

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

ÉRIKA MARIA NEIF MACHADO

Efeito dos fatores ambientais e das mudanças climáticas sobre a comunidade perífítica em lagos rasos de água doce

Maringá
2015

ÉRIKA MARIA NEIF MACHADO

Efeito dos fatores ambientais e das mudanças climáticas sobre a comunidade perifítica em lagos rasos de água doce

Tese 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 Doutora em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues

Coorientador: Prof. DSc. Erik Jeppesen

Maringá
2015

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

M149e Machado, Érika Maria Neif, 1982-
Efeito dos fatores ambientais e das mudanças climáticas sobre a comunidade periffitica em lagos rasos de água doce / Érika Maria Neif Machado. -- Maringá, 2015.
71 f. : il. (algumas color.).
Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2015.
Orientadora: Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues.
Coorientador: Prof. Dr. Erik Jeppesen.
1. Perifiton de água doce - Ecologia - Lagos rasos - Mudanças climáticas. 2. Perifiton de água doce - Traços biológicos. 3. Cianobactérias - Indicador biológico. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -579.817622
NBR/CIP - 12899 AACR/2

ÉRIKA MARIA NEIF MACHADO

Efeito dos fatores ambientais e das mudanças climáticas sobre a comunidade periférica em lagos rasos de água doce

Tese 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 Doutora em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Dr.^a Vanessa Majewski Algarte
Universidade Federal do Paraná (UFPR)

Prof. Dr. Rômulo Diego de Lima Behrend
Centro Universitário de Maringá (Unicesumar)

Prof. Dr. Pitágoras Augusto Piana
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Unioeste)

Prof. Dr. Roger Paulo Mormul
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 20 de novembro de 2015.

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

Dedico esta tese aos amigos:
Aos que se tornaram familiares,
Aos que nasceram familiares,
e aos que conheci ontem.
Dedico tanto aos que me deixam loucos,
Quanto aos que enlouqueço.
Aos que me criticam em tudo,
E a um ou outro que atura
Minha “chatura”
Aos amigos que correm,
Aos amigos que contemplam.
Aos que me consideram muito,
E aos que, com razão, fazem pouco.
Aos que passam o dia todo comigo
e aos que estão todo tempo em mim.
Esta tese é a soma de todos vocês
E se ela não é melhor,
É por falta de memória,
Mas não por falta de amigos...

(Adaptado de Primack & Rodrigues, 2002. Biologia da Conservação).

AGRADECIMENTOS

♥ A minha querida orientadora Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues “Lica”, muito obrigada pelas inúmeras orientações ao longo desses anos, pelas conversas maravilhosas, pelas broncas, pelo apoio nas horas difíceis, pela paixão pelas alguinhas e por todos os seus ensinamentos e exemplos a serem seguidos na vida profissional.

♥ Ao meu coorientador Prof. DSc. Erik Jeppesen: pela amizade, pela simplicidade, pelas idéias, pela confiança, por Lemming, por todo cuidado, pelo seu amor em fazer ciência e pela oportunidade de realizar parte do meu doutorado na pequena e linda cidade de Silkeborg na Dinamarca.

♥ A minha amada família: ao meus pais, Edvaldo Neif (*in memoriam*) e Maria do Carmo, meus anjos da guarda, por todo o seu amor e seu apoio na minha caminhada acadêmica. As minhas irmãs, Rayde e Christiane por todo cuidado, e as minhas sobrinhas: Alessandra, Letícia e Gabriella, pela alegria vivida desde o momento em que nasceram. A minhas lindas Bisavó Adelina e Vó Maria José, e a todos tios, tias, primos e primas, cunhados e agregados dessa família maravilhosa que sempre torceram por mim.

♥ Aos amigos queridos do lado DK: Ivan González, Cinthia Rojas, Nicholas Vidal, Marcela Mellognio e Salvador, Jennifer Mariyadas, Ana Luísa Silva, Joaquim Audet, Jesper Pedersen e família, Rosemberg Menezes, Jiayi Qin, Fenjuan Hu, Yu Cao e família, Saara e Chris Olsen, Daniel Graeber e Sandra Hille, Thomas Davidson e Juliane Wischnewski, Amaia Loibide, André Luís Sanches, Maria João Ribeiro, Amanda e Alex Dufke, pelos dias felizes, pelas agradáveis companhias, por fazerem a minha estadia em DK maravilhosa, pela amizade, pela família que tornaram.

♥ Aos amigos do laboratório de algas perifíticas: Ao longo de quase seis anos, este laboratório foi minha segunda casa, deixo aqui meu muito obrigada, por vocês participarem de todo esse processo de formação até eu me tornar uma Dra, além dos inesquecíveis momentos juntos, bem como pela a partilha de recursos (Salve os biscoitos de polvilho!), a ocupação de nicho (Chegue cedo e garanta um bom lugar!), os inúmeros processos de cooperação (Quem quer algo da vendinha?), pelos momentos de descontração, entre outros. Assim, obrigada de coração: Andressa, Carina, Daiane,

Helivânia, Jaques, Lorena, Luciana, Maria Gabriela, Nicolli, Orlando, Stefania, Vanessa e Ubirajara .

♥ Aos professores do PEA, em especial: ao Sidinei Magela Thomaz, muito obrigada por todos os ensinamentos e pela valiosa indicação ao Prof. Erik; ao Roger Mormul, a Claudia Bonecker e ao Luiz Carlos Gomes, pelas dicas, por toda ajuda na minha formação acadêmica e pela inspiração em fazer Ciência.

♥ Ao instituto de Biociências da Universidade de Aarhus em Silkeborg na Dinamarca, em especial ao grupo de lagos e ao grupo de riachos, pelas parcerias em trabalhos; agradeço também aos técnicos (os): Karina Jensen, Tommy Silberg, Lisa Skov Hansen e Kirsten Landkildehus Thomsen, por todo cuidado, pelos ensinamentos, pelas horas de trabalho em Lemming, pelas pausas do cafezinho (hora mágica no inverno e inspiradora no verão). E a todos que lá trabalham, pela atenção dada aos alunos estrangeiros, pelos cafezinho das dez, pelo Julefrokost, entre outros eventos, que fazem daquele lugar um local maravilhoso de pesquisa.

♥ Aos funcionários do Nupélia: Tato, Chiquinho, Carla, Samuel, Andréia, Rosemara, Wladimir, Susi, Luzia, João Dirço, Cecília, Marlize, Maria do Carmo (Du), Valdenir, Celso, Tião, Valdice, Frora, Alfredo, entre tantos outros, pela amizade, por contribuírem na minha vida de pesquisadora e pela ajuda nas coletas de campo.

♥ Ao Jaques Everton Zannon, pela amizade, pela parceria, pelos futuros artigos e estatisticamente falando pelas multivariadas.

♥ As secretárias do PEA/UEM, Aldenir C. Oliveira e Jocemara C. dos Santos, por todo ajuda nos procedimentos burocráticos do curso e pela gentileza e carinho transmitido.

♥ A Biblioteca Setorial do Nupélia, e os Bibliotecários João Fábio Hildebrandt e Maria Salete Ribelatto Arita, pelo atendimento eficiente.

♥ Ao meu orientador de graduação e amigo Dr. Cesar Enrique Melo e a minha querida amiga, orientadora e eterna professora de Ecologia, Dra. Jane Dilvana Lima, por incentivarem a pesquisa, pela amizade.

♥ Aos amigos de sempre: Roberta, Anna Paula, Poliana, Beatriz, Thais, Nathália, Andrielly, Carol, Vanessa, Jaques, Ivy, Bruna, Jefferson, Catiane, Liliane, Christian,

Leonardo e Fabiano, pelo carinho, pelo consolo, pela paciência e pelos inúmeros momentos maravilhosos compartilhados.

♥ Aos amigos do PEA: Carlos, Daniel, Hugo e Renata, Ana Lúcia, Letícia e Igor, Cristiane, Rômulo, Natália Lacerda, Thaisa, Danielle (Dani), Louizi, Sybelle, Juliana, Bárbara Zanco, Jéssica e Herik: agradeço pelas gentilezas, pelos: Bom dia! Como vai você? pelo simples sorriso de dizer Oi e ainda pela torcida e pelas energias positivas.

♥ Ao Neto, pelo carinho, pela paixão por aventuras, pelas risadas, pela inspiração com a bike, pela simplicidade, pelos dias bonitos, pelas noites belas, pelo Caju do Cerrado.

♥ Ao Nupélia, Peld, Capes, CNPq, PDSE e MARS por todo apoio financeiro e logístico para a realização dos trabalhos que compõem essa tese, bem como outros.

♥ A todos que direta ou indiretamente me ajudaram ao longo desses anos, a conquistar esse sonho, a suportar a saudade da família e os desafios da vida... Muito Obrigada!

“Onde não falta vontade existe sempre um caminho”

John Ronald Reuel Tolkien (escritor sul africano,

autor da Trilogia

“Senhor dos Anéis e Hobbit”)

Efeito dos fatores ambientais e das mudanças climáticas sobre a comunidade perifítica em lagos rasos de água doce

RESUMO

A estrutura da comunidade do perifíton em lagos rasos de água doce é resultado de um número de processos que operam em diferentes escalas espaciais e temporais, como por exemplo a hidrodinâmica do sistema, nutrientes, herbivoria, luz, substrato e a temperatura. Os estudos propiciaram a compreensão do perifíton e os fatores que afetam essa comunidade em lagos rasos de água doce. Utilizou-se uma abordagem observacional, para identificar as variáveis limnológicas afetam os traços biológicos do perifíton em lagos rasos, localizados na planície de inundação do alto Rio Paraná. Os pontos de amostragem foram estabelecidos de acordo com a porcentagem de cobertura da macrófita aquática *Eichornia azurea* (0-35, 50-75 e 75-100%) e outras variáveis limnológicas. No geral os traços biológicos foram influenciados principalmente pela temperatura. No entanto, outros fatores também influenciaram esta comunidade, como nível de água, nutrientes e mais fracamente a porcentagem de cobertura de macrófitas de 0-35%. Utilizou-se uma abordagem experimental, para testar como o biovolume e a composição de espécies do perifíton respondem em condições ambientais e frente a uma perturbação ambiental na forma de onda de calor (+5°C). Os resultados mostraram de acordo com o nível de nutrientes que a onda de calor estimulou o crescimento de cianobactérias e diatomáceas, já as algas verdes foram afetadas negativamente. Além disso, a onda de calor direcionou a prevalência de alguns táxons, assim, mudando a composição de espécies.

Palavras-chave: Estressores climáticos. Temperatura. Traços biológicos. Cianobactérias.

Effect of environmental factors and climate change on periphyton community in shallow freshwater lakes

ABSTRACT

The periphyton community structure in freshwater shallow lakes is lake community structure is determined by processes at different spatial and temporal scales, including the the hydrodynamics of the system, nutrients, herbivores, light, substrate and temperature, as climate change stressors. The studies presented in this thesis aimed to understand the periphyton and the factors affecting this community in freshwater shallow lakes. Using an observational approach, we evaluated which limnological variables affect the biological traits of periphyton in shallow lakes located in the Upper Paraná River floodplain. The sampling sites were established according to the percentage of macrophyte coverage *Eichornia azurea* (0-35, 50-75 and 75-100%), and other limnological variables were sampled. Overall the biological traits were influenced mainly by temperature. However, other factors also influenced the community, such as water level, nutrients and more weakly by macrophyte coverage percentage of 0-35%. Using an experimental approach, we tested how biovolume and species composition of periphyton response in environmental conditions and in front of environmental disturbance in form heat wave (+5°C). The results showed that the heat wave stimulated the growth of cyanobacteria and diatoms, green algae have been adversely affected. Furthermore, the heat wave directed the prevalence of some taxons, thus changing the species of composition.

Keywords: Stressors climate. Temperature. Biological traits. Cyanobacteria.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Hydrobiologia*. Disponível em: <<https://www.editorialmanager.com/hydr/default>>.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL.....	13
REFERÊNCIAS.....	15
2 EFEITO DAS INTERAÇÕES BIÓTICAS E DAS VARIÁVEIS ABIÓTICAS SOBRE OS TRAÇOS BIOLÓGICOS DO PERIFÍTON EM LAGOS RASOS DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO.....	17
RESUMO.....	18
ABSTRACT.....	19
2.1 INTRODUÇÃO.....	20
2.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	21
2.3 RESULTADOS.....	28
2.4 DISCUSSÃO.....	32
REFERÊNCIAS.....	35
3 IMPACTO DO AQUECIMENTO GLOBAL SOBRE A COMUNIDADE DO PERIFÍTON EM LAGOS RASOS: UMA ABORDAGEM EXPERIMENTAL.....	42
RESUMO.....	43
ABSTRACT.....	44
3.1 INTRODUÇÃO.....	45
3.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	47
3.3 RESULTADOS.....	51
3.4 DISCUSSÃO.....	58
REFERÊNCIAS.....	60
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	66
APÊNDICE A – Tabelas.....	67

1 INTRODUÇÃO GERAL

Ecossistemas de água doce são sistemas dinâmicos e imprevisíveis em relação ao tempo e espaço (Scheffer & Carpenter, 2003). Suas características podem ser determinadas, por alterações no clima, hidrologia, fotoperíodo, temperatura e mecanismos biológicos (Dokulil et al., 2006). Dentre esses ecossistemas, destacamos os lagos rasos, que estão sujeitos a processos de deterioração crescente em muitas partes do mundo (Moss et al., 2011). Na última década com os avanços da agricultura e da urbanização, as perturbações antrópicas estão alterando a estrutura dos lagos rasos, causando mudanças na estrutura das comunidades aquáticas. Além disso, estas perturbações antrópicas podem pronunciar os efeitos crescentes das mudanças climáticas (Meerhoff et al., 2012; Jeppesen et al., 2014). Assim, os efeitos das alterações climáticas irão interagir com outros estressores externos que atualmente afetam o estado e o funcionamento dos lagos, e como consequências a estrutura das comunidade nesses ambientes (Meerhoff et al., 2012).

A estrutura da comunidade de um lago específico é resultado de um número de processos que operam em diferentes escalas espaciais e temporais (Fig.1). Como a localização no globo (que determina aproximadamente o clima, isto é, a radiação solar, a temperatura e os padrões de precipitação), é um importante fator que determina a estrutura da comunidade. No entanto, fatores regionais influenciam as chances de extinção e colonização, bem como, atuais interações bióticas e abióticas no ambiente local, também desempenham um papel importante (Brönmark & Hansson, 2005; Kosten & Meerhoff, 2014). Assim, uma abordagem útil para entender a interação desses processos em diferentes escalas é analisar a composição de espécies em particular de um lago como o resultado de uma série de diferentes filtros ambientais (Fig.1).

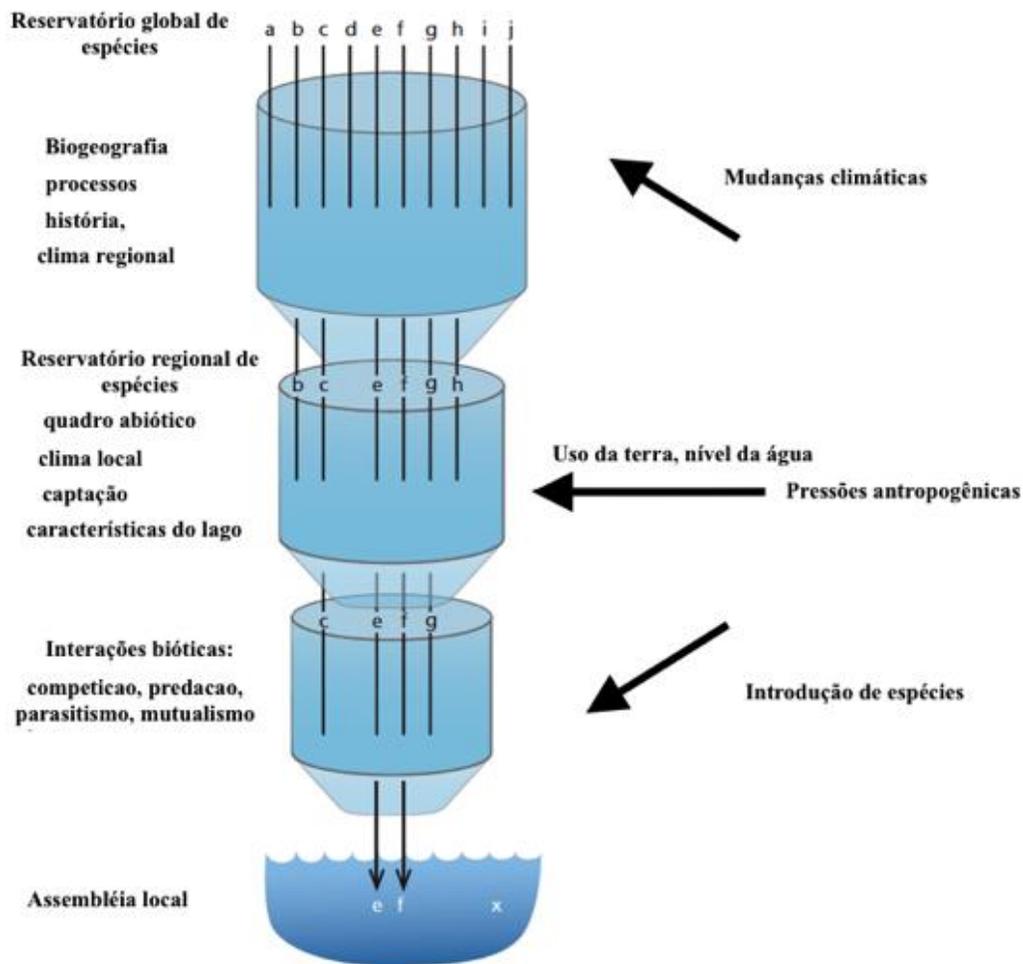


Fig 1: Um modelo conceitual mostrando como os "filtros" que operam em diferentes escalas espaciais e temporais, e determinam a estrutura das comunidades de lagos, e como diferentes atividades antrópicas adicionam novos ou modificam filtros naturais (Kosten & Meerhoff, 2014, modificado de Brönmark e Hansson, 2005).

