



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

DAVI FREIRE DA COSTA

**TEORIAS ECOLÓGICAS APLICADAS AO FITOPLÂNCTON DE
RESERVATÓRIOS LOCALIZADOS NO ESTADO DA PARAÍBA, NORDESTE,
BRASIL**

Recife, PE

2018

DAVI FREIRE DA COSTA

TEORIAS ECOLÓGICAS APLICADAS AO FITOPLÂNCTON DE RESERVATÓRIOS
LOCALIZADOS NO ESTADO DA PARAÍBA, NORDESTE, BRASIL

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPGB) da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Botânica.

ORIENTADOR:

Dr. Ênio Wocyli Dantas

CONSELHEIRA:

Dra. Ariadne do Nascimento Moura

Recife, PE

2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Nome da Biblioteca, Recife-PE, Brasil

C837t Costa, Davi Freire da
Teorias ecológicas aplicadas ao fitoplâncton de reservatórios localizados
no Estado da Paraíba, Nordeste, Brasil / Davi Freire da Costa. – 2018.
110 f. : il.

Orientador: Ênio Wocyli Dantas.

Coorientadora: Ariadne do Nascimento Moura.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco,
Programa de Pós-Graduação em Botânica, Recife, BR-PE, 2018.

Inclui referências, apêndice(s) e anexo(s).

1. Alga 2. Ecologia 3. Produtividade 4. Turnover 5. Variáveis espaciais
6. Biodiversidade I. Dantas, Ênio Wocyli, orient. II. Moura, Ariadne do
Nascimento, coorient. III. Título

CDD 581

Teorias ecológicas aplicadas ao fitoplâncton de reservatórios localizados no estado da Paraíba, Nordeste, Brasil

Davi Freire da Costa

Tese defendida e aprovada pela banca examinadora:

Orientador:

Dr. Ênio Wocylí Dantas, Presidente / UEPB

Examinadores:

Dra. Elba Maria Nogueira Ferraz – Titular / IFPE

Dr. Fábio Henrique Portela Correa de Oliveira – Titular / Faculdade São Miguel

Dr. José Etham de Lucena Barbosa – Titular / UEPB

Dra. Maria da Glória Gonçalves da Silva – Titular / UFPE

Dr. Ricardo Rodrigues Silveira Filho – Suplente / UFRPE

Dra. Viviane Lúcia dos Santos Almeida de Melo – Suplente / UFRPE

Data de aprovação _____ de fevereiro de 2018.

Recife, PE

2018

Dedicatória

Aos meus pais Creusa Freire da Silva e Robério Santos da Costa, e a minha irmã Amanda Freire da Costa, que sempre me encorajaram seguir minha jornada como estudante. Sem o incentivo e ajuda deles não seria possível chegar nesta etapa final do doutorado! Tenho orgulho de minha família, por sempre fazerem-me sentir acolhido, respeitado em minhas escolhas e por me proporcionarem tantas alegrias! Amo todos!

Com afeto!

Davi Freire da Costa

Agradecimentos

Meu reconhecimento à força que rege todo o universo físico, mental, emocional ou espiritual, à grande Mãe nutridora e criadora e ao grande Pai que movimenta as energias da natureza e da Terra, nossa morada. Toda minha gratidão às energias que dão ritmo a vida, que fazem girar os astros, que geram os ciclos, as fases da lua e as estações do ano e que são conhecidas por muitos nomes. Aos entes queridos encarnados e desencarnados.

Minha família e a companhia de amigos maravilhosos foram muito importantes para a minha formação como biólogo e me deram forças para seguir até onde estou hoje.

Meus pais e minha irmã são meu grande alicerce! Nossa humildade sempre me fez sentir que nunca faltou nada e o respeito que cada um de nós temos um pelo outro são os principais elementos que fortalece nossos laços. Durante o doutorado recebi a notícia de que seria tio, uma das melhores notícias que tive neste período, minha irmã deu à luz a João Guilherme, o meninão que sempre anima e com certeza aprenderei muito com ele.

Muita coisa aconteceu nestes quatro anos, desde que passei na seleção até chegar a defesa da Tese. Foram momentos de muito aprendizado não só sobre assuntos acadêmicos, mas principalmente sobre as relações humanas.

Tenho muita gratidão ao meu tio Josimá Lima que me deu muito apoio durante a fase de seleção e início do doutorado. Ele me recebeu em sua casa sempre que precisei. Foi muito atencioso comigo e isso me deu boa sorte no processo de seleção. Quando passei foi muito bom contar para meu tio. Foi uma alegria para minha família e meus amigos.

O início do doutorado em Recife foi um pouco difícil, pois fiquei sem bolsa durante quase um ano. Nesta etapa meu tio Josimá me ajudou muito. Meu orientador Ênio Wocyli Dantas também me deu muito apoio para que eu não desistisse, foi fundamental o seu interesse em me ajudar e meu reconhecimento se estende muito além. Agradeço também ao professor Mauro de Melo por estender a mão e me apoiar para tentar a bolsa Facepe nesta fase difícil.

Contei com ajuda de muitos amigos em Recife, Juliana Severiano me recebeu em sua casa, e a partir daí fui conhecendo Jú, uma pessoa muito bondosa. Também me recebeu em sua casa, o elegantíssimo Mauro Vilar, uma pessoa massa, época que conheci Mayara Barbosa linda de morrer (minha amis), Philipa que é uma portuguesa tudo de bom e Samara que é uma flor. Outra pessoa maravilhosa comigo nesta fase sem grana foi Marcílio (eterno fã da Mariah Carey e eterno no meu coração), um amigão que me recebeu em sua casa e que passei a estreitar o laço, conversas e mais conversas. Para mim Marcílio foi aquele tipo de pessoa que basta ver pela primeira vez e já é o suficiente para saber que é do bem, que veio para este mundo para suavizar um pouco e para contradizer as pessoas tolas e quadradinhas.

Uma pessoa generosa, esforçada, contagiante na alegria, verdadeira no jeito de ser e que me inspira a ser também, um divo! Convivi com Marcílio o suficiente para mantê-lo sempre impresso dentro de mim. Fica minha certeza de que ele está muito bem onde estiver!

Meu companheiro de turma foi Túlio Sá, passamos o perrengue da falta de bolsa juntos. Lembro quando recebi um telefonema da secretária do PPGB para me pedir meus dados bancários. Foi quando a bolsa finalmente saiu. A secretária era Kênia Muniz, linda por dentro e por fora, sempre muito prestativa. Foram muitos bons cafés na secretaria, podia conversar com Kênia sobre qualquer assunto, uma amiga de um astral contagiante, não existe tempo ruim, Kênia conforta, compreende, chora junto, abraça a causa e você junto, é linda... linda demais. Kênia cumpriu seu ciclo da secretaria do PPGB e sua saída deu lugar a uma secretária tão boa quanto, Cynara Leleu, a quem também passei a admirar muito sua presteza e gentileza. No laboratório de ficologia da Rural (Labfic), apesar de ter frequentado pouco, encontrei com muita gente legal, como Nísia Karine, Juliana, Cihelio, Lucas, Ana Maria, Silvano, Rafael e Celina. Cihelio e Diego me hospedaram na casa deles nas etapas finais de meu doutorado, foram ótimos comigo, e nos divertimos muito juntos.

Meu reconhecimento ao corpo docente da Botânica, em especial às pessoas que deixaram sua dedicação e trabalho na coordenação do PPGB durante minha etapa de doutorado: Carmem Zickel, Reginaldo de Carvalho, Maria Tereza Buril e Ana Virgínia. Dentre o corpo docente destaco minha coorientadora Ariadne do Nascimento Moura, que lidera o Labfic, além de conselheira, uma amiga que veio me acompanhando e ganhando espaço na minha vida. Uma pessoa que tenho muito carinho e sempre me senti acolhido. Nunca vou esquecer seu apoio e palavras quando precisei.

Sou grato pelo RU da Rural que tem a melhor comida que já comi em minha vida dentro de uma instituição de ensino. Tia Anastácia já me conhecia por vim de João Pessoa sem assinar a lista para o cardápio vegetariano. Recebi muito carão por isso.

Consegui aproveitar as disciplinas do mestrado, o que foi bom, pois reduziu mais tempo para me dedicar à pesquisa, no entanto acabei convivendo menos tempo com todas as pessoas em Recife. O PPGB foi muito bom para mim. Gostaria de ter passado mais tempo lá.

Foi na Paraíba onde passei maior parte do tempo desenvolvendo minha Tese, no laboratório de Botânica da UEPB, onde meu orientador trabalha. Ênio me orientou desde a graduação, é mais que um orientador, é um grande amigo, uma pessoa que tem uma das histórias de vida mais legais que conheço. Ele dá nó em pingo d'água, de raízes muito fortes, é muito criativo, constrói muitas ideias. Eu o admiro muito e o que sempre levei de seus ensinamentos é que mesmo com poucos recursos podemos fazer muita coisa boa. Foram muitos anos convivendo e acessamos muito da essência um do outro. Sinto muito respeito

vindo dele, muita seriedade, mas também muita alegria e descontração. Quantas boas conversas, cafés da manhã com bolacha coquinho e muita discussão científica. É uma das pessoas que me sinto a vontade para conversar sobre qualquer coisa e que gostaria de tê-lo sempre por perto. Minha eterna gratidão.

No laboratório de Botânica da UEPB, foi onde passei toda minha vida acadêmica de pesquisa e onde acompanhei o crescimento e as mudanças do campus V da UEPB. A UEPB sempre foi minha mãezona, na graduação, mestrado e durante o doutorado não foi diferente, fui abraçado pela Botânica. Agradeço a minha grande equipe de coleta: Natália, Scarlet, Bruno, Juliane, Thainá, Irma, a técnica do laboratório de Botânica Amanda Coutinho, Alan, Milena. Todos que me ajudaram em campo e nas análises químicas. Foram muitas aventuras, horas no sol quente, desidratando juntos, fazendo todos os tipos de algazarras e peripécias. Agradeço a todos os demais da Botânica ou que já passaram por lá, aos alunos (as): Adriene, Alisson, Andreza, Davi Gomes, Fernando, Ingrid, Isabela, Juan, Júlia, Leandro, Naara, Rafael, Scarlet, Tati e ao Professor de Pteridófitas Sérgio Romero, que é uma pessoa maravilhosa.

Tenho muita gratidão ao José Etham que me veio me acompanhando todos estes anos, que foi muito parceiro nas minhas atividades acadêmicas, é parte da família. Ao técnico do Laboratório do EAD em Campina Grande Adriano pela enorme paciência em me receber para fazer as análises dos nutrientes da água. Aos motoristas da UEPB em especial Seu Nino e Ricardo por serem tão legais e prestativos! A equipe de peso da uepb campus V: Dona Bia (foca na marmita); Dona Fátima (por me emprestar o sabonete); Dona Cida (nossa Cidoca do labot); Dona Rosana; Dona Cristiane; Pedro; Seu Jossélio e todos os guardas da UEPB em especial à Seu Edimilson que percebeu minha real intenção de morar no laboratório. Agradeço ao pessoal da copiadora, Gabriel e Dedé!

Como me considero uma pessoa de sorte por ter tido por perto pessoas tão queridas. O que não falta na Botânica são flores, lindas e diversas, cada uma com seu encanto: Mandinha além de excelente técnica é nossa flor psicóloga, conselheira, cheia de alegria, otimismo, positividade. Thai é a flor mais perfumosa, uma grande amiga que me acompanha desde que entramos na graduação em Ciências Biológicas, e com quem pude partilhar muito sobre minha pessoa. Ela foi a primeira que eu vi na coordenação de Ciências Biológicas fazendo matrícula em 2007.1. Reconheço todo seu carinho por mim e nossa cumplicidade até hoje. Irma, Juliane, Milena e Natália, também são flores lindas que conheci ainda quando faziam graduação. Todas elas sempre me colocam para cima e muitas vezes me abraçaram e enxugaram minhas lágrimas. Nunca vou esquecer o aniversário de Irma em que joguei boliche pela primeira e única vez. Tantas vezes saímos juntos para comer pizza e

desestressar. Os vinhos na praia, a festa do pijama na casa de Thai e todas as confraternizações do laboratório na casa dela.

Irma me faz sentir que de fato as pessoas surgem na nossa vida com um propósito. De repente, estávamos bem próximos e sentindo um imenso carinho, como entre irmãos. Tenho muito orgulho de nossa amizade, tenho muita admiração por ela, sua força, determinação, sua sinceridade. Em fases difíceis, em que perdi muito de minha autoestima, Irma foi fundamental por me fazer sentir querido, por suas palavras e gestos que me recarregaram de positividade. Quantas crises de risos em tantas situações engraçadas que vivenciamos. Quantas boas conversas esperando seu ônibus chegar. Tantos momentos bons e especiais para mim, em sua casa junto à Dona Mirian, que sempre demonstrou seu carinho rezando por mim, e também quando tive a felicidade de conhecer seu pai “Senhor Montanha”, uma pessoa que infelizmente não tive oportunidade de conviver muito, mas que as poucas conversas que tivemos foram maravilhosas e marcantes para mim! Sei que eu e Irma sempre estaremos torcendo pelo sucesso e contando com a ajuda um do outro!

Dentre as pessoas que estiveram mais próximas a mim destaco Alan, que conheci no laboratório de Botânica ainda quando ele cursava graduação. Nossa amizade me fez muito bem! Eu lembro dos tempos juntos no laboratório domingos e feriados. Eram bons, todos os programas que fazíamos juntos. Foram boas risadas. Eu lembro que quis apresentar um pouco de tudo que gosto para meu amigo e assim ele foi conhecendo tudo sobre mim. Nossa boa convivência nos tornou parceiros, irmãos e Txai (como na música do Milton Nascimento que Alan me apresentou). Por tudo isso, sou muito grato Alan!

Um doutorado é muito tempo e o melhor de tudo neste processo foi ver a evolução destas pessoas tão queridas. Quantos bons momentos sejam em Recife na Rural ou em João Pessoa. Quantas festas e comilanças no laboratório de Botânica, os corredores da UEPB são testemunha de tanta alegria e amizade que não cabe em palavras, não tem como descrever, mas está aqui dentro de mim guardadinho para sempre!

Agradeço a todos que estão na minha vida de alguma forma, a tantos amigos que tenho e posso contar!

LISTA DE FIGURAS

PRIMEIRO CAPÍTULO:

- Figura 1:** Localização dos reservatórios estudados no Estado da Paraíba, Nordeste, Brasil, evidenciando o tamanho (área), profundidade média e zona climática de Köppen a qual pertencem..... 24
- Figura 2:** Gráficos de correlação do teste Mantel entre as matrizes de dissimilaridade na composição e as matrizes de dissimilaridade espacial (a) e ambiental (b), e entre as matrizes de dissimilaridade na estrutura e as matrizes de dissimilaridade espacial (c) e ambiental (d)..... 29
- Figura 3:** Diagramação do resultado da ACCp para representar o percentual de explicação apenas das variáveis espaciais (a), apenas das variáveis ambientais (b) e de ambas as variáveis (c) na variação da estrutura do fitoplâncton dos reservatórios estudados. C_1 representa o quanto a condicional espacial interfere no efeito das variáveis ambientais, enquanto que C_2 representa o quanto a condicional ambiental interfere no efeito das variáveis espaciais..... 30
- Figura 4:** Ordenação da abundância dos grupos algais com os vetores das variáveis selecionadas pelo modelo da CCA (a), e das unidades amostrais (reservatórios) com base nas variáveis espaciais e ambientais (b)..... 31
- Figura 5:** Relação entre o log da riqueza (S) em função do log da área (A) dos ecossistemas estudados..... 32

SEGUNDO CAPÍTULO:

- Figura 1:** Modelos conceituais (i, ii, iii) para testar o efeito da estrutura (com base na S e J') na produtividade de biomassa fitoplanctônica (Biom.) nas estações seca e chuvosa, e para testar o efeito do *turnover* (ii, iii) na mudança sazonal da produtividade de biomassa fitoplanctônica (com base nas mudanças na composição - Comp. e estrutura - Est.). Os números nas setas representam os mecanismos preditivos dos caminhos do modelo: 1 – Teoria espécie-energia; 2 – Teoria razão de recurso; 3 – Paradigma da biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas; 4 – Relação riqueza-uniformidade; 5 – Relação diversidade-distúrbio. Legenda: a e θ simbolizam a disponibilidade e o desequilíbrio na oferta de recursos respectivamente, conforme adotado em Cardinale et al. (2009)..... 46

- Figura 2:** Localização dos reservatórios estudados (pontos pretos) nos diferentes tipos de clima, conforme Köppen adaptado de Alvares et al., (2013) para o Estado da Paraíba, Nordeste (NE), Brasil..... 48
- Figura 3:** (a) *Turnover* da composição (estação seca → estação chuva) com base no índice de Diamond e May (1977), $t = 1+g/S$. (b) *Turnover* da estrutura com base na dissimilaridade de Bray-Curtis, evidenciando a contribuição das espécies dominantes (que atingiram mais de 50% da biomassa total). Em asterisco estão os ecossistemas em que a espécie mais abundante foi a mesma para ambas as estações do ano..... 53
- Figura 4:** Matriz de correlação de Person para testar cada uma das relações bivariadas entre frequência e quantidade de distúrbio, nitrogênio e fósforo total, uniformidade, riqueza e biomassa, nas estações seca (cinza) e chuvosa (preto). As linhas de tendências tracejadas representam relações não significativas ($p \geq 0,1$); as contínuas finas são relações fracas ou marginalmente significativas ($0,05 \leq p < 0,1$) e as contínuas grossas são relações fortes ou significativas ($p < 0,05$)..... 54
- Figura 5:** Matriz de correlação de Person para testar cada uma das relações bivariadas entre as dissimilaridades sazonais na frequência e quantidade de distúrbio, nitrogênio e fósforo total, composição, estrutura e biomassa fitoplanctônica. As linhas de tendências tracejadas representam relações não significativas ($p \geq 0,1$); as contínuas finas são relações fracas ou marginalmente significativas ($0,05 \leq p < 0,1$) e as contínuas grossas são relações fortes ou significativas ($p < 0,05$)..... 55
- Figura 6:** Representação gráfica dos MEEs para as estações seca e chuvosa. Os valores de R^2 demonstram o quanto o modelo explicou os dados de riqueza de espécies, uniformidade e biomassa fitoplanctônica, disponibilidade e desequilíbrio na oferta de recursos. Os coeficientes nas setas representam a mudança do desvio padrão de cada variável dependente por desvio padrão de cada variável explicativa e indicam relações positivas ou negativas. Setas tracejadas representam relações não significativas ($p \geq 0,1$), setas contínuas finas representam relações fracas ou marginalmente significativas ($0,05 \leq p < 0,1$), setas contínuas grossas representam relações fortes ou significativas ($p < 0,05$)..... 56

Figura 7: Representação gráfica dos MEEs para o *turnover*. Os valores de R^2 demonstram o quanto o modelo explicou os dados de dissimilaridade na composição de espécies, estrutura, produtividade de biomassa fitoplanctônica, disponibilidade e desequilíbrio na oferta de recursos. Os coeficientes nas setas representam a mudança do desvio padrão de cada variável dependente por desvio padrão de cada variável explicativa e indicam relações positivas ou negativas. Setas tracejadas representam relações não significativas ($p \geq 0,1$), setas contínuas finas representam relações fracas ou marginalmente significativas ($0,05 \leq p < 0,1$), setas contínuas grossas representam relações fortes ou significativas ($p < 0,05$)..... 58

LISTA DE TABELAS

SEGUNDO CAPÍTULO:

Tabela 1: Sumário da GLM com os modelos mais parcimoniosos ($\Delta AICc = 0$) gerados a partir de todas as variáveis explicativas (VE) para cada variável dependente (VD), em cada estação e no *turnover*. O R^2 é o coeficiente de explicação do modelo, quanto maior o t-valor (Estimador/ Erro padrão), mais distante o Estimador está do Erro padrão (força de explicação), valores negativos indicam relações negativa com a variável dependente, em negritos representam relações significativas ($p < 0,05$)..... 59

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS**LISTA DE TABELAS****RESUMO****ABSTRACT**

1. INTRODUÇÃO.....	01
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	03
2.1. Algumas métricas de diversidade em Ecologia.....	03
2.2. Teoria de Nicho, Teoria Neutra, Teoria espécies-área e suas aplicabilidades nos estudos com a comunidade do fitoplâncton em escala espacial.....	05
2.3. Teoria da Relação Produtividade-diversidade; Teoria da Relação Distúrbio-diversidade, e suas aplicabilidades no estudo da diversidade do fitoplâncton em escala sazonal.....	09
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	12
4. Capítulo 1: Efeito de variáveis espaciais e ambientais na relação espécies-área em comunidades fitoplanctônicas.....	20
Resumo.....	20
Abstract.....	21
4.1. Introdução.....	21
4.2. Materiais e Métodos.....	23
4.2.1. Área de estudo.....	23
4.2.2. Obtenção dos dados.....	25
4.2.3. Tratamento dos dados.....	26
4.3. Resultados.....	28
4.4. Discussão.....	32
4.5. Conclusão.....	36
4.6. Referências.....	36
5. Capítulo 2: Influência da sazonalidade sobre a uniformidade, composição e estrutura do fitoplâncton e suas relações com a produtividade em reservatórios tropicais no Nordeste do Brasil.....	42
Resumo.....	42

Abstract	43
5.1. Introdução	44
5.2. Materiais e Métodos	47
5.2.1. Área de estudo.....	47
5.2.2. Obtenção dos dados.....	47
5.2.3. Tratamento dos dados.....	49
5.3. Resultados	52
5.4. Discussão	60
5.5. Referências	64
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	72
7. ANEXOS	75
7.1. Anexo 1: Mapa do Estado da Paraíba, Nordeste, Brasil, contendo a numeração dos reservatórios analisados para a Tese e evidenciando dados de coordenadas geográficas, dados morfométricos de área (m ²), volume (m ³) e profundidade média – Zmédia (m) dos reservatórios. Os dados de Zmédia em negrito representam os ecossistemas rasos (Zmédia < 3 m). Para o primeiro manuscrito foram utilizados todos os ecossistemas e para o segundo manuscrito não foi considerado os dez primeiros reservatórios.....	75
7.2. Anexo 2: <i>Checklist</i> das algas planctônicas encontradas nas amostras quantitativas dos 30 reservatórios analisados para a Tese.....	76
7.3. Anexo 3: Quantidade (mm) e frequência (dias) de precipitação pluviométrica ocorridos nos últimos 30 dias que antecederam a coleta de dados em campo para ambas as estações seca e chuvosa.....	84
7.4. Anexo 4: Normas de submissão da Aquatic Ecology.....	85
7.5. Anexo 5: Normas de submissão da revista Journal of Tropical Ecology.....	90

Costa, Davi Freire da, doutorando pela Universidade Federal Rural de Pernambuco, Fevereiro de 2018. *Teorias ecológicas aplicadas ao fitoplâncton de reservatórios localizados no estado da Paraíba, Nordeste, Brasil*. Ênio Woclyli Dantas (Orientador), Ariadne do Nascimento Moura (Conselheira).

RESUMO: Muitas teorias ecológicas são elaboradas com o intuito de desmistificar os fatores que estruturam a biodiversidade e a função desta para o ecossistema. Algumas teorias, postuladas para o ambiente terrestre, são pouco compreendidas em sua aplicação para o ambiente aquático. Esta Tese tem como objetivo contribuir com a investigação de variáveis que favorecem as espécies fitoplanctônicas a ocorrerem em reservatórios tropicais, abordando teorias ecológicas como foco de discussão. A diversidade fitoplanctônica foi estudada em um total de 30 reservatórios localizados no estado da Paraíba. Foram coletados dados que caracterizam as condições ambientais dos reservatórios: profundidade, transparência, temperatura, turbidez, sólidos totais dissolvidos, condutividade elétrica, pH, oxigênio dissolvido, salinidade, infestação de macrófitas, morfometria (área, volume e profundidade média) e recursos limitantes para os produtores primários (formas totais e inorgânicas de nitrogênio e fósforo da água); e dados para caracterização de distúrbios relacionados à frequência e intensidade de chuvas nas regiões de influência sobre os reservatórios. O fitoplâncton foi coletado através de amostras para estudo qualitativo, utilizando rede de plâncton de 20 µm de malha e fixadas com formol 4%, e para estudo quantitativo, por meio de coleta direta na subsuperfície da água com auxílio de fracos escuros. As amostras para estudo quantitativo foram fixadas com lugol acético (concentração final na amostra de 1%). Foram considerados aspectos de variação dos dados em escala espacial e sazonal. Dois manuscritos foram gerados a partir dos dados obtidos. No primeiro manuscrito, a coleta de dados foi realizada apenas através de uma expedição por reservatório durante a estação seca do ano. Foram avaliadas as relações das condições ambientais e variáveis espaciais (latitude e longitude) com a diversidade (Teoria de Nicho *versus* Teoria Neutra da Biodiversidade) fitoplanctônica através de Teste Mantel e de Análise de Correspondência Canônica Parcial. Também foi testada como as condições ambientais e as variáveis espaciais interferem na relação espécies-área. No segundo manuscrito, utilizou-se 20 reservatórios para o estudo. Foram feitas duas coletas de dados por reservatório, a primeira na estação seca e a segunda na estação chuvosa. Este estudo abordou aspectos sazonais da Teoria de relação produtividade-diversidade, considerando a variação entre as estações do ano e o *turnover*, através de matrizes de correlação, modelos de equações estruturais e modelos lineares generalizados. Os principais resultados demonstram, para o primeiro manuscrito, que a coexistência das espécies

nos reservatórios estudados esteve relacionada principalmente às condições ambientais, o que favoreceu um maior número de espécies em reservatórios com áreas menores, embora as variáveis espaciais tenham demonstrado interferir fortemente na relação espécies-área, devido à dinâmica de dispersão dos organismos. O efeito das variáveis espaciais na relação espécies-área evidenciou a importância taxa de dispersão das espécies do fitoplâncton para o *pool* de diversidade local (reservatórios). No segundo manuscrito verificou-se que os padrões de relação produtividade-diversidade diferem entre as estações do ano, além de que a mudança na produtividade de biomassa esteve relacionada ao *turnover* da comunidade, sendo o distúrbio chuva uma possível força geradora desta mudança. Assim, muitas variáveis influenciam a diversidade, e a mesma, em seus múltiplos atributos (riqueza, uniformidade, composição e estrutura), atua sobre a produtividade ecossistêmica. Através das discussões ecológicas abordadas na presente Tese, verificamos a importância das condições do ambiente e de variáveis espaciais para determinação da forma da relação espécies-área no ambiente aquático. Pode-se observar o papel de pequenos reservatórios para conservação da biodiversidade da bacia hidrográfica, a importância da biodiversidade para produtividade do ecossistema e a função da chuva como uma fonte de distúrbio sazonal para a dinâmica de relação produtividade-diversidade em fitoplâncton de reservatórios tropicais.

Palavras-chave: algas, condições ambientais, diversidade, distúrbio, ecologia, produtividade, *turnover*, variáveis espaciais.

Costa, Davi Freire da, doctoral student at the Universidade Federal Rural de Pernambuco, Fevereiro de 2018. *Ecological theories applied to phytoplankton of reservoirs localized in state of Paraíba, Northeastern, Brazil*. Ênio Wocylí Dantas (Adviser), Ariadne do Nascimento Moura (Co-adviser).

ABSTRACT: Many ecological theories are elaborated with the purpose of demystifying the factors that structure the biodiversity and its function for the ecosystem. Some theories, postulated for the terrestrial environment, are little understood in their application to the aquatic environment. This thesis aims to contribute to the investigation of variables that favor phytoplankton species occurring in tropical reservoirs, addressing ecological theories as the focus of discussion. Phytoplankton diversity was studied in a total of 30 reservoirs located in the state of Paraíba. Data were collected that characterize the environmental conditions of the reservoirs: depth, transparency, temperature, turbidity, total dissolved solids, electrical conductivity, dissolved oxygen, salinity, macrophyte infestation, morphometry (area, volume and mean depth) and limiting resources for primary producers (total and inorganic nitrogen and phosphorous forms of water); and data for the characterization of disturbances related to the frequency and intensity of rainfall in the regions of influence on the reservoirs. The phytoplankton was collected through samples for qualitative study, using plankton net of 20 μm mesh and fixed with 4% formaldehyde, and for quantitative study, by means of direct collection in the subsurface of the water with the aid of dark bottle. The samples for quantitative study were fixed with lugol acetic (final concentration in the sample of 1%). Spatial and seasonal aspects of data variation were considered. Two manuscripts were generated from the data obtained. In the first manuscript, data collection was performed only through one expedition during the dry season of the year. The relationships of environmental conditions and spatial variables (latitude and longitude) with phytoplankton diversity (Niche Theory *versus* Neutral Theory of Biodiversity) were evaluated through Mantel Test and Partial Canonical Correspondence Analysis. It was also tested how environmental conditions and spatial variables interfere in the species-area relationship. In the second manuscript, 20 reservoirs were used for the study. Two data collections were made per reservoir, the first in the dry season and the second in the rainy season. This study addressed seasonal aspects of the Theory of productivity-diversity relationship, considering the variation between the seasons of the year and turnover, through correlation matrices, structural equation models, and generalized linear models. The main results show for the first manuscript that the coexistence of the species in the studied reservoirs was mainly related to the environmental conditions,

which favored a greater number of species in reservoirs with smaller areas, although the spatial variables have been shown to interfere strongly in species-area relationship due to the dispersal dynamics of organisms. The effect of the spatial variables on the species-area relationship evidenced the importance of the dispersion rate of the phytoplankton species for the local diversity pool (reservoirs). In the second manuscript it was verified that the patterns of productivity-diversity relationship differ between the seasons of the year, besides that the change in the biomass productivity was related to the turnover of the community, being the rainfall disturbance a possible force generating this change. Thus, many variables influence diversity, and the same, in its multiple attributes (wealth, uniformity, opposition and structure), acts on ecosystem productivity. Through the ecological discussions addressed in this thesis, we verified the importance of environmental conditions and spatial variables to determine the shape of the species-area relationship in aquatic environment. One can observe the role of small reservoirs for the conservation of the biodiversity of the hydrographic basin, the importance of biodiversity for ecosystem productivity and the function of rain as a source of seasonal disturbance for the dynamics of the productivity-diversity relationship in phytoplankton of tropical reservoirs.

Keywords: algae, disturbance, diversity, ecology, environmental conditions, productivity, spatial variables, turnover.

1. INTRODUÇÃO

Uma questão importante em Ecologia é o que determina a diversidade de espécies em uma comunidade. A Teoria do Nicho tem buscado explicar como condições ambientais influenciam as espécies que se estabelecem em determinadas áreas (HUTCHINSON, 1957). Por outro lado, a Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia defende a ocorrência destas espécies nestas áreas como mero efeito da dispersão geográfica dos indivíduos (HUBBELL, 2001). Em comum, estas teorias abordam a diversidade como uma variável dependente, seja de condições ambientais ou de distâncias espaciais. Outras teorias têm analisado a diversidade como variável independente que desempenha importante papel no funcionamento de processos resultantes da produtividade (TILMAN; WEDIN; KNOPS, 1996) ou estabilidade (LOREAU et al., 2002) dos ecossistemas.

Algumas teorias ecológicas fundamentadas com a Teoria de Nicho podem ser enumeradas. A Teoria Espécie-energia de Wright (1983) foi desenvolvida para prever como a disponibilidade total dos recursos limitantes pode influenciar a riqueza de espécies e reduzir as taxas de extinção estocásticas. A Teoria da Razão de Recursos de Tilman (1977; 1985) descreve como o desequilíbrio na oferta de recursos limitantes podem mediar as interações entre competidores e determinar a coexistência destes. O Paradigma da Biodiversidade e Funcionamento do Ecossistema tem encorajado investigações sobre como a riqueza de espécies competidoras controla a fração de recursos disponíveis que são capturados e convertidos em biomassa (TILMAN et al., 2000; LOREAU et al., 2001). A Teoria Diversidade-distúrbio (CONNEL, 1978) sugere que a intensidade de distúrbios determina os níveis de diversidade.

Embora a Teoria Neutra tenha surgido entendendo unicamente os efeitos da dispersão e outros processos estocásticos na biodiversidade, pode-se citar algumas abordagens discutidas na investigação dos níveis de neutralidade dos padrões de biodiversidades em um contexto de metacomunidade. A Hipótese Emergente da Neutralidade (SCHEFFER; VAN NES, 2006) supõe mecanismos neutros e de nicho agindo conjuntamente, enquanto que o Modelo Textural de Holling (1992) e a Hipótese da Alta Dimensionalidade (CLARK et al., 2007) foram desenvolvidos para descrever quando os mecanismos são exclusivamente de nicho.

Há muitos anos, os estudos com a comunidade do fitoplâncton têm focado a diversidade como variável dependente e se dividido entre vertentes que se ocupam em demonstrar o efeito das variações nos fatores hidrológicos locais sobre as espécies ou que abordam o efeito das distâncias espaciais para explicar a diversidade das comunidades

(LOPES; CALIMAN, 2008). No entanto, é possível que nenhum destes pontos de discussões consigam explicar completamente o *pool* de espécies em uma região (e.g. NABOUT et al., 2009). Uma alternativa para isso pode estar em abordagens que buscam avaliar simultaneamente os elementos que geram a coexistência das espécies e os efeitos deste mecanismo nas funções ecossistêmicas, tais como a produtividade.

Estudos com o fitoplâncton evidenciam que a produtividade de biomassa do ecossistema é afetada pelo número de espécies (CARDINALE et al. 2009; KORHONEN; WANG; SOININEN, 2011; LEWANDOWSKA et al., 2012) e pela uniformidade da comunidade (LEWANDOWSKA et al., 2012; HODAPP et al., 2015; LEHTINEN et al., 2017). Isto tem fortalecido o Paradigma da Biodiversidade e Funcionamento dos Ecossistemas, que prediz a importância da conservação da biodiversidade para o desenvolvimento dos processos ecossistêmicos (CHAPIN et al. 2000). Entretanto, sabe-se que os efeitos da diversidade sobre o funcionamento do ecossistema são variáveis ao considerar os diferentes tipos de processos envolvidos (LANARI; COUTINHO, 2010). Talvez, a causa desta variação seja porque embora as funções do ecossistema sejam estruturadas pela diversidade, algumas variáveis podem estar agindo simultaneamente sobre a diversidade, tais como as distâncias geográficas entre os ecossistemas (mecanismos neutros) ou as características ambientais destes (mecanismos relacionados ao nicho). Além disso, o efeito destas variáveis sobre a diversidade ainda pode ser influenciado pelo tamanho do ecossistema aquático, enquanto que o efeito da diversidade na produtividade pode modificar com a sazonalidade e eventos de distúrbios.

