).

A densidade e composição de espécies do epifíton variaram principalmente em função das diferenças sazonais da concentração de nutrientes, pois espacialmente a variação foi mais quantitativa do que qualitativa. *M. contortum* e *Mougeotia* spp. foram as espécies mais associadas às condições ambientais do verão e da primavera (fase 1 e 4), quando houve maior cobertura de macrófitas e concentração de PDT. A condição ambiental de mais nutrientes e menos luz no litoral, certamente, favoreceu a filamentosa *Mougeotia* spp., que cresce formando emaranhado, tem capacidade de funcionar como antena para adquirir luz, deslocar nutrientes entre as células e, ainda, de ocupar grandes espaços no substrato (Coesel 1982). Em oposição, maior número de espécies foram encontradas no outono e inverno (Fase 2 e 3), quando ocorreu a senescência e decomposição das macrófitas. As clorofíceas *Desmodesmus* e *Scenedesmus*, a diatomácea *E. sudetica* e a euglenofícea *T. volvocina* certamente foram favorecidas pela elevada concentração de matéria orgânica (Moro & Fürstenberg 1997; Wehr & Sheath 2003). No

reservatório de estudo, a condição de maior disponibilidade de luz causada pela redução na cobertura de macrófitas parece favorecer as diatomáceas epifíticas no outono e inverno (Pellegrini e Ferragut 2012; Camargo e Ferragut 2014; Casartelli & Ferragut 2015b). A associação de *G. unigranulatum* com as condições ambientais do outono e inverno foi relatado no epifíton (Casartelli & Ferragut 2015a) e no metafiton (Rodrigues et al. em preparação) no reservatório, sendo descrito formando densas massas no sedimento ou associados à macrófitas aquáticas em ambientes não poluídos (Komárek & De Paiva Azevedo 2000; Werh & Sheath 2003).

A concentração de nutrientes dissolvidos (N-NH₄, N-NO₃ e PDT) e CO₂ livre foram as variáveis ambientais que melhor explicaram a densidade do fitoplâncton e do epifíton no reservatório durante o ano. A variação na concentração de nutrientes é considerada o principal fator para a mudança da composição de espécies fitoplanctônicas em diversos ecossistemas e regiões climáticas (Watson et al. 1997; Huszar et al 1998; Kangur et al 2003; Sanchez et al. 2015). As mudanças na composição de espécies do fitoplâncton ocorre principalmente devido às diferentes formas de assimilação e absorção dos nutrientes das espécies (Reynolds 2006). Em relação ao epifíton, algas sobre substratos vivos podem receber nutrientes de diversas fontes como da coluna de água, da ciclagem interna e do liberado do substrato (Burkholder & Wetzel, 1990; Burkholder, 1996). Neste estudo, os resultados indicaram forte associação das mudanças estruturais do epifíton com os nutrientes da água. O epifíton apresentou o maior desenvolvimento no outono (Capítulo 1), período com menor cobertura de macrófitas, ou seja, menor sombreamento. Além disso, a variação da densidade de algas epifíticas foi influenciada secundariamente pela profundidade, o que certamente tem relação com as diferenças na disponibilidade de luz entre regiões. Desta forma, nossos resultados corroboram o argumento que a produção perifítica depende de uma boa combinação da disponibilidade de luz e nutrientes (Liboriussen & Jeppesen 2006).

A profundidade foi a variável que melhor explicou a densidade do epipélon no reservatório durante o ano, mas a relação do epipélon com a variação da concentração de nutrientes foi evidenciada no experimento. A fraca associação das algas epipélicas com os nutrientes da água durante o ano pode indicar a importância dos nutrientes retidos no sedimento para o epipélon, que regula a saída dos nutrientes do sedimento para a água (Hansson 1988, Vinebrooke and Leavitt 1999, Dodds 2003). A estrutura da comunidade epipélica mudou de acordo com a região amostrada, sendo a parte rasa do lago a mais diferenciada em termos de composição e abundância das algas. Lagos pequenos com profundidades entre 0,5m a 1m são consideradas ideais para o desenvolvimento de algas epipélicas, pois há luz suficiente para a realização da fotossíntese e, ainda, estão fora da ação das ondas (Vadeboncouer et al. 2014). A profundidade é um fator integrador, pois tem relação direta com a disponibilidade de luz e com a intensidade da perturbação do movimento das ondas geradas pelo vento (Lassen et al. 1997, Vadeboncouer et al. 2014).

O aumento da disponibilidade de nutrientes no experimento afetou a contribuição das espécies no epipélon. O aumento na concentração de nutrientes promove o desenvolvimento fitoplancônico, que por sua vez reduz a luz alcançando o sedimento (Genkai-Kato et al. 2012). O aumento artificial na disponibilidade de nutrientes alterou a contribuição das estratégias adaptativas e das espécies descritoras das comunidades algais. O aumento da concentração de nutrientes promove mudanças na estrutura taxonômica, como reportado em experimentos realizados nas áreas alagáveis na Florida (Havens et al. 1996, McCormick & O'Dell 1996) e na área de estudo (Ferragut e Bicudo 2011, Fermino et al. 2011). O aumento na concentração de nutrientes afeta a performance das espécies. Durante a adição de nutrientes, organismos coloniais flagelados, representado por *Synura* spp., aumentaram a contribuição no fitoplâncton e unicelulares flagelados, representado por *C. elegans*, aumentaram a contribuição no epifítton e epipélon. Estas espécies são oportunistas, assimilam os nutrientes rapidamente na coluna de água e investem em reprodução (Sandgreen 1988). De

acordo com McCormick & O'Dell (1996), o aumento da concentração de fósforo em apenas $20\mu\text{g L}^{-1}$ pode alterar a composição taxonômica do perifíton. Em nosso estudo, observamos que o aumento e a manutenção de concentração de $38\mu\text{g L}^{-1}$ alterou a estrutura taxonômica do fitoplâncton, epipélton e epifíton.

Em suma, a estrutura taxonômica das comunidades algais variaram sazonalmente e espacialmente, sendo as algas unicelulares flageladas as mais associadas com as fases 1 e 4 (verão e primavera, respectivamente), sendo mais representativas na região pelágica. Em oposição, as algas sem flagelo foram mais associadas às fases 2 e 3 (outono e inverno, respectivamente), sendo a maior diversidade de estratégias adaptativas encontradas na região litorânea. Evidenciou-se que a variação na concentração de nutrientes foi o principal fator responsável pela organização da comunidade de algas planctônicas e epifíticas, mas a estrutura taxonômica no epipélton foi explicada primariamente pela variação da profundidade e secundariamente pela concentração de nutrientes. Os dados obtidos no experimento corroboraram os dados encontrados na parte observacional, pois o aumento na concentração de nutrientes alterou as estratégias adaptativas e espécies descritoras das comunidades algais avaliadas. Com base nos resultados obtidos, concluiu-se que a estrutura taxonômica refletiu as diferentes condições ambientais encontradas nas fases limnológicas (Figura 10) e que mudanças na disponibilidade de nutrientes (observacional e experimental) alteram a contribuição das estratégias e espécies descritoras das comunidades algais.

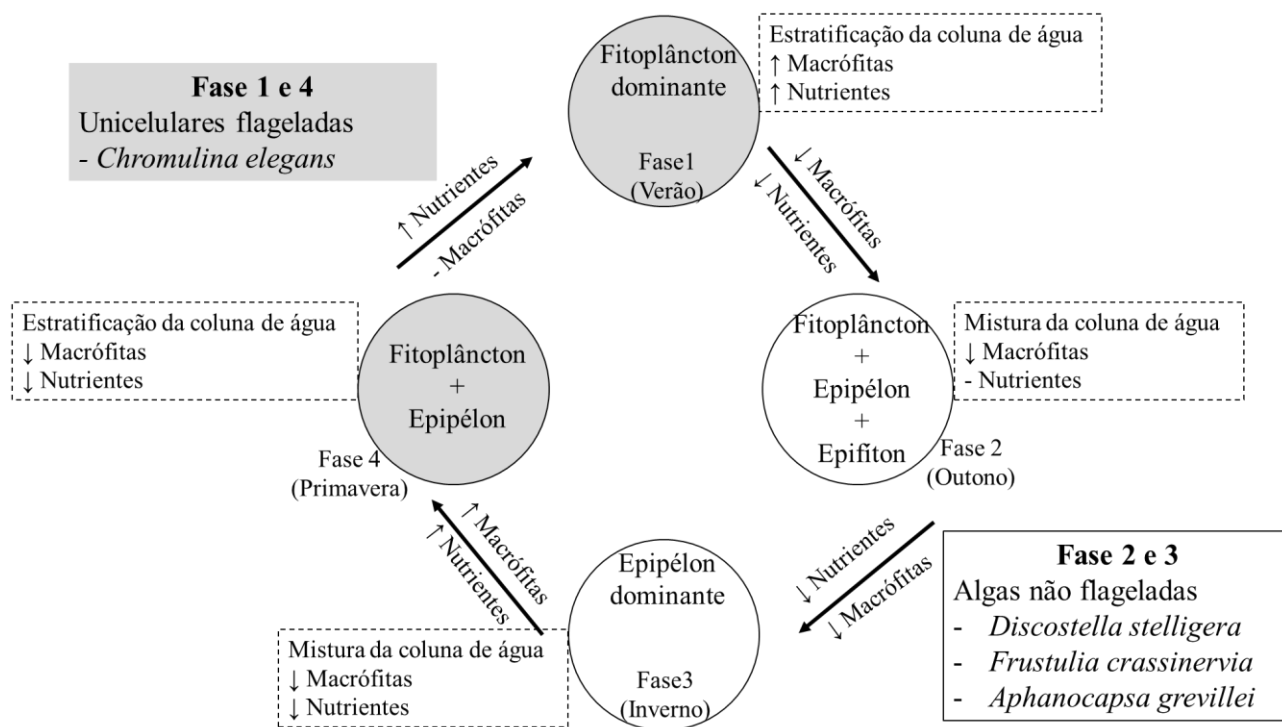


Figura 10. Alternância das comunidades algais e a estrutura taxonômica no Lago das Ninfeias durante o período de estudo. Esquema modificado do Capítulo 1.

Capítulo 3

Dinâmica da inter-relação da comunidade de algas planctônicas, epifíticas e epipélicas em diferentes estados de equilíbrio

1. Introdução

A interação entre as comunidades algais é um fator determinante da estruturação e composição de espécies, pois, apesar das algas planctônicas e perifíticas viverem em habitat distintos, elas possuem as mesmas necessidades e, portanto, competem pelos mesmos recursos (Havens et al. 1996, Vadeboncouer et al 2002). Cada comunidade algal exibe estratégias diferentes para adquirir recursos (ex. luz e nutrientes), o fitoplâncton está suspenso na coluna de água e, por isso, intercepta a luz antes de chegar ao perifíton (Sand-Jensen & Borum 1991). Por outro lado, as algas perifíticas possuem estratégias fotoadaptativas para ambientes sombreados (Poulickova et al. 2008). As algas epipélicas e epifíticas, por sua vez, reduzem a disponibilidade de nutrientes autóctone para o fitoplâncton através da estabilização e oxidação do sedimento e consumo dos nutrientes liberados do sedimento ou dos substratos naturais (Hansson 1988; Dodds 2003; Libouriusen & Jeppensen 2003). Além disso, o epifíton pode competir com o fitoplâncton pelos nutrientes na coluna de água (Eminson & Moss 1980). Dentre as outras formas de inter-relação, as comunidades algais podem compartilhar espécies de várias maneiras, como quando há o revolvimento do sedimento, perturbação física sobre o substrato do perifíton e desprendimento devido à elevada velocidade da corrente (Carrick et al. 1993, Havens et al. 1996). Além disso, as espécies de algas planctônicas podem migrar para o habitat perifítico em busca de maior disponibilidade de recursos (Morales & Trainor 1999; Werner & Köhler 2005) ou vice-versa, como pode ocorrer com as desmídeas (Coesel 1982). O

grau de inter-relação entre as comunidades algais depende de vários fatores ambientais, principalmente a morfometria do ecossistema (Vadeboncouer & Steinman 2002; Flöder et al. 2006), a intensidade de floração de cianobactérias (Borduqui & Ferragut 2012) e o ciclo hidrológico em planícies de inundação (Taniguchi et al. 2005; Dunk et al. 2013).

Apesar do conhecimento sobre a inter-relação entre as comunidades algais ter grande interesse ecológico e contribuir para o melhor gerenciamento dos ecossistemas aquáticos (Havens *et al.* 1996), as informações são ainda muito escassas e não permitem generalizações, principalmente em região tropical. Nesse sentido, este trabalho visou determinar o grau de similaridade na composição de espécies das comunidades de algas planctônicas, epipélicas e epifíticas em reservatório raso tropical. As mudanças na similaridade na composição de espécies das comunidades algais foram associadas com as fases limnológicas encontradas durante o período de estudo (Capítulo 1), visando identificar a fase de maior ou menor compartimentalização das comunidades algais no reservatório. Considerando também que as algas respondem prontamente às variações nas condições ambientais (Stevenson & Smol 2003, Zheng & Stevenson 2006), incluindo mudanças de dominância em nível ecossistêmico (Cano et al. 2008, Genkai-Kato et al. 2012, Capítulo 1), pretende-se responder se a similaridade na composição de espécies das comunidades algais é maior na fase de menor heterogeneidade espacial (maior Zmix, menor cobertura de macrófitas e ausência de dominância).

Considerando que a disponibilidade de nutrientes tem importante papel nas mudanças estruturais das comunidades algais (Capítulo 2), bem como na alternância de dominância das comunidades algais no reservatório (Capítulo 1), avaliou-se experimentalmente o efeito da adição combinada de N e P sobre a similaridade da composição de espécies das comunidades algais. Especificamente, o experimento tentou simular as condições naturais para responder se o enriquecimento por N e P (concentração naturalmente encontrada no verão) aumenta a similaridade entre as comunidades.

Estudos mostraram que a variação na disponibilidade de nutrientes pode alterar a similaridade das comunidades de diatomáceas e invertebrados bentônicos (Donohue et al. 2009, Vilar et al. 2014). Assim, a hipótese geral do presente estudo foi que a maior disponibilidade de nutrientes aumenta a similaridade entre as comunidades algais, diminuindo a diversidade de espécies e tornando as comunidades mais homogêneas.

2. Materiais e Métodos

2.1. Delineamento amostral, delineamento experimental e variáveis analisadas

O delineamento amostral, o procedimento de amostragem das comunidades algais e métodos para a quantificação das algas encontra-se descritos no Capítulo 1 itens 2.1, 2.2, 2.4, 2.5, respectivamente.

2.2. Comunidades algais

A riqueza de espécies das comunidades algais foram determinadas a partir do número total de táxons quantificados nas amostras.

O índice de diversidade de Simpson (1-D) foi calculado a partir da matriz de densidade de espécies das comunidades algais (Magurran 2004).