Dentre essas comunidades, o perifíton contribui com grande parte da produtividade primária em lagos rasos (Vadeboncoeur et al., 2001), e ainda, destaca-se não só como um importante produtor primário, mas também como o principal regulador do fluxo de nutrientes (Wetzel, 1990), que, em seguida, se tornam disponíveis para os consumidores. Assim, perifíton é um componente essencial de ambos os ciclos, de nutrientes e das teias alimentares em lagos (Vandebocoeur & Steinman, 2002). Em lagos rasos de água doce o desenvolvimento do perifíton é influenciado por inúmeros macro e

microfatores, como a hidrodinâmica do sistema, nutrientes, herbivoria, luz, substrato e temperatura (Goldsborough & Robinson, 1996).

Apesar de um aumento no interesse de estudos sobre o perifíton ao longo das últimas décadas, o conhecimento dessa comunidades em ambientes lênticos, especial, nos lagos rasos, ainda está muito atrás do que em ambientes lóticos e ainda mais para trás, em relação ao conhecimento da comunidade do fitoplâncton. Portanto compreender a influência das mudanças climáticas na estrutura dessa comunidade, se torna necessário, uma vez que os estressores climáticos (e.g temperatura) estão afetando ecossistemas de água doce em todo o mundo.

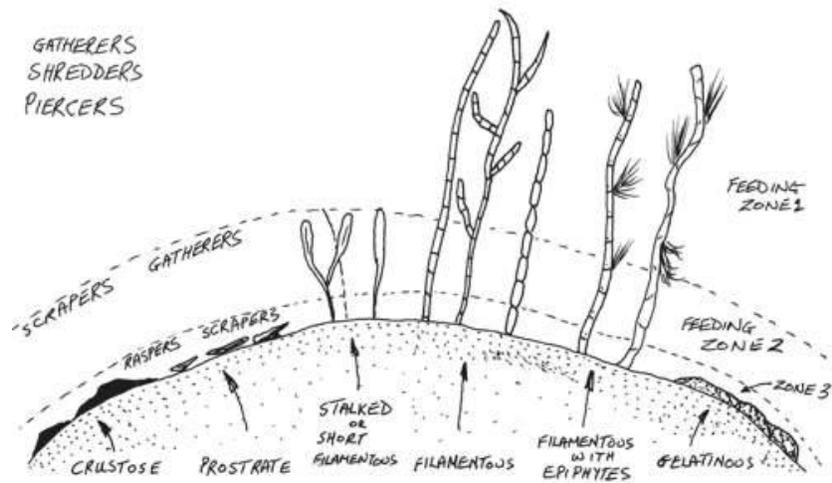
Desta forma, este estudo foi estruturado conforme duas que tiveram como objetivo avaliar: i) os fatores ambientais que influenciam a comunidade do perifíton em lagos rasos localizados na Planície de inundação do alto rio Paraná, e o efeito de estressores climáticos, em especial, a temperatura, sobre a comunidade do perifíton em experimento realizado em mesocosmos que simulam lagos rasos.

REFERÊNCIAS

- Brönmark, C & L. A. Hansson, 2005. *The Biology of Lakes and Ponds*, 2nd edn. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Dokulil, M. T., K. Donabaum & K. Pall, 2006. Alternative stable states in floodplain ecosystems. *Ecohydrology & Hydrobiology* 6: 37–42.
- Kosten, S. & M. Meerhoff, 2014. *Lake Communities*. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. DOI: 10.1002/9780470015902.a0003177.pub2.
- Jeppesen, E., M. Meerhoff, T. A. Davidson, D. Trolle, M. Søndergaard, T. L. Lauridsen, M. beklioglu, S. Brucet, P. Volta, I. González-bergonzoni & A. Nielsen. 2014. Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes. *Journal of Limnology* 73: 84–107.

- Goldsborough, L. G. & G. G. C. Robinson, 1996. Pattern in wetlands. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, California: 77–117.
- Meerhoff M., F. Teixeira-de Mello, C. Kruk, C. Alonso, I. González-Bergonzoni, J. P. Pacheco, G. Lacerot, M. Arim, M. Beklioglu, S. Brucet, G. Goyenola, C. Iglesias, N. Mazzeo, Kosten, S. & E. Jeppesen, 2012. Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. *Advances in Ecological Research* 46: 259–349.
- Moss, B., S. Kosten, M. Meerhoff, R. W. Battarbee, E. Jeppesen, N. Mazzeo, K. Havens, G. Lacerot, Z. Liu, L. De Meester, H. Paer & M. Scheffer, 2011. Allied attack: climate change and nutrient pollution. *Inland Waters* 18:101–105.
- Scheffer, M., & R. C. Carpenter, 2002. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution* 12:648–65.
- Vadeboncoeur, Y., M. J. Vander Zanden & D. M. Lodge, 2002. Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models. *Bioscience* 52: 44–54.
- Vadeboncoeur, Y & A. D. Steinman, 2002. Periphyton function in lake ecosystems. *The scientific world journal* 2:1449–1468.

2 Efeito das interações bióticas e das variáveis abióticas sobre os traços biológicos do perifíton em lagos rasos de planície de inundação



RESUMO

A prevalência do perifíton em lagos rasos de planície de inundação conectados a um rio é determinada pela interação com macrófitas, herbívoros e variáveis abióticas. Foram realizadas amostragens do perifíton em três lagos da planície de inundação conectados ao Rio Paraná, para testar o efeito das variáveis abióticas e bióticas nos traços biológicos desta comunidade. Seguimos a seguinte questão: podem as diferentes porcentagens de cobertura de macrófitas e as variáveis limnológicas, em vez das macrófitas, determinar os traços biológicos dessa comunidade? Os pontos de amostragem foram selecionados de acordo com a cobertura de macrófitas (0-35, 35-50 e 75-100%). Nós usamos a análise RLQ-forth-corner, uma vez que esta abordagem é recomendada para analisar as relações entre os traços biológicos das espécies e o ambiente. A análise RLQ-forth-corner mostrou que os traços biológicos foram influenciados principalmente pela temperatura. No entanto, outros fatores também influenciaram esta comunidade, como nível de água, nutrientes e mais fracamente pela porcentagem de cobertura de macrófitas de 0-35%. No geral, nossos resultados destacam o considerável potencial do uso dos traços biológicos do perifíton como indicadores de mudanças nas condições ambientais para complementar a abordagem taxonômica tradicional. Os traços biológicos mostraram outros fatores influenciando a comunidade perifíton, tais como a temperatura.

Palavras-chave: macrófitas, temperatura, algas, tamanho e formas de vida.

Effect of biotic interactions and abiotic variables on the biological traits of periphyton in shallow floodplain lakes

ABSTRACT

The prevalence of periphyton in shallow floodplain lakes connected to a river is determined by the interaction with macrophytes, herbivores and abiotic variables. Thus, we carried out samplings of periphyton in three shallow floodplain lakes connected to the Paraná River to test the effect of biotic and abiotic variables on biological traits of this community. We follow these questions: Can macrophyte coverage and limnological variables, instead of macrophytes, determine periphyton biological traits? Sampling points were selected according to the macrophyte coverage (0-35, 35-50 and 75-100 %). We used RLQ procedure with the forth-corner analysis, this approach is well recommended to analyze relationships between species traits and the environment. The RLQ-forth-corner analysis showed that biological traits was influence mainly by temperature, however, other factors also, can influence this community, as water level, nutrients and more weakly macrophyte coverage percentage of 0-35%. Overall, our findings highlight the considerable potential of using biological traits of periphyton as indicators of changing environmental conditions to complement the traditional taxonomic approach, because these groups showed that other factors may influence the periphyton community, such as temperature.

Keywords: macrophytes, temperature, algae, size and life forms.

2.1 INTRODUÇÃO

A estrutura e o funcionamento dos ecossistemas de água doce podem mudar de acordo com o clima, hidrologia, fotoperíodo, temperatura e os mecanismos biológicos (Dokulil et al., 2006). Assim, os ecossistemas de água doce podem ser considerados como sistemas dinâmicos e imprevisíveis em matéria de tempo e espaço (Scheffer & Carpenter, 2003). Essa característica levou os ecologistas a descrever vários mecanismos que explicam diferentes respostas das comunidades biológicas às mudanças ambientais, uma relação que emerge a teoria dos estados alternativos (Lewontin, 1969; Holling, 1973; May, 1977; Scheffer et al., 1993; Scheffer, 1998; Van Nes et al., 2007).

A maioria dos mecanismos que abordam os estados alternativos estão relacionadas com o predomínio do fitoplâncton e das macrófitas submersas (Scheffer et al., 1993; Scheffer, 1998). No entanto, outras macrófitas também podem desempenhar um importante papel na estrutura dos ecossistemas de água doce, influenciando os processos ecológicos (em geral, ciclagem de nutrientes) e determinando os atributos de outras assembléias aquáticas aderidas (por exemplo, a diversidade de espécies) (Meerhoff et al., 2003; Thomaz & Cunha, 2010). Por exemplo, as macrófitas podem determinar a disponibilidade de área de superfície para a colonização das assembléias aderidas e podem modificar a disponibilidade de nutrientes para o perifíton (Sand-Jensen & Borum, 1991). Além disso, as macrófitas podem suprimir o fitoplâncton através de liberação de substâncias alelopáticas (Scheffer, 1993; Hilt & Gross, 2008), reduzindo os efeitos negativos de sombra sobre o perifíton. Assim, as macrófitas podem indiretamente aumentar a produtividade do perifíton, e este conjunto pode se tornar mais um direcionador de estados alternativos (Cano et al., 2008; Casco et al., 2009).

Além do papel nos estados alternativos, o perifíton é um importante produtor primário nas planícies de inundação, onde essa comunidade é afetada por mudanças no regime hidrológico, por flutuações no nível da água, pelas oscilações da temperatura e pelas concentrações de nutrientes (Algarte et al., 2009; Murakami et al., 2009), bem como pela presença de macrófitas aquáticas (por exemplo, formas emergentes e submersas) (Neif et al., 2013; Biolo & Rodrigues, 2013). O perifíton apresenta diferentes traços biológicos e tem alta taxa de renovação e estratégias de história de vida

oportunistas, o que lhes permitiu explorar com sucesso os lagos rasos. Por exemplo, as algas do perifíton podem variar em tamanho, na forma de crescimento (unicelular, filamentosa e colonial) e a na força de aderência ao substrato (firmamente aderido a frouxamente aderido) (Round et al., 1990; Biggs et al., 1998; Graham & Wilcox, 2000; Burliga et al., 2004; Passy, 2007; Ferragut & Bicudo, 2010; Algarte et al., 2014). Além disso, o perifíton é também uma importante fonte de alimento para os consumidores invertebrados e vertebrados em teias alimentares (Marchese et al., 2012).

Apesar do importante papel do perifíton em ecossistemas de água doce, os estudos relativos que abordam a influência da cobertura de macrófitas e variáveis abióticas sobre traços biológicos do perifíton em lagos rasos de planície de inundação são escassos. Então, considerando que as variáveis bióticas (por exemplo, a cobertura de macrófitas) e as abióticas podem determinar a prevalência do perifíton em lagos rasos de planície de inundação (Goldsborough & Robinson, 1996), e essa prevalência pode afetar a estrutura e funcionamento do ecossistema, foram realizadas amostragens do perifíton para avaliar os efeitos da cobertura de macrófitas e das variáveis abióticas sobre os traços biológicos do perifíton em lagos rasos de uma planície de inundação. Aqui, nós abordamos uma questão geral: pode a cobertura de macrófitas e as variáveis limnológicas, em determinar os traços biológicos do perifíton?

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado em três lagos rasos da planície de inundação conectados ao Rio Paraná: Pau Véio (22°44'S; 53°15'W - largura: 1.146 m, profundidade média: 2,5 m), Leopoldo (22°45'S; 53°16'W - largura: 966 m, profundidade média: 3,1 m) e Bilé (22°45'S; 53°17'W - largura: 582 m, profundidade média: 1,3 m) (Fig. 1). A região litorânea nesses lagos é caracterizada por densos bancos de macrófitas aquáticas submersas (*Egeria najas* Planch), emergentes (*Eichhornia azurea* Kunth) e flutuantes livres (*Salvinia auriculata* Aubl.).

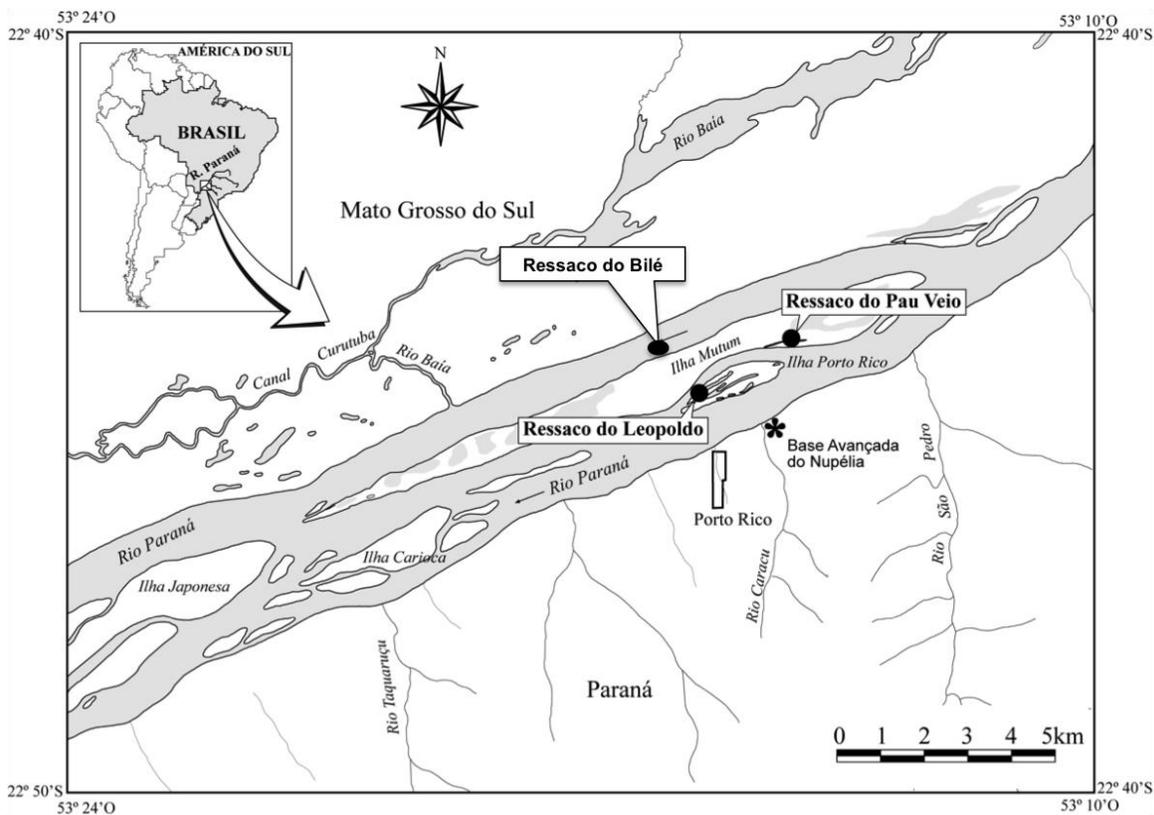


Fig. 1 Mapa mostrando a localização dos lagos rasos: Pau Véio, Leopoldo e Bile.

As coletas foram realizadas nos meses de setembro e dezembro / 2012 e março e junho/ 2013. Três pontos de amostragem foram estabelecidos em cada lago considerando diferentes coberturas de macrófitas, que foram avaliadas visualmente de acordo com o método de Braun-Blanquet (1964). O primeiro ponto de amostragem (P1) foi localizado perto do centro do lago (profundidade que varia de 1,7 a 3,0 m) onde a cobertura de macrófitas de *E. azurea* variou de 0 a 35%. O segundo ponto de amostragem (P2) foi localizado próximo a conexão do lago com o rio (profundidade variando de 0,5 a 1,5 m) onde a cobertura de macrófitas de *E. azurea* variou de 35 a 50%, e com a presença de macrófitas submersas. O terceiro ponto de amostragem (P3) foi localizado longe da conexão do lago com o rio (porção final do lago) (profundidade que varia de 0,3 a 0,7 m) onde a cobertura de macrófitas de *E. azurea* variou de 75 a 100% (Fig. 2).

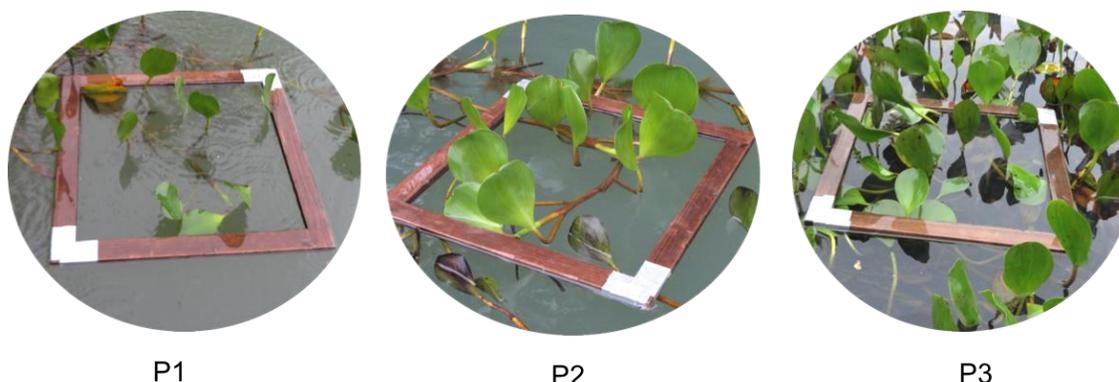


Fig. 2 Cobertura de macrófitas selecionadas como pontos de amostragens nos lagos estudados. P1= 0-35%; P2= 35-50%; P3= 75-100%.

Variáveis abióticas (temperatura da água, pH, condutividade elétrica, oxigênio dissolvido, turbidez e profundidade do disco de Secchi) foram medidos três vezes em cada ponto de amostragem. Além disso, foram tomadas amostras de água para determinar as concentrações de fósforo total (Golterman et al., 1978) e nitrogênio total (Mackereth et al., 1978). Todas as variáveis abióticas foram amostradas simultaneamente às amostras bióticas. A zona eufótica foi calculada como sendo 2,7 vezes a profundidade do disco de Secchi (Cole, 1994). Os valores médios, mínimo, máximo e desvio padrão das variáveis abióticas registrados nos lagos estudados são apresentados na Tabela 1.

Tabela 1. Valor máximo da média, do mínimo e do desvio padrão (DP) das variáveis abióticas coletadas em cada um dos pontos de amostragem (P1, P2 e P3).

