

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

JAQUELINE DITTRICH

**Diferentes métricas da diversidade de organismos planctônicos têm
respostas distintas à adição experimental de nutrientes**

Maringá
2017

JAQUELINE DITTRICH

Diferentes métricas da diversidade de organismos planctônicos têm respostas distintas à adição experimental de nutrientes

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais.
Orientador: Prof. Dr. André Andrian Padial

Maringá
2017

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

D617d Dittrich, Jaqueline, 1990-
Diferentes métricas da diversidade de organismos planctônicos têm respostas distintas à adição experimental de nutrientes / Jaqueline Dittrich. -- Maringá, 2017.
55 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2017.
Orientador: Prof. Dr. André Andrian Padial.

1. Organismos planctônicos de água doce - Produtividade primária. 2. Organismos planctônicos de água doce - Nutrientes - Enriquecimento. 3. Organismos planctônicos de água doce - Biodiversidade - Diversidade beta taxonômica. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -592.17615
NBR/CIP - 12899 AACR/2

JAQUELINE DITTRICH

Diferentes métricas da diversidade de organismos planctônicos têm respostas distintas à adição experimental de nutrientes

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. André Andrian Padial
Universidade Estadual de Maringá/ Universidade Federal do Paraná (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Fabiana Schneck
Universidade Federal do Rio Grande (FURG)

Dr.^a Bárbara Dunck Oliveira
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 20 de fevereiro de 2017.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos aqueles que colaboraram para o êxito desse trabalho, seja ajudando na prática, apoiando emocionalmente ou fornecendo o alicerce para que tudo acontecesse. São tantas pessoas que foram essenciais, que peço desculpas caso a memória teime em falhar, mas aproveito o curto espaço para agradecer a todos. Em especial, sou grata:

A Deus, cuja Consciência reside na natureza que tanto amamos, respeitamos e dedicamos a vida a estudar;

A meus pais, João Ricardo e Rosangela Locatelli Dittrich, à minha avó Justina Locatelli, à minha família, e ao meu amor Djesser Zechner Sergio, que entenderam os momentos de ausência e de ansiedade, me incentivando com muito amor, carinho e compreensão, incondicionalmente;

A meu orientador Prof. Dr. André Andrian Padial e à minha coorientadora Dr.^a Juliana Déo Dias, cuja dedicação ao ensino e à orientação é exemplar; são profissionais extremamente competentes, que admiro muito e com os quais sinto orgulho de ter trabalhado;

À Universidade Estadual de Maringá, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, ao Nupélia e a todos os professores, pesquisadores e funcionários que tornam esse curso um dos melhores do Brasil;

Aos professores doutores Sidinei Magela Thomaz, Claudia Costa Bonecker e Luzia Cleide Rodrigues, pelo apoio e acolhimento;

À turma do Mestrado do PEA de 2015, em especial a Joyce A. dos Santos, pela amizade e pelos momentos de risadas e de estudos, e a Nayara L. Franco e Douglas Souza pela amizade, apoio e auxílio em campo;

Aos amigos do Laboratório de Análise e Síntese em Biodiversidade da UFPR - Fernanda Ceschin, Suelen Pereto, Juliana Wojciechowski, Elena Galvanese, Artur Bezerra e Elielton Araújo, que acompanharam e apoiaram minha caminhada;

Aos integrantes dos laboratórios de Macrófitas Aquáticas, de Zooplâncton, de Fitoplâncton e ao Laboratório de Limnologia do Nupélia, pelo auxílio, amizade e por todo o conhecimento compartilhado.

“Hoje me sinto mais forte

Mais feliz, quem sabe

Só levo a certeza

De que muito pouco sei

Ou nada sei

Conhecer as manhas e as manhãs

O sabor das massas e das maçãs

É preciso amor pra poder pulsar

É preciso paz pra poder sorrir

É preciso a chuva para florir

Penso que cumprir a vida seja simplesmente

Compreender a marcha e ir tocando em frente

Como um velho boiadeiro levando a boiada

Eu vou tocando os dias

Pela longa estrada, eu vou

Estrada eu sou”

Tocando em Frente – Almir Sater e Renato Teixeira

Diferentes métricas da diversidade de organismos planctônicos têm respostas distintas à adição experimental de nutrientes

RESUMO

A produtividade primária é um dos principais determinantes da biodiversidade global e, em ecossistemas aquáticos, pode ser representada pela concentração de nutrientes na coluna d'água. Porém, nesses ambientes, o incremento por nutrientes pode alterar a biodiversidade e os processos ecossistêmicos. Avaliou-se a resposta das diversidades alfa, beta e gama - taxonômica e funcional - de fitoplâncton e zooplâncton ao incremento de nutrientes em microcosmos. Estabeleceu-se experimentalmente, um gradiente de adição de nitrato e fosfato a 10 tratamentos contendo esses organismos. Diferentes métricas de diversidade taxonômica (índice de Shannon-Wiener, riqueza, equitabilidade) e funcional (FRic, FDiv, FEve e RaoQ) foram calculadas para cada microcosmo (diversidade alfa) e para o conjunto dos quatro microcosmos que representaram um mesmo tratamento (diversidade gama). A diversidade beta, tanto taxonômica quanto funcional, foi considerada como a dissimilaridade entre réplicas de cada tratamento e calculada com dados de ocorrência e abundância de espécies. Para ambos os grupos, observou-se um incremento da riqueza e uma redução da equitabilidade ao longo do gradiente de enriquecimento, indicando a dominância de certas espécies em níveis maiores de produtividade. A diversidade beta taxonômica apresentou uma relação linear positiva com o incremento de nutrientes com dados de ocorrência, indicando a maior ocorrência de processos estocásticos em microcosmos mais produtivos, e uma relação em forma de domo com dados de abundância, indicando maior coexistência de espécies em níveis intermediários de nutrientes. A riqueza funcional aumentou para ambos os grupos, enquanto a divergência funcional diminuiu, indicando que o excesso de nutrientes seleciona espécies com combinações específicas de traços. Concluímos que, o enriquecimento por nutrientes em ambientes aquáticos pode afetar diretamente a biodiversidade, mesmo em pequena escala espacial e em curto espaço de tempo.

Palavras-chaves: Enriquecimento. Biodiversidade. Diversidade beta. Traços funcionais. Zooplâncton. Fitoplâncton.

Diversity metrics of planktonic organisms respond distinctly to experimental nutrient enrichment

ABSTRACT

Primary productivity is one of the main determinants of global biodiversity and it can be related to nutrient concentration in aquatic ecosystems. However, nutrient enrichment may alter the various components of biodiversity and ecosystem processes. The aim of this study was to evaluate plankton taxonomic and functional diversity responses to nutrient addition in microcosms. We experimentally established a gradient of nitrate and phosphate addition to ten treatments containing diverse assemblages of phytoplankton and zooplankton. Diversity was assessed based on taxonomic (Shannon-Wiener Index, species richness and equitability) and functional diversity indexes (FRic, FDiv, FEve and RaoQ) for each microcosm (alpha diversity) and for each treatment (gamma diversity). Taxonomic and functional beta diversity were considered as the dissimilarity among replicates within each treatment; they were calculated with occurrence and species abundance data. We observed an increase in species richness and a decrease in equitability along the enrichment gradient for both groups, indicating the dominance of certain species in greater levels of productivity. Taxonomic beta diversity was positively related to nutrient gradient, pointing to the greater occurrence of stochastic processes in more rich microcosms. However, it also presented a dome relationship when abundance data were considered – greater species coexistence in intermediate levels of nutrient addition. Functional richness increased for both groups, whereas functional divergence decreased along the gradient, indicating that the excess of nutrients selects species with a certain combination of functional traits. We conclude that nutrient enrichment may affect biodiversity in a short period of time and at small spatial scales.

Keywords: Enrichment. Biodiversity. Beta diversity. Functional traits. Zooplankton. Phytoplankton.

Dissertação elaborada e formatada
conforme as normas da publicação
científica *Oecologia*. Disponível em:
<<http://link.springer.com/journal/442>>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	09
2 METODOLOGIA	12
2.1 EXPERIMENTO.....	12
2.1.1 Delineamento experimental.....	12
2.1.2 Amostragem.....	14
2.2 QUANTIFICAÇÃO E IDENTIFICAÇÃO DOS ORGANISMOS.....	15
2.3 ANÁLISE DE DADOS.....	15
2.3.1 Medidas de diversidade taxonômica.....	15
2.3.2 Medidas de diversidade funcional.....	16
3 RESULTADOS	20
3.1 DIVERSIDADE TAXONÔMICA.....	20
3.2 DIVERSIDADE FUNCIONAL.....	24
4 DISCUSSÃO	26
4.1 RELAÇÕES OBSERVADAS COM A DIVERSIDADE TAXONÔMICA.....	27
4.2 RELAÇÕES OBSERVADAS COM A DIVERSIDADE FUNCIONAL.....	30
4.3 CONCLUSÃO.....	31
REFERÊNCIAS	32
APÊNDICE A – Valores médios, mínimos e máximos dos parâmetros limnológicos acompanhados durante o experimento.....	41
APÊNDICE B – Traços funcionais de fitoplâncton e zooplâncton utilizados nas análises de diversidade funcional.....	43
APÊNDICE C – Lista das espécies de fitoplâncton e zooplâncton identificadas em todos os tratamentos.....	50
APÊNDICE D – Valores de R^2 e P das análises que não apresentaram relações significativas.....	54

1 INTRODUÇÃO

A produtividade primária é um dos principais determinantes da biodiversidade global e exerce grande influência sobre a composição de espécies em comunidades em diversas escalas (Hoffman & Dodson 2005; Barnett & Beisner 2007; Chase 2010). De forma geral, sugere-se que ambientes mais produtivos apresentam maior riqueza de espécies devido à baixa limitação de recursos, principalmente em amplas escalas espaciais – e.g. na comparação entre biomas ou regiões geográficas (Francis & Currie 2003; Hawkins et al. 2003; Harrison et al. 2006). Quando a biodiversidade é avaliada em escalas espaciais menores, a relação entre produtividade primária e riqueza de espécies pode assumir diversas formas: linear positiva, negativa, ou em forma de domo (Dodson et al. 2000; Chase & Leibold 2002; Chalcraft et al. 2004; Harrison et al. 2006; Chase 2010; Simões et al. 2013; Astorga et al. 2014). Entretanto, tal efeito é pouco conhecido considerando outras facetas da biodiversidade (Hoffman & Dodson 2005; Forrest & Arnott 2006), por exemplo, em termos de diversidade taxonômica e funcional, e em termos de diversidade alfa, beta e gama.

Em ambientes aquáticos, a produtividade primária é frequentemente representada pela concentração dos principais nutrientes limitantes na coluna d'água, como nitrogênio e fósforo (Vitousek et al. 1997; Langenheder et al. 2012). Nesses ambientes, o incremento de nutrientes pode levar ao processo de eutrofização artificial, que pode acarretar em perdas da biodiversidade (Smith 1979; Heino, 2013; Steiner 2014) e alterar processos ecossistêmicos e os ciclos biogeoquímicos (Villéger et al. 2010). De fato, uma das maiores ameaças à biodiversidade aquática é o enriquecimento por nutrientes (Carpenter et al. 1998; Worm & Lotze 2006). Ele afeta diretamente a base da cadeia trófica aquática (i.e., o fitoplâncton produtor de matéria orgânica), determinando a diversidade dos consumidores, principalmente do zooplâncton, importantes indicadores do funcionamento ecossistêmico (Hessen et al. 2007; Nevalainen & Luoto 2013). O fitoplâncton responde prontamente à maior concentração de nutrientes na coluna d'água, aumentando em abundância (Smith et al. 1999) e o zooplâncton tende a acompanhar essa resposta, aumentando também em abundância (Straile & Geller 1998). Porém, esse aumento na abundância de ambos os grupos é geralmente acompanhado por mudanças na composição de espécies, com determinados grupos dominando as comunidades – como as cianobactérias, algas potencialmente produtoras de toxinas (Smith et al. 1999; O'Neil et al. 2012). Portanto, alterações na diversidade de ambos os grupos são esperadas devido ao incremento de nutrientes (Heino 2013).

A escolha de métricas apropriadas para entender como as comunidades biológicas respondem ao enriquecimento por nutrientes em ecossistemas aquáticos tem sido um desafio (Nelson et al. 2013). Nesse sentido, os distintos componentes da diversidade taxonômica – alfa, beta e gama – podem apresentar respostas variadas ao incremento de nutrientes (Donohue et al. 2009; Heino 2013), e estão sujeitos à atuação de diferentes mecanismos ecológicos. Por exemplo, espera-se que o enriquecimento excessivo por nutrientes em ecossistemas aquáticos cause uma redução da biodiversidade em escala local (diversidade alfa), afetando a abundância e a composição de espécies (Buosi et al. 2011). A explicação se baseia na extinção local de espécies adaptadas a sobreviver em ambientes pouco produtivos (Chase & Leibold 2002). Por outro lado, a adição de nutrientes pode levar à dominância de algumas espécies, diminuindo a biodiversidade total e a equitabilidade nas comunidades, afetando também a diversidade gama (Vitousek et al. 1997). De forma relacionada com os mecanismos propostos para as diversidades alfa e gama, o incremento de nutrientes nos ambientes aquáticos pode levar à diminuição da dissimilaridade composicional das comunidades (diversidade beta), promovendo a homogeneização biótica e diminuindo o *turnover* entre comunidades locais (Olden & Poff 2004; Vilar et al. 2014). A principal explicação é que distúrbios ambientais de origem antrópica tendem a diminuir a importância dos processos estocásticos na estruturação das comunidades e a atuar como filtros não-aleatórios, selecionando espécies capazes de sobreviver em locais modificados (Smart et al. 2006) e diminuindo também o pool regional de espécies e a heterogeneidade ambiental (Villar et al. 2014). Por outro lado, existem indícios de que o aumento da produtividade ocasione o aumento da ocorrência de processos estocásticos (e.g. efeitos prioritários, deriva ecológica, processos de extinção e colonização) na estruturação das comunidades (Jonsson et al. 2016), em detrimento de processos determinísticos (*species sorting*), fazendo com que a diversidade beta aumente em gradientes de produtividade (Chase 2007, 2010; Chase et al. 2011; Chase & Myers 2011; Harrison et al. 2011; Andrew et al. 2012; Bini et al. 2014). Assim, apesar da produtividade primária ser um claro determinante da diversidade beta (Chase & Leibold 2002; Van der Gucht et al. 2007), o formato da relação entre ambas ainda é incerto e sujeito a debates (Bini et al. 2014).

Os índices de biodiversidade baseados somente na diversidade taxonômica nem sempre promovem uma visão ampla de como distúrbios de origem antrópica afetam a biodiversidade, pois não consideram a identidade biológica das espécies, nem as diferenças entre elas, tratando os diferentes táxons como equivalentes (Litchman et al. 2010; Villéger et

al. 2010). De fato, a maioria dos trabalhos avalia a biodiversidade apenas com base no número de espécies, usando a riqueza como variável preditora, e não distinção interespecífica (Cadotte 2011; Roscher et al. 2012). Como a biodiversidade afeta o funcionamento ecossistêmico por meio dos traços funcionais das espécies (Cadotte 2011), medir as diferenças entre espécies é essencial na avaliação de suas respostas a alterações ambientais. A diversidade funcional é uma medida multivariada das diferenças interespecíficas, sendo calculada com base no valor, na variação, na distribuição e na abundância dos traços funcionais das espécies que compõem uma comunidade (Tilman 2001; Petchey & Gaston 2002; Díaz et al. 2006; Petchey & Gaston 2006; Rolo et al. 2016). Ela pode ser representada por índices que capturam seus três componentes principais: a riqueza, a equitabilidade e a divergência funcional (Mason et al. 2005; Villéger et al. 2008; Mason & de Bello 2013). Os índices que expressam esses componentes da diversidade funcional são frequentemente avaliados em conjunto em estudos com o objetivo de interpretar as respostas da diversidade funcional ao longo de gradientes ecológicos (Mouchet et al. 2010; Mason & de Bello 2013). A diversidade funcional é comumente medida em termos de diversidade alfa (medidas que resumem a diversidade funcional em uma comunidade), mas ela pode ser medida também considerando a dissimilaridade funcional entre comunidades – i.e., a diversidade beta funcional (Ricotta & Burrascano 2008). Assim, ela pode ser dividida em diversidades alfa, beta e gama funcional, promovendo maior entendimento dos processos ecológicos que afetam a estrutura das comunidades e a coexistência das espécies em múltiplas escalas espaciais (Mason et al. 2008). Portanto, sugere-se que análises baseadas em traços funcionais sejam mais frequentemente utilizadas com o objetivo de compreender a resposta das comunidades a variações em gradientes abióticos (Barnett & Beisner 2007; Mouillot et al. 2011) e para elucidar os mecanismos determinam as alterações na composição e estrutura das comunidades (Edwards et al. 2013).