2.3. Tratamento estatístico

A inter-relação entre as comunidades algais foi avaliada através do grau de similaridade na composição de espécies da comunidade de algas planctônicas, epipélicas e epifíticas. A similaridade foi calculada a partir da matriz de densidade das espécies que contribuíram com

mais de 1% da densidade total da amostra nas estações de amostragem (região pelágica e litorânea rasa e funda) durante o período de estudo. A similaridade foi estimada pelo método de associação média (UPGMA) usando o índice de Jaccard. No experimento, a similaridade foi estimada pelo índice de Jaccard a partir da matriz de densidade de todas espécies encontradas no 15º dia experimental. As análises de similaridade foram executadas no programa Past 3.14 (Hammer et al. 2001).

Análise de variância 1-fator (ANOVA; $\alpha < 0,05$) foi aplicada para testar diferenças estatísticas do índice de Jaccard, riqueza e diversidade de espécies entre os tratamentos apenas no 15º dia. Esta análise foi executada com o pacote estatístico Sigma Plot 11.0.

3. Resultados

3.1. Estudo Observacional

3.1.1 Análise de agrupamento

As análises de agrupamento mostraram a formação de dois grandes grupos ao nível de similaridade de 33% a 49% na composição de espécies das comunidades algais nos diferentes habitat e regiões do reservatório, discriminando primariamente o habitat perifítico (epifíton e epipélton) e planctônico no verão, outono e primavera (Figura 1A, B e D). No inverno (fase 3), constatou-se a maior similaridade entre a composição de espécies do fitoplâncton e do epifíton (Figura 1C). Epipélton e epifíton registraram maior similaridade na composição de espécies na maioria das estações do ano (46%-55%), exceto no inverno. O coeficiente de correlação cofenético dos agrupamentos mostrou que as análises foram consistentes.

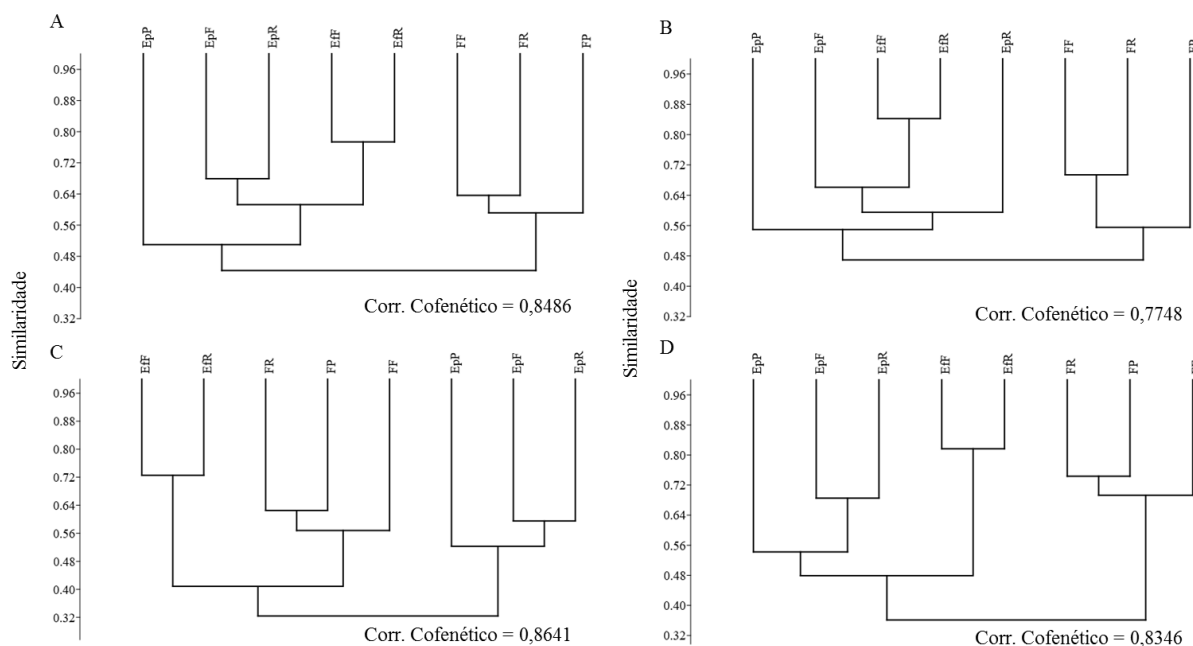


Figura 1. Similaridade da composição de espécies das comunidades algais nos diferentes tipos de habitat no verão (A-fase 1), outono (B-fase 2), inverno (C-fase 3) e primavera (D-fase 4). Abreviações: 1º letra refere-se à comunidade algal (F-fitoplâncton; Ep-epipélon; Ef-epifítion); 2º letra refere-se à estação de amostragem (P-pelágica; F-litorânea funda; R-litorânea rasa).

3.1.2 Riqueza de espécies das comunidades algais

A riqueza total de táxons encontrados no verão foi de 155 espécies no verão, 178 no outono, 128 no inverno e 185 na primavera. A riqueza relativa de espécies de algas e cianobactérias das comunidades algais mudou entre as fases limnológicas no reservatório (Figura 2). O fitoplâncton e o epifítion apresentaram mais espécies exclusivas no inverno (13% e 24%) e o epipélon na primavera (18%). O maior número de espécies compartilhadas entre as comunidades algais foi registrada no verão (30%). O fitoplâncton e o epipélon compartilharam mais espécies no verão e outono (6%) e o fitoplâncton e o epifítion no inverno (13%). O número de espécies compartilhadas entre epipélon e epifítion foi semelhante durante o período de estudo (14% a 15%) (Anexo 1).

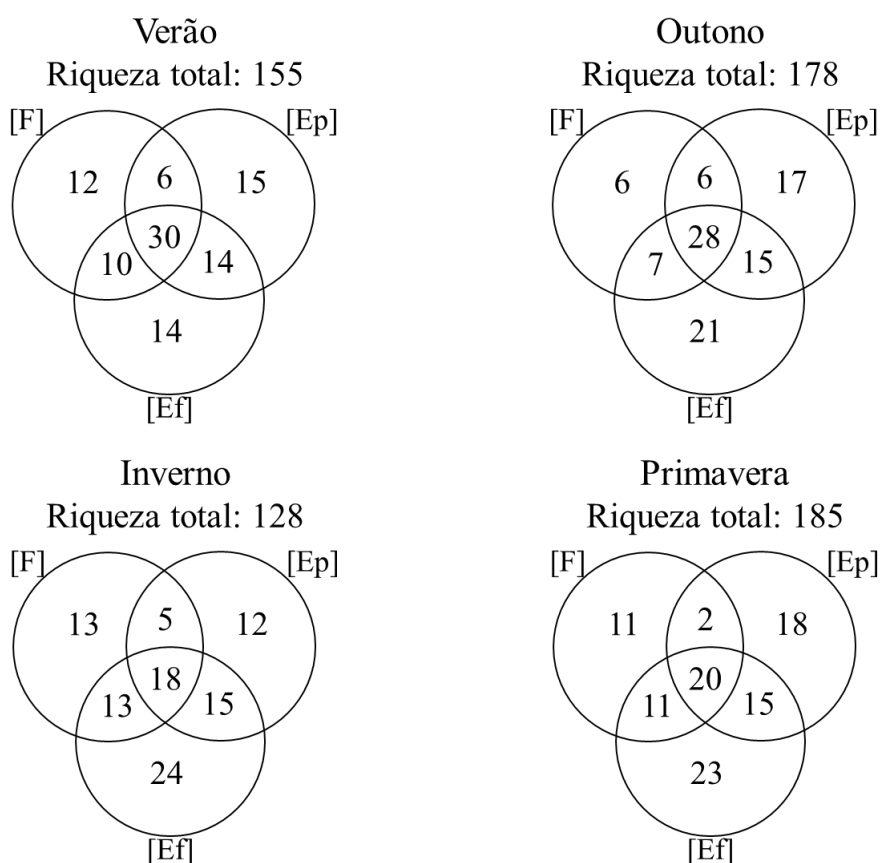


Figura 2. Riqueza relativa de espécies de algas e cianobactérias exclusivas e compartilhadas no [F] plâncton, [Ep] epipélon e [Ef] epifítion durante o período de amostragem.

3.1.3. Diversidade de espécies

Os maiores valores de diversidade do fitoplâncton foram observados no verão e começo do outono (0,72 a 0,83) na região litorânea, onde a diversidade foi maior durante todas as estações (Figura 3A). O epipélon apresentou a maior diversidade de algas no verão (0,72 a 0,84) na região litorânea, onde a diversidade foi sempre maior durante todo o estudo (Figura 3B). Os maiores valores de diversidade de algas epifíticas também foram observados no verão e no final do outono na região litorânea funda (0,88 em ambos) e do final de outono ao começo da primavera na região litorânea rasa (0,85 a 0,86).

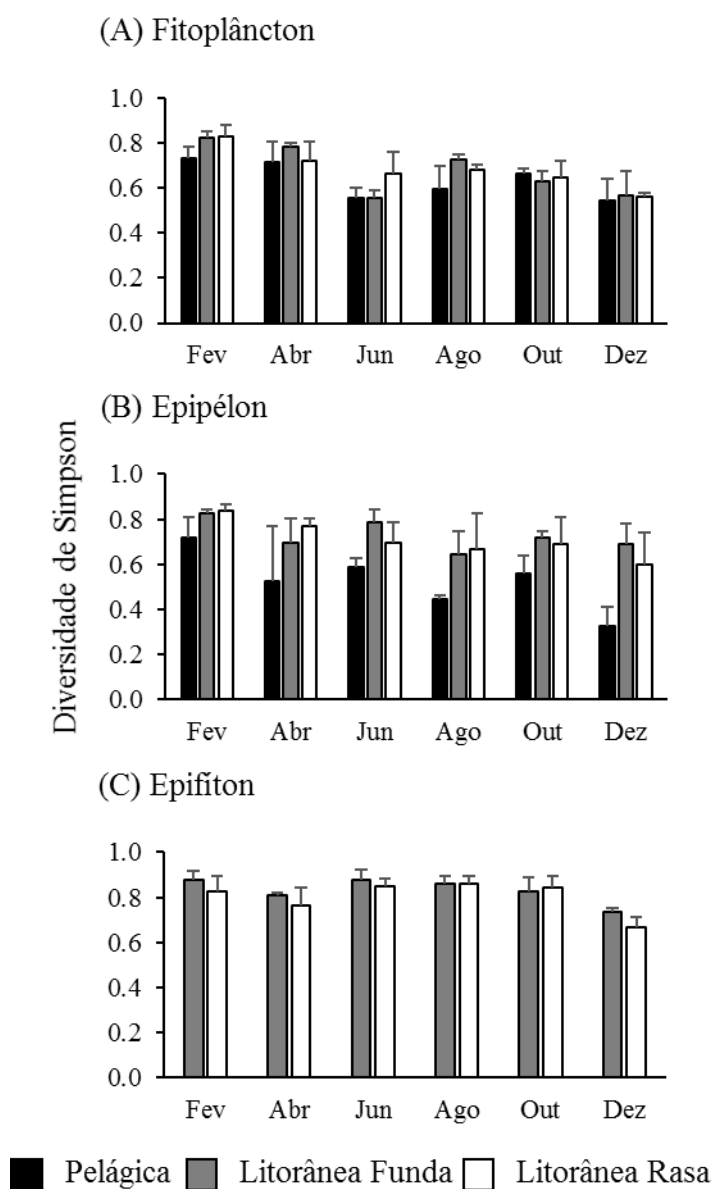


Figura 3. Diversidade de algas planctônicas (A), epipélicas (B) e epifíticas (C) (n=3) durante o período de estudo na região pelágica e litorânea (funda e rasa) no Lago das Ninfeias.

3.2. Estudo experimental

3.2.1 Análise de agrupamento

No 15º dia do período experimental, observou-se que as similaridades entre as comunidades algais no NP foram maiores que no controle, mas apenas similaridade entre fitoplâncton e epipélton apresentou diferença estatística entre os tratamentos (Figura 4).

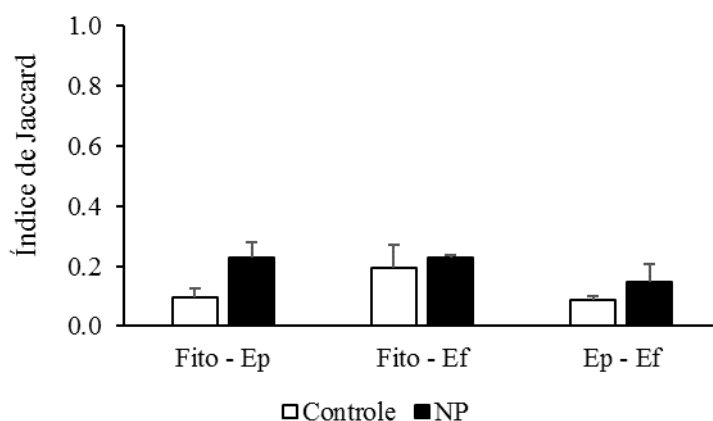


Figura 4. Índice de similaridade de Jaccard entre as comunidades algais no controle e NP no 15º dia experimental. Abreviações: Fito-fitoplâncton; Ep-Epipélon; Ef-Epifíton.

3.2.2. Riqueza de espécies das comunidades algais

No 15º dia do período experimental, foram identificadas 43 espécies no controle e 50 no NP. A riqueza relativa de espécies de algas e cianobactérias nas comunidades algais mudou com a adição de nutrientes (Figura 5). O fitoplâncton e epipélon apresentaram o maior número de espécies exclusivas no controle (29% e 38%). A riqueza relativa de espécies do epifíton foi semelhante entre os tratamentos (13%). O número de espécies compartilhadas entre as comunidades algais foi maior no NP (8%). O fitoplâncton e o epipélon compartilharam mais espécies no tratamento NP, sendo verificada diferença estatística entre os tratamentos ($p=0,02$) (Anexo 2).

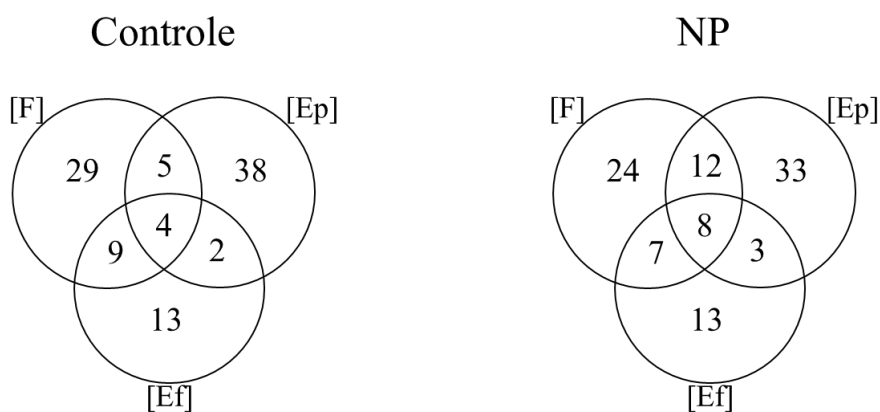


Figura 5. Riqueza relativa de espécies de algas e cianobactérias exclusivas e compartilhadas no [F] plâncton, [Ep] epipélon e [Ef] epifíton no 15º dia experimental.