	P1		P2		P3	
	Média	SD	Média	SD	Média	SD
Temperatura da água (°C)	27.7	3.67	28.1	3.5	27.5	3.73
pH	7.09	2.28	7.13	1.81	7.2	2.71
Oxigênio dissolvido (mg l-1)	4.5	1.66	6.1	2.46	3.88	1.96
Condutividade elétrica (µS cm-1)	53.6	2.41	53.8	3.21	53.7	2.53
Profundidade (m)	1.57	0.93	1.36	1.13	0.81	0.5
Zona eufótica (m)	2.81	1.9	1.92	0.93	1.82	1.04
Turbidez (NTU)	9.08	9.22	5.71	4.08	6.61	6.8
Nitrogênio total (µg l-1)	12.7	7.79	10.93	5.19	15.2	12.2
Fósforo total (µg l-1)	0.04	0.04	0.02	0.04	0.03	0.03

Dados do nível da água para o rio Paraná foram obtidos na estação hidrológica localizada em Porto São José (22°42'S; 53°10'W). De acordo com Souza-Filho (2009), durante o período de águas altas do rio Paraná, a água flui para a planície de inundação, principalmente com a elevação do nível das águas subterrâneas e continua até que haja uma conexão direta com os lagos rasos, que ocorre em um nível de inundação de 3,5 m. (Fig. 3). Para essa variável, utilizou-se a média dos níveis de água registrados para os 30 dias antes do dia da amostragem para ver a variação do nível na planície de inundação, e em destaque os 10 dias anteriores da coleta, utilizados na análise, devido o curto ciclo de vida das algas do perifíton (Alarte & Rodrigues, 2013) (Fig. 3).

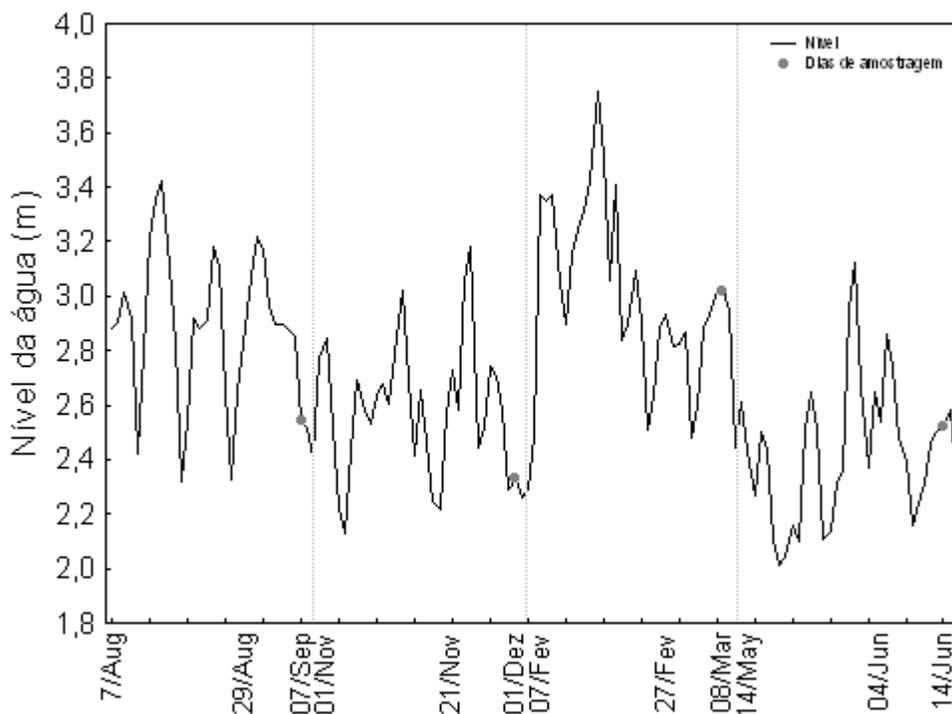


Fig. 3 O nível da água na planície de inundação do Alto Rio Paraná, considerando 30 dias (07/08/2012; 01/11/2012; 08/03/2013 e 14/06/2013) e também em destaque, 10 (29/08/2012; 21/11/2012; 27/02/2013 e 04/06/2013) dias anteriores as amostragens - Setembro e Dezembro (2012) e Março e Junho (2013). Os dias das coletas estão em destaque: 07/09/2012; 01/12/2012; 08/03/2013 e 14/06/2013.

Amostras do perifíton foram coletadas como uma amostra combinada de três pecíolos maduros (Schwarzbold et al., 1990) de *E. azurea* para cada ponto de amostragem. A remoção do perifíton foi feita em campo, utilizando lâminas de aço e

água destilada. Após a remoção, o material foi fixado e preservado em solução de Lugol acético (5%), com um volume conhecido. Cada pecíolo foi medido e a área superficial estimada.

A contagem do perifíton foi realizada em campos aleatórios, utilizando microscópio invertido (400x) de acordo com o método de Utermöhl (1958). O tempo estimado de sedimentação do material epifítico nas câmaras, foi segundo Lund et al. (1958). A contagem foi realizada até atingir pelo menos 100 indivíduos do taxon predominante e a curva de acumulação de espécies estabilizar (Bicudo, 1990). As identificações foram feitas até o menor nível taxonômico possível (geralmente espécies) de acordo com a literatura clássica (e.g., Prescott et al., 1981; Prescott, 1982; Croasdale & Flint, 1986; Komárek & Anagnostidis, 1986, 1989; Krammer & Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991; Anagnostidis & Komárek, 1988; Dillard, 1990, 1991).

As espécies do perifíton foram divididos em grupos, considerando a combinação dos seguintes traços (dada por Round et al., 1990; Biggs et al., 1998; Graham & Wilcox, 2000; Burliga et al., 2004; Ferragut & Bicudo, 2010, Algarte et al., 2014): (1) forma de adesão no substrato (frouxamente aderidos são aqueles que possuem um mecanismo de locomoção e firmemente aderidos são aqueles sem qualquer mecanismo de locomoção), (2) forma de crescimento (flagelada, unicelular, filamentosa ou colonial), (3) forma de ligação (prostrado ou ereto, com ou sem um pedúnculo) e (4) o tamanho da célula nano (0-20 μm), micro (20-70 μm), meso (70-120 μm), ou macro (> 120 μm).

Para verificar quais variáveis influenciam os traços biológicos do perifíton, nós usamos uma nova abordagem proposta por Dray et al. (2014), que combina as análises RLQ (Dolédec et al., 1996) e fourth-corner (Legendre et al., 1997). A RLQ é uma extensão da análise de co-inércia (Dolédec et al., 1996; Dray et al., 2003) e tem como principal objetivo identificar a combinação de traços das espécies que varia em função das alterações nas condições ambientais, por meio de uma análise simultânea de três matrizes de dados, resultando em escores para espécies, traços e variáveis ambientais ao longo de eixos ortogonais. A fourth-corner avalia a significância das relações entre cada traço e variável ambiental por meio de testes de permutação. Assim, esta abordagem é

também recomendada para analisar as relações entre os traços das espécies e o ambiente (Kleyer et al., 2012)

A matriz R possui m variáveis ambientais nas colunas e n amostras nas linhas. A matriz Q com s traços nas colunas de p espécies nas linhas. Estas matrizes são ligadas por uma terceira matriz L , que contém a abundância de p espécies nas colunas e n amostras nas linhas. Para a realização da RLQ, cada matriz é primeiramente analisada por uma análise fatorial. Os dados da matriz R primeiramente foram submetidos transformação log e depois a matriz foi submetida a análise de Hill Smith (Hill & Smith 1976). A análise de Hill-Smith foi utilizada uma vez que a matriz de R contém variáveis numéricas e categóricas. A matriz Q também foi submetida a análise de Hill-Smith por possuir apenas variáveis categóricas (traços das espécies), e os valores da matriz L foram previamente transformados em raiz quadrada e depois analisados por uma Análise de Correspondência (Greenacre, 1984). Por fim, a RLQ resulta em combinações lineares de variáveis ambientais e traços que tenham maior covariância entre elas, mediado pela abundância de espécies (matriz L) (Fig. 4).

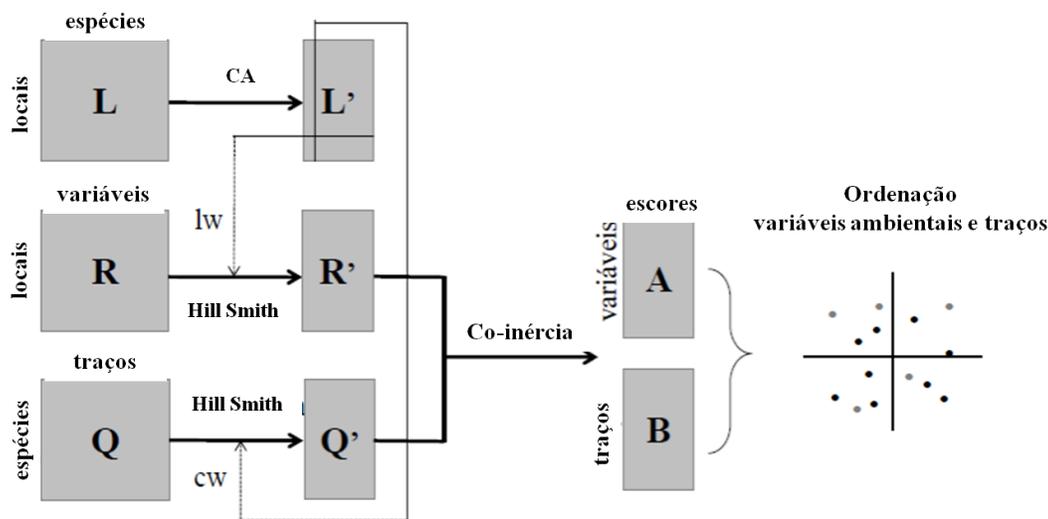


Fig. 4 Sumário da análise **RLQ**. A matriz de abundância (**L**) é analisada por uma CA para sumarizar suas principais estruturas. Hill Smith foi realizada sobre as matrizes de dados ambientais (**R**) e traços das espécies (**Q**), são ponderadas pelos pesos dos locais (lw^*) e das espécies (cw^{**}) derivados da CA. Uma análise de co-inércia é realizada de forma que os escores das variáveis ambientais e traços ponderados pela abundância de espécies tenham máxima covariância² cruzada.

* lw = matriz diagonal com a frequência relativa de indivíduos por local (soma dos indivíduos de cada local / soma total de indivíduos)

**cw = matriz diagonal com a frequência relativa de indivíduos de cada espécie (soma dos indivíduos de cada espécie / soma total de indivíduos).

Para a fourth-corner, foram feitos dois testes de permutações sequenciais a fim de controlar o erro do tipo I, ambos com 999 aleatorizações e nível de significância α . O primeiro teste permuta as linhas de R ou L para testar a hipótese nula de que a distribuição de espécies com traços fixos não é influenciada por características ambientais. O segundo teste só é realizado se o primeiro rejeitar a hipótese nula, e permuta as linhas de Q ou as colunas de L para testar a hipótese nula de que a composição de espécies com amostras fixas nas características ambientais não é influenciada pelos traços das espécies. Assim a associação entre traço e ambiente só é considerada significativa se o maior dos valores de P dos dois testes for menor que α (para mais detalhes ver Dray et al. 2014) e, então, conclui-se que tanto os traços como as características ambientais influenciam na distribuição e abundância das espécies (Fig. 5). Durante a análise, uma combinação de dois tipos de modelos de permutações foi utilizada: controle ambiental sobre assembleias de espécies e atributos aleatórios das espécies. As análises foram realizadas com o pacote ade4 (Dray e Dufour, 2007) do programa R, versão 3.0.1 (R Development Core Team, 2013).

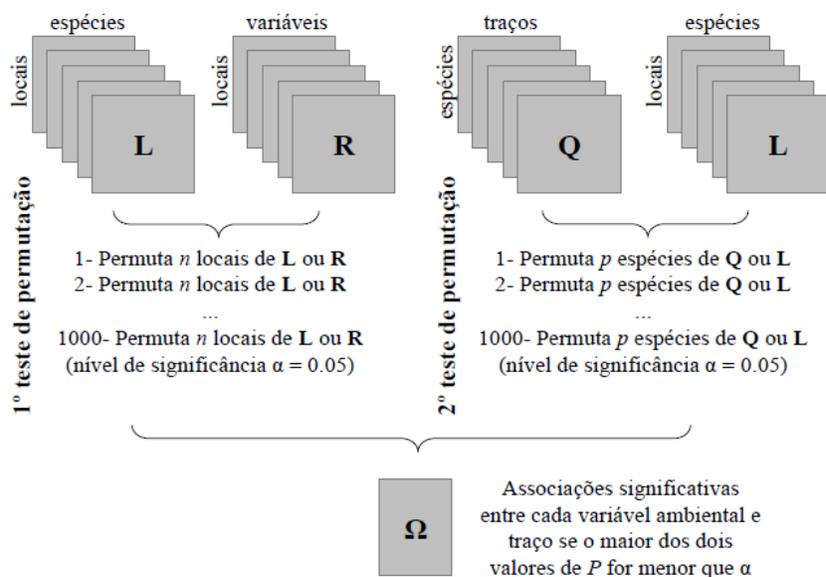


Fig. 5 Sumário da análise *fourth-corner*. O primeiro teste permuta as linhas de **R** ou **L** para testar a hipótese nula de que a distribuição de espécies com traços fixos não é influenciada por características ambientais. O segundo teste só é realizado se o primeiro rejeitar a hipótese nula, e

permuta as linhas de \mathbf{Q} ou as colunas de \mathbf{L} para testar a hipótese nula de que a composição de espécies com amostras fixas nas características ambientais não é influenciada pelos traços das espécies. A associação entre traço e ambiente (matriz Ω) só é considerada significativa se o maior dos valores de P dos dois testes for menor que α (0.05)

2.3 RESULTADOS

Considerando a densidade registrada do perifíton durante as amostragens, as diatomáceas foram os táxons mais abundantes (88,9% da densidade total). No grupo firmemente aderido, as algas prostadas foram as mais abundantes, seguidas por aquelas com pedúnculo. No grupo frouxamente aderido, as algas unicelulares, foram as mais abundantes. Em termos de tamanho da célula, nanoperifíton foi mais representativo do que outros tamanhos de célula (Fig. 6a). *Achnantheidium minutissimum* (Kützing) (próstado e nanoperifíton), *Fragilaria capucina* Desmazières (pedunculada e microperifíton) e *Gomphonema pumilum* Grunow (pedúnculada e nanoperifíton) foram as espécies mais abundantes, compreendendo 65,9% da densidade total.

Considerando a riqueza de espécies, encontramos 132 táxons. No grupo firmemente aderido, as algas pedunculadas foram as mais representativas. Já no grupo das frouxamente aderidas, as algas unicelulares, foram mais representativa, seguidas pelas algas coloniais. Em termos de tamanho da célula, o grupo com o maior número de táxons foi composto por microperifíton. Nanoperifíton e macroperifíton apresentaram número de táxons semelhantes (Fig. 6b). Vale ressaltar que para os três pontos de cobertura de macrófitas, tanto a densidade, quanto a riqueza de espécies, seguiram o mesmo padrão.

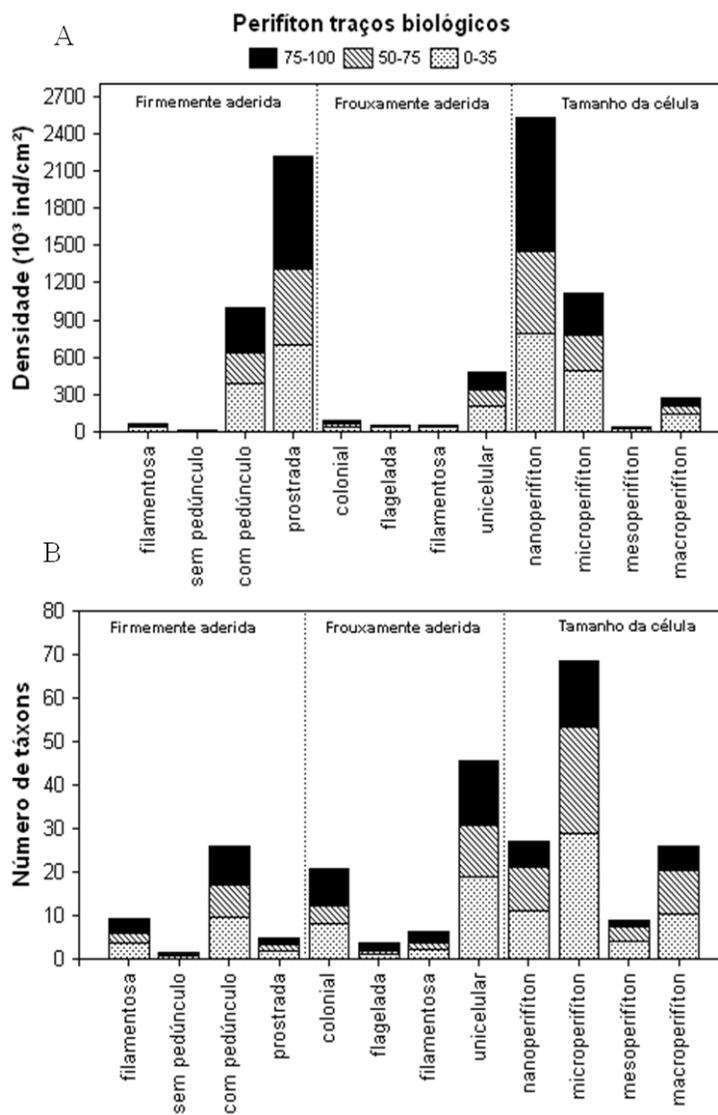


Fig. 6 Densidade (A) e riqueza de táxons (B) do perifiton de acordo com forma de crescimento e tamanho da célula em lagos rasos da planície de inundação em três pontos de cobertura de macrófitas (0-35; 50-75 e 75-100%).

RQL e fourth-corner

O procedimento de teste global da RLQ foi significativo para os dois modelos de permutação 2 ($p=0,003$) e 4 ($p=0,028$), indicando uma relação global dos traços

biológicos do perifíton com as variáveis ambientais. Nesta análise 79% da variância ambiental, capturada pela ordenação de Hill-Smith, foi explicada pelos dois primeiros eixos da RLQ. Para os traços/atributos, 73% da variância capturada pela ordenação de Hill-Smith foi explicada pelos dois primeiros eixos RLQ. Estas duas elevadas porcentagens de explicação, indicam que a análise RLQ foi capaz de associar porções substanciais de variação dos parâmetros físico e químicos para a resposta dos traços/atributos através dos traços biológicos do perifíton (Tabela 2).

