

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

UBIRAJARA LIMA FERNANDES

**Dinâmica da comunidade de algas perifíticas em lago temporário do
semiárido**

Maringá
2019

UBIRAJARA LIMA FERNANDES

Dinâmica da comunidade de algas perifíticas em lago temporário do semiárido

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 Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

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

Maringá
2019

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

F363d Fernandes, Ubirajara Lima, 1984-
Dinâmica da comunidade de algas perifíticas em lago temporário do semiárido /
Ubirajara Lima Fernandes. -- Maringá, 2019.
41 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade
Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2019.
Orientadora: Prof.ª Dr.ª Líliliana Rodrigues.

1. Algas perifíticas - Comunidades, Ecologia de - Sucessão - Lago temporário -
Ceará (Estado). 2. Algas perifíticas - Comunidades, Ecologia de - Estados estáveis
alternativos - Lago temporário - Ceará (Estado). I. Universidade Estadual de Maringá.
Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes
Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -579.8178218098131

UBIRAJARA LIMA FERNANDES

Dinâmica da comunidade de algas perifíticas em lago temporário do semiárido

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 Doutor em Ciências Ambientais e aprovada pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

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

Dr.^a Bianca Ramos de Meira
UniCesumar

Dr. Jaques Everton Zanon
Instituto de Botânica de São Paulo (IBT)

Dr.^a Danielle Katharine Petsch
PEA/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Dr. Alfonso Pineda Barbosa
PGB/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 24 de setembro de 2019.

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

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado.

À Liliana Rodrigues por dispor da sua orientação, dedicação e ensinamentos que transcendem o meio acadêmico. Sou extremamente grato pela sua participação na minha formação como perifitólogo, ampliando meu conhecimento sobre essa comunidade de algas e as técnicas de pesquisa, e por abrir portas que possibilitaram minha aproximação com os principais pesquisadores da área do nosso país.

À banca avaliadora que se dispusera a ajudar para a avaliação e sugestão de melhorias do trabalho.

Aos professores e funcionários do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) e do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá por todo o suporte pessoal durante o doutorado. Aos bibliotecários Maria Salete e João, sempre dispostos a ajudar.

Ao professor Raimundo Bemvindo Gomes, André Porfírio e o grupo de pesquisa do Laboratório de Limnologia e Microbiologia Ambiental (LMA) do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Ceará (IFCE) pelo apoio logístico nas coletas de campo e análises limnológicas da água.

À amiga Edna Monteiro por sua valiosa companhia nas viagens de reconhecimento de campo.

Ao amigo Luis Artur Valões Bezerra pela valiosa ajuda com a tabulação dos dados e análises estatísticas. A amiga Natália Lacerda pela ajuda da escrita dos métodos e resultados.

À amiga Maria Gabriela Junqueira pela formatação de gráficos.

Aos amigos Luciana Carapunarla, Maria Gabriela Junqueira, Nicolli Osório, Natália Lacerda e Richard Lambrecht por se disporem a fazerem as primeiras leituras no texto e sugerir mudanças que melhoraram a escrita e fluidez do texto.

Aos membros do Laboratório de Ecologia de Algas Perifíticas (famosa sala 008) pelo convívio, risadas, cafés compartilhados e em especial pela troca de conhecimento no decorrer de todo o meu doutorado: Andressa Bichoff, Aparecida Polinário, Bárbara Dunck, Daiane Ruwer, Érika Neif, Helivânia Sardinha, Lorena Adame, Luciana Carapunarla, Maria Gabriela Junqueira, Marina Montini, Nicolli Osório e Paulo César Sales.

Não poderia deixar de escrever um parágrafo para as pessoas que sempre estiveram presentes na minha vida nos últimos quatro anos, pessoas nas quais sou extremamente grato e que irei prezar sempre por ter como amigas. Sinto-me feliz e confortável em ter vocês duas ao meu lado: Luciana e Gabi. Obrigado por tudo.

A todos que de forma direta ou indireta, contribuíram para o desenvolvimento desse trabalho.