3.2.3. Diversidade de espécies das comunidades algais

Os maiores valores de diversidade do fitoplâncton e epifíton foram encontrados no controle e do epipélon no NP, mas não foi detectado diferença estatística entre os tratamentos (Figura 6).

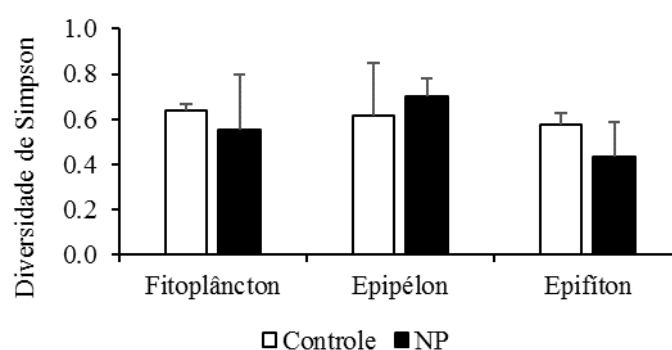


Figura 6. Diversidade de algas planctônicas (A), epipélicas (B) e epifíticas (C) (n=3) no controle e NP no 15º dia experimental.

4. Discussão

O presente estudo mostrou a influência da sazonalidade e das condições limnológicas sobre as inter-relações entre fitoplâncton, epipélton e epifítton em nível ecossistêmico, sendo que as mudanças nas inter-relações determinaram o grau de similaridade entre as comunidades algais. Experimentalmente, evidenciou-se o efeito positivo do enriquecimento sobre similaridade de composição de espécies das comunidades algais.

A similaridade na composição de espécies entre as comunidades algais variou pouco ao longo ano (<10%), mas evidenciou principalmente as diferenças estruturais entre perifítton e fitoplâncton, exceto no inverno. Apesar das comunidades terem apresentado a menor similaridade no inverno, a composição espécies do fitoplâncton e epifítton foram mais similares no inverno. Este resultado mostra que as condições ambientais no inverno (fase 3) favoreceu o intercâmbio de espécies entre o habitat planctônico e epifítico no reservatório. Este período caracterizou-se pela dominância do epipélton no reservatório, a menor biomassa fitoplanctônica e cobertura de macrófitas, o que permitiu maior disponibilidade de luz no sedimento, além da ocorrência de mistura da coluna d'água (Capítulo 1). Estas características ambientais favoreceram a maior inter-relação entre fitoplâncton e epifítton, principalmente o processo de mistura. A mistura da coluna promove o revolvimento do sedimento e a perturbação física do substrato (Havens et al. 1996; Conde et al. 1999; Taniguchi et al. 2005), o que pode favorecer o intercâmbio de espécies. Perturbações físicas, como o revolvimento do sedimento, podem afetar a ligação entre as comunidades de algas planctônicas e bentônicas (MacIntyre & Melack 1995, Balatas et al. 2007). Além disso, a característica do substrato do epifítton neste reservatório favorece a inter-relação com o fitoplâncton, pois o pecíolo de *Nymphaea* spp. atravessa toda a coluna de água e ocupa grande parte da área do reservatório.

Além da maior similaridade na maioria das estações do ano, o epifítton e epipélton foram as comunidades que mais compartilharam espécies durante todo o período de estudo. Uma

provável explicação para este resultado é o fato dos organismos que ocupam este habitat possuírem requerimentos muito semelhantes, pois encontram-se associados à substratos (Goldsbourough & Robinson 1996). Algo que mostrou que epipélon e epifíton possuem requerimentos semelhantes é o fato de encontrarmos elevada densidade de espécies com adaptações fotocromática (Capítulo 2), indicando que as ambas as comunidades podem ser potencialmente limitadas por luz. Estudos mostram que o regime de luz é um dos principais fatores na organização da densidade de algas epipélicas e epifíticas (Cano et al. 2013, 2016 Vadeboncouer et al. 2014), incluindo as algas epifíticas no reservatório estudado (Souza et al. 2015).

Comparativamente, a maior diversidade de espécies foi encontrada no verão em todas as comunidades algais. As condições limnológicas do verão caracterizaram-se pela dominância do fitoplâncton, maior disponibilidade de nutrientes na água, cobertura de macrófitas e estabilidade da coluna devido à estratificação da coluna (Capítulo 1). Dentre as variáveis ambientais, a maior disponibilidade de nutrientes certamente favorece a coexistência de um maior número de espécies na condição oligo-mesotrófica do reservatório. O efeito positivo do enriquecimento sobre a riqueza e diversidade de espécies do fitoplâncton e o epipélon espécies foi evidenciado no estudo experimental.

A relação entre o aumento da concentração de nutrientes na água e o aumento da similaridade entre as comunidades de diatomáceas foi reportado em áreas alagadas de diferentes graus de trofia (Holanda), tendo como causa a homogeneização do habitat (Vilar et al. 2014). Em reservatório eutrófico tropical, Borduqui (2011) associou o maior intercâmbio de espécies planctônicas e perifíticas às condições desfavoráveis para o crescimento algal no perifíton (pouca luz) e a elevada quantidade de propágulos na água. No reservatório estudado, a disponibilidade de nutrientes tem importante papel sobre as mudanças estruturais das comunidades algais e sobre a alternância de dominância no reservatório (Capítulo 1, 2). No presente estudo, constatou-se o efeito positivo da adição combinada de N e P sobre a

similaridade da composição de espécies das comunidades algais. Em condições naturais, as comunidades algais foram estruturalmente distintas (Capítulo 2), apesar da similaridade entre as comunidades algais ter variado pouco (32% a 48%) durante o período de estudo. Além disso, as algas flageladas foram bastante abundantes no fitoplâncton e epipélon ao longo do ano (Capítulo 2); algas com esta estratégia de vida podem se deslocar entre diversos habitats (Happey-Wood 1988), o que pode promover a maior inter-relação das comunidades algais.

Há tempos se discute a fidelidade de uma espécie de alga ao seu habitat (Sladecková 1962, Moss 1981, Belmonte et al. 1997). No entanto, há uma grande quantidade de organismos que podem viver em suspensão, sedimentar para o fundo ou entre as macrófitas aquáticas (Margalef 1983). As algas nos ecossistemas aquáticos apresentam requerimentos semelhantes e, por isso, os nichos se sobrepõem, o que pode implicar na competição mais acirrada entre espécies, principalmente, quando os recursos são limitantes (Ricklefs 2001). Provavelmente, a inter-relação das comunidades algais no reservatório de estudo reflete a imprecisa fronteira entre o plâncton e as demais comunidades algais (Margalef 1983).

Em suma, as mudanças na similaridade na composição de espécies das comunidades algais mostrou que o inverno foi período de maior similaridade entre epifíton e fitoplâncton, sendo a estação de menor compartimentalização das comunidades algais no reservatório. A maior similaridade na composição de espécies das comunidades algais ocorreu na fase de baixa heterogeneidade espacial (mistura da coluna, menor cobertura de macrófitas, dominância do epipelon), a qual favoreceu a dominância do epipélon (menor similaridade com epifíton). Finalmente, concluiu-se que a variação da concentração de nutrientes e as perturbações físicas geradas pela instabilidade na coluna de água (processos de mistura) tem importante papel sobre o grau de inter-relação entre as comunidades algais no reservatório raso estudado.

Efeito do potencial de limitação por N e P sobre estado nutricional e biomassa das comunidades algais

1. Introdução

O perifíton e fitoplâncton têm papel fundamental na dinâmica de nutrientes no ecossistema (Sturner *et al.* 1997). O perifíton além de atuar na ciclagem de nutrientes, tem papel chave na interceptação do fósforo (Dodds 2003, Frost *et al.* 2005). O fitoplâncton vive na interface entre os compartimentos abióticos e bióticos, podendo ser acoplado a múltiplos ciclos de nutrientes (Klausmeier *et al.* 2008). Assim, a avaliação conjunta do estado nutricional (= nutriente limitante, conteúdo de N e P, suplemento ótimo) do perifíton e plâncton pode propiciar o maior conhecimento sobre o potencial de limitação algal no ecossistema, como evidenciado por Maberly *et al.* (2002) em região temperada.

Estequiometria ecológica é baseada na ideia de que a razão de disponibilidade dos elementos para os organismos afeta suas transformações no ecossistema (Sturner & Elser 2002, Frost *et al.* 2002). Conceitualmente, é a avaliação de como o balanço dos elementos afeta e é afetado pelos organismos no ecossistema (Frost *et al.* 2005). A razão N:P da água, em geral, reflete a resposta da biomassa fitoplanctônica ao aumento de nutrientes, sendo usada com sucesso no manejo da eutrofização (Smith 1998, Huszar *et al.* 2006). O estado nutricional do fitoplâncton é mais comumente acessado através da razão N:P das formas particuladas (ex. Hecky *et al.* 1993), do balanço de nutrientes e das correlações entre nutrientes e biomassa (ex. Huszar *et al.* 2006, Lin *et al.* 2008). Considerando o perifíton, estudos mostram a resposta positiva da biomassa algal ao enriquecimento por nutrientes (ex. Havens *et al.* 1999), sendo fortemente correlacionada com a disponibilidade de P (Dodds 2003, Pan *et al.* 2000). Estudos

experimentais reportam o sucesso da aplicação da razão N:P do perifíton como indicadora do potencial de limitação e estado nutricional nos ecossistemas (ex. Hillebrand & Sommer 2000). O perifíton é considerado um sensor do processo de eutrofização, permitindo detectar precocemente o enriquecimento (ex. McCormick & Stevenson 1998, McCormick *et al.* 2001), além de ser utilizado para estabelecer metas de recuperação (ex. Gaiser *et al.* 2006).

No Brasil, estudos experimentais baseados na estequiometria N:P do perifíton evidenciaram o fósforo como principal nutriente limitante algal (Huszar *et al.* 2005), a capacidade de retenção de P e a influência sobre a estrutura específica (Ferragut & Bicudo 2009). Os estudos observacionais mostraram a influência do grau de trofia sobre o estado nutricional do perifíton (Moschini-Carlos *et al.* 1998) e a variação do estado nutricional entre diferentes tipos de substrato (Ferragut *et al.* 2011). Oliveira *et al.* (2010) evidenciaram o papel da floração de cianobactérias na regulação da acumulação de biomassa e estado nutricional do perifíton. Uma síntese sobre a avaliação da limitação de nutrientes ao crescimento do fitoplâncton e perifíton em ecossistemas lênticos apontou o fósforo como o elemento mais comumente limitante (Huszar *et al.* 2005).

Considerando que as inter-relações entre as comunidades algais tem várias questões em aberto, o presente estudo visou avaliar o efeito da adição combinada e isolada sobre a biomassa fotossintética do fitoplâncton, perifíton e epipélton e sobre o estado nutricional do plâncton e perifíton. Especificamente, pretende-se contribuir para o maior entendimento da relação entre a biomassa e estado nutricional. A hipótese geral do estudo foi que se fitoplâncton pode afetar negativamente o desenvolvimento do perifíton (Liboriussen & Jeppesen 2003, Vadeboncouer *et al.* 2003), principalmente em sistemas eutróficos, então o aumento da biomassa do fitoplâncton pode afetar negativamente o estado nutricional do perifíton em alta disponibilidade de nutrientes.

2. Material e Métodos

2.1. Delineamento experimental

Para avaliar o efeito da disponibilidade de nutrientes sobre a biomassa fotossintética e estado nutricional do perifíton foi realizado um experimento de enriquecimento com a adição combinada e isolada de nitrogênio e fósforo em mesocosmos de fundo aberto na região litorânea do reservatório (0,5 m a 1 m de profundidade). O experimento foi realizado no período seco de 2016, devido à baixa precipitação pluviométrica, minimizando os efeitos da chuva sobre o enriquecimento.

Os mesocosmos foram constituídos de cilindros plásticos de PVC de 0,5 m de diâmetro e 1 m de altura (Figura 1). Os mesocosmos foram enterrados no sedimento de maneira a integrar todas as comunidades algais. O experimento foi constituído de 4 tratamentos em trélicas designados de: **C** – controle (ausência de enriquecimento); tratamento **P+**, adição isolada de P; tratamento **N+**, adição isolada de N; tratamento **NP+**, adição combinada de N e P. Antes do início do experimento, realizou-se uma coleta prévia para a determinação das concentrações de nitrogênio e fósforo dissolvido na água do reservatório. Com base na concentração de NID e P-PO₄ foram realizados os cálculos para a determinação da quantidade de N, P e NP a serem adicionados nos mesocosmos a fim de atingir a razão molar N:P de 1:16 (ótima) no tratamento NP+, razão N:P <16 no tratamento N+ (condição P-limitante) e razão N:P >16 no tratamento P+ (condição N-limitante). Os sais utilizados para o enriquecimento foram fosfato monobásico de potássio (KH₂PO₄; Merck) e o nitrato de amônio (NH₄NO₃; Merck).



Figura 1. Mesocosmos localizados na região litorânea do Lago das Ninfêas.

As variáveis físicas, químicas e biológicas foram amostradas no 14º dia do período experimental. Coletas para a determinação e manutenção da razão molar de N:P da água dos tratamentos enriquecidos foram realizadas a cada 3 dias.

Amostras de água foram coletadas nos mesocosmos para determinação da clorofila-a do fitoplâncton. Para avaliação do epipélton, amostras de sedimento foram coletadas por meio de tubo de acrílico (“*corer*”) de 3 centímetros de diâmetro em cada mesocosmo. O sobrenadante foi retirado para minimizar a inclusão de algas planctônicas. Em laboratório, as alíquotas foram separadas para a determinação da clorofila-a e composição química. O perifíton foi amostrado em substrato artificial (lâmina de acetato – 105 cm²), a fim de evitar a influência do substrato vivo (composição química e microtopografia). Em cada mesocosmos, os substratos foram submersos a 25 centímetros de profundidade para evitar foto-inibição. O perifíton foi removido do substrato por meio de raspagem e lavagens com jato de água destilada.

2.2. Variáveis a serem analisadas

Foram analisadas as seguintes variáveis abióticas da água dos mesocosmos: temperatura; condutividade elétrica; pH (sonda subaquática multiparametros); radiação subaquática (luxímetro Li-Cor); oxigênio dissolvido (Golterman *et al.* 1978); alcalinidade (Golterman & Clymo 1971); formas de carbono inorgânico dissolvido (CO₂ livre e bicarbonato); nitrito e nitrato (Mackereth *et al.* 1978); nitrogênio amoniacal (Solorzano 1969); ortofosfato e fósforo total dissolvido (Strickland & Parsons 1965); nitrogênio total e fósforo total (Valderrama 1981). As amostras para a fração dissolvida dos nutrientes foram filtradas em filtro GF/F sob-baixa pressão ($\leq 0,3$ atm).

