



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

MELISSA PROGÊNIO DA SILVA

**Efeito do aquecimento e da disponibilidade de recursos provenientes de detritos sobre a microbiota aquática**

Maringá  
2021

MELISSA PROGÊNIO DA SILVA

**Efeito do aquecimento e da disponibilidade de recursos provenientes de detritos sobre a microbiota aquática**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia.  
Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientador: Dr. Luiz Felipe Machado Velho  
Coorientador: Dr. Pablo Augusto Poletto Antiqueira

Maringá  
2021

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

S586e Silva, Melissa Progênio da, 1997-  
Efeito do aquecimento e da disponibilidade de recursos provenientes de detritos sobre a microbiota aquática / Melissa Progênio da Silva. -- Maringá, 2021.  
37 f. : il. (algumas color.)  
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--  
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2021.  
Orientador: Dr. Luiz Felipe Machado Velho.  
Coorientador: Dr. Pablo Augusto Poletto Antiqueira.  
1. Microbiota aquática de água doce - Comunidades, Ecologia de - Mudanças climáticas - Temperatura e nutrientes. 2. Microfauna aquática de água doce - Perda de espécies - Mudanças climáticas - Temperatura e nutrientes. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. - 579.1782

MELISSA PROGÊNIO DA SILVA

**Efeito do aquecimento e da disponibilidade de recursos provenientes de detritos sobre a microbiota aquática**

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

COMISSÃO JULGADORA

Dr. Luiz Felipe Machado Velho (Presidente)  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Dr.<sup>a</sup> Louizi de Souza Magalhães Braghin  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Pós-Doutoranda PEA/UEM)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Juliana Déo Dias  
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN)

Aprovada em: 29 de abril de 2021.

Local de defesa: Realizado em *home office*, via acesso remoto por videoconferência pelo aplicativo Google Meet, no endereço eletrônico [meet.google.com/zzq-pyir-gbr](https://meet.google.com/zzq-pyir-gbr), devido a situação do Covid-19.

*À minha família: Meus pais, minha irmã e  
minha sobrinha.*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, por me proporcionar a realização de um sonho e, por cuidar de mim em todos os momentos da minha vida. Agradeço aos meus pais, Marlice e João, a minha irmã Arine, por me ajudarem e apoiarem em toda a minha vida. Obrigada mãe por me incentivar a estudar e a gostar de ler, você um exemplo de superação para mim, pela sua garra e força. Muito obrigada por tudo, eu amo muito todos vocês.

Agradeço aos professores Lisandro, Rosélia e André da UFAC que me incentivaram a fazer mestrado em outro estado e me auxiliaram nesse processo. Obrigada por acreditarem em mim.

Agradeço ao meu orientador, Dr. Luiz Felipe Machado Velho, por aceitar me orientar mesmo sem me conhecer e me acolher no seu laboratório. Obrigada por me ajudar e auxiliar nas decisões desde o projeto até a dissertação e, por tornar o ambiente de trabalho leve e descontraído. Aprendi muito com você.

Agradeço ao meu coorientador, Dr. Pablo Antiqueira, pela disposição em me ajudar durante todo o processo do mestrado, aprendi muito com você. Desde o início você me incentivou a ser uma pesquisadora melhor.

Agradeço a Dr.<sup>a</sup> Luzia Rodrigues, que me ajudou na identificação das algas e me ensinou um pouco mais sobre elas e, mesmo em um contexto de pandemia, se esforçou ao máximo para podermos concluir as atividades. Admiro-te muito.

Ao Laboratório de Protozooplâncton e aos amigos que formei lá: Bianca, Felipe, Edilaine, Fernando, Heloísa, Carolina, Loiani, Olisangela e Matheus. Obrigada por todos os momentos de aprendizado, estudos, apoio, risadas e confraternizações. Sou muito grata pela união de todos, que torna um ambiente familiar e leve. Em especial, agradeço a Bianca, que é uma inspiração para mim, compartilharmos tantos momentos incríveis, desde coisas boas e ruins, obrigada por estar presente na minha vida e ser meu apoio, te admiro muito por sua inteligência e determinação. Ao Felipe, por sempre ser essa explosão de sentimentos, uma pessoa bondosa e gentil, não tem como não gostar de você, obrigada por ser quem você é e, por toda ajuda e incentivo. Agradeço ao Fernando por toda colaboração neste trabalho e também pela ajuda nas análises estatísticas. A ajuda de todos vocês foram essenciais, é muito bom fazer parte de um laboratório tão maravilhoso.

Agradeço a minha turma do mestrado do PEA (2019), obrigada pela convivência, discussões, auxílios e aprendizados, foi muito bom conhecer todos vocês. Em especial, aos meus amigos Hugo e João Otávio, componentes da “winx”, obrigada por todos os momentos compartilhados, por horas de conversas, pelas longas caminhadas, por fornecerem uma rede de apoio e incentivo, sempre juntos nos momentos bons ou ruins e, cada um com sua característica agregando um na vida do outro. Obrigada Rejane pelas ajudas na estatística e, por ser incrível. Obrigada Aline e Edilaine, que mesmo sem me conhecer muito bem na época me forneceram agasalhos e cobertas para essa acreana não passar frio.

Agradeço as pessoas incríveis que conheci aqui em Maringá: Atsler, Eliezer, Marcelo, Isadora, Élide, André L., Lidiany, Jonathan e Leidiane pelos momentos compartilhados, pelas ajudas, pelas dúvidas tiradas de estatística e, por serem tão queridos.

Agradeço ao Alef por todas as conversas, por ler meus trabalhos e sempre me incentivar.

Agradeço as pessoas incríveis da minha cidade: Vanderleia, Karoline, Lídia, Cinthia, Fabiana, Vanessa e Rivana, por estarmos juntas mesmo distantes, é admirável apreciar a evolução de cada uma, orgulhosa de vocês.

Agradeço ao Gustavo, por me ouvir e me apoiar em todas as situações e, compartilhar tantos momentos comigo.

Ao Nupélia e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA), pela assistência no desenvolvimento de pesquisas e pela infraestrutura. Aos professores do PEA, por todo conhecimento transmitido, foi uma honra e a realização de um sonho estudar com vocês. À Elizabete (Bete), Jocemara, Salete e João pela paciência, disposição e todo o auxílio nesse processo.

Ao órgão de fomento, CNPq, pela bolsa de mestrado, que foi essencial para que pudesse estudar.

Por fim, agradeço a todos que, de uma forma ou de outra, me auxiliaram nessa empreitada.

*“Que nada nos limite, que nada nos defina,  
que nada nos sujeite.”*

**Simone de Beauvoir**

## **Efeito do aquecimento e da disponibilidade de recursos provenientes de detritos sobre a microbiota aquática**

### **RESUMO**

Os ambientes de água doce são os mais vulneráveis às alterações climáticas e, as projeções de aumento da temperatura para as próximas décadas, trazem um cenário desfavorável para organismos aquáticos. O aquecimento, quando combinado com disponibilidade de nutrientes, pode desencadear interações ainda mais complexas no funcionamento das teias alimentares microbianas. O objetivo deste estudo foi avaliar a influência do aquecimento e da disponibilidade de recursos proveniente de detritos na estrutura das comunidades da microbiota aquática de água doce (riqueza, densidade e diversidade beta), usando microcosmos naturais (bromélias-tanque) como sistema modelo. O aquecimento foi simulado com as projeções de aumento da temperatura para as próximas décadas seguindo o Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas. A massa seca (g) de matéria orgânica particulada grosseira (CPOM) de cada bromélia foi usada como medida para a disponibilidade de recurso (biomassa de detritos). A biomassa de detritos causou efeito negativo sobre a densidade de algas e da microfauna, e para a riqueza total de algas. A biomassa de detritos explicou a variação para quase todos os componentes da diversidade beta da microfauna, exceto para o componente *replacement* ( $\beta repl$ ), em que o aquecimento foi responsável por essa variação. Para as algas a interação entre aquecimento e biomassa de detritos foi o mais importante para explicar a variação da beta total e  $\beta repl$ , enquanto que para o componente de diferença de riqueza ( $\beta rich$ ) essa variação foi explicada apenas pela biomassa de detritos. Em síntese, os resultados obtidos indicam que o aquecimento e o aumento da biomassa de detritos atuaram fortemente na estruturação das comunidades, reduzindo a densidade e a riqueza da microbiota aquática. Outrossim, os resultados trazem evidências de que a temperatura pode aumentar a dissimilaridade das comunidades de grupos de organismos da parcela heterotrófica (microfauna), principalmente por substituição de espécies.