Estudos abordando o efeito da diversidade funcional sobre os processos ecossistêmicos indicam que a diversidade de traços funcionais, principalmente de plantas, promove a produtividade primária (Flombaum et al. 2012; Roscher et al. 2013). Porém, o processo inverso pode ocorrer, ou seja, alterações nos processos ecossistêmicos podem afetar a diversidade funcional das espécies que compõe as comunidades, diminuindo a diversidade funcional (Ricotta & Moretti 2011; Laliberté et al. 2013). Os efeitos do enriquecimento de corpos d'água com nutrientes de origem alóctone sobre a diversidade funcional de fitoplâncton e zooplâncton ainda são pouco conhecidos. Para zooplâncton, sabe-se que ela

diminui ao longo de um gradiente de fósforo total (considerado *proxy* para produtividade primária) (Barnett & Beisner 2007) e com o processo de eutrofização (Nevalainen & Luoto 2013). Em relação ao fitoplâncton, nenhum trabalho abordou formalmente a relação entre diversidade funcional e enriquecimento por nutrientes, mas há indícios da perda de grupos funcionais de algas com o processo de eutrofização (Nelson et al. 2013).

O objetivo principal desse trabalho foi avaliar a resposta das diversidades alfa, beta e gama - taxonômica e funcional - de fitoplâncton e zooplâncton ao incremento de nutrientes em microcosmos. Para isso, foi experimentalmente estabelecido um gradiente de incremento de nutrientes, simulando um aumento da produtividade primária. Visto que expectativas diversas são plausíveis, nosso objetivo foi interpretar as respostas das diferentes métricas da diversidade para compreender como o aumento da produtividade afeta a biodiversidade de organismos planctônicos. Nossa expectativa inicial era que o incremento de nutrientes atuasse como um filtro ecológico, selecionando espécies mais adaptadas a sobreviver em condições eutróficas. Consideramos que tanto a diversidade taxonômica quanto a funcional apresentariam respostas a esse filtro ecológico, com reduções na diversidade e na equitabilidade.

2 METODOLOGIA

2.1 EXPERIMENTO

2.1.1 Delineamento experimental

O experimento foi realizado durante o verão de 2016 na Base Avançada de Pesquisas do Nupélia (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura) no município de Porto Rico, localizado na região de uma grande planície de inundação Neotropical no Sul do Brasil (i.e. planície de inundação do Alto Rio Paraná). Quarenta e quatro microcosmos foram utilizados para compor dez tratamentos com adição de nutrientes mais um tratamento controle sem adição de nutrientes, cada um com quatro réplicas. Esses microcosmos, com capacidade para 36 litros, foram preenchidos com 30 litros de água proveniente do rio Paraná, que é caracterizada como oligotrófica (Roberto et al. 2009).

Para compor a comunidade presente em cada microcosmo, o fitoplâncton e o zooplâncton foram coletados através de amostragem com redes de plâncton de 20 µm

(fitoplâncton), 45 µm e 68 µm (zooplâncton) em duas lagoas associadas ao rio Paraná (Lagoa das Garças e Ressaco do Pau Véio). A água desses locais foi coletada para garantir a presença de espécies pequenas de fitoplâncton na amostra, visto que, para esses organismos, o uso de rede é bastante seletivo para as espécies de maior tamanho. A coleta de fitoplâncton e do zooplâncton foi realizada em lagoas porque nesses locais encontra-se maior diversidade de plâncton do que no canal do rio Paraná. Os organismos provenientes das duas lagoas foram misturados, compondo uma comunidade homogênea e foram aclimatados por um dia antes do início do experimento. Após a aclimação, 500 mL dessa comunidade rica em organismos foram adicionados aos quarenta e quatro microcosmos para o início do experimento. Assim, a comunidade planctônica de cada microcosmo foi composta por organismos provenientes de duas lagoas e do rio Paraná.

A cada tratamento com adição de nutrientes (totalizando quarenta microcosmos), foi adicionada uma quantidade fixa de uma solução composta de NaNO_3 e K_2HPO_4 de concentração conhecida. O tratamento controle não recebeu nutrientes. As concentrações de nitrato e fosfato, respectivamente, utilizadas nos distintos tratamentos foram: 50 μgL^{-1} e 2.5 μgL^{-1} (T1); 100 μgL^{-1} e 5 μgL^{-1} (T2); 150 μgL^{-1} e 7.5 μgL^{-1} (T3), 200 μgL^{-1} e 10 μgL^{-1} (T4), 250 μgL^{-1} e 12.5 μgL^{-1} (T5), 300 μgL^{-1} e 15 μgL^{-1} (T6), 350 μgL^{-1} e 17.5 μgL^{-1} (T7), 400 μgL^{-1} e 20 μgL^{-1} (T8), 450 μgL^{-1} e 22.5 μgL^{-1} (T9) e 500 μgL^{-1} e 25 μgL^{-1} (T10). A adição de nutrientes foi feita no primeiro dia do experimento e, então, a cada três dias para evitar o esgotamento dos mesmos e para manter as diferenças entre os tratamentos. As concentrações utilizadas foram estabelecidas com base em trabalhos e experimentos similares realizados anteriormente na planície de inundação do alto rio Paraná (Roberto et al. 2009; Melo 2015; Dias et al. *subm.*).

O experimento foi conduzido em ambiente externo, onde os aquários foram protegidos com tela plástica preta que reduz 50% da radiação incidente para amenizar a incidência da radiação ultravioleta, visto que esta, em excesso, inibe a fotossíntese (Fig. 1). Além disso, uma tela branca também foi utilizada para evitar contaminação nos aquários (Fig. 1). Cada microcosmo recebeu aeração constante por meio de um compressor de ar e de pedras porosas para evitar a sedimentação do fitoplâncton. Diariamente, foram obtidos os seguintes parâmetros limnológicos nos microcosmos somente para controle de medidas extremas: temperatura ($^{\circ}\text{C}$), concentração de oxigênio dissolvido (mgL^{-1}) e saturação de oxigênio (%) com oxímetro (YSI 550A); pH com pHmetro (Digimed DM-2P) e condutividade (μScm^{-1}) com condutímetro (Digimed DM3P-V1) para monitoramento das condições da água. A turbidez (expressa em NTU) foi obtida a cada dois dias, com turbidímetro (LaMotte 2020we).

Durante o experimento esses parâmetros não apresentaram valores extremos (Tabela S1 no Material Suplementar).

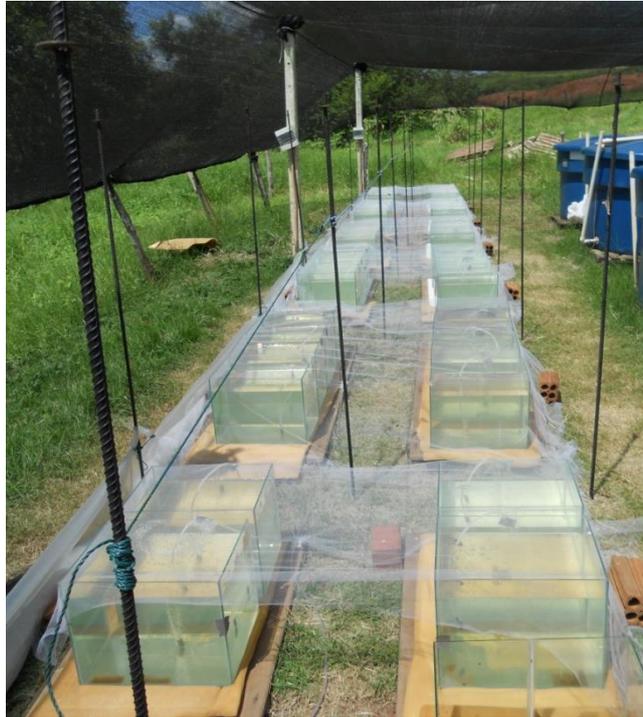


Figura 1. Microcosmos utilizados no experimento, contendo diferentes concentrações de nutrientes e assembleias diversas de fitoplâncton e zooplâncton, protegidos do excesso de radiação solar com tela protetora.

2.1.2 Amostragem

A comunidade foi amostrada após 14 dias da primeira adição experimental de nutrientes. Tal período foi estabelecido porque os aquários com maior adição de nutrientes apresentavam alta colonização de algas aderidas e alta concentração visível de zooplâncton. O fitoplâncton foi obtido com frascos de 100 mL e fixado com lugol acético. O zooplâncton foi obtido pela filtragem de 400 mL de água de cada microcosmo em rede de plâncton de 45 μm de abertura de malha e a amostra foi fixada com formaldeído 4% tamponado com carbonato de cálcio. Amostras de água foram obtidas com frascos coletores para mensuração de nitrogênio (Mackereth et al. 1978) e fósforo total (Golterman et al. 1978); 250 mL de água de cada microcosmo foram filtrados com bomba a vácuo através de um filtro de fibra de vidro de

47 mm de diâmetro para mensuração das concentrações de nitrato (Giné et al. 1980) e fosfato (Mackereth et al. 1978) em laboratório. Os filtros foram armazenados para posterior mensuração da concentração de clorofila-a, cuja extração foi realizada com acetona 90% e, a leitura, feita em espectrofotômetro (Golterman et al. 1978). Mais informações sobre a metodologia de obtenção dos parâmetros limnológicos podem ser encontradas em Roberto et al. (2009). Na Tabela S2 do Material Suplementar, encontram-se os valores de nitrogênio e fósforo total, de nitrato, fosfato e de clorofila-a em cada microcosmo ao fim do experimento.

2.2 QUANTIFICAÇÃO E IDENTIFICAÇÃO DOS ORGANISMOS

Em laboratório, o volume total das amostras de zooplâncton foi inspecionado sob microscópio óptico (Olympus CX-31) em câmaras de Sedgewick-Rafter modificadas. Todos os indivíduos encontrados foram identificados com auxílio de literatura especializada (Koste 1978, Reid 1985, Matsumura-Tundisi 1986, Segers 1995, De Smet 1997, Elmoor-Loureiro 1997) e suas abundâncias foram obtidas em indivíduos por litro. O fitoplâncton foi contado segundo a metodologia de Utermöhl (1958) e Lund (1958) e com base na forma em que ocorrem naturalmente (colônias, filamentos ou células individuais) (Komárek & Anagnostidis 1989, 1998 e 2005). A abundância desses organismos foi expressa em indivíduos por mililitro.

2.3 ANÁLISE DE DADOS

2.3.1 Medidas de diversidade taxonômica

A diversidade alfa taxonômica foi considerada como a diversidade de cada unidade amostral (microcosmo), calculada por meio do Índice de Shannon-Wiener, da riqueza de espécies e da equitabilidade de Pielou.

A diversidade beta foi calculada com base em duas abordagens distintas: i) utilizando as dissimilaridades de Sørensen (para dados de ocorrência) e de Bray-Curtis (para dados de abundância) entre múltiplos locais com o pacote 'betapart', conforme proposto por Baselga et al. (2012), e ii) utilizando o teste de homogeneidade de dispersão multivariada (distância média para o centróide do grupo - ' β_{DISPER} '). A métrica ' β_{DISPER} ' é baseada na distância dos

pontos dos microcosmos de um mesmo nível de produtividade (tratamento) para o centroide em um espaço multivariado de uma ordenação PCoA (Anderson et al. 2006) e foi calculada utilizando-se também matrizes de dissimilaridade de Sørensen (para dados de ocorrência) e de Bray-Curtis (para dados de abundância). Como as métricas acima podem variar puramente devido a diferenças na riqueza de espécies (Ricotta 2010; Anderson et al. 2011; Chase et al. 2011), utilizamos também o índice de dissimilaridade de Raup-Crick para o cálculo do 'β_{DISPER}', o qual estima a diversidade beta considerando diferenças na diversidade alfa (Petsch et al. 2016). A dissimilaridade de Raup-Crick é baseada em um modelo nulo que estima a probabilidade de duas unidades amostrais serem não-idênticas em termos de composição de espécies. Nesse caso, os valores variam de 0 a 1, com valores de diversidade beta mais próximos de 1 indicando maior dissimilaridade entre comunidades locais do que esperado ao acaso (Raup & Crick 1979; Chase et al. 2011; Oksanen et al. 2015; Petsch et al. 2016). O modelo nulo utilizado foi o "r1", no qual a probabilidade de seleção de espécies é proporcional às suas frequências nas comunidades.

A diversidade gama foi considerada como a diversidade total de cada tratamento, com base na somada composição das quatro unidades amostrais que compunham cada tratamento. Os mesmos índices de diversidade alfa mencionados acima foram também calculados para a diversidade gama.

2.3.2 Medidas de diversidade funcional

Considerando cada grupo biológico separadamente, foi gerada uma matriz de traços funcionais das espécies amostradas no experimento (Tabelas S3 e S4 no Material Suplementar). Os traços funcionais de ambos os grupos foram escolhidos de acordo com o proposto na literatura e refletem as principais características das espécies. Poucos táxons raros de fitoplâncton não foram identificados em nível de espécie e não foi possível obter uma medida única de traços funcionais para o gênero. Tais táxons foram excluídos da matriz de traços funcionais. Assim, para esse grupo, 81 táxons dos 99 identificados em nosso experimento foram utilizados para o cálculo da diversidade funcional, com base em oito traços. Os 43 táxons identificados de zooplâncton foram utilizados no cálculo da diversidade funcional desse grupo, com base em oito traços funcionais.

Os seguintes traços foram utilizados para fitoplâncton:

Unidade natural (colônia, filamento, cenóbio, NA): representa a capacidade da espécie em se agregar. As espécies que apresentam essa capacidade foram classificadas em colônia (número não fixo de células organizadas sem contato mecânico ou fisiológico entre elas), filamento (células alinhadas consecutivamente, compartilhando a mesma parede celular) ou cenóbio (Cellamare et al. 2013). Esse traço funcional determina a aquisição de nutrientes, a capacidade de se manter em suspensão na coluna d'água e a suscetibilidade à herbivoria de cada espécie, sendo influenciado por muitos fatores ambientais (Litchman & Klausmeier 2008; Longhi & Beisner 2010). As espécies coloniais podem ser consideradas mais resistentes devido à maior relação superfície-volume (Reynolds 2006; Özkundakci et al. 2016).

Pigmento (verde, marrom ou azul): traço fisiológico caracterizando o pigmento mais abundante da alga, geralmente caracterizando a família à qual pertence.

Capacidade de realizar mixotrofia (autotrófico ou mixotrófico): essa classificação leva em consideração a capacidade de cada espécie em adquirir nutrientes de maneira heterotrófica (além da autotrofia), condição considerada vantajosa em ambientes pobres em nutrientes (Litchman & Klausmeier 2008; Litchman et al. 2010; Longhi & Beisner 2010).