As amostras para a análise de clorofila-a do fitoplâncton, epipélton e do perifíton sobre foram filtradas em filtro de fibra de vidro Whatman GF/F e a extração da clorofila-a (com a correção de feofitina) foi realizada com etanol (90%), conforme Sartory & Grobbelaar (1984).

Amostras triplicadas para composição química do plâncton e do perifíton foram usadas para determinação do conteúdo de fósforo total (Andersen 1976, Pompêo & Moschini-Carlos 2003) e do conteúdo de nitrogênio total, o qual foi determinado através do método micro-Kjeldhal conforme Umbreit *et al.* (1964). O conteúdo de N e P foi expresso por porcentagem de unidade de massa seca. Avaliação do estado nutricional do perifíton foi feito por meio do conteúdo de N e P e pela estequiometria N:P com base na razão molar *sensu* Redfield (1958).

2.3. Tratamento estatístico

Análise de variância 1-fator (ANOVA; $\alpha < 0,05$) foi aplicada para testar diferenças estatísticas da clorofila-a conteúdo de N e P e razão molar N:P entre os tratamentos. Esta análise foi executada com o pacote estatístico Sigma Plot 11.0.

3. Resultados

3.1. Variáveis abióticas

A variáveis limnológicas foram descritas na tabela 1.

Tabela 1. Valores médios e desvio padrão (n=3) das variáveis limnológicas em quatro tratamentos

	Tratamentos				C	N	P	NP
	Controle	N+	P+	NP+				
Alcalinidade (mEq L ⁻¹)	0,1	0,1	0,1	0,1	a	a	a	a
Condutividade elétrica (μS cm ⁻¹)	51,3 ± 5,1	46,8 ± 5,7	51,0 ± 9,0	51,4 ± 0,7	a	a	a	a
Fósforo total (μg L ⁻¹)	19,8 ± 4,4	17,9 ± 2,1	91,6 ± 29,6	136,6 ± 67,8	a	a	a,b	b
Fósforo total dissolvido (μg L ⁻¹)	4,0	4,0	9,8 ± 1,8	15,0 ± 5,2	a	a	a	a
N-NH ₄ (μg L ⁻¹)	30,7 ± 6,7	22,4 ± 21,4	10,0	10,0	a	a	a	a
N-NO ₂ (μg L ⁻¹)	5,0	9,5 ± 2,8	5,00	5,00	a	a	a	a
N-NO ₃ (μg L ⁻¹)	17,5 ± 8,6	379,0 ± 125,3	8,1 ± 0,2	9,3 ± 2,3	a	a	a	a
Nitrogênio total (μg L ⁻¹)	422,2 ± 58,6	668,2 ± 105,1	498,2 ± 82,3	905,2 ± 383,7	a	a	a	a
Oxigênio dissolvido (mg L ⁻¹)	6,1 ± 1,0	7,3 ± 1,8	7,6 ± 2,8	8,4 ± 3,7	a	a	a	a
pH	6,0 ± 0,3	6,2	6,2 ± 0,1	6,3 ± 0,1	a	a	a	a
Temperatura (°C)	16,1 ± 0,1	16,3 ± 0,2	16,8 ± 0,2	17,4 ± 0,4	a	a	a	a

N+: adição isolada de N; P+ adição isolada de P; NP+: adição combinada de N e P; N-NH₄: amônio; N-NO₂: nitrito; N-NO₃: nitrato. ANOVA *one-way*, teste de tukey e teste de Student Newman Keuls: mesma letra sem diferença significativa ($\alpha = 0,05$).

3.2. Clorofila-a do fitoplâncton e perifíton (epipélton, substrato artificial)

O enriquecimento teve efeito significativo sobre a clorofila-a do fitoplâncton e do perifíton sobre substrato artificial (Figura 2; ANOVA 1-fator: $p < 0,04$). O teste de Tukey indicou que a média da clorofila-a do fitoplâncton e do perifíton sobre substrato artificial foi significativamente diferente apenas entre controle e tratamento NP+. Nenhum efeito significativo do enriquecimento foi encontrado sobre epipelton no 14º dia. A resposta positiva e significativa da clorofila-a no tratamento NP+ em relação ao controle indicou que o perifíton e fitoplâncton apresentaram colimitação por N e P.

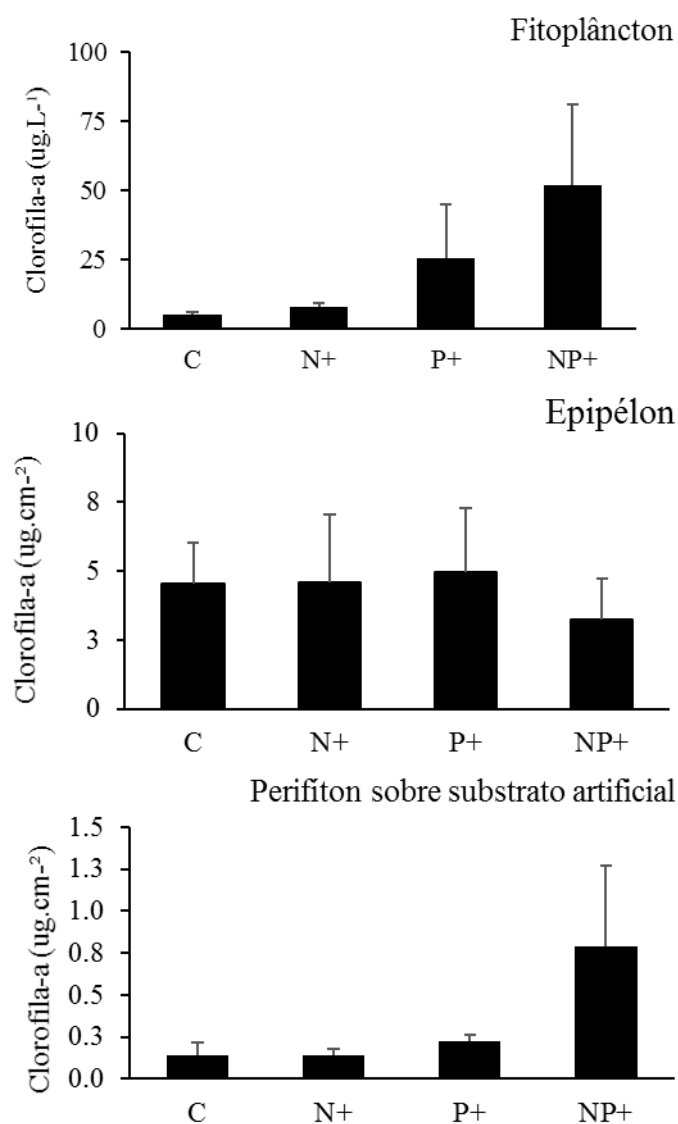


Figura 2. Concentração média de clorofila-a (n=3; Desvio Padrão) do fitoplâncton, epipélton e perifíton sobre substrato artificial no 14º dia do período experimental nos tratamentos (C, controle; N+ adição isolada de N; P+, adição isolada de P; NP+ adição combinada de N e P). As escalas não estão padronizadas.

3.1. Estado nutricional do perifíton e do plâncton

Os maiores valores do conteúdo de N e P do perifíton foram encontrados nos tratamentos com adição combinada e isolada de P, nenhuma diferença significativa foi encontrada. O maior conteúdo de P no plâncton foi encontrado no controle e o maior conteúdo

de N no NP, mas não verificou-se diferença estatística entre os tratamentos. A razão N:P do plâncton e perifíton indicaram que as comunidades foram limitados por P ($N:P > 16$) (Figura 3).

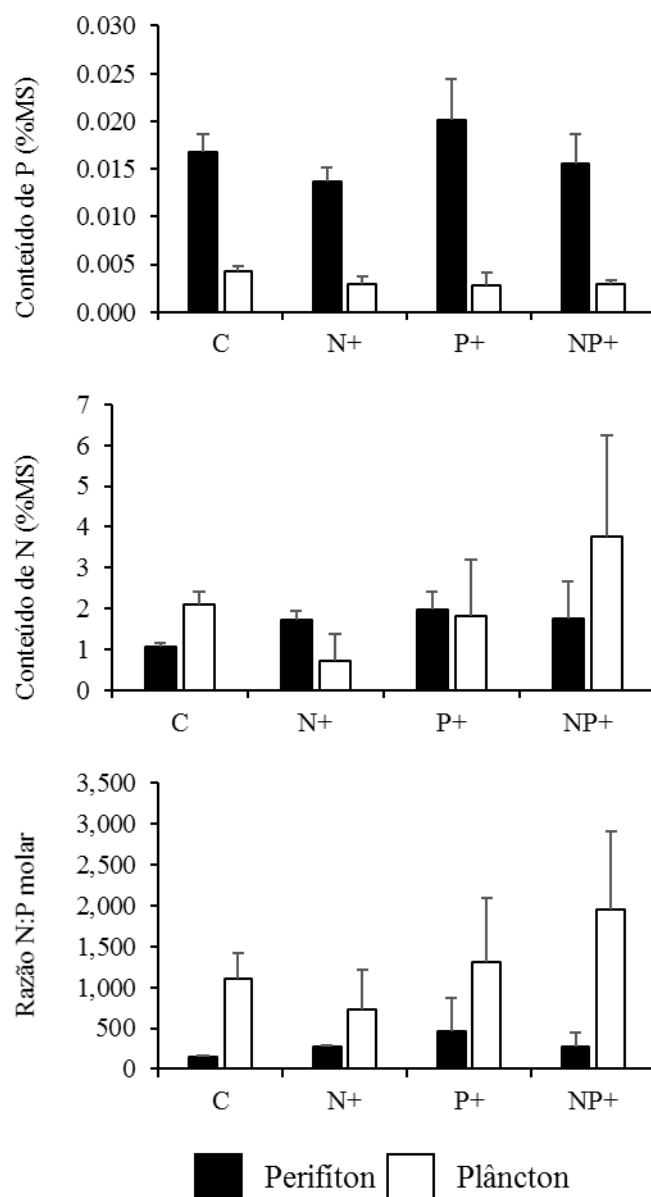


Figura 3. Conteúdo de P, N e razão N:P molar ($n=3$; Desvio Padrão) do plâncton e do perifíton sobre substrato artificial nos tratamentos (C, controle; N+ adição isolada de N; P+, adição isolada de P; NP+ adição combinada de N e P).

4. Discussão

Os resultados mostraram o efeito positivo e significativo da adição combinada de N e P sobre a biomassa fotossintética do fitoplâncton e perifíton, mas o efeito sobre o epipélon foi pouco significativo. Este resultado mostrou que fitoplâncton e perifíton são potencialmente colimitados, o que segundo Maberly et al. (2002) é a condição mais comumente encontrada. Contudo, a resposta positiva da biomassa à adição isolada de P também evidenciou o importante papel da disponibilidade de nutrientes para o aumento do crescimento algal. Na literatura, o fósforo é tido como elemento-chave na regulação da produtividade dos ecossistemas e, talvez, seja o nutriente mais importante na maioria dos ecossistemas de água doce. Frequentemente, o P é reportado como nutriente limitante primário do crescimento algal em diferentes regiões morfoclimáticas (ex. Schindler 1977, Hecky & Kilham 1988, Huszar et al. 2005).

Apesar da ausência de resposta significativa do epipélon ao enriquecimento, verificou-se redução da biomassa fotossintética no tratamento com adição combinada de N e P. Este resultado pode indicar o efeito negativo da elevada biomassa fitoplanctônica, a qual certamente reduziu a disponibilidade de luz para comunidade. Relação inversa entre fitoplâncton e epipélon foi encontrada em estudo observacional no presente reservatório (Capítulo 1) e em outros estudos (ex. Genkai-Kato et al. 2012, Casco et al. 2009). O pequeno efeito do enriquecimento sobre epipélon pode ter relação com o tempo de resposta da comunidade, pois o período de 15 dias pode não ser suficiente para obtenção da resposta das comunidades de algas epipélicas. A rápida assimilação dos nutrientes pelo fitoplâncton é certamente uma das causas da ausência de resposta do epipélon. Conforme Hwang et al. (1998), a taxa de assimilação de fósforo do fitoplâncton é significativamente maior do que a perifíton, sugerindo que o plâncton é mais eficiente na assimilação dos nutrientes. Além disso, os nossos resultados indicam a fraca relação que o epipélon possui com os nutrientes da água. Estudos indicam que os nutrientes no sedimento são mais importantes para as algas epipélicas do que os

nutrientes na coluna de água (Hansson 1992, Vinebrooke & Leavitt 1999). Cano et al. (2016) observaram que a elevada biomassa fitoplanctônica prejudica o estado fisiológico das algas epipélicas, devido à taxa de sedimentação das algas planctônicas, o que pode ter ocorrido nos tratamentos NP+.

Considerando o conteúdo de N e P no plâncton e no perifíton sobre substrato artificial nos tratamentos, verificou-se que o conteúdo de P por unidade de massa seca foi de quatro a sete vezes maior do que no plâncton. Este resultado mostrou que o perifíton estocou fósforo em todos os tratamentos, independentemente do potencial de limitação. Em estudo de caso, Dodds (2003) destaca o papel do perifíton na ciclagem do P em função de sua capacidade assimilar o P, alterar hidrodinâmica e modificar o ambiente químico local, podendo influenciar a retenção de P no sistema aquático. Da mesma forma que no presente estudo, Sekar et al. (2002) encontraram a maior concentração de nutrientes no perifíton do que na água, sendo a razão N:P do perifíton sempre menor do que na água devido à bioacumulação de fosforo.

Em condições de ausência de limitação por N e P (tratamento NP+), encontramos a maior biomassa fotossintética do fitoplâncton e do perifíton. Nesta situação, apesar da razão N:P indicar forte limitação por P, o perifíton apresentou o maior estoque de P e a menor razão N:P. Desta forma, os resultados mostraram indícios que a elevada biomassa fitoplanctônica (Clorofila-a $50 \mu\text{g L}^{-1}$) não interferiu na capacidade de estocar nutrientes do perifíton. Desta forma, conclui-se a resposta positiva do fitoplâncton ao enriquecimento combinado e isolado de N e P (colimitação) não influenciou significativamente o estado nutricional do perifíton durante o período experimental. Os nossos resultados indicaram que mesmo quando o fitoplâncton domina a produção de biomassa, o perifíton continua a apresentar um papel chave na ciclagem dos nutrientes dos ecossistemas aquáticos.

Referências bibliográficas

Almeida, S.Z. & Fernandes, V.O. 2012. Periphytic algal biomass in two distinct regions of a tropical coastal lake. *Acta Limnologica Brasiliensia* 24(3): 244-254.

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

Anning, T., MacIntyre, H.L., Pratt, S.M., Sammes, P.J., Gibb, S. & Geider, R.J. 2000. Photoacclimation in the marine diatom *Skeletonema costatum*. *Limnology and Oceanography* 45(8): 1807-1817.

Balata, D., Piazzzi, L. & Benedetti-Cecchi, L. 2007. Sediment disturbance and loss of beta diversity on subtidal rocky reefs. *Ecology* 88:2455–2461.