Em relação ao tamanho dos ecossistemas, lagos de pequeno porte apresentam geralmente menores volumes de água e rápida hidrodinâmica e são mais vulneráveis às ações climáticas em relação aos lagos de grande porte (SCHEFFER, 1997). É possível investigar se a relação entre a área superficial de ecossistemas aquáticos continentais e o número de espécies do fitoplâncton é mais um reflexo das condições ambientais (nicho) do que de mecanismos neutros relacionados à dispersão de espécies como verificado para comunidades terrestres, conforme a Teoria espécies-área (MACARTHUR; WILSON, 1967).

A sazonalidade modifica a uniformidade fitoplanctônica, caracterizando seu *turnover* da comunidade (PANNARD; BORMANS; LAGADEUC, 2008). Verifica-se que as alterações sazonais na composição, estrutura e uniformidade desta comunidade podem ser consequência de distúrbios gerado por forças físicas (VIDAL et al., 2017), tais como flutuações na concentração de nutrientes, nível da água, temperatura e chuvas (YANG et al., 2017). As variações espaciais e temporais na quantidade e intensidade de chuvas tem demonstrado

influenciar a diversidade e produtividade do fitoplâncton de águas continentais, mesmo nos trópicos (REICHWALDT; GHADOUANI, 2012), onde a sazonalidade das condições ambientais são consideradas menos evidentes quando comparada às zonas temperadas (DARCHAMBEAU; SARMENTO; DESCY, 2014). Assim, é possível que o efeito da diversidade sobre a produtividade varie com as flutuações sazonais nas condições e recursos, mediadas pelo distúrbio da chuva.

Ainda faz-se necessário que a diversidade seja duplamente investigada em relação aos fatores que a influenciam e em relação ao seu papel no funcionamento dos ecossistemas. A diversidade fitoplanctônica em ecossistemas aquáticos continentais tropicais tem sido reportada na literatura como sendo influenciada em uma escala espacial por variação nos fatores ambientais com a compartimentação dos ecossistemas (horizontal ou vertical) e por barreiras de dispersão dos organismos e em uma escala temporal por flutuações nos fatores ambientais associadas à sazonalidade (e. g. NABOUT et al., 2009; MOURA; NASCIMENTO; DANTAS, 2012; MENEZES; BUENO; RODRIGUES, 2013; SANTANA et al., 2016; BORTOLINI et al., 2017). Como as respostas do fitoplâncton a estas escalas de variação são bem conhecidas podemos considerar como premissas, que a diversidade fitoplanctônica nos trópicos pode apresentar uma variação espacial potencialmente gerada por gradientes ambientais nas condições e recursos e/ou pelo limite de dispersão dos indivíduos entre habitats adequados, e uma variação temporal gerada pela flutuação nas condições e recursos com a sazonalidade.

Desta forma, esta Tese visa contribuir com o esclarecimento da seguinte pergunta: Seria a diversidade do fitoplâncton uma consequência da distância geográfica entre ecossistemas, das condições ambientais e de como estas interferem na relação espécies-área, ou reflexo de suas interações sazonais com distúrbios, recursos e produtividade dos ecossistemas? Para responder esta pergunta dois objetivos precisaram ser alcançados: 1 – Investigar a relação de variáveis espaciais e ambientais com o fitoplâncton e seus efeitos sobre a relação espécies-área; 2 – Investigar os aspectos sazonais da relação diversidade-produtividade considerando atributos de uniformidade, composição e estrutura da comunidade e distúrbio.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Algumas métricas de diversidade em Ecologia

A diversidade biológica é a soma de toda variabilidade biótica do nível de genes até o de ecossistemas (PURVIS; HECTOR, 2000). A pluralidade de abordagens no qual se insere o

tema biodiversidade sugere as diferentes representações numéricas utilizadas nos estudos ecológicos (HUBÁLEK, 2000; KEYLOCK, 2005; MENDES et al., 2008). Por exemplo, informações sobre diversidade pode ser obtida através de métricas tais como, o número de espécies (riqueza), estimadores de riqueza, índices de diversidade (índices de Shannon e Simpson), índice de uniformidade (índice de Pielou), presença e ausência das espécies ou composição e estrutura da comunidade (MELO, 2008).

A diversidade funcional tem sido bastante aplicada para entender a habilidade competitiva das espécies e a influência das comunidades biológicas no funcionamento de ecossistemas e o papel das espécies para manter funções e serviços importantes dos ecossistemas (LAURETO; CIANCIARUSO; SAMIA, 2015). No entanto, o uso de grupos funcionais pode acabar simplificando a diversidade ao agrupar as entidades taxonômicas que desempenham a mesma função, o que desafia e traz limites ao uso de índices de diversidade utilizando grupos funcionais. A riqueza e a uniformidade são atributos não funcionais da diversidade que podem informar muito sobre aspectos funcionais do ecossistêmica (WILSEY; POLLEY, 2004). Isto porque sabe-se que a diversidade reflete efeitos da riqueza e uniformidade, juntamente com suas intercorrelações (STIRLING; WILSEY, 2001). Assim estas intercorrelações entre riqueza e uniformidades, em si, podem ser informativas das funções da comunidade em processos ecossistêmicos, como a produtividade.

Adotar classificações funcionais, ou taxonômicas, ou medidas de diversidade que considerem ou não a abundância dos indivíduos ou de grupos funcionais são escolhas que dependem da natureza da pergunta do trabalho ecológico. Em estudos biogeográficos e de metacomunidade, o número de espécies ou riqueza são utilizados para estimar a alfa, beta e gama diversidade, como observado nos índices de beta diversidade de Whittaker (1960) e de Harrison, Ross e Lawton (1992). No entanto, a beta diversidade pode ser estimada por meio de dissimilaridade através de algumas medidas de distância conhecidas (e.g. Euclidiana e Bray-curtes) muito utilizado para verificar padrões biogeográficos gerados por barreiras de dispersão criadas pelas distancias espaciais entre os ecossistemas (e. g. NABOUT et al., 2009; NOGUEIRA et al., 2010; HUSZAR et al., 2015; SANTOS et al., 2016). O uso da dissimilaridade para estimar a diversidade beta se baseia na composição e não na riqueza como nos índices de Whittaker (1960) e Harrison, Ross e Lawton (1992). A desvantagem de usar a dissimilaridade da riqueza para a diversidade beta é que sítios com o mesmo número de espécies podem apresentar espécies completamente diferentes não sendo perceptível a substituição de espécies de um local para outro. Esta substituição de espécies ou *turnover* pode ser no espaço gerando os padrões biogeográficos de distribuição da biodiversidade ou no

tempo, como resposta da comunidade às mudanças nas condições e recursos ambientais com a sazonalidade.

Para além da complexidade conceitual e de representação numérica da diversidade, está o desafio de se compreender seus padrões biogeográficos, seu comportamento como reflexo das condições ambientais, da sazonalidade de distúrbios, e dos seus efeitos na produtividade do ecossistema. Com esta Revisão Bibliográfica poderá ser observado que se tem discutido a respeito destes tópicos para o estudo do fitoplâncton, porém existem aspectos teóricos que podem se interligarem e enriquecer o conhecimento sobre a dinâmica da comunidade de produtores primários. As hipóteses geradas dentro deste contexto podem contribuir para as discussões teóricas de áreas da ciência como a Limnologia e a Ecologia do Fitoplâncton e fornecer bases para gerar argumentos em favor da conservação e manutenção do bom estado dos ecossistemas aquáticos.

2.2. Teoria de Nicho, Teoria Neutra, Teoria espécies-área e suas aplicabilidades nos estudos com a comunidade do fitoplâncton em escala espacial

O efeito das condições ambientais sobre a diversidade de espécies é a base do conceito de nicho conforme Grinnell (1917), que enfatiza as múltiplas exigências ambientais das espécies para sua ocorrência em um ecossistema. Posteriormente Hutchinson (1957), define o nicho fundamental das espécies como um espaço multi-dimensional com eixos que incluem todas as variáveis ambientais que afetam as espécies. Estas são formas de abordagem do tema diversidade que impulsiona até hoje muitas pesquisas sobre as consequências na diversidade, do clima e de suas variações sazonais, da alteração antrópica dos ecossistemas e da mudança climática global.

O impacto dos organismos sobre o ambiente é o ponto focal do conceito de nicho conforme Elton (1927). Embora, tenha considerado as exigências ambientais das espécies em sua definição de nicho, Elton enfatiza como as características morfológicas das espécies e sua posição trófica interfere no ecossistema de forma a representar o papel das espécies na comunidade (LEIBOLD, 1995). A Teoria de Nicho ganha importante contribuição posteriormente com Gause (1934) através do princípio da exclusão competitiva, que sugeri ser impossível duas espécies com nichos idênticos coexistir indefinidamente.

Dentro da perspectiva da Teoria de Nicho, a não equivalência ecológica torna possível um conjunto de espécies coexistirem em uma comunidade. A desigualdade na forma de reação diante das variações ambientais ou nos papéis desempenhados na comunidade são concepções conceituais que sustenta a ideia da não equivalência ecológica. Entretanto, a

Teoria de Nicho tem sido questionada pela suposição de um modelo neutro de distribuição e ocorrência das espécies (Hubbell, 2001; 2005).

O modelo neutro exclui totalmente a hipótese da estruturação da comunidade biológica por meio de interações bióticas e processos ecológicos e até o fim do século XX foi desenvolvido para estudo de genéticas de populações, considerando a deriva gênica e mutações aleatórias como mecanismos importantes (ALONSO; ETIENNE; MCKANE, 2006). Hubbell (2001), além da genética de populações, atribuiu conceitos da Teoria do Equilíbrio e Biogeografia de Ilhas de MacArthur e Wilson (1967) para fortalecer os mecanismos que explicam os modelos neutros, propondo a Unificação da Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia.

A Teoria Neutra se baseia na hipótese da equivalência funcional que presume que os indivíduos de uma comunidade tem igual probabilidade de se reproduzir, morrer ou migrar, e todas as espécies desta comunidade teriam igual probabilidade de ser extintas (HUBBELL, 2005). A concepção de uma comunidade com organismos que sofreram limitação de dispersão ao longo do tempo, propiciando a convergência em suas histórias de vida, fundamenta a ideia de que espécies funcionalmente equivalentes evoluíssem (HUBBELL, 2006).

Na ausência de especiação ou de migração de fora de uma metacomunidade, um modelo neutro prevê a perda de todas as espécies através de lentos processos aleatórios que levarão a extinção (CHESSON; HUNTLY, 1997). Assim, a metacomunidade conforme a Teoria Neutra constitui um modelo biogeográfico onde ao longo do tempo evolutivo os indivíduos se originam, vivem e se extinguem (CASSEMIRO; PADIAL, 2008).

Dentro do conceito de metacomunidade para ecossistemas terrestres, a Teoria de Equilíbrio de Biogeografia de Ilhas preconiza que o número de espécies em ilhas pequenas é limitado pela extinção. Enquanto que em ilhas maiores, devido a grande heterogeneidade espacial de habitats, espera-se uma maior riqueza de espécies. Assim, a biodiversidade em ilhas pequenas depende da imigração de espécies vindas de ilhas maiores ou do continente. Este padrão tem regido o aumento no número de espécies com a área amostrada conforme rege a Teoria da Relação Espécies-área para ambiente terrestre (MACARTHUR; WILSON, 1967).

O reconhecimento de que a diferença de nicho entre as espécies promove o aumento de processos ecológicos, tais como, a estabilidade e produtividade dos ecossistemas (KINZIG; PACALA; TILMAN, 2002; LOREAU et al., 2002), além de ter sido entendida como quantitativamente controversa (HUBBELL, 2005), foi concebida como um desafio à

importância da equivalência ecológica proposta pela Teoria Neutra (HUBBELL, 2006). No entanto, tem-se buscado demonstrar que a Teoria de Nicho não é incompatível com a ocorrência de espécies ecologicamente semelhantes ou equivalentes, isto porque existem evidências de que as relações de nicho em alguns casos podem favorecer a coexistência de espécies similares (LEIBOLD; MCPHEEK, 2006).

Diferentes níveis de neutralidade em uma dinâmica de metacomunidade têm sido propostos. Modelos puramente neutros postulam que todas as espécies são funcionalmente idênticas, Hipótese Neutra de Hubbel (HUBBEL, 2001); Modelos que incorporam ambos os mecanismos de nicho e neutros, entendendo que o nicho pode ser espacialmente estruturado, e que as relações de nicho podem levar a coexistência de espécies funcionalmente semelhantes, Hipótese da Neutralidade Emergente (SCHEFFER; VAN NES, 2006); Modelos exclusivamente de nicho direcionados pela coexistência das espécies conforme os recursos estão disponíveis ou distribuídos, conhecido como Modelo textural de Holling (HOLLING, 1992); Modelos exclusivamente de nicho, que ocorre quando a sobreposição de nicho não leva a exclusão competitiva por conta da existência de nichos adicionais escondidos ou desconhecidos, conhecido como Hipótese da Alta Dimensionalidade (CLARK et al., 2007).

A ecologia do fitoplâncton tem considerado dentre os principais eixos de investigação, os fatores estruturantes da comunidade, seja de ambientes aquáticos continentais ou marinhos, tais como, a aquisição e uso da luz e dos nutrientes, a sensibilidade à temperatura e as interações bióticas, (LITCHMAN; KLAUSMEIER, 2008). Em Limnologia, a luz, os nutrientes e a temperatura da água são entendidos como determinantes da biomassa fitoplanctônica dos principais tipos de ecossistemas aquáticos (WETZEL, 1983; REYNOLDS, 1997).

O enfoque dos efeitos das condições ambientais diretamente na diversidade, como concebido na Teoria de Nicho, adquire importante abordagem na ecologia do fitoplâncton com o Paradoxo do Plâncton proposto por Hutchinson (1961). Este autor questiona como é possível para as comunidades planctônicas em especial para o fitoplâncton, um número de espécies concorrerem aos mesmos tipos de recursos e coexistirem, contrariando o princípio da exclusão competitiva. Hutchinson (1957) trata a exclusão competitiva como uma generalização sujeita a ser falseada, por exemplo, em situações onde mudanças periódicas no habitat favoreçam a coexistência de espécies.

O princípio da Teoria de Nicho gerou suporte teórico para postulação de classificações funcionais da diversidade fitoplanctônica que agrupam as espécies que ocupam nichos parecidos. Reynolds (1997) propôs para o fitoplâncton a aplicação dos grupos funcionais de

Grime (1979) para plantas terrestres baseados em três estratégias (C-S-R) de sobrevivência em resposta aos fatores ambientais. O mesmo autor em 1997 formulou um sistema alfanumérico de grupos funcionais, reeditado por Reynolds et al. (2002) e validado por Kruk et al. (2002) este considera o habitat, as tolerâncias e sensibilidades ambientais das espécies. Kruk et al., (2010) formularam uma classificação funcional baseada nas características morfológicas e sua relação com a taxa de crescimento e assimilação de recursos ambientais.

Embora a estruturação geográfica da comunidade proposta pela Teoria Neutra possa ser capaz de explicar a diversidade do fitoplâncton, o controle ambiental sugerido pela Teoria de Nicho parece ser mais forte para esta explicação, devido à grande capacidade de dispersão dos organismos fitoplanctônicos (SOININEN; MCDONALD; HILLEBRAND, 2007). Conforme Huszar et al., (2015), o efeito de variáveis ambientais foram preponderantes às variáveis espaciais na determinação da composição e grupos funcionais. Em outro caso, o tipo de variável envolvida varia com o grupo planctônico, estando à composição do fitoplâncton principalmente correlacionada à variáveis ambientais, e o zooplâncton às distâncias geográficas (SANTOS et al., 2016). O desvio total de um modelo neutro na comunidade fitoplanctônica é esperado, por exemplo, quando a uniformidade da diversidade responder fortemente a mudanças ambientais relacionadas ao estado trófico (WALKER; CYR, 2007). No entanto, é possível que ambos os preditores, distâncias geográficas e fatores ambientais, não apresentem efeitos significativos sobre o fitoplâncton (BEISNER et al., 2006; NABOUT et al., 2009).

A capacidade de dispersão do fitoplâncton também pode refletir na relação espécies-área desta comunidade. Assim registrou-se que ambientes pequenos e temporários se comportavam como fontes de diversidade para ambientes grandes circunvizinhos (NASELLI-FLORES; TERMINE; BARONE, 2015). Um número expressivo de espécies, encontrado em lagos pequenos e rasos, capaz de gerar uma relação espécies-área negativa, talvez demonstre que alguma parte da diversidade fitoplanctônica é devido à presença de espécies ressuspensas a partir do fundo (HARRIS, 2012). Este padrão encontrado pode estar relacionado à natureza hidrodinâmica dos sistemas rasos (SCHEFFER, 1997) e pode ser um indício de que, no meio aquático os efeitos de variáveis ambientais normalmente são intensos em ecossistemas com menores áreas superficiais, interferindo na relação espécies-área.

Com isso, verificamos que em um modelo de metacomunidade para ambientes aquáticos, o tamanho do ecossistema pode determinar a contribuição de variáveis ambientais na estruturação da diversidade fitoplanctônica, e convida investigar como variáveis espaciais

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

e/ou ambientais poderiam estar interferindo na relação entre o número de espécie e área superficial de ecossistemas aquáticos continentais.

2.3. Teoria da Relação Produtividade-diversidade; Teoria da Relação Distúrbio-diversidade, e suas aplicabilidades no estudo da diversidade do fitoplâncton em escala sazonal

O conceito de nicho conforme Elton (1927) forneceu suporte teórico para o que atualmente se conhece como Paradigma da Biodiversidade e Funcionamento dos Ecossistemas (LANARI; COUTINHO, 2010). O impacto das espécies sobre o ambiente é a principal concepção conceitual do paradigma, embasado em questões focadas mais no controle do que nas respostas da diversidade relação aos processos ecológicos (CHAPIN et al., 2000; TILMAN, 2000; LOREAU et al., 2001).

A diversidade, algumas vezes tratada como variável dependente, outras como variável independente, tem sido foco de debates e estudos que sugerem que a diversidade seria simultaneamente causa e consequência da produtividade do ecossistema (CARDINALE et al., 2006; GROSS; CARDINALE, 2007). A maneira como as condições e recurso afetam a biodiversidade é determinante para as funções dos ecossistemas (LOREAU et al., 2010). A preocupação com a conservação da biodiversidade tem requerido argumentos tanto pautados nos efeitos das condições ambientais sobre a diversidade, como na importância das espécies para o funcionamento dos ecossistemas (TILMAN, 2000; SRIVASTAVA; VELLEND, 2005).

A diversidade pode ser duplamente investigada como causa e consequência da produtividade do ecossistemas, por meio de abordagens trazidas pela Teoria Espécie-energia de Wright (1983) – baseiam as respostas da diversidade à oferta de recursos; Teoria da Razão de Recursos (TILMAN, 1977; 1985) – baseiam as respostas de diversidade ao equilíbrio na disponibilidade dos recursos e Paradigma da Biodiversidade e Funcionamento dos ecossistemas (TILMAN et al, 2000; LOREAU et al., 2001) (baseiam as funções ecológicas como consequência da coexistência das espécies). Com base nestas teorias, métricas foram elaboradas para representar a produtividade em termos de eficiência no uso de recursos pelas espécies (PTACNIK et al., 2008), e de disponibilidade e de equilíbrio na oferta de recursos para a comunidade (CARDINALE et al., 2009).

Os mecanismos pelo qual a diversidade exerce impacto sobre o ambiente preveem que quanto maior a diversidade significa uma maior complementariedade no uso dos recursos disponíveis, e as diferenças na forma de utilização destes recursos podem facilitar a

ocorrência de outras espécies (NAEEM et al., 1994; CARDINALE et al., 2002). Além disso, quanto maior a diversidade, maior será a probabilidade de a comunidade incluir uma espécie funcionalmente dominante (BENEDETTI-CECCHI, 2006). Todos estes mecanismos são apontados pelos autores como processos que geram a produtividade ecossistêmica.

A influência da riqueza de espécies sobre a produtividade de biomassa tem mostrado estar relacionada com a maneira como a quantidade dos indivíduos se distribuem entre as espécies ou uniformidade da comunidade (LOREAU et al., 2000; HILLEBRAND; BENNETT; CADOTTE, 2008). A biomassa da comunidade pode ser positivamente relacionada com a riqueza de espécie como consequência de um *efeito de complementariedade*, quando o compartilhamento de recursos gera coexistência das espécies e eleva a uniformidade, pois as espécies contribuem de forma semelhante para produtividade de biomassa. Este padrão de relação também pode ocorrer por meio de *efeito de seleção*, quando a probabilidade de espécies dominantes ocorrerem aumenta em comunidades mais diversas. No entanto, caso a dominância leve à eliminação virtual de competidores inferiores e, entende-se um *efeito de seleção negativo ou efeito da dominância*, quando a biomassa se apresenta negativamente relacionada com a riqueza (LOREAL, 2000; WILSEY; POLLEY, 2004; WEIS et al, 2007; SCHMIDTKE; GAEDKE; WEITHOFF, 2010).

Quando mudanças nas condições abióticas de ecossistemas começam a exceder o limite de tolerância das espécies, a consequente perda de espécies passa a afetar aleatoriamente processos ecológicos (LOREAU et al., 2001). Verificou que a diversidade se relaciona positivamente com o distúrbio em condições de produtividade alta e negativamente em condições de produtividade baixa (KONDOH, 2001). Assim, conforme a Teoria de relação Distúrbio-diversidade (CONNELL, 1978), o *turnover* sazonal de uma comunidade é resultado de processos sucessionais com as mudanças sazonais das condições abióticas.

No Brasil o estudo do fitoplâncton em ecossistemas continentais tem focado em geral aspectos taxonômicos e florísticos (e.g. TUCCI et al., 2006; DELAZARI-BARROSO; SANT'ANNA; SENNA, 2007; NOGUEIRA; JÚNIOR; D'ALESSANDRO, 2011), ou procuram esclarecer fatores determinantes da estrutura e dinâmica da comunidade (e.g. MELO; HUSZAR, 2000; FIGUEREDO; GIANI, 2009; RANGEL et al., 2012). No Brasil estudos ecológicos do comportamento da diversidade baseado em processos ecossistêmicos sugerem que a complexidade de fatores que direcionam a variabilidade da diversidade do fitoplâncton está relacionada à frequência de distúrbios ambientais, que é mais crítica em sistemas mais dinâmicos, tais como lagoas rasas (PADISÁK et al., 1993; CARDOSO; MARQUES, 2003).

A diversidade fitoplanctônica demonstra estar estruturada pela produtividade do ecossistema (DODSON; ARNOTT; COUTTINGHAN, 2000; INTERLAND; KILHAM, 2001; DUARTE; MACEDO; FONSECA, 2006; PTACNIK et al., 2010; VALLINA et al., 2014). Em um caminho inverso também se tem avaliado como a produtividade de biomassa é afetada pela riqueza e uniformidade do fitoplâncton (CARDINALE et al., 2009; KORHONEN; WANG; SOININEN, 2011, LEWANDOWSKA et al., 2012; HODAPP et al., 2015; LEHTINEN et al., 2017).

Os nutrientes nitrogenados e principalmente fosfatados ainda são entendidos com um dos principais causadores da estrutura e biomassa da comunidade fitoplanctônica em ecossistemas tropicais (RAGEL et al., 2012; FIGUEREDO et al., 2014) e são determinantes para a riqueza de espécies (ROMO et al., 2005), no entanto as repostas do fitoplâncton tropical as variações de nutrientes demonstram ser alterada por um controle top down do zooplâncton (SEVERIANO et al., 2016). Para as regiões temperadas do planeta se tem evidenciado que comunidades mais diversas de microalgas demonstram capacidade mais eficiente de captura de nutrientes em corpos hídricos, tanto em condições experimentais (CARDINALE, 2011), como em ambientes naturais de largas dimensões (PTACNIK et al., 2008).

Além dos recursos nutrientes, as mudanças sazonais nas condições físicas e químicas da água em sistemas tropicais mostram-se suficientes para gerar eventos sucessionais no fitoplâncton tropical (AHMED; WANGANEO, 2015). As mudanças sazonais nos regimes de chuva, condições hidrológicas e recursos nutrientes mostram-se importantes forças motoras do *turnover* sazonal do fitoplâncton subtropical (YANG et al., 2017). Muitos eventos sazonais de distúrbios causados pela chuva são conhecidos afetar a biomassa e a composição do fitoplâncton de sistemas aquáticos temperados (JACOBSEN; SIMONSEN, 1993). O aumento na frequência e intensidade de eventos de chuva representa um distúrbio capaz de quebrar dominância de grupos algais, por desfazer processos de estratificação e alterar drasticamente as concentrações de nutrientes da água também em ambientes tropicais (REICHWALDT; GHADOUANI, 2012).

Muitas forças que atuam modulando a diversidade tais como as condições físicas e químicas da água, os recursos limitantes para o crescimento da comunidade e os distúrbios promovidos pela chuva que afetam ambos, condições e recurso, variam com a sazonalidade (PANNARD; BORMANS; LAGADEUC, 2008). Assim, muito do que se verificam nos estudos com fitoplâncton sobre o efeito da diversidade na produtividade em escalas espaciais são recortes de como as forças que agem sobre a ocorrência das espécies atuam naquele

momento. Os aspectos sazonais da uniformidade, composição e estrutura do fitoplâncton e suas relações com a produtividade do ecossistema, podem ser avaliados como forma de investigar como o *turnover* do fitoplâncton pode influenciar a mudança sazonal da produtividade, de forma a testar se o efeito da diversidade sobre as funções ecossistêmicas é temporalmente dinâmico, e interligado aos distúrbios sazonais causados pelo regime de chuva nos sistemas aquáticos tropicais.

Apesar de se conhecer a importância do controle ambiental sobre a diversidade fitoplanctônica, faz-se necessária a compreensão cada vez maior da importância da diversidade para o funcionamento dos ecossistemas. Desta forma, espera-se que as pesquisas de ecologia do fitoplâncton busquem compreender cada vez mais as variáveis que estruturam a diversidade bem como aqueles que são estruturados em função desta, e que contribuam com conhecimento que oriente o manejo adequado e a conservação das características naturais dos ecossistemas aquáticos continentais.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHMED, A.; WANGANEO, A. Phytoplankton Succession in a Tropical Freshwater Lake, Bhoj Wetland (Bhopal, India): Spatial and Temporal Perspective. *Environmental Monitoring and Assessment*. v. 187, p. 1-12, 2015.
- ALONSO, D.; ETIENNE, R.S.; MCKANE, A.J. The merits of neutral theory. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 21, n. 8, p. 451-457, 2006.
- BEISNER, B.E. *et al.* The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. **Ecology**, London, v. 87, n. 12, p. 2985-2991, 2006.
- BENEDETTI-CECCHI, L. Understanding the consequences of changing biodiversity on rocky shores: How much have we learned from past experiments? **Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology**, Christchurch, v. 338, p. 193-204, 2006.
- BORTOLINI, J. C. *et al.* Environmental and spatial processes influencing phytoplankton biomass along a reservoirs-river-floodplain lakes gradient: A metacommunity approach. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 62, p. 1756-1767, 2017.
- CARDINALE *et al.* Biodiversity as both a cause and consequence of resource availability: a study of reciprocal causality in a predator–prey system. **Journal Of Animal Ecology**, London, v. 75, p. 497-505, 2006.
- CARDINALE, B.J. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. **Nature**, Londres, v. 472, p. 86-89, 2011.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

CARDINALE, B.J. *et al.* Separating the influence of resource 'imbalance' on productivity–diversity relationships. **Ecology Letters**, Oxford, v. 12, p. 475-487, 2009.

CARDINALE, B.J.; PALMER, M.A.; COLLINS, S.L. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. **Nature**, Londres, v. 415, p. 426-429, 2002.

CARDOSO, L. S.; MARQUES, D. M.. Rate of change of the phytoplankton community in Itapeva Lake (North Coast of Rio Grande do Sul, Brazil), based on the wind driven hydrodynamic regime. **Hydrobiologia**, The Hague, v. 497, p. 1-12, 2003.

CASSEMIRO, F.A.S.; PADIAL, A.A. Teoria neutra da biodiversidade e biogeografia: Aspectos teóricos, impactos na literatura e perspectivas. **Oecologia Brasiliensis**, Rio de Janeiro, v. 12, n. 4, p. 706-719, 2008.

CHAPIN, F.S.I., *et al.* Consequences of changing biodiversity. **Nature**, v. 405, p. 234–242. 2000.

CHESSON, P.; HUNTLY, N. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. **The American Naturalist**, Chicago, v. 150, n. 5, p. 519-553, 1997.

CLARK, J.S., *et al.* Resolving the biodiversity paradox. **Ecology Letter**, Oxford, v. 10, p. 647-662. 2007.

CONNELL, J.H. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. **Science**, Nova York, v. 199, p. 1302-1310. 1978.

DARCHAMBEAU, F.; SARMENTO, H.; DESCY, J-P. Primary production in a tropical large lake: The role of phytoplankton composition. **Science of the Total Environment**, Barcelona v. 473, p. 178-188, 2014.

DELAZARI-BARROSO, A.; SANT'ANNA, S. C.; SENNA, P. A. C.. Phytoplankton from Duas Bocas Reservoir, Espírito Santo State, Brazil (except diatoms). **Hoehnea**, São Paulo, v. 34, n. 2, p. 211-229, 2007.

DODSON, S.I.; ARNOTT, S.E.; COTTINGHAM, K.L. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. **Ecology**, Davis, v. 81, n. 10, p. 2662-2679, 2000.

DUARTE, P.; MACEDO, M. F.; FONSECA, L. C. The relationship between phytoplankton diversity and community function in a coastal lagoon. **Hydrobiologia**, The Hague, v. 555, p. 3-18, 2006.

ELTON, C. **Animal ecology**. London: Sidgwick and Jackson, 1927.

FIGUEREDO, C.C.; GIANI, H. Phytoplankton community in the tropical lake of Lagoa Santa (Brazil): Conditions favoring a persistent bloom of *Cylindrospermopsis raciborskii*. **Limnologia**, Berlin, v. 39, p. 264-272, 2009.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

FIGUEREDO, C.C. *et al.* Lack of nitrogen as a causing agent of *Cylindrospermopsis raciborskii* intermittent blooms in a small tropical reservoir. **FEMS Microbiology Ecology**, Oxford, v. 87, p. 557-567, 2014.

GAUSE, G.F. **The Struggle for Existence**. Baltimore: Willians and Wilkins, 1934 (Reprint, 1971, New York: Dover).

GRIME, J.P. **Plant strategies and vegetation processes**. Chichester: John Wiler & Sons, 1979.

GRINNELL, J. Niche-relations of the California thrasher. **Auk**, Portland, v.34, p. 427-433, 1917.

GROSS, K.; CARDINALE, B.J. Does species richness drive community production or vice versa? Reconciling historical and contemporary paradigms in competitive communities. **The American Naturalist**, Chicago, v. 170, n. 2, p. 207-220, 2007.

HARRIS, G.P. **Phytoplankton Ecology: Structure, Function and Fluctuation**, Berlin: Springer Science & Business Meida, 2012.

HARRISON, S.; ROSS; S.J.; LAWTON, J.H. Beta diversity on geographic gradients in Britain. **Journal of Animal Ecology**, Londres, v. 61, p. 151-158, 1992.

HILLEBRAND, H.; BENNETT, D.M.; CADOTTE, M.W. Consequences of Dominance: a Review of Evenness Effects on Local and Regional Ecosystem Processes. **Ecology**, Davis, v. 89, p. 1510–1520, 2008.

HODAPP, D. *et al.* Structural Equation Modeling Approach to the Diversity-productivity Relationship of Wadden Sea Phytoplankton. **Marine Ecology Progress Series**, Germany, v. 523, p. 31-40, 2015.

HOLLING, C.S. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. **Ecological Monographs**, Copenhagen, v. 62, n. 4, p. 447-502. 1992.

HUBÁLEK, Z. Measures of species diversity in ecology: an evaluation. **Folia Zoologica**, Brno, v. 49, n. 4, p. 241-260, 2000.

HUBBELL, S.P. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. **Ecology**, Davis, v. 87, n. 6, p. 1387-1398, 2006.

HUBBELL, S.P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional Ecology**, London, v. 19, p. 166-172, 2005.

HUBBELL, S.P. **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 2001

HUTCHINSON, G.E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, Laurel Hollow, v. 22, p. 415-427, 1957.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

HUTCHINSON, G.E. The paradox of the plankton. **The American Naturalist**, Chicago, v. 95, n. 882, p. 137-145, 1961.

HUSZAR, V. M. *et al.* Environmental and not spatial processes (directional and non-directional) shape the phytoplankton composition and functional groups in a large subtropical river basin. **Journal of Plankton Research**, Londres, v. 37, p. 1190-1200. 2015.

INTERLANDI, S. J.; KILHAM, S. S. Limiting resources and the regulation of diversity in phytoplankton communities. **Ecology**, Davis, v. 82, n. 5, p. 1270-1282, 2001.

JACOBSEN, B.A.; SIMONSEN, P. Disturbance Events Affecting Phytoplankton Biomass, Composition and Species Diversity in a Shallow, Eutrophic, Temperate lake. In: PADISÁK, J., REYNOLDS, C. S. editores. *Intermediate Disturbance Hypothesis in Phytoplankton Ecology*. Netherlands: Springer. 1993. pp. 9-14.

KEYLOCK, C. J. Simpson diversity and Shannon-Wiener index as special cases of a generalized entropy. **Oikos**, Lund, v.109, p. 203-207, 2005.

KINZIG, A., PACALA, S.W.; TILMAN, D. **The functional consequences of biodiversity**. Princeton: Princeton University Press, 2002.

KONDOH, M. Unifying the Relationships of Species Richness to Productivity and Disturbance. **Proceedings of the Royal Society: Biological Science**, London, v. 268, p. 269-271, 2001.

KORHONEN, J. J.; WANG, J.; SOININEN, J. Productivity-Diversity Relationships in Lake Plankton Communities. **PLOS ONE**, São Francisco, v. 6, p. 1-11, 2011.