Tabela 2: Resultados da análise RLQ da resposta dos traços biológicos do perifíton. Obs: 1 e 2 representa os eixos; 1/2 significa a combinação para os dois eixos da análise.

Decomposição dos Eigenvalues:					
	eigenvalues	covariância	sdR	sdQ	correlação
1	0,073	0,270	1402703,000	1149541,000	0,167
2	0,026	0,160	1157027,000	1086580,000	0,127

Inércia & coinércia R			
	inércia	max	taxa
1	1.967.576	2.286.221	0,8606234
1/2	3.306.288	4.173.461	0,7922172

Inércia & coinércia Q			
	inércia	max	taxa
1	1.321.444	1.779.372	0,7426463
1/2	2.502.099	3.411.569	0,733416

Correlação L			
	corr	max	taxa
1	0,1672705	0,5386934	0,3105115
2	0,1273829	0,4431552	0,2874452

A temperatura e o nível da água mostraram correlação significativa e negativa ($r = -0,15$ e $r = -0,12$, respectivamente) com o primeiro eixo RLQ. O mesmo eixo mostrou também relação negativa com as formas coloniais ($r = -0,10$) e positiva sobre as formas

próstadas ($r = 0,09$). Portanto, o principal gradiente ambiental que está relacionado a resposta dos traços do perifíton se estende de baixos valores de temperatura e nível da água para valores elevados das mesmas variáveis. Isso demonstra que as formas coloniais estão fortemente relacionadas com habitats com altas temperaturas e altos valores do nível da água enquanto as formas próstadas tem a relação oposta. Nitrogênio total e fósforo total ($r = -0,11$ e $r = -0,08$) foram negativamente correlacionados com o segundo eixo da RLQ. As formas flageladas tiveram correlação significativa ($r = -0,08$) que denotam a preferência destas para habitats com nutrientes mais elevados (Fig. 7).

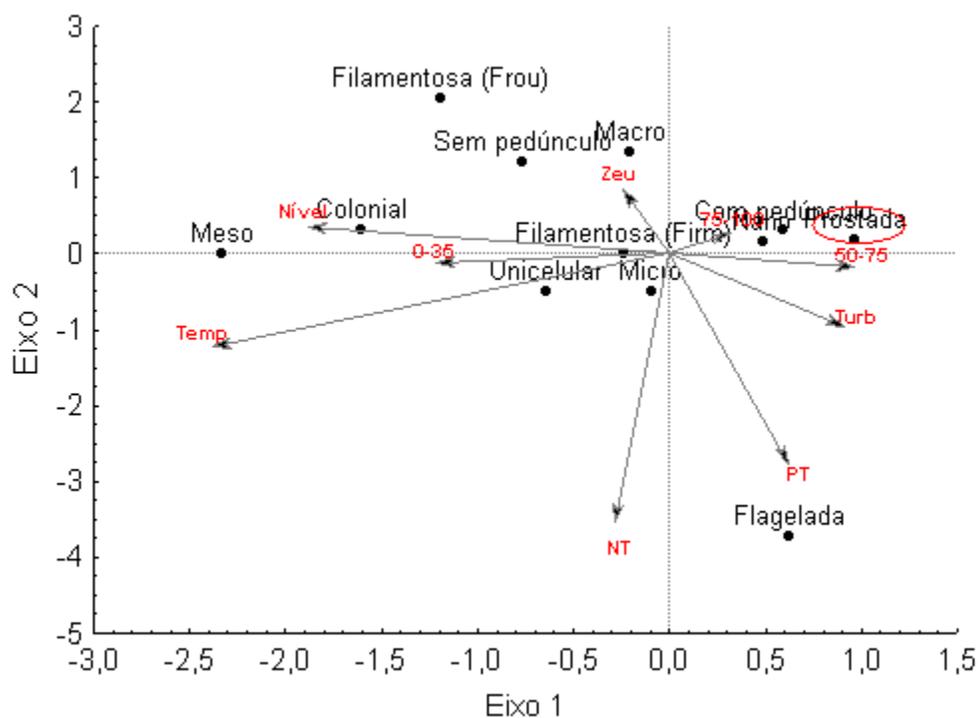


Fig. 5. RLQ biplot mostrando as relações dos parâmetros abióticos e traços de resposta do perifíton. (Temp = temperatura; Zeu = zona eufótica; Turb = turbidez; NT = nitrogênio total; PT = fósforo total; Nível = nível de água; porcentagem de cobertura de macrófitas: 0-35; 50-75 e 75-100 %. Nano= nanoperifíton; Micro=microperifíton; Meso=mesoperifíton e Macro=macroperifíton.

A análise de fourth-corner mostrou que a relação entre os traços biológicos do perifíton e as variáveis ambientais apresentaram 11 valores significativos de 108

combinações possíveis (tabela. 3), a relação mais elevada foi a temperatura vs algas unicelulares (frouxamente aderidas) ($r = 0,10$; $p = 0,01$) e os outros valores significativos não ultrapassaram valores maiores do que $r = 0,08$. Considerando as variáveis categóricas dos grupos dos traços biológicos do perifíton (formas de vida dos organismos e tamanho das células), apenas temperatura vs formas de vida apresentaram valores significativos ($p = 0,04$) elucidando o efeito que a temperatura tem sobre as diferentes formas de vida da comunidade do perifíton.

Tabela 3. Resultados da análise fourth-corner para os traços biológicos do perifíton. Números indicam os valores de p das relações entre pares da resposta dos traços e abióticos parâmetros. Zeu = zona eufótica; Turb = turbidez; NT = nitrogênio total; PT = fósforo total; Nível = nível da água; Porcentagem de cobertura de macrófitas: 0.35; 50.75;75.100. Cinza é interação negativa e azul é positiva

Traços biológicos	Variáveis								
	0.35	50.75	75.100	Nível	Zeu	Temp.	NT	PT	Turb.
Firmemente aderida									
Filamentosa	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s
Sem pedúnculo	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s
Com pedúnculo	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	0.004	n.s	n.s	n.s
Prostada	n.s	n.s	n.s	0.046	n.s	0.013	n.s	n.s	n.s
Frouxamente aderida									
Colonial	n.s	n.s	n.s	0.043	n.s	0.018	n.s	n.s	n.s
Flagelada	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	0.043	n.s	n.s
Filamentosa	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s
Unicelular	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	0.012	n.s	n.s	n.s
Tamanho da célula									
Macro	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	0.026	0.027	n.s
Meso	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s
Mícro	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	0.02	n.s
Nano	0.043	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s

2.4 DISCUSSÃO

Vários mecanismos podem influenciar a prevalência do perifíton em lagos rasos de planície de inundação e esses estão relacionados a vários micro e macro fatores, como

herbivoria, hidrodinâmica, nutrientes, luz, temperatura e macrófitas (Goldsborough & Robinson, 1996). Alguns estudos têm evidenciado que os macro fatores, tais como o regime hidrológico das planícies de inundação pode determinar diretamente a estrutura do perifíton de lagos rasos tropicais, enquanto a heterogeneidade de substrato pode ser um fator controlador indireto (Neif et al., 2013). Enquanto que a sazonalidade também é um macro fator que explica uma parte significativa da variabilidade da biomassa, abundância e composição taxonômica do perifíton, especialmente favorecendo espécies metafíticas (Souza et al., 2015), em geral as frouxamente aderidas.

Os resultados mostraram que alguns traços biológicos da comunidade do perifíton foram correlacionados com variáveis abióticas nos lagos rasos da planície de inundação. A análise RLQ mostrou que estes foram influenciados principalmente pela temperatura. No entanto, outros fatores, como nível de água, nutrientes e mais fracamente a porcentual de cobertura de macrófitas de 0-35%, também influenciaram os traços desta comunidade. A temperatura afetou negativamente as formas prostradas. Quando a temperatura atingiu os valores mais baixos, observou-se o efeito adverso sobre a abundância deste grupo. Em contraste, com temperaturas mais altas, houve um efeito positivo sobre as formas coloniais e unicelulares, o que, eventualmente, favoreceu a riqueza de espécies. As variações espaciais e temporais de temperatura no ambiente aquático podem influenciar fortemente as respostas biológicas do perifíton. Assim, o domínio de uma classe particular de algas podem ser primariamente dependente da sua temperatura ideal (Denicola, 1996).

Em ambientes da planície de inundação do Alto Rio Paraná, as flutuações diárias do nível de água, influenciadas por barragens, provocam mudanças no ambiente com a perturbação do sedimento e, conseqüentemente, alteram as condições de transparência da água (Agostinho et al., 2009). Estudos realizados na planície de inundação do Alto Rio Paraná mostraram que a comunidade do perifíton é afetada por vários fatores que seguem diferentes escalas, como a hidrodinâmica do sistema, a conectividade e a presença ou ausência de substratos naturais (Rodrigues & Bicudo, 2001; Rodrigues et al., 2013). Entre estes fatores, o regime hidrológico constitui a principal força motriz para a estruturação dessa comunidade (Alarte & Rodrigues, 2013; Rodrigues & Bicudo, 2001).

Os resultados mostraram que o nível da água teve efeito negativo sobre as formas prostadas, que são espécies firmemente aderidas ao substrato, e são representadas por espécies abundantes de diatomáceas. Em contraste, as formas frouxamente aderidas, como as coloniais, responderam positivamente a esse fator. O aumento dos níveis da água e no grau de conectividade do lago com o rio principal, com a melhoria das condições limnológicas, pode ter promovido uma maior entrada de propágulos de algas no meio ambiente e seu estabelecimento na comunidade perifítica (Biolo & Rodrigues, 2013).

As concentrações de nutrientes são uma variável crucial para a qualidade e quantidade, bem como na distribuição espacial e sazonal do perifíton em ambientes lênticos (Lowe, 1996). A diminuição das concentrações de fósforo total e o aumento do nitrogênio total já foram observados na planície de inundação (Roberto et al., 2009). O nitrogênio total foi positivamente relacionada com as formas flagelada, que foram representados principalmente por *Chroomonas acuta*, espécie abundante no fitoplâncton nestes ambientes, o que pode explicar a presença desta espécie na matriz do perifíton. Por outro lado, tanto o nitrogênio total, quanto o fósforo total, mostrou uma correlação negativa com as algas do macroperifíton, que apresentou baixos valores de densidade ao longo do estudo. Ao contrário, o fósforo total foi positivamente relacionado com o microperifíton, o que favoreceu a riqueza de espécies desta classe de tamanho.

Observou-se a dominância em termos de densidade de algas firmemente aderidas (prostadas e pedunculadas), enquanto que para o atributo riqueza de espécies, foram as espécies frouxamente aderidas, principalmente as formas unicelulares e as coloniais. De acordo com Burkholder (1996), em relação à formas de adesão, as algas perifíticas estão estrategicamente posicionado no interior da matriz para o uso eficiente dos recursos do substrato e / ou da coluna de água. Neste caso, as formas mais aderidas na matrix perifítica foram afetadas principalmente pelos fatores limnológicos, e não pela porcentagem de cobertura de macrófitas. Ao contrário, a porcentagem de cobertura de macrófitas 0-35% mostrou um efeito positivo no tamanho da célula do perifíton, com predomínio de nanoperifíton, acredita-se que com menor cobertura de macrófitas, ocorre mais luz na matrix do perifíton, o que pode ter favorecido este tamanho de célula.

Os efeitos espaciais pode influenciar as algas microperifíticas e firmemente aderidas, principalmente as diatomáceas (Algarte et al., 2014). As diatomáceas foram as mais abundantes em neste estudo. Em ambientes conectados da planície de inundação do Alto Rio Paraná verificam-se altos valores de densidade deste grupo (Algarte et al., 2013; Rodrigues & Bicudo 2001). Estas algas são excelentes colonizadores de substrato sob diferentes condições ambientais, e a variedade morfológica deste grupo pode promover vantagens adaptativas sob condições estressantes, como as previstas pelo aumento/diminuição do nível da água (Algarte et al., 2009).

Apesar da intensa regulação por barragens, o pulso de inundação ainda é a principal força motora da planície de inundação do alto Rio Paraná (Agostinho et al., 2004). O estudo mostrou a influência do nível da água e outras variáveis limnológicas nos traços biológicos do perifíton, assim como o efeito da cobertura de macrófitas, no entanto, a temperatura foi o fator que afetou principalmente esta comunidade. Assim, como enfatizado por Algarte et al. (2014), a utilização da abordagem desconstrutiva para o perifíton pode apresentar resultados mais claros sobre a importância relativa de variáveis ambientais e espaciais, quando comparado com análise da comunidade como um todo. Esta proposta de desconstruir a comunidade usando as formas e tamanho de vida, parece ser um atributo importante para avaliar os efeitos das mudanças que ocorrem em lagos rasos, porque, nossos resultados mostraram que outros fatores podem influenciar a comunidade perifíton, tais como temperatura.

REFERÊNCIAS

- Agostinho A. A., L. C. Gomes, S. Veríssimo & E. K. Okada, 2004. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology Fisheries* 14:11–19.
- Agostinho A. A., C. C. Bonecker & L. C. Gomes, 2009. Effects of water quantity on connectivity: the case of the upper Paraná River floodplain. *Ecohydrology and Hydrobiology* 9: 99–113.

- Algarte V. M., N. S. Siqueira, E. A. Murakami & L. Rodrigues, 2009. Effects of hydrological regime and connectivity on the interannual variation in taxonomic similarity of periphytic algae. *Brazilian Journal of Biology* 69:609–616.
- Algarte, V. M. & L. Rodrigues, 2013. How periphytic algae respond to short-term emersion in a subtropical floodplain in Brazil. *Phycologia* 52:557–564.
- Algarte, V. M., L. Rodrigues, V. L. Landeiro, T. Siqueira & L. M. Bini, 2014. Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter?. *Hydrobiologia* 722:279–290.
- Anagnostidis, K. & J. Komárek J, 1988. Modern approach to the classification system of Cyanophytes, 3: Oscillatoriales. *Algological Studies* 80:327–472
- Bicudo, D.C, 1990. Considerações sobre metodologias de contagem de algas do perifíton. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3: 459–475.
- Biggs, B. J. F., R. J. Stevenson & R. L. Lowe, 1998. A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv für Hydrobiologie* 143: 21–56.
- Biolo, S. & L. Rodrigues, 2013. Comparison of the structure of the periphytic community in distinct substrates from a neotropical floodplain. *International Research Journal of Plant Science* 4: 64–75.
- Braun-Blanquet, J., 1954. *Fitosociología, bases para el estudio de las comunidades vegetales*. H. Blume, Madrid.
- Burkholder, J. M., 1996. Interactions of benthic algae with their substrata. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego: 253–297.
- Burliga, A. L. M., A. Schwarzbald, E. A. Lobo & V. D. Pillar, 2004. Functional types in epilithon algae communities of the Maquiné River, Rio Grande do Sul, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 16: 369–380.
- Cano, M. G., M. A. Casco, L. C. Solari, M. E. Mac donagh, N. A. Gabellone & M. C. Claps, 2008. Implications of rapid changes in chlorophyll-a of plankton, epipelon, and epiphyton in a Pampean shallow lake: an interpretation in terms of a conceptual model. *Hydrobiologia*, 614:33–45.

- Casco, M. A., M. E. Mac donagh, M. G. Cano, L. C. Solari, M. C. Claps, & N. A. Gabellone, 2009. Phytoplankton and epipelon responses to clear and turbid phases in a seepage lake (Buenos Aires, Argentina). *International Review of Hydrobiology*, 94:153–168.
- Cole, G. A., 1994. *Textbook of Limnology*. Waveland Press Inc., Illinois.
- Croasdale, H. & E. A. Flint, 1986. *Flora of New Zealand: freshwater Algae, Chlorophyta, desmids*. Government Printer, Wellington.
- Denicola, 1996. Periphyton Responses to Temperature at Different Ecological Levels. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego, CA: 149–183.
- Dillard, G. E., 1990. Freshwater algae of the Southeastern United States. Part 3. Chrolophyceae: Zygnematales: Mesotaeniaceae and Desmidiaceae (Section 1). Cramer, *Bibliotheca Phycologica*, Berlin.
- Dillard, G. E., 1991. Freshwater Algae of the Southeastern United States. Part 4. Chrolophyceae: Zygnematales: Mesotaeniaceae and Desmidiaceae (Section 2). Cramer, *Bibliotheca Phycologica*, Berlin.
- Dolédec S., D. Chessel, C. J. F. ter Braak & S. Champely, 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3:143–166.
- Dokulil, M. T., K. Donabaum & K. Pall, 2006. Alternative stable states in floodplain ecosystems. *Ecohydrology & Hydrobiology* 6: 37–42.
- Dray S., Chessel D. & J. Thioulouse, 2003. Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology* 84:3078–3089.
- Dray, S. & A. Dufour, 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. - *J. Stat. Softw.* in press.
- Dray, S. & P. Legendre, 2008. Testing the species traits-environment relationships: the forth-corner problem revisited. *Ecology* 89: 3400–3412.
- Dray S., P. Choler, S. Dolédec, P. R. Peres-Neto, W. Thuiller, S. Pavoine, C. J. F. ter Braak, 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95:14–21.