Barko, J.W. & James, W.F. 1998. Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation, and resuspension. *In*: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christofferson (eds.). *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Springer pp. 197-214.

Beisner, B.E., Haydon, D.T. & Cuddington, K. 2003. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1(7): 376–382.

Bellinger, E.G. & Sigee, D.C. 2010. *Freshwater Algae Identification and Use as Bioindicators*. John Wiley & Sons, Ltd.

Belmonte, G.A., Rubino, M.F. & Boero, F. 1997. Morphological convergence of resting stages of planktonic organisms: a review. *Hydrobiologia* 355: 159–165.

Bicudo, D.C., Fonseca, B.M., Bini, L.M., Crossetti, L.O., Bicudo, C.E.M. & Jesus, T.A. 2007. Undesirable side-effects of water hyacinth control in a shallow tropical reservoir. *Freshwater Biology* 52: 1120-1133.

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

Birks, H.J.B. 2010. Numerical methods for the analysis of diatom assemblage data. *In*: J.P. Smol & E.F. Stoermer (eds). *The diatoms: Applications for the Environmental and Earth Science*, 2° ed. Editora Cambridge University Press, pp. 23-54.

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

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.

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.

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.

Camargo, V.M. & Ferragut, C. 2014. Estrutura da comunidade de algas perifíticas em *Eleocharis acutangula* (Roxb.) Schult (Cyperaceae) em reservatório tropical raso, São Paulo, SP, Brasil. *Hoehnea* 41(1): 31-40.

Cano, M., Casco, M., Claps, M. 2016. Epipelon dynamics in a shallow lake through a turbid-and a clear- water regime. *Journal of Limnology* 75(2): 355-368.

Cano, M.G., Casco, M.A. & Claps, M.A. 2013. Vertical distribution of epiphyton biomass and diversity in a shallow lake during contrasting ecosystem regimes. *Aquatic Botany* 110: 38-47.

Cano, M., Casco, M., Claps, M. 2012. Effect of environmental variables on epiphyton in a Pampean lake with stable turbid-and clear-water states. *Aquatic Biology* 15: 47-59.

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.

Carrick, H.J., Aldridje, F.J. & Schelske, C.L. 1993. Wind influences phytoplankton biomass and composition in a shallow, productive lake. *Limnology and Oceanography* 38: 1179-1192.

Casartelli, M.R. & Ferragut, C. 2015. Variação sazonal da estrutura da comunidade de algas perifíticas em *Panicum repens* em um reservatório raso. *Rodriguésia* 66(3): 745-757.

Casartelli, M.R. & Ferragut, C. 2015. Influence of seasonality and rooted aquatic macrophyte on periphytic algal community on artificial substratum in a shallow tropical reservoir. *International Review of Hydrobiology* 100: 1–11

Casco, M.A., Mac Donagh, M.E., Cano, M.G., Solari, L., Claps, M.C. & Gabellone, N. 2009. Phytoplankton and epipelon responses to clear and turbid phases in a seepage lake (Buenos Aires, Argentina). *International Review of Hydrobiology* 94:153-168.

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

Coesel, P.F.M., Wardenaar, K. 1990. Growth responses of planktonic desmid species in a temperature-light gradient. *Freshwater Biology*. 23: 551-560.

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

Conde, D., Bonilla S., Aubriot L., de León R. & Pintos, W. 1999. Comparison of the areal amount of chlorophyll a of planktonic and attached microalgae in a shallow coastal lagoon. *Hydrobiologia* 408(409): 285–291.

Crossetti, L.O., Bicudo, C.E.M. 2008. Phytoplankton as a monitoring tool in a tropical urban shallow reservoir (Garças Pond): the assemblage index application. *Hydrobiologia* 610: 161-173.

Denicola, D.M., Eyto, E., Wemaere, A. & Irvine, K. 2006. Periphyton response to nutrient addition in 3 lakes of different benthic productivity. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 616-631.

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

Domozych, D.S. & Domozych, C.R. 2007. Desmids and biofilm of freshwater wetlands: development and microarchitecture. *Microbial Ecology*, 55: 81–93.

Donohue, I., Jackson, A.L., Pusch, M.T. & Irvine, K. 2009. Nutrient enrichment homogenizes lake benthic assemblages at local and regional scales. *Ecology* 90: 3470-3477.

Downing, J.A., Prairie, Y.T., Cole, J.J., Duarte, C.M., Tranvik, L.J., Striegl, R.G., McDowell, W.H., Kortelainen, P., Caraco, N.F., Melack, J.M. & Middelburg, J. 2006. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*, 51: 2388-2397.

Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Pieur-Richard, A., Soto, D., Stiassny, M.L.J. & Sullivan, C.A. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biology Reviews* 81: 163-182.

Dunck, B., Bortolini, J.C., Rodrigues, L., Rodrigues, L.C, Jati, S. & Train, S. 2013. Functional diversity and adaptative strategies of planktonic and periphytic algae in isolated tropical floodplain lake. *Brazilian Journal of Botany* 36(4): 257-266.

Eaton, J.W. & Moss, B. 1966. The estimations of numbers and pigment content in epipellic algal populations. *Limnology and Oceanography* 11: 584-595.

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

Faustino, S.B., Fontana, L., Bartozek, E.C.R., Bicudo, C.E.M & Bicudo, D.C. 2016. Composition and distribution of diatom assemblages from core and surface sediments of a water supply reservoir in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 16(2): 1590-1676.

Felisberto, S.A. & Rodrigues, L. 2010. Periphytic algal community in artificial and natural substratum in a tributary of the Rosana reservoir (Corvo Stream, Paraná State, Brazil). *Acta Scientiarum Biological Sciences* 32(4): 373–385.

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

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.

Fernando, C. H. 2002. Zooplankton and tropical freshwater fisheries : Fernando, C. H. ed. *Guide to Tropical Freshwater Zooplankton. Identification, Ecology and Impacts on Fisheries*. Leiden, Backhuys Publishers, pp. 255-280.

Ferragut, C., Bicudo, D.C., Vercellino, I.S. 2013. Amostragem e medidas de estrutura da comunidade perifítica. In: A. Schwarzbald, A.L. Burliga & L.C. Torgan (eds.). *Ecologia do perifíton*. Rima, São Carlos, p. 157-177.

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., 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.

Finer, M. & Jenkins, C.N. 2012. Proliferation of Hydroelectric Dams in the Andean Amazon and Implications for Andes-Amazon Connectivity. *Plos One*, 7 (4): 1-9.

Flöder, S., Combüchen, A., Pasternak, A. & Hillebrand, H. 2006: Competition between pelagic and benthic microalgae for phosphorus and light. *Aquatic Science* 68: 425–433.

Fonseca, B.M., Ferragut, C., Tucci, A., Crossetti, L.O., Ferrari, F., Bicudo, D.C., Sant’Anna, C.L. & Bicudo, C.E.M. 2014. Biovolume de cianobactérias e algas de reservatórios tropicais do Brasil com diferentes estados tróficos. *Hoehnea* 41(1): 9-30.

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

Fonseca, B. M. & Bicudo, C. E. M. 2010. How important can the presence/absence of macrophytes be in determining phytoplankton strategies in two tropical shallow reservoirs with different trophic status? *Journal of Plankton Research* 32: 31–46.

Fontana, L. & Bicudo, D.C. 2009. Diatomáceas (Bacillariophyceae) de sedimentos superficiais dos reservatórios em cascata do Rio Paranapanema (SP/PR, Brasil): Coscinodiscophyceae e Fragilariophyceae. *Hoehnea* 36(3):375–386.

Fontana, L. & Bicudo, D.C. 2012. Biodiversidade e distribuição das diatomáceas (Bacillariophyceae) de sedimentos superficiais nos reservatórios em cascata do Rio Paranapanema (SP/PR, Brasil). *Hoehnea* 39(4):587–612.

França, R.C.S., Lopes, M.R.M. & Ferragut, C. 2011. Structural and successional variability of periphytic algal community in a Amazonian lake during the dry and rainy season (Rio Branco, Acre). *Acta Amazonica* 41(2): 257-266.

Frost, P.C., Hillebrand, H. & Kahlert, M. 2005. Low algal content and its effects on the C:P stoichiometry of lake and coastal periphyton. *Freshwater Biology* 50: 1800–1808.

Frost, P.C. & Elser, J.J. 2002. Effects of light and nutrients on the net accumulation and elemental composition of epilithon in boreal lakes. *Freshwater Biology* 47: 173–184.

Gaiser, E.E., Childers, D.L., Jones, R.D., Richards, J.H., Scinto, L.J. & Trexler, J.C. 2006. Periphyton responses to eutrophication in the Florida Everglades: Cross-system patterns of structural and compositional change. *Limnology and Oceanography* 51: 617-630.

Genkai-Kato, M., Vadeboncoeur, Y., Liboriussen, L. & Jeppesen, E. 2012. Benthic–planktonic coupling, regime shifts, and whole-lake primary production in shallow lakes. *Ecology* 93(3): 619–631.

Gil-Gil, F. Ferragut, C. & Bicudo, C.E.M. 2011. Do phytoplankton fractions < 20 µm dominate in tropical reservoirs independent of their trophic? *Limnetica*, 30 (1): 143-158.

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.

Gottlieb, A.D., Richards, J.H. & Gaiser, E.E. 2006. Comparative study of periphyton community structure in long and short-hydroperiod Everglades marshes. *Hydrobiologia* 569: 195–207.

Granado, D.C. & Henry, R. 2014. Phytoplankton community response to hydrological variations in oxbow lakes with different levels of connection to a tropical river. *Hydrobiologia* 721: 223-238.

Granado, D. C., R. Henry & A. Tucci, 2009. Influência da variação hidrométrica na comunidade fitoplanctônica do rio Paranapanema e de uma lagoa marginal na zona de desembocadura na represa de Jurumirim (SP). *Hoehnea* 36: 113–129.

Guariento, R.D., Caliman, R., Esteves, F.A., Bozelli, R.L., Enrich-Prast, A. & Farjalla, R.F. 2009. Substrate influence and temporal changes on periphytic biomass accrual and metabolism in a tropical humic lagoon. *Limnologia* 39: 209-218.

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.

Hansson, L.A. 1992. Factors regulating periphytic algal biomass. *Limnology and Oceanography* 37: 322-328.

Hansson, L.A. 1988. Effects of competitive interactions on the biomass development of planktonic and periphytic algae in lakes. *Limnology and Oceanography* 33:121-128.

Haphey-Wood, C.M. 1988. Ecology of freshwater planktonic green algae. *In*: C.D. Sandgren (ed.). Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge.

Hašler, P., Štěpánková, J., Špačková, J., Neustupa, J., Kitner, M., Hekera, P., Veselá, J. & Pouličková, A. 2008. Epipellic cyanobacteria and algae: a case study from Czech fishponds. *Fottea* 8:139–154.

Hwang, S. J., Havens, K. E., & Steinman, A. D. 1998. Phosphorus kinetics of planktonic and benthic assemblages in a shallow subtropical lake. *Freshwater Biology*, 40(4), 729-745.

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

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

Havens, K.E., East, T.L., Meeker, R.H., Davis, W.P. & Steinman, A.D. 1996. Phytoplankton and periphyton responses to in situ experimental nutrient enrichment in a shallow subtropical lake. *Journal of Plankton Research* 18: 551-566.

Hecky R.E., Campbell P. & Hendzel L.L. 1993. The stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in particulate matter of lakes and oceans. *Limnology and Oceanography* 38, 709–724.

Hecky, R.E. & Kilham, P. 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment *Limnology and Oceanography* 33: 796–822.

Henry, R., Ushinohama, E. & Ferreira, R.M.R. 2006. Fitoplâncton em três lagoas marginais ao Rio Paranapanema e em sua desembocadura no Reservatório de Jurumirim (São Paulo, Brasil) durante um período prolongado de seca. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 399-414.

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

Hilt, S. & Gross, EM. 2008. Can allelopathically active submerged macrophytes stabilise clear-water states in shallow lakes? *Basic and Applied Ecology*, vol. 9, no. 4, p. 422-432.

Hobbs, W.O., Ramstack Hobbs, J.M., Lafrancois, T., Zimmer, K.D., Theissen, K.M., Edlund, M.B., Michelutti, N., Butler, M.G., Hanson, M.A. & Carlson, T.J. 2012. A 200-year perspective on alternative stable state theory and lake management from a biomanipulated shallow lake. *Ecology Applications*, 22(5): 1483–1496.

Huszar, V.L.M., Caraco, N.F., Roland, F. & Cole, J. 2006. Nutrient–chlorophyll relationships in tropical-subtropical lakes: do temperate models fit? *Biogeochemistry* 79(1-2): 239-250.

Huszar, V.L.M., Bicudo, D.C., Giani, A., Ferragut, C., Martinelli, L.A. & Henry, R. 2005. Subsídios para a compreensão sobre a limitação de nutrientes ao crescimento do fitoplâncton e perifíton em ecossistemas continentais lênticos no Brasil. *In*: Roland, F., César, D. & Marinho, M. (ed.) *Lições em Limnologia: Fronteiras conceituais*. Rima Editora, São Carlos, Brazil, pp. 243-260.

Huszar, V. L. M., Silva, L. H. S., Domingos, P., Marinho, M. & Melo, S. 1998. Phytoplankton species composition is more sensitive than OECD criteria to the trophic status of three Brazilian tropical lakes. *Hydrobiologia*, 369–370: 59–71.

Jeppesen, E., Jensen, J.P., Søndergaard, M., Lauridsen, T. & Landkildehus, F. 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology* 45: 201–218.

Jeppesen, E. 1998. The ecology of shallow lakes—trophic interactions in the pelagial. D.Sc. dissertation. Ministry of Environment and Energy, National Environmental Research Institute.

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

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

Kangur, K., Möls, T., Milius, A. & Laugaste, R. 2003. Phytoplankton response to changed nutrient level in Lake Peipsi (Estonia) in 1992–2001. *Hydrobiologia* 506-509: 265-272.

Klausmeier, C.A., Litchman, E., Daufresne, T. & Levin, S.A. 2008. Phytoplankton stoichiometry. *Ecological Research* 23: 479-485.

Komárek, J. & De Paiva Azevedo, M.T. 2000. *Geitlerinema unigranulatum*, a common tropical cyanoprokaryote from freshwater reservoirs in Brazil. Archiv für Hydrobiologie, Supplementband, Algological studies 134: 39-52

Komárek, J. & Anagnostidis, K. 1999. Cyanoprokaryota. 1. Teil Chroococcales. In: H. Ettl, G. Gärtner, H. Heying & D. Möllenhauer (eds.). Süßwasserflora von Mitteleuropa 19. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 1-548.

Kornijów, R. Kairesalo, T. 2013. A simple solution enabling quantitative sampling of freshwater and marine sediments covered by dense submerged vegetation. Hydrobiologia 716: 1-4.

Kosten, S., Lacerot, G., Jeppesen, E., Motta Marques, D., van Nes, E.H., Mazzeo, N. & Scheffer, M. 2009. Effects of Submerged Vegetation on Water Clarity Across Climates. Ecosystems 12: 1117–1129.