**Palavras-chave:** Água doce. Diversidade beta. Mudanças climáticas. Microbiota aquática. Microcosmos naturais.

## Effect of warming and resource availability on the aquatic microbiota

### *ABSTRACT*

Freshwater environments are the most vulnerable to climate change, and projected increases in temperature over the coming decades bring an unfavorable scenario for aquatic organisms. Warming, when combined with nutrient availability, can trigger even more complex interactions in the functioning of microbial food webs. The aim of this study was to evaluate the influence of warming and resource availability from detritus on the community structure of freshwater aquatic microbiota (richness, density and beta diversity) using natural microcosms (tank bromeliads) as a model system. Warming was simulated with temperature increase projections for the next decades following the Intergovernmental Panel on Climate Change. The dry mass (g) of coarse particulate organic matter (CPOM) from each bromeliad was used as a measure for resource availability (detritus biomass). Detritus biomass caused a negative effect on algal and microfauna density, and for total algal richness. Detritus biomass explained the variation for almost all components of microfauna beta diversity, except for the replacement component ( $\beta_{\text{repl}}$ ), where warming was responsible for this variation. For algae the interaction between warming and detritus biomass was most important in explaining the variation in total beta and  $\beta_{\text{repl}}$ , while for the richness difference component ( $\beta_{\text{rich}}$ ) this variation was explained only by detritus biomass. In summary, the results obtained suggest that warming and increased detritus biomass acted strongly on the structuring of the communities, reducing the density and richness of the aquatic microbiota. Furthermore, the results provide evidence that temperature can increase the dissimilarity of communities of groups of organisms in the heterotrophic plot (microfauna), mainly by species substitution.

**Keywords:** Freshwater. Beta diversity. Climate change. Aquatic microbiota. Natural microcosms.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Global Change Biology*. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/13652486/homepage/forauthors.html#4>

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	13
<b>2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	16
<b>2.1</b>	<b>Local de estudo e amostragem das plantas</b> .....	16
<b>2.2</b>	<b>Delineamento experimental</b> .....	16
<b>2.3</b>	<b>Manipulação experimental</b> .....	16
<b>2.4</b>	<b>Amostragem e análise laboratorial</b> .....	17
2.4.1	Algas.....	17
2.4.2	Microfauna.....	18
<b>2.5</b>	<b>Análise estatística</b> .....	18
<b>3</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	19
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	26
<b>5</b>	<b>CONCLUSÃO</b> .....	30
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	30

## 1 INTRODUÇÃO

É previsto o aumento da temperatura global em + 2°C para 2040 e + 4°C para 2100, com base nos cenários de aquecimento otimista e pessimista do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC) e do Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas (PBMC) para o Brasil (IPCC, 2014; PBMC, 2015). Segundo Woodward, Perkins, & Brown (2010) os ambientes de água doce são os mais vulneráveis às alterações climáticas, devido (i) às limitações das espécies em se dispersarem; (ii) a alta dependência climática das características físico-químicas e disponibilidade de água; e (iii) por estarem expostos a inúmeros estressores antropogênicos. Estudos realizados por Shurin, Clasen, Greig, Kratina, & Thompson (2012), reportaram efeitos indiretos substanciais do aumento na temperatura na distribuição de biomassa das teias alimentares aquáticas, através de interações tróficas, influenciando a dinâmica das comunidades.

O aquecimento, quando combinado com disponibilidade de nutrientes, pode desencadear interações ainda mais complexas no funcionamento das teias alimentares microbianas (Zingel et al., 2018). Desta forma, com o aumento na disponibilidade de nutrientes provenientes de detritos podem alterar processos fundamentais do ecossistema (e.g., decomposição) (Ferreira et al., 2015) e, conseqüentemente, a decomposição pode ser impactada pelo aquecimento (Nash, Antiqueira, Romero, de Omena, & Kratina, 2021), gerando um efeito sinérgico entre o aquecimento e a disponibilidade de detritos.

Os processos do ecossistema não são determinados apenas por recursos provenientes de produtores primários, como plantas e algas (*green food-web*, cadeias verdes), mas também é baseada em detritos processados por decompositores como fungos e bactérias (*brown food web*, cadeia marrom), e por interações complexas entre essas duas vias (Moore et al., 2004; Zou, Thébault, Lacroix, & Barot, 2016), principalmente em fitotelmatas que dependem principalmente de biomassa de detritos de origem alóctone (Leroy, Carrias, Céréghino, & Corbara, 2016) e as algas contribuem apenas com uma pequena parte do carbono em comparação com o conteúdo detrital (Brouard et al., 2011). Assim, a menor entrada de detritos pode aumentar a produção autóctone de algas (Brouard et al., 2011), promovendo um mecanismo *bottom-up* (mecanismo de controle relacionado aos produtores primários e/ou decompositores) que pode regular a abundância e/ou biomassa de seus consumidores ao longo da teia alimentar por meio da disponibilidade de recursos alimentares (Gasol, Simons, & Kalff, 1995; Simek et al., 2003). Por exemplo, a microfauna (amebas testáceas, ciliados,

copépodes, cládoceros e rotíferos) em função das diferentes variações nas condições ambientais, podem diminuir em riqueza e densidade, sendo fortemente influenciada através de um efeito *bottom-up* (Petermann, Kratina, Marino, MacDonald, & Srivastava, 2015).

A microbiota aquática é composta por uma parcela autotrófica de algas (algas verdes, algas azuis, diatomáceas e flagelados) e uma parcela heterotrófica da microfauna (i.e. amebas testáceas, ciliados, copépodes, cládoceros e rotíferos), esses organismos podem ser considerados bons indicadores da qualidade ambiental, devido ao fato de serem encontrados em quase todos os corpos de água doce, atingirem alta densidade populacional, responderem rapidamente às mudanças ambientais (Radhakrishnan & Jayaprakas, 2015) e, também a suas altas taxas de reprodução e variedade de nichos tróficos (Madoni & Bassanini, 1999). Avaliar os atributos das comunidades e como eles respondem à fatores como aquecimento e disponibilidade de nutrientes provenientes de detritos pode fornecer subsídios para previsões futuras diante das mudanças climáticas e alteração da produtividade do ecossistema.

Dentre os atributos das comunidades, estão a diversidade alfa (i.e., representa o número de espécies que ocupam um determinado local) e a diversidade beta (i.e., variações na composição das espécies entre as comunidades) (Podani & Schmera, 2011; Whittaker, 1972). A diversidade alfa pode ser reduzida em consequência da substituição das espécies pré-existentes por espécies tolerantes ou melhores adaptadas às temperaturas mais elevadas (i.e., refletindo em uma maior contribuição do componente *replacement*), ou ainda se as novas condições impõem um fator altamente limitante, provocando a perda de muitas espécies, de forma que a composição de espécies em ambientes com acréscimo de temperatura seja um subconjunto dos ambientes com a ausência desse efeito climático (i.e., refletindo em uma maior importância do componente diferença de riqueza) e, com isso, promover o aumento da diversidade beta, devido ao aumento da dissimilaridade entre locais com diferentes condições termais (Antiqueira, Petchey, Piccin, Oliveira, & Romero, 2018). Desta forma, os fatores como a disponibilidade dos nutrientes e recursos alimentares e a magnitude do enriquecimento podem influenciar as respostas dos produtores e consumidores (García, Pardo, Cross, & Richardson, 2017). E, para um melhor entendimento dos mecanismos subjacentes à variação das comunidades, uma excelente ferramenta é particionar a diversidade beta total em seus respectivos componentes *replacement* (substituição de espécies) e *richness difference* (diferença de riqueza) (Podani & Schmera, 2011), sendo essa abordagem é especialmente interessante em um cenário de mudanças globais de temperatura, uma vez que, pode demonstrar se a principal causa de variação das comunidades, em resposta ao aquecimento e a disponibilidade de nutrientes provenientes de detritos.

Estudos ecológicos com microcosmos naturais, como os fitotelmata, têm sido amplamente difundidos (Antiqueira, Petchey, & Romero, 2018; Busse et al., 2018; Kratina, Petermann, Marino, MacDonald, & Srivastava, 2017) e, cada vez mais utilizados em diversos estudos, incluindo investigações sobre como as principais alterações globais, como e.g. mudanças climáticas e fragmentação do habitat, afetam a biodiversidade e funcionamento ecossistêmico (Teixeira et al., 2018). Entre os fitotelmatas, o uso de bromélias-tanque tem recebido especial destaque, principalmente em regiões neotropicais (Antiqueira, Petchey, Piccin, et al., 2018; Antiqueira, Petchey, & Romero, 2018; Busse et al., 2018; Petermann et al., 2015), com foco nas mudanças climáticas, como as alterações no regime hidrológico sazonais (Romero et al., 2020) e plurianuais, como períodos de seca mais longos (Srivastava et al., 2020), que podem produzir projeções ruins para ecossistemas de bromélias, sendo estas perspectivas para estudos futuros.

As bromélias-tanque são plantas neotropicais (e.g. *Neoregelia johannis*), que abrigam diversas comunidades aquáticas multitróficas, nos pequenos corpos de água que se acumulam entre suas folhas (Petermann et al., 2015). O pequeno tamanho em relação aos lagos, riachos, rios, a alta diversidade de organismos dentro das bromélias e sua fácil manipulação, tornam acessíveis à replicação de experimentos e fazem das bromélias-tanque ótimos modelos para o teste de teorias ecológicas (Srivastava et al., 2004). Desta forma, pesquisas nestes ambientes, incluindo estudos sobre a diversidade, colonização, interação, ecologia e evolução são essenciais para fornecer informações sobre a dinâmica ecossistêmica frente ao aquecimento global e alteração na disponibilidade de nutrientes (Durán-Ramírez, García-Franco, Foissner, & Mayén-Estrada, 2015).