KRUK, C. *et al.* Classification schemes for phytoplankton: A local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. **Journal of Plankton Research**, London, v. 24, p. 901-912, 2002.

KRUK, C. *et al.* A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 55, p. 614-627, 2010.

LANARI, M.O.; COUTINHO, R. Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis of a paradigm and its expansion in marine environments. **Oecologia Australis**, Rio de Janeiro, v. 14, n. 4, p. 959-988, 2010.

LAURETO, L.M.O.L.; CIANCIARUSO, M.V.; SAMIA, D.S.M. Functional diversity: an overview of its history and applicability. **Natureza e Conservação**, Rio de Janeiro, v. 13, p. 112-116, 2015.

LEHTINEN, S. *et al.* Phytoplankton species richness, evenness, and production in relation to nutrient availability and imbalance. **Limnology Oceanography**. Waco, v. 62, p. 1393-1408, 2017.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

LEIBOLD, M.A. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. **Ecology**, Davis, v. 76, n. 5, p. 1371-1382, 1995.

LEIBOLD, M.A.; MCPEEK, M.A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. **Ecology**, Davis, v. 87, n. 6, p. 1399-1410, 2006.

LEWANDOWSKA, A.M. *et al.* Responses of primary productivity to increased temperature and phytoplankton diversity. **Journal of Sea Research**, Den Burg, v. 72, p. 87-93, 2012.

LITCHMAN, E.; KLAUSMEIER, C.A. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. **Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics**, Palo Alto, v. 39, p. 615-639, 2008.

LOPES, P.M.; CALIMAN, A. A contribuição de ecossistemas lênticos para o entendimento da importância de processos regionais e locais sobre padrões geográficos de biodiversidade. **Limnotemas**, Rio de Janeiro, v. 6, p. 1-29, 2008.

LOUREAU, M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. **Oikos**, Copenhagen, v. 91, p. 3-17, 2000.

LOREAU, M *et al.* A new look at the relationship between diversity and stability. In: LOREAU, M; NAEEM, S; INSHAUSTI, P. **Biodiversity and Ecosystem functioning: synthesis and perspectives**. London: Oxford Press, 2002. p. 79-91.

LOREAU, M. *et al.* Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. **Science**, Nova York, v. 294, p. 804-808, 2001.

LOREAU, M. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. **Philosophical transaction of the royal society: Biological Sciences**, London, v.365, p. 49-60. 2010.

MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. **The theory of island biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 1967.

MELO, A.S. O que ganhamos ‘confundindo’ riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade? **Biota Neotropical**, São Paulo, v. 8, n. 3, p. 21-27, 2008.

MELO, S.; HUSZAR, V.L.M. Phytoplankton in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Brasil): diel variation and species strategies. **Journal Of Plankton Research**, London, v. 22, n. 1, p. 63-76. 2000.

MENDES, R.S. *et al.* A unified index to measure ecological diversity and species rarity. **Ecography**, Davis, v. 31, p. 450-456, 2008.

MENEZES, V. C.; BUENO, N. C.; RODRIGUES, L. C. Spatial and temporal variation of the phytoplankton community in a section of the Iguaçú River, Paraná, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 73, p. 279-290, 2013.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

MOURA, A. N.; NASCIMENTO, E. C.; DANTAS, Ê. W. Temporal and spatial dynamics of phytoplankton near farm fish in eutrophic reservoir in Pernambuco, Brazil. **Revista de Biologia Tropical**, San José, v. 60, p. 581-597, 2012.

NABOUT, J C *et al.* No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. **Acta Oecologica**, Paris, v. 35, p. 720-726, 2009.

NAEEM, S. *et al.* Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. **Nature**, Londres, v. 368, n. 21, p. 734-737, 1994.

NASELLI-FLORES, L.; TERMINE, R.; BARONE, R. Phytoplankton colonization patterns. Is species richness depending on distance among freshwaters and on their connectivity? **Hydrobiologia**, The Hague, v. 764, p. 103-113, 2015.

NOGUEIRA *et al.*, Determinants of beta diversity: the relative importance of environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities in an Amazonian floodplain.

Acta Limnologica Brasiliensia, Rio Claro, v. 22, p. 247-256, 2010.

NOGUEIRA, I.S.; JÚNIOR, W.A.G.; D'ALESSANDRO, E.B. Cianobactérias planctônicas de um lago artificial urbano na cidade de Goiânia, GO. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 34, n.4, p. 575-592, 2011.

PADISÁK, J. The influence of different disturbance frequencies on the species richness, diversity and equitability of phytoplankton in shallow lakes. **Hydrobiologia**, The Hague, v. 249; p. 135-156, 1993.

PANNARD, A.; BORMANS, M.; LAGADEUC, Y. Phytoplankton Species Turnover Controlled by Physical Forcing at Different Time Scales. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, Ottawa, v. 65, p. 47-60, 2008.

PTACNIK, R. *et al.* Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. **Proceeding of National Academy Science**, Washington, v. 105, n. 13, p. 5134-5138, 2008.

PTACNIK, R. *et al.* Regional species pools control community saturation in Lake Phytoplankton. **Proceedings Of The Royal Society: Biological science**, London, v. 277, p. 3755-3764, 2010.

PURVIS, A.; HECTOS, A. Getting the measure of biodiversity. **Natures**, Londres, v. 405, n. 11, p. 212-219, 2000.

RANGEL, L.M. *et al.* Phytoplankton biomass is mainly controlled by hydrology and phosphorus concentrations in tropical hydroelectric reservoirs. **Hydrobiologia**, The Hague, v. 693, p. 13-28. 2012.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

REICHWALDT, E.S.; GHADOUANI, A. Effects of Rainfall Patterns on Toxic Cyanobacterial Blooms in a Changing Climate: Between Simplistic Scenarios and Complex Dynamics. **Water Research**, Netherlands, v. 46, p. 1372-1393. 2012.

REYNOLDS, C.S. **Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory**. Oldendorf: Ecology Institute, 1997.

REYNOLDS, C.S. *et al.* Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. **Journal of Plankton Research**, London, v. 24, n. 5, p. 417-428, 2002.

ROMO, S.; VILLENA, M-J. Phytoplankton strategies and diversity under different nutrient levels and planktivorous fish densities in a shallow Mediterranean lake. **Journal of Plankton Research**, London, v. 27, n. 12, p. 1273-1286, 2005.

SANTANA, L. M. *et al.* Spatial and temporal variation of phytoplankton in a tropical eutrophic river. **Brasilian Journal Biology**, São Carlos, v.76, p. 600-610, 2016.

SANTOS, J.B.O., *et al.* The roles of environmental conditions and geographical distances on the species turnover of the whole phytoplankton and zooplankton communities and their subsets in tropical reservoirs. **Hydrobiologia**, The Hague, v. 764, p. 171-186. 2016.

SEVERIANO, J.S. *et al.* Effects of zooplankton and nutrients on phytoplankton: an experimental analysis in a eutrophic tropical reservoir. **Marine and Freshwater Research**, Camberra, v. 68, n. 6, p. 1061-1069, 2016.

SCHEFFER, M. **Ecology of shallow lakes**. Springer Science & Business Media, The Netherland. 1997.

SCHEFFER, M.; VAN NES, E.H. Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 103, n. 16, p. 6230-6235. 2006.

SCHMIDTKE, A.; GAEDKE, U.; WEITHOFF, G. A mechanistic basis for underyielding in phytoplankton communities. **Ecology**, Davis, v. 91, p. 212-221, 2010.

SOININEN, J.; MCDONALD, R.; HILLEBRAND, H. The distance decay of similarity in ecological communities. **Ecography**, Copenhagen, v. 30, p. 3-12, 2007.

SRIVASTAVA, D.S.; VELLEND, M. Biodiversity-ecosystem function research: Is it relevant to conservation? **Annual Review of Ecology, Evolution, And Systematics**, Palo Alto, v. 36, p. 267-294, 2005.

STIRLING, G.; WILSEY, B. Empirical Relationships Between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity. **The American Naturalist**, Florida. v. 158, p. 286-299, 2001.

TILMAN, D. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. **Ecology**, Davis, v. 58, p. 338-34, 1977.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

TILMAN, D. The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. **The American Naturalist**, v, 125, n. 6, p. 827-852. 1985.

TILMAN, D. Causes, consequences and ethics of biodiversity. **Nature**, Londres, v. 405, n. 11, p. 208-211, 2000.

TILMAN, D; WEDIN, D; KNOPS, J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. **Nature**, Londres, v. 379, n. 22, p. 718-720, 1996.

TUCCI, A. *et al.* Fitoplâncton do Lago das Garças, São Paulo, Brasil: um reservatório urbano eutrófico. **Hoehnea**, São Paulo, v. 33, n. 2, p. 147-175, 2006.

VALLINA, S.M. *et al.* Global relationship between phytoplankton diversity and productivity in the ocean. **Nature Communications**, London, v. 5, n. 4299, p. 1-10, 2014.

VIDAL, T. *et al.* Phytoplankton Dynamics in Relation to Seasonal Variability and Upwelling and Relaxation Patterns at the Mouth of Ria de Aveiro (West Iberian Margin) over a four-year period. **PloS One**. São Francisco v. 12, n. 5, p. 1-25, 2017.

WALKER, S.C.; CYR, H. Testing the standard neutral model of biodiversity in lake communities. **Oikos**, Lund, v. 116, p. 143-155, 2007.

WETZEL, R.G. **Limnology**, Philadelphia: Saunders College Publishing, 1983.

WEIS, J.J. *et al.* Effects of Species Diversity on Community Biomass Production Change Over the Course of Succession. **Ecology**, Davis, v. 88, p. 929-939, 2007.

WHITTAKER, R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, Washington, v. 30, p. 279–338, 1960.

WILSEY, B.J.; POLLEY, H.W. Realistically Low Species Evenness Does Not Alter Grassland Species-richness–productivity Relationships. **Ecology**. Davis, v. 85, p. 2693-2700, 2004.

WRIGHT, D.H. Species-energy theory: an extension of species-area theory. **Oikos**, Lund, v. 41, n. 5, p. 496-506, 1983.

YANG, J.R. *et al.*, Disturbance-induced phytoplankton regime shifts and recovery of cyanobacteria dominance in two subtropical reservoirs. **Water Research**, Netherlands v. 120, p. 52-63, 2017.

4. PRIMEIRO CAPÍTULO:

Manuscrito a ser encaminhado para publicação
na revista Aquatic Ecology

Efeito de variáveis espaciais e ambientais na relação espécies-área em comunidades fitoplanctônicas

Davi Freire da Costa¹; Ariadne do Nascimento Moura¹; Ênio Woclyli Dantas²

1-Universidade Federal Rural de Pernambuco Rua Manuel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, 52171-900, Recife, Pernambuco, Brasil. Phone: [+55 81 3320 6103](tel:+558133206103).

2-Universidade Estadual da Paraíba – UEPB – Campus V, Centro de Ciências Biológicas e Sociais Aplicadas, Rua Horácio Trajano de Oliveira, s/n, Cristo Redentor, 58070-450, João Pessoa, Paraíba, Brasil. Phone: +55 83 3223 1138.

Resumo: Este estudo testou se variáveis ambientais (físicas e químicas e macrófitas) e/ou espaciais (latitude e longitude) têm efeito preponderante na composição e estrutura do fitoplâncton e na relação espécies-área em 30 reservatórios. Foram verificados padrões espaciais e/ou ambientais do fitoplâncton por meio de análise Mantel, quantificado a explicação das variáveis espaciais e ambientais na estruturação fitoplanctônica através da Análise de Correspondência Canônica Parcial (ACCP) e verificado como cada uma destas variáveis relacionam-se com os grupos algais por meio de uma ACC geral. A relação espécies-área foi representada por $S = cA^z$ e o efeito das variáveis espaciais e ambientais nesta relação foi verificado através de correlação parcial. A dissimilaridade na comunidade aumentou com a distância entre os reservatórios e com as diferenças ambientais. As variáveis ambientais explicaram a maior parte da variação das espécies abundantes (64,87%). Um maior número de grupos algais esteve relacionado aos reservatórios pequenos e intermediários, e aos componentes ambientais. A relação espécies-área foi negativa, com valor de z próximo de zero, sugerindo forte taxa de dispersão, e foi afetada preponderantemente pelas variáveis espaciais. Apesar das variáveis ambientais mostrarem importância na estruturação da comunidade de reservatórios e indícios de promover maior diversidade em reservatórios menores, as variáveis espaciais apresentaram maior influência na relação espécie-área. Os resultados confirmam que, em ecologia aquática, a relação espécies-área apresenta variações do que classicamente foi postulado para ecossistemas terrestres e

necessita ser mais investigada considerando a complexidade de processos que dirigem o funcionamento dos ecossistemas.

Palavras-chave: algas, diversidade, metacomunidade, modelo neutro, nicho.

Abstract: This study tested whether environmental variables (physical and chemical and macrophytes) and / or spatial (latitude and longitude) had a preponderant effect on the composition and structure of phytoplankton and the species-area relationship in 30 reservoirs. Spatial and / or environmental patterns of phytoplankton were verified by means of Mantel analysis, quantifying the explanation of spatial and environmental variables in phytoplankton structuring by means of Partial Correspondence Analysis (pCCA) and verified how each of these variables are related to the algal groups by means of a general CCA. The relation species-area was represented by $S = cA^z$ and the effect of the spatial and environmental variables in this relation were verified through partial correlation. The dissimilarity in the community increased with the distance between the reservoirs and the environmental differences. Environmental variables explained most of the variation of abundant species (64.87%). A greater number of algal groups were related to small and intermediate reservoirs, and environmental components. The species-area relationship was negative, with a value of z close to zero, suggesting a strong dispersion rate, and was affected predominantly by spatial variables. Although the environmental variables showed importance in the structuring of the reservoir community and evidence of greater diversity in smaller reservoirs, the spatial variables had a greater influence on the species-area relationship. The results confirm that, in aquatic ecology, the species-area relationship presents variations of what classically was postulated for terrestrial ecosystems and needs to be further investigated considering the complexity of processes that drive the functioning of ecosystems.

Key words: algae, diversity, metacommunity, neutral model, niche.

4.1. Introdução

Distâncias geográficas entre ecossistemas podem atuar limitando a dispersão do fitoplâncton. Isto baseia o que se tem entendido atualmente como modelo neutro da biodiversidade que exclui qualquer condicionante ambiental para ocorrência das espécies, como tradicionalmente entendido pela Teoria de Nicho. O modelo de nicho pressupõe a não equivalência funcional das espécies que tem fundamentado as propostas de classificações funcionais do fitoplâncton (Reynolds, 1997; Reynolds, et al., 2002; Kruk, et al., 2002; Padišák, et al., 2009). Ao contestar os modelos de nicho, Hubbell (2001) propôs a Unificação

da Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia, que considera metacomunidade como um modelo biogeográfico. Dentro desta perspectiva, indivíduos que sofreram limitação de dispersão ao longo do tempo tenderiam a convergir suas histórias evolutivas e tornarem funcionalmente equivalentes (Hubbell, 2005; 2006).

Para microorganismos, a hipótese de que “é o ambiente que seleciona” é em parte utilizada para explicar padrões espaciais da biodiversidade, no entanto, para este mesmo fim tem-se voltado ao princípio “tudo está em toda parte”, acreditando-se que os processos que geram os padrões biogeográficos em macrorganismos poderiam agir em microrganismos (Martiny et al., 2006). A biodiversidade fitoplanctônica marinha demonstra ser influenciada pelo equilíbrio de mecanismos neutros relacionados à dispersão e pelas condições de nicho (Barton, et al., 2010; Chust, et al., 2013). Desta forma, o fitoplâncton marinho demonstra enquadrar-se na Hipótese Emergente da Neutralidade (Scheffer e van Nes, 2006), que inclui tanto a coexistência neutra gerada pela dispersão quanto à diferenciação de nicho das espécies atuando como mecanismos geradores de padrões de biodiversidade.

Em água doce, a influência do ambiente sobre a biodiversidade tem sido mais esperada em comunidades com boa capacidade de dispersão, como as bactérias e o fitoplâncton de um lago, enquanto que comunidades com baixa motilidade, como zooplâncton e peixes, apresentam padrões de biodiversidade mais regidos por variáveis espaciais associados à dispersão, estando mais propensos a funcionarem como uma metacomunidade (Beisner, et al., 2006). As características estruturais do fitoplâncton de apresentar geralmente poucas espécies dominantes e maioria pouco abundantes ou raras dificultam um ajuste com o modelo neutro, visto que este padrão pressupõe a não equivalência funcional dos organismos (Walker e Cyr, 2007).

O tipo da matriz de metacomunidade em nível de paisagem é um importante fator para compreensão da atuação dos processos neutros e de nicho na biodiversidade em ecossistemas aquáticos continentais, pois influencia diretamente no potencial de dispersão dos organismos. Na matriz do tipo cursos d'água, uma série de ajustes bióticos é esperada em conjunto com as alterações ambientais e gradientes físicos que acontece desde a cabeceira de um rio até sua desembocadura (Vannote, et al., 1980). A matriz baseada na distância terrestre enquadra-se no modelo de Biogeografia de Ilhas, adaptando os ecossistemas aquáticos como “ilhas” espalhadas por uma massa de terra entendida como “um oceano” (Ripley e Simovich, 2009). Neste caso, a dispersão do fitoplâncton dependerá de vetores tais como, o vento e animais, incluindo o homem, para vencer a distância espacial entre os ecossistemas (Naselli-Flores e Padišák, 2016). Estes mecanismos de dispersão favorecem uma composição fitoplanctônica

mais semelhante entre ecossistemas mais próximos, e que ecossistemas pequenos e temporários circunvizinhos funcionem como refúgio e fontes de biodiversidade para ecossistemas de grande porte (Naselli-Flores, et al., 2016).

Para ecossistemas terrestres a Teoria de Equilíbrio de Biogeografia de Ilhas preconiza que o número de espécies em ilhas pequenas é limitado pela extinção, enquanto que um grande número de espécies é esperado em ilhas grandes. Em ecossistemas aquáticos continentais, existe um efeito fundamental do tamanho do ecossistema nos processos internos que regulam a coexistência de espécies (Smith et al., 2005). O tamanho dos ecossistemas aquáticos pode ser caracterizado através das medidas morfométricas de área e volume. A relação entre a área e o volume dos ecossistemas conhecida como profundidade média ($Z_{média}$) regula os processos ambientais e geram diferenças na qualidade intrínseca entre ecossistemas rasos e profundos (Padisák e Reynolds, 2003).

Lagos rasos apresentam uma dinâmica hidrológica mais instável caracterizada por padrões de ressuspensão de sedimento e turbidez singulares em relação aos lagos profundos (Scheffer, 1997). É provável que a dinâmica hidrológica de lagos rasos permita uma comunicação intensa entre as comunidades epifítica e fitoplanctônica. Hutchinson (1967) sugeriu que em lagos rasos a presença do meroplâncton torna a relação entre a área de superfície do lago e o número total de espécies do fitoplâncton em geral fracamente negativa. Enquanto a profundidade direciona a dinâmica hidrológica, a área determina a entrada de energia luminosa do ambiente aquático, desta forma o desvio de uma relação espécies-área positiva pode ocorrer devido às variações nas variáveis ambientais entre ecossistemas de diferentes áreas e profundidades.

Diante do exposto, verificam-se indícios de que variáveis espaciais e ambientais direcionam o tipo de relação espécies-área, podendo-se evidenciar uma tendência do aumento da influência de variáveis ambientais com a redução no tamanho de ecossistemas aquáticos, produzindo maiores diversidades. Assim, o presente trabalho tem como objetivo testar variáveis espaciais e ambientais como potenciais estruturantes de metacomunidade fitoplanctônica e seus efeitos na relação espécies-área. Como hipótese, espera-se que para o fitoplâncton de uma matriz de metacomunidade do tipo sistema de ilhas, variáveis ambientais apresentam efeito preponderante na composição e estrutura da comunidade e na relação espécies-área, gerando uma inclinação negativa da reta.

4.2. Material e Métodos

4.2.1 Área de Estudo

O estudo foi realizado em 30 reservatórios, distribuídos do litoral em direção ao interior do estado da Paraíba, Nordeste, Brasil (Figura 1, Anexo 1). No litoral do estado da Paraíba predomina o clima tropical tipo A conforme classificação de Köppen. Alguns dos reservatórios estão localizados em região com clima de Köppen As, com verão seco e média anual de chuva variando de 700 mm até 1500mm ao se aproximar da costa litorânea. Outros reservatórios utilizados para o estudo estão localizados na região onde predomina o clima semiárido, com classificação de Köppen BSh, de baixa latitude e altitude e média anual de chuva em torno de 400 mm (Alvares et al., 2013).

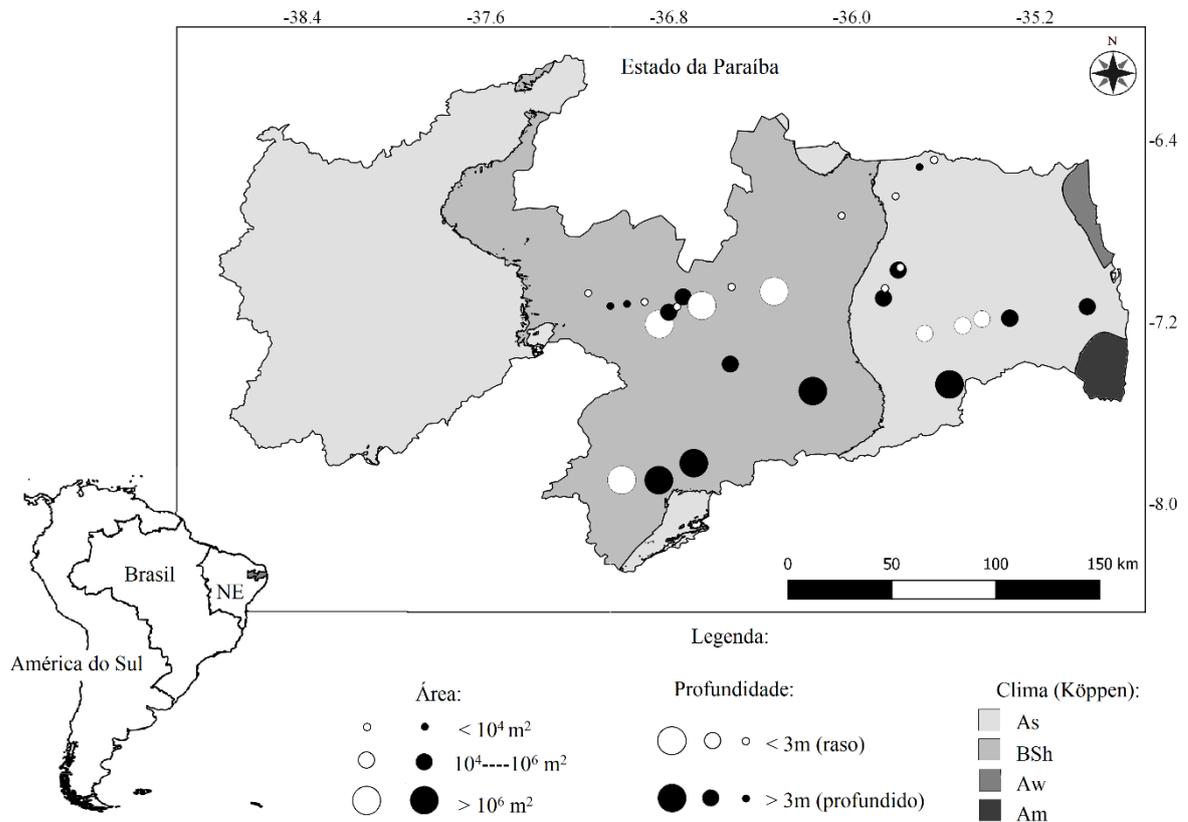


Figura 1: Localização dos reservatórios estudados no Estado da Paraíba, Nordeste, Brasil, evidenciando o tamanho (área), profundidade média e zona climática de Köppen a qual pertencem.

Os reservatórios utilizados no estudo foram agrupados em 16 rasos e 14 profundos (Figura 1, Anexo 1). Foram considerados rasos, reservatórios cuja profundidade média ($Z_{m\u00e9dia}$) foi inferior a 3m (Padisák & Reynolds, 2003). A maioria dos reservatórios rasos apresentou área inferior a 10^4 m^2 , enquanto que em geral os reservatórios profundos apresentaram área entre 10^4 m^2 e 10^6 m^2 . Reservatórios com área superior a 10^6 m^2 se

dividiram igualmente entre profundos e rasos (Figura 1, Anexo 1). Assim, para caracterização morfométrica, além do agrupamento em rasos e profundos, foi definido intervalos de áreas: $<10^4$ m² (pequenos); entre 10^4 e 10^6 m² (intermediários) e $>10^6$ m² (grandes). Os reservatórios em geral são utilizados para usos domésticos, cultivo de várzea, dessentação de animais, ou em alguns casos são utilizados para abastecimento público e são monitorados pela Agência Executiva de Gestão de Águas do Estado da Paraíba (AESA).

4.2.2 Obtenção dos dados

A coleta das amostras foi realizada através de apenas uma expedição por reservatório durante o período seco do ciclo sazonal, entre dezembro de 2012 e dezembro de 2015 de forma que diferentes cenários fossem capturados sem a interferência da sazonalidade na variação dos dados. Nos reservatórios rasos as amostras foram coletadas sempre que possível logo após bancos de macrófitas em direção ao interior dos reservatórios em regiões com profundidade em torno de 1 metro. Nos reservatórios profundos a unidade amostral foi estabelecida na zona de barragem em região limnética.

Para caracterizar as variáveis espaciais do estudo, utilizou-se as coordenadas geográficas de latitude e longitude dos reservatórios transformadas em graus decimais. Para caracterizar as variáveis ambientais que potencialmente influenciam o fitoplâncton, obteve-se dados de variáveis físicas e químicas da água, incluindo nutrientes (nitrogenados e fosfatados), informação do nível de macrófitas aquáticas e de dados morfométricos de área, volume e profundidade média dos reservatórios.

As seguintes variáveis físicas e químicas da água foram coletadas nas unidades amostrais com a utilização de sonda multiparâmetro: temperatura (°C), pH, condutividade elétrica (mS.cm⁻¹), turbidez (NTU), oxigênio dissolvido (mg.L⁻¹), sólidos totais dissolvidos (g.L⁻¹) e salinidade (%). As concentrações de nutrientes foram determinadas por meio de amostras de água coletadas *in situ* através de garrafas plástica de 1L e analisadas em laboratório. Foram determinadas as concentrações de nitrogênio total e nitrato conforme a metodologia descrita por Mackereth et al., (1978) e o nitrito, amônia, fósforo total e ortofosfato solúvel segundo o Standard Methods (APHA,1992).

O nível de infestação de macrófitas aquáticas foi estimado em campo através da metodologia expressa por Vega (1997). Este método estabelece, pela simples observação do avanço de cobertura vegetal sobre o curso d'água, níveis de infestação que variam de 0 (ausência de plantas aquáticas) a 5 (ambiente totalmente coberto por plantas). Os dados morfométricos de área (m²) e volume (m³) foram calculados através de mapas dos

reservatórios obtidos no Google Earth e impressos em papel milimetrado, onde a área superficial e o volume dos reservatórios foram estimados com base nos contornos da imagem. Para o cálculo do volume, foram considerados dados obtidos em campo de profundidade máxima na barragem, largura e comprimento máximos. A profundidade média foi obtida dividindo o volume pela área do reservatório.

Amostras da água de cada reservatório foram coletadas para análises qualitativas e quantitativas do fitoplâncton. As amostras para estudo qualitativo foram coletadas através de arrasto horizontal com rede de plâncton com malha de 20 μ m, posteriormente acondicionadas em frascos de 100 mL e preservadas com formol a 4% (Bicudo e Menezes, 2006). As amostras para estudo quantitativo foram obtidas diretamente da subsuperfície da água com o auxílio de frascos escuros de 100 mL e fixadas com lugol acético obtendo uma concentração final na amostra de 1% (Lund, et al., 1958). A identificação das espécies foi feita utilizando literatura especializada, tal como: Germain (1981), John, et al., (2002), Komárek e Anagnostidis (1999), Komárek e Anagnostidis (2005), Komárek e Cronberg (2001), Komárek e Fott (1983).

A partir das amostras para estudo qualitativo foram obtidos os dados de composição e a riqueza de espécies (S) através da produção de “n” lâminas semi-permanentes com término na terceira lâmina consecutiva sem acréscimo de novas espécies. A partir das amostras para estudo quantitativo foi determinada a densidade dos indivíduos (ind.mL⁻¹). A contagem dos indivíduos foi feita com o auxílio de microscópio invertido, conforme método descrito por Utermöhl (1958). Foi realizada a contagem com esforço de 400 indivíduos totais e 100 indivíduos da espécie numericamente mais expressiva, e quando possível, em amostras com maior concentração de algas, foi contado 1600 indivíduos totais e 400 indivíduos da espécie predominante, com uma acurácia em torno de 5-10% e confiabilidade de 95% dos dados (Lund, et al., 1958).

4.2.3 Tratamento dos dados

Para o teste da Teoria Neutra *versus* a Teoria de Nicho, os dados coletados foram organizados em quatro matrizes: (1) matriz espacial – composta pelos dados das variáveis espaciais; (2) matriz ambiental – composta pelos dados das variáveis ambientais; (3) matriz de composição – composta por dados de presença e ausência (binários) das espécies em cada reservatório; (4) matriz de estrutura – composta por dados de densidade dos organismos. As matrizes de composição e estrutura representam os atributos da comunidade aos quais pretendeu-se investigar serem direcionados por meio de variáveis espaciais e/ou ambientais.

Foi testado se as variáveis espaciais e ambientais foram consistentes para formar agrupamentos dos reservatórios. Para tanto, foi calculado o coeficiente de correlação cofenética das matrizes espacial e ambiental convertidas em matrizes de dissimilaridade utilizando Distância Euclidiana. A correlação de Pearson foi aplicada entre as matrizes de dissimilaridade e suas respectivas matrizes cofenéticas. Para verificar se as variáveis ambientais, composição e estrutura do fitoplâncton diferiram entre ecossistemas rasos e profundos e entre os diferentes intervalos de área dos ecossistemas foi feita uma análise de variância multivariada não paramétrica (PERMANOVA).

A análise estatística de Mantel foi utilizada para verificar se os padrões de composição e estrutura são correlacionados as variáveis espaciais e/ou ambientais. Esta análise considerou toda a comunidade, incluindo espécies raras e abundantes. Quando verificada correlações significativas ($P < 0,05$), a análise de Mantel parcial foi feita para verificar a influência das variáveis espaciais sobre a correlação entre o fitoplâncton e as variáveis ambientais, e a influência das variáveis ambientais sobre a correlação entre o fitoplâncton e as variáveis espaciais. Para isto, os dados da matriz ambiental foram padronizados e da matriz de estrutura transformados pelo $\log(x+1)$. Foram utilizadas as matrizes espacial e ambiental convertidas em matrizes de dissimilaridade utilizando Distância Euclidiana, enquanto que as matrizes de composição e estrutura foram convertidas em matrizes de dissimilaridade utilizando índice de Jaccard e Bray-Curtis, respectivamente.

Para quantificar o efeito das variáveis espaciais e ambientais sobre a variação da estrutura fitoplanctônica foi utilizada a Análise de Correspondência Canônica parcial (ACCp), utilizando uma Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) como critério de escolha estatística (gradiente de variação dos dados biológicos > 3). Assim como para análise de Mantel, foi utilizada a matriz ambiental com dados padronizados e a matriz de estrutura transformada pelo $\log(x+1)$. Em seguida, foi realizada a Análise de Correspondência Canônica (ACC) com seleção de variáveis através de um teste de permutação em ordenação restrita “*ordistep*”, cálculo do fator de inflação (VIF) para excluir variáveis multicolineares ($VIF > 10$) e execução de uma análise de variância (ANOVA) como teste de permutação para detalhamento da significância do modelo gerado. Esta análise foi feita para visualizar como os vetores representantes das variáveis se relacionam com os tipos morfométricos de ecossistemas (caracterizado pela área e profundidade) e principais grupos algais do fitoplâncton (Algas verdes, Cianobactérias, Diatomáceas, Fitoflagelados). Foi considerado um ponto de corte para análise de ACCp e ACC, incluindo apenas as espécies abundantes,

conforme o critério proposto por Lobo e Leighton (1986) (densidade superior à média em pelo menos uma amostra).

A relação espécies-área foi feita usando uma função de potência da forma: $S = cA^z$, onde (S) é a riqueza observada de espécies, (A) é a área superficial do reservatório amostrado, (c) e (z) são constantes ajustadas aos dados. Foi feita transformação log da função potência: $\log(S) = \log(c) + z\log(A)$, que é a equação para uma linha reta com inclinação z , obtida através de regressão linear com dados de riqueza e área log transformados. Por fim, para verificar se as variáveis espaciais e ambientais influenciam a relação espécies-área foi feita análise de correlação parcial utilizando índice de Pearson. Para tanto, foi feito primeiramente a correlação entre espécies e área. Para testar a influência das variáveis na relação espécies-área utilizou-se os dois primeiros eixos dos escores de uma Análise de Componentes Principais (PCA) (utilizando a DCA como critério de escolha estatística) feita com as matrizes espacial (log transformada) e ambiental (padronizada). Os dois primeiros eixos da PCA foram utilizados para alcance de pelo menos 50% da inércia dos dados. Todas as análises foram feitas utilizando o programa estatístico R 3.3.2 (Pacote vegan; R Foundation for Statistical Computing).

4.3. Resultados

Foram registrados valores significativos dos coeficientes de correlação cofenética das matrizes de dissimilaridade espacial e ambiental ($r_c = 0,82$; $P < 0,01$ e $r_c = 0,93$; $P < 0,01$ respectivamente), o que demonstra que as variáveis espaciais e ambientais utilizadas foram suficientes para agrupar os reservatórios. As variáveis ambientais diferiram entre os reservatórios rasos e profundos ($F = 3,15$; $P < 0,05$) e entre os diferentes intervalos de área dos reservatórios ($< 10^4$ m², entre 10^4 e 10^6 m² e $> 10^6$ m²) ($F = 15,89$; $P < 0,001$). Tanto a composição como a estrutura não diferiram entre os reservatórios rasos e profundos ($P > 0,05$), mas sim entre os diferentes intervalos de áreas ($F = 1,69$; $P < 0,01$ e $F = 2,97$; $P < 0,01$ respectivamente). O *checklist* das espécies encontradas neste estudo está no Anexo 2.