“A obrigação de produzir aliena a
paixão de criar”

Raoul Vaneigem

Dinâmica da comunidade de algas perifíticas em lago temporário do semiárido

RESUMO

Os lagos temporários são os ecossistemas mais comuns no planeta e apresentam uma dinâmica sazonal capaz de influenciar fortemente a estrutura das comunidades biológicas que vivem nesses ambientes. Embora sejam ecossistemas comuns em regiões semiáridas, seu funcionamento e a forma como influencia na ecologia das espécies que habitam esses ambientes ainda são incipientes. Observou-se a dinâmica sucessional das microalgas perifíticas a fim de adicionar informações sobre a estruturação dessa comunidade de produtores primários em lago temporário. Foi realizado experimento de colonização *in situ* com duração de trinta dias em um lago temporário localizado na zona rural do município de Pacatuba (Ceará). Mudanças na abundância das microalgas perifíticas evidenciou a ocorrência de estados estáveis alternativos nessa comunidade. Mudanças dos atributos ecológicos (*e.g.* riqueza, diversidade, equitabilidade e biomassa) nos dias iniciais de colonização nos indicam que a trajetória sucessional sofreu influência a partir desse período, mostrando três estados alternativos: (I) correspondente às maiores abundâncias de *Coelastrum proboscideum* e relacionada ao desenvolvimento das demais algas que compõem a comunidade perifítica; (II) estágio representado por maior abundância de *Achnantheidium minutissimum*, período em que a comunidade atingiu o seu clímax; (III) após o declínio da abundância dessa diatomácea, a alga verde retomou seu aumento em abundância, acompanhado pelo crescimento das demais algas perifíticas, isto evidencia assim a capacidade de resiliência dessa comunidade. Conclui-se que a comunidade de algas perifíticas é sensível a pequenas perturbações, principalmente as que possam ocorrer no período de secagem do lago temporário, direcionando essa comunidade a apresentar configurações diferentes ao decorrer do período sucessional, que reflete em estados estáveis alternativos.

Palavras-chave: Estados estáveis alternativos. Estrutura da comunidade. Perifíton. Perturbação. Resiliência. Sucessão.

Dynamics of periphytic microalgae community in temporary pond in semiarid

ABSTRACT

Temporary ponds are the most common ecosystems in the world and have a seasonal dynamic that can influence the structure of biological communities living in these environments. Although they are common ecosystems in semiarid regions, its functioning and the way it influences the ecology of the species that inhabit these environments are still incipient. Therefore, the successional dynamics of the periphytic microalgae was studied in order to add information about the structure of this community of primary producers in this environment. A 30-day *in situ* experiment was carried out in a temporary pond located in the rural area of the municipality of Pacatuba (Ceará State, Brazil). Changes in the abundance of periphytic microalgae were observed in a successional period that showed the occurrence of alternative stable states in this community. Changes in ecological attributes (*e.g.* richness, diversity, equitability and biomass) in the early days of colonization indicate that the successional trajectory was strongly influenced in this period. We can observe three alternative states: (I) corresponding to the largest abundance of *Coelastrum proboscideum* and related to the development of the other algae that make up the periphytic community; (II) stage represented by the highest abundance of *Achnantheidium minutissimum*, when the community reached its climax; (III) after the decline in the abundance of this diatom, the green algae resumed its increase in abundance, accompanied by the growth of other periphytic algae, thus evidencing the resilience of this community. We conclude that the community of periphytic algae is sensitive to small disturbances, especially those that may occur during the temporary lake drying period, directing this community to present different configurations during the successional period and reflecting in alternative stable states.

Keywords: Alternative stable states. Community structure. Periphyton. Disturbance. Resilience. Succession.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Journal of Phycology*. Disponível em:
<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/15298817/homepage/forauthors.html>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	10
	REFERÊNCIAS.....	13
2	ESTADOS ESTÁVEIS ALTERNATIVOS EM UM PROCESSO SUCESSIONAL DA COMUNIDADE DE ALGAS PERIFÍTICAS EM LAGO TEMPORÁRIO NO SEMIÁRIDO	19
	Resumo	19
2.1	INTRODUÇÃO.....	19
2.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	22
2.2.1	Área de estudo.....	22
2.2.2	Delineamento experimental e amostragem.....	22
2.2.3	Comunidade de algas perifíticas e biomassa.....	23
2.2.4	Variáveis abióticas.....	24
2.2.5	Análise dos dados.....	24
2.3	RESULTADOS.....	25
2.4	DISCUSSÃO.....	29
	REFERÊNCIAS	33
	APÊNDICE A - Procedimento amostral da sucessão da comunidade de algas perifíticas em um lago temporário do semiárido (Pacatuba, Ceará).....	41