Assim, utilizando microcosmos naturais de bromélias-tanque como sistema modelo, este estudo avaliou a influência do aumento de temperatura (aquecimento global) e da disponibilidade de recursos (biomassa de detritos) na estrutura das comunidades (riqueza de espécies, densidade e diversidade beta) da microbiota aquática de água doce. Assim, a hipótese testada foi de que o aumento na temperatura e na disponibilidade de recursos causariam efeitos negativos na estrutura da microbiota aquática, sendo que, o aquecimento causaria efeito especialmente nos organismos da microfauna (parcela heterotrófica), enquanto que a disponibilidade de nutrientes teria efeito sobre as algas (parcela autotrófica). A partir desta hipótese, era esperado que: i) A densidade e riqueza de algas, teria uma relação negativa com os recursos provenientes de detritos, devido a diminuição da disponibilidade de luz, enquanto a riqueza e densidade da microfauna apresentaria uma relação positiva com

esses recursos, devido a disponibilidade de recursos alimentares; ii) o aquecimento reduziria a riqueza e a densidade de alguns grupos da microbiota, especialmente em organismos maiores, como copépodes; iii) O aquecimento provocaria a diminuição da riqueza de espécies e, em contrapartida, um aumento na beta devido a troca de espécies em decorrência dessas alterações ambientais ou a perda das mesmas também em consequência disso.

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Local de estudo e amostragem das plantas**

A parte experimental do estudo foi realizada por Nash (2018), no Parque Estadual da Serra do Mar (−23.369162S, −44.833010W), Núcleo Picinguaba, localizado no litoral do estado de São Paulo, em ecossistema de Restinga, na Mata Atlântica do Sudeste do Brasil. Para investigar o efeito do aquecimento experimental foram utilizados 50 indivíduos das bromélia-tanque *Neoregelia johannis* (Carrière) L.B.Sm.

### **2.2 Delineamento experimental**

Os 50 indivíduos de bromélias-tanque foram divididos em cinco blocos adjacentes, dentro de um gradiente de temperatura estabelecido em cada bloco. Para reduzir a variação causada pelas diferenças de tamanho das bromélias, o bromeliáceas foram divididas em cinco categorias de tamanho (como em Antiqueira, Petchey, Piccin, et al., 2018; Antiqueira, Petchey, & Romero, 2018). Assim, cada bloco consistia de 10 bromélias individuais a partir de uma categoria de tamanho distribuída aleatoriamente ao longo de um gradiente temperatura. O experimento teve duração de 44 dias (~ 6 semanas), durante março e abril de 2018 (pós-período de chuva, em que há maior atividade de organismos bromelícolas –e.g., insetos dispersores da microfauna).

### **2.3 Manipulação experimental**

O aquecimento experimental foi composto por cinco níveis diferentes, configurados para simular um gradiente de aumento de temperatura: (i) ambiente (controle sem aquecimento), (ii) + 2°C (projeção para 2040), (iii) + 4°C (projeção para 2100), (iv) + 6°C e (v) + 8°C. Os níveis (ii) e (iii) foram escolhidos com base nos cenários de aquecimento otimista e pessimista do IPCC para o Brasil (IPCC, 2014; PBMC, 2015), enquanto (iv) e (v) simularam um evento de temperatura extrema (Easterling et al., 2000).

O gradiente contínuo em temperaturas ambientais que variam entre 23,58 e 31,72°C, com a temperatura ambiente média de 23,81°C ± 0,14 (média ± SD), sendo alcançado usando

um sistema de aquecimento personalizado de sensores e aquecedores de aquário (1 W, 110 V) controlado por uma unidade central que opera o software Total Control® (Rio de Janeiro, Brasil). Dois aquecedores foram inseridos em fitotelmata lateral em lados opostos de cada bromélias, com um sensor posicionado na metade do caminho entre um layout conhecido por aquecer todos os fitotelmatas. Os sensores registraram a temperatura da água em todas as bromélias a cada 30 minutos, permanecendo totalmente submersos devido às chuvas frequentes e através de adição mínima de água da chuva. A metodologia mais detalhada encontra-se em Nash et al. (2021).

Após a conclusão do experimento, os detritos grosseiros foram enxaguados de cada planta, e filtrados dos detritos finos usando uma peneira geológica de 1 mm de abertura, antes de serem secos em um forno a 60°C por 72 horas. A massa seca (g) de matéria orgânica particulada grosseira (CPOM) (Nash et al., 2021), foi usada como proxy de nutrientes para a microbiota aquática e, não foi manipulada durante o experimento.

## **2.4 Amostragem e análise laboratorial**

As amostragens ocorreram em dois tempos, no início e no final do experimento. De cada bromélia foram coletadas 50 ml de água em tubos *falcon*, retiradas de todos os tanques, a fim de obter uma mistura homogênea de toda a bromélia. Posteriormente, 1.5 ml dessa amostra foi acondicionada em tubo criogênico de 2 ml, o restante foi completado com o fixador de lugol acético (5%), totalizando ao final das amostragens 100 amostras (50 amostras × dois tempos). As amostras foram submetidas às análises quantitativas específicas para a microfauna (amebas testáceas, ciliados, rotíferos e copépodes) (Antiqueira, Petchey, Piccin, et al., 2018) e algas (algas azuis, algas verdes, diatomáceas e flagelados mixotróficos).

### **2.4.1 Algas**

As algas tiveram sua densidade e riqueza estimadas utilizando-se um microscópio invertido, segundo o método de Utermöhl (Utermöhl, 1958), em objetiva de 40×. Cada amostra de 2 ml foi diluída em 4 ml ou mais, de acordo com a concentração de detritos. O volume sedimentado foi de 3 ml, sendo o tempo de sedimentação de pelo menos três horas. Foi realizada a contagem de 50 campos de maneira aleatória. O cálculo dos valores de densidade foi realizado de acordo com APHA (1998), e as espécies foram identificadas de acordo com a literatura específica (Bicudo & Menezes, 2017).

#### 2.4.2 Microfauna

Para a análise da microfauna (amebas testáceas, ciliados, rotíferos e copépodes), as amostras foram coradas com Rosa de Bengala, para análise direta em microscópio ótico através de uma objetiva de 20×. A densidade da microfauna foi estimada por meio da contagem dos indivíduos em câmaras de Sedgewick-Rafter. Todas as amostras foram quantificadas na íntegra. Os organismos foram identificados utilizando literatura específica (Foissner & Berger, 1996; Foissner, Berger, & Schaumburg, 1999; Koste, 1978; Reid, 1985; Souza, 2008).

### 2.5 Análise estatística

A análise de dados abrangeu apenas o tempo final, em que as bromélias estavam sob o efeito do aquecimento experimental, totalizando 50 amostras, além disso, para o aquecimento foi utilizado a temperatura média de cada bromélia (variável contínua), para interpretações mais realistas.

Para avaliar como o aquecimento e a biomassa de detritos afetam a densidade e riqueza das algas e microfauna (predição i), e dentro de diferentes grupos taxonômicos (predição ii), foi utilizada uma análise de Modelos Lineares de Efeitos Mistos (LME), do pacote *lme4* (Bates, Mächler, Bolker, & Walker, 2015), sendo que o aquecimento e a biomassa de detritos foram considerados como os efeitos fixos, e os blocos (volume) como efeito aleatório. Quando não atendido o pressuposto de homocedasticidade, optou-se por uma sequência de três possibilidades: (i) transformação de *Hellinger* para a variável resposta em questão; (ii) transformação da variável resposta em log (para densidade) e raiz quadrada (para a riqueza), (iii) ou optou-se pela construção de um novo modelo referente à Modelos Generalizados de Efeitos Mistos (GLMM), do pacote *nlme* (Pinheiro, Bates, Debroy, & Sarkar, 2014), porque esse modelo permite testar relações não lineares.

Para avaliar como o aquecimento e a biomassa de detritos afetam a diversidade beta total e seus respectivos componentes de substituição (*replacement*) e diferença de riqueza (perda de espécies), foi aplicada a matriz de distância de Jaccard, utilizando o método proposto por Podani & Schmera (2011), por meio da função “beta” do pacote *BAT* (Cardoso, Mammola, S. Rigal, & Carvalho, 2020). A fim de buscar padrões nas diferenças da diversidade beta total e seus componentes entre as variáveis aquecimento e biomassa de detritos, foi realizada uma análise de redundância baseada em distância (dbRDA; Legendre &

Legendre, 2012), utilizando a função "dbrda" do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2019). Essa análise foi escolhida para testar a significância dos eixos. Os gráficos foram construídos pelo pacote *ggplot2*. Todas as análises foram realizadas no programa R® (R Core Team 2016).

### 3 RESULTADOS

Foi registrado para as algas um total de 27 espécies, sendo o grupo das diatomáceas o mais representativo com dez espécies, seguido pelos flagelados com sete espécies e algas verdes com seis espécies, enquanto as algas azuis foram representadas por apenas quatro espécies (Tabela 1).