Motilidade da célula (flagelo, aerótopo ou ausência de estrutura para movimentação): estruturas que permitem movimentação às células, como os aerótopos e flagelos, são importantes para locomoção e na busca por nutrientes ou luz, além de também conferirem resistência à herbivoria (Litchman et al. 2010).

Máxima dimensão linear da alga (GALD): expressa em μm , refere-se à máxima dimensão linear que o organismo pode atingir e relaciona-se à taxa de crescimento da espécie (Longhi & Beisner 2010). Ela representa a suscetibilidade da espécie à herbivoria, visto que espécies com dimensão linear $<35\mu\text{m}$ são consideradas pequenas e mais suscetíveis à predação do que espécies maiores (Hulot et al. 2000; Cellamare et al. 2013). Para a obtenção dessa medida, foram medidos cerca de 20 indivíduos das espécies mais abundantes e o maior número possível de indivíduos das espécies raras foi mensurado. O tamanho médio dos organismos medidos foi utilizado como traço funcional de GALD da espécie. Os indivíduos mensurados foram obtidos de amostras provenientes do Programa de Estudos Ecológicos de Longa Duração (PELD, sítio 6) em andamento na planície de inundação do Alto Rio Paraná.

Razão Superfície-Volume: traço morfológico que influencia a aquisição de recursos e o escape de predadores (Litchman & Klausmeier 2008). A metodologia de mensuração foi similar à utilizada para obtenção da máxima dimensão linear.

Estruturas para evitar a sedimentação ou herbivoria (setas, espinhos, mucilagem, processos): essas estruturas auxiliam na flutuação do fitoplâncton na coluna d'água, favorecendo o acesso à luz (Litchman & Klausmeier 2008). Além disso, podem oferecer maior resistência à herbivoria.

Demanda por sílica (presença ou ausência): indica se a alga necessita de sílica ao longo de seu ciclo de vida, indicando as necessidades nutricionais das espécies e sua adaptabilidade a diferentes condições ambientais.

Os seguintes traços foram utilizados para zooplâncton:

Tamanho: os organismos presentes nas amostras provenientes do experimento foram medidos aleatoriamente, sem levar em consideração o tratamento, com auxílio de microscópio óptico (Olympus CX31, objetiva de 10x). Para obter o tamanho médio (em mm) das espécies mais abundantes, foram medidos cerca de 20 indivíduos e, para as espécies raras, o maior número possível de indivíduos foi mensurado. O tamanho médio dos organismos medidos foi utilizado como traço funcional de tamanho da espécie. Quando não foi possível medir o organismo, foram utilizados dados provenientes da literatura.

Tempo de vida (1 ou 2): foi reportado como uma variável categórica que representa a sobrevivência das espécies, de acordo com o grande grupo ao qual cada espécie pertence. Nesse sentido, considerou-se que ciclopoídes (tempo de vida 2) apresentam um tempo de vida relativamente maior do que os cladóceros e rotíferos (tempo de vida 1) (Allan 1976; Barnett et al. 2007).

Escape de predador (1, 2 ou 3): também reportado como variável categórica, com base na capacidade de movimentação e na velocidade de natação de cada grupo (Vogt et al. 2013). Rotíferos foram classificados como apresentando escape de predador '1', devido à baixa capacidade de natação; cladóceros com escape de predador '2', com média capacidade de natação; e ciclopoídes com escape de predador '3', devido à alta capacidade de natação.

Hábitat: para cada espécie, com base na literatura, foi descrito o hábitat principal, se pelágico, litoral ou intermediário (Barnett et al. 2007; Castilho-Noll et al. 2010).

Alimentação: com base em características morfológicas e em descrições presentes na literatura, foi estabelecida a forma principal de alimentação de cada espécie, se filtradora, predadora, sugadora ou raspadora (Barnett et al. 2007).

Tipo de reprodução: se apresenta apenas reprodução assexuada (geralmente por partenogênese) ou sexuada.

Utilizamos as matrizes de traços funcionais das espécies de fitoplâncton e zooplâncton para gerar uma matriz de distância funcional entre as espécies e calcular as diversidades alfa (de cada microcosmo) e gama (de cada tratamento) funcional, considerando cada comunidade separadamente. As diversidades alfa e gama foram calculadas caracterizadas pelo cálculo dos índices de riqueza, divergência e equitabilidade funcional de cada microcosmo e de cada tratamento. Como as matrizes de traços funcionais eram compostas por dados quantitativos e qualitativos, foi utilizada uma modificação da distância de Gower (*coefficient of distance for mixed variables*) para obter a matriz de distância funcional (segundo Pavoine et al. 2009) ponderada pela abundância de cada espécie em cada microcosmo ou em cada tratamento. A partir dessa matriz de distância, os índices FRic (Cornwell et al. 2006; Villéger et al. 2008), FDiv (Villéger et al. 2008), FEve (Villéger et al. 2008) e RaoQ (entropia quadrática de Rao; Rao 1982) foram calculados (Mouchet et al. 2010; Fu et al. 2014). Esses índices foram escolhidos porque, de acordo com Mason et al. (2005) e Villéger et al. (2008), levam em consideração os três componentes primários da diversidade funcional: riqueza funcional (FRic: volume do espaço multidimensional ocupado pela comunidade com base nos traços funcionais das espécies), divergência funcional (FDiv: divergência na distribuição dos traços das espécies no volume ocupado pelos traços) e equitabilidade funcional (FEve: regularidade na distribuição das abundâncias das espécies no espaço funcional). O índice RaoQ mede a diversidade de traços nas comunidades, com base no cálculo da variância das dissimilaridades entre todos os pares de espécies, ponderada pela abundância. Ele é baseado no índice de diversidade de Simpson e calcula as distâncias entre as espécies com base em seus traços funcionais (Schleuter et al. 2010). Assim, ele depende do espaço funcional ocupado pelas

espécies e da similaridade entre as espécies com elevadas abundâncias, considerando tanto a riqueza quanto a divergência funcional (Mouchet et al. 2010).

Para o cálculo da diversidade beta funcional, foi realizada uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para sumarizar os traços funcionais de ambos os grupos, com base na distância de Gower. As variáveis quantitativas foram transformadas em ‘log+1’ e as qualitativas foram utilizadas como variáveis *dummy*. Os eixos representativos dos traços funcionais foram selecionados com base no critério de parada de Broken-Stick, sendo que eixos cujos autovalores foram maiores do que o esperado segundo o modelo nulo foram considerados as variáveis indicadoras de traços funcionais– 11 eixos para o fitoplâncton e 4 para o zooplâncton. Com base nos eixos gerados, geramos uma matriz de composição funcional (CWM - *community-level weighted means of trait values*) para todas as réplicas de cada tratamento para ambos os grupos com base nas matrizes de abundância de espécies. Para o cálculo do CWM, foi somado 1 aos valores dos eixos para eliminar valores negativos. Assim, a diversidade beta funcional de cada tratamento foi calculada através do teste de homogeneidade de dispersão multivariada com distância Euclidiana (distância média para o centróide do grupo - ‘ β_{DISPER} ’), com base nos valores do CWM.

Todos os índices foram calculados para ambos os grupos biológicos. A relação dos diferentes componentes das diversidades taxonômica e funcional com os tratamentos foi explorada a partir de regressões lineares, no caso das diversidades alfa e gama, ou não-lineares, no caso da diversidade beta. Todas as análises foram realizadas em ambiente R (R Core Team 2015) com os pacotes *vegan* (Oksanen et al. 2015), *betapart* (Baselga et al. 2012), *ade4* (Dray & Dufour 2007) e *FD* (Laliberté & Legendre 2010). O nível de significância utilizado foi de 0.05. Os gráficos foram gerados com o software STATISTICA 7.1 (StatSoft 2005).

3 RESULTADOS

3.1 DIVERSIDADE TAXONÔMICA

Considerando todos os tratamentos em conjunto, a comunidade fitoplanctônica foi representada por 99 táxons, das seguintes famílias: Chlorophyceae (44 espécies), Cyanobacteria (21 espécies), Bacillariophyceae (representada por 20 espécies), Cryptophyceae (5 espécies), Chrysophyceae (4 espécies), Zygnemaphyceae (4 espécies) e

Dinophyceae (uma espécie). Em termos de abundância e riqueza de espécies, a família mais representativa em todos os tratamentos foi a Chlorophyceae. A comunidade zooplânctônica foi representada por 43 táxons dos três grupos principais de zooplâncton – Rotifera (22 espécies), Cladocera (17 espécies) e Copepoda (4 espécies). O grupo mais representativo em termos de abundância e riqueza de espécies foi Rotifera, principalmente da família Lecanidae. Mais informações sobre ambas as comunidades podem ser encontradas no Material Suplementar (Tabelas S5 e S6 no Material Suplementar).

As abundâncias de fitoplâncton e zooplâncton aumentaram linearmente ao longo do gradiente de adição de nutrientes (Fitoplâncton: $R^2 = 0,28$ e $P < 0,01$; Zooplâncton: $R^2 = 0,20$ e $P < 0,01$), indicando que o enriquecimento levou ao aumento das produtividades primária e secundária.

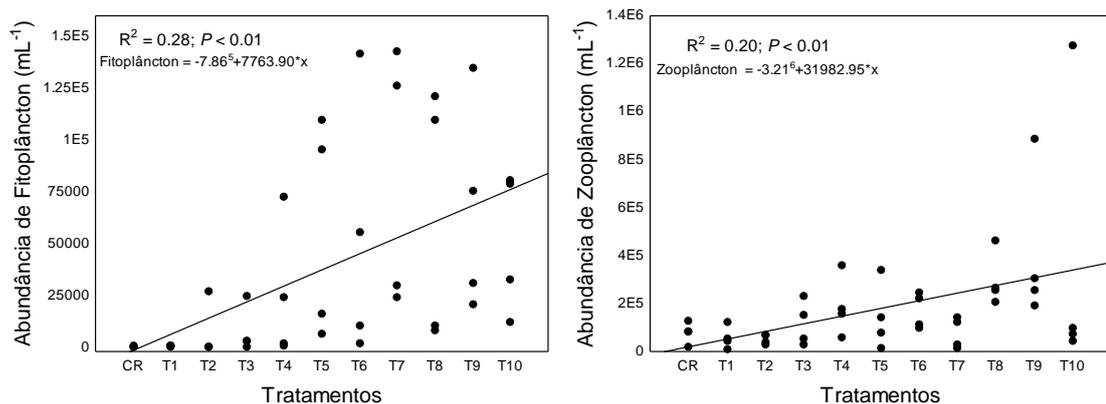


Figura 2. Abundância total da comunidade planctônica em cada tratamento (fitoplâncton à esquerda e zooplâncton à direita) ao longo do gradiente de adição de nutrientes.

Os índices de diversidade alfa estão sumarizados para ambas as comunidades na Figura 3. O índice de Shannon-Wiener de fitoplâncton apresentou uma tendência significativa decrescente com o aumento de nutrientes (Fig. 3). Não foi observada relação do índice de Shannon-Wiener de zooplâncton com os tratamentos. A equitabilidade diminuiu significativamente em ambos os grupos, apesar da fraca tendência ao aumento da riqueza de espécies ao longo dos tratamentos (Fig. 3).

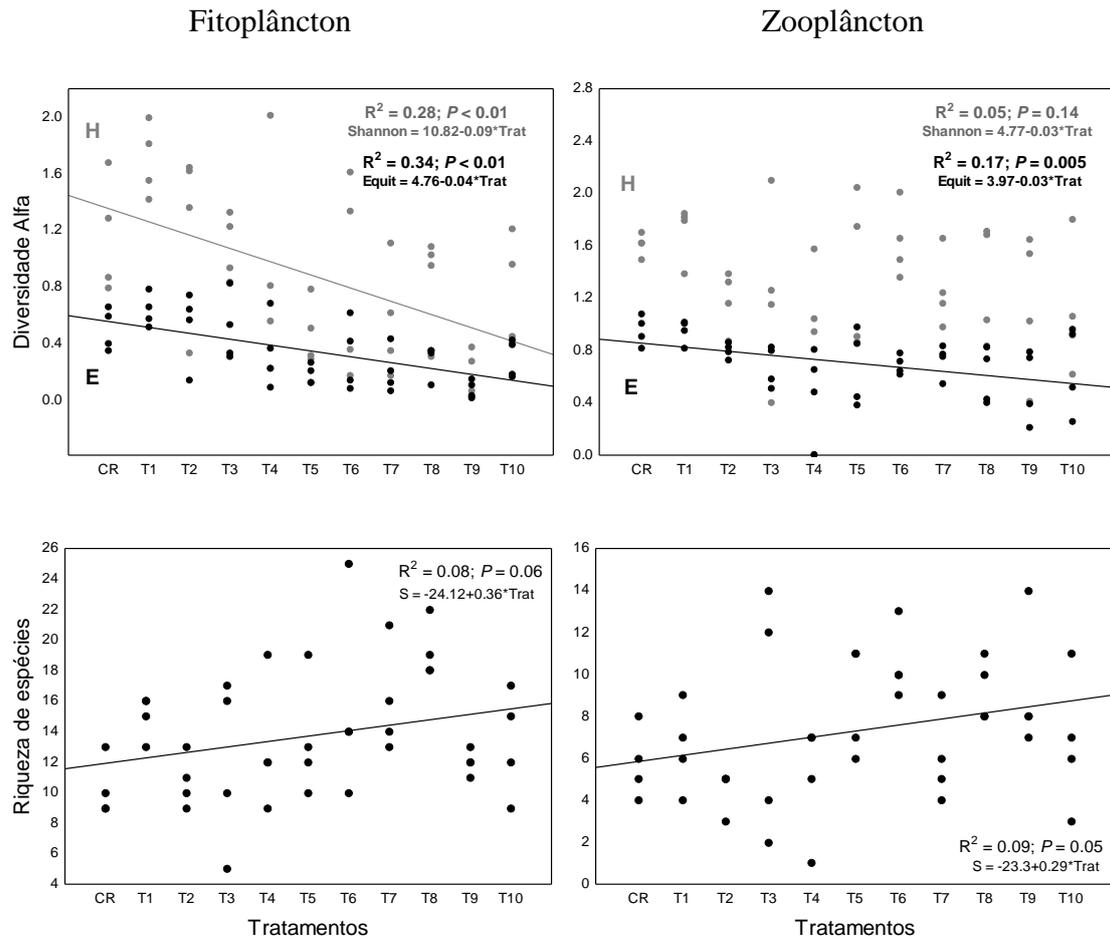


Figura 3. Relações observadas entre os tratamentos com diferentes concentrações de nutrientes e os índices de diversidade alfa: índice de Shannon-Wiener (acima, cinza - H), equitabilidade de Pielou (acima, preto - E) e riqueza de espécies (abaixo, preto) para fitoplâncton (esquerda) e zooplâncton (direita). Apenas as relações com baixo erro do tipo I estão apresentadas, juntamente com os resultados de uma regressão linear simples.

A diversidade beta (i.e. a dissimilaridade entre os microcosmos de cada tratamento) apresentou relações distintas como gradiente de enriquecimento simulado, dependendo da natureza dos dados (abundância ou ocorrência) (Fig.4). A diversidade beta calculada com base na dissimilaridade de Sørensen para múltiplos locais utiliza dados de ocorrência de espécies e foi positivamente relacionada ao enriquecimento por nutrientes. A mesma relação foi observada para a diversidade beta calculada através do teste de homogeneidade de dispersão multivariada (β_{DISPER}) utilizando a matriz de dissimilaridade de Sørensen e o modelo nulo de Raup-Crick. Porém, quando a matriz de abundância das espécies foi utilizada para o cálculo da diversidade beta com base na dissimilaridade de Bray-Curtis, uma relação

em formato de domo foi observada, com valores maiores de diversidade beta em níveis intermediários de nutrientes (Fig.4). Para a comunidade zooplancônica, não foram observadas relações entre as diferentes formas de estimar a diversidade beta e o gradiente de nutrientes.