1 INTRODUÇÃO GERAL

Os lagos temporários são ambientes aquáticos continentais mais comuns no mundo, apresentando maior parcela em regiões áridas e semiáridas (WILLIAMS, 2006). Embora desempenhem grande importância para as populações humanas e os demais seres vivos, são ambientes que apresentam pouco interesse em pesquisas sobre seu funcionamento (LAKE, 2011). Logo, a escassez de conhecimento desses ambientes os torna mais susceptíveis a degradação ambiental, dando espaço para áreas agrícolas, pastagens e habitações (ZACHARIAS *et al.*, 2007).

Esses tipos de ambientes tem demonstrado grande interesse para a conservação da biodiversidade, principalmente em escala regional, onde registram grande número de espécies raras, nas quais, desempenham grande importância na manutenção das funções ecológicas locais (MEESTER *et al.*, 2005). No entanto, no semiárido do nordeste brasileiro, a maior parte das pesquisas nos ambientes aquáticos intermitentes tem sido negligenciada, com a maior contribuição das publicações aplicadas aos ambientes lóticos (MALTCHIK; FLORÍN, 2002; MALTCHIK; MEDEIROS, 2006; BARBOSA *et al.*, 2012; LEIGH *et al.*, 2016; SORIA *et al.*, 2017).

O funcionamento dos lagos temporários é extremamente variável e dependente do ciclo das chuvas, apresentando ciclos de cheias e secas recorrentes que podem afetar fortemente a biota aquática (DÍAZ-PANIAGUA *et al.*, 2010). Suas características físico-químicas alteram em curto período de tempo, favorecendo dessa forma, apenas as espécies mais adaptadas a viverem nessas condições (BIGGS; SMITH, 2002; TABOSA *et al.*, 2012). No entanto, há uma extensa lacuna sobre a dinâmica sucessional do perifíton (sucessão) em lagos temporários em regiões semiáridas, pois como produtores primários, a recuperação do biofilme após a seca torna-se fundamental para a recuperação da fauna e, por conseguinte, na estruturação ecossistêmica (ROBSON *et al.*, 2008).

Os trabalhos sobre sucessão de algas têm sido desenvolvidos desde o início do século XX, com base em observações nas mudanças anuais na composição de espécies que compõem essa comunidade (BROWN, 1908; EDDY, 1925). Claramente inspirados em modelos clássicos das comunidades vegetais em sucessão baseados em Gleason (1926), as observações na sucessão da comunidade perifítica assumem que seja um processo determinista, e enfatizam traços individualistas das espécies, tolerâncias abióticas e dispersão das espécies e suas interações com o meio ambiente (STEVENSON, 1989). Isso levou alguns autores a questionar o que seria o estágio de clímax para essa comunidade, pois nunca apresentam um estado em equilíbrio, mas vários estágios dependentes da escala de tempo

observado em contraste aos baseados em comunidades de plantas (BLUM, 1956; CASTENHOLZ, 1960; FISHER, 1990; RODRÍGUEZ, 1994).

Na comunidade perifítica, o processo de colonização e sucessão procura observar mudanças progressivas e direcionais, prevendo quais espécies substituirão outras em uma escala de tempo (BIGGS, 1996). Em uma ampla gama de ecossistemas de água doce, como em lagos (PIÑOSA, 2018), reservatórios (TRBOJEVIĆ *et al.*, 2017), riachos (ROBSON *et al.*, 2008) e planície de inundação (PFEIFFER *et al.*, 2013) o processo de colonização e sucessão segue um padrão semelhante: uma fase de colonização com alto número de novas algas colonizadoras e frequente substituição de espécies; uma fase de crescimento exponencial na densidade dos organismos e; uma fase de envelhecimento com senescência de algumas células e aumento da heterotrofia no biofilme (BIGGS, 1996).