Para a microfauna aquática foi registrado um total de 32 espécies. O grupo mais representativo foi o de ciliados com 15 espécies, sendo as principais ordens Colpodea e Hymenostomatida, representadas por cinco espécies cada (Tabela 1). O segundo grupo mais representativo foi o de amebas testáceas, com 14 espécies, sendo Arcellidae a ordem mais representativa com 4 espécies (Tabela 1). Foi registrada, ainda, a ocorrência de três espécies de rotíferos e uma de copépode (Tabela 1).

**Tabela 1. Lista de espécies de algas e da microfauna encontrados no experimento. (NI)= não identificado.**

<b>Grupos da microbiota</b>	<b>Grupos taxonômicos</b>	<b>Identificação taxonômica</b>
<b>Algas azuis</b>	Cyanophyceae	Cianobactéria 1 (NI)
		Cianobactéria 2 (NI)
		Pseudanabaenaceae (NI)
		<i>Romeria</i> sp. Koczwara, 1932
<b>Algas verdes</b>	Chlorophyceae	Chlorophyta (NI)
	Oedogoniales	<i>Oedogonium reinschii</i> J.Roy ex Hirn <i>Oedogonium</i> sp1 <i>Oedogonium</i> sp2 <i>Rhopalosolen</i> sp.
	Trebouxiophyceae	<i>Crucigenia</i> sp.
<b>Diatomáceas</b>	Bacillariophyceae	<i>Achnantheidium</i> sp.
		Centrales 1 (NI)
		<i>Cocconeis</i> sp.
		<i>Eunotia</i> sp.
		<i>Luticola</i> sp.
		<i>Navicula</i> sp.
		<i>Nitzschia</i> sp.
Pennales 1 (NI)		

		Pennales 2 (NI) <i>Pinnularia</i> sp.
<b>Flagelados</b>	Cryptophyceae	<i>Cryptomonas</i> sp1 <i>Cryptomonas</i> sp2
	Euglenophyceae	<i>Euglena</i> encistada <i>Euglena</i> sp1 <i>Euglena</i> sp2 <i>Euglena</i> sp3 <i>Euglena</i> sp4
<b>Amebas testáceas</b>	Arcellidae	<i>Arcella discoides</i> Ehrenberg, 1871 <i>Arcella megastoma</i> Pénard, 1913 <i>Arcella mitrata</i> Leidy, 1879 <i>Arcella vulgaris</i> Ehrenberg, 1830
	Centropyxidae	<i>Centropyxis aculeata</i> Ehrenberg, 1830 <i>Centropyxis ecornis</i> Ehrenberg, 1841 <i>Centropyxis minuta</i> Deflandre, 1929
	Diffflugidae	<i>Diffflugia lobostoma</i> Leidy, 1877 <i>Diffflugia</i> cf. <i>minuta</i> Rampi, 1950 <i>Netzelia wailesi</i> (Ogden, 1980) Meisterfeld, 1984
	Euglyphidae	<i>Euglypha strigosa</i> Ehrenberg, 1871
	Nebelidae	<i>Pseudonebela</i> sp.
	Phryganellidae	<i>Phryganella hemisphaerica</i> Pénard, 1902
	<b>Ciliados</b>	Colpodea
Heterotrichida		<i>Metopus</i> spp. <i>sensu lato</i>
Hymenostomatida		<i>Dexiostoma campylum</i> (Stokes, 1886) Jankowski, 1967 <i>Glaucoma</i> sp. Hymenomastida 1 (NI) <i>Uronema nigricans</i> (Müller, 1786) Florentin, 1901 <i>Sathrophilus muscorum</i> (Kahl, 1931) Corliss, 1960
Oligotrichida		<i>Halteria grandinella</i> (Müller, 1773) Dujardin, 1841
Prostomatida		<i>Coleps hirtus</i> (Müller, 1786) Nitzsch, 1827 <i>Coleps spetai</i> Foissner, 1984 Prostomatida 1 (NI)

<b>Rotíferos</b>	Lecanidae	<i>Lecane</i> sp1 <i>Lecane</i> sp3
	Lepadellidae	<i>Lepadella</i> sp.
<b>Copépodes</b>	Cyclopoida	Cyclopoida 1 (NI)

O aumento de temperatura não afetou a densidade total de algas (LME;  $F_{1,43} = 0,17$ ,  $p = 0,678$ ) e nem a riqueza total de algas (LME;  $F_{1,43} = 0,34$ ,  $p = 0,560$ ). Porém, a biomassa de detritos causou tanto um efeito negativo sobre a densidade de algas (LME;  $F_{1,43} = 5,43$ ,  $p = 0,024$ ; Figura 3A), como na riqueza total dessa comunidade (LME;  $F_{1,43} = 7,88$ ,  $p = 0,007$ ; Figura 3B). No que diz respeito à densidade e riqueza de algas, por grupos (algas azuis, algas verdes, diatomáceas e flagelados), nenhum dos dois atributos foram afetadas pelo aquecimento e biomassa de detritos (Tabela 2 e 3).

Para a microfauna aquática, o aquecimento experimental não afetou a densidade total (LME;  $F_{1,43} = 0,39$ ;  $p = 0,535$ ) e nem a riqueza total (LME;  $F_{1,43} = 0,47$ ,  $p = 0,496$ ). Em relação a biomassa de detritos, essa causou um efeito negativo sobre a densidade total (LME;  $F_{1,43} = 4,99$ ;  $p = 0,030$ ; Figura 4A), mas não para a riqueza total da microfauna (LME;  $F_{1,43} = 3,48$ ,  $p = 0,068$ ). No que diz respeito à densidade da microfauna por grupo, somente o grupo de copépodes foi afetado negativamente pelo aquecimento (LME;  $F_{1,43} = 6,58$ ,  $p = 0,014$ ) (Figura 4B). Enquanto a biomassa de detritos afetou negativamente, somente a densidade do grupo rotíferos (Tabela 2- Figura 4C). A biomassa de detritos também afetou negativamente a riqueza, dos rotíferos (Tabela 3- Figura 4D). A relação do aquecimento e biomassa de detritos não foi avaliada para a riqueza de copépodes, pois foi observada apenas uma morfoespécie. (Cyclopoida).

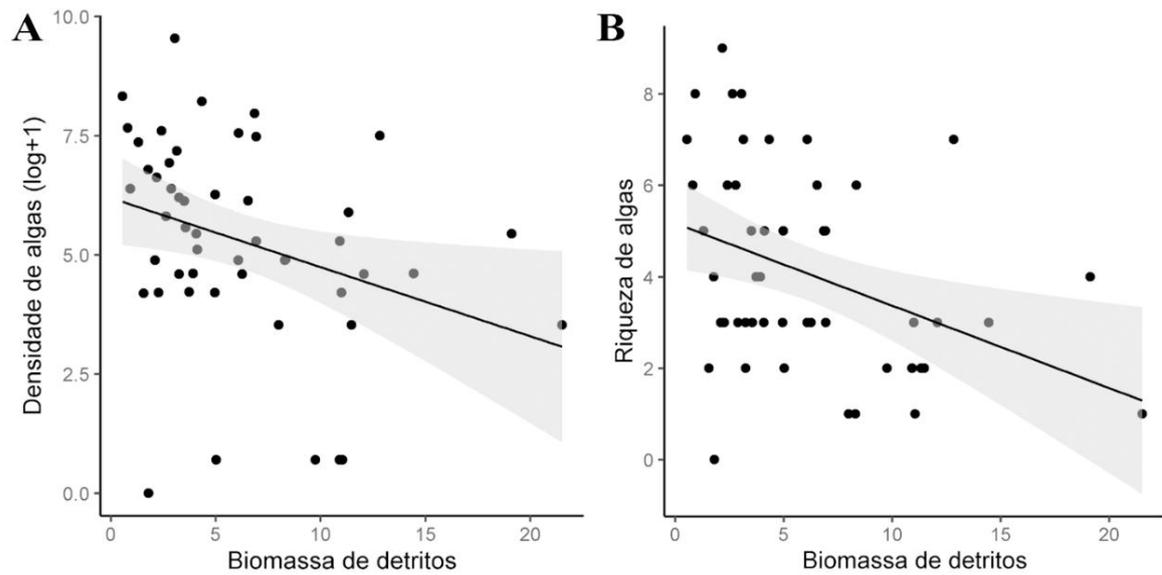


Figura 3. Relação negativa entre biomassa de detritos e a densidade de algas (log+1) (A) e riqueza de algas (indivíduos L<sup>-1</sup>) (B). As linhas pretas de regressão representam o efeito da biomassa de detritos prevista a partir de um modelo linear simples, enquanto a sombra em cinza indica o desvio dos dados. Cada ponto de dados representa uma comunidade experimental (n = 50).

Tabela 2. Os efeitos do aquecimento e da disponibilidade de recursos sobre a densidade dos grupos de algas e dos grupos da microfauna, determinado pela Modelos Lineares de Efeitos Mistos (LME) e pelo Modelos Generalizados de Efeitos Mistos (GLMM). Valores em negrito representam relações significativas com  $p < 0,05$ .