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

Lassenm, C. Revsbech, N.P. & Pedersen, O. 1997. Macrophyte development and resuspension regulate the photosynthesis and production of benthic microalgae. Hydrobiologia 350:1-11.

Laugaste, R. & Reunanen, M. 2005. The composition and density of epiphyton on some macrophyte species in the partly meromictic Lake Verevi. Hydrobiologia 547: 137–150.

Lauridsen T.L., Pedersen L.J., Jeppesen E. & Søndergaard M. 1996. The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake. Journal of Plankton Research, 18, 2283–2294.

Liboriussen, L. & Jeppesen, E. 2009. Periphyton biomass, potential production and respiration in a shallow lake during winter and spring. Hydrobiologia 632: 201-210.

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

Liboriussen, L. & Jeppesen, E. 2003. Temporal dynamics in epipelagic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake. Freshwater Biology 48: 418-431.

Liess, A., Lange, K., Schulz, F., Piggott, J.J., Matthaei, C. D. & Townsend, C. R. 2009. Light, nutrients and grazing interact to determine diatom species richness via changes to productivity, nutrient state and grazer activity. J. Ecol. 97: 326-36.

Lin, Y., He, Z., Yang, Y., Stoffella, P. J., Philips, E. J., & Powell, C. A. 2008. Nitrogen versus phosphorus limitation of phytoplankton growth in Ten Mile Creek, Florida, USA. Hydrobiologia, 605(1): 247-258.

Longhi, M. L. & Beisner, B. E. 2010. Patterns in taxonomic and functional diversity in lake phytoplankton. *Freshw. Biol.*, 55, 1349-1366.

Lopes, M.R.M., Ferragut, C. & Bicudo, C.E.M. 2009. Phytoplankton diversity and strategies in regard to physical disturbances in a shallow, oligotrophic, tropical reservoir in Southeast Brazil. *Limnetica*, 28(1): 159-174.

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

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.

Maberly, S.C., King, L., Dent, M.M., Jones, R.I. & Gibson, C.E. 2002. Nutrient limitation of phytoplankton and periphyton growth in upland lakes. *Freshwater Biol.* 47: 2136-2152.

MacIntyre, S. & Melack, J.M. 1995. Vertical and horizontal transport in lakes: linking littoral, benthic, and pelagic habitats. *Journal of North American Benthological Society* 14(4): 599-615.

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

Madsen, J.D., Chambers, P.A. & James, W.F. 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 444: 71-84.

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

Margalef, R. 1983. La imprecisa frontera entre el plâncton y otros tipos de comunidades. *In*: R. Margalef. *Limnologia*. Ediciones Omega, S. A., Barcelona, pp. 319-326.

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

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

McCormick, P.V. & O'Dell, M.B. 1996. Quantifying periphyton responses to phosphorus in the Florida Everglades: a synoptic-experimental approach. *Journal of North American Benthological Society* 16: 248-262.

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

McMaster, N.L. & Schindler, D.W. 2005. Planktonic and Epipelagic Algal Communities and their Relationship to Physical and Chemical Variables in Alpine Ponds in Banff National Park, Canada. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 37(3): 337-347.

Moore J.W. 1974. The benthic algae of southern Baffin Island. I. Epipellic communities in rivers. *Journal of Phycology* 10: 50–57.

Morales, E.A & Trainor, F.R. 1999. Phenotypic plasticity in *Scenedesmus*: Implications for algal taxonomy and ecology. *Gayana Botanica* 56: 77-86.

Moreira, S.N., Pott, A., Pott, V.J. & Damasceno-Júnior, G.A. 2011. Structure of pond vegetation in the Brazilian Cerrado. *Rodriguesia* 62(4): 721-729.

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

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

Moss, B. 1981. The composition and ecology of periphyton communities in freshwaters. II. Interrelationships between water chemistry, phytoplankton populations and periphyton populations in a shallow lake and associated experimental reservoirs ('Lund tubes'). *European Journal of Phycology* 16: 59-76.

Odum, E.G. 1983. *Ecologia*. Ed. Guanabara, Rio de Janeiro.

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

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

Olsen, S., Chan, F., Li, W., Zhao, S., Søndergaard, M. & Jeppesen, E. 2015. Strong impact of nitrogen loading on submerged macrophytes and algae: a long-term mesocosm experiment in a shallow Chinese lake. *Freshwater Biology* 60: 1525-1536.

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

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

Passarge, J., Hol, S., Escher, M. & Huisman, J. 2006. Competition for nutrients and light: stable coexistence, alternative stable states, or competitive exclusion? *Ecological Monographs*, 76(1): 57–72.

Passarinho, K.N., Lopes, M.R.M. & Train, S. 2013. Diel responses of phytoplankton of an Amazon floodplain lake at the two main hydrological phases. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25(4): 361-374.

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

Perbiche-Neves, G., Ferreira, R.A.R. & Nogueira, M.G. 2011. Phytoplankton structure in two contrasting cascade reservoirs (Paranapanema River, Southeast Brazil). *Biologia* 66 (6): 967-976.

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

Philps, E.J., Havens, K.E. & Lopes, M.R.M. 2008. Seasonal dynamics of phytoplankton in two Amazon flood plain lakes of varying hydrologic connectivity to the main river channel. *Fundamental and Applied Limnology Archiv für Hydrobiologie* 172(2): 99-109.

Pillsbury, R.W. & Lowe, R.L. 1999. The response of benthic algae to manipulations of light in four acidic lakes in northern Michigan. *Hydrobiologia* 394: 69-81.

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

Pouličková, A., Hašler, P., Lysáková, M. & Spears, B. 2008. The ecology of freshwater epipelagic algae: an update. *Phycologia* 47: 437–450.

Rasband W. 2008. ImageJ. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland. <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.

Redfield, A.C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist* 46: 205-222.

Reynolds, C.S. 2006. *The Ecology of Phytoplankton* (Ecology, Biodiversity and Conservation). Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Reynolds, C. S. 1984. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biology* 14: 111–142.

Ricklefs, R.E. 2001. *A economia da natureza*. 5a ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

Rober, A.R., Stevenson, R.J. & Wyatt, K.H. 2015. The role of light availability and herbivory on algal responses to nutrient enrichment in a riparian wetland, Alaska. *Journal of Phycology* 51: 528-535.

Roberts, E., Kroker, J., Körner, S. & Nicklisch, A. 2003. The role of periphyton during the re-colonization of a shallow lake with submerged macrophytes. *Hydrobiologia* 506–509: 525–530.

Robinson, G.G.C., Gurney, S.E. & Goldsbrough, L.G. 1997. Response of benthic and planktonic algal biomass to experimental water-level manipulation in a prairie lakeshore wetland. *Wetlands* 17(2): 167-181.

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

Sánchez, M.L., Lagomarsino, L., Allende, L. & Izaguirre, I. 2015. Changes in the phytoplankton structure in a Pampean shallow lake in the transition from a clear to a turbid regime. *Hydrobiology* 714: 71-83 752(1): 65-76.

Sandgreen, C.D. 1988. The ecology of chrysophyte flagellates: their growth and perennation strategies as freshwater phytoplankton. *In*: C.D. Sandgreen (ed.). Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 9-104

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

Santos, T.R., Ferragut, C., Bicudo, C.E.M. 2013. Does macrophyte architecture influence periphyton? Relationships among *Utricularia foliosa*, periphyton assemblage structure and its nutrient (C, N, P) status. *Hydrobiology* 714: 71-83.

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

Sayer C.D., Davidson T.A. & Jones J.I. 2010. Seasonal dynamics of macrophytes and phytoplankton in shallow lakes: a eutrophication-driven pathway from plants to plankton? *Freshwater Biology* 55: 500–513.

Scheffer, M. 2004. Ecology of Shallow Lakes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Scheffer, M., Szabo, S., Gragnani, A., van Nes, E.H., Rinaldi, S., Kautsky, N., Norberg, J., Roijackers, R.M.M. & Franken, R.J.M. 2003. Floating plant dominance as a stable state. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 100: 4040–4045.

Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M.L., Moss B. & Jeppesen E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 275–279.

Schindler, D.E. & Scheuerell, M.D. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. – *Oikos* 98: 177–189.

Schindler, D.W. 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes: Natural mechanisms compensate for deficiencies of nitrogen and carbon in eutrophic lakes. *Science* 195: 260–262.

Sekar, R. Nair, K.V.K. Rao, V.N.R. & Venugopalan, V.P. 2002. Nutrient dynamics and successional changes in a lentic freshwater biofilm. *Freshwater Biology* 47: 1983-1907.

Shi, P., Shen, H., Wang, W., Yang, Q. & Xie, P. 2015. Habitat-specific differences in adaptation to light in freshwater diatoms. *Journal of Applied Phycology* 28(1): 227-239.

Sládecková, A. 1962. Limnological investigation methods for the periphyton ("Aufwuchs") community. *Botanical Review* 28: 286-350.

Silva, P.D.A. & Bicudo, D.C. 2014. Diatomáceas planctônicas e de sedimentos superficiais em represas de abastecimento da Região Metropolitana de São Paulo, Sudeste do Brasil. *Hoehnea* 41(2):187–207.

Smith, V.H. 1998. Cultural eutrophication of inland, estuarine, and coastal waters. *In*: M. L. Pace & P. M. Groffman (eds.). *Success, limitations, and frontiers in ecosystem science*. Springer. pp. 7–49.

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

Sommer, U. 1988. Some size relationships in phytoflagellate motility. *Hydrobiologia* 161: 125–131.

Søndergaard, M. & Moss, B. 1998. Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. *In*: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Cristoffersen (eds.) *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Ecological Studies. Springer Verlag, New York, pp. 99-114.

Souza, M.L., Pellegrini, B.G. & Ferragut, C. 2015. Periphytic algal community structure in relation to seasonal variation and macrophyte richness in a shallow tropical reservoir. *Hydrobiologia* 755(1): 183-196.

Staehr, P.A. & Sand-Jensen, K. 2006. Seasonal changes in temperature and nutrient control of photosynthesis, respiration and growth of natural phytoplankton communities. *Freshwater Biology* 51: 249-262.

Sterner, R. W. & Elser, J.J. 2002. *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton Univ. Press.

Sterner, R.W, Elser, J.J., Fee, E.J, Guildford, S.J. & Chrzanowski, T.H. 1997. The light:nutrient ratio in lakes: The balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. *The American Naturalist* 150(6): 663-684.

Stevenson, R.J. & Smol, J.P. 2003. Use of Algae in Environmental Assessments. *In*: J.D. Wehr, & R.G. Sheath (eds.). *Freshwater Algae of North America*. Academic Press, California pp. 775-804.

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

Stevenson, R.J. 1996. An Introduction to Algal Ecology in Fresh water Benthic Habitats. *In*: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.). Algal ecology: freshwater benthic ecosystems. Academic Press, San Diego, p. 3-30.

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

Taniguchi, G.M., Bicudo, D.C. & Senna, P.A.C. 2005. Gradiente litorâneo-limnético do fitoplâncton e ficoperífiton em uma lagoa da planície de inundação do Rio Mogi-Guaçu. *Revista Brasileira de Botânica*. 28: 137-147.

Thomas, S., Cecchi, P., Corbin, D. & Lemoalle, J. 2000. The different primary producers in a small African tropical reservoir during a drought: temporal changes and interactions. *Freshwater Biology* 45: 43-56.

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

Thomaz, S.M., Bini, L.M. & Pagioro, T.A. 2004. Métodos em Limnologia: macrófitas aquáticas. *In*: Bicudo, C.E. & Bicudo, D.C. (eds.). Amostragem em Limnologia, Rima, Editora, São Carlos, 193-212.

Train S, Oliveira, M.D., Quevedo, M.T. 2000. Dinâmica sazonal da comunidade fitoplanctônica de um canal lateral (Canal Cortado) do Alto Rio Paraná (PR, Brasil). *Acta Scientiarum Biological Sciences* 22:389–399

Trochine, C., Guerrieri, M.E., Liboriussen, L., Lauridsen, T.L. & Jeppesen, E. 2014. Effects of nutrient loading, temperature regime and grazing pressure on nutrient limitation of periphyton in experimental ponds. *Freshwater Biology* 59: 905-917.

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 Vervollkommen der quantitative phytoplankton: metodik. *Internationale Vereinigung Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1-38.

Vadeboncoeur, Y., Devlin, S.P., McIntyre, P.B. & Vander Zanden, M.J. 2014. Is there light after depth? Distribution of periphyton chlorophyll and productivity in lake littoral zones. *Freshwater Science* 33(2): 524–536.

Vadeboncoeur, Y., Jeppesen, E., Vander Zanden, M.J., Schierup, H.H., Christoffersen, K. & Lodge, D.M. 2003. From Greenland to green lakes: cultural eutrophication and the loss of benthic energy pathways in lakes. *Limnology and Oceanography* 48:1408–1418.

Vadeboncoeur, Y. & Steinman, A.D. 2002. Periphyton Function in Lake Ecosystems. *The scientific world journal* 2: 1-20.

Vadeboncoeur Y., Lodge, D.M. & Carpenter, S.R. 2001. Whole-lake fertilization effects on distribution of primary production between benthic and pelagic habitats. *Ecology* 82: 1065-1077.

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

van Nes, E.H. & Scheffer, M. 2007. Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift. *The american naturalist* 169(6): 738-747.

Vilar, A.G., van Dam, H., van Loon, E.E., Vonk, J.A., van Der Geest, H.G. & Admiraal, W. 2014. Eutrophication decrease distance decay of similarity in diatom communities. *Freshwater Biology* 559: 1522-1531.

Vinebrooke, R. D., & Leavitt, P. R. 1999. Phytobenthos and phytoplankton as potential indicators of climate change in mountain lakes and ponds: a HPLC-based pigment approach. *Journal of North American Benthological Society* 18: 14–32.

Ward, D.P., Pettit, N.E. Adame, M., Douglas, M.M., Setterfield, S.A & Bunn, S.E. 2016. Seasonal spatial dynamics of floodplain macrophyte and periphyton abundance in the Alligator Rivers region (Kakadu) of northern Australia. *Ecohydrology* 9(8): 1675-1686.

Watson, S. B., McCauley, E. & Downing, J. A. 1997. Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status. *Limnology and Oceanography* 42: 487–495

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

Weithoff, G., Rocha, M. R. & Gaedke, U. 2015. Comparing seasonal dynamics of functional and taxonomic diversity reveals the driving forces underlying phytoplankton community structure. *Freshwater Biology* 60: 758–767

Werner, P. & Köhler, J. 2005. Seasonal Dynamics of Benthic and Planktonic Algae in a Nutrient-Rich Lowland River (Spree, Germany). *International Review of Hydrobiology* 90: 1-20.

Wetzel, R.G. 2001. *Limnology*. New York: Academic Press, 1006 p.

Wetzel, R.G. 1990. Land-water interfaces: metabolic and limnological regulators. – *Verh. Internat. Limnol.* 24: –24.