Fitoplâncton

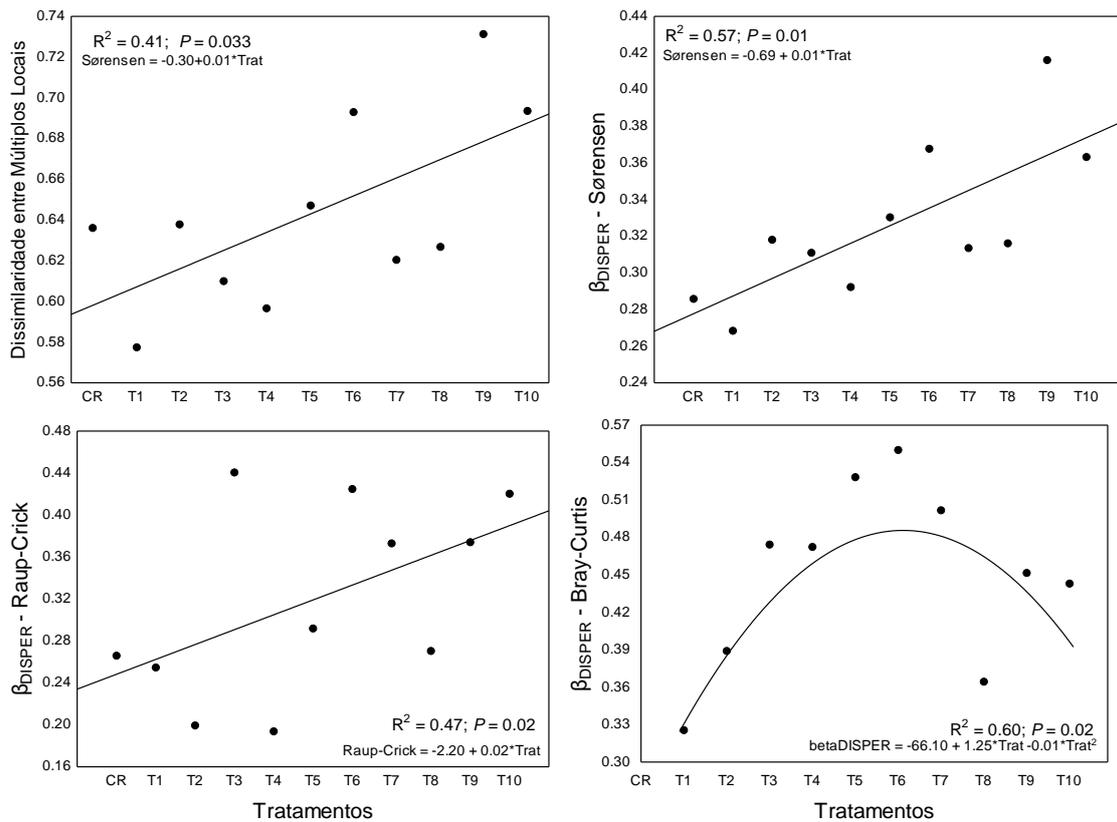


Figura 4. Relações observadas entre os tratamentos com diferentes concentrações de nutrientes e os valores de diversidade beta da comunidade fitoplanctônica calculados com métricas distintas: dissimilaridade de Sørensen entre múltiplos locais, ' $\beta_{DISPER} - Sørensen$ ' e ' $\beta_{DISPER} - Raup-Crick$ ' com dados de ocorrência de espécies e ' $\beta_{DISPER} - Bray-Curtis$ ' com dados de abundância. Apenas as relações com baixo erro do tipo I estão apresentadas, juntamente com os resultados da regressão alternativa (veja em métodos as regressões utilizadas) com maior R^2 .

Considerando a diversidade gama, estimada segundo os índices de diversidade para o conjunto de microcosmos de um determinado tratamento, apenas a riqueza de espécies de fitoplâncton apresentou relação significativa com o gradiente de adição de nutrientes (Fig. 5).

Os valores de R^2 e de P para as relações não-significativas, considerando as diversidades beta e gama, estão apresentados no Material Suplementar (Tabela S7).

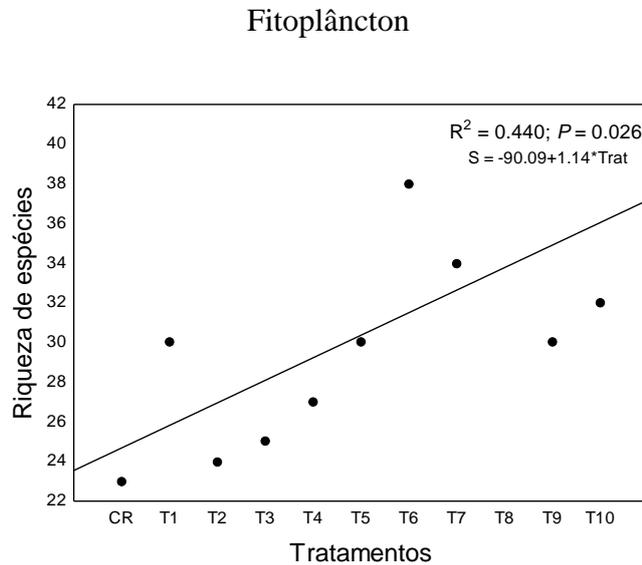


Figura 5. Relação observada entre a riqueza de espécies (considerando a riqueza total de cada tratamento) e os tratamentos com diferentes concentrações de nutrientes. Apenas as relações com baixo erro do tipo I estão apresentadas, juntamente com os resultados de uma regressão linear simples.

3.2 DIVERSIDADE FUNCIONAL

Considerando a diversidade alfa funcional de fitoplâncton, foi observado um aumento linear da riqueza funcional (FRic) ao longo do gradiente de nutrientes, assim como uma diminuição significativa de RaoQ (Fig. 6). Em relação ao zooplâncton, apenas o índice que representa a riqueza funcional (FRic) apresentou uma fraca relação positiva com o gradiente de nutrientes (Fig. 6). Não foi observada relação significativa entre a diversidade beta funcional de ambos os grupos e o gradiente de enriquecimento por nutrientes.

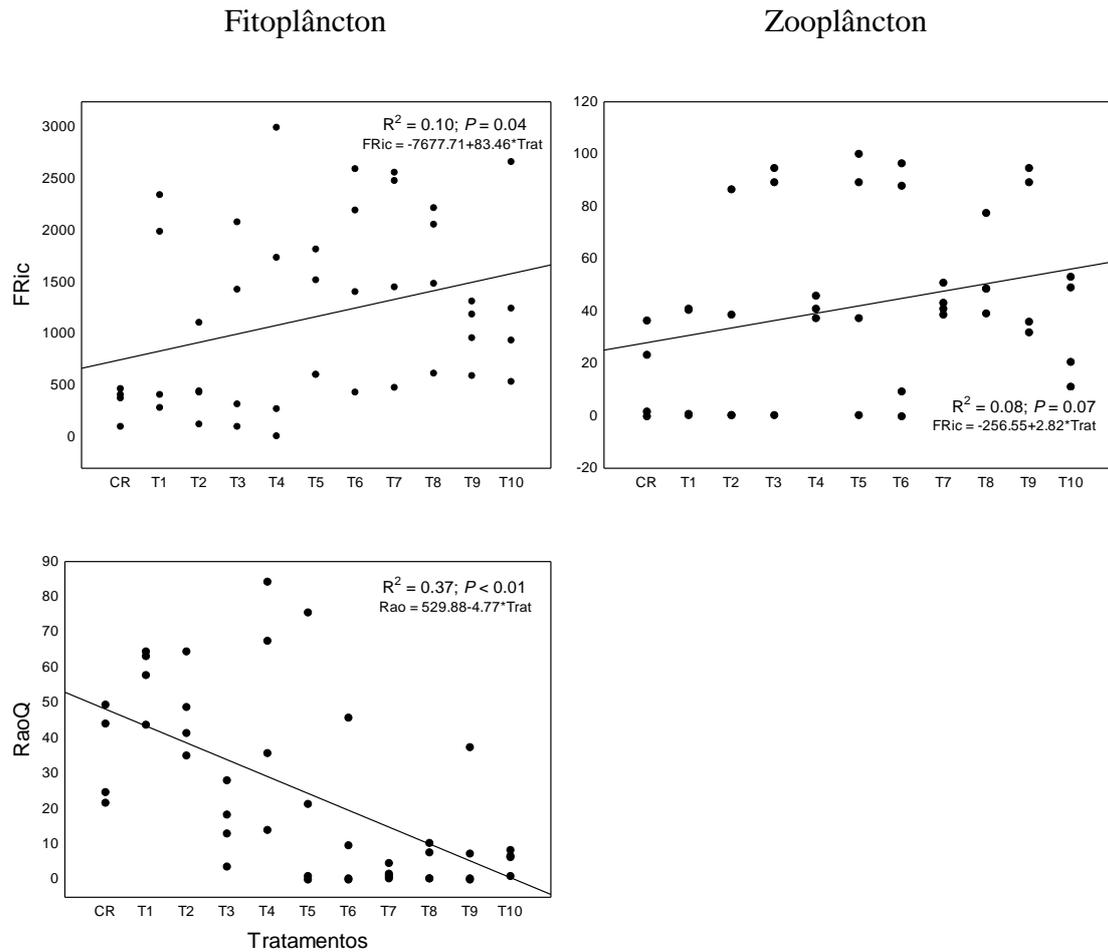


Figura 6. Relações com baixo erro do tipo I entre diversidade alfa funcional e os diferentes tratamentos para fitoplâncton (esquerda, FRic e RaoQ) e zooplâncton (direita, FRic).

O índice RaoQ da diversidade funcional de fitoplâncton para cada tratamento (diversidade gama funcional) reduziu ao longo dos tratamentos (Fig. 7). Para o zooplâncton, o índice que representa a divergência funcional também diminuiu significativamente ao longo do gradiente, indicando que o incremento de nutrientes pode aumentar a riqueza de traços funcionais e, ao mesmo tempo, diminuir a divergência funcional por favorecer grupos que possuam traços específicos que os permitam sobreviver em ambientes eutróficos (Fig.7).

Não observamos relações significativas da diversidade beta funcional, calculada com base na matriz de composição funcional de cada microcosmo e o gradiente de adição de nutrientes. Os valores de R^2 e de P para as relações não-significativas, considerando os índices de diversidades alfa e gama funcional e a diversidade beta funcional, estão apresentados no Material Suplementar (Tabela S7).

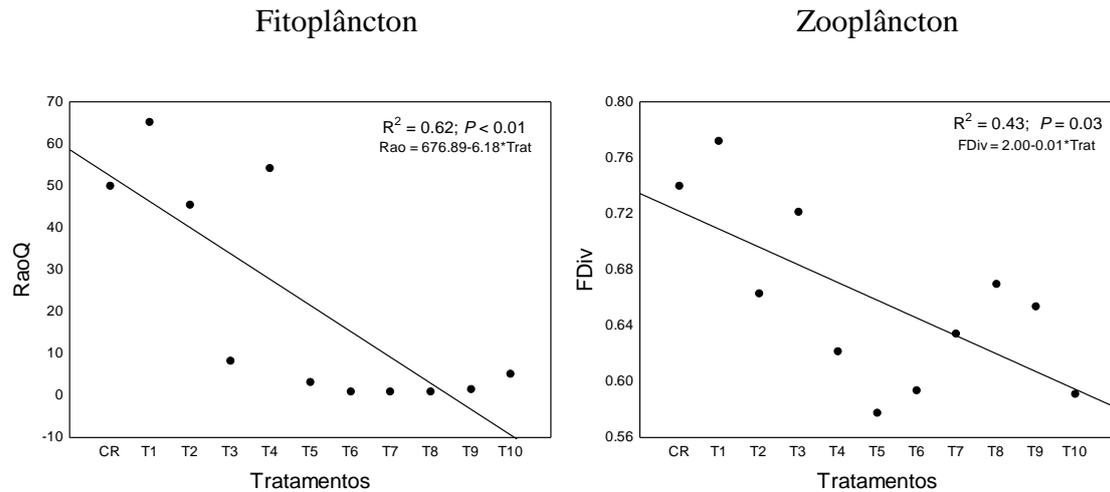


Figura 7. Relação entre os tratamentos com diferentes concentrações de nutrientes e os valores de diversidade gama funcional de fitoplâncton (esquerda, RaoQ e FRic) e zooplâncton (direita, FDiv). O resultado de uma regressão não-linear está mostrado no gráfico. Apenas as relações com baixo erro do tipo I estão apresentadas, juntamente com os resultados da regressão alternativa (veja em métodos as regressões utilizadas) com maior R^2 .

4 DISCUSSÃO

Os resultados demonstraram que os efeitos da adição de nutrientes e do consequente aumento da produtividade primária reflete-se nas diferentes medidas de diversidade taxonômica e funcional de fitoplâncton e zooplâncton. O padrão mais conspícuo é que o enriquecimento de corpos d'água com nutrientes favorece certas espécies adaptadas a ambientes mais produtivos, e essas espécies passam a dominar as comunidades, levando à diminuição da diversidade total e da equitabilidade. Esse padrão pode ser observado tanto para a diversidade taxonômica quanto para a funcional. Além disso, o incremento por nutrientes favorece a ocorrência de processos estocásticos e pode gerar instabilidade dinâmica na estruturação das comunidades, gerando maior imprevisibilidade quanto à trajetória das comunidades sob o efeito de alterações antrópicas. Ressaltamos a necessidade de se considerar os variados aspectos da diversidade biológica em estudos que englobam o efeito de alterações antrópicas sobre processos ecossistêmicos e suas consequências sobre a biodiversidade. Além disso, inovamos ao mostrar experimentalmente que possíveis alterações dos processos ecossistêmicos, mesmo em pequena escala, têm consequências sobre a diversidade funcional das comunidades planctônicas.

4.1 RELAÇÕES OBSERVADAS COM A DIVERSIDADE TAXONÔMICA

Considerando a diversidade alfa, há um padrão consistente para ambos os grupos: diminuição da equitabilidade e aumento da riqueza com o enriquecimento por nutrientes. A explicação mais plausível desse padrão é que a adição de nutrientes promove o aumento da abundância relativa de táxons tolerantes a esse ‘distúrbio’ (Johnson & Angeler 2014). Os resultados sugerem que esse processo foi ainda mais evidente para fitoplâncton, devido ao padrão significativamente decrescente do índice de diversidade de Shannon-Wiener. Nosso estudo está em conformidade com o que é frequentemente reportado na literatura – aumento da dominância de certos grupos e diminuição da equitabilidade tendem a ser as respostas gerais das comunidades ao enriquecimento por nutrientes em diferentes ecossistemas (Hillebrand et al. 2007; Nelson et al. 2013). Para diatomáceas, demonstrou-se que espécies adaptadas a baixas concentrações de nutrientes tendem a diminuir em densidade com o enriquecimento por nutrientes, enquanto que espécies associadas a altas concentrações de nutrientes não apresentam resposta ao enriquecimento (Nelson et al. 2013). Assim, espécies adaptadas a condições eutróficas tornam-se mais abundantes e são mais facilmente amostradas em condições experimentais.