Densidade	Aquecimento		Biomassa de detritos	
	F <sub>1,43</sub>	P	F <sub>1,43</sub>	P
<b>Algas</b>				
Algas azuis	<0.01	0.952	2.54	0.108
Algas verdes	0.06	0.805	2.46	0.123
Diatomáceas	0.92	0.367	0.24	0.636
Flagelados	1.37	0.247	1.13	0.292
<b>Microfauna</b>				
Amebas Testáceas	0.67	0.416	0.26	0.607
Ciliados	0.10	0.748	1.35	0.250
Rotifera	0.51	0.476	6.16	<b>0.017</b>
Copepoda	6.58	<b>0.014</b>	0.05	0.807

**Tabela 3. Os efeitos do aquecimento e da disponibilidade de recursos sobre a riqueza dos grupos de algas e dos grupos da microfauna, determinado pela Modelos Lineares de Efeitos Mistos (LME) e pelo Modelos Generalizados de Efeitos Mistos (GLMM). Valores em negrito representam relações significativas com  $p < 0,05$ .**

<b>Riqueza</b>	<b>Aquecimento</b>		<b>Biomassa de detritos</b>	
	F1,43	<i>P</i>	F1,43	<i>P</i>
<b>Algas</b>				
Algas azuis	<0.01	0.952	2.54	0.108
Algas verdes	1.42	0.239	<0.01	0.988
Diatomáceas	0.81	0.339	0.14	0.708
Flagelados	1.95	0.169	3.72	0.060
<b>Microfauna</b>				
Amebas Testáceas	0.05	0.811	<0.01	0.935
Ciliados	0.11	0.741	1.00	0.322
Rotifera	0.56	0.455	4.25	<b>0.045</b>

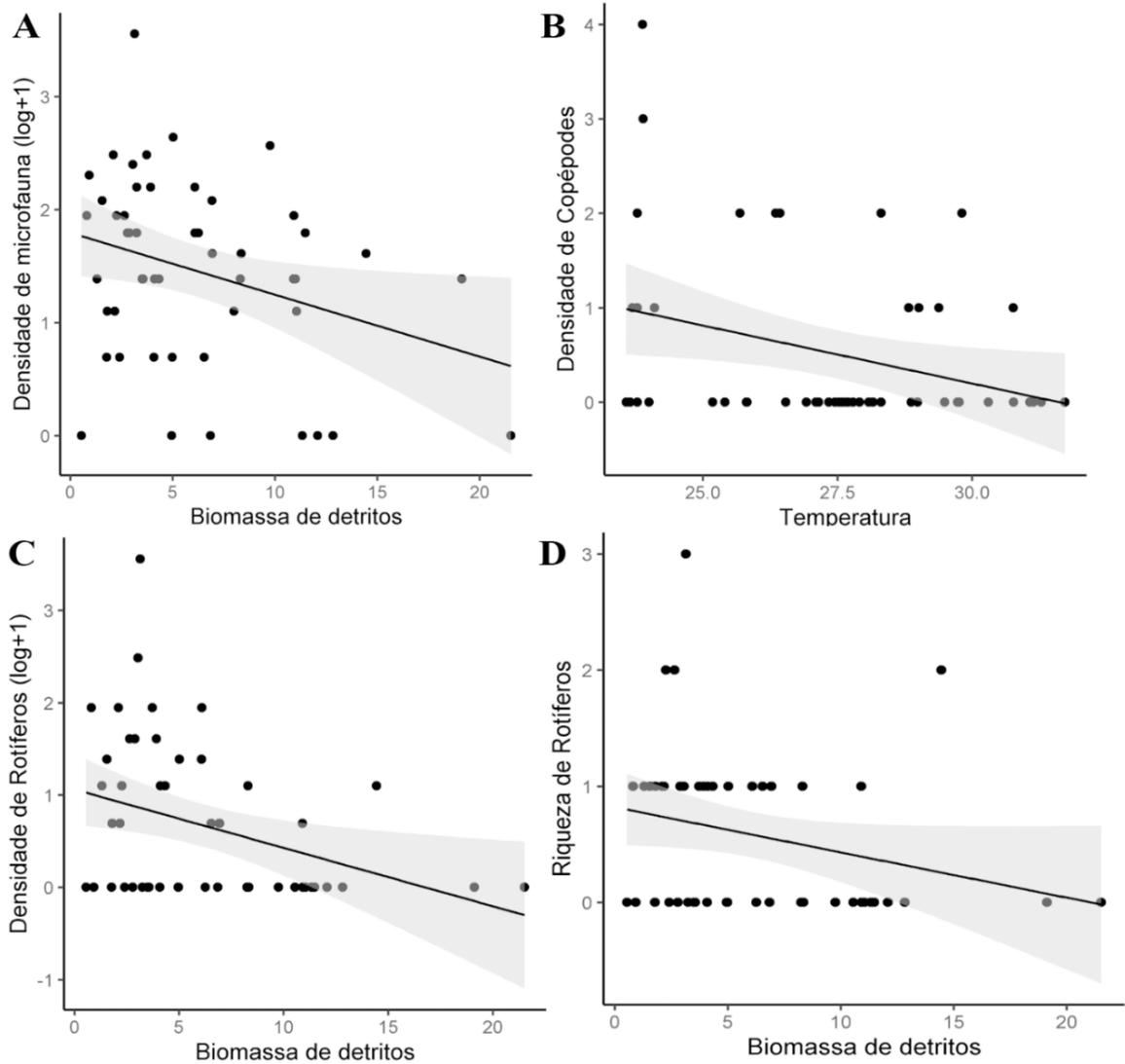


Figura 4. Efeito negativo da (A) biomassa de detritos sobre a densidade da microfauna (log+1); (B) aquecimento sobre a densidade de copépodes (indivíduos  $L^{-1}$ ); (C) biomassa de detritos sobre a densidade de rotíferos (log+1); (D) biomassa de detritos sobre a riqueza de rotíferos (indivíduos  $L^{-1}$ ). As linhas pretas da regressão representam o efeito da biomassa de detritos prevista a partir de um modelo linear simples, enquanto a sombra em cinza indica o desvio dos dados. Cada ponto de dados representa uma unidade experimental ( $n = 50$ ).

Em relação aos fatores que moldam a diversidade beta de algas e da microfauna, para as algas a interação entre aquecimento e biomassa de detritos foi o mais importante para  $\beta_{total}$  e  $\beta_{repl}$  (Tabela 4), devido principalmente ao amortecimento (Figura 6) enquanto que para  $\beta_{rich}$ , essa variação foi explicada apenas pela biomassa de detritos (Tabela 4). Para a diversidade beta da microfauna, a biomassa de detritos explicou a variação para quase todos os componentes da diversidade beta, exceto para  $\beta_{repl}$ , na qual a variação deste componente foi explicada pelo aquecimento (Tabela 4).

Tabela 4. Os efeitos do aquecimento e da biomassa de detritos sobre a dissimilaridade na composição de algas e da microfauna nas bromélias-tanque. Valores em negrito representam relações significativas com  $p < 0,05$ .

Efeito	<i>df</i>	R <sup>2</sup>	F	<i>p</i>
ALGAS				
<i><math>\beta_{total}</math></i>				
Aquecimento × Biomassa de detritos	3	0.03812	1.55	<b>0.024</b>
Aquecimento	1	0.01166	1.49	0.120
Biomassa de detritos	1	0.00694	1.27	0.218
<i><math>\beta_{repl}</math></i>				
Aquecimento × Biomassa de detritos	3	0.15633	1.43	<b>0.038</b>
Aquecimento	1	0.05108	1.42	0.109
Biomassa de detritos	1	0.0713	0.85	0.624
<i><math>\beta_{rich}</math></i>				
Aquecimento × Biomassa de detritos	3	0.04997	1.38	0.184
Aquecimento	1	-0.0164	0.16	0.997
Biomassa de detritos	1	0.0713	3.55	<b>0.016</b>
MICROFAUNA				
<i><math>\beta_{total}</math></i>				
Aquecimento × Biomassa de detritos	3	0.02383	1.36	0.059
Aquecimento	1	0.01155	1.54	0.100
Biomassa de detritos	1	0.02323	2.12	<b>0.013</b>
<i><math>\beta_{repl}</math></i>				
Aquecimento × Biomassa de detritos	3	0.08628	1.18	0.187
Aquecimento	1	0.04742	1.67	<b>0.039</b>
Biomassa de detritos	1	0.05594	1.48	0.089
<i><math>\beta_{rich}</math></i>				
Aquecimento × Biomassa de detritos	3	0.05097	1.58	0.139
Aquecimento	1	-0.0074	0.55	0.632
Biomassa de detritos	1	0.05594	3.31	<b>0.028</b>