As diferentes trajetórias sucessionais envolvidas nesse processo são dependentes, principalmente, pelas condições ambientais locais e não podem ser explicadas por nenhum modelo mecanicista (STEINMAN, 1996). Dessa forma, atribui-se a sua sucessão fatores tais como as características físicas e químicas da água, características estruturais do ambiente, predação e tipo de substrato colonizado (BORDUQUI; FERRAGUT, 2012; FARIA *et al.*, 2007; TRBOJEVIĆ *et al.*, 2017; PIÑOSA, 2018). Alguns estudos não suportam tais previsões, adicionando tanto efeitos determinísticos quanto estocásticos na sucessão do perifíton (PASSY; LARSON, 2011; LUKÁCS *et al.*, 2018).

Essas perspectivas diferentes se dão, em partes, pelo fato de que as teorias aplicadas com as algas perifíticas serem derivados de pesquisas com comunidades de plantas (STEINMAN, 1996). Diferente das plantas, a comunidade de microalgas perifíticas é composta por uma variedade de espécies com grande diversidade em tamanho, morfologia, forma de aderência e locomoção (CANTONATI; LOWE, 2014). São indivíduos capazes de apresentar diferentes trajetórias em um cenário de sucessão, definindo dessa forma, quais serão as pioneiras ou secundárias, assim como as que serão favorecidas no substrato e apresentarem as maiores abundâncias (MIHALJEVIĆ; PFEIFFER, 2012; PFEIFFER *et al.*, 2013).

Mais recente, alguns autores buscam traçar quais são as vias que moldam a sucessão na comunidade perifítica: tamanhos das células, formas de fixação, aspetos reprodutivos e distribuição das fontes de propágulos (DUNCK *et al.*, 2015; B-BÉRES *et al.*, 2016; LUKÁCS *et al.*, 2018). No entanto, são informações que divergem dependendo das características ambientais e da composição de espécies locais, o que tem dificultado o surgimento de um modelo geral que explique o processo sucessional da comunidade de algas perifíticas.

Alguns autores questionam a natureza da sucessão de algas perifíticas, uma vez que não há substituição de espécies no decorrer do período sucessional observado, apenas mudanças nos quesitos densidade e abundância (BLUM, 1956; McCORMICK; STEVENSON, 1991). Essa afirmativa tem ganhado embasamento, uma vez que, a composição geralmente apresenta seus componentes iniciais que, conforme seu desempenho em crescimento e obtenção de recursos, determinarão como essa comunidade irá se desenvolver. No entanto, a sucessão ecológica não requer, necessariamente, rotatividade de espécies, mas mudanças nas abundâncias das espécies locais (WALKER *et al.*, 2010; ZAPLATA *et al.*, 2013). Dessa forma, identificar os mecanismos que direcionam a sucessão ecológica para a comunidade de algas perifíticas tem sido mais recorrentes para os ecólogos que usam essa comunidade como modelo para o teste de hipóteses (McCORMICK; STEVENSON, 1991; RODRÍGUEZ, 1994).

Os principais mecanismos sucessionais observados nesse período sucessional tem se fundado em relações benéficas (facilitação e a tolerância passiva) ou malélicas (inibição e tolerância ativa) entre as espécies (McCORMICK; STEVENSON, 1991). No entanto, identificar esses mecanismos dentro da comunidade não tem sido facilmente quantificado ou percebido devido à complexidade tridimensional que a comunidade perifítica apresenta (STEINMAN, 1996).

Para tanto, os estudos direcionam a identificar espécies pioneiras ou tardias e distinguir as fases na sucessão (MIHALJEVIĆ; PFEIFFER, 2012; PFEIFFER *et al.*, 2013; PFEIFFER *et al.*, 2015.; LUKÁCS *et al.*, 2018). Essas observações têm requerido informações nas formas de vida e conhecimento de aspectos da biologia das espécies (*e.g.* reprodução, forma de crescimento no substrato, utilização de nutrientes) dentro dessa comunidade que nem sempre são levados em conta em pesquisas sucessionais (PASSY; LARSON, 2011; LUKÁCS *et al.*, 2018). Fisher *et al.* (1982) defende que as algas pioneiras serão as de maior abundância no metafíton e os requerimentos ecológicos de cada espécie determinarão quais irão desenvolver maiores abundâncias no decorrer da sucessão.