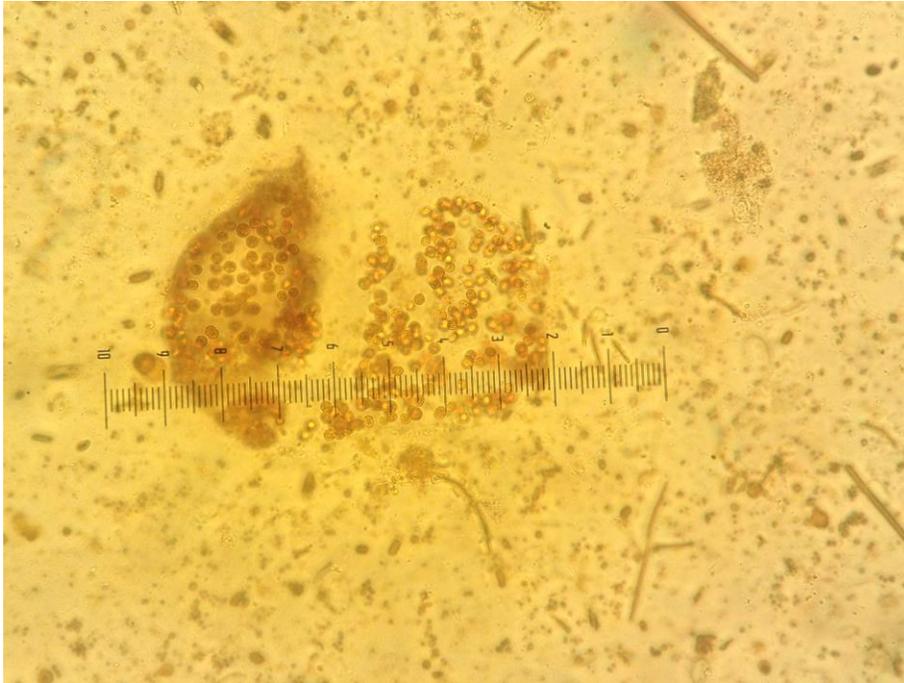
- Ferragut, C. & D. C. Bicudo, 2010. Periphytic algal community adaptive strategies in N and P enriched experiments in a tropical oligotrophic reservoir. *Hydrobiologia* 646: 295–309.
- Goldsborough, L. G. & G. G. C. Robinson, 1996. Pattern in wetlands. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, California: 77–117.
- Golterman, H. L., R. S. Clymo & M. A. M. Ohstad, 1978. *Methods for Physical and Chemical Analysis of Freshwater*. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Graham, L. E. & L. W. Wilcox, 2000. *Algae*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Greenacre, M. J, 1984. *Theory and Applications of Correspondence Analysis*. Academic Press, London.
- Hill M.O. & A. J. E. Smith, 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon* 25:249–255.
- Hilt S & Gross E., 2008. Can allelopathically active submerged macrophytes stabilise clear-water states in shallow lakes?. *Basic and Applied Ecology* 9: 422–432.
- Holling, C. S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual. Review Ecology and Systematics* 4:1–23.
- Kleyer, M., S. Dray, F. Bello, J. Lepš, R. J. Pakeman, B. Strauss, W. Thuiller & Sandra Lavorel, 2012. Assessing species and community functional responses to environmental gradients: Which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science* 23: 805–821.
- Komárek J. & K. Anagnostidis. 1986. Modern approach to the classification system of Cyanophytes, 2: Chroococcales. *Algological Studies* 43:157–226
- Komárek J. & K. Anagnostidis. 1989. Cyanoprokaryota i teil Chroococcales. In: Ettl H, Gärtner G, Heynig H, Mollenhauer D (eds) *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, vol 19/1. Gustav fischer Verlag, Stuttgart.
- Krammer K. & H. Lange-Bertalot, 1986. Bacillariophyceae: Naviculaceae. In: Ettl H, Gerloff J, Heyning H, Mollenhauer D (eds) *Süßwasser flora von Mitteleuropa*, vol 2. Gustav Fischer, Stuttgart.

- Krammer, K. & H. Lange-Bertalot, 1988. Bacillariophyceae: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. In: Ettl H, Gerloff J, Heyning H, Mollenhauer D (eds) Süßwasser flora von Mitteleuropa, vol 2. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Krammer, K. & H. Lange-Bertalot. 1991. Bacillariophyceae: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In: Ettl H, Gerloff J, Heyning H, Mollenhauer D (eds) Süßwasser flora von Mitteleuropa, vol 2. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Legendre, P., R. Galzin & M. L. Harmelin-Vivien, 1997. Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78:547–562.
- Lewontin, R. C., 1969. The meaning stability. *Brookhaven Symposium Biology* 22:13–24.
- Lowe, 1996. Periphyton Patterns in Lakes. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego, CA: 57–76.
- Lund, J. W. G., C. Kipling & E. D. Lecren, 1958. The inverted microscope method of estimating algal number and the statistical basis of estimating by counting. *Hydrobiologia* 11: 980–985.
- Mackereth, F. Y. H., J. R. Heron & J. F. Tailing, 1978. *Water analysis: some revised methods for limnologists*. Freshwater Biological Association (Scientific Publication No.6).
- Marchese, M., S. Saigo, F. Zilli & Wantzen, K. M, 2012. Food webs of the Parana River floodplain: Assessing basal sources using stable carbon and nitrogen isotopes. *Limnologica* 46:22–30.
- May, R. M., 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269: 471–477.
- Meerhoff, M., N. Mazzeo, B. Moss & L. Rodríguez-Gallego. 2003. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology* 37:377–391.
- Murakami, E. A. Bicudo, D. & L. Rodrigues. 2009. Periphytic algae of the Garças Lake, Upper Paraná River floodplain: comparing the years 1994 and 2004. *Brazilian Journal of Biology* 69:459–468

- Neif, E. M., R. D. Behrend & L. Rodrigues. 2013. Seasonal dynamics of the structure of epiphytic algal community on different substrates from a Neotropical floodplain. *Brazilian Journal of Botany* 36:169–177.
- Passy, S. I., 2007. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany* 86: 171–178.
- Prescott, G. W., 1982. A synophysis of North American desmids. Part II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 4. In: Desmidiales. Lincoln, University Nebraska Press.
- Prescott, G. W., H. T. Crosdale & W. C. Vinyard. 1981. A synophysis of North American desmids. Part II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 3. In: Prescott, G. W. (ed) Desmidiales. Lincoln, University Nebraska Press.
- R Core Team., 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. in press.
- Roberto, M. C., N. F. Santana & S. M. Thomaz, 2009. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology* 69: 717–725.
- Rodrigues, L., V. M. Algarte, N. S. Siqueira & É. M. N Machado, 2013. Fatores envolvidos na distribuição e abundância do perifíton e principais padrões encontrados em ambientes de planícies de inundação. In: A., Schwarzbald, A. L. Burliga & L. Torgan (eds). *Ecologia do Perifíton*. RIMA, São Carlos: 131–145.
- Round, F. E., R. M. Crawford & D. G. Mann, 1990. *The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sand-Jensen, K. & J. Borum, 1991. Interactions among phytoplankton periphyton and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany* 41: 137–175.
- Scheffer, M., H. S. Hopper, M. L. Meijer, B. Moss & E. Jeppesen, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *TREE* 8:275–279.
- Scheffer, M., 1998. *Ecology of shallow lakes*. The Netherlands: Chapman and Hall.
- Scheffer, M., & R. C. Carpenter, 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution* 12:648–65.

- Schwarzbald A., F. A. Esteves & R. F. Panosso, 1990. Relações entre peso seco e clorofila a do perifíton em função de diferentes idades e épocas de coletas de pecíolos de *Eichornia azurea* Kunch. Acta Limnologica Brasiliensia 3:493–515
- Souza, M. L., B. G. Pellegrini & Ferragut, C. 2015. Periphytic algal community structure in relation to seasonal variation and macrophyte richness in a shallow tropical reservoir. Hydrobiologia 755:183–196.
- Souza-Filho E. E., 2009. Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. Brazilian Journal of Biology 69:707–716
- Thomaz, S. M. & E. R. Cunha, 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages composition and biodiversity. Acta Limnologica Brasiliensia 22: 218–236.
- Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodic. Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 9:1–38.
- Van nes, E. H., W.J. RIP & M. Scheffer, 2007. A theory for cyclic shifts between alternative states in shallow lakes. Ecosystems 10:17–27.

3 Impacto do aquecimento global sobre a comunidade do perifíton em lagos rasos: uma abordagem experimental



RESUMO

Mudanças climáticas afetam não só a média da temperatura global, mas também aumentam a ocorrência de ondas de calor. Assim, temperaturas elevadas e eventos climáticos extremos, como as ondas de calor, podem influenciar a prevalência do perifíton em lagos rasos. Desta forma, usando a mais longa experiência que simula lagos rasos do mundo (11 anos), nós testamos: como o biovolume e a composição de espécies do perifíton, respondem frente a perturbação na forma de onda de calor (+5°C). Nossa hipótese é que onda de calor poderia estimular o crescimento do perifíton, potencialmente, aumentando o biovolume e alterando a composição de espécies. Nossos resultados mostraram que a onda de calor estimulou o crescimento de cianobactérias para tanques com alto nutriente, enquanto as algas verdes foram afetadas negativamente em tanques de baixo nutriente. Para as diatomáceas efeito , a onda de calor afeta positivamente ambos os tanques, além, da onda de calor, direcionar a prevalência de algumas espécies, assim, mudando a composição de espécies do perifíton. No geral, nossos resultados indicaram um forte efeito positivo da temperatura da água no desenvolvimento do biovolume do perifíton, principalmente em decorrência do aumento da espécie *Microcystis aeruginosa*. Além disso, o aquecimento favoreceu também as espécies de diatomáceas, que tem um papel importante como base das teias alimentares nos lagos rasos.

Palavras-chaves: Onda de calor, nutrientes, biovolume, composição de espécies.

Impact of global warming on the periphyton community in shallow lakes: an experimental approach

ABSTRACT

Climate changes affect not only the average temperature but also increase the occurrence of heat waves. So elevated temperatures and extreme climatic events, such as heat waves, can influence the prevalence of periphyton in shallow lakes. Using the world's longest-running shallow lake experiment (11 years), we tested: how biovolume and species composition of periphyton response in environmental conditions and in front a environmental disturbance in form heat wave (+5°C). We hypothesized that heat wave would stimulate periphyton growth, potentially increase the biovolume and change the species composition. Our results showed that the heat wave stimulated the growth of cyanobacteria for tanks with high nutrient, whereas green algae were negatively affected in low-nutrient tanks. However, the diatoms were positively affected to both tanks. In addition, the heat wave favored the prevalence of some species, thus changing the species composition. Overall, our results indicated a strong positive effect of water temperature on the development of periphyton biovolume, however, this increase was linked to increased of *Microcystis aeruginosa*. On the other hand, the heating also favored species of diatoms, which plays an important role as the base of the food webs in shallow lakes.

Keywords: Heat wave, nutrients, biovolume, species composition.

3.1 INTRODUÇÃO

Na última década com os avanços da agricultura e da urbanização, as perturbações antrópicas estão alterando a estrutura dos lagos rasos, causando mudanças na estrutura das comunidades aquáticas. Além disso, estas perturbações antrópicas podem pronunciar os efeitos crescentes das mudanças climáticas (Meerhoff et al., 2012; Jeppesen et al., 2014). As mudanças climáticas podem impactar fortemente os regimes de mistura nos lagos rasos, com consideráveis efeitos sobre as condições do oxigênio, nos ciclos de nutrientes e, conseqüentemente, também na composição das comunidades (Wagner & Adrian, 2011).

As condições meteorológicas extremas, tais como as ondas de calor do verão, estão previstas para se tornarem mais freqüentes no futuro, devido as mudanças climáticas globais (Meehl & Tebaldi, 2004). Isto sugere que as ondas de calor têm impactos consideráveis sobre comunidades aquáticas, por exemplo em invertebrados (Leicht et al., 2013), no zooplâncton (Huber et al., 2010), nas macrófitas submersas (Cao et al., 2016, Patrick et al., 2012), bem como, no fitoplâncton (Jöhnk et al., 2008, Huber et al., 2012) e no perifíton (Eggers et al., 2012; Boer et al., 2014).

No perifíton, que consiste em uma comunidade complexa de microrganismos firmemente ou frouxamente aderidos a substratos submersos (Wetzel, 1983), as algas representam o principal componente dessa comunidade. Assim, estas constituem uma grande parte da produtividade primária dos ecossistemas aquáticos, especialmente em lagos (Vadeboncoeur et al., 2002) e atuam como o principal regulador do fluxo de nutrientes nesses sistemas (Wetzel, 1990), que, em seguida, se tornam disponíveis para os consumidores. Desta forma, o perifíton é um componente essencial dos ciclos de nutrientes e das teias alimentares em lagos (Vandebocoeur & Steinman, 2002).

Em lagos rasos de água doce o desenvolvimento do perifíton é influenciado por inúmeros micro e macro fatores, como a hidrodinâmica do sistema, nutrientes, herbivoria, luz, substrato e temperatura (Goldsborough & Robinson, 1996). Desses, um importante fator que afeta o perifíton é a temperatura. As variações espaciais e temporais da

temperatura do ambiente aquático podem influenciar fortemente as respostas biológicas do perifíton (DeNicola, 1996).

Na literatura, o desenvolvimento do perifíton afetado pelo aquecimento é debatido e os resultados obtidos até agora não são claros (Mahdy et al., 2015). Uma vez que as alterações na comunidade do perifíton podem ter fortes efeitos nos ciclos de nutrientes e das teias alimentares em lagos rasos, os estudos sobre a resposta do perifíton à mudanças da temperatura é essencial para a nossa compreensão dos ecossistemas aquáticos num futuro mundo mais quente.

O efeito de temperaturas mais elevadas foi testado para a comunidade de perifíton, especialmente em termos de biomassa. Por exemplo, alguns estudos têm mostrado um aumento na biomassa do perifíton com o aumento da temperatura da água (Tarkowska-Kukuryk & Mieczan, 2012; Patrick, et al., 2012; Mahdy, et al., 2015). Por outro lado, Shurin et al. (2012) demonstraram que em mesocosmos a biomassa do perifíton declinou com elevadas temperaturas (em geral, 3°C acima da temperatura ambiente). Enquanto que existem diferenças claras nas taxas de crescimento de algas a diferentes temperaturas, especialmente para o fitoplâncton (Butterwick et al., 2005). Enquanto, Boer et al. (2014) mostraram que a onda de calor reorganizou a composição de espécies das metacomunidades e após, uma diminuição inicial da biomassa total. A dispersão das espécies promoveu uma recuperação total da biomassa nas metacomunidades reestruturadas com diatomáceas do perifíton.

Em nível de comunidade, a temperatura tem uma grande influência sobre sua composição. O domínio de uma classe particular de algas é basicamente dependente de sua temperatura ideal. Como tendência geral, e independentemente de qualquer outro parâmetro ambiental, as diatomáceas são espécies adaptadas a estações mais frias e tendem a ser dominantes em temperaturas abaixo de 20°C, enquanto que as cianobactérias são características de temperaturas mais quentes (DeNicola, 1996). Estudos da resposta do perifíton empregando a manipulação direta e experimental da temperatura, são relativamente poucos em comparação com estudos controlados de nutrientes, luz e efeitos da herbivoria (DeNicola, 1996).

Com base nesse contexto, nós utilizamos a mais longa experiência de mesocosmo que simulam os lagos rasos no mundo (Liboriussen et al., 2005) e simulamos o efeito de uma onda de calor em mesocosmos que tem sido submetidos a 11 anos de aclimação a diferentes tratamentos de temperaturas e de nutrientes para realizar um experimento em três fases: antes da onda de calor, na onda de calor (+5 °C) e após a onda de calor. Assim nós testamos: como o biovolume e a composição de espécies do perifíton respondem as condições ambientais e frente a uma perturbação ambiental na forma de uma onda de calor (+ 5°C).

Nossa hipótese é que onda de calor poderia estimular o desenvolvimento do perifíton, potencialmente, aumentando o biovolume das espécies. Nós também esperamos que os efeitos do aquecimento, alterem a composição de espécies.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado em mesocosmos de lagos situado em Lemming, parte central da Jutland na Dinamarca (56°4'N, 9°31'E). Estes mesocosmos fazem parte da mais longa experiência em lagos do mundo, e estão investigando os efeitos das alterações climáticas desde Agosto de 2003 (ver detalhes em Liboriussen et al., 2005). Resumidamente, este inclui 24 mesocosmos ao ar livre, com mistura do fluxo da água através de pás (diâmetro de 1,9 m, profundidade de água de 1m, e tempo de retenção ~ 2,5 meses) (Fig. 1). Os mesocosmos são expostos a três tratamentos de temperatura: não aquecido (AMB), tratamento A2 (A2) tal como descrito pelo IPCC (Houghton et al., 2001) e o tratamento A2 + 50% (A2+50%). A temperatura nos mesocosmos segue as variações da temperatura do ar com os dois tratamentos a serem aquecidos de 2-4 °C (A2) e 4-6 °C (A2 + 50%), sendo estes, mais quentes do que os mesocosmos da temperatura ambiente (Amb). As diferenças sazonais entre os tratamentos de temperatura foram baseadas em projeções climáticas futuras para Dinamarca com uma resolução mensal utilizando os anos 1961-1990, como período de referência (Houghton et al., 2001). Os três tratamentos de temperatura são cruzados com dois tratamentos de nutrientes (baixo e alto), resultando em seis tratamentos com quatro repetições. No

tratamento de baixo de nutrientes, não há adição de nutrientes, os já presentes são provenientes da água do fluxo de entrada. Já, no tratamento de alto nutriente, os nutrientes são adicionados semanalmente nos mesocosmos correspondentes a $2.7 \text{ mg (P m}^{-2} \text{ d}^{-1})$ de fósforo e $27.1 \text{ mg (N m}^{-2} \text{ d}^{-1})$ de nitrogênio). O objetivo desses dois estados de nutrientes é imitar um lago raso com água limpa e um lago raso com água turva (Scheffer et al., 1993) (Fig. 2). Macrófitas submersas geralmente dominam os mesocosmos com baixo nutriente, enquanto os mesocosmos com alto nutriente são mais turvos, muitas vezes com o fitoplâncton abundante.