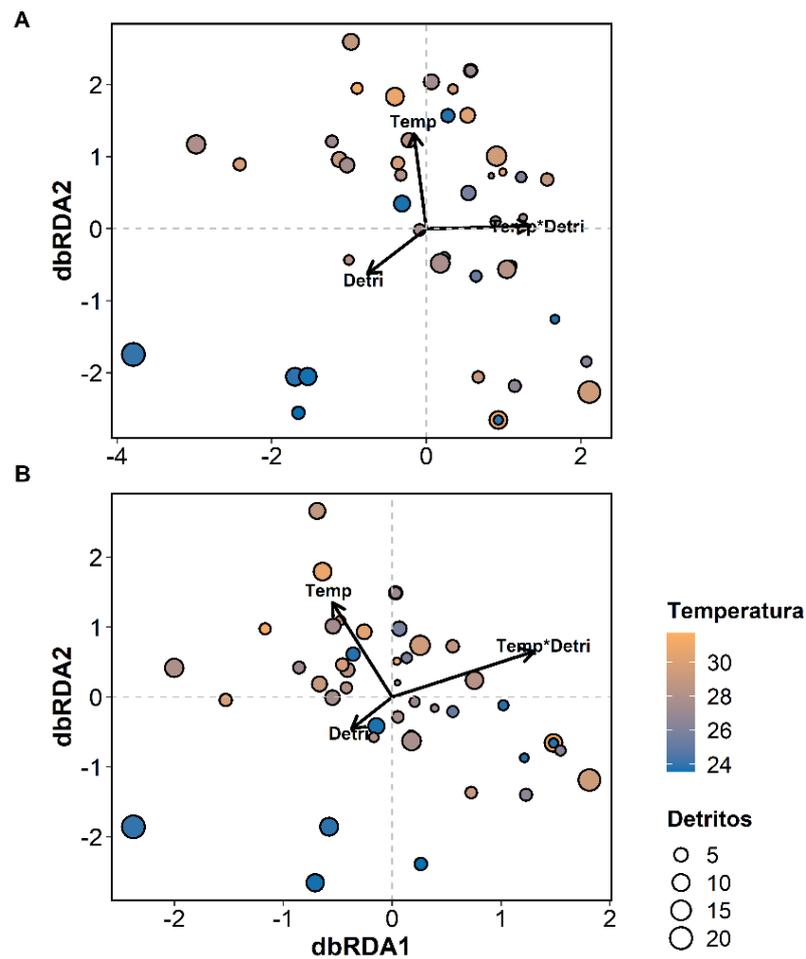


Figura 6. Análise de redundância baseada na distância para mostrar a resposta da dissimilaridade (A)  $\beta_{total}$ , (B)  $\beta_{repl}$  para o aquecimento e detritos. As diferenças de cores correspondem ao gradiente de temperatura. Os círculos representam o gradiente de concentração de detritos. A dbRDA1 e o dbRDA2 representam, respectivamente, o primeiro e o segundo eixos de restrição gerados pela análise.

#### 4 DISCUSSÃO

O aumento da temperatura pode afetar a comunidade zooplanctônica, dependendo de como a força das variáveis ambientais de cada *habitat* podem influenciar de forma diferente a resposta da comunidade zooplanctônica (Mantovano, Diniz, Braghin, Bonecker, & Lansac-Tôha, 2019). No que diz respeito ao aquecimento experimental, era esperado um efeito negativo sobre a microbiota aquática, sobretudo para os níveis tróficos superiores (e.g copépodes), assim como observado nos resultados, o que corrobora os achados de Brown et al. (2004), nos quais os organismos maiores são mais afetados negativamente pelo aumento da temperatura. As mudanças drásticas na densidade de copépodes acontecem quando as condições ambientais ultrapassam a capacidade de adaptação e se aproximam dos seus limites de tolerância fisiológica (Almén, Vehmaa, Brutemark, & Engström-Öst, 2014). Desta forma,

os copépodes em regiões tropicais podem sofrer diretamente com aumento da temperatura da água, isso por causa das altas taxas de endemismo em ambientes de água doce (2.558 de 2.814 espécies, ou 90,9%) e, principalmente na região Neotropical com mais de 80% de endemismo (Boxshall & Defaye, 2008).

Para as algas e seus respectivos grupos, não houve efeito do aquecimento experimental sobre a riqueza e densidade. Sabe-se que as taxas de crescimento das algas podem aumentar com o aumento da temperatura até certo limite, e isso varia para cada espécie e de acordo com a disponibilidade de luz e nutrientes (Park, Craggs, & Shilton, 2011). Para maioria das microalgas, a temperatura ideal para o seu crescimento varia entre 22 °C e 35 °C (Singh & Singh, 2015), mas isso dependerá da resistência dos grupos de algas. As temperaturas superiores aos limites de tolerância podem levar à degradação e eliminação progressiva das células de algas, mas em baixa temperatura pode ser reversível na maioria das espécies, sendo que as temperaturas subletais para diatomáceas não excedem mais do que 3°C, enquanto que para algas verdes fica entre 5-8°C (Akimov & Solomonova, 2019).

Organismos aquáticos que vivem em micro ecossistemas naturais, como bromélias-tanque, precisam lidar com ciclos imprevisíveis de escassez de água, bem como disponibilidade e escassez de alimentos (Malfatti, Ferreira, & Utz, 2020). Os resultados desse estudo demonstraram como o aquecimento e a disponibilidade de recursos provenientes de detritos pode afetar negativamente, a estrutura da microbiota aquática, especialmente, onde a disponibilidade de nutrientes era maior, afetando principalmente as algas. Esses resultados, de certa forma, são surpreendentes, uma vez que, era esperado que a disponibilidade de nutrientes causasse um impacto negativo sobre as algas. De fato, existe forte embasamento teórico, tanto empírico quanto experimental, que demonstram os efeitos dos recursos de detritos sobre a abundância e riqueza de algas (Klug, 2005; Petermann et al., 2015). Esse efeito, na maior parte dos casos, é positivo, onde, o aumento da disponibilidade de recursos causa o incremento na abundância das algas (Klug, 2005). Isso porque, os organismos da parcela heterotrófica, como bactérias e protistas, podem atuar como remineralizados de nutrientes, tornando disponíveis para as algas (Caron, 1994; Kirchman, 1994). Portanto, o fato dos tanques de bromélias serem relativamente pequenos e estáveis aliado à baixa abundância de organismos herbívoros de maior tamanho, como os microcrustáceos (cladóceros e copépodes), propicia um forte desenvolvimento das algas que podem, através de um mecanismo descendente (*top-down*), suprimir a disponibilidade de recursos (Reynolds, Huszar, Kruk, Naselli-Flores, & Melo, 2002; Zou et al., 2016). Tal processo explica, em parte, a relação negativa da abundância e riqueza de algas com os detritos encontradas nesse estudo.

A luz é um fator importante para o crescimento das algas, principalmente aquelas essencialmente autotróficas (Singh and Singh, 2015). Nesse sentido, uma grande quantidade de detritos dificulta a entrada de luz na coluna de água, e as algas provavelmente declinam com a diminuição da penetração de luz causada pela adição de material particulado de folhas (Petermann et al., 2015).

A disponibilidade de recursos também afetou negativamente a densidade total da microfauna, especialmente os rotíferos. Esse resultado não era esperado, tendo em vista que os nutrientes podem contribuir com o aumento de densidade da microfauna (Busse, Schoreisz, & Petermann, 2019; Petermann et al., 2015) e, principalmente porque os rotíferos podem utilizar, diretamente ou indiretamente (i.e consumo de bactérias e protistas), material alóctone como principal fonte de alimentos (Wilk-Woźniak, Pocięcha, Amirowicz, Gąsiorowski, & Gadzinowska, 2014). Os rotíferos coletam e ingerem de forma eficiente as algas e elas fornecem alimentos de alta qualidade para crescimento e reprodução (Stemberger & Gilbert, 1985), logo, se a biomassa de detritos causa um efeito negativo sobre as algas, diminuiria a disponibilidade de alimentos de qualidade para os rotíferos. Outro aspecto relevante, é que os rotíferos se movimentam circulando a coroa de cílios (Epp & Lewis Jr, 1984), porém se há um aumento na concentração de detritos isso pode dificultar a captura de alimentos e, também a sua locomoção.

A teia alimentar aquática das bromélias-tanque é composta principalmente de macroinvertebrados, como larvas de insetos (Srivastava et al., 2020), reconhecidos como predadores da microfauna, cuja força da predação pode promover um efeito negativo sobre esta comunidade (Busse et al., 2019). Ainda, existe uma relação antagônica entre macrofauna (e.g larvas de insetos) e a microfauna (Amadeo, Dias, Segovia, Simões, & Lansac-Tôha, 2017; Antikeira, Petchey, Piccin, et al., 2018), principalmente porque a grande disponibilidade de recursos nas bromélias-tanque pode estar associada ao aumento da densidade de larvas de insetos (Torreias & Ferreira-Keppler, 2011).