A composição foi positivamente correlacionada com ambas as variáveis espaciais (Mantel: $r_{ab} = 0,32$; $P < 0,01$ e Mantel parcial: $r_{ab.c} = 0,34$, $P < 0,01$) e ambientais (Mantel: $r_{ac} = 0,33$; $P < 0,01$ e Mantel parcial: $r_{ac.b} = 0,35$; $P < 0,01$) (figura 2a e b). Assim como observado nos dados de composição, a estrutura do fitoplâncton apresentou correlação positiva com ambas as variáveis espaciais (Mantel: $r_{ab} = 0,15$; $P < 0,05$ e Mantel parcial: $r_{ab.c} = 0,16$; $P < 0,01$) e ambientais (Mantel: $r_{ac} = 0,28$; $P < 0,01$ e Mantel parcial: $r_{ac.b} = 0,29$; $P < 0,01$) (figura 2c e d). Os valores significativos do Mantel parcial demonstraram que as

variáveis espaciais não influenciaram a correlação entre fitoplâncton e variáveis ambientais, e as variáveis ambientais não influenciaram a correlação entre o fitoplâncton e variáveis espaciais. No entanto, apesar de ambas as variáveis (espaciais e ambientais) terem apresentado forças parecidas de correlação com a composição de espécies, as variáveis ambientais correlacionaram preponderantemente com a estrutura fitoplanctônica. No geral, o teste Mantel mostrou que a comunidade fitoplanctônica foi mais similar entre reservatórios mais próximos e com condições ambientais mais parecidas, o que é indicativo da existência de autocorrelação espacial.

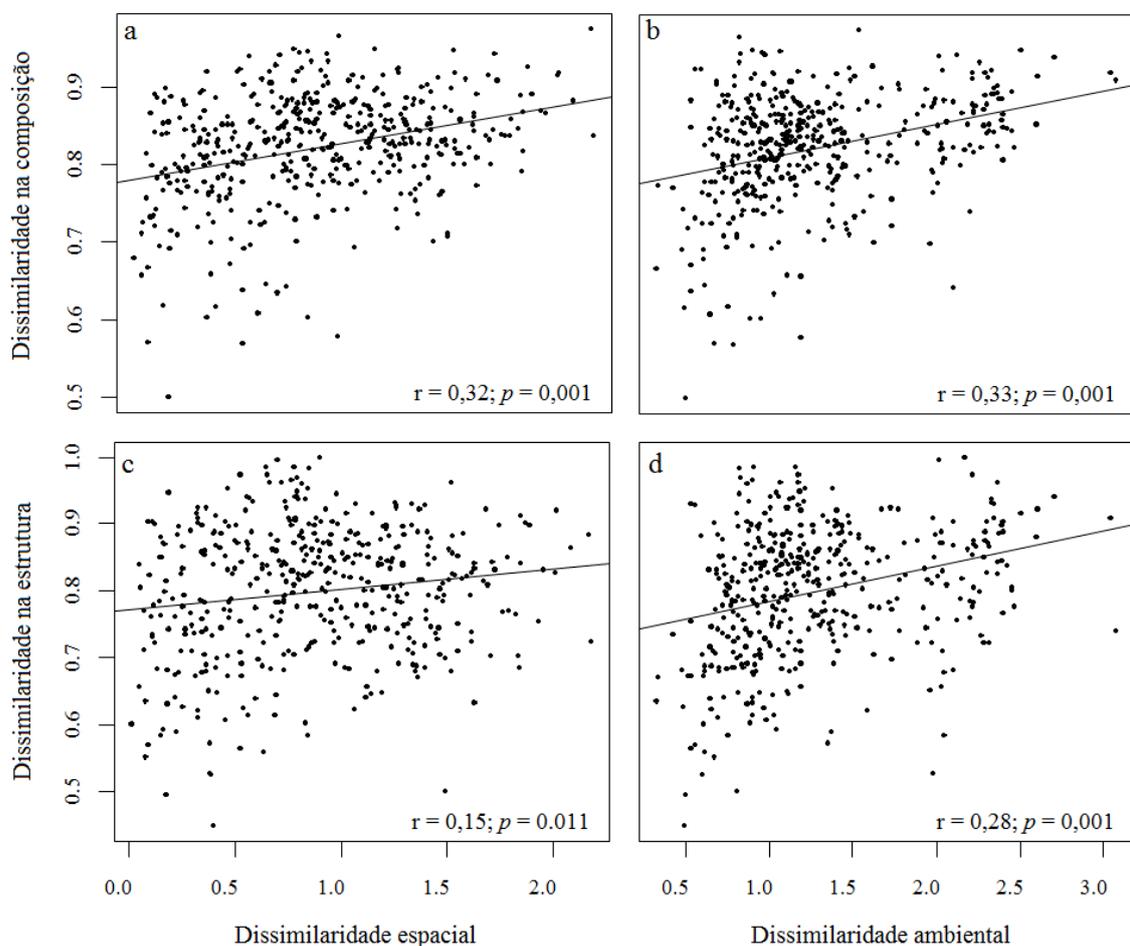


Figura 2: Gráficos de correlação do teste Mantel entre as matrizes de dissimilaridade na composição e as matrizes de dissimilaridade espacial (a) e ambiental (b), e entre as matrizes de dissimilaridade na estrutura e as matrizes de dissimilaridade espacial (c) e ambiental (d).

Conforme a análise de CCA parcial, ao estabelecer um ponto de corte das espécies incluídas na análise (espécies abundantes), foi possível verificar que a variação na estrutura do fitoplâncton foi influenciada preponderantemente pelas variáveis ambientais (64,87%; $P <$

0,05), enquanto que as variáveis espaciais explicaram de forma marginalmente significativa ($0,05 \leq P < 0,1$) apenas 8,24% dos dados. Somente 4,71% da variação na estrutura foram explicadas por ambas as variáveis (espaciais e ambientais) (figura 3).

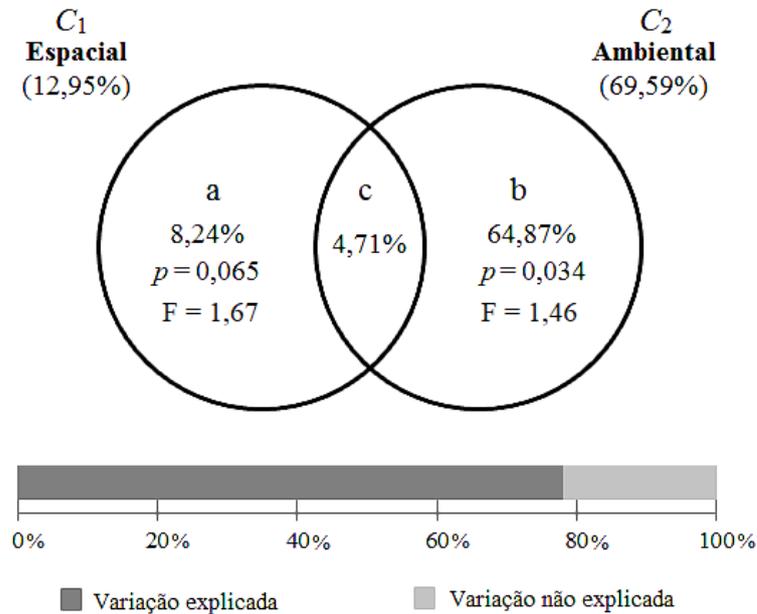


Figura 3: Diagramação do resultado da ACCp para representar o percentual de explicação apenas das variáveis espaciais (a), apenas das variáveis ambientais (b) e de ambas as variáveis (c) na variação da estrutura do fitoplâncton dos reservatórios estudados. C_1 representa o quanto a condicional espacial interfere no efeito das variáveis ambientais, enquanto que C_2 representa o quanto a condicional ambiental interfere no efeito das variáveis espaciais.

O modelo da CCA foi significativo ($F = 1,92$; $P < 0,05$) e selecionou as variáveis ambientais nitrito (NO_2^-), ortofosfato (PO_4^{3-}), macrófitas aquáticas (Mac), pH, latitude (Lat) como explicativas das mudanças na estrutura fitoplancônica (Figura 4a). Tanto o eixo 1 como o eixo 2 foram significativos ($P < 0,05$) e explicaram 37% e 29% dos dados respectivamente. O eixo 1 separou os ecossistemas com área inferior a 10^4 m^2 (lado negativo do eixo) dos que apresentaram área superior à 10^6 m^2 (lado positivo do eixo). A maioria dos ecossistemas com área entre 10^4 m^2 e 10^6 m^2 foram plotados à esquerda do eixo 1, mostrando maior semelhança com os ecossistemas de área inferior a 10^4 m^2 (Figura 4b). As variáveis nitrito (-0,31), ortofosfato (-0,34) e macrófitas aquáticas (-0,51) relacionaram negativamente com o eixo 1 e explicaram, em geral, a variação na abundância de algas verdes, diatomáceas e fitoflagelados. As variáveis pH (0,88) e latitude (0,73) se relacionaram positivamente com o eixo 1, e explicaram em geral a variação na abundância de Cianobactérias (Figura 4a).

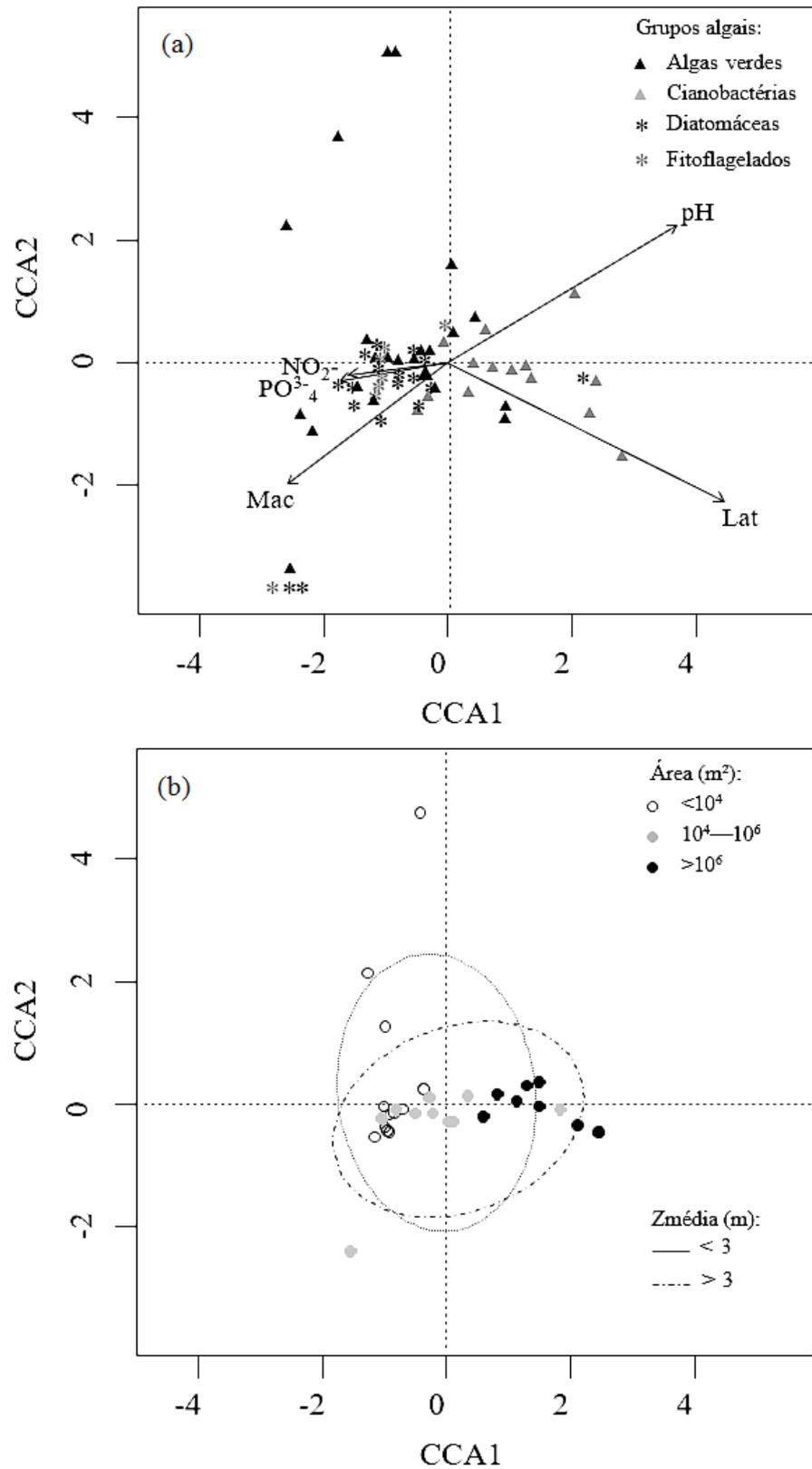


Figura 4: Ordenação da abundância dos grupos algais com os vetores das variáveis selecionadas pelo modelo da CCA (a), e das unidades amostrais (reservatórios) com base nas variáveis espaciais e ambientais (b).

A relação espécies-área foi significativa ($P < 0,05$) e representada pela equação: $S = 1,94A^{-0,05}$, $r^2 = 0,15$, cuja inclinação da reta, indicada pelo valor de z , (figura 5) e índice de correlação de Pearson foram negativos ($r = -0,39$; $P < 0,05$). O valor de z (-0,05) próximo de zero indicou uma elevada taxa de dispersão dos organismos. O eixo mais explicativo da PCA (Eixo 1) evidencia que a relação espécies-área foi influenciada pelas variáveis espaciais ($r_{abc} = -0,24$; $P > 0,05$), enquanto que o eixo menos explicativo (Eixo 2) evidencia que a relação é influenciada por variáveis ambientais ($r_{abc} = -0,06$; $P > 0,05$). Desta forma, ambas as variáveis demonstram interferir na relação espécies-área, no entanto as variáveis espaciais apresentaram maior peso no mecanismo gerador desta relação.

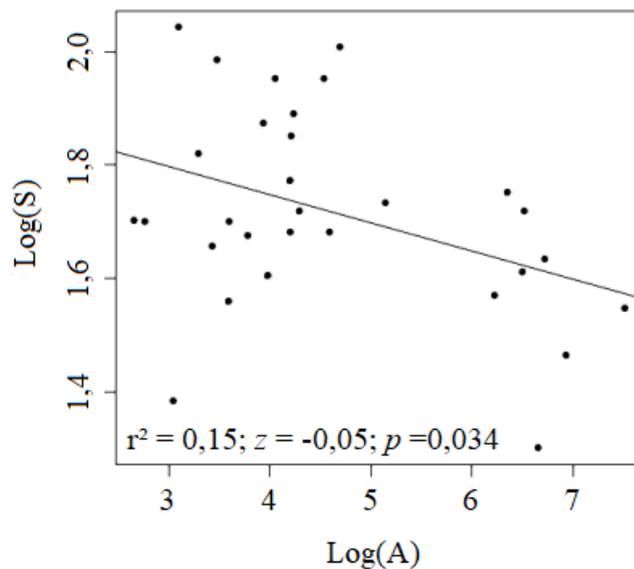


Figura 5: Relação entre o log da riqueza (S) em função do log da área (A) dos ecossistemas estudados.

4.4. Discussão

O debate sobre os mecanismos que explicam os modelos neutros e de nicho da biodiversidade tem sido direcionado por quatro principais abordagens (Vergnon, et al., 2009): 1) Hipótese Neutra de Hubbell (Hubbell, 2001) – unicamente neutra; 2- Hipótese Emergente da Neutralidade (Scheffer e van Nes, 2006) – que inclui mecanismos neutros e de nicho; 3- Modelo textural de Holling (Holling, 1992) – com base exclusivamente no nicho baseado através do compartilhamento de recurso; 4- Hipótese da alta dimensionalidade (Clark et al., 2007) – com base exclusivamente no nicho quando a sobreposição de nicho nunca leva à exclusão competitiva. No presente estudo as análises sem ponto de corte demonstram que os modelos de composição e estrutura fitoplanctônica se encaixaram na abordagem Emergente

de Neutralidade, uma vez que as variáveis espaciais e principalmente ambientais estiveram relacionadas com a composição e estrutura da comunidade.

Algumas questões têm sido contraditórias ao entendimento dicotômico dos padrões de biodiversidade como enquadrados em modelos estritamente neutros ou de nichos. Em uma dinâmica de metacomunidade, a dispersão é um importante processo neutro porque permite que a composição responda a mudanças nas condições ambientais (paradigma “*species-sorting*”) (Leibold et al., 2004). A coexistência de espécies ecologicamente equivalentes não é gerada unicamente pela atuação de processos neutros, mas também pode ser por vezes favorecida através de relações de nicho (Leibold e McPeck, 2006). Em um determinado momento do gradiente de condições ambientais, o crescimento de duas ou mais populações de espécies com as mesmas exigências ambientais é possível, pois até certo momento deste gradiente a competição intraespecífica tem maior peso em relação à interespecífica (Chesson, 2000).

O aumento da dissimilaridade na comunidade com a distância entre os ecossistemas é esperado em modelos neutros. No entanto, este aumento também pode se relacionar às variações ambientais espacialmente estruturadas (Diniz-Filho et al., 2012). No presente estudo, as semelhanças ambientais implicaram em comunidades fitoplanctônicas mais similares em reservatórios geograficamente mais próximos, indicando autocorrelação espacial. O isolamento de ecossistemas pode favorecer que os processos intrínsecos gerem em uma escala regional o aumento da heterogeneidade ambiental, direcionando as mudanças na composição e estrutura de uma comunidade (Wen et al., 2016).

Tem-se percebido como importante para metacomunidades aquáticas distinguir as vias de dispersão como ocorrendo através das distâncias terrestres (sistemas de ilhas) ou através de cursos de água (*continnum*), sendo esta última via entendida como redutora da limitação de dispersão experimentada pelos organismos aquáticos (Landeiro, et al., 2011). Modelos baseados em cursos d’água demonstram melhor representar a estruturação espacial em uma metacomunidade fitoplanctônica em relação aos modelos baseados na distância terrestre (Meier e Soinenen 2014). No presente trabalho, a matriz de metacomunidade do tipo sistema de ilhas apresentou uma estruturação da comunidade preponderantemente relacionada às variáveis ambientais como foi possível visualizar através dos resultados dos testes Mantel e CCA parcial.

As análises sem ponto de corte (que utilizaram espécies raras e abundantes) demonstraram que ambos os modelos, neutro e de nicho se aplicaram à comunidade. Este cenário pode ser entendido, conforme a Hipótese da alta dimensionalidade, como um reflexo

da atuação de mecanismos desconhecidos que podem ou não promover a coexistência e que pode tornar parte da ocorrência das espécies determinadas por variáveis não ambientais (Clark et al., 2007). O sucesso de colonização das espécies depende destas encontrarem um ambiente adequado para seu desenvolvimento e superarem filtros químicos, físicos e biológicos que podem impedir seu estabelecimento (Naselli-Flores et al., 2016). Assim, as espécies alcançam os ecossistemas por dispersão (mecanismo neutro) e ao chegar ao ambiente podem não encontrar uma condição favorável ao seu crescimento populacional, mas suficiente para manterem-se pouco abundante ou rara, ocupando um nicho “oculto”, desta forma acabam, em parte, estando mais relacionadas por processos estocásticos.

A relação espécies-área tem sido ressaltada como uma importante ferramenta para compreensão dos padrões biogeográficos do fitoplâncton, no entanto precisa ser mais bem investigado focando os processos espaciais (Padisak, et al., 2016). No presente trabalho, as Cianobactérias estiveram associadas aos ecossistemas grandes com elevado pH e localizados em latitudes maiores da região semiárida do estudo. No Brasil, ecossistemas de grande porte regidos pelo clima semi-árido geralmente apresentam pH alcalino e apresentam predominância de cianobactérias (e.g. Bouvy, et al., 2000; Costa et al. 2006; Dantas, et al., 2011, Bittencourt-Oliveira, et al., 2012).

Em geral, os ambientes maiores estiveram associados apenas as cianobactérias enquanto que os ambientes intermediários a pequenos estiveram associados a uma maior diversidade de grupos algais. Isto mostra que o modelo multivariado foi informativo da relação espécies-área, corroborando com Borics et al. (2015). Estes autores verificaram que a área e profundidade de ecossistemas aquáticos não só representam características morfológicas relacionáveis a estrutura do fitoplâncton como também demonstram apresentar importantes impactos sobre processos e componentes chave do ambiente. No presente estudo foi observado para os reservatórios pequenos a intermediários as macrófitas e os nutrientes inorgânicos como variáveis ambientais explicativas da estrutura fitoplanctônica.

O crescimento e a decomposição das macrófitas afeta a dinâmica de nutrientes em lagos rasos (Asaeda, et al., 2000). A disponibilidade de nitrito e ortofosfato ocorrem durante o processo de decomposição das macrófitas (Azevedo, et al., 2008). Em lagos de pequeno porte o desenvolvimento de estandes de macrófitas fornece infraestrutura para o estabelecimento de epifiton, que muitas vezes tem seu componente transportado para o plâncton através de mistura da coluna d'água ocasionada por eventos climáticos. Este componente do epifiton susceptível à ressuspensão para o plâncton é denominado tychoplancton e é conhecido por

atribuir diversidade ao fitoplâncton em lagos rasos (Romo, et al., 2007; Blanco, et al., 2016; Özbay, 2010).

Existem evidências de que o número expressivo de espécies encontrado em lagos pequenos e rasos, capaz de gerar relação espécies-área negativa, indique que alguma parte da diversidade fitoplanctônica é devido à presença de espécies ressuspensas a partir do fundo, no entanto as relações encontradas são fracas, indicando que o efeito é pequeno (Harris, 2012). Hutchinson (1967) verificou uma fraca relação negativa entre a diversidade fitoplanctônica e área superficial de lagos. Dickerson e Robinson (1985) verificaram em microcosmos que sistemas pequenos acumularam mais espécies algais em relação aos sistemas grandes. Estes estudos, assim como o presente trabalho, demonstram indícios que a relação espécies-área estaria sendo direcionada por processos intrínsecos ao funcionamento dos sistemas.

Tem-se verificado que a riqueza frequentemente não aumentar linearmente com a área em habitats isolados, porque existe variabilidade na riqueza observada que não está relacionada à área. (Crist e Veech 2006). Segundo Smith et al. (2005), apesar do tamanho do ecossistema exercer forte impacto sobre a riqueza, definindo o limite superior de diversidade, o efeito controlador do tamanho dos ecossistemas pode ser modificado em escala local por processos abióticos ou bióticos. No presente estudo apesar do eixo mais explicativo da PCA para as variáveis espaciais ter apresentado forte influência na relação espécies-áreas, as condições ambientais contribuíram para inclinação negativa da reta. Isto porque, como foi visto na ordenação CCA, a maior parte dos grupos algais estiveram relacionados aos reservatórios de pequeno e médio porte e às variáveis ambientais.

Para micróbios ciliados, registrou-se valor de z de 0,043 e inclinação da reta espécies-área relativamente plana relacionada à alta taxa de dispersão (Finlay, 2002). A relação espécies-área com diatomáceas bentônicas de lagos, utilizando tanto riqueza observada como estimadores de riqueza registrou valor de z entre 0,017-0,102 (Bolgovics, et al., 2016). O presente trabalho apresentou valor de z intermediário aos valores registrado por Bolgovics et al. (2016) e apresentou inclinação da reta preponderantemente influenciada por variáveis espaciais, o que corrobora com Crist e Veesh, (2006) sobre parte da riqueza não ser explicada pela área, mas sim por outras variáveis.

A influência das variáveis espaciais na relação entre a riqueza e área superficial dos reservatórios estudados, provavelmente se deu pela alta taxa de imigração sugerida pelo valor de z . O potencial de imigração pode ter sido favorecido pela redução na distância entre os reservatórios, uma vez registrada a maior similaridade da comunidade conforme a proximidade espacial entre estes. Enquanto que a influência das variáveis ambientais esteve

relacionada à estruturação das espécies abundantes, assim como observado por Huszar et al., (2015), e ao maior número de espécies nos reservatórios menores.

4.5. Conclusão

Foi possível enumerar: (1) As variáveis ambientais apresentaram uma maior força na estruturação da diversidade nos reservatórios estudados (o que foi verificado nos testes de Mantel e CCA parcial). (2) A influência das variáveis ambientais sobre a diversidade esteve mais relacionada aos ecossistemas de pequeno a médio porte (como verificado nas ordenações da CCA). Isto pode ser um indício de que nestes ecossistemas, as características hidrodinâmicas mais instáveis, com maior influência do sedimento, propiciam a participação no plâncton de organismos algais ressuspensos do fundo e aderidos a superfície de macrófitas, padrões mencionados na literatura como geradores de relações espécies-área negativa. (3) As variáveis espaciais apresentam uma maior influência na relação espécies-área (como indicou o eixo mais explicativo da PCA para as variáveis espaciais, utilizado na análise de correlação parcial). Assim, a medida que a distância entre os reservatórios foi menor, a dispersão foi facilitada (como indicado pelo teste Mantel e pelo valor de z da relação espécies-área). No entanto, a inclinação negativa sugere que a força do ambiente sobre a estruturação da comunidade teve uma importância para gerar maiores riquezas com a redução da área dos ecossistemas (o que foi suportado pela correlação parcial feita com o eixo menos explicativo da PCA para as variáveis ambientais). (4) A hipótese do trabalho foi parcialmente refutada, pois, apesar das variáveis ambientais apresentarem um efeito preponderante na estruturação do fitoplâncton e na relação espécies-área, contribuindo para um padrão negativo, diferente do esperado, esta relação foi influenciada preponderantemente pelas variáveis espaciais.

4.6. Referências

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Z* 22: 711–728
- American Public Health Association (eds) (1992) *Standard methods for the examination of water and wastewater*. American Public Health Association, Washington
- Asaeda T, Trung VK, Manatunge J (2000) Modeling the effects of macrophyte growth and decomposition on the nutrient budget in Shallow Lakes. *Aquat Bot* 68: 217–237
- Azevedo JCR, Mizukawa A, Teixeira MC, Pagioro TA (2008) Contribuição da decomposição de macrófitas aquáticas (*Eichhornia azurea*) na matéria orgânica dissolvida. *Oecol Bras* 12: 42–56

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

Barton AD, Dutkiewicz S, Flierl G, Bragg J, Follows MJ (2010) Patterns of Diversity in Marine Phytoplankton. *Science* 327: 1509–1511

Beisner BE, Peres-Neto PR, Lindstrom ES, Barnett A, Longhi AL (2006) The role of environmental and spatial processes in Structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87: 2985–2991

Bicudo CEM, Menezes M (eds) (2006) Gêneros de algas de águas continentais do Brasil (chave para identificação e descrições), RiMa, São Paulo

Bittencourt-Oliveira MC, Dias SN, Moura AN, Cordeiro-Araújo MK, Dantas ÊW (2012) Seasonal dynamics of cyanobacteria in a eutrophic reservoir (Arcoverde) in a semi-arid region of Brazil. *Braz J Biol* 72: 533–544

Blanco S, Romo S, Cejudo-Figueiras C, Fernandez-Alaez JGC, Fernandez-Alaez M (2016) Modelling Primary Producers in Some Shallow Spanish Lakes. *Wetlands* 36: 649–658

Bolgovics Á, Ács É, Várbíró G, Görgényi J, Borics G (2016) Species area relationship (SAR) for benthic diatoms: a study on aquatic islands. *Hydrobiologia*, 764: 91–102

Borics G, Tóthmérész B, Várbíró G, Grigorszky I, Czébely A, Görgényi J (2016) Functional phytoplankton distribution in hypertrophic systems across water body size. *Hydrobiologia* 764: 81–90

Bouvy M, Falcão D, Marinho M, Pagano M, Moura A (2000) Occurrence of *Cylindrospermopsis* (Cyanobacteria) in 39 Brazilian tropical reservoirs during the 1998 drought. *Aquat Microb Ecol* 23: 13–27

Chesson P (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31: 343–366

Chust G, Irigoien X, Chave J, Harris RP (2013) Latitudinal phytoplankton distribution and the neutral theory of biodiversity. *Global Ecol Biogeogr* 22: 531–543

Clark JS, Dietze M, Chakraborty S, Agarwal PK, Ibanez I, LaDeau S, Wolosin M (2007) Resolving the biodiversity paradox. *Ecol Lett* 10: 647–662

Costa IAS, Azevedo SMFO, Senna PAC, Bernardo RR, Costa SM, Chellappa NT (2006) Occurrence of toxin-producing cyanobacteria blooms in a Brazilian semiarid reservoir. *Braz J Biol*, 66: 211–219

Crist TO, Veech JA (2006) Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: Unifying α -, β - and γ -diversity with sample size and habitat area. *Ecol Lett* 9: 923–932

Dantas ÊW, Moura AN, Bittencourt-Oliveira MC (2011) Cyanobacterial blooms in stratified and destratified eutrophic reservoirs in semi-arid region of Brazil. *An Acad Bras Cienc* 83:

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

1327–1338

Dickerson JE, Robinson JV (1985). Microcosms as islands: a test of the macarthur-wilson equilibrium theory. *Ecology* 66: 966–980

Diniz-Filho JAF, Siqueira T, Padial AA, Rangel TF, Landeiro VL, Bini LM (2012) Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos*, 121: 201–210

Finlay BJ (2002) Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296: 1061–1063

Germain H (eds) (1981) Flore des diatomées des eaux douces et saumâtres. Société Nouvelle des éditions Boubée, Paris

Harris GP (eds) (2012) *Phytoplankton Ecology: Structure, Function and Fluctuation*, Springer Science & Business Media, Berlin

Hubbell SP (eds) (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, New York

Hubbell SP (2006). Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87: 1387–1398

Hubbell SP (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Funct Ecol*, 19: 166–172

Holling CS (1992) Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecol Monogr* 62: 447–502

Huszar VM, Nabout JC, Appel MO, Santos JBO, Abe DS, Silva LHS (2015) Environmental and not spatial processes (directional and non-directional) shape the phytoplankton composition and functional groups in a large subtropical river basin. *J Plankton Res* 37: 1190–1200

Hutchinson GE (eds) (1967) *A Treatise on Limnology: Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton*. Wiley, New York

John DM, Whitton BA, Brook AJ (eds) (2002) *The Freshwater Algal Flora of the British Isles*. Cambridge University Press, Cambridge

Komárek J, Anagnostidis K (1999) Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. In: Ettl H., Gärtner G, Heyning H, Mollenhauer D (eds.) *Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/1*. Gustav Fischer, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm

Komárek J, Anagnostidis K (2005) Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales. In: Büdel B, Krienitz L, Gärtner G, Schargerl M. (eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/2*. Elsevier GmbH, München

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

Komárek J, Cronberg G (2001) Some chroococcalean and oscilatorialen Cyanoprokaryotes from southern African lakes, ponds and pools. *Nova Hedwigia* 73: 129–160

Komárek J, Fott B (1983) Chlorophyceae (Grünalgen), Ordnung Chlorococcales. In: Huber-Pestalozzi, G. (eds) *Die Binnengewässer. Das Phytoplankton des Süßwassers*, 7. Teil, 1. Hälfte. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart

Kruk C, Mazzeo N, Lacerot G, Reynolds CS (2002) Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. *J Plankton Res*, 24: 901–912

Landeiro VL, Magnusson WE, Melo AS, Espírito-Santo HMV, Bini LM (2011) Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshwater Biol*, 56: 1184–1192

Leibold MA., Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7: 601–613

Leibold MA, Mcpeek MA (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87: 1399–1410

Lobo E, Leighton G (1986) Estructuras comunitarias de las fitocenosis planctonicas de los sistemas de desembocaduras de rios y esteros de la zona central de Chile. *Rev Biol Mar* 22: 1–29

Lund JWG, Kipling C, Le Cren ED (1958) The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 11: 143–170

Mackereth JFH (eds) (1978) *Water analysis: some revised methods for limnologists*. Freshwater Biological Association, Cumbria

Martiny JBH, Bohannan BJM, Brown JH, Colwell RK, Fuhrman JA, Green JL, Horner-Devine MC, Kane M, Krumins JA, Kuske CR, Morin PJ, Naeem S, Øvreås L, Reysenbach A-L, Smith VH, Staley JT (2006) Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nat Rev Microbiol* 4: 102–112

Meier S, Soininen J (2014) Phytoplankton metacommunity structure in subarctic rock pools. *Aquat Microb Ecol* 73: 81–91

Naselli-Flores L, Padisák J (2016). Blowing in the wind: how many roads can a phytoplankton walk down? A synthesis on phytoplankton biogeography and spatial processes. *Hydrobiologia* 764: 303–313

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

Naselli-Flores L, Termine R, Barone R (2016) Phytoplankton colonization patterns. Is species richness depending on distance among freshwaters and on their connectivity? *Hydrobiologia* 764: 103–113

Özbay H (2010) Interactions among water depth , algae , and macrophytes. *Acta Biol Turc* 29: 99–103

Padisák J, Reynolds CS (2003) Shallow lakes: the absolute, the relative, the functional and the pragmatic. *Hydrobiologia* 506: 1–11

Padisák J, Crossetti LO, Naselli-Flores L (2009) Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621: 1–19

Padisák J, Vasas G, Borics G (2016) Phycogeography of freshwater phytoplankton: traditional knowledge and new molecular tools. *Hydrobiologia* 764: 3–27

Reynolds CS (eds) (1997) *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory*. Ecology Institute, Oldendorf

Reynolds CS, Huszar V, Kruk C, Naselli-flores L, Melo S (2002) Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J Plankton Res* 24: 217–228

Ripley BJ, Simovich MA (2009) Species richness on islands in time : variation in ephemeral pond crustacean communities in relation to habitat duration and size. *Hydrobiologia* 617: 181–196

Romo S, Villena M-J, García-Murcia, A (2007) Epiphyton, phytoplankton and macrophyte ecology in a shallow lake under *in situ* experimental conditions. *Fundam Appl Limnol* 170: 197–209

Scheffer M (eds) (1997) *Ecology of shallow lakes*. Springer Science & Business Media, The Netherland

Scheffer M, van Nes EH (2006) Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103: 6230–6235

Smith VH, Foster BL, Grover JP, Holt RD, Leibold MA, deNoyelles F (2005) Phytoplankton species richness scales consistently from laboratory microcosms to the world's oceans. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102: 4393–4396

Utermöhl H (1958) Zur vervollkommer der quantitativen phytoplankton methodik. *Int Ver The* 9: 1–38

Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980) The River Continuum Concept. *Can J Fish Aquat Sci* 37: 130-137

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

Vega LMF (1997) Contribución al estudio de plantas acuáticas em embalses hidroeléctricos: El caso Itaipu (margen derecha). *Biota* 7: 1–45

Vergnon R, Nicholas KD, Robert PF (2009) Niches versus neutrality: uncovering the drivers of diversity in a species-rich community. *Ecol lett* 12: 1079-1090

Walker SC, Cyr H (2007) Testing the standard neutral model of biodiversity in lake Communities. *Oikos* 116: 143–155

Wen Z, Quan Q, Du Y, Xia L, Ge D, Yang Q (2016) Dispersal, niche, and isolation processes jointly explain species turnover patterns of nonvolant small mammals in a large mountainous region of China. *Ecol. Evol* 6: 946–960

5. SEGUNDO CAPÍTULO:

Manuscrito a ser encaminhado para publicação
na revista Journal of Tropical Ecology

Influência da sazonalidade sobre a uniformidade, composição e estrutura do fitoplâncton e suas relações com a produtividade em reservatórios tropicais no Nordeste do Brasil.