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

Zheng, L. & R. Stevenson, J. 2006. Algal assemblages in multiple habitats of restored and extant wetlands. *Hydrobiologia* 561: 221-238.

Conclusão geral

O presente trabalho avaliou conjuntamente a dinâmica das comunidades de algas planctônicas, epipélicas e epifíticas durante um ano em um reservatório raso com elevada abundância de macrófitas aquáticas. O trabalho compreendeu duas abordagens, uma observacional e outra experimental, as quais permitiram as seguintes conclusões:

- O reservatório apresentou quatro fases limnológicas diferentes durante o ano. Em duas destas fases encontramos dominância, em termos de biomassa, do fitoplâncton (fase 1) e epipélon (fase 2). A variação na concentração de nutrientes foi o considerado o fator ambiental mais importante para o desencadeamento da alternância das comunidades algais no reservatório durante o período de estudo. O fitoplâncton foi dominante na fase com maior concentração de nutrientes e o epipélon a comunidade mais importante no período com menor concentração de nutrientes e maior disponibilidade de luz no sedimento. Destacamos a importância das algas epipélicas para o funcionamento do reservatório em condições de maior disponibilidade de luz no sedimento.
- A estrutura taxonômica das comunidades algais variou sazonalmente e espacialmente. Encontrou-se estratégias adaptativas e espécies descritoras associadas às fases limnológicas. As algas flageladas, representadas principalmente por *Chromulina elegans*, foram associadas com a fase de maior concentração de nutrientes e cobertura de macrófitas, enquanto algas não flageladas, como *Discostella stelligera*, *Aphanocapsa grevillei* e *Frustulia crassinervia*, foram associadas à fase de menor concentração de nutrientes e maior mistura da coluna de água. Além disso, observou-se que as comunidades de algas planctônicas e epifíticas variaram principalmente em função da concentração de nutrientes, enquanto as algas epipélicas variaram em função da profundidade, apesar da concentração de nutrientes ter influenciado de maneira secundária. Portanto, a dinâmica da estrutura das comunidades algais refletiram as

mudanças nas fases limnológicas, especificamente à variação da disponibilidade de nutrientes.

- O grau de inter-relação entre as comunidades algais variou sazonalmente e refletiu as mudanças das fases limnológicas, assim como a diversidade de espécies. Houve maior similaridade entre as comunidades algais na fase com menor heterogeneidade espacial do reservatório (mistura da coluna, menor cobertura de macrófitas, dominância do epipélon), sendo o inverso observado na fase mais heterogênea (elevada cobertura de macrófitas e dominância do fitoplâncton). A perturbação física, causada pela mistura da coluna, foi um importante processo para a maior inter-relação das comunidades algais.
- A partir de evidências experimentais observamos que o aumento da biomassa fitoplanctônica não afetou o estoque de nutrientes do perifíton, evidenciando o papel chave que a comunidade perifítica apresenta no ciclo dos nutrientes em reservatórios rasos, como evidenciado em sistemas temperados.

O presente estudo comparou de forma inovadora as comunidades algais na mesma unidade (área), permitindo comparações e possibilitando mostrar a importância da comunidade epipélica em nível ecossistêmico. Evidenciamos o importante papel do epipélon na produção de biomassa algal em ambientes com sedimento iluminado. Além disso, neste trabalho, a estrutura da comunidade de algas epipélicas foi avaliada pela primeira vez em ecossistema tropical, contribuindo para o aumento do conhecimento da biodiversidade de algas em reservatórios/lagos tropicais. A análise conjunta das comunidades algais evidenciou intensa inter-relação entre os autótrofos, o que tem reflexo direto sobre o funcionamento do ecossistema. Os resultados deste trabalho têm capacidade de auxiliar no gerenciamento e na elaboração de estratégias de conservação de lagos/reservatórios rasos tropicais, pois evidenciou que a alteração de uma comunidade algal pode afetar a dinâmica das demais comunidades algais devido à forte inter-relação entre os autótrofos.

Anexos

Anexo 1. Tabela de espécies que ocorreram nas comunidades algais durante o ano.

Abreviações: Fito – fitoplâncton; Epip. – Epipélon e Epif. – Epifítton.

Táxons	Fito	Epip.	Epif.
Bacillariophyceae			
<i>Achnanthes</i> sp.	x	x	x
<i>Achnanthidium minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki		x	
<i>Achnanthidium catenatum</i> (Bily & Marvan) Lange-Bertalot	x	x	x
<i>Achnanthidium microcephallum</i> Kützing		x	x
<i>Achnanthidium</i> sp5			x
<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen		x	x
<i>Brachysira vitrea</i> (Grunow) Ross	x	x	x
<i>Coconeis</i> cf. <i>placentula</i> Ehrenberg		x	x
<i>Cymbopleura naviculiformes</i> (Auerswald ex Heiberg) K. Krammer	x		
<i>Denticula</i> sp.2		x	
<i>Discostella stelligera</i> (Cleve & Grunow) Houk & Klee	x	x	x
<i>Encyonema mesianum</i> (Cholnoky) D.G. Mann	x	x	x
<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehrenberg) Schaarschmidt	x	x	x
<i>Eunotia flexuosa</i> (Brébisson in Kützing) A.Berg		x	x
<i>Eunotia karenae</i> Metzeltin & Lange-Bertalot		x	
<i>Eunotia</i> sp1		x	
<i>Eunotia sudetica</i> O. F. Miller	x	x	x
<i>Fragillaria</i> sp	x	x	x
<i>Frustulia crassinervia</i> (Brébisson) Lange-Bertalot & Krammer	x	x	x
<i>Frustulia rhomboides</i> (Ehrenberg.) De Toni		x	
<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg	x	x	x
<i>Gomphonema parvulum</i> (Kützing) Kützing		x	x
<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot	x	x	x
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow		x	
<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W.Smith	x	x	x
<i>Pinnularia brauniana</i> (Grunow) Mills		x	x
<i>Pinnularia divergens</i> W.Smith		x	
<i>Pinnularia gibba</i> Ehrenberg		x	x
<i>Pinnularia</i> sp1		x	
<i>Pinnularia viridis</i> (Nitzsch) Ehrenberg		x	
<i>Sellaphora</i> sp.		x	x
<i>Stauroneis phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenberg	x	x	x
<i>Stenopterobia</i> sp.	x	x	x
<i>Surirella</i> sp.		x	
<i>Ulnaria acus</i> (Kützing) Aboal		x	
Chlorophyceae			
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerheim	x		x
<i>Ankistrodesmus bernardii</i> Komárek	x	x	x
<i>Ankistrodesmus bibrarianus</i> (Reinsch) Korshikov	x	x	x
<i>Ankistrodesmus densus</i> Koršikov			x
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs	x	x	x
<i>Ankistrodesmus fusiformes</i> Corda ex Koršikov	x	x	x

<i>Ankistrodesmus spiralis</i> (W.B. Turner) Lemmermann			X
<i>Botryococcus braunii</i> Kützing	X		X
<i>Characium acuminatum</i> Braun			X
<i>Characium</i> sp.			X
<i>Chlamydomonas debaryana</i> Ghoroschankin	X	X	X
<i>Chlamydomonas epibiotica</i> Ettl	X	X	X
<i>Chlamydomonas gloeopara</i> Rodhe & Skuja	X		X
<i>Chlamydomonas planctogloea</i> Skuja	X	X	X
<i>Chlamydomonas sagittula</i> Skuja	X	X	X
<i>Chlamydomonas sordida</i> Ettl	X		X
<i>Chlorocloster raphidioides</i> Pascher			X
<i>Chlorococcales</i> sp1		X	
<i>Chlorococcales</i> sp2		X	
<i>Chlorococcales</i> sp3		X	
<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schränk) Meneghini			X
<i>Chloromonas</i> cf. <i>grovei</i> (G.S.West) Gerloff & Ettl			X
<i>Coccomyxa</i> sp.		X	
<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli	X		X
<i>Coelastrum astroideum</i> De Notaris	X	X	X
<i>Coelastrum cruciatum</i> Nägeli	X	X	X
<i>Coelastrum sphaericum</i> Nägeli			X
<i>Coenochloris</i> sp.		X	
<i>Desmodesmus armatus</i> (Chodat) Hegewald	X	X	X
<i>Desmodesmus brasiliensis</i> (Bohlin) E.Hegewald	X	X	X
<i>Desmodesmus pseudodenticulatus</i> (E.Hegewald) E.Hegewald		X	X
<i>Desmodesmus spinosus</i> (Chodat) E.Hegewald	X	X	X
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood	X	X	X
<i>Didymogenes palatina</i> Schmidle	X	X	X
<i>Elakatothrix gelatinosa</i> Wille	X		
<i>Eutetramorus fottii</i> (Hindák) Komárek	X	X	X
<i>Gloeocystis vesiculosa</i> Nägeli			X
<i>Gloeocystis</i> sp.		X	X
<i>Kirchneriella lunaris</i> (Kirchner) K. Möbius	X	X	X
<i>Kirchneriella pinguis</i> Hindák	X	X	
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Koršikov) Hindák	X	X	X
<i>Monoraphidium circinale</i> (Nygaard) Nygaard	X	X	
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komárková-Legnerová	X	X	X
<i>Monoraphidium dybowskii</i> (Woloszynska) Hindák & Komárková-Legnerová	X		
<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berkeley) Komárková-Legnerová	X	X	X
<i>Monoraphidium irregulare</i> (G.M. Smith) Komárková-Legnerová		X	X
<i>Monoraphidium minutum</i> (Nägeli) Komárková-Legnerová	X	X	X
<i>Monoraphidium nanum</i> (Ettl) Hindák	X		
<i>Monoraphidium tortile</i> (W. West & G.S. West) Komárková-Legnerová	X	X	X
<i>Oocystis lacustris</i> Chodat	X		X
<i>Oocystis</i> sp1	X		X
<i>Pediastrum tetras</i> (Ehrenberg) Ralfs	X	X	X
<i>Pteromonas</i> cf. <i>pseudoangulosum</i> Péterfi		X	X
<i>Rhombocystis complanata</i> J.Komárek	X		
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat		X	X
<i>Scenedesmus acutus</i> Meyen	X	X	X

<i>Scenedesmus arcuatus</i> Lemmermann		X	X
<i>Scenedesmus denticulatus</i> Lagerheim	X		
<i>Scenedesmus dimorphus</i> (Turpin) Kützing		X	
<i>Scenedesmus ecornis</i> (Ehrenberg) Chodat	X	X	X
<i>Scenedesmus obtusus</i> Meyen	X	X	X
<i>Scenedesmus smithii</i> Chodat		X	
<i>Scenedesmus</i> sp1	X		
<i>Scenedesmus westii</i> (G.M. Smith) Chodat	X	X	X
<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansgirg	X	X	X
<i>Tetraedron incus</i> (Teiling) G.M. Smith			X
<i>Tetraedron minimum</i> (A. Braun) Hansgirg	X		X
<i>Tetrastrum komarekii</i> Hindák	X	X	X
<i>Tetrastrum triangulare</i> (Chodat) Komárek	X	X	X
<i>Treubaria crassispina</i> G.M.Smith			X

Choanoflagellata

<i>Diplosigopsis siderotheca</i> Skuja			X
<i>Salpingoeca clarkii</i> Stein			X

Chrysophyceae

<i>Chromulina elegans</i> Doflein	X	X	X
<i>Chromulina sphaerica</i> Bachmann	X		X
<i>Chrysococcus</i> sp1		X	
<i>Chrysococcus</i> sp3		X	
<i>Chrysopyxis colligera</i> Scherffe			X
<i>Dinobryon divergens</i> (Lemmermann) Brunnthaler	X		X
<i>Dinobryon sertularia</i> Ehrenberg	X	X	X
<i>Dinobryon</i> sp.	X		
<i>Lagynion ampullaceum</i> (Stokes) Pascher		X	X
<i>Malomonas</i> spp.	X	X	X
<i>Pseudokephyrion hypermaculatum</i> Ettl	X	X	X
<i>Synura</i> sp.	X	X	X

Cryptophyceae

<i>Cryptomonas erosa</i> Ehrenberg	X	X	X
<i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja	X	X	
<i>Cryptomonas</i> sp1		X	
<i>Cryptomonas tenuis</i> Pascher	X	X	X

Cyanophyceae

<i>Aphanocapsa delicatissima</i> W. West & G.S. West	X	X	X
<i>Aphanocapsa elachista</i> W. West & G.S. West	X	X	X
<i>Aphanocapsa grevillei</i> (Berkeley) Rabenhorst		X	
<i>Aphanocapsa</i> sp1	X		
<i>Aphanothece smithii</i> Komárková-Legnerová & Cronberg			X
<i>Arthrospira</i> sp1	X	X	X
<i>Arthrospira</i> sp2	X	X	
<i>Bacillaria vermicularis</i> (Fedorov) Komárek & Anagnostidis	X		
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	X	X	X
Cyanophyceae sp1		X	
Cyanophyceae sp2			X
<i>Geitlerinema splendidum</i> (Greville ex Gomont) Anagnostidis	X		

<i>Geitlerinema unigranulatum</i> (R.N.Singh) J.Komárek & M.T.P.Azevedo	X	X	X
<i>Leptolyngbia perelegans</i> (Lemmermann) Anagnostidis & Komárek		X	X
<i>Leptolyngbia tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	X	X	X
<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmermann	X	X	X
<i>Oscillatoria lacustris</i> (Klebahn) Geitler	X		
<i>Oscillatoria pulcherrima</i> M. T. P. Azevedo & C. L. Sant'Anna	X	X	X
<i>Phormidium</i> sp1		X	X
<i>Phormidium</i> sp2		X	
<i>Pseudanabaena galeata</i> Böcher	X	X	X
<i>Synechococcus aquatilis</i> Sauvageau	X	X	X
<i>Synechococcus nidulans</i> (Pringsheim) Komárek			X
<i>Woronichinia</i> cf. sp.		X	

Dinophyceae

<i>Ceratium furcoides</i> (Levander) Langhans	X		
<i>Peridinium gatunense</i> Nygaard	X		X
<i>Peridinium umbonatum</i> F. Stein	X	X	X

Euglenophyceae

<i>Euglena agilis</i> H.J. Carter	X		
<i>Euglena</i> cf. <i>caudata</i> E.F.W.Hübner	X	X	X
<i>Euglena</i> cf. <i>deses</i> Ehrenberg	X		X
<i>Lepocinclis acus</i> (O.F. Müller) Marin & Melkonian	X	X	
<i>Lepocinclis cyclidiopsis</i> M.S.Bennett & Triemer	X	X	
<i>Lepocinclis fusca</i>	X		
<i>Lepocinclis ovum</i> (Ehrenberg) Lemmermann	X	X	X
<i>Lepocinclis oxyuris</i> (Schmarda) B.Marin & Melkonian	X	X	
<i>Phacus agilis</i> Skuja		X	
<i>Phacus curvicauda</i> Svirenko		X	
<i>Phacus orbicularis</i> K. Hübner	X	X	
<i>Phacus pleuronectus</i> (O.F. Müller) Nitzsch ex Dujardin	X	X	X
<i>Phacus suecicus</i> Lemmermann	X	X	
<i>Phacus tortus</i> (Lemmermann) Skvortzov		X	
<i>Trachelomonas abrupta</i> Svirenko		X	
<i>Trachelomonas armata</i> (Ehrenberg) F. Stein	X	X	X
<i>Trachelomonas bacillifera</i> Playfair		X	
<i>Trachelomonas curta</i> A.M. Cunha	X		
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) F. Stein	X		
<i>Trachelomonas lacustris</i> R. Drezepolski		X	X
<i>Trachelomonas lemmermannii</i> Wlozynska	X		
<i>Trachelomonas oblonga</i> Lemmermann	X	X	X
<i>Trachelomonas pulcherrima</i> Roll	X	X	X
<i>Trachelomonas similis</i> A. Stokes	X		
<i>Trachelomonas volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	X	X	X
<i>Trachelomonas volvocinopsis</i> Svirenko	X	X	X