A resposta da composição da microbiota aquática ao aquecimento e disponibilidade de recursos foi diferente para cada grupo biológico. Para a composição de espécies da microbiota aquática era esperado um aumento da diversidade beta, principalmente o componente de diferença de riqueza (perda de espécies), sendo esse resultado corroborado para algas e a microfauna. Para as algas, a disponibilidade de recursos alterou o componente da diversidade beta relacionado a perda de espécies (*brich*), pode estar relacionado com efeito negativo sobre a riqueza de algas. Portanto, as bromélias com maior biomassa de detritos tinham composição mais distinta devido à perda de espécies. Sabe-se que as bromélias dependem em grande parte

da disponibilidade de recursos de origem alóctone (Leroy et al., 2016), porém, esse acúmulo de matéria orgânica pode aumentar a turbidez da água e limitar a entrada de luz, que é uma variável importante para o desenvolvimento das algas (Edwards, Thomas, Klausmeier, & Litchman, 2015), promovendo a perda de espécies, assim como discutido acima. Desta forma, a maior disponibilidade de detritos, pode aumentar os processos de decomposição nas bromélias e afetar a dinâmica trófica no ambiente por meio da teia marrom e, conseqüentemente afetar a teia verde, por meio da produção primária. Isso porque a teia verde pode ter efeito sobre a produção de decompositores, por meio da limitação de nutrientes, e a teia marrom pode atuar sobre a produção primária, impulsionados pela proporção relativa do ciclo direto/indireto de nutrientes (Zou et al., 2016). Também para as algas, a interação entre aquecimento e biomassa de detritos alterou os componentes  $\beta_{total}$  e  $\beta_{repl}$ . Isso ocorre, possivelmente, por um amortecimento do efeito do aquecimento sobre a composição de algas em altas concentrações de detritos. Uma possível explicação é que como aquecimento aumenta o metabolismo dos organismos (Brown et al., 2004), pode haver um maior consumo desses detritos em sistemas mais quentes, diminuindo a quantidade de matéria orgânica e, conseqüentemente, o efeito da redução de luminosidade. Essas condições permitem uma maior substituição de espécies de algas, porém sem causar a extinção das mesmas.

A diversidade beta total ( $\beta_{total}$ ) da microfauna em relação à disponibilidade de recursos foi afetada pela perda de espécies ( $\beta_{rich}$ ). Portanto, as bromélias com mais detritos tinham composição de espécies distintas devido à exclusão de espécies. A diversidade beta aumenta o número de conexões entre os níveis tróficos, de modo que afeta a ciclagem de nutrientes e causa mudanças que podem alterar a produtividade do ecossistema, necessária para a manutenção da biodiversidade (Braghin et al., 2018) e, nesse caso, gerando essa perda de espécies. Além disso, a diminuição da riqueza das algas também pode ter contribuído para essa perda de espécies zooplanctônica. Por outro lado, o aquecimento experimental alterou a microfauna afetando o *turnover* ( $\beta_{repl}$ ). Portanto, as bromélias com temperaturas médias maiores tinham composição mais distintas, devido à ocorrência de espécies mais adaptadas ao ambiente com maiores temperaturas. As flutuações diárias da temperatura da água nas bromélias por si só afetam a composição da microfauna (Busse et al., 2018). Tendo em vista as projeções de aumento na temperatura, essa relação entre a resposta da microfauna e o aquecimento experimental trazem perspectivas futuras não muito boas. O aquecimento pode alterar a composição da microfauna afetando os componentes da diversidade beta, sendo alguns aparentemente mais resistentes ao aquecimento, enquanto outros parecem ser mais sensíveis e pode experimentar efeitos indiretos de interações tróficas e mudanças na

produtividade do ecossistema (Antiqueira, Petchey, Piccin, et al., 2018). Assim, este resultado indica que a mudança climática pode ser um determinante para a biodiversidade da microfauna, ao excluir espécies mais sensíveis e favorecendo aquelas mais adaptadas (Busse et al, 2018; Kratina et al., 2017; Petchey et al., 1999). Essa seleção de espécies mais adaptadas em virtude dos impactos ambientais pode estar gerando impactos negativos a médio e longo prazo (Tundisi & Tundisi, 2008), como a perda de redundância funcional e espécies-chave (como predadores). Outro aspecto relevante, é que os organismos com um tamanho corporal maior são desfavorecidos pelo aquecimento, como filtradores de médio porte (cladoceros e calanóides) e omnívoro-carnívoros (ciclopóides) (Moi et al., 2020), gerando perdas de funções ecológicas importantes (Males, 2016).

## 5 CONCLUSÃO

As variáveis analisadas, aquecimento e biomassa de detritos, atuaram na estruturação das comunidades aqui analisadas, reduzindo a densidade e a riqueza da microbiota aquática. Os resultados trazem evidências de que a temperatura pode aumentar a dissimilaridade na composição das comunidades, principalmente por substituição de espécies de grupos de maior nível trófico. Não somente o aquecimento, como também a disponibilidade de nutrientes, foi responsável pela perda de espécies, tanto para microfauna como para as algas.

Com base em projeções climáticas previstas, o aumento de temperatura pode provocar alteração na composição das espécies da microfauna, principalmente por substituição. Considerando as bromélias como parte integrante do ambiente, elas aumentam a complexidade ambiental, e as mudanças climáticas (e.g redução de precipitação) podem determinar uma perda considerável desses ecossistemas. Outro ponto relevante é que, as bromélias podem ser um reflexo do que acontecerão com ambientes aquáticos maiores, com o aumento da temperatura global, principalmente pelo fato de que, a perda de microbiota pode afetar peixes comerciais e, conseqüentemente afetar a população humana.

## REFERÊNCIAS

- Akimov, A. I., & Solomonova, E. S. (2019). Characteristics of Growth and Fluorescence of Certain Types of Algae during Acclimation to Different Temperatures under Culture Conditions. *Oceanology*, 59(3), 316–326. <https://doi.org/10.1134/S0001437019030019>
- Almén, A.-K., Vehmaa, A., Brutemark, A., & Engström-Öst, J. (2014). Coping with climate

- change? Copepods experience drastic variations in their physicochemical environment on a diurnal basis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 460, 120–128. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.07.001>
- Amadeo, F. E., Dias, J. D., Segovia, B. T., Simões, N. R., & Lansac-Tôha, F. A. (2017). Effects of bromeliad flowering event on the community structuring of aquatic insect larvae associated with phytotelmata of *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 29. <https://doi.org/10.1590/s2179-975x3417>
- Antiqueira, P. A. P., Petchey, O. L., Piccin, V. dos S., Oliveira, V. M., & Romero, G. Q. (2018). Environmental change and predator diversity drive alpha and beta diversity in freshwater macro and microorganisms. *Global Change Biology*, 24(September 2017), 3715–3728. <https://doi.org/10.1111/gcb.14314>
- Antiqueira, P. A. P., Petchey, O. L., & Romero, G. Q. (2018). Warming and top predator loss drive ecosystem multifunctionality. *Ecology Letters*, 21(1), 72–82. <https://doi.org/10.1111/ele.12873>
- APHA. (1998). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater* (20th ed.). Washington DC: American Water Works Association and Water Environmental Federation.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bicudo, C. E. de M., & Menezes, M. (2017). *Gêneros de Algas de Águas Continentais no Brasil*. São Carlos: Rima.
- Boxshall, G. A., & Defaye, D. (2008). Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 195–207.
- Braghin, L. de S. M., Almeida, B. de A., Amaral, D. C., Canella, T. F., Gimenez, B. C. G., & Bonecker, C. C. (2018). Effects of dams decrease zooplankton functional  $\beta$ -diversity in river-associated lakes. *Freshwater Biology*, 63(7), 721–730. <https://doi.org/10.1111/fwb.13117>
- Brouard, O., Le Jeune, A.-H., Leroy, C., Cereghino, R., Roux, O., Pelozuelo, L., ... Carrias,

- J.-F. (2011). Are Algae Relevant to the Detritus-Based Food Web in Tank-Bromeliads? *PLoS ONE*, *6*(5), e20129. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020129>
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, *85*(7), 1771–1789.
- Busse, A., Antigueira, P. A. P., Neutzling, A. S., Wolf, A. M., Romero, G. Q., & Petermann, J. S. (2018). Different in the dark: The effect of habitat characteristics on community composition and beta diversity in bromeliad microfauna. *PLoS ONE*, *13*(2), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191426>
- Busse, A., Schoreisz, J. J., & Petermann, J. S. (2019). Predators and priority effects suggested as potential drivers of microfauna communities in a community transplantation experiment along an elevational gradient. *Oikos*, *128*(7), 929–942. <https://doi.org/10.1111/oik.05894>
- Cardoso, P., Mammola, S. Rigal, F., & Carvalho, J. C. (2020). *BAT: Biodiversity Assessment Tools. version 1.6. 0. R package* (pp. 4–10). pp. 4–10. Release date.
- Caron, D. A. (1994). Inorganic Nutrients, Bacteria, and the Microbial Loop. *Microb Ecol*, *28*, 295–298.
- Durán-Ramírez, C. A., García-Franco, J. G., Foissner, W., & Mayén-Estrada, R. (2015). Free-living ciliates from epiphytic tank bromeliads in Mexico. *European Journal of Protistology*, *51*(1), 15–33. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2014.09.002>
- Easterling, D. R., Meehl, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R., & Mearns, L. O. (2000). Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, *289*(5487), 2068–2074.
- Edwards, K. F., Thomas, M. K., Klausmeier, C. A., & Litchman, E. (2015). Light and growth in marine phytoplankton: allometric, taxonomic, and environmental variation. *Limnology and Oceanography*, *60*(2), 540–552. <https://doi.org/10.1002/lno.10033>
- Epp, R. W., & Lewis Jr, W. M. (1984). Cost and speed of locomotion for rotifers. *Oecologia*, *61*, 289–292.
- Ferreira, V., Castagneyrol, B., Koricheva, J., Gulis, V., Chauvet, E., & Graça, M. A. S. (2015). A meta-analysis of the effects of nutrient enrichment on litter decomposition in