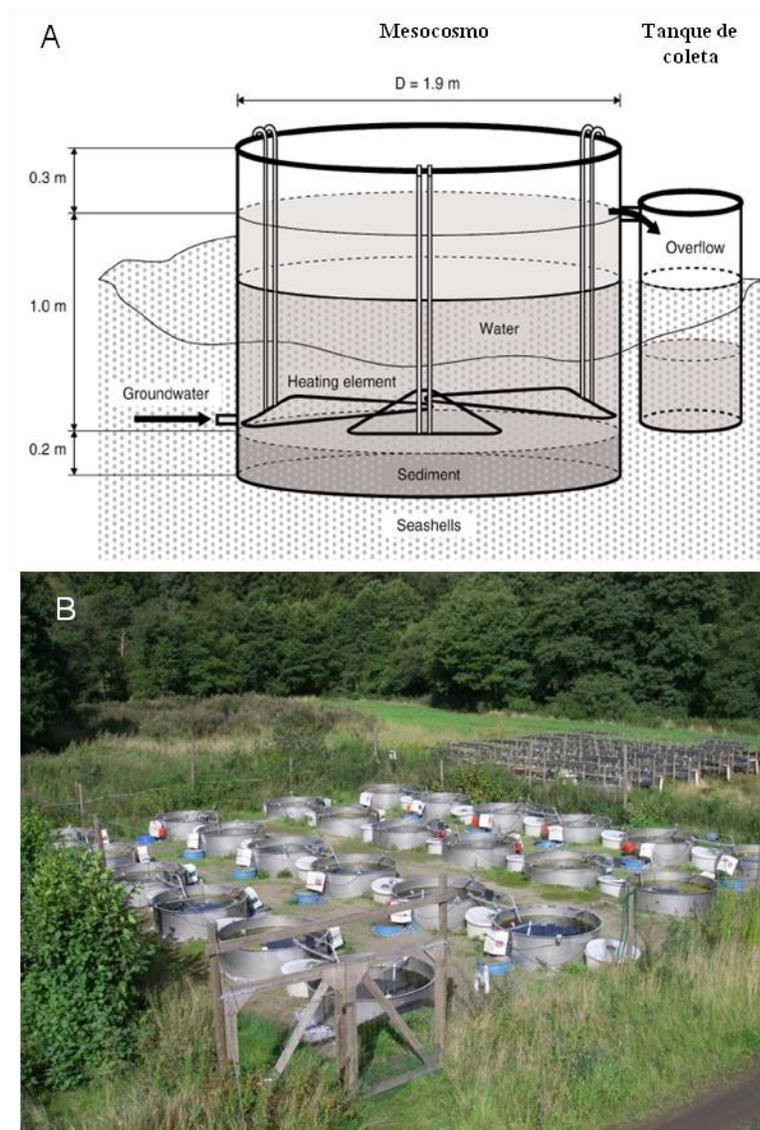


Fig1. (A) Ilustração de um dos tanques, na parte inferior, três elementos de aquecimento podem ser vistos; (B) 24 mesocosmos, localizados em Lemming, DK.



Fig 2. Foto dos tanques mostrando os dois estados de nutrientes, baixo nutriente (A) e alto nutriente (B), localizados em Lemming, DK.

As amostragens ocorreram no verão de 2014, ou seja, 11 anos após o início do experimento. Durante todo o mês de Julho de 2014, uma onda de calor foi simulada nos tratamentos A2 e A2+50%, enquanto os tratamentos Amb, foram mantidos sem

aquecimento. Esta onda de calor simulada conduziu a um aumento na temperatura da água de cerca de 5°C. Nesse estudo, os nutrientes foram determinados mensalmente: fósforo total (PT), e o nitrogênio total (NT), de acordo com Solorzano & Sharp (1980). Os valores de temperatura foram determinados de acordo com a média mensal para cada fase.

O experimento foi realizado nos 24 mesocosmos, permitindo um design fatorial, combinando os 2 níveis de nutrientes (baixo e alto) e as 3 temperaturas (ambiente, A2 cenário e A2+50%). Nós utilizamos substrato artificial para a colonização das algas – os substratos consistiam em tiras de plásticos (tamanho de 15x1 cm) com superfície ligeiramente texturizada. O experimento foi realizado em três fases: I – Fase antes do aquecimento: Os substratos foram colocados nos mesocosmos, e foram retirados após 28 dias; II – Fase do aquecimento: novos substratos foram colocados nos mesocosmos e retirados após 28 dias; vale ressaltar, que nesse período ocorreu um aumento na temperatura de + 5°C nos mesocosmos (A2 e A2 + 50%); III – Fase pós aquecimento: novos substratos foram colocados e retirados após 28 dias.

Após a remoção dos substratos, o material foi removido com auxílio de uma escova macia. Após a remoção, o material foi fixado e preservado em solução de Lugol acético (5%), em frascos com um volume conhecido de 50 ml. A contagem do perifíton foi realizada em campos aleatórios, utilizando um microscópio invertido (400x) de acordo com o método de Utermöhl (1958). O tempo estimado de sedimentação do material epifítico nas câmaras, foi segundo Lund et al. (1958). A contagem foi realizada até atingir pelo menos 100 indivíduos do taxon predominante e a curva de acumulação de espécies estabilizar (Bicudo, 1990). O biovolume do perifíton foi estimado pela multiplicação da densidade dos diferentes taxons pelos seus respectivos volumes. O volume de cada uma das células foi calculado a partir de modelos geométricos que se aproximam as formas dos indivíduos (Hildebrand et al., 1999; Sun e Liu, 2003).

As identificações foram feitas até o menor nível taxonômico possível (geralmente espécies) de acordo com a literatura clássica (e.g., Prescott et al., 1981; Prescott, 1982; Croasdale & Flint, 1986; Komárek & Anagnostidis, 1986, 1989; Krammer & Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991; Anagnostidis & Komárek, 1988; Dillard, 1990, 1991).

Para analisar as mudanças no biovolume das classes, e na composição de espécies (species turnover), para cada tratamento de temperatura e cada fase, foi utilizada a análise multivariada permutacional de variância (PERMANOVA, Anderson 2001).

A composição em diferentes fases e tratamentos foram resumidas usando o escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS), empregando a dissimilaridade de Bray-Curtis. A contribuição das espécies para a formação dos grupos na NMDS foi medida através da análise SIMPER (percentagem de similaridade). Esta análise tem como objetivo indicar as espécies que mais contribuíram para dissimilaridade entre os grupos formados na NMDS (Legendre & Legendre, 1998; Clarke & Warwick, 1993). Todos os dados do biovolume foram previamente log transformados ($x + 1$). Todas as análises foram realizadas no pacote vegan (Oksanen et al. 2015) no programa R.

3.3 RESULTADOS

Cenário ecológico: temperatura

Antes da fase do aquecimento, a temperatura máxima da água foi de 16°C no tratamento ambiente, e de 19 e 21,5°C, respectivamente nos tratamentos, A2 e A2+ 50%. Durante a onda de calor, a temperatura máxima da água registrada foi 22°C no tratamento ambiente, e nos tratamentos aquecidos (A2 e A2+50%) foi de 28 e 29,5°C , respectivamente (Fig. 3).

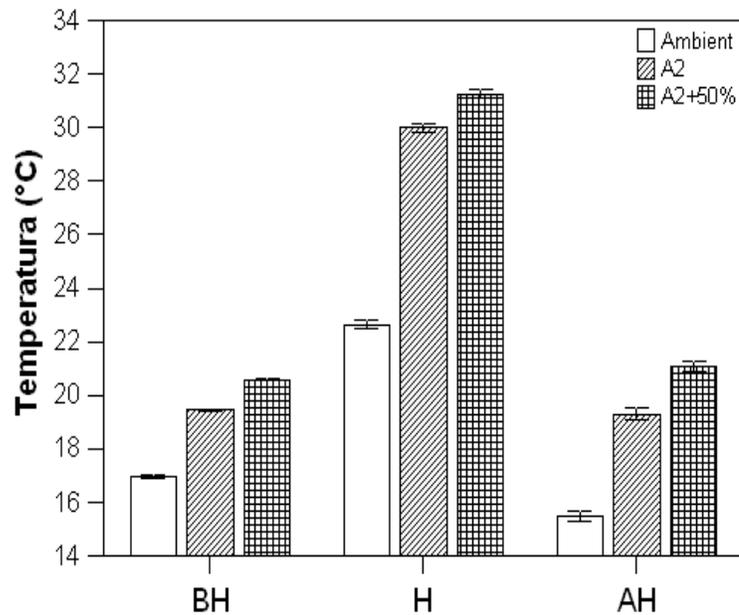


Fig 3. A temperatura da água nos lagos rasos mesocosmos. Três tratamentos de temperatura foram aplicados (AMB, A2 e A2+50%) e uma onda de calor foi simulada nos tratamentos A2 e A2+50% em Julho (ver "Material e métodos"). BH: antes do aquecimento; H: aquecimento; AH: pós aquecimento.

Cenário ecológico: nutrientes

A concentração média de nitrogênio total foram de 0,1-0,5 (mg L^{-1}) (Fig 4a) e para fósforo total foram de 0,03 a 0,022 (mg L^{-1}) (Fig. 4c) para os tanques com baixo nutriente (Fig 4a). Já, as concentrações de nutrientes para os tanques com alto nutriente foram de 1,7 a 3,8 (mg L^{-1}) para nitrogênio total (Fig. 4b) e 0,22 a 0,68 para fósforo total (Fig 4d). As concentrações aumentaram com o aumento da temperatura nos tratamentos de alto nutriente.

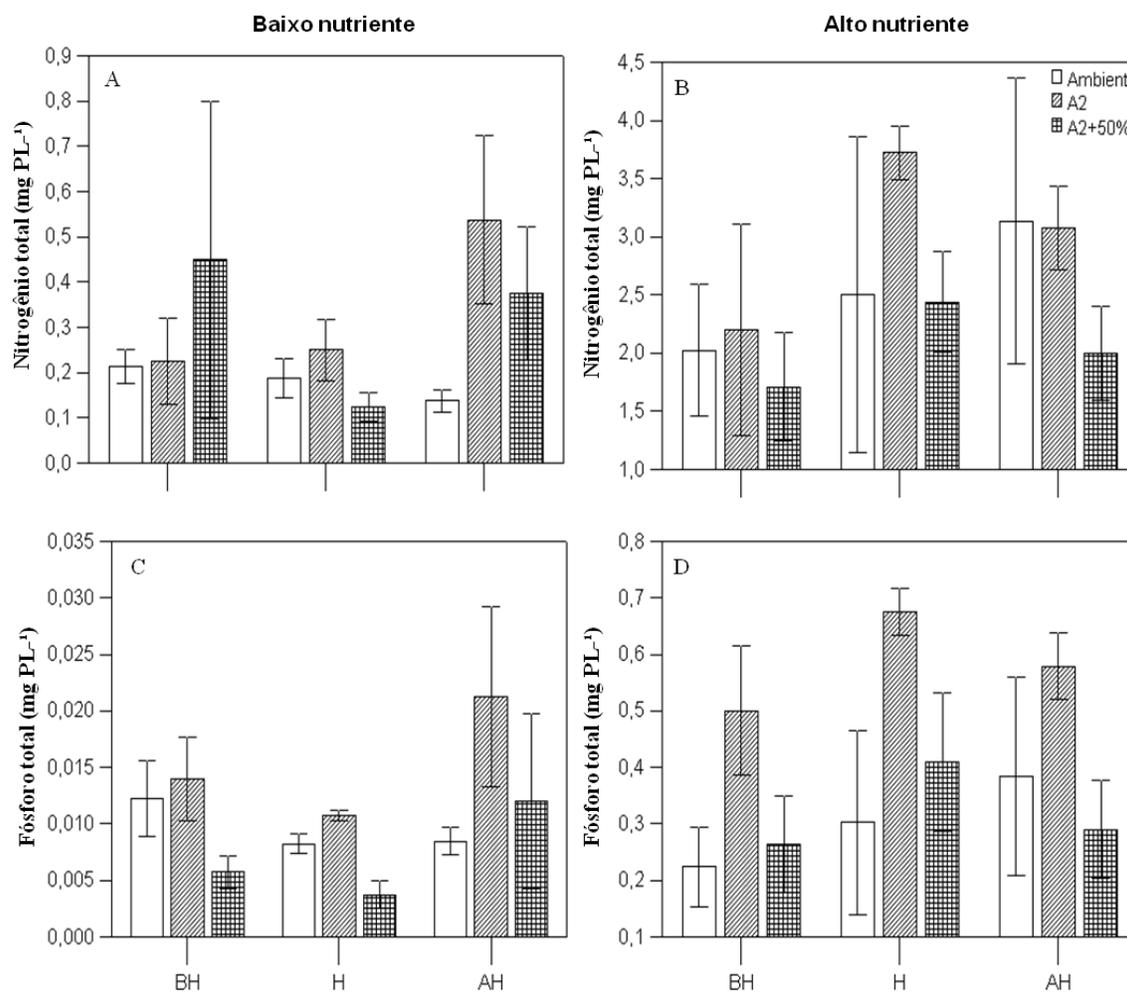


Fig 4. As concentrações de nutrientes nos mesocosmos que simulam lagos rasos. Valores de nitrogênio total (4a) e fósforo total (4c), para tanques com baixo nutriente e para tanques com alto nutriente (4b e 4d) (B). Três tratamentos de temperatura foram aplicados (AMB, A2 e A2+50%) e uma onda de calor foi simulada nos tratamentos A2 e A2+50% em Julho (ver "Material e métodos"). BH: antes do aquecimento; H: aquecimento; AH: pós aquecimento.

Efeito no biovolume do perifíton

A análise multivariada (PERMANOVA) do biovolume das classes da comunidade do perifíton evidenciou uma diferença significativa entre as fases em ambos os tanques, de baixo e alto nutriente (Tabela 1).

Tabela 1. Resposta do biovolume da comunidade do perifíton ao aquecimento em tanques com baixo nutriente com base nos resultados da PERMANOVA.

Atributos	Baixo Nutriente				Alto Nutriente			
	Df	F.Model	R2	Pr(>F)	Df	F.Model	R2	Pr(>F)
Classes x Fases	2	2,89294	0,15006	0,004	2	2,65714	0,13566	0,014
Tratamento	2	1,24395	0,06452	0,289	2	1,51128	0,07716	0,197
Fases:Tratamento	4	0,82089	0,08516	0,688	4	0,95918	0,09794	0,485

Considerando os tanques com baixo nutriente, o maior valor do biovolume total foi registrado no tratamento A2+50% na fase de antes do aquecimento (Fig 5a). Do mesmo modo, o biovolume das algas verdes foi maior nessa fase (Fig. 5g). Durante a fase do aquecimento, observou-se um fraco aumento no biovolume total no tratamento A2, enquanto que os tratamentos Amb e A2 + 50%, foi registrado uma decréscimo do biovolume total (Fig. 5a). Na fase depois do aquecimento, houve um pequeno aumento nos tratamentos Amb e A2, enquanto que para o tratamento A2 + 50%, ocorreu um decréscimo (Fig. 5a). Da mesma forma, o biovolume das diatomáceas seguiu o biovolume total nas fases de aquecimento e depois do aquecimento (Fig 5e).

Considerando os tanques com alto nutriente, na fase de antes do aquecimento, o maior valor do biovolume total foi registrado no tratamento Amb, seguido por A2 e A2 + 50%. Da mesma forma o biovolume das diatomáceas seguiu o mesmo padrão (5b e 5f). No entanto, o biovolume total do perifíton foi maior na fase de aquecimento, especialmente no tratamento A2 + 50% (Fig. 5b). As cianobactérias e as diatomáceas foram as classes mais representativas, enquanto que para as algas verdes não apresentou efeito (Fig 5d, 5f e 5h). Na fase pós aquecimento, o biovolume total mostrou valores similares com a fase de antes do aquecimento (Fig b), sendo que as diatomáceas foram a classe mais representativa em cada um dos três tratamentos (Figura h).

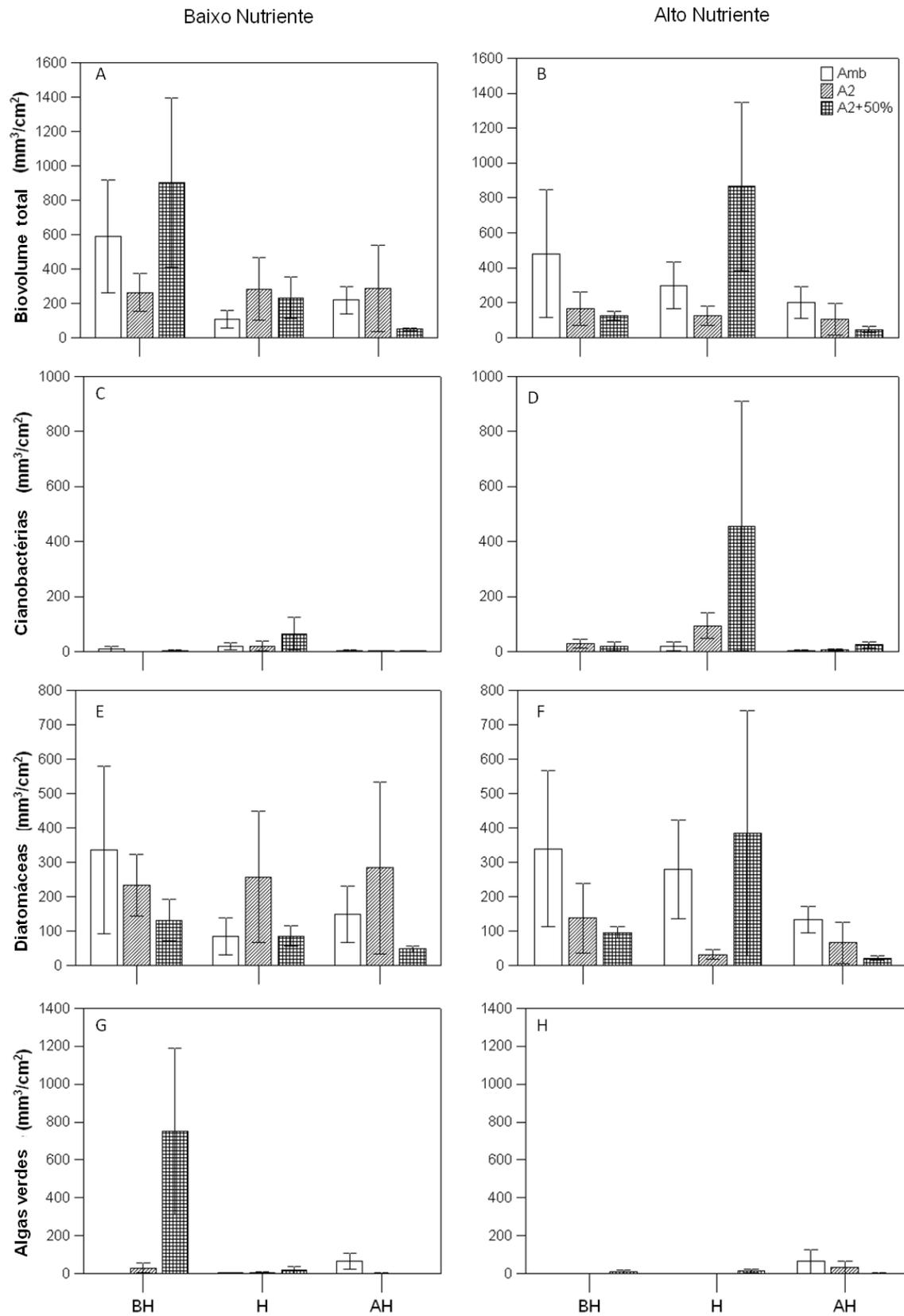


Fig 5. Biovolume total e das classes da comunidade de algas perifíticas, para tanques sem adição (esquerda) e para tanques com adição (direita).Três tratamentos de temperatura foram aplicados (AMB, A2 e A2+50%) e uma onda de calor foi imitada nos tratamentos A2 e A2+50% em Julho. BH: antes do aquecimento; H: aquecimento; AH: pós aquecimento.