Em paralelo com os resultados deste estudo, Buosi et al. (2011) encontraram que, com o aumento de nutrientes, tanto a riqueza quanto a abundância de protozoários ciliados aumenta e apenas níveis muito elevados de poluição orgânica podem levar à redução da riqueza de espécies em ambientes naturalmente diversos, como os trópicos. Portanto, o aumento da riqueza de espécies pode ser explicado pela melhor representação do pool em locais com alta abundância de indivíduos, e a redução da equitabilidade deve-se ao favorecimento das espécies com maiores taxas de crescimento. De fato, o aumento da riqueza de espécies é diretamente relacionado ao incremento da energia disponível no sistema (Dodson et al. 2000; Forrest & Arnott 2006), que aumenta a quantidade de recursos (Tilman 1987; Rosenzweig & Abramsky 1993). Esse processo é particularmente importante em ambientes com baixa produtividade, como os observados no rio Paraná (Roberto et al. 2009). Juntamente com a promoção do aumento da riqueza, o aumento da concentração de nutrientes na coluna d’água atua como filtro ecológico (Vilar et al. 2014), não necessariamente excluindo espécies menos tolerantes, mas favorecendo certas espécies, levando ao aumento de sua dominância relativa (Declerk et al. 2007; Cardinale et al. 2009;

Simões et al. 2013). Ressalta-se, assim, que a riqueza de espécies pode mascarar os efeitos negativos de distúrbios antrópicos sobre as comunidades, ou seja, pode ser um falso indicador de aumento da biodiversidade e não pode ser a única medida considerada em estudos da resposta da biodiversidade a distúrbios (Cadotte 2011; Angeler & Drakare 2013; Mori et al. 2013). Observa-se essa limitação quando outros aspectos da biodiversidade são considerados. Conseqüentemente, a riqueza é um indicador limitado de equilíbrio ecossistêmico, e uma avaliação completa (incluindo medidas de diversidade taxonômica e funcional) é necessária no estudo das mudanças na biodiversidade (Bellwood et al. 2006; Villéger et al. 2010).

A diversidade beta (i.e., dissimilaridade entre microcosmos de um mesmo tratamento) apresentou relações variáveis com o enriquecimento por nutrientes, conforme a matriz de dissimilaridade (a natureza dos dados) utilizada para calculá-la. Relações significativas entre esse componente da diversidade e o gradiente de nutrientes foram observadas para o fitoplâncton. A diversidade beta desse grupo aumentou linearmente ao longo do enriquecimento por nutrientes quando dados de presença e ausência das espécies foram utilizados. A relação linear positiva entre a diversidade beta e os tratamentos era esperada, visto que vários estudos indicam que essa relação é observada devido à maior ocorrência de processos estocásticos em locais mais produtivos (Chase 2010; Harrison et al. 2006; Chase & Myers 2011; Bini et al. 2014). A maior ocorrência desses processos em microcosmos que receberam maiores quantidades de nutrientes pode ter levado a diferenças na estruturação das comunidades e na composição de espécies em cada microcosmo, aumentando a dissimilaridade entre eles. Na literatura, vem sendo reportado que o aumento da produtividade primária devido à adição de nutrientes em ambientes aquáticos pode desestabilizar as comunidades, gerando instabilidade dinâmica e promovendo maior dissimilaridade entre comunidades locais, ou seja, maior diversidade beta (Rosenzweig 1971; Steiner 2014). Esse aumento da diversidade beta é frequentemente acompanhado pela diminuição da diversidade local (diversidade alfa) e da equitabilidade (Steiner 2014), assim como encontramos em nosso experimento. Efeitos prioritários e a formação de estados estáveis alternativos podem explicar o aumento da diversidade beta com a adição de nutrientes (Steiner 2014). Assim, em comunidades em que os processos estocásticos geram instabilidade dinâmica, a abundância inicial das espécies em um determinado local (e.g., em cada microcosmo) pode afetar a trajetória das comunidades devido a efeitos prioritários (Hastings et al. 1993; Steiner & Leibold 2004; Chase 2010; Bini et al. 2014; Steiner 2014). Isso aumenta a imprevisibilidade em relação à composição das comunidades em ambientes recebendo nutrientes e

modificando-se constantemente. Por isso, elucidar os mecanismos que promovem maior dissimilaridade entre comunidades pode auxiliar na prevenção de perdas da biodiversidade relacionadas à poluição de corpos d'água por excesso de nutrientes.

Entretanto, quando a diversidade beta foi avaliada com base na matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis, a relação observada foi de maior diversidade beta em níveis intermediários de nutrientes – uma relação em formato de domo. Uma alta dominância de táxons oportunistas e comuns em todas as unidades amostrais, mesmo co-ocorrendo com um grande número de espécies e com alto *turnover* entre locais, pode fazer com que a diversidade beta calculada considerando dados de abundância seja menor em altos níveis de produtividade, indicando o processo de homogeneização biótica (Olden & Poff 2004). De fato, o aumento da riqueza e a diminuição da equitabilidade local (como observado para a diversidade alfa; Fig. 3) sugerem que a maior dissimilaridade entre comunidades seria observada em níveis intermediários de nutrientes (Fig. 4). Outra possível explicação é que, em níveis intermediários de nutrientes, espécies adaptadas tanto a altas quanto a baixas concentrações de nutrientes são capazes de coexistir (Barnett & Beisner 2007), o que poderia gerar maior dissimilaridade entre comunidades locais. Assim, a relação entre diversidade beta e o incremento de nutrientes pode ser diferente conforme a natureza dos dados utilizados para o cálculo, se presença e ausência ou abundância de espécies, indicando a atuação de processos ecológicos distintos atuando na estruturação das comunidades.

Diferentes formas de medir a diversidade beta podem produzir resultados contrastantes (Petsch et al. 2016) e não existe um consenso acerca de qual medida de diversidade beta é a mais apropriada para responder a determinadas questões ecológicas (Vellend 2001; Koleff et al. 2003; Jost 2007; Jurasinski et al. 2008; Tuomisto 2010a,b; Anderson et al. 2011). Diferentes métricas de diversidade beta focam em aspectos distintos dos dados da comunidade e, por isso, podem apresentar resultados distintos (Anderson et al. 2011). Considerando que a compreensão dos padrões que envolvem a composição das comunidades é um problema com múltiplas variáveis, pode ser que não haja uma única forma de medir a diversidade beta que represente bem todos os tipos de questões ecológicas (Harrison et al. 2011) e nem todos os grupos biológicos. Em nosso estudo, optamos por calculá-la com dados de natureza distinta (ocorrência e abundância) e com base em diferentes abordagens matemáticas. Além disso, mostramos que a natureza dos dados (ocorrências ou abundância) afetou o padrão observado (veja também Anderson et al. 2011; Barwell et al. 2015). É sugerido que índices de diversidade beta baseados na abundância de espécies apresentam

menor viés (Barwell et al. 2015) e o uso apenas de dados de ocorrência pode comprometer a interpretação dos resultados.

4.2 RELAÇÕES OBSERVADAS COM A DIVERSIDADE FUNCIONAL

Apesar de algumas divergências nos resultados envolvendo as diversidades alfa e gama, o padrão observado foi consistente para ambos os grupos: diminuição do índice RaoQ, associado à tendência ao aumento da riqueza funcional e diminuição da divergência funcional ao longo do gradiente de nutrientes. Em geral, estudos envolvendo a relação entre diversidade funcional e processos ecossistêmicos, como a produtividade primária, focam em explicar como a diversidade de traços funcionais afeta a produtividade, geralmente medida pelo incremento da biomassa em plantas (Roscher et al. 2012; Fu et al. 2014; Hodapp et al. 2016). Este estudo é inovador ao explorar a relação oposta, ou seja, como o aumento da produtividade primária, simulado pela adição de nutrientes, afeta a diversidade de traços funcionais de fitoplâncton e zooplâncton. Corroborando com o resultado de aumento da dominância de alguns táxons, os resultados obtidos utilizando os diferentes índices de diversidade funcional indicam que o incremento de nutrientes seleciona espécies com determinadas combinações de traços, que as permite sobreviver em ambientes com excesso de nutrientes. Como a composição de traços funcionais é o resultado de processos que estruturam as comunidades, filtros ambientais, representados pela adição de nutrientes, podem favorecer o aumento da abundância de espécies adaptadas a essas condições (Roscher et al. 2013). No caso do fitoplâncton, a alta dominância de poucos táxons devido a distúrbios, que se reflete na diminuição da diversidade de traços funcionais, pode causar modificações em processos ecossistêmicos como a produtividade primária (Rodrigues et al. 2015).

A adição de nutrientes pode causar a perda de combinações específicas de traços (Suding et al. 2015). De fato, observamos diminuição da divergência funcional, o que indica que as espécies mais abundantes em tratamentos com maiores quantidades de nutrientes possuem traços que estão próximos ao centro do espaço funcional (Villéger et al. 2008), mesmo com um aumento da riqueza funcional. O mesmo raciocínio aplica-se a RaoQ, o qual é baseado na diversidade de Simpson e calcula as distâncias entre as espécies com base em seus traços funcionais (Schleuter et al. 2010). Assim, quanto menor a entropia de Rao, as espécies mais abundantes são mais similares em termos funcionais, aglomerando-se em um dos lados do espaço funcional (Mouchet et al. 2010). A riqueza funcional, por sua vez,

apresentou uma fraca tendência a aumentar, considerando a diversidade alfa de zooplâncton, e aumentou exponencialmente considerando a diversidade gama de fitoplâncton. Apesar de a riqueza funcional poder ser relacionada positivamente à riqueza de espécies (Petchey & Gaston 2006; Villéger et al. 2008), esses resultados indicam que o volume ocupado pelos traços funcionais das espécies aumentou ao longo do gradiente de nutrientes, mas esse aumento foi acompanhado pela diminuição da variabilidade dos traços no espaço funcional. Ou seja, o aumento da riqueza funcional não aumentou a dissimilaridade de traços entre as espécies nos tratamentos com elevadas concentrações de nutrientes, sendo que o enriquecimento favoreceu espécies, tanto de fitoplâncton quanto de zooplâncton, com combinações específicas de traços funcionais.

4.3 CONCLUSÃO

O enriquecimento de ecossistemas aquáticos com nutrientes de origem alóctone tem diversos efeitos sobre a biodiversidade de comunidades planctônicas. Apesar de nosso estudo ter envolvido um experimento de pequena escala espacial e durante um curto espaço de tempo, geramos fortes evidências de que alterações na trofia e, conseqüentemente, na produtividade primária, podem alterar os padrões de distribuição e biodiversidade dos ecossistemas aquáticos. É consenso que alterações antrópicas afetam processos ecossistêmicos (Suding et al. 2008), e isso reflete em alterações na composição das comunidades biológicas, podendo interferir nos processos ecológicos que as estruturam. Isso ressalta a imprevisibilidade de detectar os efeitos do aumento da produtividade primária sobre os ecossistemas naturais, e reforça a sugestão de que ações antrópicas que causam mudanças na produtividade dos ecossistemas devem ser vistas com cautela. De qualquer forma, sugerimos que estudos que descrevem e explicam padrões ecológicos devem considerar as múltiplas facetas da diversidade biológica, a fim de identificar qual característica da biodiversidade é mais sensível à alteração ambiental de interesse.

REFERÊNCIAS

- ALLAN JD (1976) Life history patterns in zooplankton. *The American Naturalist* 110:165-180 doi:10.1086/283056
- ANDERSON JM, ELLINGSEN KE, McARDLE BH (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9:683-693 doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x
- ANDERSON MJ, CRIST TO, CHASE JM, VELLEND M, INOUYE BD, FREESTONE AL, SANDERS NJ, CORNELL HV, COMITA LS, DAVIES KF, HARRISON SP, KRAFT NJB, STEGEN JC, SWENSON NG (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14:19-28 doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x
- ANDREW ME, WULDER MA, COOPS NC, BAILLARGEON G (2012) Beta diversity gradient of butterflies along productivity axes. *Global Ecol and Biogeogr* 21:352-364 doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00676.x
- ANGELER DG, DRAKARE S (2013) Tracing alpha, beta, and gamma diversity responses to environmental change in boreal lakes. *Oecologia* 172:1191-1202 doi:10.1007/s00442-012-2554-y doi:10.1007/s00442-012-2554-y
- ASTORGA A, DEATH R, DEATH F, PAAVOLA R, CHAKRABORTY M, MUOTKA T (2014) Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: the case of New Zealand stream invertebrates. *Ecology and Evolution* 4:2693-2702 doi:10.1002/ece3.1124
- BARNETT AJ, FINLAY K, BEISNER BE (2007) Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology* 52:796-813 doi:10.1111/j.1365-2427.2007.01733.x
- BARNETT A, BEISNER BE (2007) Zooplankton biodiversity and lake trophic state: explanations invoking resource abundance and distribution. *Ecology* 88(7):1675-1686 doi:10.1890/06-1056.1
- BARWELL LJ, ISAAC NJB, KUNIN WE (2015) Measuring β -diversity with species abundance data. *J of Anim Ecol* 84:1112-1122 doi: 10.1111/1365-2656.12362 doi:10.1111/1365-2656.12362
- BASELGA A, ORNE CDL (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol Evol* 3:808-812 doi:10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x
- BELLWOOD DR, HOEY AS, ACKERMAN J L, DEPCZYNSKI M. (2006) Coral bleaching, reef fish community phase shifts and the resilience of coral reefs. *Global Change Biology* 12:1587–1594 doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01204.x
- BINI LM, LANDEIRO VL, PADIAL AA, SIQUEIRA T, HEINO J (2014) Nutrient enrichment is related to two facets of beta diversity for stream invertebrates across the United States. *Ecology* 95:1569-1578 doi:10.1890/13-0656.1
- BUOSI PRB, PAULETO GM, LANSAC-TÔHA FA, VELHO LFM (2011) Ciliate community associated with aquatic macrophyte roots: Effects of nutrient enrichment on the

community composition and species richness. *European Journal of Protistology* 47:86-102 doi:10.1016/j.ejop.2011.02.001

CADOTTE MW (2011) The new diversity: management gains through insights into the functional diversity of communities. *Journal of Applied Ecology* 48:1067-1069 DOI: 10.1111/j.1365-2664.2011.02056.x

CARDINALE BJ, BENNETT DM, NELSON CE, GROSS K (2009) Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity-diversity hypothesis in streams. *Ecology* 90:1227-41 doi:10.1890/08-1038.1

CARPENTER SR, CARACO NF, CORRELL DL, HOWARTH RW, SHARPLEY AN, SMITH VH (1998) Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications* 8:559-568 doi:10.1890/1051-0761

CASTILHO-NOLL MSM, CÂMARA CF, CHICONE MF, SHIBATA EH (2010) Pelagic and littoral cladocerans (Crustacea, Anomopoda and Ctenopoda) from reservoirs of the Northwest of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica* 10:21-30

CELLAMARE M, PINTOS PT, LEITÃO M, COSTE M, BOUTRY S, HAURY J (2013) Using functional approaches to study phytoplankton communities in a temperate region exposed to tropical species DISPERSal. *Hydrobiologia* 702:267-282 doi:10.1007/s10750-012-1330-7

CHALCRAFT DR, WILLIAMS JW, SMITH MD, WILLIG MR (2004) Scale dependence in the species-richness-productivity relationship: the role of species turnover. *Ecology* 85:2701-2708 doi:10.1890/03-0561

CHASE JM, LEIBOLD MA (2002) Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416:427-429 doi:10.1038/416427a

CHASE JM (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:17430-17434 doi: 10.1073/pnas.0704350104

CHASE JM (2010) Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science* 328:1388-1391 doi:10.1126/science.1187820

CHASE JM, KRAFT NJB, SMITH KG, VELLEND M, INOUE BD (2011) Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. *Ecosphere* 2:1-11 doi:10.1890/ES10-00117.1

CHASE JM, MYERS JA (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366:2351-2363 doi:10.1098/rstb.2011.0063

CORNWELL WK, SCHWILK DW, ACKERLY DD (2006). A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87:1465-1471 doi:10.1890/0012

DE SMET WH (1997) Rotifera: Dicranophoridae (Monogononta) (Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world: Vol. 5). SPB Academics, The Hague. 1997.