Davi Freire da Costa¹; Ariadne do Nascimento Moura¹; Ênio Wocyli Dantas²

1-Universidade Federal Rural de Pernambuco Rua Manuel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, 52171-900, Recife, Pernambuco, Brasil. Phone: +55 81 3320 6103.

2-Universidade Estadual da Paraíba – UEPB – Campus V, Centro de Ciências Biológicas e Sociais Aplicadas, Rua Horácio Trajano de Oliveira, s/n, Cristo Redentor, 58070-450, João Pessoa, Paraíba, Brasil. Phone: +55 83 3223 1138.

Resumo: O artigo objetivou analisar a variação sazonal da relação produtividade-diversidade (RPD), considerando a uniformidade, composição e estrutura da comunidade fitoplanctônica, e distúrbio chuva. Foram amostrados 20 reservatórios durante uma estação seca e uma chuvosa. Foram coletados dados para caracterização do fitoplâncton, da quantidade e intensidade do distúrbio, das condições ambientais e dos recursos nutrientes disponíveis para produção primária. Foram analisadas relações entre dados de fitoplâncton, distúrbio e recursos, através de matrizes de correlação e modelos de equações estruturais (MEEs). Estas relações foram testadas considerando variáveis ambientais através de modelos lineares generalizados (GLM). Na estação seca, uma relação negativa biomassa-uniformidade ocorreu por *efeito de dominância*, pois a riqueza diminuiu com a dominância, enquanto que a intensidade de distúrbio influenciou negativamente a biomassa fitoplanctônica. Na estação chuvosa, uma relação negativa biomassa-uniformidade ocorreu por *efeito de seleção*, pois a biomassa aumentou com a riqueza, esta foi influenciada positivamente pela quantidade e negativamente pela intensidade do distúrbio. Foi verificado que a mudança sazonal da biomassa foi afetada pelo *turnover* da composição e estrutura. O *turnover* da estrutura foi gerado por diferenças sazonais na quantidade de distúrbio. Parte da variação na riqueza, uniformidade e biomassa em cada estação foi explicada pelas condições ambientais, e a variação sazonal na estrutura e biomassa foi influenciada por modificações na composição de

espécies e condições ambientais. Os resultados contribuíram para entender que a RPD pode apresentar diferentes padrões sazonais e que as mudanças na produtividade de biomassa fitoplanctônica são afetadas pelo *turnover* da comunidade. Em ambas estações, o distúrbio chuva direcionou a forma como a produtividade se relacionou com a diversidade, enquanto que a relação entre o *turnover* da comunidade e as mudanças sazonais da produtividade fitoplanctônica foi direcionada pela modificação nos padrões de distúrbios entre as estações.

Palavra-chaves: distúrbio, diversidade, funções ecossistêmicas, produtores primários, recursos.

Abstract: The article aimed to analyze the seasonal variation of the productivity-diversity ratio (RPD), considering the uniformity, composition and structure of the phytoplankton community, and rainfall disturbance. Twenty reservoirs were sampled during a dry season and one rainy season. Data were collected to characterize the phytoplankton, the amount and intensity of the disturbance, the environmental conditions and the nutrient resources available for primary production. Relations between phytoplankton, disturbance and resource data were analyzed through correlation matrices and structural equation models (MEEs). These relationships were tested considering environmental variables through generalized linear models (GLM). In the dry season, a negative biomass-uniformity relation occurred due to dominance effect, since the richness decreased with the dominance, whereas the intensity of the disturbance influenced negatively the phytoplankton biomass. In the rainy season a negative biomass-uniformity relation occurred by selection effect, because the biomass increased with the wealth, biomass was influenced positively by the quantity and negatively by the intensity of the disturbance. It was verified that the biomass seasonal change was affected by the turnover of the composition and structure. Structure turnover was generated by seasonal differences in the amount of disturbance. Part of the variation in richness, uniformity and biomass at each season was explained by environmental conditions, and the seasonal variation in structure and biomass was influenced by changes in species composition and environmental conditions. The results contributed to the understanding that RPD may present different seasonal patterns and that changes in phytoplankton biomass productivity are affected by community turnover. In both seasons the rain disturbance directed the way productivity was related to diversity, while the relationship between community turnover and the seasonal changes in phytoplankton productivity was driven by changes in disturbance patterns between seasons.

Key words: disturbance, diversity, ecosystem functions, primary producers, resources.

5.1. Introdução

As espécies fitoplanctônicas, quando em condições adequadas de hábitat, utilizam os recursos disponíveis e produzem biomassa através do crescimento das populações. Por isso os recursos e a biomassa fitoplanctônica são muitas vezes interpretados como estados da energia ou produtividade do ecossistema (Mittelbach et al., 2001). Uma vez que as condições e recursos variam temporalmente em função de fatores sazonais, tais como a chuva, o fitoplâncton tem o potencial de mudar sua composição e estrutura, caracterizando o *turnover* sazonal desta comunidade (Pannard et al., 2008). As modificações sazonais na disponibilidade e desequilíbrio na oferta de recursos podem ter um papel importante no *turnover* do fitoplâncton e este, por sua vez, influenciar a mudança sazonal da biomassa. Para o clima tropical, a relação entre produtividade-diversidade (RPD) mostra indícios de ser influenciada por fatores ambientais (Costa & Dantas, 2016). No entanto as mudanças sazonais nas condições ambientais podem gerar diferentes padrões de RPD.

O modelo multivariado da relação produtividade-diversidade proposto por Cardinale et al. (2009) sugere que a disponibilidade, Teoria espécie-energia (Wright, 1983) e desequilíbrio na oferta de recursos, Teoria de razão de recursos (Tilman, 1977; 1985) afetam a riqueza de espécies (S) e biomassa, enquanto que o número de espécies simultaneamente determina a biomassa, Paradigma da biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas (Loureal et al., 2000) (Figura 1, modelo i). No entanto, a forma como o número de indivíduos se distribui entre as espécies, ou uniformidade (Peet, 1974), possivelmente influencia a RPD. Como exemplo, o aumento da biomassa fitoplanctônica causado pela dominância de poucas espécies pode ocorrer em função da disponibilidade de um dado recurso para o qual estas espécies são competidoras superiores na comunidade (Passarge et al., 2004) e gerar redução na riqueza (Huszar et al., 1998; Romo; Villena, 2005; Soares et al., 2013). Assim, a uniformidade é consequência da eficiência das espécies em converter os recursos em biomassa.

Os índices de uniformidade tal como Pielou (J') (Pielou, 1969), são descritores da estrutura da comunidade (Heip, 1998). Alguns autores têm relacionado produtividade de biomassa com a uniformidade como forma de investigar o papel da biodiversidade no funcionamento de ecossistemas (e.g. Wilsey & Potvin, 2000; Mulder et al., 2004; Zhang et al., 2012). Em comunidade de plantas, tem-se verificado que a uniformidade pode afetar indiretamente a produtividade de biomassa do ecossistema através da riqueza, por meio de *efeito de seleção*, conceituado como o aumento da produtividade quando os recortes de amostragem com maiores riquezas apresentam as espécies mais produtivas (dominantes) (Wilsey & Polley, 2004). A relação riqueza-uniformidade pode indicar ainda *efeito de*

complementariedade quando o aumento no número de espécies e biomassa está relacionado ao aumento da uniformidade (Polley et al., 2003) e *efeito da dominância* à medida que a redução da uniformidade passa a diminuir o número de espécies e aumentar biomassa da comunidade (Weis et al, 2007; Hillebrand et al., 2008; Schmidtke et al., 2010).

Assim, apesar dos recursos serem a causa da riqueza, uniformidade e biomassa, a riqueza pode ser simultaneamente afetada pela uniformidade, através de *efeitos de seleção, complementariedade e dominância*; e a biomassa ser afetada tanto pelo número de espécies como pela maneira que o número de indivíduos se distribui entre as espécies (Figura 1, modelo ii). O *feedback* das relações entre recursos, riqueza, uniformidade e biomassa ajuda a compreender o papel da estrutura da comunidade na produtividade do ecossistema, podendo estas relações apresentarem padrões que diferenciam conforme a condição ambiental das estações seca e chuvosa em regiões tropicais.

Em uma comunidade, a uniformidade pode variar sem qualquer alteração na riqueza de espécies (Stirling & Wilsey, 2001; Wilsey & Stirling, 2007; Wittebolle et al., 2009). Desta forma, é possível que a dissimilaridade na composição entre estações seca e chuvosa do ano gerem variação nas proporções dos indivíduos sem afetar a riqueza, e determine a mudança sazonal na produtividade através da estrutura da comunidade. Além disso, a composição, estrutura e biomassa fitoplanctônica podem mudar entre as estações seca e chuvosa do ano como reflexo das alterações sazonais na disponibilidade e desequilíbrio na oferta de recursos. Por isso, para testar estas inter-relações simultâneas em um modelo de *turnover* sazonal, talvez seja adequado utilizar a composição ao invés da riqueza e a própria estrutura substituindo o índice de uniformidade (figura 1, modelo ii).

O *turnover* sazonal e as mudanças na produtividade do fitoplâncton são conduzidos pela frequência e intensidade de forças físicas (Vidal et al., 2017). A modificação na composição de espécies entre estações seca e chuvosa do ciclo sazonal pode refletir processos sucessionais gerados por distúrbios, que segundo a hipótese do distúrbio intermediário (Connell, 1978) são responsáveis por produzir e manter a diversidade. Os eventos de chuva, por exemplo, são conhecidos por afetar a biomassa, composição, estrutura e diversidade de espécies fitoplanctônicas em lagos rasos, caracterizando um fator distúrbio (Jacobsen & Simonsen, 1993). Em estudo de revisão, foi possível sintetizar que a mudança nos padrões de frequência e intensidade dos eventos de chuva afeta o fitoplâncton através do fluxo de água, entrada de nutrientes, na condutividade e na mistura na coluna d'água (Reichwaldt & Ghadouani, 2012).

Existe evidência de que a relação entre a diversidade e distúrbio é positiva em alta produtividade e negativa em baixa produtividade (Kondoh, 2001) o que tem suportado a ideia

que esta relação é mediada pela produtividade do hábitat e depende fortemente da taxa em que os indivíduos podem recolonizar e crescer após o distúrbio (Allcock & Hik, 2003). Assim partindo destas evidências, em um modelo multivariado, as inter-relações entre a riqueza, uniformidade e biomassa podem não só serem diretamente influenciadas pela quantidade e intensidade de distúrbio, mas também podem ser consequência do efeito destes sobre a disponibilidade e desequilíbrio na oferta de recursos (figura 1, modelo iii).

Em um contexto de *turnover*, as mudanças na quantidade e intensidade de chuva entre as estações secas e chuvosas do ano podem ter um efeito direto na mudança sazonal da composição, estrutura e produtividade de biomassa e indireto através de potenciais alterações na disponibilidade e desequilíbrio na oferta de recursos entre as estações do ano (figura 1, modelo iii). Em sistemas aquáticos tropicais, a composição, estrutura e produção primária do fitoplâncton têm sido investigadas quanto a sua variação sazonal (e.g. Feresin et al., 2010; Dantas et al., 2012; Darchambeau et al., 2014; Curtarelli et al., 2015). No entanto, muitas vezes não consideram como o *turnover* do fitoplâncton está relacionado às mudanças nas condições e recursos, e como este pode interferir nas mudanças sazonais na produtividade de biomassa.

O objetivo do trabalho foi analisar a RPD em uma perspectiva sazonal, considerando atributos de uniformidade, composição e estrutura da comunidade e distúrbio. Com base no contexto apresentado duas hipóteses foram levantadas: 1 – os padrões de relação entre riqueza, uniformidade, biomassa e disponibilidade e desequilíbrio na oferta de recursos, diferem entre as estações seca e chuvosa e são direcionados pela quantidade e intensidade de distúrbio; 2 – a mudança sazonal na produtividade de biomassa fitoplanctônica aumenta com o *turnover* da comunidade e é direcionada pela variação na quantidade e intensidade de distúrbio.

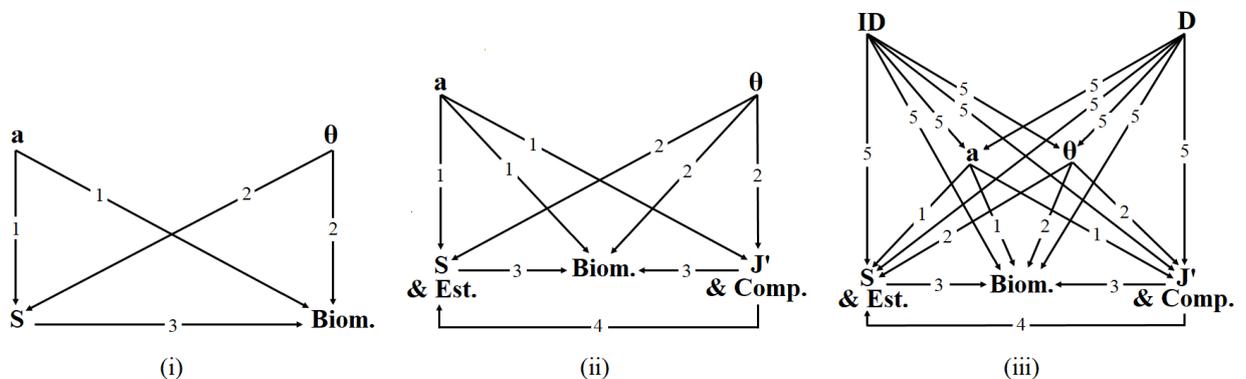


Figura 1: Modelos conceituais (i, ii, iii) para testar o efeito da estrutura (com base na S e J') na produtividade de biomassa fitoplanctônica (Biom.) nas estações seca e chuvosa, e para

testar o efeito do *turnover* (ii, iii) na mudança sazonal da produtividade de biomassa fitoplanctônica (com base nas mudanças na composição - Comp. e estrutura - Est.). Os números nas setas representam os mecanismos preditivos dos caminhos do modelo: 1 – Teoria espécie-energia; 2 – Teoria razão de recurso; 3 – Paradigma da biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas; 4 – Relação riqueza-uniformidade; 5 – Relação diversidade-distúrbio. Legenda: a e θ simbolizam a disponibilidade e o desequilíbrio na oferta de recursos respectivamente, conforme adotado em Cardinale et al. (2009).

5.2. Materiais e método

5.2.1 Áreas de estudo

Foram utilizados para o estudo, dados coletados em 20 reservatórios localizados no estado da Paraíba, Nordeste, Brasil, com nove destes localizados no clima tipo BSh (clima semiárido quente) e 11 no clima tipo As (clima tropical quente e úmido) segundo a classificação de Köppen (Figura 2, Anexo 1). No estado da Paraíba o clima BSh se estende por todo o planalto da Borborema e a precipitação anual é cerca de 400 mm, enquanto que o clima As ocorre até um máximo de 600 km da costa Atlântica e apresenta precipitação anual por volta de 1000 mm (Alvares et al., 2013). O clima semiárido no nordeste brasileiro é caracterizado pela estação seca prolongada, que pode durar até 11 meses, com chuvas se concentrando em curto espaço de tempo provocando enchentes, diferentemente do que pode ser observado para o clima As que apresenta os eventos de chuva mais bem distribuídos ao longo do ano (Torres & Machado, 2008).

5.2.2. Obtenção de dados

Foram feitas duas coletas de dados em cada reservatório, a primeira na estação seca (setembro a novembro de 2014) e a segunda na estação chuvosa (abril a julho de 2015). Em cada ecossistema foi determinada uma unidade de amostragem, sempre que possível, logo após bancos de macrófitas em direção à zona limnética dos reservatórios. Em caso de ausência destes bancos, a unidade amostral foi estabelecida em região com profundidade em torno de um metro.

A quantidade de distúrbio chuva (D) foi determinada com base no total de precipitação (mm) acumulada nos últimos trinta dias que antecedem a coleta de dados em campo. O número de dias que ocorreu evento de chuva (frequência do distúrbio – FD) também foi anotado. Esses dados foram obtidos de estações meteorológicas circunvizinhas aos

municípios onde estão localizados os reservatórios e disponibilizados pela Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba (AESA).

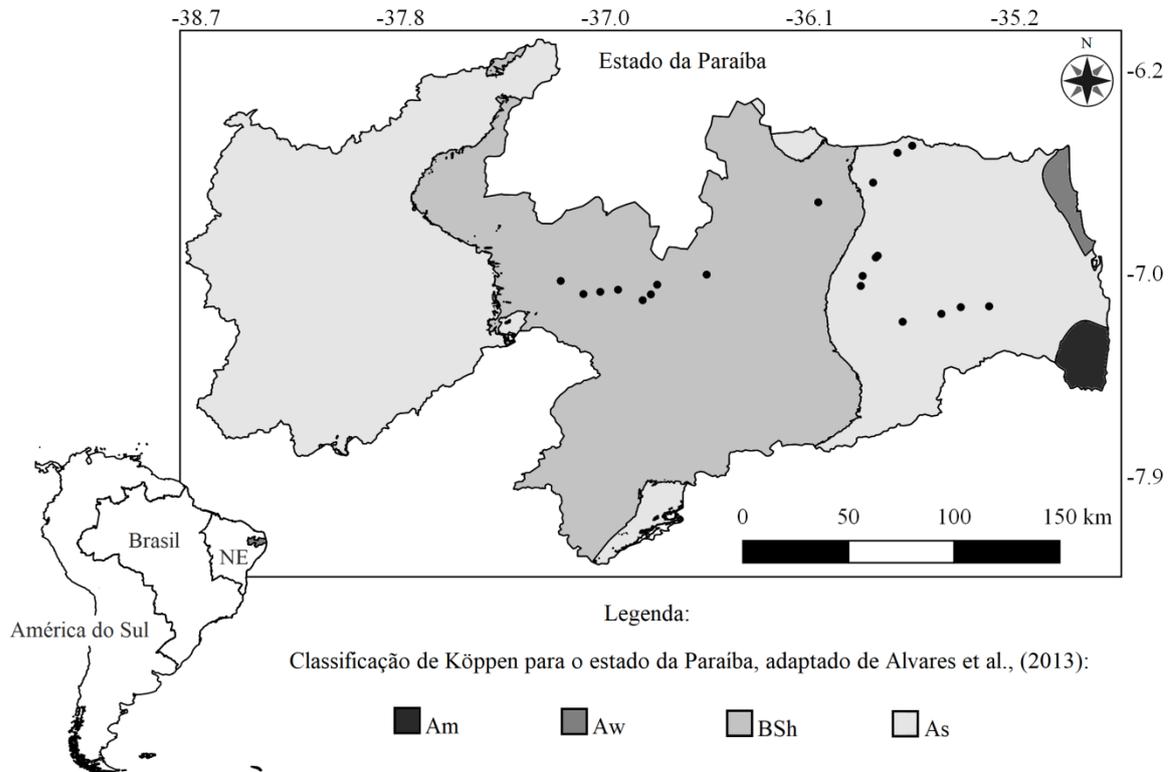


Figura 2: Localização dos reservatórios estudados (pontos pretos) nos diferentes tipos de clima, conforme Köppen adaptado de Alvares et al., (2013) para o Estado da Paraíba, Nordeste (NE), Brasil.

Em cada reservatório, foram coletadas amostras de água para análise em laboratório de dois principais recursos para o fitoplâncton, nitrogênio (N) e fósforo (P) totais, através da metodologia descrita por Mackereth et al., (1978) e Standard Methods (APHA,1992) respectivamente. A caracterização das condições ambientais dos ecossistemas foi feita por meio da coleta *in situ* de dados de temperatura da água (Temp. – °C), pH, condutividade elétrica (CE – mS.cm⁻¹), sólidos totais dissolvidos (STD – mg.L⁻¹), salinidade (Sal. – %), turbidez (Turb. – NTU), utilizando sonda multiparâmetro, profundidade (Prof. – m) utilizando trena, transparência da água através da profundidade do disco de Secchi (Sec. – m) e nível de infestação de macrófitas aquáticas (Mac.) através da metodologia expressa por Vega (1997). Este método estabelece, pela simples observação do avanço de cobertura vegetal sobre o curso d'água, níveis de infestação que variam de 0 (ausência de plantas aquáticas) a 5 (ambiente totalmente coberto por plantas).

Amostras para estudo quali e quantitativo do fitoplâncton foram coletadas para identificação das espécies e contagem dos indivíduos respectivamente. As amostras para estudo qualitativo foram coletadas através de arrastos horizontais com rede de plâncton de malha de 20 μm de abertura e acondicionadas em frascos de 100 mL e fixadas com formol a 4% (Bicudo; Menezes, 2006). As amostras para estudo quantitativo foram obtidas em triplicata, diretamente da subsuperfície da água com o auxílio de frascos escuros de 100 mL e fixadas com lugol acético de forma a obter 1% de concentração final na amostra (Lund et al., 1958).

A contagem do fitoplâncton foi feita em câmara de sedimentação, com o auxílio de microscópio invertido, conforme método descrito por Utermöhl (1958). Foi realizada a contagem com esforço de 400 indivíduos totais e 100 indivíduos da espécie numericamente mais expressiva, e quando possível, em amostras com maior concentração de algas, foi contado 1600 indivíduos totais e 400 indivíduos da espécie predominante, com uma acurácia em torno de 5-10% e confiabilidade de 95% dos dados (Lund, et al., 1958). A biomassa fitoplanctônica foi estimada através do cálculo do biovolume das espécies. Valores de biovolume foram determinados através de fórmulas geométricas descritas em Hillebrand et al. (1999), Sun e Liu (2003). Para este cálculo, foram medidos 30 indivíduos de cada espécie e realizadas médias de suas dimensões. Para os táxons raros, considerou-se 10 medidas. Posteriormente, os dados de biovolume foram convertidos para biomassa, expressa em mg.L^{-1} de massa fresca (Wetzel; Likens, 1991).

5.2.3. Tratamentos dos dados

Primeiramente, foi verificado se as condições ambientais e recursos (N e P) diferiam entre as estações secas e chuvosas do ciclo sazonal através de uma análise de variância multivariada não paramétrica (PERMANOVA).

A comunidade fitoplanctônica em cada amostra foi representada por uma matriz de composição, definida como a presença e ausência dos táxons e uma matriz de estrutura, com dados de biomassa de cada componente taxonômico. A riqueza de espécies representou o número de espécies em cada amostra e a produtividade de biomassa foi definida como o somatório da biomassa das espécies por amostra. Foi calculada a uniformidade da comunidade através do índice de uniformidade de Pielou (Pielou, 1969) (J'), que tem como componente a diversidade proporcional de Shannon (H') e o logaritmo natural da riqueza (S), e é expresso por $J' = H'/\ln(S)$. Foram consideradas dominantes, as espécies cuja a biomassa

dos indivíduos representou mais de 50% da biomassa total da amostra, adaptando o descrito em Lobo e Leighton, (1986).

A mudança na composição foi calculada através do índice de *turnover* (t) de Diamond e May (1977), expresso por $t = (l+g)/S$, onde l é o número de táxons perdidos, g é o número de táxons ganhos, S é o número total de táxons que ocorreram nas estações seca e chuvosa. Este índice varia de 0-1, onde 1 representa o valor máximo de mudança. Para este mesmo fim, também foi utilizada a dissimilaridade da matriz de composição entre as estações secas e chuvosas através do índice de Jaccard. A mudança na estrutura foi determinada através de índice de dissimilaridade de Bray-Curtis.

Foram feitas matrizes de correlação de Pearson para testar isoladamente cada uma das relações bivariadas, pressupostas pelos caminhos dos modelos multivariados (figura 1). Para cada estação, a matriz de correlação considerou dados log transformados de riqueza, uniformidade, biomassa, nitrogênio e fósforo totais, e frequência e quantidade de distúrbio. Para testar as relações de *turnover*, foram considerados na matriz de correlação, os valores de dissimilaridade na composição pelo índice de Jaccard (Jac.), na estrutura e biomassa através do índice de Bray-Curtis (Bray), e a distância Euclidiana (Euc.) para dissimilaridade no nitrogênio e fósforo total, e na frequência e quantidade de distúrbio. A riqueza e uniformidade foram substituídas pela composição e estrutura respectivamente, de forma a evitar perda de informação de diversidade quando se utilizou de medidas de dissimilaridade para investigar o *turnover*.

O Modelo de Equações Estruturais (MEE) foi utilizado para entender os padrões de relação produtividade-diversidade através das correlações entre as variáveis riqueza de espécies (S), biomassa fitoplanctônica, disponibilidade (a) e desequilíbrio na oferta de recursos (θ), conforme o modelo proposto por Cardinale et al., (2009). A partir deste modelo foram gerados mais dois MEE, um incluindo a uniformidade da comunidade e outro incluindo a quantidade (D) e intensidade de distúrbio (ID), simultaneamente. Estas análises foram feitas separadamente para cada estação (seca e chuvosa) para testar diferenças nos padrões entre as estações. Assim, foi possível verificar como se comportam os modelos à medida que aumentam sua complexidade.

Para o modelo de *turnover*, foram feitas duas análises de MEE separadamente. A primeira para entender como as dissimilaridades, (entre estação seca e chuvosa) na disponibilidade (a) e desequilíbrio na oferta de recursos (θ) (distância Euclidiana), composição, estrutura e na biomassa se inter-relacionam. A segunda testando a inclusão da dissimilaridade sazonal na quantidade (D) e intensidade de distúrbio (ID) no modelo de

turnover. Assim, foi possível testar o efeito do *turnover* sobre a mudança sazonal da produtividade de biomassa e como as mudanças sazonais nos padrões de quantidade e intensidade de distúrbio interferem neste efeito.

Para tanto, a disponibilidade de recursos (a) e o desequilíbrio na oferta de recursos (θ) foram calculados, conforme as equações 2 e 4 propostas por Cardinale et al., (2009). A intensidade de distúrbio (ID) foi definida no presente estudo como o balanço entre o número de dias que ocorreu evento de chuva (frequência do distúrbio – FD) e a quantidade de precipitação acumulada (D) no intervalo de trinta dias antecedente a data de coleta. A intensidade de distúrbio foi calculada seguindo os mesmos passos realizados para obtenção dos dados de desequilíbrio na oferta de recursos. A intenção foi gerar um único vetor de força “d” através da unificação da frequência e quantidade de distúrbio capaz de representar como a quantidade de precipitação acumulada se distribuiu em um intervalo de trinta dias. O ângulo formado pelo vetor representa o equilíbrio entre a frequência e quantidade de chuvas, variando entre 0-90 graus. O ângulo tende a 90 graus com o aumento do desequilíbrio, indicando maior força do distúrbio, ou seja, uma maior quantidade de precipitação se concentrando em um curto espaço de tempo (dias). A utilização do ângulo de um vetor de força para medir a intensidade do distúrbio chuva demonstrou adequar-se as condições climáticas das regiões onde se localizam os ecossistemas. Isto porque os aumentos nos volumes de precipitação na estação chuvosa costumam ser caracterizados por eventos de chuva fragmentados no tempo (característica do clima As), gerando valores de ângulo tendendo a zero, ou por aumento das precipitações se concentrando em curto espaço de tempo (característica do clima BSh), gerando valores de ângulo tendendo a 90.

A estatística básica utilizada para aplicação do MEE é a matriz de covariância implícita no modelo, a qual se avalia o quanto está consistente com o modelo proposto. Foi utilizado o teste qui-quadrado para verificar se houve desvio significativo entre a matriz de covariância e o MEE proposto com ajuste de Satorra-Bentler (SB) (Satorra & Bentler, 1994) e inspeção do CFI (*Comparative Fit Index*) que apresenta valores entre 0-1, indicando ajuste razoável acima de 0,8.

Finalmente foram feitos modelos lineares generalizados (GLM) para testar o efeito conjunto de todas as variáveis explicativas consideradas (condições ambientais, disponibilidade e desequilíbrio na oferta de recursos, quantidade e intensidade de distúrbio) sobre a riqueza, uniformidade e biomassa em cada estação (seca e chuvosa). Assim como para testar o efeito da dissimilaridade sazonal destas variáveis (Distância Euclidiana) nas mudanças na composição e estrutura (*turnover*). O Critério de Informação Akaike corrigido

(AICc) para pequenos tamanhos amostrais foi utilizado para a seleção do modelo mais parcimonioso ($\Delta AICc = 0$) de explicação das variáveis dependentes consideradas.

5.3. Resultados

As condições ambientais e os recursos para o fitoplâncton diferiram entre as estações seca e chuvosa do ciclo sazonal como evidenciado pela PERMANOVA ($R^2 = 0,20$; $gl = 1$; $p < 0,001$). De acordo com o índice de *turnover*, a mudança na composição das espécies se manteve maior que 0,6, com exceção de um reservatório, cujo índice foi 0,48, havendo mais perdas do que ganhos de espécies da estação seca para chuvosa (Figura 3a). Em relação à estrutura da comunidade, a maior parte dos ecossistemas apresentou mais de 50% de dissimilaridade entre as estações seca e chuvosa. Com exceção de três ecossistemas, a espécie mais abundante em cada reservatório diferiu de uma estação do ano para a outra (Figura 3b). O reservatório com a estrutura e composição da comunidade mais similar entre a fase seca e chuvosa do ano apresentou a mesma espécie (*Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya & Subba Raju) dominante (mais de 80% da biomassa total) em ambas às estações (Figura 3a e b). O *checklist* das espécies encontradas neste estudo está no Anexo 2.

Para cada estação do ano, a Figura 4, mostra em geral, que algumas relações bivariadas foram possíveis de ser detectadas. O aumento no número de dias com chuva (FD) esteve relacionado aos maiores volumes de precipitação acumulados no mês (D) para ambas as estações sazonais (o volume e a frequência de dias de precipitação podem ser conferidos no Anexo 3). Na estação seca, a FD apresentou fraca relação positiva com a biomassa e negativa com a uniformidade, demonstrando que a FD tendeu atuar aumentando a biomassa de poucas espécies dominantes. Foi observada, apenas na estação seca, uma relação positiva entre nitrogênio e fósforo totais. Dentre os nutrientes, apenas o nitrogênio total mostrou influenciar fracamente a produtividade de biomassa fitoplanctônica de forma positiva na estação chuvosa. Na estação seca do ano, a uniformidade da comunidade demonstrou gerar aumentos na riqueza de espécies, enquanto que o aumento na biomassa esteve relacionado a diminuição da uniformidade nas estações seca e chuvosa e aumento da riqueza de espécies na estação chuvosa do ano.

As relações bivariadas para o *turnover* estão representadas na Figura 5. Na estação chuvosa, como esperado, os volumes precipitados são maiores em relação à estação seca (ver Anexo 3), esta mudança nos padrões de chuvas acompanha também a mudança na frequência dos eventos de chuva (dias chuvosos), que passaram a aumentar. Em relação ao fitoplâncton,

foi possível verificar na matriz de correlação que, quanto maior foi a dissimilaridade na composição de espécies entre as estações seca e chuvosa, maior foi a modificação na estrutura da comunidade. A mudança sazonal na produtividade de biomassa fitoplanctônica esteve relacionada à modificação, tanto da composição, como da estrutura da comunidade.

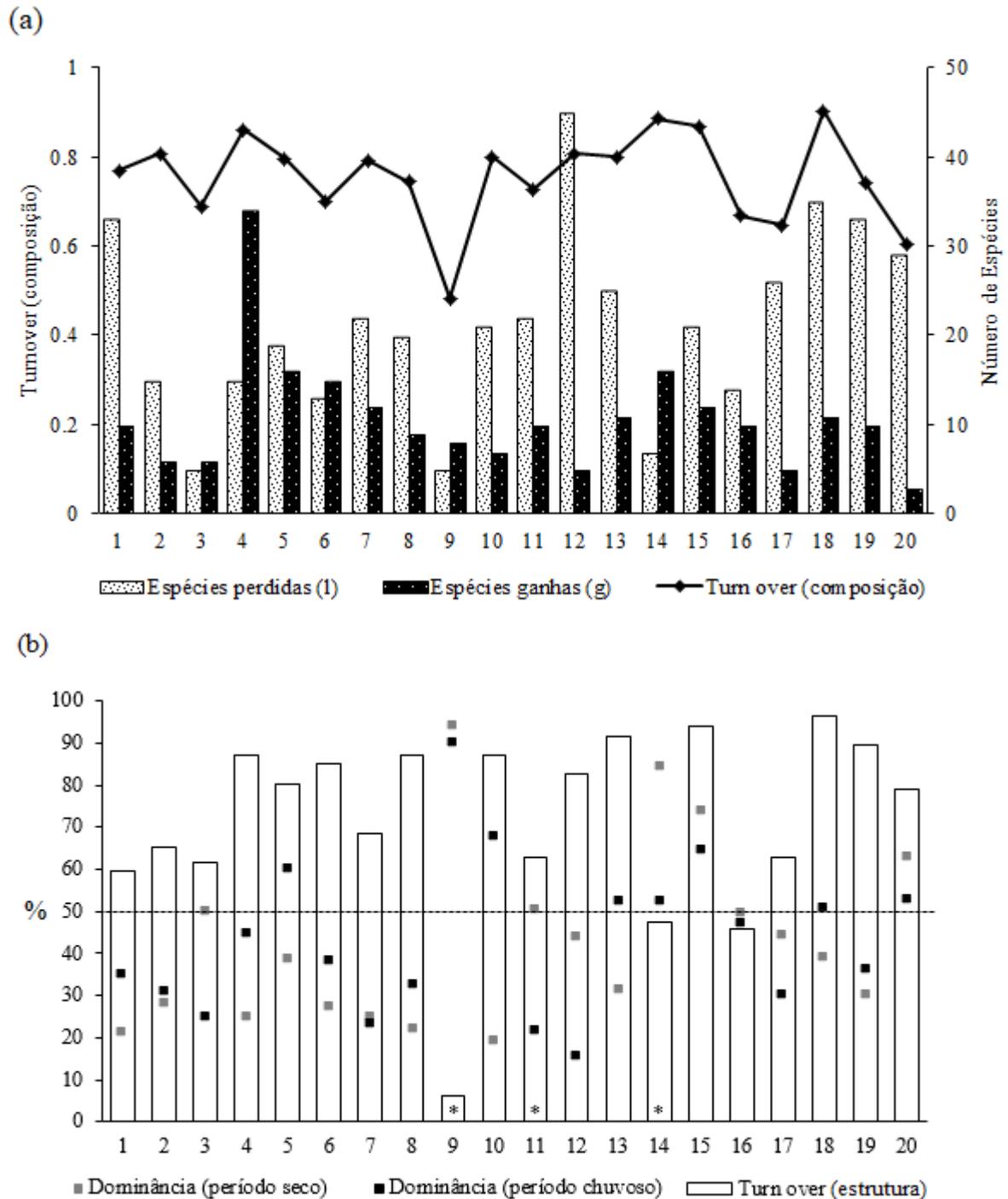


Figura 3: (a) *Turnover* da composição (estação seca → estação chuva) com base no índice de Diamond e May (1977), $t = l+g/S$. (b) *Turnover* da estrutura com base na dissimilaridade de

Bray-Curtis, evidenciando a contribuição das espécies dominantes (que atingiram mais de 50% da biomassa total). Em asterisco estão os ecossistemas em que a espécie mais abundante foi a mesma para ambas estações do ano.