Dessa forma, observar atributos ecológicos num período sucessional (*e.g.* riqueza, diversidade e equitabilidade) nessa comunidade pode nos dar respostas caso haja divergência na dominância e composição das espécies em sucessão, mesmo que sob condições ambientais idênticas, possivelmente resultem em estados estáveis alternativos na configuração da comunidade (FUKAMI; NAKAJIMA, 2011; HELSEN *et al.*, 2012).

Os estados estáveis alternativos define que as comunidades biológicas podem apresentar um ou diversos estados de equilíbrio (FUNG *et al.*, 2011). Esses estados são

observados verificando mudanças na abundância ou guilda das espécies, assim como idade e estágio dos componentes de uma população em uma determinada escala de tempo (BEISNER *et al.*, 2003). Essas mudanças são oriundas, geralmente, de perturbações de diferentes intensidades e que são capazes de mudar o direcionamento da configuração inicial de uma comunidade, mostrando uma configuração da comunidade não prevista inicialmente (BEISNER *et al.*, 2003; SCHEFFER *et al.*, 2003; DUDGEON *et al.* 2010).

A detecção dos estágios alternativos depende de observações temporais no desenvolvimento da comunidade (PETRAITIS, 2013). Para tanto, tem se requerido a detecção de períodos de histereses, que é o período entre dois pontos de equilíbrio, onde a comunidade irá apresentar uma configuração diferente da observada inicialmente, podendo ser de diferentes intensidades em termos de mudanças na composição e dominância das espécies (PETRAITIS; HOFFMAN, 2010). Em um novo cenário de desenvolvimento geralmente pós-distúrbio, essa comunidade pode retomar a sua configuração inicial ou apresentar uma nova (BEISNER *et al.*, 2003; SCHEFFER *et al.*, 2003; DUDGEON *et al.* 2010; FUKAMI; NAKAJIMA, 2011). A capacidade de voltar a uma nova configuração irá depender da capacidade de resiliência das populações das espécies (BEISNER *et al.*, 2003; DUDGEON *et al.* 2010).

Desse modo, observou-se o período sucessional em um lago temporário localizado na região semiárida do Brasil. O trabalho busca adicionar informações sobre o desenvolvimento dessa comunidade para o lago temporário, pois se trata de um ambiente instável e capaz de influenciar na dinâmica das comunidades lá viventes, e que apresentou a ocorrência de estados estáveis alternativos no desenvolvimento da comunidade de microalgas perifíticas.

REFERÊNCIAS

- BARBOSA, J. E. L.; MEDEIROS, E. S. F; BRASIL, J.; CORDEIRO, R. S.; CRISPIM, M. C. B.; SILVA, G. H. G. Aquatic systems in semi-arid Brazil: limnology and management. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v.24, p.103-118, 2012.
- B-BÉRES, V.; LUKÁCS, Á.; TÖRÖK, P.; KÓKAI, Z.; NOVÁK, Z.; T-KRASZNAI, E.; TÓTHMÉRÉSZ, B.; BÁCSI, I. Combined eco-morphological functional groups are reliable indicators of colonization processes of benthic diatom assemblages in a lowland stream. **Ecological Indicators**, v.64, p.31-38, 2016.
- BEISNER, B. E.; HAYDON, D. T.; CUDDINGTON, K. Alternative stable states in ecology. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v.1, p.376-382, 2003.