- DECLERCK S, VANDERSTUKKEN M, MUYLAERT K, PALS A, DE MEESTER L (2007) Plankton biodiversity along a gradient of productivity and its mediation by macrophytes. *Ecology* 88:2199–2210 doi:10.1890/07-0048.1
- DIAS JD, SIMÕES NR, BONECKER CC, AGOSTINHO AA (2017) Effects of oligotrophication on fish body size and their implications for conservation. *Freshwater Biology*. Subm.
- DÍAZ S, FARGIONE J, CHAPIN III FS, TILMAN D (2006) Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol.* 4(8): e277. doi:10.1371/journal.pbio.0040277
- DODSON SI, ARNOTT SE, COTTINGHAM, KL (2000) The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology* 81:2662-2679 doi:10.1890/0012-9658
- DONOHUE I, JACKSON AL, PUSCH MT, IRVINE K (2009) Nutrient enrichment homogenizes lake benthic assemblages at local and regional scales. *Ecology* 90:3470-3477 doi:10.1890/09-0415.1
- DRAY S, DUFOUR AB (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22:1-20.
- EDWARDS KF, LITCHMAN E, KLAUSMEIER CA (2013) Functional traits explain phytoplankton responses to environmental gradients across lakes of the United States. *Ecology* 94:1626-1635 doi:10.1890/12-1459.1
- ELMOOR-LOUREIRO MAL (1997) Manual de Identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Universa, Brazil.
- FLOMBAUM P, SALA OE (2012) Effects of plant species traits on ecosystem processes: experiments in the Patagonian steppe. *Ecology* 93:227-234 doi:10.1890/11-0722.1
- FORREST J, ARNOTT SE (2006) Immigration and zooplankton community responses to nutrient enrichment: a mesocosm experiment. *Oecologia* 150:119-131 doi:10.1007/s00442-006-0490-4
- FRANCIS AP, CURRIE DJ (2003) A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist* 161:523-536 doi:10.1086/368223
- FU H, ZHONG J, YUAN G, NI L, XIE P, CAO T (2014) Functional traits composition predict macrophytes community productivity along a water depth gradient in a freshwater lake. *Ecology and Evolution* 4:1516-1523 doi:10.1002/ece3.1022
- GINÉ M, BERGAMIN-FILHO H, ZAGATTO E, REIS B (1980) Simultaneous determination of nitrate and nitrite by flow injection analysis. *Analytica Chimica Acta* 114:191-197 doi:10.1016/j.aca.2007.03.015
- GOLTERMAN HL, CLYMO RS, OHMSTAD MAM (1978) *Methods for Physical and Chemical Analysis of Freshwaters*, 2nd edn. (IBP Handbook No. 8). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- HARRISON S, DAVIES KF, SAFFORD HD, VIERS JH (2006) Beta diversity and the scale-dependence relationship: a test in the Californina serpentine flora. *J. Ecol.* 94:110-117 doi:10.1111/j.1365-2745.2005.01078.x

- HARRISON S, VELLEND M, DAMSCHEN EI (2011) 'Structured' beta diversity increases with climatic productivity in a classic dataset. *Ecosphere* 2:1-13 doi:10.1890/ES10-00095.1
- HASTINGS, A, HOM CL, ELLNER S, TURCHIN P, GODFRAY HCJ(1993) Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor? *Annu Rev of Ecol and Syst* 24:1–33 doi:10.1146/annurev.es.24.110193.000245
- HAWKINS BA, FIELD R, CORNELL HV, CURRIE DJ, GUÉGAN JF, KAUFMAN DM, KERR JT, MITTELBAACH GG, OBERDORFF T, O'BRIEN EM, PORTER EE, TURNER JRG (2003) Energy, water and broad-scale patterns of species richness. *Ecology* 84:3105-3117 doi:10.1890/03-8006
- HEINO J (2013) The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biol. Rev.* 88:166-178 doi:10.1111/j.1469-185X.2012.00244.x
- HESSEN DO, BAKKESTUEN V, WALSING B (2007) Energy input and zooplankton species richness. *Ecography* 30:749-758 doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05259.x
- HILLEBRAND H, GRUNER DS, BORER ET, BRACKEN MES, CLELAND EE, ELSER JJ, HARPOLE WS, NGAI JT, SEABLOOM EW, SHURIN JB, SMITH JE(2007) Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *P Natl A of Sci USA* 104:10904–10909 doi:10.1073/pnas.0701918104
- HODAPP D, HILLEBRAND H, BLASIUS B, RYABOV AB (2016) Environmental and trait variability constrain community structure and the biodiversity-productivity relationship. *Ecology* 97:1463-1474 doi:10.1890/15-0730.1
- HOFFMAN MD, DODSON SI (2005) Land use, primary productivity, and lake area as descriptors of zooplankton diversity. *Ecology* 86(1):255-261 doi:10.1890/03-0833
- HULOT FD, LACROIX G, LESCHER-MOUTOUÉ F, LOREAU M (2000) Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature* 405:340-344 doi:10.1038/35012591
- JOHNSON RK, ANGELER DG (2014) Effects of agricultural land use on stream assemblages: Taxon-specific responses of alpha and beta diversity. *Ecol. Indic.* 45:386-393 doi:10.1016/j.ecolind.2014.04.028
- JONSSON M, SNÄLL T, ASPLUND J, CLEMMENSEN KE, DAHLBERG A, KUMORDZI BB, LINDAHL BD, OKSANEN J, WARDLE DA (2016) Divergent responses of β -diversity among organism groups to a strong environmental gradient. *Ecosphere* 7:1-13 doi:10.1002/ecs2.1535
- JOST L (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427-2439 doi:10.1890/06-1736.1
- JURASINSKI G, RETZER V, BEIERKUHNLEIN C (2008) Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia* doi:10.1007/s00442-008-1190-z
- KOLEFF P, GASTON KJ, LENNON JK (2003) Measuring beta diversity for presence-absence data. *J. Anim. Ecol.* 7: 367–382 doi:10.2307/2259551

- KOMÁREK J, ANAGNOSTIDIS K (1989) Modern approach to the classification system of Cyanophytes 4 – Nostocales. *Algological Studies* 56: 247-345.
- KOMÁREK J, ANAGNOSTIDIS K (1998) Cyanoprokaryota. 1. Teil Chroococcales. In Ettl, H., G. Gärtner, H. Heynig & D. Möllenhauer, D. (eds.), *Sübwasserflora von Mitteleuropa*. Gustav Fischer Verlag, Jena: 1-548.
- KOMÁREK J, ANAGNOSTIDIS K (2005) Cyanoprokaryota. 2. Teil Oscillatoriales. In Büdel, B., G. Gärtner, L. Krienitz & M. Schagerl, D. (eds.), *Sübwasserflora von Mitteleuropa*. Elsevier GmbH, München: 1-759.
- KOSTE W (1978) Rotatoria die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voight. *Monogononta*. Gebrüder Borntraeger, I e II
- LALIBERTÉ E, LEGENDRE P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*: 91-299-305 doi:10.1890/08-2244.1
- LALIBERTÉ E, NORTON DA, SCOTT D (2013) Contrasting effects of productivity and disturbance on plant functional diversity at local and metacommunity scales. *Journal of Vegetation Science* 24:834-842 doi:10.1111/jvs.12044
- LANGENHEDER S, BERGA M, ÖSTMAN O, SZÉKELY AJ (2012) Temporal variation of β -diversity and assembly mechanisms in a bacterial metacommunity. *The ISME Journal* 6:1107-1114 doi:10.1038/ismej.2011.177
- LITCHMAN E, KLAUSMEIER CA (2008) Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39:615-639 doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549
- LITCHMAN E, PINTO PT, KLAUSMEIER CA, THOMAS MK, YOSHIYAMA K (2010) Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Hydrobiologia* 653:15-28 doi:10.1007/s10750-010-0341-5
- LONGHI ML, BEISNER BE (2010) Patterns in taxonomic and functional diversity of lake phytoplankton. *Freshwater Biol.* 55:1349-1366 doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02359.x
- LUND JWG, KIPLING C, LECREN ED (1958) The inverted microscope method of estimating algal number and the statistical basis of estimating by counting. *Hydrobiologia* 11:980-985 doi:10.1007/BF00007865
- MACKERETH FJH., HERON J, TALLING JF (1978) *Water Analysis: Some Revised Methods for Limnologists*. Freshwater Biological Association Scientific, Publication No. 36. Titus Wilson and Son Ltd, Kendall.
- MASON NWH, MOUILLOT D, LEE WG, WILSON JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118 doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- MASON NWH, IRZ P, LANOISELÉE C, MOUILLOT D, ARGILLIER C (2008) Evidence that niche specialization explains species–energy relationships in lake fish communities. *J of Anim Ecol* 77:285-296 doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01350.x
- MASON NWH, DE BELLO F (2013) Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *J. Veg. Sci.* 24:777-780 doi:10.1111/jvs.12097

- MATSUMURA-TUNDISI T (1986) Latitudinal distribution of Calanoida in freshwater aquatic systems of Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* 46(3):527-553
- MELO TX (2015) Efeitos do enriquecimento de nutrientes sobre os processos ecossistêmicos: uma abordagem experimental. Master thesis. State University of Maringá, Maringá-PR.
- MORI AS, FURUKAWA T, SASAKI T (2013) Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental. *Biol. Rev.* 88: 349–364 doi: 10.1111/brv.12004
- MOUCHET MA, VILLÉGER S, MASON NWH, MOUILLOT D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* 24:867-876 doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x
- MOUILLOT D, VILLÉGER S, SCHERER-LORENZEN M, MASON NWH (2011) Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS ONE* 6:1-9 doi:10.1371/journal.pone.0017476
- NELSON CE, BENNETT DM, CARDINALE BJ (2013) Consistency and sensitivity of stream periphyton community structural and functional responses to nutrient enrichment. *Ecol Appl* 23:159-173 doi:10.1890/12-0295
- NEVALAINEN L, LUOTO TP (2013) Limnological deterioration forces community and phenotypic changes in Cladocera: Tracking eutrophication of Mallusjärvi, a lake in southern Finland. *Boreal Environment Research* 18:209-222.
- O'NEIL JM, DAVIS TW, BURFORD MA, GOBLER CJ (2012) The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change. *Harmful Algae* 14:313-334 doi:10.1016/j.hal.2011.10.027
- OKSANEN J, BLANCHET FG, KINDT R, LEGENDRE P, MINCHIN PR, O'HARA RB et al. (2015) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.2-1. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- OLDEN JD, POFF NL (2004) Clarifying biotic homogenization. *Trends Ecol. Evol.* 19:282-283 doi:10.1016/j.tree.2004.03.024
- ÖZKUNDAKCI D, GSELL AS, HINTZE T, TÄUSCHER H, ADRIAN R (2016) Winter severity determines functional trait composition of phytoplankton in seasonally ice-covered lakes. *Glob. Chang. Biol.* 22:284-298 doi:10.1111/gcb.13085
- PAVOINE S, VALLET J., DUFOUR A, GACHET S, DANIEL H (2009) On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118:391-402 doi:10.1111/j.1600-0706.2008.16668.x
- PETCHEY OL, GASTONKJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecolog Lett* 5:402-411 doi:10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x
- PETCHEY OL, GASTON KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741-758 doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x
- PETSCH DK, SCHNECK F, MELO AS (2016) Substratum simplification reduces beta diversity of stream algal communities. *Freshwater Biol.* 62:205-213 doi:10.1111/fwb.12863

- R CORE TEAM (2015) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available at: <http://www.R-project.org/>.
- RAO CR (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theor. Popul. Biol.* 21:24-43 doi:10.1016/0040-5809(82)90004-1
- RAUP DM, CRICK RE. (1979) Measurement of faunal similarity in paleontology. *J. Paleontol.* 53:1213–1227.
- REID JW (1985) Chave de Identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia* 9: 17-143.
- RICOTTA C, BURRASCANO S (2008) Beta diversity for functional ecology. *Preslia* 80:61-71.
- RICOTTA C (2010) On beta diversity decomposition: Trouble shared is not trouble halved. *Ecology* 91:1981-1983 doi:10.1890/09-0126.1
- RICOTTA C, MORETTI M (2011) CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167:181-188 doi:10.1007/s00442-011-1965-5
- ROBERTO M, SANTANA N, THOMAZ S (2009) Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Braz. J. Biol.* 69:717–725 doi:10.1590/S1519-69842009000300025
- RODRIGUES LC, SIMÕES NR, BOVO-SCOMPARIN VM, JATI S, SANTANA NF, ROBERTO MC, TRAIN S (2015) Phytoplankton alpha diversity as an indicator of environmental changes in a neotropical floodplain. *Ecol. Indic.* 48:334-341 doi:10.1016/j.ecolind.2014.08.009
- ROLO V, RIVEST D, LORENTE M, KATTGE J, MORENO G (2016) Taxonomic and functional diversity in Mediterranean pastures: insights on the biodiversity–productivity. *J. Appl. Ecol.* 53:1575-1584 doi:10.1111/1365-2664.12685
- ROSCHER C, SCHUMACHER J, GUBSCH M, LIPOWSKY A, WEIGELT A, BUCHMANN N, SCHMID B, SCHULZE E (2012) Using plant functional traits to explain diversity–productivity relationships. *PLoS ONE* 7:1:11 doi:10.1371/journal.pone.0036760
- ROSCHER C, SCHUMACHER J, LIPOWSKY A, GUBSCH M, WEIGELT A, POMPE S, KOLLE O, BUCHMANN N, SCHMID B, SCHULZE E (2013) A functional trait-based approach to understand community assembly and diversity–productivity relationships over 7 years in experimental grasslands. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* doi:10.1016/j.ppees.2013.02.004
- ROSENZWEIG ML, ABRAMSKY Z (1993) How are diversity and productivity related. In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) *Species diversity in ecological communities: historical and geographic perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, pp 52–65
- REYNOLDS CS (2006) *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 55–77
- SCHLEUTER D, DAUFRESNE M, MASSOL F, ARGILLIER C (2010) A user's guide to functional diversity indices. *Ecol. Monogr.* 80:469-484 doi:10.1890/08-2225.1

- SEGERS H (1995) Rotifera: The Lecanidae (Monogononta) (Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world; v. 2). SPB Academics, The Hague
- SIMÕES NR, COLARES MAM, LANSAC-TÔHA FA, BONECKER CC (2013) Zooplankton species richness–productivity relationship: Confronting monotonic positive and hump-shaped models from a local perspective. *Austral Ecol.* 38:952-958 doi:10.1111/aec.12038
- SMART SM, THOMPSON K, MARRS RH, LE DUC MG, MASKELL LC, FIRBANK LG (2006) Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Proc Biol Sci.* 273:2659-2665 doi:10.1098/rspb.2006.3630
- SMITH VH (1979) Nutrient dependence of primary productivity in lakes. *Limnology and Oceanography* 24:1051–1064
- SMITH VH, TILMAN GD, NEKOLA JC (1999) Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution* 100:179-196 [http://dx.doi.org/10.1016/S0269-7491\(99\)00091-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0269-7491(99)00091-3)
- STATSOFT INC. 2005. STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com
- STEINER CF (2014) Stochastic sequential DISPERSal and nutrient enrichment drive beta diversity in space and time. *Ecology* 95:2603-2612 doi:10.1890/13-1321.1
- STEINER CF, LEIBOLD MA (2004) Cyclic assembly trajectories and scale-dependent productivity–diversity relationships. *Ecology* 85:107-113 doi:10.1890/03-3010
- STEINER CF (2014) Stochastic sequential DISPERSal and nutrient enrichment drive beta diversity in space and time. *Ecology* 95: 2603-2612 doi:10.1890/13-1321.1
- STRAILE D, GELLER W (1998) Crustacean zooplankton in Lake Constance from 1920 to 1995: Response to eutrophication and re-oligotrophication. *Advances in Limnology* 53:255-274
- SUDING KN, LAVOREL S, CHAPIN III FS, CORNELISSEN JHC, DÍAZ S, GARNIER E, GOLDBERG D, HOOPER DU, JACKSON ST, NAVAS M (2008) Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants *Glob. Chang. Biol.* 14:1125–1140 doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x
- SUDING KN, COLLINS SL, GOUGH L, CLARK C, CLELAND EE, GROSS KL, MILCHUNAS DG, PENNINGS S (2015) Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *PNAS* 102:4387-4392 doi:10.1073/pnas.0408648102
- TILMAN D (1987) Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecol Monogr* 57:189–214 doi: 10.2307/2937080
- TILMAN D (2001) Functional diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. Levin, S.A.). Academic Press, San Diego, CA, 109–120.
- TUOMISTO H (2010a). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33:2–22 doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x