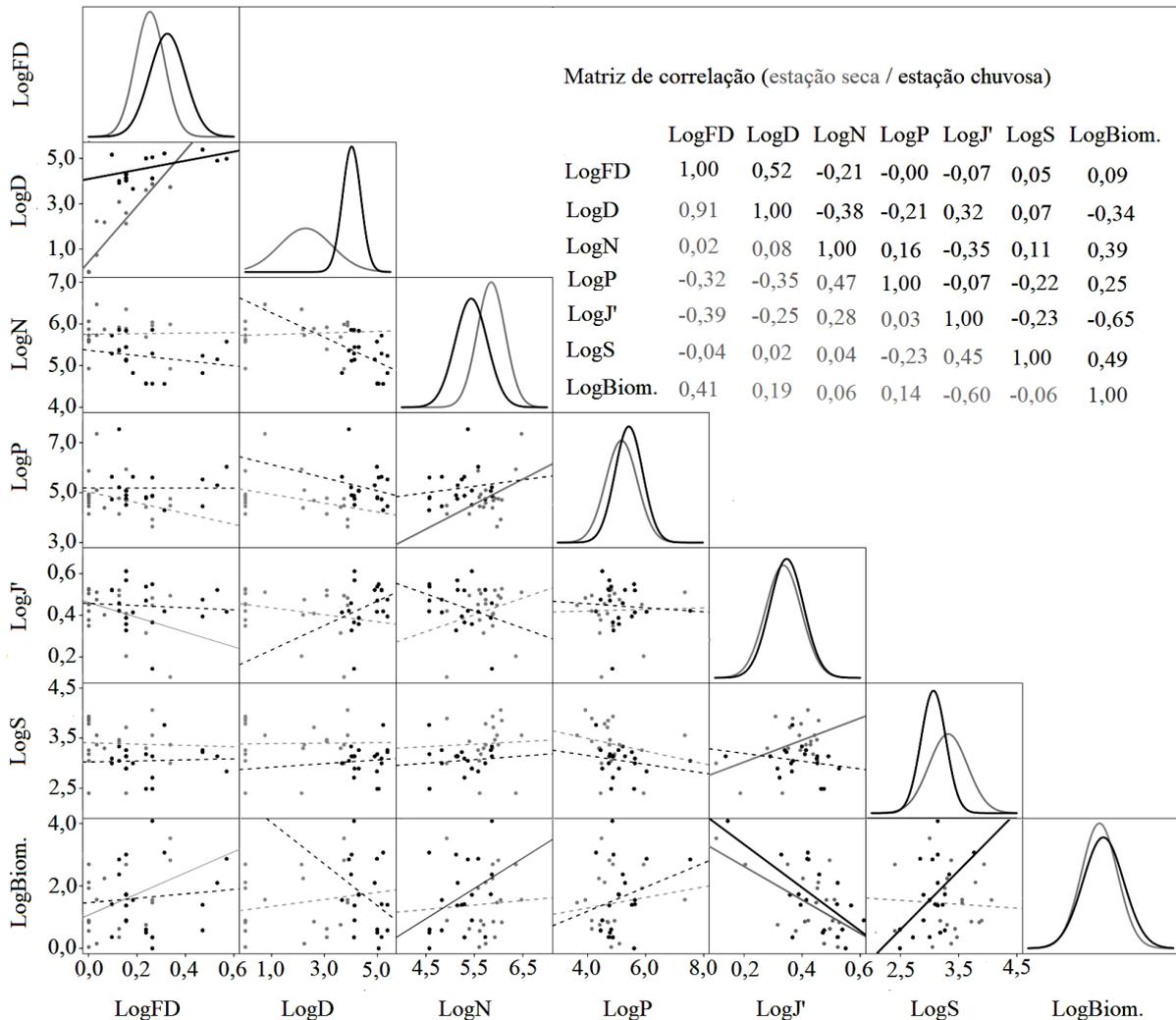


Figura 4: Matriz de correlação de Person para testar cada uma das relações bivariadas entre frequência e quantidade de distúrbio, nitrogênio e fósforo total, uniformidade, riqueza e biomassa, nas estações seca (cinza) e chuvosa (preto). As linhas de tendências tracejadas representam relações não significativas ($p \geq 0,1$); as contínuas finas são relações fracas ou marginalmente significativas ($0,05 \leq p < 0,1$) e as contínuas grossas são relações fortes ou significativas ($p < 0,05$).

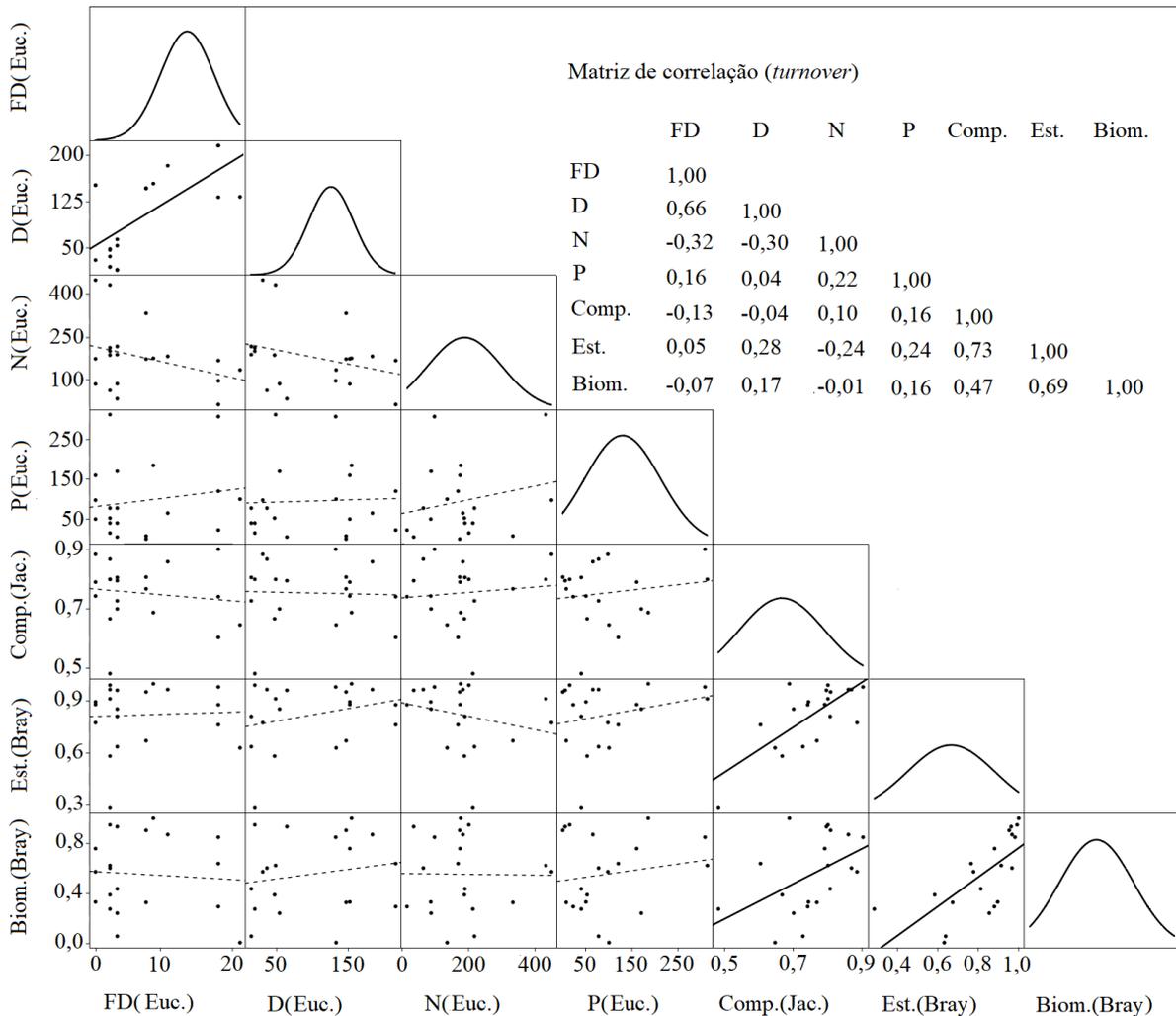


Figura 5: Matriz de correlação de Person para testar cada uma das relações bivariadas entre as dissimilaridades sazonais na frequência e quantidade de distúrbio, nitrogênio e fósforo total, composição, estrutura e biomassa fitoplanctônica. As linhas de tendências tracejadas representam relações não significativas ($p \geq 0,1$); as contínuas finas são relações fracas ou marginalmente significativas ($0,05 \leq p < 0,1$) e as contínuas grossas são relações fortes ou significativas ($p < 0,05$).

Em relação aos MEEs, foram verificadas diferenças entre os padrões de RPD entre as estações seca e chuvosa. Além disso, para cada estação, também foram evidentes as diferenças nos padrões de RPD à medida que foram incluídas as variáveis, uniformidade, disponibilidade e desequilíbrio na oferta de recursos (Figura 6).

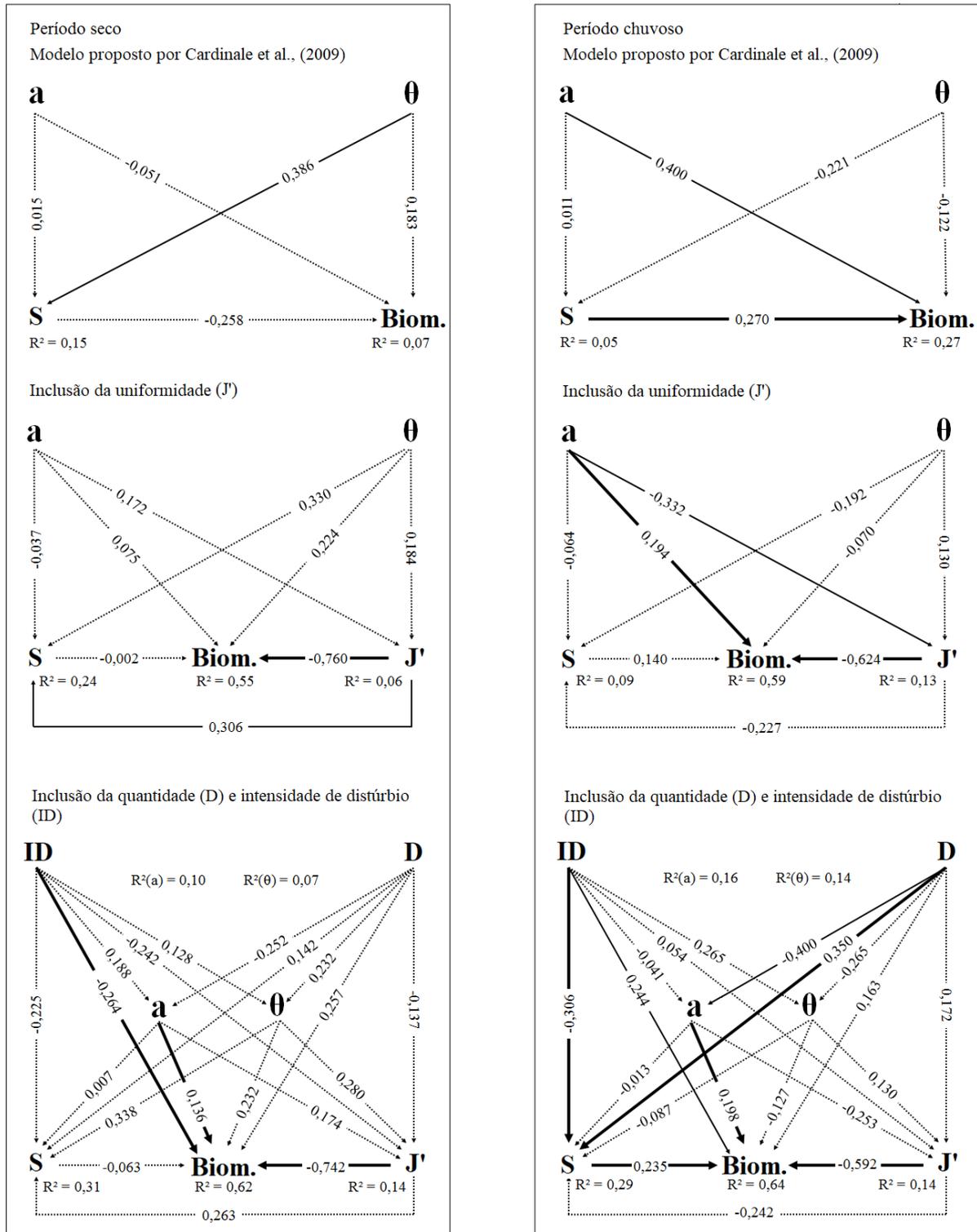


Figura 6: Representação gráfica dos MEEs para as estações seca e chuvosa. Os valores de R^2 demonstram o quanto o modelo explicou os dados de riqueza de espécies, uniformidade e biomassa fitoplancônica, disponibilidade e desequilíbrio na oferta de recursos. Os coeficientes nas setas representam a mudança do desvio padrão de cada variável dependente por desvio padrão de cada variável explicativa e indicam relações positivas ou negativas. Setas tracejadas representam relações não significativas ($p \geq 0,1$), setas contínuas finas representam relações

fracas ou marginalmente significativas ($0,05 \leq p < 0,1$), setas contínuas grossas representam relações fortes ou significativas ($p < 0,05$).

Nos MEEs feitos para estação seca, os modelos apenas com a riqueza (proposto por Cardinale et al., 2009) e com inclusão da uniformidade apresentaram ajustes idênticos ($\chi^2 = 0,025$; SB = 0,925; CFI = 1; $p = 0,875$). No primeiro modelo, apenas a riqueza de espécies apresentou uma fraca relação positiva com o desequilíbrio na oferta de recursos ($p = 0,063$). No segundo modelo, com a inclusão da uniformidade, a relação entre a riqueza e o desequilíbrio na oferta de recursos deixou de ser evidente ($p = 0,121$), estando a uniformidade fracamente relacionada com a riqueza ($p = 0,063$), de forma positiva e fortemente relacionada com a biomassa fitoplanctônica, de forma negativa ($p < 0,01$). Com a inclusão da quantidade e intensidade de distúrbio, o modelo apresentou ajuste mais fraco ($\chi^2 = 5,926$; SB = 0,446; CFI = 0,77; $p = 0,052$). Neste modelo a relação entre a riqueza e a uniformidade deixou de ser evidente ($p = 0,105$), a biomassa continuou a apresentar relação negativa com a uniformidade ($p < 0,001$), passou a apresentar relação positiva com a disponibilidade de recursos ($p = 0,045$) e esteve negativamente relacionada com a intensidade de distúrbio ($p = 0,005$), (Figura 6).

Nos MEEs feitos para estação chuvosa, conforme o CFI o modelo apenas com a riqueza ($\chi^2 = 2,062$; SB = 0,203; CFI = 0,53; $p = 0,151$) foi menos ajustado em relação ao modelo com a inclusão da uniformidade ($\chi^2 = 2,062$; SB = 0,203; CFI = 0,91; $p = 0,151$), embora o teste do qui-quadrado e Satorra-Bentler tenha apresentado mesmo valor de ajuste entre a matriz de covariância e o modelo proposto. No modelo apenas com a riqueza de espécies foi verificado que a produtividade de biomassa fitoplanctônica aumentou com a riqueza ($p = 0,008$), e apresentou uma relação fraca e positiva com a disponibilidade de recursos ($p = 0,053$). Ao incluir a uniformidade no modelo, a relação entre a biomassa e riqueza deixou de ser evidente ($p = 0,245$). No entanto, a biomassa passou a apresentar uma relação forte e positiva com a disponibilidade de recursos ($p = 0,021$). A uniformidade influenciou negativamente a biomassa ($p = 0,033$) e foi ao mesmo tempo, fracamente influenciada pela disponibilidade de recursos ($p = 0,079$) de forma negativa. O modelo com a inclusão da quantidade e intensidade de distúrbio apresentou ajuste razoável ($\chi^2 = 4,625$; SB = 0,691; CFI = 0,842; $p = 0,099$). Neste modelo, permaneceram o efeito negativo da uniformidade ($p = 0,025$) e positivo da disponibilidade de recursos sobre a biomassa fitoplanctônica ($p = 0,038$). A influência positiva da riqueza sobre a biomassa voltou a ser evidente ($p = 0,037$). A quantidade de distúrbio apresentou uma fraca influência sobre a disponibilidade de recursos

($p = 0,060$), influenciando-a negativamente, e afetou a riqueza de forma positiva ($p = 0,038$). Maiores intensidades de distúrbios apresentaram um efeito negativo sobre a riqueza ($p = 0,033$) e fraco ($p = 0,065$) e positivo sobre a biomassa (Figura 6).

Os modelos de *turnover* (Figura 7) apresentaram ajustes muito bons, tanto o modelo sem inclusão do distúrbio ($\chi^2 = 0,184$; SB = 0,427; CFI = 1; $p = 0,668$), como o modelo com inclusão ($\chi^2 = 2,931$; SB = 0,798; CFI = 0,97; $p = 0,231$). Em ambos os modelos, a mudança sazonal no desequilíbrio na oferta de recurso apresentou um efeito negativo na alteração da biomassa, e a dissimilaridade na estrutura da comunidade aumentou conforme mudou a composição de espécies entre as estações seca e chuvosa. No entanto, diferente do que foi visto nas relações bivariadas, apenas o *turnover* da estrutura da comunidade gerou mudanças sazonais diretas na produtividade de biomassa. O efeito do *turnover* da composição de espécies sobre a variação da biomassa ocorreu indiretamente através da alteração gerada na estrutura da comunidade. A mudança na quantidade de distúrbio entre as estações interferiu diretamente na estrutura da comunidade gerando diferença sazonal nos padrões de produtividade de biomassa fitoplanctônica.

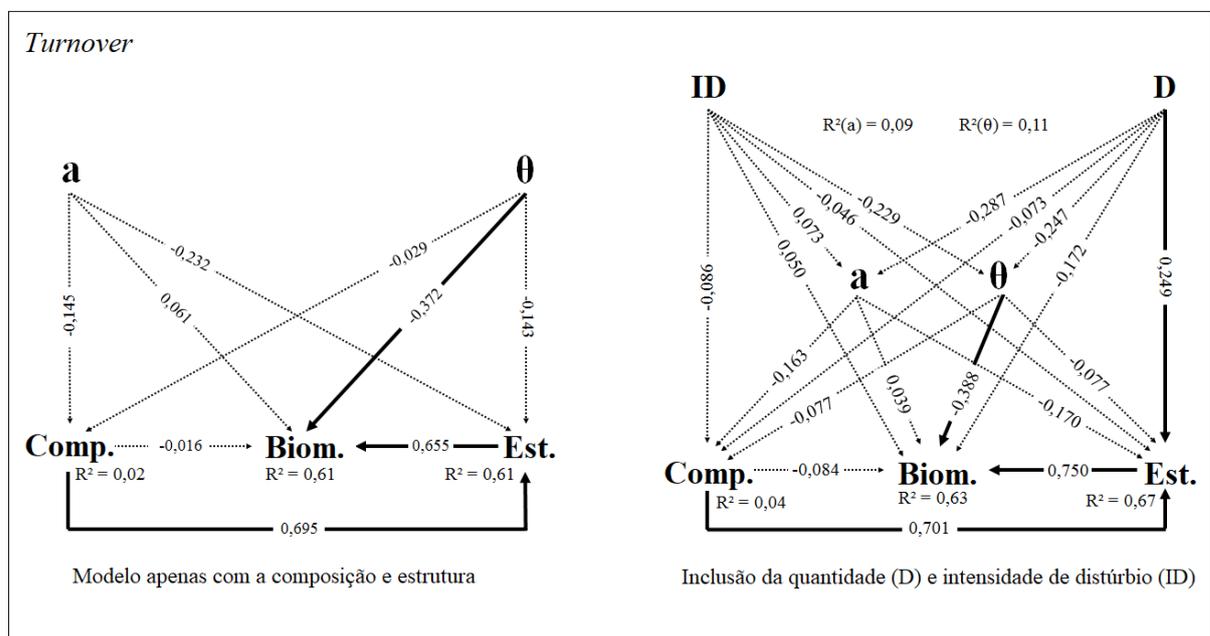


Figura 7: Representação gráfica dos MEEs para o *turnover*. Os valores de R^2 demonstram o quanto o modelo explicou os dados de dissimilaridade na composição de espécies, estrutura, produtividade de biomassa fitoplanctônica, disponibilidade e desequilíbrio na oferta de recursos. Os coeficientes nas setas representam a mudança do desvio padrão de cada variável dependente por desvio padrão de cada variável explicativa e indicam relações positivas ou negativas. Setas tracejadas representam relações não significativas ($p \geq 0,1$), setas contínuas

finas representam relações fracas ou marginalmente significativas ($0,05 \leq p < 0,1$), setas contínuas grossas representam relações fortes ou significativas ($p < 0,05$).

Os modelos lineares generalizados mostraram a existência de um efeito conjunto das variáveis que caracterizam as condições ambientais, para explicação dos padrões de riqueza de espécies, uniformidade e biomassa fitoplanctônica em cada estação e para explicação do *turnover* fitoplanctônico. Em ambas as estações sazonais, a uniformidade da comunidade esteve nos modelos junto às variáveis ambientais para explicação dos dados de biomassa fitoplanctônica. Maiores infestações de macrófitas favoreceram a riqueza e uniformidade na estação seca. Uma maior diversidade ocorreu em reservatórios com estado mais claro da água, o que foi indicado pelo efeito positivo da transparência na riqueza e negativo dos sólidos totais dissolvidos na uniformidade durante a estação seca e pela tendência da turbidez reduzir a riqueza na estação chuvosa. Para o *turnover*, foi possível verificar que mudanças na estrutura e produtividade de biomassa foram mediadas pelas modificações sazonais da composição de espécies em conjunto a variação de outros fatores do ambiente. No entanto, as variações na salinidade e transparência foram negativamente relacionadas ao *turnover* da estrutura e as mudanças da biomassa respectivamente (Tabela 1).

Tabela 1: Sumário da GLM com os modelos mais parcimoniosos ($\Delta AICc = 0$) gerados a partir de todas as variáveis explicativas (VE) para cada variável dependente (VD), em cada estação e no *turnover*. O R^2 é o coeficiente de explicação do modelo, quanto maior o t-valor (Estimador/ Erro padrão), mais distante o Estimador está do Erro padrão (força de explicação), valores negativos indicam relações negativa com a variável dependente, em negritos representam relações significativas ($p < 0,05$).

	Estação seca				Estação chuvosa			<i>Turnover</i>			
	VD	R^2	VE	t-valor	R^2	VE	t-valor	VD	R^2	VE	t-valor
S		0.63	Sec.	2.65	0.25	Turb.	-1.95	Comp.	0.08	pH	-1.26
			Mac.	2.49		Sal.	-1.97				
J		0.49	STD	-3.14	0.47	Temp.	3.79	Est.	0.79	Comp.	5.98
			Sal.	3.13		OD	2.29			Turb.	2.77
			Pro.	-2.88						STD	2.49
			Mac.	2.37						Sal.	-3.19

Tabela 1: *continuação...*

Estação Seca				Estação Chuvosa			<i>Turnover</i>			
VD	R ²	VE	t-valor	R ²	VE	t-valor	VD	R ²	VE	t-valor
Biom.	0.60	CE	2.14	0.84	Temp.	5.57	Biom.	0.60	Comp.	3.26
		J'	-4.80		pH	2.51			Turb.	2.77
					J'	-9.19			Sec.	-2.50

5.4. Discussão

Apesar do clima tropical ser caracterizado pela pequena variação sazonal na temperatura da água e irradiação superficial na determinação da produtividade primária fitoplanctônica (Darchambeau et al., 2014), o presente estudo demonstrou que não apenas o *turnover* do fitoplâncton esteve relacionado às flutuações nas condições e recursos, mas também mostrou indícios de interferência nas mudanças sazonais na produtividade de biomassa. Na zona temperada, estas flutuações são conhecidas por serem induzidas por fatores do clima, tal como a chuva, e são capazes de exercer influência em curto prazo na dinâmica fitoplanctônica em águas continentais (Pannard et al., 2008). No entanto, as variações sazonais de ambientes aquáticos tropicais mostram-se suficientes para influenciar a estruturação do fitoplâncton (eg. Dantas et al., 2008, Feresin et al., 2010; Costa & Dantas, 2011; Dantas et al., 2012; Darchambeau et al., 2014; Curtarelli et al., 2015; Ogato & Kifle, 2017), o que no presente estudo foi evidenciado por interações múltiplas entre distúrbio, recursos, condições ambientais com os elementos de diversidade, relacionados à riqueza e uniformidade, e à produtividade de biomassa da comunidade.

O aumento das funções do ecossistema é favorecido pelo *turnover* da comunidade, conforme a mesma se apresente uniforme (Allan et al., 2011). Em lagoas temperadas se tem evidenciado que o domínio de poucos gêneros no fitoplâncton torna o *turnover* da comunidade mais lento (Filstrup et al., 2014). No presente estudo foi verificado que o reservatório que apresentou dominância da mesma espécie em ambas as estações, apresentou baixo *turnover* sazonal da comunidade.

É esperado que o distúrbio fragilize a dominância, favorecendo a diversidade em ambientes de produtividade elevada (Kondon et al., 2001). No entanto, no presente estudo foi possível verificar que durante a estação seca, a menor frequência do distúrbio chuva esteve associada ao aumento da biomassa de poucas espécies dominantes. Na estação chuvosa o aumento na biomassa foi favorecido pelas concentrações de nitrogênio total. Embora o efeito sinérgico do nitrogênio e fósforo totais demonstre favorecer a produtividade primária em água

doce (Elser et al., 2007), segundo Downing et al. (1999), ecossistemas tropicais geralmente se apresentam limitados por nitrogênio, e a contribuição de algumas espécies para a biomassa total do fitoplâncton pode ser aumentada à medida que este nutriente se torne disponível na coluna d'água.

Em plantas terrestres, têm sido verificadas relações entre a uniformidade e biomassa positiva, como resultado de *efeito de complementariedade* (Mattingly et al. 2007) e negativa em um cenário de alta diversidade, indicando *efeito de seleção* (Wilsey & Potvin, 2000, Mulder et al., 2004). No presente estudo, as correlações bivariadas apontam que em ambas as estações sazonais, a biomassa aumentou com a redução da uniformidade. No entanto, na estação seca, maiores biomassas em um cenário de baixa uniformidade reduziram o número de espécies e caracterizou um *efeito de dominância*. De outra forma, na estação chuvosa a biomassa aumentou com a riqueza de espécies, sugerindo um *efeito de seleção*.

As medidas de diversidade que ignoram a identidade das espécies, muitas vezes, indicam que a comunidade observada será semelhante em todas as condições, exceto nas mais extremas, enquanto métricas que rastreiam a identidade das espécies indicam melhor um *turnover* e permite investigações da estrutura e função da comunidade (Magurran & Henderson, 2010). Conforme Whittaker (1960), as medidas que consideram a composição das espécies podem apontar melhor as diferenças na estruturação da comunidade do que os índices que utilizam a riqueza e abundância relativa das espécies. No presente estudo, a mudança sazonal na estrutura da comunidade foi mediada pelas diferenças sazonais na composição de espécies, e a mudança sazonal da produtividade de biomassa esteve relacionada positivamente ao *turnover* da composição e estrutura. Isto mostra a importância destes atributos da comunidade como elementos de identidade das espécies, cujas alterações sazonais promovem mudanças nos padrões da produtividade da comunidade. Estes padrões poderiam não ser observados ao se utilizar métricas de diversidade menos sensíveis, tais como riqueza e uniformidade, quando se analisa o *turnover*.

A relação dos recursos nutrientes com o fitoplâncton foi mais evidente nos modelos multivariados, quando a disponibilidade de recursos, o desequilíbrio na oferta de recursos, riqueza, uniformidade e biomassa são simultaneamente relacionados. Foi demonstrado em meta-análise que estudos de campo em água doce evidenciam que a riqueza foi influenciada positivamente pela disponibilidade de recursos e negativamente pelo desequilíbrio na oferta de recursos (Lewandowska et al., 2016). O modelo apenas com a riqueza demonstrou uma fraca relação positiva entre o desequilíbrio na oferta de recursos e a riqueza na estação seca dos ecossistemas estudados. Isto indicou que um maior número de espécies conseguiu

compartilhar o recurso mais abundante e/ou se especializaram na utilização do recurso mais escasso. Em MEEs feitos para o estudo da RPD em fitoplâncton verificou-se relação positiva da biomassa em função da disponibilidade de recursos (Cardinale et al., 2009; Korhonen et al., 2011). Nos ecossistemas estudados, durante o período chuvoso, o aumento da biomassa esteve relacionado à disponibilidade de recursos e à redução da uniformidade. Isto pode indicar que os nutrientes se tornam mais disponíveis com o aumento do volume das chuvas, ocasionando o aumento da biomassa de competidores superiores.

Chuvas intensas mostraram ação negativa sobre a biomassa fitoplanctônica, por outro lado, os processos de circulação durante os eventos de chuva podem tornar os nutrientes mais disponíveis para o fitoplâncton (Jacobsen & Simonsen, 1993). Os resultados demonstraram que durante a estação seca, chuvas com maior intensidade apresentaram um efeito negativo na biomassa, porém na estação chuvosa o aumento no volume de precipitação favoreceu a riqueza, embora maiores intensidades dos eventos de chuva tenham apresentado um efeito inverso. Segundo Connel (1978), à medida que os distúrbios se tornam intensos, a comunidade se fragiliza, tornando-a composta apenas por poucas espécies com alta capacidade de reestabelecimento. Em ambas as estações sazonais, a biomassa fitoplanctônica foi favorecida pela disponibilidade de recursos nos modelos que incluíram o distúrbio. Isto confirma que, os eventos de circulação (efeito autóctone) promovidos pela chuva, tornam os recursos disponíveis para a produtividade fitoplanctônica, assim como discutido por Reichwaldt e Ghadouani (2012).

Nos MEEs, a RPD foi caracterizada pelo aumento da biomassa fitoplanctônica em ambas estações com a redução na uniformidade da comunidade. Esse padrão foi observado em outros estudos com fitoplâncton (Hodapp et al., 2015; Lehtinen et al., 2017). A uniformidade também foi reportada por influenciar negativamente a produtividade em MEE que considerou o efeito da temperatura e diversidade fitoplanctônica na rede de produtividade primária (medida através do método de incorporação de ^{14}C) (Lewandowska et al., 2012).

Em plantas terrestres, o efeito da uniformidade sobre a biomassa pode ser evidente apenas quando se consideram suas interações com a riqueza (Wilsey & Polley, 2004). Os resultados dos MEEs mostraram, em ambas as estações, que a uniformidade influenciou negativamente a biomassa, porém na estação seca, a riqueza tendeu diminuir em função da diminuição na uniformidade, sugerindo que o aumento da biomassa esteve associado à redução da riqueza e ao *efeito de dominância*. Em modelos multivariados com fitoplâncton, verificou-se que a produtividade fitoplanctônica foi afetada positivamente pela riqueza e negativamente pela uniformidade (Lewandowska et al., 2012). Os MEEs demonstraram, no

período chuvoso um padrão semelhante, uma vez que a biomassa aumentou em função da redução da uniformidade e em função do aumento da riqueza de espécies, indicando um *efeito de seleção*. Estes padrões confirmaram o observado nas relações bivariadas.

As dissimilaridades sazonais na composição e estrutura relacionaram-se positivamente entre si, e as alterações na estrutura entre as estações geraram mudanças sazonais na produtividade de biomassa. Conforme Weis et al., (2007), os efeitos da diversidade de algas na produção primária mudam através do tempo de sucessão da comunidade. Em ambientes tropicais, as mudanças sazonais na composição e biomassa do fitoplâncton dependem das variações nas condições e nutrientes (Bittencourt-Oliveira et al., 2012; Dantas et al., 2012). Os resultados do presente estudo evidenciaram que a mudança sazonal na biomassa fitoplanctônica esteve relacionada às menores mudanças no desequilíbrio na oferta de recursos nutrientes.

As mudanças sazonais na biomassa fitoplanctônica e na diversidade de espécies são relacionadas a diferentes eventos de perturbação associados à chuva (Reichwaldt & Ghadouani, 2012). As mudanças na quantidade de chuvas entre as estações interferiram positivamente nas alterações sazonais da estrutura da comunidade nos ecossistemas estudados. Ambientes aquáticos tropicais estão sujeitos a variações temporais que reorganizam a abundância e composição fitoplanctônica, como resultado de interações entre variáveis físicas, químicas e biológicas (Calijuri et al., 2002). Parte da variação dos dados de riqueza, uniformidade, composição, estrutura e biomassa não foram explicadas pela dinâmica de recursos, mas esteve interligada as condições do ambiente, conforme visto na análise de GLM. Isto contribui para a compreensão que os fatores físicos e químicos que caracterizam as condições ambientais são elementos que influenciam a RPD (Costa & Dantas, 2016).