- BIGGS, B. J. F. Patterns in periphyton of streams. In.: STEVENSON, R. J.; BOTHWELL, M. L.; LOWE, R. L. (eds.). **Algal ecology**: freshwater benthic ecosystems, Academic Press, San Diego, pp.31-56, 1996.
- BIGGS, B. J. F.; SMITH, R. A. Taxonomic richness of stream benthic algae: Effects of flood disturbance and nutrients. **Limnology & Oceanography**. v.47, p.1175-1186, 2002.
- BLUM, J. L. The application of the climax concept to algal communities of streams. **Ecology**, v.37, p.603-604, 1956.
- BORDUQUI, M.; FERRAGUT, C. Factors determining periphytic algae succession in a tropical hypereutrophic reservoir. **Hydrobiologia**, v.683, p.109-122, 2012.
- BROWN, H. B. Algal periodicity in certain ponds and streams. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v.35, p.223-248, 1908.
- CANTONATI, M.; LOWE, R. L. Lake benthic algae: toward an understanding of their ecology. **Freshwater Science**, v.33, p.75-86, 2014.
- CASTENHOLZ, R. W. Seasonal changes in the attached algae of freshwater and saline lakes in the lower Grand Coulee, Washington. **Limnology and Oceanography**, v.5, p.1-28, 1960.
- DÍAZ-PANIAGUA, C.; FERNÁNDEZ-ZAMUDIO, R.; FLORENCIO, M.; GARCÍA-MURILLO, P.; GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C.; PORTHEAULT, A.; SERRANO, L.; SILJESTROM, P. Temporary ponds from the Doñana National Park: a system of natural habitats for the preservation of aquatic flora and fauna. **Limnetica**, v.29, p.41-58, 2010.
- DUDGEON, S. R.; ARONSON, R. B.; BRUNO, J. F.; PRECHT, W. F. Phase shifts and stable states on coral reefs. **Marine Ecology: Progress Series**. v.413, p.201-216, 2010.
- DUNCK, B.; RODRIGUES, L.; BICUDO, D. C. Functional diversity and functional traits of periphytic algae during a short-term successional process in a Neotropical floodplain lake. **Brazilian Journal of Biology**, v.75, p.587-597, 2015.
- EDDY, S. Fresh water algal succession. **Transactions of the American Microscopical Society**, v.44, p.138-147, 1925.

- FARIA, D. M.; CARDOSO, S. L.; MARQUES, D. M. Epiphyton dynamics during an induced succession in a large shallow lake: wind disturbance and zooplankton grazing act as main structuring forces. **Hydrobiologia**, v.788, p.267-280, 2017.
- FISHER, S. G. Recovery processes in lotic ecosystems: limits of successional theory. **Environmental Management**, v. 14, p.725-736, 1990.
- FISHER, S. G.; GRAY, L. J.; GRIMM, N. B.; BUSCH, D. E. Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding. **Ecological Monographs**, v.52, p.93-110, 1982.
- FUKAMI, T.; NAKAJIMA, M. Community assembly: alternative stable states or alternative transient states? **Ecology Letters**, v.14, p.973-984, 2011.
- FUNG, T.; SEYMOUR, S. M.; JOHNSON, C. R. Alternative stable states and phase shifts in coral reefs under anthropogenic stress. **Ecology**, v.92, p.967-982, 2011.
- GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v.53, p.7-26, 1926.
- HELSEN, K.; HERMY, M.; HONNAY, O. Trait but not species convergence during plant community assembly in restored semi-natural grasslands. **Oikos**, v.121, p.2121-2130, 2012.
- LAKE, P. S. **Drought and aquatic ecosystems: effects and responses**. Chichester, UK: Wiley-Blackwell. 2011. 381 p.
- LEIGH, C.; BOULTON, A. J.; COURTWRIGHT, J. L.; FRITZ, K.; MAY, C. L.; WALKER, R. H.; DATRY, T. Ecological research and management of intermittent rivers: an historical review and future directions. **Freshwater Biology**. v.61, p.1181-1199, 2016.
- LUKÁCS, Á.; KÓKAI, Z.; TÖRÖK, P.; BÁCSI, I.; BORICS, G.; VÁRBÍRÓ, G.; TKRASZNAI, E.; TÓTHMÉRÉSZ, B.; B-BÉRES, V. Colonization processes in benthic algal communities are well reflected by functional groups. **Hydrobiologia**, v.823, p.231-245, 2018.
- MALTCHIK, L.; FLORÍN, M. Perspectives of hydrological disturbance as the driving force of Brazilian semiarid stream ecosystems. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v.14, p.35-41, 2002.