- streams. *Biological Reviews*, 90, 669–688. <https://doi.org/10.1111/brv.12125>
- Foissner, W., & Berger, H. (1996). A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes and waste waters, with notes on their ecology. *Freshwater Biology*, 35(2), 375–482.
- Foissner, W., Berger, H., & Schaumburg, J. (1999). *Identification and ecology of limnetic plankton ciliates*. Munich: Bavarian State Office for water management.
- García, L., Pardo, I., Cross, W. F., & Richardson, J. S. (2017). Moderate nutrient enrichment affects algal and detritus pathways differently in a temperate rainforest stream. *Aquatic Sciences*, 79(4), 941–952. <https://doi.org/10.1007/s00027-017-0543-2>
- Gasol, J. M., Simons, A. M., & Kalff, J. (1995). Patterns in the top-down versus bottom-up regulation of heterotrophic nanoflagellates in temperate lakes. *J. Plankton Res*, 17, 1879–1903.
- IPCC. (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneva.
- Kirchman, D. L. (1994). The Uptake of Inorganic Nutrients by Heterotrophic Bacteria. *Microb Ecol*, 28, 255–271.
- Klug, J. L. (2005). Bacterial response to dissolved organic matter affects resource availability for algae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(2), 472–481. <https://doi.org/10.1139/f04-229>
- Koste, W. (1978). *Rotatoria . Die Rädertiere Mitteleuropas* (2nd ed.). Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Kratina, P., Petermann, J. S., Marino, N. A. C., MacDonald, A. A. M., & Srivastava, D. S. (2017). Environmental control of the microfaunal community structure in tropical bromeliads. *Ecology and Evolution*, 7(5), 1627–1634. <https://doi.org/10.1002/ece3.2797>
- Leroy, C., Carrias, J.-F., Céréghino, R., & Corbara, B. (2016). The contribution of microorganisms and metazoans to mineral nutrition in bromeliads. *Journal of Plant Ecology*, 9(3), 241–255. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv052>

- Madoni, P., & Bassanini, N. (1999). Longitudinal changes in the ciliated protozoa communities along a fluvial system polluted by organic matter. *European Journal of Protistology*, 35(4), 391–402.
- Males, J. (2016). Think tank: water relations of Bromeliaceae in their evolutionary context. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(3), 415–440.  
<https://doi.org/10.1111/boj.12423>
- Malfatti, E., Ferreira, P. M. A., & Utz, L. R. P. (2020). Eukaryotic Communities in Bromeliad Phytotelmata: How Do They Respond to Altitudinal Differences? *Diversity*, 12(326).  
<https://doi.org/10.3390/d12090326>
- Mantovano, T., Diniz, L. P., Braghin, L. de S. M., Bonecker, C. C., & Lansac-Tôha, L. (2019). A thin temperature label reveals temporal changes in the zooplankton structure on a Neotropical floodplain. *Fundamental and Applied Limnology*, 193(2), 173–183.  
<https://doi.org/10.1127/fal/2019/1196>
- Moi, D. A., Alves, D. C., Antiequeira, P. A. P., Thomaz, S. M., Teixeira de Mello, F., Bonecker, C. C., ... Mormul, R. P. (2020). Ecosystem Shift from Submerged to Floating Plants Simplifying the Food Web in a Tropical Shallow Lake. *Ecosystems*.  
<https://doi.org/10.1007/s10021-020-00539-y>
- Nash, L. (2018). *Warming causes asymmetric coupling between aquatic and terrestrial ecosystems*. University of London.
- Nash, L., Antiequeira, P. A. P., Romero, G. Q., de Omena, P. M., & Kratina, P. (2021). Warming of aquatic ecosystems disrupts aquatic-terrestrial linkages in the tropics. *Journal of Animal Ecology*, 1365-2656.13505. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13505>
- Park, J. B. K., Craggs, R. J., & Shilton, A. N. (2011). Wastewater treatment high rate algal ponds for biofuel production. *Bioresource Technology*, 102(1), 35–42.  
<https://doi.org/10.1016/j.biortech.2010.06.158>
- PBMC. (2015). *Executive summary: impact, vulnerability and adaptation to climate change. Primeiro Relatório de Avaliação Nacional Sobre Mudanças Climáticas*.
- Petermann, J. S., Kratina, P., Marino, N. A. C., MacDonald, A. A. M., & Srivastava, D. S. (2015). Resources alter the structure and increase stochasticity in bromeliad microfauna

- communities. *PLoS ONE*, *10*(3), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118952>
- Pinheiro, J., Bates, D., Debroy, S., & Sarkar, D. (2014). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-118*.
- Podani, J., & Schmera, D. (2011). A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence - absence data. *Oikos*, *120*(11), 1625–1638. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x>
- Radhakrishnan, R., & Jayaprakas, V. (2015). Free living protozoans as bioindicators in Vembanad lake, Kerala, India, an important Ramsar site Ranju. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, *2*(3), 192–197. <https://doi.org/10.32606/ijfsr.v9.i2.00002>
- Reid, J. W. (1985). Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia*, *9*(9), 17–143.
- Reynolds, C. S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L., & Melo, S. (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, *24*(5), 417–428. <https://doi.org/10.1093/plankt/24.5.417>
- Romero, G. Q., Marino, N. A. C., MacDonald, A. A. M., Céréghino, R., Trzcinski, M. K., Mercado, D. A., ... Srivastava, D. S. (2020). Extreme rainfall events alter the trophic structure in bromeliad tanks across the Neotropics. *Nature Communications*, *11*(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17036-4>
- Shurin, J. B., Clasen, J. L., Greig, H. S., Kratina, P., & Thompson, P. L. (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*(1605), 3008–3017. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0243>
- Simek, K., Hornak, K., Masin, M., Christak, U., Nedoma, J., Weinbauer, M. G., & Dolan, J. (2003). Comparing the effects of resource enrichment and grazing on a bacterioplankton community. *Aquat. Microbiol. Ecol.*, *31*, 123–135.
- Singh, S. P., & Singh, P. (2015). Effect of temperature and light on the growth of algae species: A review. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, *50*, 431–444. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2015.05.024>

- Souza, M. B. G. (2008). *Guia das tecamebas: bacia do rio Peruaçu, Minas Gerais: subsídio para conservação e monitoramento da bacia do Rio São Francisco*. Belo Horizonte: UFMG.
- Srivastava, D. S., Céréghino, R., Trzcinski, M. K., MacDonald, A. A. M., Marino, N. A. C., Mercado, D. A., ... Campos, A. B. A. (2020). Ecological response to altered rainfall differs across the Neotropics. *Ecology*, *101*(4), 1–15. <https://doi.org/10.1002/ecy.2984>
- Srivastava, D. S., Kolasa, J., Bengtsson, J., Gonzalez, A., Lawler, S. P., Miller, T. E., ... Trzcinski, M. K. (2004). Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology and Evolution*, *19*(7), 379–384. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.010>
- Stemberger, R. S., & Gilbert, J. J. (1985). Body Size, Food Concentration, and Population Growth in Planktonic Rotifers. *Ecology*, *66*(4), 1151–1159. <https://doi.org/10.2307/1939167>
- Teixeira, A. P., Silva, P. F. R. S., de Souza, J. P. F., Alves, N. L., Guimarães, A., & Carneiro, F. M. (2018). Trends in the scientific production on aquatic microhabitats phytotelmata: A scientometric study. *Acta Scientiarum - Biological Sciences*, *40*(1). <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v40i1.40994>
- Torreias, S. R. da S., & Ferreira-Keppler, R. L. (2011). Macroinvertebrates inhabiting the tank leaf terrestrial and epiphyte bromeliads at Reserva Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, *54*(6), 1193–1202. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132011000600015>
- Tundisi, J. G., & Tundisi, T. M. (2008). *Limnologia*. São Paulo: Oficina de textos.
- Utermöhl, H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodic. *Limnol. Oceanogr*, *9*, 1–39.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, *21*(2/3), 213–251.
- Wilk-Woźniak, E., Pocięcha, A., Amirowicz, A., Gąsiorowski, M., & Gadzinowska, J. (2014). Do planktonic rotifers rely on terrestrial organic matter as a food source in reservoir ecosystems? *International Review of Hydrobiology*, *99*(1–2), 157–160.

<https://doi.org/10.1002/iroh.201301717>

Woodward, G., Perkins, D. M., & Brown, L. E. (2010). Climate change and freshwater ecosystems: Impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1549), 2093–2106.

<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0055>

Zingel, P., Cremona, F., Nöges, T., Cao, Y., Neif, É. M., Coppens, J., ... Jeppesen, E. (2018). Effects of warming and nutrients on the microbial food web in shallow lake mesocosms. *European Journal of Protistology*, *64*, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2018.03.001>

Zou, K., Thébault, E., Lacroix, G., & Barot, S. (2016). Interactions between the green and brown food web determine ecosystem functioning. *Functional Ecology*, *30*(8), 1454–1465. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12626>