O efeito das macrófitas na diversidade do plâncton por meio da supressão da produtividade do fitoplâncton representa um mecanismo indireto potencialmente importante, pelo qual, macrófitas podem interferir na relação produtividade-diversidade do ecossistema (Declerk et al., 2007). A presença de macrófitas aquáticas está relacionada ao estado de águas claras devido a sua capacidade de reduzir cargas de nutrientes limitantes para o fitoplâncton e inibir a ressuspensão de sedimento em lagos rasos (Zeng et al., 2017). Os sólidos totais dissolvidos na água desempenham um papel importante na passagem de luz para o crescimento do fitoplâncton, isto faz com que a abundância de fitoplâncton esteja correlacionada negativamente com esta variável (Ahmed & Wanganeo, 2015).

Conforme os resultados encontrados por Lewandowska et al. (2012), embora a riqueza e uniformidade não sejam afetadas pela temperatura, é possível que seus efeitos indiretos

através da dinâmica de nutrientes interferiram na relação produtividade- diversidade. No presente estudo a temperatura da água influenciou positivamente a produtividade de biomassa e uniformidade. Além da temperatura, parâmetros tais como pH, condutividade elétrica, salinidade, turbidez, saturação de oxigênio, representam condições ambientais fundamentais que interligam as relações entre recursos nutrientes, riqueza, uniformidade e biomassa fitoplanctônica no ambiente marinho (Hodapp et al., 2015) e que exercem importante influência na RPD para ambientes aquáticos continentais.

Os resultados apresentados neste estudo mostram que a mudança sazonal da maioria das variáveis ambientais, com exceção da salinidade e transparência, gerou alterações na estrutura e biomassa total fitoplanctônica. Nos ambientes estudados, foi possível ter ocorrido um tempo de retardo de reação do fitoplâncton aos efeitos das alterações na salinidade e transparência da água. Estas alterações na salinidade e transparência provavelmente acontecem devido à composição do solo e dinâmica de sedimentos com a chegada das chuvas. Ao considerar as variações nas condições do ambiente, foi possível observar um efeito direto da dissimilaridade na composição de espécies entre as estações na mudança sazonal da produtividade de biomassa.

Diante do que foi apresentado, as principais conclusões foram: 1 – As diferenças nos padrões de RPD observadas entre as estações seca e chuvosa do ano apontam que são direcionadas pelo distúrbio chuva, e são consequência do *turnover* sazonal da composição e a estrutura da comunidade. 2 – Na estação seca, o aumento da biomassa favoreceu a redução da riqueza, indicando um *efeito de dominância*. No período chuvoso, a biomassa aumentou com a dominância e com o número de espécies indicando um *efeito de seleção*. 3 – O *turnover* da estrutura da comunidade afetou diretamente a mudança sazonal na produtividade de biomassa fitoplanctônica. Porém o *turnover* da composição afetou a mudança da produtividade, tanto indiretamente por gerar as mudanças na estrutura da comunidade como diretamente. Estas relações estiveram direcionadas pela variação sazonal na quantidade de chuvas e no desequilíbrio na oferta de recursos. 4 – A RPD em cada estação demonstrou ser influenciada pelas condições ambientais e as mudanças sazonais nas condições ambientais mostraram contribuir como forças motoras para o *turnover* da comunidade.

5.5. Referências

AHMED, A. & WANGNEO, A. 2015. Phytoplankton Succession in a Tropical Freshwater Lake, Bhoj Wetland (Bhopal, India): Spatial and Temporal Perspective. *Environmental Monitoring and Assessment* 187: 1-12.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

ALLAN, E., WEISSER, W., WEIGELT, A., ROSCHER, C., FISCHER, M. & HILLEBRAND, H. 2011. More Diverse Plant Communities Have Higher Functioning Over Time Due to Turnover in Complementary Dominant Species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 17034–17039.

ALLCOCK, K. G. & HIK, D. S. 2003. What Determines Disturbance-productivity-diversity Relationships? the effect of Scale, Species and Environment on Richness Patterns in an Australian Woodland. *Oikos* 102: 173–185.

ALVARES, C. A., STAPE, J. L., SENTELHAS, P. C., GONÇALVES, J. L. M. & SPAROVEK, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711–728.

AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION. 1992. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. 18th ed. Washington: American Public Health Association.

BICUDO, C. E. M. & MENEZES, M. *Gêneros de algas de águas continentais do Brasil: chave para identificação e descrições*. 2nd ed. São Paulo: Rima, 2005.

BITTENCOURT-OLIVEIRA, M. C., DIAS, S. N., MOURA, A. N., CORDEIRO-ARAÚJO, M. K. & DANTAS, Ê. W. 2012. Seasonal Dynamics of Cyanobacteria in a Eutrophic Reservoir (Arcoverde) in a Semi-arid Region of Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 72: 533–544.

CALIJURI, M. C., SANTOS, A. C. A. & JATI, S. 2002. Temporal Changes in the Phytoplankton Community Structure in a Tropical and Eutrophic Reservoir (Barra Bonita, SP—Brazil). *Journal of Plankton Research* 24: 617–634.

CARDINALE, B. J., HILLEBRAND, H., HARPOLE, W. S., GROSS, K. & PTACNIK, R. 2009. Separating the Influence of Resource ‘Availability’ from Resource ‘Imbalance’ on Productivity–diversity Relationships. *Ecology Letters*. 12: 475–487.

CONNELL, J. H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*. 199: 1302–1310.

COSTA, D. F. & DANTAS, Ê. W. 2011. Diversity of phytoplankton community in Different Urban Aquatic Ecosystems in Metropolitan João Pessoa, state of Paraíba, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 23: 394–405.

COSTA, D., BARBOSA, J. E. L. & DANTAS, Ê. 2016. Productivity-diversity Relationships in Reservoir Phytoplakton Communities in the Semi-arid Region of Northeastern Brazil. *Journal of Arid Environment* 129: 64–70.

- CURTARELLI, M. P., OGASHAWARA, I., ALCÂNTARA, E. H. & STECH, J. L. 2015. Coupling remote sensing bio-optical and three-dimensional hydrodynamic modeling to study the phytoplankton dynamics in a tropical hydroelectric reservoir. *Remote Sensing of Environmental* 157: 185–198.
- DANTAS, Ê. W., BITTENCOURT-OLIVEIRA, M. C., MOURA, A. N. 2012. Dynamics of phytoplankton associations in three reservoirs in northeastern Brazil assessed using Reynolds' theory. *Limnologica* 42: 72–80.
- DANTAS, Ê. W., MOURA, A. N., BITTENCOURT-OLIVEIRA, M. C., NETO, J. D. T. A. & CAVALCANTI, A. D. C. 2008. Temporal Variation of the Phytoplankton Community at Short Sampling Intervals in the Mundaú Reservoir, Northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasílica* 22: 970–982.
- DARCHAMBEAU, F., SARMENTO, H. & DESCY, J-P. 2014. Primary production in a tropical large lake: The role of phytoplankton composition. *Science of the Total Environment* 473: 178–188.
- DECLERCK, S., VANDERSTUKKEN, M., PALS, A., MUYLAERT, K., MEESTER, L. D. 2007. Plankton Biodiversity Along a Gradient of Productivity and its Mediation by Macrophytes. *Ecology* 88: 2199–2210.
- DIAMOND, J. M. & MAY, R. M. 1977. Species Turnover Rates on Islands: Dependence on Census Interval. *Science* 197: 266–270.
- DOWNING, J. A., MCCLAIN, M., TWILLEY, R., MELACK, J. M., ELSER, J., RABALAIS, N. N., LEWIS, W. M. JR, TURNER, R. E., CORREDOR, J., SOTO, D., YANEZ-ARANCIBIA, A., KOPASKA, J. A. & HOWARTH, R. W. 1999. The Impact of Accelerating Land-use Change on the N-cycle of Tropical Aquatic Ecosystems: Current Conditions and Projected Changes. *Biogeochemistry* 46: 109–148.
- ELSER, J. J., BRACKEN, M. E. S., CLELAND, E. E., GRUNER, D. S., HARPOLE, W. S., HILLEBRAND, H., NGAI, J. T., SEABLOOM, E. W., SHURIN, J. B., SMITH, J. E. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10: 1135–1142.
- FERESIN, E. G., ARCIFA, M. S., SILVA, L. H. S. & ESGUÍCERO, A. L. H. 2010. Primary productivity of the phytoplankton in a tropical Brazilian shallow lake: experiments in the lake and in mesocosms. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 384–396.
- FILSTRUP, C. T., CHRISTOPHER, T., HILLEBRAND, H., HEATHCOTE, A. J., HARPOLE, W. S., DOWNING, J. A. 2014. Cyanobacteria dominance influences resource

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

use efficiency and community turnover in phytoplankton and zooplankton communities. *Ecology Letters* 17: 464–474.

HEIP, C. H. R., HERMAN, P. M. J. & SOETAERT, K. 1998. Indices of diversity and Evenness. *Oceanis*. 24: 61–88.

HILLEBRAND, H., BENNETT, D. M. & CADOTTE, M. W. 2008. Consequences of Dominance: a Review of Evenness Effects on Local and Regional Ecosystem Processes. *Ecology* 89: 1510–1520.

HILLEBRAND, H., DÜRSELEN, C. D., KIRSCHTEL, D., POLLINGHER, U. & ZOHARY, T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403–424.

HODAPP, D., MEIER, S., MUIJSERS, F., BADEWIEN, H. T. & HILLEBRAND, H. 2015. Structural Equation Modeling Approach to the Diversity-productivity Relationship of Wadden Sea Phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 523: 31–40.

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: 59–71.

JACOBSEN, B. A. & SIMONSEN, P. 1993. Disturbance Events Affecting Phytoplankton Biomass, Composition and Species Diversity in a Shallow, Eutrophic, Temperate lake. In: Padišák J, Reynolds CS. editors. Intermediate Disturbance Hypothesis in Phytoplankton Ecology. Netherlands: Springer, pp. 9-14.

KONDOH, M. 2001 Unifying the Relationships of Species Richness to Productivity and Disturbance. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 269–271.

KORHONEN, J. J., WANG, J. & SOININEN, J. 2011. Productivity-diversity relationships in lake plankton communities. *PLOS ONE* 6: 1–11.

LEHTINEN, S., TAMMINEN, T., PTACNIK, R. & ANDERSEN, T. 2017. Phytoplankton species richness, evenness, and production in relation to nutrient availability and imbalance. *Limnology and Oceanography* 62: 1393–1408.

LEWANDOWSKA, A. M., BIERMANN, A., BORER, E. T., CEBRIÁN-PIQUERAS, B. M. A., DECLERCK, S. A. J., MEESTER, L. D., DONK, E. V., GAMFELDT, L., GRUNER, D. S., HAGENAH, N., HARPOLE, W. S., KIRKMAN, K. P. KLAUSMEIER, C. A., KLEYER, M., KNOPS, J. M. H., LEMMENS, P., LIND, E. M., LITCHMAN, E., MANTILLA-CONTRERAS, J., MARTENS, K., MEIER, S., MINDEN, V., MOORE, J. L., VENTERINK, H. O., SEABLOOM, E. W., SOMMER, U., STRIEBEL, M., TRENKAMP, A., TRINOGGA, J., URABE, J., VYVERMAN, W., WAAL, D. B. V., WIDDICOMBE, C. E., &

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

HILLEBRAND, H. 2016. The Influence of Balanced and Imbalanced Resource Supply on Biodiversity–functioning Relationship Across Ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371: 1–9.

LEWANDOWSKA, A. M., BREITHAUPT, B., HILLEBRAND, H., HOPPE, H-G., JÜRGENS, K. & SOMMER, U. 2012. Responses of Primary Productivity to Increased Temperature and Phytoplankton Diversity. *Journal of Sea Research* 72: 87–93.

LOBO, E. & LEIGHTON, G. 1986. Estructuras comunitarias de las fitocenosis planctónicas de los sistemas de desembocaduras de ríos y esteros de la zona central de Chile. *Revista de biología marina y oceanografía* 22: 1–29.

LOREAU, M. 2000. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Recent Theoretical Advance. *Oikos* 2000 91: 3–17.

LUND, J. W. G., KIPLING, C. & CREN, E. D. L. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11: 143–170.

MACKERETH, J. F. H. 1978. *Water Analysis: Some Revised Methods for Limnologists*. Michigan: Freshwater Biological Association.

MAGURRAN, A. E. & HENDERSON, P. A. 2010. Temporal Turnover and the Maintenance of Diversity in Ecological Assemblages. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 3611–3620.

MATTINGLY W. B., HEWLATE, R. & REYNOLDS, H. L. 2007. Species Evenness and Invasion Resistance of Experimental Grassland Communities. *Oikos* 116: 1164–1170.

MITTELBACH, G. G., STEINER, C. F., SCHEINER, S.M., GROSS, K. L., REYNOLDS, H. L., WAIDE, R. B., WILLIG, M. R., DODSON, S. I. & GOUGH, L. 2001. What is the Observed Relationship Between Species Richness and Productivity? *Ecology* 82: 2381–2396.

MULDER, C. P. H., BAZELEY-WHITE, E., DIMITRAKOPOULOS, P. G., HECTOR, A., SCHERER-LORENZEN, M. & SCHMID, B. 2004. Species Evenness and Productivity in Experimental Plant Communities. *Oikos* 107: 50–63.

OGATO, T. & KIFLE, D. 2017. Phytoplankton Composition and Biomass in Tropical Soda Lake Shala: Seasonal Changes in Response to Environmental Drivers. *Lake and Reservoir Management Journal* 22; 168–178.

PANNARD, A., BORMANS, M. & LAGADEUC, Y. 2008. Phytoplankton Species Turnover Controlled by Physical Forcing at Different Time Scales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 47–60.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

PASSARGE, J., HOL, S., ESCHER, M. & HUISMAN, J. 2006. Competition for Nutrients and Light: Stable Coexistence, Alternative Stable States, or Competitive Exclusion? *Ecological Monographs* 57–72.

PEET, R. K. 1974. The Measurement of Species Diversity. *Annual Review Of Ecology Evolution And Systematics*. 5: 285–307.

PIELOU, E. C. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley - Interscience, Toronto.

POLLEY, H. W., BRIAN, J. W. & DERNER, J. D. 2003 Do Species Evenness and Plant Density Influence the Magnitude of Selection and Complementarity Effects in Annual Plant Species Mixtures? *Ecology Letters* 6: 248–256.

REICHWALDT, E. S. & GHADOUANI, A. 2012. Effects of Rainfall Patterns on Toxic Cyanobacterial Blooms in a Changing Climate: Between Simplistic Scenarios and Complex Dynamics. *Water Research* 46: 1372–1393.

ROMO, S. & VILLENA, M. 2005. Phytoplankton Strategies and Diversity Under Different Nutrient Levels and Planktivorous Fish Densities in a Shallow Mediterranean Lake. *Journal of Plankton Research*. 27: 1273–1286.

SATORRA, A. & BENTLER, P. M. 1994. Corrections to Test Statistic and Standard Errors in Covariance Structure Analysis. In: von Eye, A. e CLOGG, C. C. (eds.) *Latent variables analysis: Applications to Developmental Research*, SAGE Publications, Thousand Oaks, pp 399–419.

SCHMIDTKE, A., GAEDKE, U. & WEITHOFF, G. 2010. A mechanistic basis for underyielding in phytoplankton communities. *Ecology* 91: 212–221.

SOARES, E. M., FIGUEREDO, C. C., GÜCKER, B. & BOËCHAT, I. G. 2013 Effects of Growth Condition on Succession Patterns in Tropical Phytoplankton Assemblages Subjected to Experimental Eutrophication. *Journal of Plankton Research* 35: 1141–1153.

STIRLING, G. & WILSEY, B. 2001 Empirical Relationships Between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity. *American Naturalist* 158: 286–299.

SUN, J. & LIU, D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331–1346.

TILMAN, D. 1977. Resource Competition Between Planktonic Algae: an Experimental and Theoretical Approach. *Ecology* 58: 338–348.

TILMAN, D. 1985. The Resource-ratio Hypothesis of Plant Succession. *American Naturalist* 125: 827–852.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

TORRE, F. T. P. & MACHADO, P. J. O. 2008. Introdução à Climatologia. Ubá: Ed. Geographica.

UTERMOHL, H. 1958. Zur vervollkommer der quantitativen phytoplankton methodik. *Mitteilung Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Amgewandte Limnologie* 9: 1–38.

VEGA, L. M. F. 1997. Contribución al estudio de plantas acuáticas em embalses hidroeléctricos: El caso Itaipu (margen derecha). *Biota* 7: 1–45.

VIDAL, T., CALADO, A. J., MOITA, M. T. & CUNHA, M. R. 2017. Phytoplankton Dynamics in Relation to Seasonal Variability and Upwelling and Relaxation Patterns at the Mouth of Ria de Aveiro (West Iberian Margin) over a four-year period. *Plos On.* 12: 1–25.

WEIS, J. J., CARDINALE, B. J., FORSHAY, K. J. & IVES, A. R. 2007. Effects of Species Diversity on Community Biomass Production Change Over the Course of Succession. *Ecology* 88: 929–939.

WETZEL, R. G. & LINKENS, G. E. 1991. *Limnological Analyses*. New York: Springer-Verlag.

WHITTAKER, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279–338.

WILSEY, B. & STIRLING, G. 2007. Species Richness and Evenness Respond in a Different Manner to Propagule Density in Developing Prairie Microcosm Communities. *Plant Ecology* 190: 259–273.

WILSEY, B. J. & POLLEY, H. W. 2004. Realistically Low Species Evenness Does Not Alter Grassland Species-richness–productivity Relationships. *Ecology* 85: 2693–2700.

WILSEY, B. J., POTVIN, C. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. *Ecology* 81: 887–892.

WITTEBOLLE, L., MARZORATI, M., CLEMENT, L., BALLOI, A., DAFFONCHIO, D., HEYLEN, K., VOS, P. D., VERSTRAETE, W. & BOON, N. 2009. Initial Community Evenness Favours Functionality Under Selective Stress. *Nature* 458: 623–626.

WRIGHT, D. H. 1983. Species-energy Theory: an Extension of Species-area Theory. *Oikos* 41: 496–506.

ZENG, L., HE, F., DAI, Z., XU, D., LIU, B., ZHOU, Q., WU, Z. 2017. Effect of Submerged Macrophyte Restoration on Improving Aquatic Ecosystem in a Subtropical, Shallow Lake. *Ecological Engineering* 106: 578–587.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

ZHANG, Y., CHEN, H. Y. H. & REICH, P. B. 2012. Forest Productivity Increases With Evenness, Species Richness and Trait Variation: a Global Meta-analysis. *Journal of Ecology* 100: 742-749.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

No nordeste brasileiro, estudos de ecologia de reservatórios têm grande relevância para estimular discussões sobre o manejo adequado e conservação dos recursos hídricos. As informações ecológicas obtidas em estudos desta natureza refletem muito sobre a saúde do ambiente, o que vem sendo muito explorado nos estudos com o fitoplâncton por ser uma comunidade bioindicadora e de rápidas respostas as condições ambientais. Alguns fatores que geram a diversidade e a modificação da dominância de espécies foram investigados na presente Tese e fornecem informação para diferenciar a dinâmica do fitoplâncton de reservatórios de pequeno e grande porte influenciados por diferentes regiões climáticas. Reservatórios pequenos apresentam menores volumes de água e rápida hidrodinâmica, o que os tornam mais vulneráveis a ações climáticas e atividades humanas. Alguns destes aspectos foram determinantes para a diversidade do fitoplâncton dos ambientes estudados.

Como foi possível verificar nos capítulos apresentados, a diversidade fitoplanctônica em reservatórios pode ser consequência da atuação conjunta das distâncias geográficas entre os reservatórios, das condições ambientais, do tamanho do ecossistema aquático, e reflete suas interações sazonais com o distúrbio chuva, disponibilidade e desequilíbrio na oferta de recursos e produtividade de biomassa do ecossistema. Algumas teorias ecológicas forneceram suporte para verificar como a neutralidade e as condições de nicho influenciam as relação espécies-área no fitoplâncton, além de contribuir ao entendimento de com o efeito das relações de nicho na produtividade é influenciada pela sazonalidade.

Foi possível evidenciar que a relação das variáveis espaciais e ambientais com o fitoplâncton, indicou que tanto mecanismos neutros como de nicho determinaram a diversidade, quando considerado as espécies raras. No entanto, os mecanismos que estruturam as espécies abundantes nos ecossistemas estudados estiveram relacionados fortemente às condições do meio aquático, que favoreceu um maior número de espécies em ecossistemas menores. Este resultado mostra que os mecanismos que explicam as espécies raras ou pouco abundantes podem diferir daqueles que explicam a ocorrências das espécies abundantes, o que mostra que em alguns casos, dependendo do enfoque ecológico, deve-se atentar que a estruturação da diversidade não se dá apenas pelas espécies abundantes como vem tratando muitos estudos ecológicos com o plâncton.

O efeito das variáveis espaciais na relação espécies-área evidencia a importância da taxa de dispersão das espécies do fitoplâncton para o *pool* de diversidade local. Parte da diversidade representada pelas espécies raras foi explicada por mecanismos mais relacionados

à espacialidade, pois a ocorrência destas espécies nos ecossistemas mostra estar mais relacionada com a capacidade de dispersão do que com a afinidade com as condições do ambiente. A maioria dos pequenos reservatórios é útil, em muitos casos, às comunidades locais para usos múltiplos, especialmente relacionados ao cultivo de vazante, dessedentação de animais, irrigação e consumo humano, o que chama a atenção, pois estas atividades humanas também podem estar contribuindo para a dispersão do fitoplâncton entre pequenos reservatórios circunvizinhos.

Embora os resultados da Tese apontem que variáveis espaciais e ambientais afetam a relação entre o número de espécies e a área superficial de reservatórios, são necessários estudos que investiguem cada vez mais os processos que geram aumento da diversidade em ecossistemas aquáticos continentais de menor porte e que tornam a relação espécies-área negativa, diferindo do que classicamente se verifica para ecossistemas terrestres. As discussões trazidas na tese sugerem a importância da conservação de pequenos reservatórios para a manutenção da diversidade em uma escala regional, pois podem funcionar como fontes de diversidade para reservatórios de maiores portes.

Nos ambientes de pequeno porte estudados, o cenário de dominância de espécies pode modificar completamente com a estação, como resposta aos regimes de chuvas. No Nordeste brasileiro, a desigualdade nos regimes pluviométrico entre as zonas com clima semiárido e tropical chama a atenção para o entendimento do efeito da sazonalidade da chuva na ecologia de produtores primários de reservatórios. Tal conhecimento contribui para a tomada de decisões e gestão dos recursos hídricos, principalmente nas regiões de escassez de água. Nestas regiões, a redução nos volumes dos reservatórios muitas vezes gera uma baixa diversidade em condição de elevada produtividade de biomassa fitoplanctônica, o que está associado à dominância de uma ou poucas espécies e contribui para um estado de água verde ou floração.

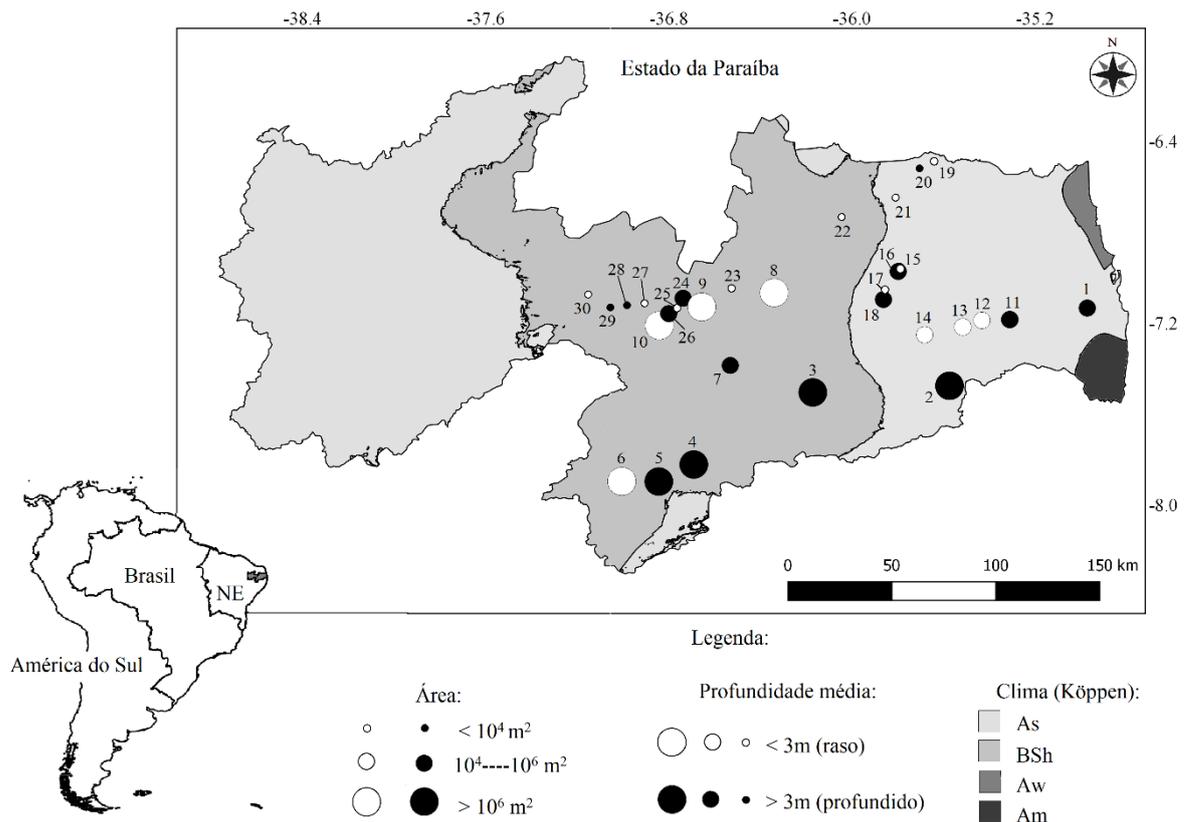
Parte dos resultados analisados indicam que a relação produtividade-diversidade pode apresentar uma dinâmica sazonal e *turnover* dirigidos pelo distúrbio chuva. Assim, o potencial de produtividade primária fitoplanctônica de um ecossistema é um reflexo de muitas interações entre a diversidade e as condições e recursos do ambiente. Estas interações são modificadas com a sazonalidade em resposta à quantidade e intensidade de distúrbios, tais como a chuva. A mudança sazonal da produtividade é um reflexo do *turnover* da comunidade, pois, a modificação na composição de espécies afeta a estrutura da comunidade determinando a produtividade.

Espera-se que as discussões trazidas com os resultados da presente Tese estimulem os estudos da relação produtividade-diversidade em uma escala de *turnover*. Ao considerar que a diversidade afeta as funções ecossistêmicas, as mudanças da diversidade no tempo e espaço precisam ser melhor investigadas em relação aos seus efeitos na produtividade de biomassa no fitoplâncton de reservatórios, pois ajudariam a informar como acontecem as modificações no estado de energia que interferem na cadeia trófica (por meio de um controle *bottom up*).

A utilização de teorias ecológicas aplicadas para o estudo do fitoplâncton de reservatórios tem fornecido uma discussão relevante, pois contribui para áreas das ciências naturais, tais como a Limnologia, e para gestão dos recursos hídricos e conservação da diversidade.

7. ANEXOS

7.1. Anexo 1: Mapa do Estado da Paraíba, Nordeste, Brasil, contendo a numeração dos reservatórios analisados para a Tese e evidenciando dados de coordenadas geográficas, dados morfométricos de área (m^2), volume (m^3) e profundidade média – Zmédia (m) dos reservatórios. Os dados de Zmédia em negrito representam os ecossistemas rasos (Zmédia < 3 m). Para o primeiro manuscrito foram utilizados todos os ecossistemas e para o segundo manuscrito não foram considerados os dez primeiros reservatórios.



nº	Reservatórios	Latitude	Longitude	Área (m^2)	Volume (m^3)	Zmédia
1	Balneário	7° 7'56,60"	34°58'22,64"	49.720,56	271.582,42	5,46
2	Acauã	7°26'55,49"	35°34'47,58"	2.682.961,02	39.350.095,00	14,67
3	Boqueirão	7°30'13,44"	36°10'18,37"	12.896.613,94	257.778.289,50	20,00
4	Cordeiro	7°49'15,96"	36°41'30,80"	5.212.724,61	26.160.501,50	5,02
5	Camalaú	7°53'45,64"	36°50'40,41"	2.234.053,38	16.435.131,50	7,36
6	Poções	7°53'42,21"	37° 0'22,31"	4.530.345,22	7.255.890,00	1,60
7	Namorado	7°23'6,63"	36°31'56,82"	139.589,14	1.078.317,50	7,72
8	Soledade	7° 3'52,21"	36°20'26,08"	3.241.947,84	8.344.565,00	2,57
9	Mucutu	7° 7'38,55"	36°39'25,40"	1.692.439,90	1.127.820,00	0,67
10	Taperoá II	7°12'33,34"	36°50'33,39"	3.147.284,33	3.184.131,50	1,01
11	Riacho da Serra	7°10'58,86"	35°18'40,95"	35.016,87	106.705,72	3,05
12	Garças	7°11'7,13	35°26'41,61"	19.381,90	20.267,38	1,05
13	São Pedro do Mato	7°12'31,28"	35°31'40,37"	16.006,52	18.540,34	1,16

Anexo 1: Continuação...

nº	Reservatórios	Latitude	Longitude	Área (m ²)	Volume (m ³)	Zmédia
14	Maringá	7°15'40,24"	35°41'53,78"	17.496,00	9.940,20	0,57
15	Açudinho	6°57'49,64"	35°47'25,46"	1.270,41	2.647,66	2,08
16	Açude do Palma	6°58'15,30"	35°47'55,67"	15.474,55	83.690,91	5,41
17	Esperança	7° 3'3,86"	35°51'20,70"	3.983,62	3.276,31	0,82
18	Lagoa de Roça	7° 5'45,16"	35°51'50,29"	38.823,95	187.823,59	4,84
19	Araruna	6°31'3,23"	35°42'20,38"	464,66	1.887,43	4,06
20	Campo de Santana	6°29'11,71"	35°38'33,28"	6.054,87	6.363,78	1,05
21	Lagoa de Bananeira	6°38'49,23"	35°48'36,87"	8.715,79	19.895,20	2,28
22	Barra de Santa Rosa	6°43'55,47"	36° 2'46,06"	2.743,28	2.181,10	0,80
23	Ilha	7° 2'44,00"	36°31'33,83"	1.932,16	4.118,87	2,13
24	Assunção	7° 5'19,46"	36°44'14,08"	11.323,32	53.672,75	4,74
25	Pedra Vermelha	7° 7'53,45"	36°45'56,80"	597,43	524,07	0,88
26	Cosme Pinto	7° 9'23,55"	36°48'3,94"	15.941,60	52.250,46	3,28
27	Salgadinho	7° 6'44,93"	36°54'28,62"	3.928,81	2.761,53	0,70
28	Areia de Baraúnas	7° 7'11,96"	36°59'1,04"	1.120,11	4.465,27	3,99
29	Passagem	7° 7'45,78"	37° 3'22,50"	9.318,01	34.395,96	3,69
30	Cacimba de Areia	7° 4'27,02"	37° 9'13,28"	3.049,06	5.965,37	1,96

7.2. Anexo 2: Checklist das algas planctônicas encontradas nas amostras quantitativas dos 30 reservatórios analisados para a Tese. A numeração dos reservatórios segue ordem listada no Anexo 1.

Táxons	Reservatórios
CYANOPHYTA	
<i>Anabaena</i> sp.	22
<i>Anabaenopsis elenkinii</i> V.V.Miller	12, 13
<i>Anabaenopsis</i> sp.	8, 11, 14
<i>Aphanizomenon gracile</i> Lemmermann	6, 8, 9, 10
<i>Aphanizomenon</i> sp.	2, 14
<i>Aphanocapsa annulata</i> G.B.McGregor	1
<i>Aphanocapsa delicatissima</i> West & G.S.West	13 14, 30
<i>Aphanocapsa elachista</i> West & G.S.West	2, 3, 4, 5, 7, 11, 13, 14, 15, 21, 26
<i>Aphanocapsa incerta</i> (Lemmermann) G.Cronberg & Komárek	2, 5, 6, 7, 9, 20
<i>Aphanotece</i> sp.	11, 27
<i>Calothrix braunii</i> Bornet & Flahault	26
<i>Chroococcus distans</i> (G.M.Smith) Komárková-Legnerová & Cronberg	4, 5, 6, 10, 14, 19, 20, 21, 22
<i>Chroococcus turgidus</i> (Kützing) Nägeli	3, 8, 22
<i>Chroococcus</i> sp.	18, 30

Anexo 2: Continuação...