- TUOMISTO H (2010b). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography* 33:23–45 doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x
- UTERMÖHL H (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 9:1–38.
- VAN DER GUCHT K, COTTENIE K, MUYLAERT K, VLOEMANS N, COUSIN S, DECLERCK S, et al. (2007) The power of species sorting: Local factors drive bacterial community composition over a wide range of spatial scales. *PNAS* 104:20404–20409 doi:10.1073/pnas.0707200104
- VELLEND M (2001) Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *J. Veg. Sci.* 12:545-552 doi:10.2307/3237006
- VILAR AG, DAM HD, LOON EEV, VONK JA, GEEST HGVD, ADMIRAAL W (2014) Eutrophication decreases distance decay of similarity in diatom communities. *Freshwater Biol.* 59:1522-1531 doi:10.1111/fwb.12363
- VILLÉGER S, MASON NWH, MOUILLOT D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290-2301 doi:10.1890/07-1206.1
- VILLÉGER S, MIRANDA JR, HERNÁNDEZ DF, MOUILLOT D (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecol. Appl.* 20:1512-1522 doi:10.1890/09-1310.1
- VITOUSEK PM, ABER JD, HOWARTH RW, LIKENS GE, MATSON PA, SCHINDLER DW, et al. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle sources and consequences. *Ecol. Appl.* 7:737-750 doi:10.1890/1051-0761
- VOGT RJ, PERES-NETO PR, BEISNER BE (2013) Using functional traits to investigate the determinants of crustacean zooplankton community structure. *Oikos* 122:1700-1709 doi:10.1111/j.1600-0706.2013.00039.x
- WORM B, LOTZE HK (2006) Effects of eutrophication, grazing, and algal blooms on rocky shores. *Limnol. Oceanogr.* 51: 569–579 doi:10.4319/lo.2006.51.1_part_2.0569

APÊNDICE A – Valores médios, mínimos e máximos dos parâmetros limnológicos acompanhados durante o experimento

Tabela 1A. Valores médios, mínimos (Mín.) e máximos (Máx.) de condutividade, oxigênio dissolvido, saturação de oxigênio, temperatura e turbidez para cada tratamento ao longo dos 14 dias de experimento. Detalhes sobre a obtenção desses parâmetros limnológicos podem ser encontrados na Metodologia.

Tratamentos	pH			Condutividade μS/cm			Oxigênio dissolvido mg/L			Saturação de oxigênio %			Temperatura °C			Turbidez NTU		
	Média	Mín,	Máx,	Média	Mín,	Máx,	Média	Mín,	Máx,	Média	Mín,	Máx	Média	Mín,	Máx,	Média	Mín,	Máx,
CR	7,14	6,62	7,43	82,71	74,6	92,6	7,25	6,03	8,1	87,38	76,3	93,2	24,85	22,3	27,4	2,23	1,29	4,26
T1	7,09	6,04	7,48	83,55	70,4	90,8	7,22	6,4	7,94	87,11	76,5	91,9	24,96	22,1	27,5	2,25	1,19	4,63
T2	7,28	6,76	7,54	85,10	74,8	93,5	7,18	6,47	7,76	86,88	77,9	90,2	25,04	22,6	27,5	2,17	1,06	4,21
T3	7,25	6,88	7,46	83,88	75,1	90	7,17	6,65	7,8	86,64	80,2	90,2	25,02	22,4	27,3	2,38	1,3	4,34
T4	7,24	6,83	7,46	84,12	75,8	90,4	7,13	6,5	7,8	85,97	76,9	90,3	24,95	22,5	27,1	2,36	1,06	4,39
T5	7,14	6,49	7,47	83,58	73,4	89,9	7,20	6,61	7,97	87,07	77,1	91,5	25,04	22,4	27,4	2,11	0,78	5,03
T6	7,29	6,86	7,62	86,25	79	92,7	7,21	6,29	7,87	87,20	78	93,6	25,01	22,2	27,4	2,26	1,07	4,44
T7	7,26	6,84	7,66	85,29	75,5	94,2	7,14	6,44	8,22	86,00	77,1	92,1	25,02	22,4	27,4	2,21	1,02	4,76
T8	7,24	6,83	7,5	84,82	75,8	91,8	7,13	6,61	7,91	86,01	81,6	91,8	25,05	22,5	27,3	2,25	1,17	4,38
T9	7,23	6,81	7,64	84,99	76,5	92	7,15	6,38	7,8	86,42	78,2	90,6	25,01	22,2	27,4	2,14	1,28	4,45
T10	7,25	6,84	7,63	86,18	76,1	94	7,18	6,69	7,83	86,77	79,6	90,6	24,90	22,3	27,2	2,21	0,73	4,33

Tabela 2A. Valores médios, mínimos (Mín.) e máximos (Máx.) das concentrações de nitrogênio total (NT), fósforo total (PT), nitrato(NO_3), fosfato (PO_4) e clorofila-a presentes em cada tratamento ao fim do experimento. Os valores obtidos para o tratamento controle (preenchidos com água do Rio Paraná) no início do experimento do também estão apresentados.

Tratamentos	[NT]			[PT]			[NO_3]			[PO_4]			[Clorofila-a]		
	Média	Mín, $\mu\text{g/L}$	Máx, $\mu\text{g/L}$	Média	Mín, $\mu\text{g/L}$	Máx, $\mu\text{g/L}$	Média	Mín, $\mu\text{g/L}$	Máx, $\mu\text{g/L}$	Média	Mín, $\mu\text{g/L}$	Máx, $\mu\text{g/L}$	Média	Mín, $\mu\text{g/L}$	Máx, $\mu\text{g/L}$
CR (inicial)	723,47	712,48	739,85	15,19	14,29	16,99	175,60	169,5	177,9	5,10	3,5	8,5	16,6	7,3	31,9
CR (final)	809,02	717,36	888,45	12,04	9,49	14,29	154,97	104,7	184,9	4,40	4,1	4,7	7,6	3,3	13,7
T1	761,85	711,5	751,58	10,83	6,44	13,99	174,80	132,2	221,5	4,00	3,7	4,5	4,9	3,8	6,0
T2	729,10	640,13	790,69	13,01	11,74	15,34	130,1	31,9	202,7	4,10	3,7	4,7	9,7	4,4	24,6
T3	821,97	767,22	844,46	16,50	15,64	18,33	353,70	123,8	958,6	4,80	4,2	5,4	7,2	3,3	13,7
T4	754,27	721,27	788,73	16,76	8,74	22,98	64,20	15,7	120	5,00	4,8	5,4	15,0	4,4	38,2
T5	872,07	800,46	975,46	18,60	16,09	22,23	82,60	37,6	176,2	5,10	5,0	5,2	27,7	7,6	43,7
T6	846,66	810,24	881,61	19,65	14,44	21,63	134,40	36,8	207,7	5,40	5,0	5,7	22,1	9,3	56,8
T7	880,14	832,72	967,64	21,48	14,44	26,28	82,00	21,1	149,6	5,60	5,2	6,0	30,3	11,6	55,5
T8	907,02	803,4	1006,74	21,37	20,28	22,83	92,70	40,9	157,7	5,90	5,5	6,2	16,9	7,1	30
T9	1020,18	804,37	1158,27	26,43	20,28	27,03	110,40	24	183,4	6,30	5,8	6,7	29,0	17,3	34,6
T10	1000,39	913,87	1012,61	25,34	18,48	33,77	22,50	17,5	30,4	6,80	6,7	7,0	29,8	5,5	50,2

APÊNDICE B – Traços funcionais de fitoplâncton e zooplâncton utilizados nas análises de diversidade funcional

Tabela 1B. Traços funcionais utilizados para as espécies de fitoplâncton.

Espécie	MDL	SV	Unidade	Pigmento	Mixotrofia	Motilidade	Resistência à sedimentação ou herbivoria	Demanda por sílica
<i>Achnantheidium minutissimum</i>	19,50	2,10	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Actinastrum hantzschii</i>	46,00	0,26	cenobio	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Ankistrodesmus fusiformis</i>	43,80	2,30	colonia	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Ankistrodesmus gracilis</i>	37,00	2,50	colonia	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Ankyra judayi</i>	35,00	2,50	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	processos	NDPS
<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	47,40	0,003	colonia	A	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS
<i>Aphanocapsa koordersii</i>	70,00	0,004	colonia	A	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS
<i>Aulacoseira ambigua</i>	165,76	0,49	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	espinhos	DPS
<i>Aulacoseira granulata angustissima</i>	75,20	0,67	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	espinhos	DPS
<i>Aulacoseira granulata granulata</i>	139,40	1,07	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	espinhos	DPS
<i>Botryococcus braunii</i>	66,00	0,05	colonia	V	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS
<i>Chlamydomonas</i> sp	7,50	0,23	naoforma	V	mixotrofica	F	ausente	NDPS
<i>Chroococcus</i> sp	2,50	0,30	colonia	A	naomixotrofica	A	mucilagem	NDPS
<i>Chroomonas</i> sp	7,50	2,32	naoforma	M	mixotrofica	F	ausente	NDPS
<i>Closteriopsis scolia</i>	60,10	1,54	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Coelastrum microporum</i>	18,50	0,006	colonia	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Coelastrum reticulatum</i>	89,60	0,007	colonia	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Cosmarium protractum 1</i>	20,00	0,96	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Cosmarium</i> sp	12,80	0,68	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Crucigenia tetrapedia</i>	7,20	1,6	cenobio	V	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS

<i>Crucigeniella rectangularis</i>	20,80	2,5	cenobio	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Cryptomonas marssonii</i>	18,40	2,9	naoforma	M	mixotrofica	F	ausente	NDPS
<i>Cryptomonas</i> sp	15,50	2,35	naoforma	M	mixotrofica	F	ausente	NDPS
<i>Cyanodictyon planctonicum</i>	75,00	0,53	colonia	A	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS
<i>Cyclotella</i> sp	13,08	0,93	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Cymbella</i> sp	38,25	0,70	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Desmodesmus</i> sp	10,00	0,02	cenobio	V	naomixotrofica	CNM	espinhos	NDPS
<i>Desmodesmus communis</i>	10,00	0,03	cenobio	V	naomixotrofica	CNM	espinhos	NDPS
<i>Desmodesmus denticulatus</i>	10,00	0,06	cenobio	V	naomixotrofica	CNM	espinhos	NDPS
<i>Desmodesmus di spar</i>	9,00	1,30	cenobio	V	naomixotrofica	CNM	espinhos	NDPS
<i>Dictyo sphaerium elegans</i>	61,20	0,41	colonia	V	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS
Dinoflagelado sem teca	17,50	0,34	naoforma	M	mixotrofica	F	ausente	NDPS
<i>Discostella stelligera</i>	10,00	0,91	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Eutetramorus fottii</i>	50,00	0,14	colonia	V	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS
<i>Fragilaria</i> sp	77,50	0,80	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Fragilaria/Synedra</i>	27,50	1,13	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Gomphonema gracile</i>	56,10	0,44	naoforma	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Gomphonema parvulum</i>	25,70	0,52	naoforma	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Gomphonema</i> sp	27,50	0,52	naoforma	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Kephyrion</i> sp	15,00	0,67	naoforma	M	mixotrofica	F	ausente	DPS
<i>Kirchneriella brasiliiana</i>	7,50	0,18	colonia	V	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS
<i>Lagerheimia ciliata</i>	36,00	1,20	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	setas	NDPS
<i>Mallomonas</i> sp	31,20	0,16	naoforma	M	mixotrofica	F	setas	DPS
<i>Merismopedia tenuissima</i>	32,00	0,08	colonia	A	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS
<i>Micractinium pusillum</i>	59,25	1,18	colonia	V	naomixotrofica	CNM	setas	NDPS
<i>Microcystis aeruginosa</i>	40,00	0,00033	colonia	A	naomixotrofica	A	mucilagem	NDPS
<i>Microcystis novacekii</i>	512,50	0,0013	colonia	A	naomixotrofica	A	mucilagem	NDPS
<i>Microcystis</i> sp	18,00	0,00	colonia	A	naomixotrofica	A	mucilagem	NDPS

<i>Monoraphidium arcuatum</i>	22,60	3,20	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Monoraphidium circinale</i>	5,90	5,69	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Monoraphidium contortum</i>	13,00	3,70	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Monoraphidium komarkovae</i>	43,70	2,90	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Monoraphidium minutum</i>	9,45	1,20	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Monoraphidium</i> sp	7,50	1,44	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Monoraphidium tortile</i>	15,50	3,20	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Mougeotia</i> sp	1721,16	0,23	filamento	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Navicula</i> sp	42,50	1,41	naoforma	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Navicula</i> sp 1	70,00	1,41	naoforma	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Nitzschia palea</i>	62,30	1,00	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Nitzschia</i> sp	174,00	1,12	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Oocystis lacustris</i>	25,60	0,51	colonia	V	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS
<i>Oscillatoria</i> sp	242,00	4,08	filamento	A	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Paradoxia multiseta</i>	54,50	2,67	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	setas	NDPS
<i>Pennales</i>	24,60	1,35	naoforma	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Planktothrix agardhii</i>	99,60	1,10	filamento	A	naomixotrofica	A	ausente	NDPS
<i>Pseudanabaena limnetica</i>	102,00	4,30	filamento	A	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS
<i>Pseudanabaena mucicola</i>	14,76	2,90	filamento	A	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS
<i>Radiocystis fernandoi</i>	105,78	0,00024	colonia	A	naomixotrofica	A	mucilagem	NDPS
<i>Romeria gracilis</i>	12,00	2,50	filamento	A	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Scenedesmus ecornis</i>	20,00	0,04	cenobio	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Scenedesmus obliquus</i>	20,00	0,04	cenobio	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Schroederia setigera</i>	85,00	2,77	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	processos	NDPS
<i>Snowella atomus</i>	7,50	0,27	colonia	A	naomixotrofica	CNM	mucilagem	NDPS
<i>Staurastrum muticum</i>	22,00	0,94	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	processos	NDPS
<i>Synedra goulardii</i>	51,10	1,81	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Tetraedron caudatum</i>	9,00	0,94	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS

<i>Tetraedron minimum</i>	5,10	1,18	naoforma	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Tetrastrum komarekii</i>	15,60	1,20	cenobio	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Ulnaria ulna</i>	130,10	1,32	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	ausente	DPS
<i>Ulotrix</i> sp	70,00	0,60	filamento	V	naomixotrofica	CNM	ausente	NDPS
<i>Urosolenia longiseta</i>	35,30	1,23	cadeia	M	naomixotrofica	CNM	setas	DPS

Tabela 2B. Traços funcionais utilizados para as espécies de zooplâncton.