Efeito na composição das espécies

A análise multivariada (PERMANOVA) da composição da comunidade do perifíton evidenciou uma diferença significativa entre as fases e os tratamentos de temperatura, para baixo nutriente (Stress= 0.15, Tabela 2), e para alto nutriente (Stress= 0.21, Tabela 2).

Tabela 2. Resposta da composição das espécies da comunidade do perifíton ao aquecimento em tanques com baixo nutriente com base em resultados da PERMANOVA.

Atributos	Baixo Nutriente				Alto Nutriente			
	Df	F.Model	R2	Pr(>F)	Df	F.Model	R2	Pr(>F)
Espécies x Fases	2	3,5277	0,16088	0,001	2	4,2441	0,18423	0,001
Tratamento	2	3,196	0,14575	0,001	2	2,6123	0,11339	0,001
Fases:Tratamento	4	0,8519	0,0777	0,725	4	1,3406	0,11638	0,083

Foram encontradas 69 espécies. A NMDS sumarizou a composição de espécies da comunidade do perifíton em grupos formados em relação as fases e também nos tratamentos de temperatura (Fig. 6). Nos tanques com baixo nutriente, as espécies pequenas de diatomáceas, como *Achnantheidium minutissimum*, *Cocconeis placentula*, *Gomphonema parvulum*, *Gomphonema truncatum* e *Gomphonema pumilum* e as espécies de algas verdes *Coelastrum microporum* e *Coleochaete orbiculares* foram mais abundantes, principalmente nos diferentes tratamentos de temperatura. Já as cianobactérias *Mycrocystis aeruginosa*, *Leptolymbia* sp. e *Chamaesiphon* sp. e as espécies maiores de diatomáceas, como *Fragilaria capucina*, *Fragilaria crotonensis*, *Fragilaria tenera*, *Ulnaria ulna* e *Eunotia minor*, foram mais abundantes nos tanques de alto nutriente, tanto nas fases, quanto nos diferentes tratamentos de temperatura. No geral, a

dissimilaridade entre os grupos formados foi 50%, a descrição das espécies que mais contribuíram para este valor estão listados nas Tabelas 4 e 5 para baixo nutriente e tabelas 6 e 7 para alto nutriente (Material Suplementar- S1).

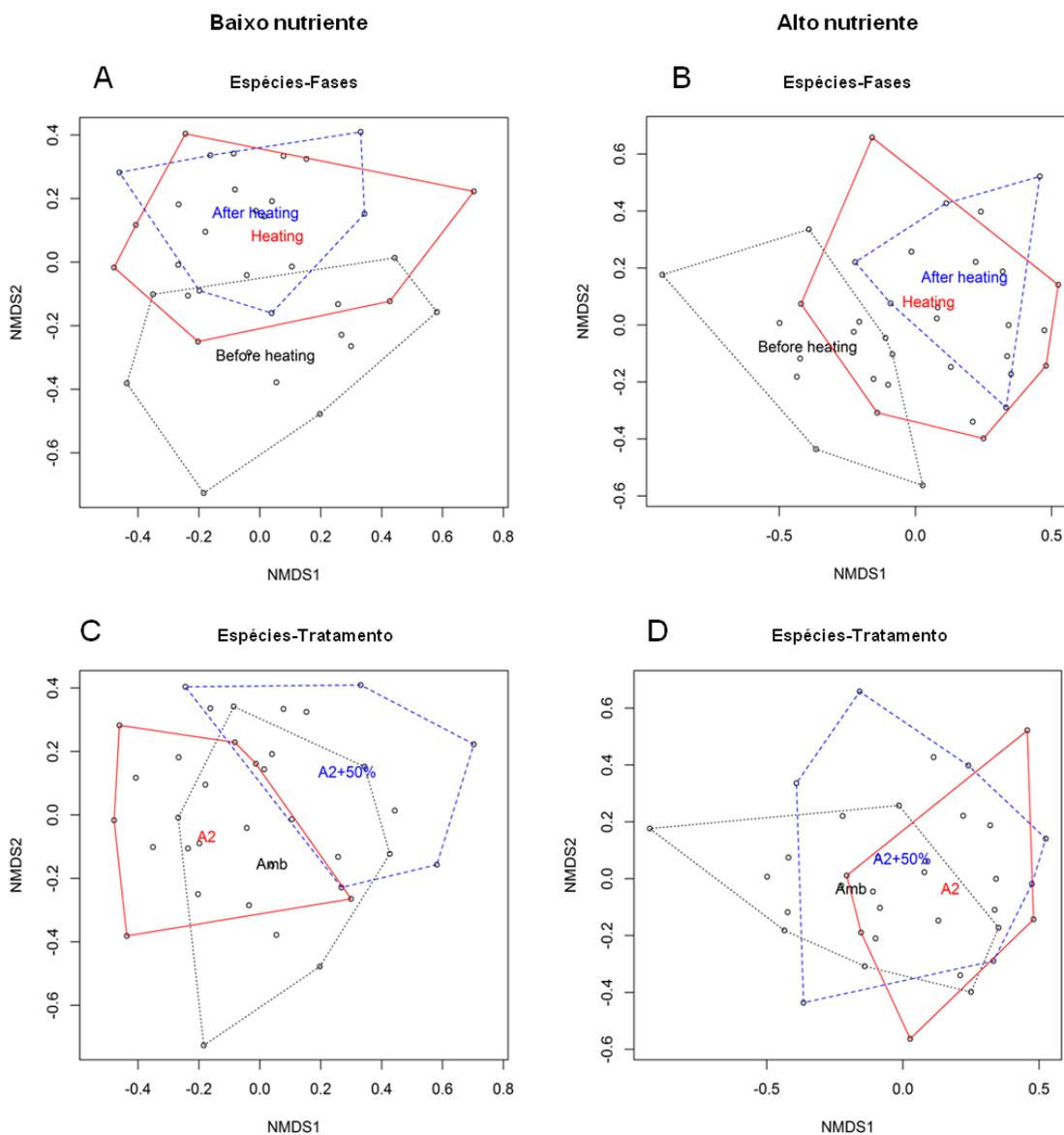


Fig 6. Técnica de ordenação NMDS da comunidade do perifíton em mesocosmos que simulam lagos rasos.(A) para baixo e alto nutriente nas fases (esquerda) e nos diferentes tratamentos de temperatura (direita). Fases: Before heating= antes do aquecimento, heating= aquecimento e after heating= pós aquecimento.Tratamentos: c= Ambiente, T1= A2 cenário e T2= A2+50% cenário

3.4 DISCUSSÃO

Perifíton é um componente essencial dos ciclos de nutrientes e das teias alimentares em lagos (Vandebocoeur & Steinman, 2002), e como essa comunidade é afetada pelo aquecimento global é, portanto, uma questão crucial. Os resultados mostraram que a onda de calor estimulou o crescimento do perifíton, aumentando o biovolume das algas em tanques de alto nutriente, e potencialmente, alterando a composição das espécies em ambos os tanques.

Durante a fase de aquecimento, o aumento na concentração do biovolume algal, ocorreu principalmente pelo aumento das espécies pertencentes a classe de cianobactérias em tanques de alto nutriente. Mudanças sobre a prevalência de cianobactérias ocorre especialmente em lagos quentes e com elevadas concentrações de nutrientes (Kosten et al., 2012). De acordo com estudos climáticos recentes, o risco de ondas de calor europeias mais proeminentes que a de 2003, vai aumentar rapidamente e uma ameaça crescente de florações de cianobactérias nocivas parece ser um futuro cenário provável para ecossistemas eutróficos de água doce. Para as espécies do gênero *Microcystis*, cerca de 28°C parece ser a temperatura ideal para o crescimento, dando-lhes uma vantagem competitiva sobre outras algas em águas aquecidas (Butterwick et al 2005; Jöhnk et al. 2008; Huber et al., 2012). No estudo, a espécie *Microcystis aeruginosa* apresentou maior biovolume principalmente em tanques com alto nutriente. Na fase de antes do aquecimento, nas contagens, observou-se pequenas colônias dessa espécie. Contudo, com a onda de calor, a elevação da temperatura, favoreceu o crescimento dessa espécie e as colônias se tornaram maiores. Além disso, outras espécies da classe de cianobactérias também se favoreceram com o aquecimento, como *Leptolyngbia* sp e *Chamaesiphon* sp. Assim, nossos resultados corroboram o modelo proposto por Jöhnk et al.(2008), no qual prevê vantagens para as cianobactérias em função de altas temperaturas.

Além disso, as diatomáceas foram responsáveis pelo aumento no biovolume total no tratamento A2+50% para os mesocosmos de alto nutriente e também nos tanques com baixo nutriente para o tratamento A2. Padrões nas características de desenvolvimento em diferentes espécies de diatomáceas indicam que estas possuem diferentes estratégias

ecológicas. Estas estratégias variam de espécies oportunistas que se reproduzem rapidamente e se dispersam quando o fornecimento de nutrientes tornam-se limitantes, ou daquelas espécies competitivas, com crescimento lento, que utilizam os recursos de forma mais eficiente (Stevenson et al., 1991). Assim, essa capacidade de resistir aos distúrbios e proliferar, mostra a grande plasticidade das espécies para estabelecer e persistir em diferentes condições ambientais (Stevenson & Peterson, 1989; Stevenson et al., 1991; Biggs & Thomsen, 1995; Peterson, 1996).

Nesse estudo, as diatomáceas mostraram o maior número de espécies, bem como considerável biovolume em todas as fases. Algumas espécies-chave determinaram o padrão das oscilações no biovolume total do perifiton para ambos os tanques. Contudo, a composição das espécies, diferiu entre os tanques de baixo e alto nutriente. As espécies maiores, como *Fragilaria capucina*, *Fragilaria crotonensis*, *Fragilaria tenera*, *Ulnaria ulna* e *Eunotia minor* foram mais abundantes nos tanques de alto nutriente, tanto nas fases, quanto nos diferentes tratamentos de temperatura. Essas espécies podem ser abundantes em ambientes com altas concentrações de nutrientes (Passy & Larson, 2011), geralmente são espécies que formam colônias, o que lhes permitem explorar recursos não disponíveis para as outras espécies que ficam mais próximo ao substrato (Passy, 2007). Ainda, *F. crotonensis* foi classificada como espécie tolerante a altas temperaturas, em geral, entre 20-30°C (Butterwick et al 2005), o que nos leva a sugerir que as outras espécie de *Fragilaria*, bem como, *U. ulna* e *E. minor*, são também tolerantes a temperaturas mais elevadas.

Já nos tanques com baixo nutriente, além dessas, as espécies menores, como *Achnantheidium minutissimum*, *Cocconeis placentula*, *Gomphonema parvulum*, *Gomphonema truncatum* e *Gomphonema pumilum* foram mais abundantes, principalmente nos diferentes tratamentos de temperatura. *A. minutissimum* pode ser abundante em ambientes de baixo nutrientes (Pringle, 1985; Lowe et al., 1986), mas a resposta de *A. minutissimum* para enriquecimento de nutrientes também varia de acordo com a fonte de nutrientes (substrato ou coluna de água) (Pringle, 1990), que pode ser relacionado com a sua capacidade de crescer de forma prostada no substrato. Ainda, esta espécie apresenta altos índices reprodutivos e altas taxas de rotatividade (Stevenson,

1983; Biggs et al., 1998). Além disso, as espécies do gênero *Gomphonema* são altamente tolerantes a distúrbios, e apresentam altas taxas de reprodução. Enquanto, que *Cocconeis placentula* é um colonizador tardio e eficiente na incorporação de nutrientes, com um hábito prostrado, com um movimento lento e alta força de aderência (Stevenson & Peterson, 1989).

Em contraste, as algas verdes diminuíram com a onda de calor, refletindo as preferências térmicas específicas destes taxons às tendências de um futuro cenário proposto por Jönk et al. (2008). Ainda, vale ressaltar que a preferência dessa classe ocorreu com maior abundância em tanques com baixo nutriente, sendo representada pelas espécies coloniais *Coelastrum microporum* e *Coleochaete orbicularis*.

No geral, os resultados indicaram um forte efeito positivo da temperatura da água no desenvolvimento do biovolume do perifíton, contudo, esse aumento foi vinculado ao aumento da espécie *Microcystis aeruginosa*. Por outro lado, o aquecimento favoreceu também as espécies de diatomáceas, que tem um papel importante como base das teias alimentares nesses sistemas. A extensão desse estudo para cenários de elevadas temperaturas e ambientes mais eutrofizados contribuirá ainda mais para o conhecimento das alterações sofridas no perifíton em virtude do aquecimento global.

REFERÊNCIAS

- Anagnostidis, K. & J. Komárek, 1988. Modern approach to the classification system of Cyanophytes, 3: Oscillatoriales. *Algological Studies* 80:327–472.
- Anderson, M., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32–46.
- Bicudo, D.C., 1990. Considerações sobre metodologias de contagem de algas do perifíton. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3: 459–475.
- Biggs, B. J. F. & E. M. Close, 1989. Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: the relative effects of flows and nutrients. *Freshwater Biology* 22:209–231.
- Biggs, B. J. F. & H. A. Thomsen, 1995. Disturbance of stream periphyton by perturbations in shear stress – time to structural failure and differences in community resistance. *Journal of Phycology* 31: 233–241.

- Biggs, B. J. F., 1996. Patterns in benthic algae of streams. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego, CA: 31–56.
- Biggs, B. J. F., R. J. Stevenson & R. L. Lowe R. L., 1998. A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv für Hydrobiologie*, 143, 21–56.
- Biggs B. J. F. & R. A. Smith, 2002. Taxonomic richness of stream benthic algae: effects of flood disturbance and nutrients. *Limnology and Oceanography* 47:1175–1186.
- Boer, M. K., H. Moor, B. Matthiessen, H. Hillebrand & B. K. Eriksson, 2014. Dispersal restricts local biomass but promotes the recovery of metacommunities after temperature stress. *Oikos* 123: 762–768.
- Butterwick, C., S. I. Heaney & J. F. Talling. 2005. Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance. *Freshwater Biology* 50: 91–300.
- Cao. Y., E. M. Neif, W. Li, J. Coppens, N. Filiz, T. L. Lauridsen, T. A. Davidson, M. Søndergaard & E. Jeppesen (2016) How biomass and vegetative growth of macrophytes cope with heat waves after long-term adaptation to different temperatures? A mesocosm study. *Climate research*.
- Clarke, K. R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117–143.
- Denicola, 1996. Periphyton Responses to Temperature at Different Ecological Levels. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego, CA: 149–183.
- Eggers, S. L., B. K., Eriksson & B. Matthiessen, 2012. A heat wave and dispersal cause dominance shift and decrease biomass in experimental metacommunities. *Oikos* 121:721–733.
- Goldsborough, L. G. & G. G. C. Robinson. 1996. Pattern in wetlands. In Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, California: 77–117.

- Hillebrand H., C. D. Dürselen, D. Kirschtel, D. Pollinger & T. Zohary T, 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403–424.
- Houghton, J., D. Ding, M. Griggs, P. Noguer, X. Dai, K. Maskell & C. Johnson, 2001. *Climate Change 2001: The scientific basis. Contribution of working group I to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge.
- Huber, V., R. Adrian & D. Gerten, D. 2010. A matter of timing: Heat wave impact on crustacean zooplankton. *Freshwater Biology* 55: 1769–1779.
- Huber, V., C. Wagner, R. Adrian & D. Gerten, D. 2012. To bloom or not to bloom: contrasting responses of cyanobacteria to recent heat waves explained by critical thresholds of abiotic drivers. *Oecologia* 169:245–256.
- Jeppesen, E., M. Meerhoff, T. A. Davidson, D. Trolle, M. Søndergaard, T. L. Lauridsen, M. beklioglu, S. Brucet, P. Volta, I. González-bergonzoni & A. Nielsen. 2014. Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes. *Journal of Limnology* 73: 84–107.
- Jöhnk, K. D, Huisman JEF, Sharples J, Sommeijer BEN, Visser PM, Stroom JM (2008) Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Glob Chang Biol*, 14, 495–512.
- Komárek J. & K. Anagnostidis, 1986. Modern approach to the classification system of Cyanophytes, 2: Chroococcales. *Algological Studies* 43:157–226.
- Komárek J. & K. Anagnostidis, 1989. Cyanoprokaryota i teil Chroococcales. In: Ettl H, Gärtner G, Heynig H, Mollenhauer D (eds) *Sübwasserflora von Mitteleuropa*, vol 19/1. Gustav fischer Verlag, Stuttgart.
- Kosten S, V. L. M. Huszar, E. Bécares, L. S. Costa, E. van Donk, L. Hansson, E. Jeppesen, C. Kruk, G. Lacerot, N. Mazzeo, L. De Meester, B. Moss, M. Lürling, T.