Táxons	Reservatórios
<i>Coelomoron tropicale</i> P.A.C.Senna, A.C.Peres & Komárek	4, 5, 7, 8, 10
<i>Coelosphaerium</i> sp.	1, 21, 30
<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> (Woloszynska) Seenayya & Subba Raju	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 17, 18, 19, 21, 25, 26
<i>Dolichospermum circinale</i> (Rabenhorst ex Bornet & Flahault) P.Wacklin, L.Hoffmann & J.Komárek	5
<i>Dolichospermum planctonicum</i> (Brunnthaler) Wacklin, L.Hoffmann & Komárek	12, 13, 21, 22, 25, 30
<i>Dolichospermum solitarium</i> (Klebahn) Wacklin, L.Hoffmann & Komárek	4, 5, 11, 13, 14, 16, 26, 30
<i>Dolichospermum</i> sp.	4, 11, 12, 15, 26
<i>Dolichospermum</i> sp2.	5, 23
<i>Geitlerinema amphibium</i> (C.Agardh ex Gomont) Anagnostidis	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30
<i>Geitlerinema splendidum</i> (Greville ex Gomont) Anagnostidis	13, 15, 16, 18
<i>Lemmermanniella</i> sp.	21
<i>Leptolyngbya foveolaria</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	1, 21
<i>Leptolyngbya</i> sp.	2, 3, 4, 10, 12, 14, 18, 19
<i>Lyngbya</i> sp.	22, 27
<i>Merismopedia glauca</i> (Ehrenberg) Kützing	7, 15, 17, 22
<i>Merismopedia minutissima</i> Joosten	11
<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmermann	2, 3, 5, 6, 7, 10, 11, 14, 15, 18, 22, 23, 24, 25, 29, 30
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	5, 13, 14, 27
<i>Microcystis panniformis</i> Komárek, Komárková-Legnerová, Sant'Anna, M.T.P.Azevedo, & P.A.C.Senna	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 15, 16, 18, 22, 25
<i>Microcystis</i> sp.	4
<i>Oscillatoria curviceps</i> C.Agardh ex Gomont	15
<i>Oscillatoria princeps</i> Vaucher ex Gomont	30
<i>Oscillatoria simplicissima</i> Gomont	4, 15, 19, 21, 22
<i>Oscillatoria subbrevis</i> Schmidle	14
<i>Planktothrix agardhii</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	2, 6, 11, 18
<i>Pseudanabaena catenata</i> Lauterborn	4, 11, 12, 14, 15, 18, 22, 23, 25, 27, 30
<i>Pseudanabaena galeata</i> Böcher	2, 30

Anexo 2: Continuação...

Táxons	Reservatórios
<i>Pseudanabaena mucicola</i> (Naumann & Huber-Pestalozzi) Schwabe	5
<i>Pseudanabaena</i> sp.	3, 5, 27
<i>Romeria</i> sp.	7
<i>Spirulina major</i> Kützing ex Gomont	30
<i>Spirulina princeps</i> West & G.S.West	21
<i>Spirulina</i> sp.	15
CRYPTOPHYTA	
<i>Cryptomonas erosa</i> Ehrenberg	11
<i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja	2, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 23, 26, 27, 28, 29, 30
<i>Cryptomonas ovata</i> Ehrenberg	1, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30
<i>Cryptomonas platyuris</i> Skuja	1, 19
<i>Rhodomonas lacustris</i> Pascher & Ruttner	1, 2, 9, 11, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 22, 23, 24, 26, 27, 28, 29, 30
BACILLARIOPHYTA	
<i>Achnanthes inflata</i> (Kützing) Grunow	28
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Brébisson ex Kützing) Grunow	12, 13, 24, 28, 30
<i>Achnanthes linearis</i> (W.Smith) Grunow	1, 13, 16, 30
<i>Achnanthes microcephala</i> (Kützing) Grunow	1, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 19, 20, 23, 25, 26, 30
<i>Achnanthes</i> sp.	4
<i>Amphora veneta</i> Kützing	13, 15
<i>Amphora</i> sp.	1, 12, 19, 22
<i>Anomoeoneis vitrea</i> (Grunow) R.Ross	1
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	4, 5, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 25, 26, 28
<i>Campylodiscus noricus</i> Ehrenberg ex Kützing	22
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	2, 11, 12, 15, 16
<i>Cyclotella glomerata</i> H.Bachmann	9, 11, 12, 14
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	1, 2, 4, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 22, 27, 29
<i>Cyclotella pseudostelligera</i> Hustedt	1, 11, 12, 14, 15, 16, 19, 20, 22, 30
<i>Cyclotella</i> sp.	3, 4, 5, 6, 7, 8
<i>Cymbella helvetica</i> Kützing	12
<i>Cymbella ventricosa</i> (C.Agardh) C.Agardh	11
<i>Encyonema minutum</i> (Hilse) D.G.Mann	1

Anexo 2: Continuação...

Táxons	Reservatórios
<i>Encyonema silesiacum</i> (Bleisch) D.G.Mann	15
<i>Encyonema</i> sp.	29
<i>Eunotia asterionelloides</i> Hustedt	1
<i>Eunotia didyma</i> Grunow	1, 12, 16
<i>Eunotia indica</i> Grunow (grande)	1
<i>Eunotia pectinalis</i> (Kützing) Rabenhorst	2, 12, 14, 15, 16, 17, 23, 26, 27, 30
<i>Eunotia</i> sp.	3, 5, 10, 16
<i>Fragilaria brevistriata</i> Grunow	25
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 22, 23, 25, 26, 27, 29, 30
<i>Fragilaria</i> sp.	4
<i>Frustulia rhomboides</i> (Ehrenberg) De Toni	12, 13, 15, 16, 17, 19, 20, 22, 23, 25, 27, 29, 30
<i>Frustulia</i> sp.	3, 7
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenberg	1, 16
<i>Gomphonema angustatum</i> (Kützing) Rabenhorst	12, 13, 15, 16, 22
<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg	1, 2, 11, 13, 14, 15, 16, 21, 25, 26, 30
<i>Gomphonema</i> sp.	27, 30
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst	27, 29, 30
<i>Gyrosigma</i> sp.	12, 15, 16, 24
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow	12, 25, 26
<i>Melosira</i> sp.	16
<i>Navicula</i> sp.	22
<i>Neidium affine</i> (Ehrenberg) Pfizer	13, 16, 23
<i>Neidium</i> sp.	23
<i>Nitzschia longissima</i> (Brébisson) Ralfs	12, 15, 17
<i>Nitzschia recta</i> Hantzsch ex Rabenhorst	14, 19, 23, 30
<i>Nitzschia tryblionella</i> Hantzsch	12, 13, 17, 19
<i>Nitzschia obtusa</i> W.Smith	11, 12, 17
<i>Pinnularia biceps</i> W.Gregory	23
<i>Pinnularia gibba</i> Ehrenberg	23, 27
<i>Pinnularia tabellaria</i> Ehrenberg	1, 11, 16
<i>Pinnularia</i> sp.	12, 22
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenberg) Otto Müller	7, 12, 13, 15, 16
<i>Stauroneis phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenberg	30
<i>Stauroneis</i> sp.	12
<i>Surirella linearis</i> W.Smith	29
<i>Surirella ovalis</i> Brébisson	12, 13, 16
<i>Synedra minuscula</i> Grunow	11, 12, 13, 15, 17

Anexo 2: Continuação...

Táxons	Reservatórios
<i>Tryblionella</i> sp.	12, 13, 15, 22, 23, 25, 27, 28, 29
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) P.Compère	1, 11, 14, 15, 16
<i>Urosolenia longiseta</i> (O Zacharias) Edlund & Stoermer	11, 12, 13, 16
CHRYSOPHYTA	
<i>Dinobryon</i> sp.	17, 27
<i>Mallomonas punctifera</i> Korshikov	27
<i>Mallomonas</i> sp.	23, 27
<i>Ochromonas pyriformis</i> Matvienko	22
XANTHOPHYTA	
<i>Centritractus belonophorus</i> (Schmidle) Lemmermann	11, 27
<i>Centritractus</i> sp.	7, 10
<i>Tetraëdriella spinigera</i> Skuja	23
CHLOROPHYTA	
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerheim	2, 5, 6, 11, 15, 21, 27
<i>Actinochloris</i> sp.	13, 19, 21
<i>Ankistrodesmus densus</i> Korshikov	1
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs	14, 15, 30
<i>Ankyra judayi</i> (G.M.Smith) Fott	16, 17, 25
<i>Botryococcus braunii</i> Kützing	23, 30
<i>Botryococcus</i> sp.	12, 13, 29
<i>Botryococcus</i> sp. 2	25
<i>Chlamydomonas debaryana</i> Goroschankin [Gorozhankin]	20
<i>Chlamydomonas globosa</i> J.W.Snow	20
<i>Chlamydomonas sordida</i> Ettl	20
<i>Chlamydomonas</i> sp.	27
<i>Chlorobion braunii</i> (Nägeli) Komárek	19, 20
<i>Closteriopsis acicularis</i> (Chodat) J.H.Belcher & Swale	5, 15, 25, 27
<i>Closterium incurvum</i> Brébisson	2, 16, 26
<i>Closterium</i> sp.	19
<i>Coelastrum astroideum</i> De Notaris	13, 17, 20, 22, 25, 27
<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli	8, 15, 19, 21, 22
<i>Coelastrum reticulatum</i> (P.A.Dangeard) Senn	5, 7
<i>Coelastrum proboscideum</i> Bohlin (cel. 4)	21
<i>Cosmarium abbreviatum</i> Raciborski	1
<i>Cosmarium contractum</i> O.Kirchner	30

Anexo 2: Continuação...

Táxons	Reservatórios
<i>Cosmarium granatum</i> f. <i>scrobiculatum</i> A.M.Scott & Prescott	30
<i>Cosmarium moniliforme</i> Ralfs	1
<i>Cosmarium punctulatum</i> Brébisson	1, 21, 30
<i>Cosmarium quadrum</i> P.Lundell	26
<i>Cosmarium subgranatum</i> (Nordstedt) Lütkemüller	13
<i>Cosmarium trilobulatum</i> var. [<i>trilobatum</i>] f. <i>retusum</i> Gutwinski	12, 13, 30
<i>Cosmarium vexatum</i> West	30
<i>Crucigenia quadrata</i> Morren	11, 12, 15, 19, 20, 22, 23, 25, 26, 27
<i>Crucigeniella crucifera</i> (Wolle) Komárek	23, 24
<i>Desmodesmus denticulatus</i> (Lagerheim) S.S.An, T.Friedl & E.Hegewald	7, 8, 27, 30
<i>Desmodesmus serratus</i> (Corda) S.S.An, T.Friedl & E.Hegewald	29, 30
<i>Desmodesmus intermedius</i> (Chodat) E.Hegewald	11, 14, 18, 22, 23
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> H.C.Wood	15, 17, 18, 20, 23, 24, 27
<i>Euastrum binale</i> Ehrenberg ex Ralfs	30
<i>Euastrum denticulatum</i> F.Gay	1, 15
<i>Euastrum hypochondrum</i> Nordstedt	30
<i>Euastrum spinulosum</i> Delponte	30
<i>Eudorina elegans</i> Ehrenberg	13
<i>Eudorina</i> sp.	5, 15, 23
<i>Gonatozygon</i> sp.	1
<i>Kirchneriella lunaris</i> (Kirchner) Möbius	14
<i>Kirchneriella obesa</i> (West) West & G.S.West	26
<i>Lagerheimia</i> sp.	16, 17
<i>Micractinium bornhemiense</i> (W.Conrad) Korshikov	22
<i>Micractinium pusillum</i> Fresenius	15
<i>Micrasterias radiosa</i> Ralfs	1
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korshikov) Hindák	2, 11, 13, 15, 16, 17, 19, 20, 24, 26, 27, 28, 30
<i>Monoraphidium caribeum</i> Hindák	11, 12, 13, 14, 17, 18, 20, 22, 26
<i>Monoraphidium circinale</i> (Nygaard)	22
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komárková-Legnerová	2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 27, 28, 30
<i>Monoraphidium dybowskii</i> (Woloszynska) Hindák & Komárkova Legnerová	14

Anexo 2: Continuação...

Táxons	Reservatórios
<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berkeley) Komárková-Legnerová	4, 5, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30
<i>Monoraphidium irregulare</i> (GM Smith)	2, 9, 11, 12, 13, 14, 15, 18, 20, 21
<i>Monoraphidium minutum</i> (Nägeli) Komárková-Legnerová	8, 10, 11, 14, 15, 22, 24, 25, 26, 27, 29
<i>Mougeotia</i> sp.	15
<i>Mougeotia</i> sp.2	15
<i>Nephrocytium lunatum</i> West	1
<i>Oedogonium</i> sp.	1, 5, 21
<i>Onychonema laeve</i> Nordstedt	1, 12
<i>Oocystis borgei</i> J.W.Snow	25
<i>Oocystis elliptica</i> West	8
<i>Oocystis lacustris</i> Chodat	4, 5, 8, 10, 12, 15, 20, 22, 24, 25
<i>Oocystis</i> sp.	19, 21, 27, 29
<i>Pandorina</i> sp.	22, 29
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	26
<i>Pediastrum tetras</i> (Ehrenberg) Ralfs	1, 11, 13, 16, 24, 26, 27
<i>Pseudodidymocystis fina</i> (Komárek) E.Hegewald & Deason	3, 4, 10, 11, 12, 14, 17, 24
<i>Quadrigula</i> sp.	3, 5, 11, 13, 15, 25
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat	2, 8, 11, 14, 17, 18, 20, 24, 26, 27
<i>Scenedesmus acutus</i> Meyen	17, 18, 24, 25, 26
<i>Scenedesmus arcuatus</i> (Lemmermann) Lemmermann	23
<i>Scenedesmus ecornis</i> (Ehrenberg)	1, 12, 15, 17, 19, 20, 22, 24, 25, 26
<i>Scenedesmus opoliensis</i> P.G.Richter	18, 22
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turpin) Brébisson	8, 10, 11, 14, 18, 20, 21, 24, 27, 30
<i>Scenedesmus quadrispina</i> Chodat	16, 17, 22
<i>Scenedesmus raciborskii</i> Woloszyńska	1
<i>Scenedesmus verrucosus</i> Y.V.Roll	24
<i>Schroederia antillarum</i> Komárek	1, 11, 15, 18, 25, 26, 28, 30
<i>Schroederia indica</i> Philipose	1, 16, 25, 27, 28, 29
<i>Schroederia</i> sp.	5
<i>Sorastrum</i> sp.	26
<i>Sphaerocystis schroeteri</i> Chodat	1, 3, 4, 5, 6, 7, 10, 12, 14, 25, 26, 29
<i>Spondylosium planum</i> (Wolle) West & G.S.West	21, 27
<i>Staurastrum anatinum</i> Cooke & Wills	1
<i>Staurastrum brachioprominens</i> Børgesen	2, 14, 15, 16, 27
<i>Staurastrum crenulatum</i> (Nägeli) Delponte	30
<i>Staurastrum furcatum</i> Brébisson	21

Anexo 2: Continuação...

Táxons	Reservatórios
<i>Staurastrum gracile</i> Ralfs ex Ralfs	2
<i>Staurastrum leptocladum</i> Nordstedt	5, 10
<i>Staurastrum sebaldi</i> Reinsch	1
<i>Staurastrum tetracerum</i> Ralfs ex Ralfs	21
<i>Staurastrum</i> sp.	4, 16
<i>Stauroidesmus connatus</i> (P.Lundell) Thomasson	21
<i>Stauroidesmus cuspidatus</i> (Brébisson) Teiling	21
<i>Stauroidesmus dejectus</i> (Brébisson) Teiling	1, 30
<i>Stauroidesmus mamillatus</i> (Nordstedt) Teiling	21
<i>Stauroidesmos parchyrhynchus</i> (Nordstedt) Teiling	15
<i>Stauroidesmus</i> sp.	21, 26
<i>Tetraëdriella spinigera</i> Skuja	23, 26, 27
<i>Tetraëdron minimum</i> (A.Braun) Hansgirg	14, 18, 24, 25
<i>Tetraëdron victoriae</i> Woloszynska	26
<i>Tetrastrum staurogeniiforme</i> (Schröder) Lemmermann	5
<i>Volvox</i> sp.	5, 14, 23, 27
<i>Westella botryoides</i> (West) De Wildeman	22
EUGLENOPHYTA	
<i>Cryptoglena skujae</i> Marin & Melkonian	20
<i>Euglena acus</i> (O.F.Müller) Ehrenberg	1, 12, 21, 22, 24, 27, 30
<i>Euglena agilis</i> H.J.Carter	27
<i>Euglena caudata</i> K.Hübner	9, 10, 11, 13, 14, 23, 24, 25, 27, 30
<i>Euglena minuta</i> Prescott	17, 24
<i>Euglena oxyuris</i> Schmarda	16, 17, 19, 22, 24
<i>Euglena pisciformis</i> Klebs	15
<i>Euglena</i> sp.	4, 13
<i>Lepocinclis ovum</i> (Ehrenberg) Lemmermann	15, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 27
<i>Lepocinclis</i> sp.	12, 13, 14, 19, 23, 24, 27
<i>Monomorphina pyrum</i> (Ehrenberg) Mereschkowsky	11, 15, 17, 18
<i>Phacus acuminatus</i> Stokes	23, 24, 25, 27
<i>Phacus curvicauda</i> Svirenko	23
<i>Phacus glaber</i> Pochmann	7, 8, 10
<i>Phacus hamatus</i> Pochmann	17, 24, 25
<i>Phacus tortus</i> (Lemmermann) Skvortzov	12, 23, 24
<i>Strombomonas deflandrei</i> (Y.V.Roll) Deflandre	23
<i>Strombomonas gibberosa</i> (Playfair) Deflandre	25
<i>Strombomonas rotunda</i> (Playfair) Deflandre	12

Anexo 2: Continuação...

Táxons	Reservatórios
<i>Strombomonas scabra</i> (Playfair) G.Tell & V.Conforti	13, 19
<i>Strombomonas</i> sp.	24
<i>Trachelomonas armata</i> (Ehrenberg) F.Stein	1, 19, 27, 29
<i>Trachelomonas caudata</i> (Ehrenberg) Stein	13, 19, 24, 25, 27
<i>Trachelomonas conica</i> Playfair	19, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 30
<i>Trachelomonas curta</i> A.M.Cunha	15, 23, 25, 26
<i>Trachelomonas cylindrica</i> Ehrenberg	1, 24
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) F.Stein	4, 19, 23, 24, 26, 29, 30
<i>Trachelomonas intermedia</i> P.A.Dangeard	16, 18
<i>Trachelomonas lacustris</i> Drezepolski	24, 30
<i>Trachelomonas molesta</i> Deflandre	23
<i>Trachelomonas oblonga</i> Lemmermann	1, 7, 8, 10, 11, 13, 18, 19, 24, 27, 30
<i>Trachelomonas planctonica</i> Svirenko	23, 27
<i>Trachelomonas pulcherrima</i> Playfair	19
<i>Trachelomonas splendidissima</i> Middelhoek	1, 11, 14, 15, 19, 24, 25, 26, 27
<i>Trachelomonas verrucosa</i> A.Stokes	27
<i>Trachelomonas volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	1, 2, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 30
<i>Trachelomonas volvocinopsis</i> Svirenko	1, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30
DINOPHYTA	
<i>Gymnodinium abbreviatum</i> Kofoid & Swezy	1, 12, 13, 30
<i>Parvodinium umbonatum</i> (Stein) S.Carty	17, 21, 22
<i>Peridinium volzii</i> Lemmermann	15
<i>Peridinium</i> sp.	18

7.3. Anexo 3: Quantidade (mm) e frequência (dias) de precipitação pluviométrica ocorridos nos últimos 30 dias que antecederam a coleta de dados em campo para ambas as estações seca e chuvosa.

Reservatórios	Estação Seca		Estação chuvosa	
	Quantidade	Frequência	Quantidade	Frequência
Riacho da Serra	0	0	215,8	18
Garças	0	0	215,8	18
São Pedro do Mato	12,4	5	144,5	23
Maringá	0	0	132,7	21
Açudinho	46,9	9	61,2	5

Anexo 3: *Continuação...*

Reservatórios	Estação Seca		Estação Chuvosa	
	Quantidade	Frequência	Quantidade	Frequência
Açude do Palma	40,8	12	61,2	5
Esperança	40,8	12	60,1	9
Lagoa de Roça	1,1	1	60,1	9
Araruna	35,8	8	72	5
Campo de Santana	7,4	5	37,7	6
Lagoa de Bananeira	7,9	2	54,7	5
Barra de Santa Rosa	46,9	9	49,3	4
Ilha	8,3	1	72,2	5
Assunção	0	0	53,7	4
Pedra Vermelha	20,8	4	172,5	3
Cosme Pinto	20,8	4	172,5	3
Salgadinho	0	0	183,2	11
Areia de Baraúnas	0	0	154,2	9
Passagem	0	0	146,6	8
Cacimba de Areia	0	0	146,6	8

7.4. Anexo 4: Normas de submissão da Aquatic Ecology**Title Page**

The title page should include:

The name(s) of the author(s)

A concise and informative title

The affiliation(s) and address(es) of the author(s)

The e-mail address, and telephone number(s) of the corresponding author

If available, the 16-digit ORCID of the author(s)

Abstract

Please provide an abstract of 150 to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

Keywords

Please provide 4 to 6 keywords which can be used for indexing purposes.

Text Formatting

Manuscripts should be submitted in Word.

Use a normal, plain font (e.g., 10-point Times Roman) for text.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

Use italics for emphasis.

Use the automatic page numbering function to number the pages.

Do not use field functions.

Use tab stops or other commands for indents, not the space bar.

Use the table function, not spreadsheets, to make tables.

Use the equation editor or MathType for equations.

Save your file in docx format (Word 2007 or higher) or doc format (older Word versions).

Manuscripts with mathematical content can also be submitted in LaTeX.

LaTeX macro package (zip, 181 kB)

Headings

Please use no more than three levels of displayed headings.

Abbreviations

Abbreviations should be defined at first mention and used consistently thereafter.

Footnotes

Footnotes can be used to give additional information, which may include the citation of a reference included in the reference list. They should not consist solely of a reference citation, and they should never include the bibliographic details of a reference. They should also not contain any figures or tables.

Footnotes to the text are numbered consecutively; those to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data). Footnotes to the title or the authors of the article are not given reference symbols.

Always use footnotes instead of endnotes.

Acknowledgments

Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section on the title page. The names of funding organizations should be written in full.

Important notes:

Please submit your manuscript in 11-point Times Roman.

And please use double line spacing.

Citation

Cite references in the text by name and year in parentheses. Some examples:

Negotiation research spans many disciplines (Thompson 1990).

This result was later contradicted by Becker and Seligman (1996).

This effect has been widely studied (Abbott 1991; Barakat et al. 1995a, b; Kelso and Smith 1998; Medvec et al. 1999, 2000).

Reference list

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

The list of references should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. Personal communications and unpublished works should only be mentioned in the text. Do not use footnotes or endnotes as a substitute for a reference list.

Reference list entries should be alphabetized by the last names of the first author of each work. Order multi-author publications of the same first author alphabetically with respect to second, third, etc. author. Publications of exactly the same author(s) must be ordered chronologically.

Journal article

Gamelin FX, Baquet G, Berthoin S, Thevenet D, Nourry C, Nottin S, Bosquet L (2009) Effect of high intensity intermittent training on heart rate variability in prepubescent children. *Eur J Appl Physiol* 105:731-738. <https://doi.org/10.1007/s00421-008-0955-8>

Ideally, the names of all authors should be provided, but the usage of “et al” in long author lists will also be accepted:

Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. *N Engl J Med* 965:325–329

Article by DOI

Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med.* <https://doi.org/10.1007/s001090000086>

Book

South J, Blass B (2001) *The future of modern genomics*. Blackwell, London

Book chapter

Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) *The rise of modern genomics*, 3rd edn. Wiley, New York, pp 230-257

Online document

Cartwright J (2007) Big stars have weather too. IOP Publishing PhysicsWeb. <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007

Dissertation

Trent JW (1975) *Experimental acute renal failure*. Dissertation, University of California

Always use the standard abbreviation of a journal’s name according to the ISSN List of Title Word Abbreviations, see

ISSN LTWA

If you are unsure, please use the full journal title.

For authors using EndNote, Springer provides an output style that supports the formatting of in-text citations and reference list.

EndNote style (zip, 2 kB)

Table

All tables are to be numbered using Arabic numerals.

Tables should always be cited in text in consecutive numerical order.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

For each table, please supply a table caption (title) explaining the components of the table.

Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table caption.

Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data) and included beneath the table body.

Please note:

Tables should be submitted at the end of the manuscript, not within the text of the manuscript.

Figures

Electronic Figure Submission

Supply all figures electronically.

Indicate what graphics program was used to create the artwork.

For vector graphics, the preferred format is EPS; for halftones, please use TIFF format. MSOffice files are also acceptable.

Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Name your figure files with "Fig" and the figure number, e.g., Fig1.eps.

Line Art

line-bw

Definition: Black and white graphic with no shading.

Do not use faint lines and/or lettering and check that all lines and lettering within the figures are legible at final size.

All lines should be at least 0.1 mm (0.3 pt) wide.

Scanned line drawings and line drawings in bitmap format should have a minimum resolution of 1200 dpi.

Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Halftone Art

halftone-gray-color

Definition: Photographs, drawings, or paintings with fine shading, etc.

If any magnification is used in the photographs, indicate this by using scale bars within the figures themselves.

Halftones should have a minimum resolution of 300 dpi.

Combination Art

combined

Definition: a combination of halftone and line art, e.g., halftones containing line drawing, extensive lettering, color diagrams, etc.

Combination artwork should have a minimum resolution of 600 dpi.

Color Art

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

Color art is free of charge for online publication.

If black and white will be shown in the print version, make sure that the main information will still be visible. Many colors are not distinguishable from one another when converted to black and white. A simple way to check this is to make a xerographic copy to see if the necessary distinctions between the different colors are still apparent.

If the figures will be printed in black and white, do not refer to color in the captions.

Color illustrations should be submitted as RGB (8 bits per channel).

Figure Lettering

To add lettering, it is best to use Helvetica or Arial (sans serif fonts).

Keep lettering consistently sized throughout your final-sized artwork, usually about 2–3 mm (8–12 pt).

Variance of type size within an illustration should be minimal, e.g., do not use 8-pt type on an axis and 20-pt type for the axis label.

Avoid effects such as shading, outline letters, etc.

Do not include titles or captions within your illustrations.

Figure Numbering

All figures are to be numbered using Arabic numerals.

Figures should always be cited in text in consecutive numerical order.

Figure parts should be denoted by lowercase letters (a, b, c, etc.).

If an appendix appears in your article and it contains one or more figures, continue the consecutive numbering of the main text. Do not number the appendix figures, "A1, A2, A3, etc." Figures in online appendices (Electronic Supplementary Material) should, however, be numbered separately.

Figure Captions

Each figure should have a concise caption describing accurately what the figure depicts. Include the captions in the text file of the manuscript, not in the figure file.

Figure captions begin with the term Fig. in bold type, followed by the figure number, also in bold type.

No punctuation is to be included after the number, nor is any punctuation to be placed at the end of the caption.

Identify all elements found in the figure in the figure caption; and use boxes, circles, etc., as coordinate points in graphs.

Identify previously published material by giving the original source in the form of a reference citation at the end of the figure caption.

Figure Placement and Size

Figures should be submitted separately from the text, if possible.

When preparing your figures, size figures to fit in the column width.

For most journals the figures should be 39 mm, 84 mm, 129 mm, or 174 mm wide and not higher than 234 mm.

For books and book-sized journals, the figures should be 80 mm or 122 mm wide and not higher than 198 mm.

Permissions

If you include figures that have already been published elsewhere, you must obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format. Please be aware that some publishers do not grant electronic rights for free and that Springer will not be able to refund any costs that may have occurred to receive these permissions. In such cases, material from other sources should be used.

Accessibility

In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your figures, please make sure that

All figures have descriptive captions (blind users could then use a text-to-speech software or a text-to-Braille hardware)

Patterns are used instead of or in addition to colors for conveying information (colorblind users would then be able to distinguish the visual elements)

Any figure lettering has a contrast ratio of at least 4.5:1

7.5. Anexo 5: Normas de submissão da revista Journal of Tropical Ecology

Preparation of the manuscript

Authors are strongly advised to consult a recent issue of the JTE to acquaint themselves with the general layout of articles. You can view a free sample issue of the journal at <http://journals.cambridge.org/trosample>.

Manuscripts should be prepared according to the following structure:

Page 1. Title page. This should contain (a) the full title, preferably of less than 20 words and usually containing the geographical location of the study; (b) a running title of not more than 48 letters and spaces; (c) a list of up to 10 key words, separated by commas, in alphabetical order suitable for international retrieval systems; (d) the full name of each author; (e) the name of the institution in which the work was carried out; and (f) the present email address of the author to whom PDF proofs should be sent.

Page 2. Abstract. This should be a single paragraph, in passive mode, no more than 200 words long, concise summary of the paper intelligible on its own in conjunction with the title, without abbreviations or references.

Page 3. et seq. The main body of the text may contain the following sections in the sequence indicated: (a) Introduction, (b) Methods, (c) Results, (d) Discussion, (e) Acknowledgements, (f) Literature Cited, (g) Appendices, (h) Tables, (i) Legends to Figures. An extra section between (a) and (b) for Study Site or Study Species might be necessary.

COSTA, D.F. Teorias de diversidade aplicadas ao fitoplâncton de ecossistemas continentais...

Main headings should be in capital type and centred; sub-headings should be ranged left and in bold. A Short Communication has a title, abstract and keywords but no section headings until Acknowledgements and item Literature Cited. Acknowledgements should be brief. Notes should be avoided if at all possible; any notes will be printed at the end of the paper and not as footnotes.

Tables (preferably in MS Word, they must not be submitted as images) should be provided either at the end of the manuscript or as separate files. Tables should be numbered consecutively with Arabic numerals and every table should be cited at least once in the text, in consecutive order.

Figures should be submitted as separate files in TIF or EPS format but captions to figures should be supplied on a separate sheet at the end of the main manuscript. All figures must be cited in consecutive order. The page size should be set to A4 and the text should be in a font size of 12 or greater throughout. Double spacing must also be used throughout, allowing wide margins (about 3 cm) on all sides. Main text pages should be numbered.

Scientific names

The complete Latin name (genus, species and authority) must be given in full for every organism when first mentioned in the text unless a standard nomenclatural reference is available which can be cited. Authorities might alternatively appear in Tables where they are first used. Names of taxa at generic rank and below should be in italics.

Units of measurement

Measurements must be in metric units; if not, metric equivalents must also be given. The minus index (m-1, mm-3) should be used except where the unit is an object, e.g. 'per tree', not 'tree-1'). Use d-1, wk-1, mo-1 and y-1 for per day, per week, per month and per year.

Abbreviations

In general, abbreviations should be avoided. Numbers one to nine should be spelled out and number 10 onwards given in figures. Dates should follow the sequence day-month-year, e.g. 1 January 1997. The 24-hour clock should be used, e.g. 16h15.

Appendix material

Unavoidably large tables or lists disrupt the flow and layout of the main text and are best included in appendices. Appendices are numbered consecutively with Arabic numerals and must be cited in numerical order in the text. Very large appendices may be published online only. In this case, the material is not copy edited or typeset but loaded directly as supplied by the authors (see below). All appendix material must conform to the journal style. Publication of appendix material remains at the discretion of the editor. Appendices are not normally included with short communications.

Literature cited

References to literature in the text should conform to the 'name-and-date' system. For example, direct citation as: Benzing (2000) or Moses & Semple (2011); or parenthetically (Holste et al. 1981). If a number of references are cited at one place in the text, they should not be arranged chronologically, but alphabetically by first author, with single-author references before those with two authors, which in turn come before those with three or more authors, e.g. (Chan 2008, Dubois & Blanc 1999, Silva & Almeida 2011, Silva et al. 2009, Williams 2003). In the reference list citations should take the forms given below. References with two or more authors should be arranged first alphabetically then chronologically. The names of cited journals should be given in full. Certain foreign language citations may be translated into English, and this should always be done where the English alphabet is not used (e.g. Chinese, Hindi, Thai).

BENZING, D. H. 2000. Bromeliaceae - profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge. 690 pp.

HOLSTE, E. K., KOBE, R. K. & VRIESENDORP, C. F. 2011. Seedling growth responses to soil resources in the understory of a wet tropical forest. *Ecology* 92:1828-1838.

MOSES, K. & SEMPLE, S. 2011. Primary seed dispersal by the black-and-white ruffed lemur (*Varecia variegata*) in the Manombo forest, south-east Madagascar. *Journal of Tropical Ecology* 27:1-10.

ROHWER, S., BUTLER, L. K. & FROEHLICH, D. R. 2005. Ecology and demography of east-west differences in molt scheduling of Neotropical migrant passerines. Pp. 87-105 in Greenberg, R. & Marra, P. P. (eds.). *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Use the following as contractions in text: 'pers. obs.', 'pers. comm.', 'unpubl. data', 'in press'.

Authors should double-check that all references in the text correspond exactly to those in the Literature Cited section.

Tables and figures

Tables

Tables should be in a simple form, with one set of column and row headings per table. Tables in parts with different column headings are not acceptable. These should be split into two or more separate tables. Column headings should be brief, with units of measurement in parentheses. Vertical lines should not be used to separate columns. Avoid presenting tables that are too large to be printed across the page; table width must not exceed 80 characters, including spaces between words, figures and columns. Each table should be numbered consecutively with Arabic numerals. They can either be submitted as separate files (Microsoft Word) or appended to the main manuscript text file. Each table must be accompanied by a clear and concise caption. All 4 tables and figures must be cited in the text.

Figures and Illustrations

Please ensure that your figures are saved at final publication size and are in our recommended file formats. Following these guidelines will result in high quality images being reproduced in both the print and the online versions of the Journal. Authors should ensure that all figures, whether line drawings or photographs, clarify or reduce the length of the text. Figures should be submitted in TIF or EPS format at approximate final publication size. Resolution of artwork should be at the following minimum resolutions: line artwork (black & white), 1200 dpi; combination, i.e. line/tone (greyscale), 800 dpi; black-and-white halftone (greyscale), 300 dpi; and colour halftone, 300 dpi. Colour is only encouraged where its use adds materially to the comprehension of the figure. All colour images should be clear when reproduced in black-and-white if authors are not paying for colour in print. Comprehensive guidance on creating suitable electronic figures is available in the Cambridge Journals Artwork Guide.

Please:

- ensure text figures, line drawings, computer-generated figures and graphs are of sufficient size and quality to allow for reduction;
- avoid the use of solid black infills or complex hatching;
- use halftone images where they make a real contribution to the text, and ensure they are of good quality at the intended final size with any required lettering or numbering inserted by the author;
- include figure legends and numbers on a separate page at the end of the body text of the manuscript; individual parts of a figure should be clearly labelled with lowercase letters consecutively from 'a' and referred to in the legend. Legends to multipart figures should open with a statement summarising the whole figure. The individual parts should then be itemised with the part labels in full parentheses AFTER each item. Legends to figures and tables should be informative, ideally allowing readers to comprehend what the figure/table represents without reference to the main text of the paper.
- where possible put key symbols and lines in legends not on figures;
- inform the Editorial Office at the earliest opportunity if you wish to use colour figures (we will ask authors to pay in advance for the use of colour, but we can advise on how this can be kept to a minimum if we know your plans). If you request colour figures in the printed version, you will be contacted by CCC-Rightslink who are acting on our behalf to collect Author Charges. Please follow their instructions in order to avoid any delay in the publication of your article.