Oedogonophyceae

<i>Bulbochaete</i> sp.			X
<i>Oedogonium</i> spp.	X	X	X

Xantophyceae

<i>Characiopsis minima</i> Pascher		X	X
<i>Characiopsis minutissima</i> Pascher			X
<i>Characiopsis</i> sp1			X
<i>Characiopsis sphagnicola</i> Pascher			X
Zygnemaphyceae			
<i>Actinotaenium perminutum</i> (G.S.West) Teiling			X
<i>Closterium gracile</i> Brébisson ex Ralfs	X		X
<i>Closterium</i> cf. <i>closterioides</i> (Ralfs) A.Louis & Peeters		X	
<i>Closterium diana</i> Ehrenberg ex Ralfs	X	X	X
<i>Closterium kuetzing</i> Brébisson	X	X	X
<i>Closterium navicula</i> (Brébisson) Lütkenmüller			X
<i>Closterium parvum</i> Nägeli		X	
<i>Cosmarium abbreviatum</i> Raciborski		X	X
<i>Cosmarium bioculatum</i> Brébisson ex Ralfs		X	X
<i>Cosmarium blyttii</i> Wille	X	X	X
<i>Cosmarium botrytis</i> Meneghini ex Ralfs			X
<i>Cosmarium contractum</i> Kirchner	X	X	X
<i>Cosmarium majae</i> Ström		X	X
<i>Cosmarium margaritatum</i> (Lundell) Roy & Bisset	X	X	X
<i>Cosmarium minutum</i> Delponte	X	X	X
<i>Cosmarium ocellatum</i> B. Eichler & Gutwinski		X	X
<i>Cosmarium pachydermum</i> P.Lundell	X		
<i>Cosmarium pseudoconnatum</i> Nordstedt	X		X
<i>Cosmarium pseudoexiguum</i> Raciborski	X	X	X
<i>Cosmarium regnesii</i> Reinsch		X	X
<i>Cosmarium</i> sp1			X
<i>Cosmarium</i> sp2	X	X	X
<i>Cosmarium</i> sp3			X
<i>Cosmarium</i> sp4		X	
<i>Cosmarium</i> sp5			X
<i>Cosmarium sphagnicolum</i> Brébisson	X	X	
<i>Cosmarium subtumidum</i> Nordstedt			X
<i>Cosmarium trilobulatum</i> Reinsch			X
<i>Desmidium cylindricum</i> Greville		X	
<i>Euastrum abruptum</i> Nordstedt		X	X
<i>Euastrum obesum</i> Joshua			X
<i>Euastrum</i> sp.1			X
<i>Euastrum validum</i> Ehrenberg		X	X
<i>Micrasterias pinnatifida</i> Ralfs			X
<i>Mougeotia</i> spp.	X	X	X
<i>Netrium digitus</i> (Brébisson ex Ralfs) Itzigsohn & Rothe		X	
<i>Netrium</i> sp1		X	X
<i>Octacanthium octocorne</i> (Ralfs) Compère	X	X	X
<i>Pleurotaenium caldense</i> Nordstedt		X	X
<i>Pleurotaenium simplicissimum</i> Grönblad	X	X	X
<i>Pleurotaenium</i> sp1			X
<i>Spirogyra</i> spp.		X	X
<i>Spondylosium planum</i> (Wolle) West & G.S.West			X
<i>Staurastrum</i> aff. <i>setigerum</i> Cleve		X	X
<i>Staurastrum margaritaceum</i> Meneghini ex Ralfs	X	X	X
<i>Staurastrum quadrangulare</i> Brébisson	X	X	X

<i>Staurastrum rotula</i> Nordstedt		X	X
<i>Staurastrum</i> sp1			X
<i>Staurastrum tetracerum</i> Ralfs ex Ralfs	X	X	X
<i>Staurodesmus incus</i> (Hassal ex Ralfs) Teiling			X
<i>Staurodesmus mammillatus</i> (Nordstedt) Teiling	X		X
<i>Staurodesmus</i> sp1	X		
<i>Staurodesmus</i> sp2			X
<i>Staurodesmus</i> sp3		X	X

Anexo 2. Tabela de espécies que ocorreram nas comunidades algais durante o período experimental em ambos os tratamentos. Abreviações: Fito – fitoplâncton; Epip. – Epipélon; Epif. – Epifítion; C – controle e NP – adição nutrientes.

TÁXONS	Fito		Epip.		Epif.	
	C	NP	C	NP	C	NP
Bacillariophyceae						
<i>Achnanthes</i> sp.			X		X	X
<i>Achnantidium catenatum</i> (Bily & Marvan) Lange-Bertalot					X	
<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen			X	X	X	
<i>Brachysira vitrea</i> (Grunow) Ross		X	X	X	X	
<i>Cymbopleura naviculiformes</i> (Auerswald ex Heiberg) K. Krammer				X		
<i>Discostella stelligera</i> (Cleve & Grunow) Houk & Klee	X	X	X	X	X	
<i>Encyonema mesianum</i> (Cholnoky) D.G. Mann			X			
<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehrenberg) Schaarschmidt					X	X
<i>Eunotia flexuosa</i> (Brébisson in Kützing) A.Berg				X	X	
<i>Eunotia sudetica</i> O. F. Miller			X	X	X	X
<i>Fragillaria</i> sp.	X	X		X	X	X
<i>Frustulia crassinervia</i> (Brébisson) Lange-Bertalot & Krammer	X	X	X	X	X	X
<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg					X	X
<i>Gomphonema subtile</i> Ehrenberg			X			
<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot		X	X	X	X	X
<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W.Smith				X	X	
<i>Pinnularia brauniana</i> (Grunow) Mills			X	X		
<i>Pinnularia divergens</i> W.Smith			X	X		
<i>Pinnularia gibba</i> Ehrenberg			X	X		
<i>Pinnularia viridis</i> (Nitzsch) Ehrenberg			X	X		
<i>Stauroneis phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenberg	X	X	X	X		X
<i>Stenopterobia</i> sp.			X			
<i>Surirella</i> sp.			X			
Chlorophyceae						
<i>Ankistrodesmus bernardii</i> Komárek				X		
<i>Ankistrodesmus bibrainus</i> (Reinsch) Korshikov		X	X	X		X
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs			X			

<i>Ankistrodesmus fusiformes</i> Corda ex Koršikov		X	X	X		
<i>Botryococcus braunii</i> Kützing	X					X
<i>Chlamydomonas debaryana</i> Ghoroschankin		X		X		
<i>Chlamydomonas epibiotica</i> Ettl	X	X	X	X	X	X
<i>Chlamydomonas planctogloea</i> Skuja	X	X	X	X	X	X
<i>Chlamydomonas sagittula</i> Skuja	X	X	X	X	X	X
<i>Chlamydomonas sordida</i> Ettl	X	X			X	
<i>Chloromonas pumilio</i> Ettl	X					
<i>Cocomyxa</i> sp.			X			
<i>Coelastrum astroideum</i> De Notaris			X	X		
<i>Coelastrum cruciatum</i> Nägeli			X	X		
<i>Coelastrum sphaericum</i> Nägeli				X		
<i>Coenochloris</i> sp.		X				
<i>Desmodesmus armatus</i> (Chodat) Hegewald	X		X	X	X	
<i>Desmodesmus brasiliensis</i> (Bohlin) E.Hegewald	X		X	X		
<i>Desmodesmus pseudodenticulatus</i> (E.Hegewald) E.Hegewald				X		
<i>Desmodesmus spinosus</i> (Chodat) E.Hegewald		X	X	X		X
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood	X	X				
<i>Didymogenes palatina</i> Schmidle				X	X	X
<i>Eutetramorus fottii</i> (Hindák) Komárek		X	X			X
<i>Gloeocystis</i> sp1			X	X	X	X
<i>Gloeocystis</i> sp2					X	
<i>Gloeocystis vesiculosa</i> Nägeli				X	X	
<i>Kirchneriella lunaris</i> (Kirchner) K. Möbius	X		X	X		
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Koršikov) Hindák	X	X		X		
<i>Monoraphidium circinale</i> (Nygaard) Nygaard	X					
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komárková-Legnerová	X	X		X		
<i>Monoraphidium dybowskii</i> (Woloszynska) Hindák & Komárková Legnerová	X	X			X	X
<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berkeley) Komárková-Legnerová	X	X	X	X	X	X
<i>Monoraphidium irregulare</i> (G.M. Smith) Komárková-Legnerová					X	X
<i>Monoraphidium minutum</i> (Nägeli) Komárková-Legnerová	X	X		X		X
<i>Monoraphidium nanum</i> (Ettl) Hindák	X	X	X	X	X	X
<i>Monoraphidium pseudobraunii</i> (J.H.Belcher & Swale) Heynig	X					
<i>Oocystis lacustris</i> Chodat	X	X				
<i>Pediastrum tetras</i> (Ehrenberg) Ralfs				X	X	
<i>Rhombocystis complanata</i> J.Komárek				X		
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat			X	X		
<i>Scenedesmus acutus</i> Meyen		X	X	X	X	X
<i>Scenedesmus arcuatus</i> Lemmermann	X					
<i>Scenedesmus armatus</i> (Chodat) Chodat				X		
<i>Scenedesmus dimorphus</i> (Turpin) Kützing			X	X		
<i>Scenedesmus ecornis</i> (Ehrenberg) Chodat	X	X	X	X	X	X
<i>Scenedesmus obliquus</i> (Turpin) Kützing			X	X		
<i>Scenedesmus westii</i> (G.M. Smith) Chodat			X	X	X	X
<i>Tetrastrum komarekii</i> Hindák	X	X	X	X	X	X

Tetrastrum triangulare (Chodat) Komárek

X

Chrysophyceae

Chromulina elegans Doflein

X X X X X X

Chrysococcus sp1

X X

Dinobryon divergens (Lemmermann) Brunnthaler

X X X

Dinobryon sp.

X X

Dinobryon sertularia Ehrenberg

X

Mallomonas spp.

X X X X

Synura spp.

X X X X X X

Cryptophyceae

Cryptomonas curvata Ehrenberg

X X X

Cryptomonas erosa Eherenberg

X X X

Cryptomonas tenuis Pascher

X X

Protocryptomonas ellipsoidea Skvortzov

X

Cyanophyceae

Aphanocapsa conferta (West & G.S.West) Komárková-Legnerová & Cronberg

X X

Aphanocapsa delicatissima W. West & G.S. West

X X X X X X

Aphanocapsa elachista W. West & G.S. West

X X X X X X

Aphanocapsa grevillei (Berkeley) Rabenhorst

X X

Aphanothece smithii Komárková-Legnerová & Cronberg

X X

Arthrospira sp1

X X X

Arthrospira sp2

X

Chamaesiphon cf. *investiens* Skuja

X

Chroococcus minutus (Kützinger) Nägeli

X

Geitlerinema unigranulatum (R.N.Singh) J.Komárek & M.T.P.Azevedo

X X X X X X

Leptolyngbia tenuis (Gomont) Anagnostidis & Komárek

X X X X X

Limnothrix sp.

X X

Pseudanabaena galeata Böcher

X X

Rhabdoderma sancti-pauli

X

Rhabdoderma lineari (G.M.Smith) Hollerbach

X

Synechococcus nidulans (Pringsheim) Komárek

X

Synechococcus aquatilis Sauvageau

X X X X

Woronichinia sp.

X X X X

Dinophyceae

Peridinium gatunense Nygaard

X X X X

Peridinium umbonatum F. Stein

X X X X X X

Euglenophyceae

Euglena agilis H.J. Carter

X

Euglena cf. *caudata* E.F.W.Hübner

X X X X

Euglena splendens P.A.Dangeard

X X

<i>Heteronema</i> sp.	X	X				
<i>Lepocinclis acus</i> (O.F. Müller) Marin & Melkonian	X	X	X	X		
<i>Lepocinclis cyclidiopsis</i> M.S.Bennett & Triemer			X			
<i>Lepocinclis fusca</i>	X					
<i>Lepocinclis ovum</i> (Ehrenberg) Lemmermann	X	X				X
<i>Lepocinclis oxyuris</i> (Schmarda) B.Marin & Melkonian		X				
<i>Phacus agilis</i> Skuja			X			
<i>Phacus longicauda</i> (Ehrenberg) Dujardin				X		
<i>Phacus pleuronectus</i> (O.F. Müller) Nitzsch ex Dujardin		X	X			X
<i>Phacus tortus</i> (Lemmermann) Skvortzov				X		
<i>Trachelomonas curta</i> A.M. Cunha	X	X				
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) F. Stein	X	X				X
<i>Trachelomonas lacustris</i> R. Drezepolski	X	X	X			X
<i>Trachelomonas volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	X	X	X	X	X	X
<i>Trachelomonas volvocinopsis</i> Svirenko	X	X	X	X	X	X

Oedogonophyceae

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

Zygnemaphyceae

<i>Closterium gracile</i> Brébisson ex Ralfs			X			
<i>Closterium diana</i> Ehrenberg ex Ralfs				X		
<i>Closterium parvalum</i> Nägeli						X
<i>Closterium</i> sp1						X
<i>Closterium</i> sp2						X X
<i>Cosmarium abbreviatum</i> Raciborski				X		
<i>Cosmarium bioculatum</i> Brébisson ex Ralfs				X	X	X
<i>Cosmarium contractum</i> Kirchner					X	
<i>Cosmarium margaritatum</i> (Lundell) Roy & Bisset				X		X
<i>Cosmarium minutum</i> Delponte						X
<i>Cosmarium ocellatum</i> B. Eichler & Gutwinski						X X
<i>Cosmarium pseudoexiguum</i> Raciborski				X		
<i>Cosmarium regnesii</i> Reinsch			X	X	X	
<i>Cosmarium trilobulatum</i> Reinsch	X			X	X	X
<i>Netrium</i> sp.	X	X				
<i>Pleurotaenium simplicissimum</i> Grönblad			X	X		
<i>Spirogyra</i> spp.						X
<i>Staurostrum quadrangulare</i> Brébisson			X	X		
<i>Staurostrum tetracerum</i> Ralfs ex Ralfs	X					