Espécie	Tamanho	Tempo de vida	Escape de predador	Hábitat	Alimentação	Reprodução
<i>Asplanchna priodonta</i>	414,00	1	1	Pelagico	Predador	Assexuada
Bdelloidea	NA	1	1	NA	Filtrador	Assexuada
<i>Brachionus quadridentatus</i>	120,00	1	1	Pelagico	Filtrador	Assexuada
<i>Cephalodella</i> sp	NA	1	1	Litoral	Sugador	Assexuada
<i>Ceriodaphnia cornuta</i>	637,50	1	2	Pelagico	Filtrador	Assexuada
<i>Chydorus parvireticulatus</i>	225,00	1	2	Litoral	Raspador-Clad	Assexuada
<i>Chydorus pubescens</i>	380,00	1	2	Litoral	Raspador-Clad	Assexuada
<i>Dadayamacrops</i>	255,00	1	2	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Diaphanosomabirgei</i>	470,00	1	2	Intermediario	Filtrador	Assexuada
<i>Diaphanosomabrevireme</i>	488,68	1	2	Pelagico	Filtrador	Assexuada
<i>Diaphanosoma spinulosum</i>	450,42	1	2	Pelagico	Filtrador	Assexuada
<i>Dipleuchlanis propatula</i>	160,00	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Ephemeroporustridentatus</i>	275,00	1	2	Intermediario	Raspador-Clad	Assexuada
<i>Euchlanis dilatata</i>	172,06	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Ilyocryptus spinifer</i>	800,00	1	2	Pelagico	Filtrador	Assexuada

<i>Latonopsisaustralis</i>	533,75	1	2	Pelagico	Filtrador	Assexuada
<i>Lecanebulla</i>	122,89	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Lecanecornuta</i>	107,33	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Lecanehamata</i>	75,00	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Lecanehornemanni</i>	56,97	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Lecaneleontina</i>	186,67	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Lecaneluna</i>	131,67	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Lecanelunaris</i>	145,00	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Lecanepyriiformis</i>	68,89	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Lecanequadritentata</i>	127,33	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Lepadellaovalis</i>	80,00	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Macrothrixelegans</i>	322,81	1	2	Intermediario	Raspador- Clad	Assexuada
<i>Mesocyclopsogunnus</i>	1129,90	2	3	Litoral	Predador	Sexuada
<i>Moinamicrura</i>	520,57	1	2	Pelagico	Filtrador	Assexuada
<i>Moinaminuta</i>	550,00	1	2	Pelagico	Filtrador	Assexuada
<i>Moinareticulata</i>	644,44	1	2	Pelagico	Filtrador	Assexuada
<i>Moinarostrata</i>	468,48	1	2	Pelagico	Filtrador	Assexuada
<i>Moinodaphniamacleayi</i>	800,00	1	2	Pelagico	Filtrador	Assexuada
<i>Notodiptomuscearensis</i>	1437,00	2	4	Pelagico	Filtrador	Sexuada
<i>Notodiptomushenseni</i>	1185,00	2	4	Pelagico	Filtrador	Sexuada
<i>Plationuspatulus</i>	141,00	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Polyarthradolichoptera</i>	106,67	1	1	Pelagico	Sugador	Assexuada
<i>Ptygura</i> sp	103,33	1	1	NA	Filtrador	Assexuada
<i>Simocephalus</i> sp	662,50	1	2	Pelagico	Filtrador	Assexuada
<i>Sinantherinaprocera</i>	105,00	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Squatinellamuticamutica</i>	110,00	1	1	Litoral	Filtrador	Assexuada
<i>Thermocyclopsdecepiens</i>	770,00	2	3	Pelagico	Predador	Sexuada

<i>Trichocercapusilla</i>	60,00	1	1	Pelagico	Sugador	Assexuada
---------------------------	-------	---	---	----------	---------	-----------

APÊNDICE C – Lista das espécies de fitoplâncton e zooplâncton identificadas em todos os tratamentos

Tabela C1. Lista de espécies de fitoplâncton encontradas em todos os tratamentos.

	<i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kütz.) Czarn.
	<i>Aulacoseira ambigua</i> var. <i>ambigua</i> (Grunow) Sim.
	<i>Aulacoseira granulata</i> var. <i>angustissima</i> (O. Müller) Sim.
	<i>Aulacoseira granulata</i> var. <i>granulata</i> (Ehrenb.) Sim.
	<i>Discostella stelligera</i> (Cleve e Grunow) Holk e Klee
	<i>Cyclotella</i> sp.
	<i>Cymbella</i> sp.
	<i>Fragilaria</i> sp.1
	<i>Fragilaria</i> sp.2
Divisão: Bacillariophyceae	<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenb.
	<i>Gomphonema parvulum</i> (Kütz.) Kütz.
	<i>Gomphonema</i> sp.
	<i>Navicula</i> sp.1
	<i>Navicula</i> sp.2
	<i>Nitzschia palea</i> (Kütz.) W. Smith
	<i>Nitzschia</i> sp.
	<i>Pennales</i> NI
	<i>Synedra goulardii</i> Bréb.
	<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch.) Comp.
	<i>Urosolenia longiseta</i> (Zach.) Round & Craw.
	<i>Aphanocapsa delicatissima</i> W. et G. S. West
	<i>Aphanocapsa koordersii</i> Ström
	<i>Chroococcus</i> sp.
	<i>Cyanodictyon</i> cf. <i>planctonicum</i>
	<i>Cyanodictyon</i> sp. 1
	<i>Cyanodictyon</i> sp.2
	<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmerm.
Divisão: Cyanobacteria	<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing
	<i>Microcystis novacekii</i>
	<i>Microcystis</i> sp.
	<i>Oscillatoria</i> sp.
	<i>Oscillatoriales</i> NI
	<i>Phormidiaceae</i> sp.
	<i>Planktothrix agardhii</i> (Gomont) Anagnost. & Komárek
	<i>Pseudanabaena limnetica</i> (Lemmerm.) Komárek
	<i>Pseudanabaena mucicola</i> (Hüb.-Pest. e W. Naumann) Bourr.
	<i>Pseudabaenaceae</i> NI
	<i>Radiocystis fernandoi</i> Komárek e Komárk-Legn.
	<i>Romeria gracilis</i> Koczw.
	<i>Snowella atomus</i> Komárek e Hindák
	<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerh.
	<i>Ankistrodesmus fusiformis</i> Corda
	<i>Ankistrodesmus gracilis</i>
	<i>Ankyra judayi</i> (G.W. Smith) Fott

	<i>Botryococcus braunii</i> Kütz.
	<i>Chlamydomonas</i> sp.
	<i>Closteriopsis scolia</i> A.Comas
	<i>Coenocystis</i> sp.
	<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli
	<i>Coelastrum reticulatum</i> (Dang.) Senn.
	<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirch.) W. e G.S. West
	<i>Crucigeniella rectangularis</i> (Nägeli) Komárek
	<i>Desmodesmus communis</i> (E. Hegew.) E. Hegew.
	<i>Desmodesmus dispar</i> (Brébisson) E.Hegewald
	<i>Desmodesmus denticulatus</i> (Lagerh.) An, T. Friedl, E. Hegew.
	<i>Desmodesmus</i> sp.
Divisão: Chlorophyceae	<i>Dictyosphaerium elegans</i> Bachm.
	<i>Eudorina elegans</i> C. G. Ehrenb.
	<i>Eudorina cf. unicocca</i>
	<i>Eutetramorus fottii</i> (Hindák) Komárek sensu Komárek
	<i>Kirchneriella brasiliiana</i>
	<i>Lagerheimia ciliata</i> (Lagerheim) Chodat
	<i>Micractinium pusillum</i> Fres.
	<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korshikov) Hindák
	<i>Monoraphidium circinale</i> (Nygaard) Nygaard
	<i>Monoraphidium contortum</i> (Thur.) Komárk. - Legn.
	<i>Monoraphidium komarkovae</i> Nygaard
	<i>Monoraphidium minutum</i> (Naegeli) Komárk. - Legn.
	<i>Monoraphidium tortile</i> (W. e G.S. West) Komárk. - Legn.
	<i>Monoraphidium</i> sp.
	<i>Oocystis lacustris</i> Chodat
	<i>Paradoxia multiseta</i> Svirenko
	<i>Pandorina morum</i> (F. Muller) Bory
	<i>Scenedesmus ecornis</i> (Ehrenb.) Chodat
	<i>Scenedesmus obliquus</i> (Turpin) Kützing
	<i>Schroederia setigera</i> (Schröd.) Lemmerm.
	<i>Tetraedron caudatum</i>
	<i>Tetraedron minimum</i> (A. Br.) Hansg.
	<i>Tetrastrum komarekii</i> Hindák
	<i>Ulotrix</i> sp.
	<i>Chroomonas</i> sp.
Divisão: Cryptophyceae	<i>Cryptomonas curvata</i> Ehrenb. Emend. Pen.
	<i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja
	<i>Cryptomonas</i> sp.
	Cryptophyceae NI
Divisão: Crysophyceae	<i>Kephyrion</i> sp.
	<i>Mallomonas</i> sp.
	<i>Synura</i> sp.
	Chrysophyceae NI
Divisão: Zygnemaphyceae	Sp. 1

Tabela C2. Lista de espécies de zooplâncton encontradas em todos os tratamentos.

Phylum: Rotifera	
Classe: Digononta	Bdelloidea (NI)
Ordem: Bdelloidea	
Phylum: Rotifera	
Classe: Monogononta	<i>Asplanchna priodonta</i> (Gosse, 1850)
Ordem: Ploima	
Família: Asplanchnidae	
Phylum: Rotifera	<i>Brachionus falcatus</i> (Zacharias, 1898)
Classe: Monogononta	<i>Brachionus quadridentatus</i> (Hermann, 1783)
Ordem: Ploima	<i>Platyias quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)
Família: Brachionidae	<i>Platyionus patulus</i> (Müller, 1786)
Phylum: Rotifera	
Classe: Monogononta	<i>Dipleuchlanis propatula</i> (Gosse, 1886)
Ordem: Ploima	<i>Euchlanis dilatata</i> (Ehrenberg, 1832)
Família: Euchlanidae	
Phylum: Rotifera	
Classe: Monogononta	<i>Ptygura</i> sp. (Ehrenberg, 1832)
Ordem: Ploima	<i>Sinantherina procera</i> (Thorpe 1893)
Família: Flosculariidae	
Phylum: Rotifera	<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)
Classe: Monogononta	<i>Lecane cornuta</i> (Müller, 1786)
Ordem: Ploima	<i>Lecane elsa</i> (Hauer, 1931)
Família: Lecanidae	<i>Lecane hamata</i> (Stokes, 1896)
	<i>Lecane leontina</i> (Turner, 1892)
	<i>Lecane luna</i> (Müller, 1776)
	<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)
	<i>Lecane pyriformis</i> (Daday, 1905)
	<i>Lecane quadridentata</i> (Ehrenberg, 1830)
Phylum: Rotifera	<i>Lepadella ovalis</i> (Muller 1786)
Classe: Monogononta	<i>Squatinella mutica mutica</i> (Ehrenberg, 1832)
Ordem: Ploima	
Família: Lepadellidae	
Phylum: Rotifera	
Classe: Monogononta	<i>Cephalodella</i> sp. (Bory de St. Vincent, 1826)
Ordem: Ploima	
Família: Notommatidae	
Phylum: Rotifera	
Classe: Monogononta	<i>Polyarthra dolichoptera</i> (Idelson, 1925)
Ordem: Ploima	
Família: Synchaetidae	

-
- Phylum:** Rotifera
Classe: Monogononta *Trichocerca pusilla* (Jennings, 1903)
Ordem: Ploima
Família: Trichocercidae
- Phylum:** Arthropoda *Chydorus parvireticulatus* (Frey, 1987)
Subphylum: Crustacea *Chydorus pubescens* (Sars, 1901)
Classe: Brachiopoda *Dadaya macrops* (Daday, 1898)
Ordem: Cladocera *Ephemeroporus tridentatus* (Bergamin, 1939)
Família: Chydoridae *Karualona muelleri* (Richard, 1897)
- Phylum:** Arthropoda
Subphylum: Crustacea *Ceriodaphnia cornuta* (Sars, 1885)
Classe: Brachiopoda *Simocephalus* sp. (Schodler, 1858)
Ordem: Cladocera
Família: Daphniidae
- Phylum:** Arthropoda
Subphylum: Crustacea
Classe: Brachiopoda *Ilyocryptus spinifer* (Herrick, 1882)
Ordem: Cladocera
Família: Ilyocryptidae
- Phylum:** Arthropoda
Subphylum: Crustacea
Classe: Brachiopoda *Macrothrix elegans* (Sars, 1901)
Ordem: Cladocera
Família: Macrothricidae
- Phylum:** Arthropoda *Moina micrura* (Kurz, 1874)
Subphylum: Crustacea *Moina minuta* (Hansen, 1899)
Classe: Brachiopoda *Moina reticulata* (Daday, 1905)
Ordem: Cladocera *Moina rostrata* (McNair, 1980)
Família: Moinidae *Moinodaphnia macleayi* (King, 1853)
- Phylum:** Arthropoda
Subphylum: Crustacea *Diaphanosoma birgei* (Korinek, 1981)
Classe: Brachiopoda *Diaphanosoma brevireme* (Sars, 1901)
Ordem: Cladocera *Diaphanosoma spinulosum* (Herbst, 1975)
Família: Sididae *Latonopsis australis* (Sars, 1888)
- Phylum:** Arthropoda
Subphylum: Crustacea *Notodiptomus cearensis* (Wright S., 1936)
Classe: Copepoda *Notodiptomus henseni* (Dahl F., 1894)
Ordem: Calanoida
Família: Diaptomidae
- Phylum:** Arthropoda
Subphylum: Crustacea *Mesocyclops meridianus* (Kiefer, 1926)
Classe: Copepoda *Mesocyclops ogunnus* (Onabamiro, 1957)
Ordem: Cyclopoida *Thermocyclops decipiens* (Kiefer, 1929)
Família: Cyclopidae
-

APÊNDICE D – Valores de R^2 e P das análises que não apresentaram relações significativas

Tabela D1. Valores de R^2 e P para as análises de diversidade taxonômica e funcional que não apresentaram relação significativa com o gradiente de enriquecimento por nutrientes.

Diversidade Beta Taxonômica – Zooplâncton		
Índice	R^2	P
Dissim. de Sørensen entre Múltiplos Locais	0,021	0,671
β_{DISPER} – Sørensen	0,025	0,645
β_{DISPER} – Bray-Curtis	0,225	0,140
β_{DISPER} – Raup-Crick	0,081	0,3955
Diversidade Gama Taxonômica – Fitoplâncton		
Índice	R^2	P
Shannon-Wiener	0,256	0,112
Equitabilidade	0,3134	0,073
Diversidade Gama Taxonômica – Zooplâncton		
Índice	R^2	P
Shannon-Wiener	0,041	0,552
Riqueza de espécies	0,210	0,156
Equitabilidade	0,170	0,208
Diversidade Alfa Funcional – Fitoplâncton		
Índice	R^2	P
FDiv	0,009	0,537
FEve	0,010	0,513
Diversidade Gama Funcional – Fitoplâncton		
Índice	R^2	P
FRic	0,229	0,1366
FDiv	0,208	0,159
FEve	0,101	0,340
Diversidade Alfa Funcional – Zooplâncton		
Índice	R^2	P
FDiv	0,011	0,507
FEve	0,064	0,106
RaoQ	0,004	0,668
Diversidade Gama Funcional – Zooplâncton		
Índice	R^2	P

FRic	0,053	0,497
FEve	0,179	0,194
RaoQ	0,229	0,136

Diversidade Beta Funcional

Índice	R²	P
$\beta_{\text{DISPER}} - \text{CWM}$ Fitoplâncton	0,236	0,130
$\beta_{\text{DISPER}} - \text{CWM}$ Zooplâncton	0,284	0,091