- Nõges, S. Romo & M. Scheffer, 2012. Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology* 18:118–126.
- Krammer K. & H. Lange-Bertalot, 1986. Bacillariophyceae: Naviculaceae. In: Ettl H, Gerloff J, Heyning H, Mollenhauer D (eds) *Süßwasser flora von Mitteleuropa*, vol 2. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Krammer K. & H. Lange-Bertalot, 1988. Bacillariophyceae: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. In: Ettl H, Gerloff J, Heyning H, Mollenhauer D (eds) *Süßwasser flora von Mitteleuropa*, vol 2. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Krammer K. & H. Lange-Bertalot, 1991. Bacillariophyceae: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In: Ettl H, Gerloff J, Heyning H, Mollenhauer D (eds) *Süßwasser flora von Mitteleuropa*, vol 2. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Leicht, K., J. Jokela & O. Seppälä. 2013. An experimental heat wave changes immune defense and life history traits in a freshwater snail. *Ecology and Evolution* 3: 4861–4871.
- Legendre, P. & L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*, 2nd edn. Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Liboriussen L., F. Landkildehus, M. Meerhoff, M. E. Bramm, M. Søndergaard, K. Christoffersen, K. Richardson, M. Søndergaard, T. L. Lauridsen & E. Jeppesen, 2005. Global warming: Design of a flow-through shallow lake mesocosm climate experiment. *Limnology and Oceanography: Methods* 3:1–9.
- Lund, J. W. G., C. Kipling & E. D. Lecren, 1958. The inverted microscope method of estimating algal number and the statistical basis of estimating by counting. *Hydrobiologia* 11: 980–985.
- Mahdy, A., S. Hilt, N. Filiz, M. Beklioğlu, J. Hejzlar, D. Özkundakci, E. Papastergiadou, U. Scharfenberger, M. Šorf, K. Stefanidis, L. Tuvikene, P. Zingel, M. Søndergaard, E. Jeppesen & R. Adrian, 2015. Effects of water temperature on summer periphyton

- biomass in shallow lakes: a pan-European mesocosm experiment. *Aquatic Science* 77: 499–510.
- Meehl G. A. & C. Tebaldi. 2004. More Intense, More Frequent, and Longer Lasting Heat Waves in the 21st Century. *Science* 305:994–997.
- Meerhoff M., F. Teixeira-de Mello, C. Kruk, C. Alonso, I. González-Bergonzoni, J. P. Pacheco, G. Lacerot, M. Arim, M. Beklioglu, S. Brucet, G. Goyenola, C. Iglesias, N. Mazzeo, Kosten, S. & E. Jeppesen, 2012. Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. *Advances in Ecological Research* 46: 259–349.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens & H. Wagner, 2015. *vegan: Community Ecology Package*. in press.
- Passy, S.I., 2007. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany* 86: 171–178.
- Passy, S.I. & C. A. Larson. 2011. Succession in stream biofilms is an environmentally driven gradient of stress tolerance. *Microbiology Ecology* 62: 414–424.
- Patrick, D.A., N. Boudreau, Z. Bozic, G. S. Carpenter, D. M. Langdon, S. R. LeMay, S. M. Martin, R. M. Mourse, S. L. Prince & K. M. Quinnet, 2012. Effects of climate change on late-season growth and survival of native and non-native species of watermilfoil (*Myriophyllum* spp.): Implications for invasive potential and ecosystem change. *Aquatic Botany* 103:83–88.
- Prescott, G. W., 1982. A synophysis of North American desmids. Part II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 4. In: Desmidiales. Lincoln, University Nebraska Press.
- Prescott, G. W., H. T. Crosdale & W. C. Vinyard. 1981. A synophysis of North American desmids. Part II. Desmidiaceae: Placodermae. Section 3. In: Prescott, G. W. (ed) Desmidiales. Lincoln, University Nebraska Press.

- Round, F. E., R. M. Crawford & D. G. Mann, 1990. *The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stevenson R. J. & Peterson, C. G. 1989. Variation in benthic diatom (Bacillariophyceae) immigration with habitat characteristics and cell morphology. *Journal of Phycology* 25: 120–129.
- Stevenson R. J., Peterson C. G., Kirschtel D. B., King C. C. & Tuchman N. C. 1991. Density-dependent growth, ecological strategies, and effects of nutrients and shading on benthic diatom succession in streams. *Journal of Phycology*, 27,59–69.
- Scheffer, M., S. H. Hosper, M. L. Meijer et al. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecology and Evolution* 8:275–279.
- Shurin, J. B., J. L. Clasen, H. S. Greig, P. Kratina, P. L. Thompson, 2012. Warming shifts top-down and bottom-up control of pond food web structure and function. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 367:3008–3017.
- Sun J. & Liu D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25:1331–1346.
- Tarkowska-Kukuryk M. & T. Mieczan, 2012. Effect of substrate on periphyton communities and relationships among food web components in shallow hypertrophic lake. *Journal of Limnology* 71:279-290
- Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodic. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 9:1–38.
- Vadeboncoeur, Y., M. J. Vander Zanden & D. M. Lodge, 2002. Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models. *Bioscience* 52: 44-54.
- Wagner, C. & Adrian, R. 2001, Consequences of changes in thermal regime for plankton diversity and trait composition in a polymictic lake: a matter of temporal scale. *Freshwater Biology* 56:1949–1941.
- Wetzel, R. G, 1983. Recommendation for future research on periphyton. In: Wetzel, R. G. (ed.). *Periphyton of freshwater ecosystems*. The Netherlands: 339–346.

Wetzel, R.G., 1990. Land-water interfaces: metabolic and limnological regulators. Verh. Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie. Verhandlungen 24: 6–24.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Foram avaliados quais os fatores ambientais que influenciam a comunidade do perifíton em lagos rasos localizados na Planície de inundação do alto rio Paraná. Os resultados mostraram a influência do nível da água e outras variáveis limnológicas nos traços biológicos do perifíton, assim como o efeito da cobertura de macrófitas, no entanto, a temperatura foi o fator que afetou principalmente esta comunidade. Assim, a utilização da abordagem desconstrutiva para o perifíton ressaltou pontos que evidenciaram a importância relativa de variáveis ambientais e espaciais, quando comparado com análise da comunidade como um todo. Esta proposta de desconstruir a comunidade usando as formas e tamanho de vida, parece ser um atributo importante para avaliar os efeitos das mudanças que ocorrem em lagos rasos, porque, os resultados mostraram que outros fatores podem influenciar a comunidade perifíton, tais como temperatura. Analisou-se também, neste contexto o efeito de estressores climáticos, em especial, a temperatura, sobre a comunidade do perifíton em experimento realizado em mesocosmos que simulam lagos rasos. Os resultados obtidos indicaram um forte efeito positivo da temperatura da água no desenvolvimento do biovolume do perifíton, contudo, isto foi vinculado ao aumento da espécie *Microcystis aeruginosa*. Por outro lado, o aquecimento favoreceu também, as espécies de diatomáceas, que tem um papel importante como base das teias alimentares nesses sistemas. Assim, a extensão desse estudo para cenários de elevadas temperaturas e ambientes mais eutrofizados contribuirá

ainda mais para o conhecimento das mudanças sofridas no perifíton em virtude do aquecimento global.

APÊNDICE A - Tabelas

Tabela 4. Abundância média das principais espécies do perifíton importantes nos grupos formados na NMDS em baixo nutriente, em relação as fases. As espécies estão listadas em ordem de sua contribuição para a dissimilaridade média. Contrib= contribuição média, Av.a e Av.b = Abundância média entre os grupos, CumSum = contribuição acumulada.

FASE				
Antes do aquecimento x Aquecimento				
A dissimilaridade geral entre os grupos = 56%				
Espécies	Contrib.	Av.BH	Av.H	CumSum
<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli	0,02387	2,99586	1,52915	0,04209
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	0,02161	0,37777	2,56018	0,0802
<i>Cosmarium regnellii</i> Wille	0,020446	1,41844	2,58793	0,11626
<i>Leptolyngbya</i> sp.	0,018764	0	2,24089	0,14935
<i>Fragilaria tenera</i> (W.Smith)	0,018134	2,67283	1,30427	0,18133
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	0,017698	3,25569	2,77258	0,21254
<i>Chamaesiphon</i> sp.	0,016949	2,28847	3,57539	0,24243
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	0,016855	2,20611	1,11214	0,27215
<i>Closterium moniliferum</i> Ehrenberg ex Ralfs	0,016328	1,97569	0,27503	0,30094
<i>Coleochaete orbicularis</i> Pringsheim	0,015573	1,17938	1,27953	0,32841
Antes do aquecimento x Pós aquecimento				
A dissimilaridade geral entre os grupos = 56%				
Espécies	Contrib.	Av.BH	Av.AH	CumSum
<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli	0,025639	2,99586	0,18633	0,04567
<i>Leptolyngbya</i> sp.	0,024984	0	2,68004	0,09016
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	0,019522	1,7849	1,98213	0,12493
<i>Coleochaete orbicularis</i> Pringsheim	0,018568	1,17938	1,53215	0,158
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	0,018498	2,20611	1,22202	0,19095
<i>Closterium moniliferum</i> Ehrenberg ex Ralfs	0,018479	1,97569	0,77498	0,22386
<i>Fragilaria tenera</i> (W.Smith)	0,017718	2,67283	1,85489	0,25542
<i>Pseudoanabaena</i> sp.	0,017196	2,2415	1,49515	0,28605
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	0,01695	3,25569	3,2163	0,31623
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	0,015635	1,86195	0,80228	0,34408
Aquecimento x Pós aquecimento				
A dissimilaridade geral entre os grupos = 51%				
Espécies	Contrib.	Av.H	Av.AH	CumSum
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	0,025388	2,56018	0,37777	0,04953
<i>Leptolyngbya</i> sp.	0,022779	2,24089	2,68004	0,09397
<i>Cosmarium regnellii</i> Wille	0,02199	2,58793	0,60383	0,13687
<i>Coleochaete orbicularis</i> Pringsheim	0,020782	1,27953	1,53215	0,17742
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	0,01947	0,59078	1,98213	0,2154
<i>Closterium</i> sp.	0,018669	1,85209	1,25353	0,25182
<i>Pseudoanabaena</i> sp.	0,01834	2,45548	1,49515	0,28761
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	0,016508	1,11214	1,22202	0,31981
<i>Gomphonema parvulum</i> Kützing	0,016113	3,72538	3,72611	0,35125
<i>Fragilaria tenera</i> (W.Smith)	0,015528	1,30427	1,85489	0,38154

Tabela 5. Abundância média das principais espécies do perifíton importantes nos grupos formados na NMDS em baixo nutriente, em relação aos tratamentos. As espécies estão listadas em ordem de sua contribuição para a dissimilaridade média. Contrib= contribuição média, Av.a e Av.b = Abundância média entre os grupos, CumSum = contribuição acumulada.

TRATAMENTO				
Amb x A2				
A dissimilaridade geral entre os grupos = 53%				
Espécies	Contrib.	Av.Amb	Av.A2	CumSum
<i>Achnanthydium minutissimum</i> (Kütz.) Czarn.	0,009432	5,61674	5,85808	0,78705
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	0,015054	2,62314	3,05567	0,49625
<i>Gomphonema truncatum</i> Ehrenberg	0,001719	0,07993	0,12021	0,99559
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	0,018325	1,69161	1,52942	0,2712
<i>Eunotia rabenhorstii</i> Cleve & Grunow	0,005332	0,19289	0,38873	0,90201
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	0,019437	2,56153	3,26494	0,13017
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	0,015054	0,66059	1,29148	0,46786
<i>Fragilaria tenera</i> (W.Smith)	0,018175	2,27271	1,54221	0,33998
<i>Gomphonema parvulum</i> Kützing	0,017731	3,26229	3,43183	0,37342
<i>Gomphonema pumilum</i> (Grunow) E.Reichardt & Lange-Bertalot	0,001936	0	0,1904	0,98557
Amb x A2+50%				
A dissimilaridade geral entre os grupos = 55%				
Espécies	Contrib.	Av.Amb	Av.A2+50%	CumSum
<i>Achnanthydium minutissimum</i> (Kütz.) Czarn.	0,00663	5,61674	5,5411	0,88238
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	0,01375	2,62314	1,49	0,44409
<i>Gomphonema truncatum</i> Ehrenberg	0,003694	0,07993	0,4069	0,96538
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	0,01665	1,69161	1,3193	0,3084
<i>Eunotia rabenhorstii</i> Cleve & Grunow	0,010725	0,19289	1,1468	0,6396
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	0,017547	2,56153	3,4181	0,24661
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	0,009555	0,66059	0,7502	0,7459
<i>Fragilaria tenera</i> (W.Smith)	0,015687	2,27271	2,0171	0,33677
<i>Gomphonema parvulum</i> Kützing	0,013417	3,26229	4,104	0,46836
<i>Gomphonema pumilum</i> (Grunow) E.Reichardt & Lange-Bertalot	0,001314	0	0,1835	1
A2 x A2+50%				
A dissimilaridade geral entre os grupos = 55%				
Espécies	Contrib.	Av.A2	Av.A2+50%	CumSum
<i>Achnanthydium minutissimum</i> (Kütz.) Czarn.	0,007478	5,85808	5,5411	0,85128
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	0,015975	3,05567	1,49	0,34195
<i>Gomphonema truncatum</i> Ehrenberg	0,003911	0,12021	0,4069	0,96023
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	0,016005	1,52942	1,3193	0,31297
<i>Eunotia rabenhorstii</i> Cleve & Grunow	0,011861	0,38873	1,1468	0,5901
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	0,013037	3,26494	3,4181	0,54693
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	0,013353	1,29148	0,7502	0,52328
<i>Fragilaria tenera</i> (W.Smith)	0,016093	1,54221	2,0171	0,28393
<i>Gomphonema parvulum</i> Kützing	0,014692	3,43183	4,104	0,42512
<i>Gomphonema pumilum</i> (Grunow) E.Reichardt & Lange-Bertalot	0,002817	0,1904	0,1835	0,96534

Tabela 6. Abundância média das principais espécies do perifíton importantes nos grupos formados na NMDS em alto nutriente, em relação as fases. As espécies estão listadas em ordem de sua contribuição para a dissimilaridade média. Contrib= contribuição média, Av.a e Av.b = Abundância média entre os grupos, CumSum = contribuição acumulada.

FASE				
Antes do aquecimento x Aquecimento				
A dissimilaridade geral entre os grupos = 53%				
Espécies	Contrib.	Av.BH	Av.H	CumSum
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	0,02921	2,25594	3,47262	0,05424
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	0,02511	3,82267	1,81073	0,10087
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	0,02141	2,86236	1,89246	0,14063
<i>Leptolyngbya</i> sp.	0,021251	0	2,27053	0,18009
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	0,020986	2,51749	1,0228	0,21906
<i>Chamaesiphon</i> sp.	0,020873	0,96779	2,87378	0,25782
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	0,020775	2,62437	1,86713	0,2964
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	0,018902	3,19052	2,51907	0,3315
<i>Cosmarium laeve</i> Rabenhorst	0,018083	3,05435	2,13026	0,36508
<i>Pseudoanabaena</i> sp.	0,017912	2,31435	0,98779	0,39834
Antes do aquecimento x Pós aquecimento				
A dissimilaridade geral entre os grupos = 54%				
Espécies	Contrib.	Av.BH	Av.H	CumSum
<i>Leptolyngbya</i> sp.	0,034852	0	3,32679	0,06381
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	0,027969	2,25594	2,42564	0,11501
<i>Characium ornithocephalum</i> A.Braun	0,026221	1,34178	3,02793	0,16301
<i>Cosmarium laeve</i> Rabenhorst	0,026167	3,05435	0,8121	0,21092
<i>Chamaesiphon</i> sp.	0,025424	0,96779	3,31698	0,25747
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	0,025162	3,82267	2,21376	0,30353
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	0,024516	2,62437	1,40537	0,34841
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	0,023287	2,86236	1,89448	0,39105
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	0,021819	2,51749	0,72029	0,43099
<i>Pseudoanabaena</i> sp.	0,02059	2,31435	0,83031	0,46869
Aquecimento x Pós aquecimento				
A dissimilaridade geral entre os grupos = 50%				
Espécies	Contrib.	Av.BH	Av.H	CumSum
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	0,03152	3,47262	2,42564	0,06292
<i>Leptolyngbya</i> sp.	0,026981	2,27053	3,32679	0,11679
<i>Characium ornithocephalum</i> A.Braun	0,026875	1,15225	3,02793	0,17044
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	0,021879	1,81073	2,21376	0,21412
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	0,02124	1,86713	1,40537	0,25652
<i>Cosmarium laeve</i> Rabenhorst	0,020927	2,13026	0,8121	0,2983
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	0,019848	1,89246	1,89448	0,33792
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	0,019415	2,51907	2,26135	0,37668
<i>Gomphonema truncatum</i> Ehrenberg	0,018173	2,71505	2,86671	0,41296
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	0,014565	1,0228	0,72029	0,44204

Tabela 7. Abundância média das principais espécies do perifíton importantes nos grupos formados na NMDS em alto nutriente, em relação aos tratamentos. As espécies estão listadas em ordem de sua contribuição para a dissimilaridade média. Contrib= contribuição média, Av.a e Av.b = Abundância média entre os grupos, CumSum = contribuição acumulada.

TRATAMENTO				
Amb x A2				
A dissimilaridade geral entre os grupos = 51%				
Espécies	Contrib.	Av.BH	Av.H	CumSum
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	0,034016	1,192	4,23008	0,06641
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	0,023607	3,55905	2,53416	0,11249
<i>Characium ornithocephalum</i> A.Braun	0,023109	1,8553	2,36115	0,1576
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	0,022569	3,10229	1,72198	0,20166
<i>Leptolyngbya</i> sp.	0,02252	0,84067	2,23773	0,24562
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	0,022369	2,71603	2,15171	0,28929
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	0,021209	4,01509	2,22514	0,33069
<i>Cosmarium laeve</i> Rabenhorst	0,020238	2,33567	1,62628	0,3702
<i>Pseudoanabaena</i> sp.	0,019058	2,24556	0,96285	0,4074
<i>Chamaesiphon</i> sp.	0,017409	2,05101	2,45971	0,44139
Amb x A2+50%				
A dissimilaridade geral entre os grupos = 54%				
Espécies	Contrib.	Av.BH	Av.H	CumSum
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	0,027603	1,192	2,73211	0,0508
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	0,024817	4,01509	1,73072	0,09647
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	0,024611	3,55905	1,75395	0,14177
<i>Leptolyngbya</i> sp.	0,023627	0,84067	2,51892	0,18525
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	0,023619	2,71603	1,02913	0,22872
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	0,021874	3,10229	1,82503	0,26897
<i>Cosmarium laeve</i> Rabenhorst	0,020668	2,33567	2,03476	0,30701
<i>Characium ornithocephalum</i> A.Braun	0,018869	1,8553	1,30551	0,34174
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	0,018817	1,52506	1,92889	0,37637
<i>Pseudoanabaena</i> sp.	0,018634	2,24556	0,92403	0,41066
A2 x A2+50%				
A dissimilaridade geral entre os grupos = 50%				
Espécies	Contrib.	Av.BH	Av.H	CumSum
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	0,03277	4,23008	2,73211	0,06516
<i>Leptolyngbya</i> sp.	0,026559	2,23773	2,51892	0,11798
<i>Characium ornithocephalum</i> A.Braun	0,024011	2,36115	1,30551	0,16573
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	0,023234	2,53416	1,75395	0,21193
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow	0,022159	2,15171	1,02913	0,25599
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	0,020792	1,72198	1,82503	0,29734
<i>Gomphonema truncatum</i> Ehrenberg	0,020006	3,24545	3,1181	0,33712
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	0,019893	0,80663	1,92889	0,37668
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	0,019568	1,67964	0,65058	0,4156
<i>Cosmarium laeve</i> Rabenhorst	0,018629	1,62628	2,03476	0,45264