- MALTCHIK, L.; MEDEIROS, E.S.F. Conservation importance of semi-arid streams in north-eastern Brazil: implications of hydrological disturbance and species diversity. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v.16, p.665-677, 2006.
- McCORMICK, P. V.; STEVENSON, R. J. Mechanisms of benthic algal succession in lotic environments. **Ecology**, v.72, p.1835-1848, 1991.
- MEESTER, C.; DECLERCK, S.; STOKS, R.; LOUETTE, G.; MEUTTER, F.; BIE, T.; MICHELS, E.; BRENDONCK L. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v.15, p.715-725, 2005.
- MIHALJEVIĆ, M.; PFEIFFER, T. Z. Colonization of periphyton algae in a temperate floodplain lake under a fluctuating spring hydrological regime. **Fundamental and Applied Limnology**, v.180, p.13-25, 2012.
- PASSY, S. I.; LARSON, C. A. Succession in stream biofilms is an environmentally driven gradient of stress tolerance. **Microbial Ecology**, v.62, p.414-424, 2011.
- PETRAITIS, P. **Multiple stable states in natural ecosystems**. Oxford University Press, Oxford, 2013. 188 p.
- PETRAITIS, P. S.; HOFFMAN, C. Multiple stable states and relationship between thresholds in processes and states. **Marine Ecology: Progress Series**. 413:189-200, 2010.
- PFEIFFER, T. Z.; MIHALJEVIĆ, M.; ŠPOLJARIĆ, D.; STEVIĆ, F.; PLENKOVIC-MORAJ, A. The disturbance-driven changes of periphytic algal communities in a Danubian floodplain lake. **Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems**, v.416, p.02, 2015.
- PFEIFFER, T. Z.; MIHALJEVIC, M.; STEVIC, F.; SPOLJARIC, D. Periphytic algae colonization driven by variable environmental components in a temperate floodplain lake. **Annales de Limnologie: International Journal of Limnology**, v.49, p.179-190, 2013.
- PIÑOSA, L. A. G. Influence of colonization time on phytoperiphyton growth during wet and dry seasons in brackish water pond. **Journal of Applied Phycology**, v.20, p.3633-3641, 2018.

- ROBSON, B.J.; MATTHEWS, T. G.; LIND, P. R.; THOMAS, N. A. Pathways for algal recolonization in seasonally-flowing streams. **Freshwater Biology**, v.53, p.2385-2401, 2008.
- RODRÍGUEZ, M. A. Succession, environmental fluctuations, and stability in experimentally manipulated microalgal communities. **Oikos**, v.70, p.107-120, 1994.
- SCHEFFER, M.; RINALDI, S.; HUISMAN, J.; WEISSING, F. J. Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. **Hydrobiologia**, v.491, p.9-18, 2003.
- SORIA, M.; LEIGH, C.; DATRY, T.; BINI, L. M.; BONADA, N. Biodiversity in perennial and intermittent rivers: a meta-analysis. **Oikos**, v.126, p.1078-1089, 2017.
- STEINMAN, A. D. Effects of grazers on freshwater benthic algae. In.: STEVENSON, R. J.; BOTHWELL, M. L.; LOWE, R. L. (eds.). **Algal ecology: freshwater benthic ecosystems**, Academic Press, San Diego, pp.341-374, 1996.
- STEVENSON, R. J.; PETERSON, C. G. Variation in benthic diatom (Bacillariophyceae) immigration with habitat characteristics and cell morphology. **Journal of Phycology**, v.25, p.120-129, 1989.
- TABOSA, A. B.; MATIAS, L. Q.; MARTINS, F. Live fast and die young: the aquatic macrophyte dynamics in a temporary pool in the Brazilian semiarid region. **Aquatic Botany**, v.102, p.71-78, 2012.
- TRBOJEVIĆ, I.; JOVANOVIĆ, J.; KOSTIĆ, D.; POPOVIĆ, S.; KRIZMANIĆ, J.; KARADŽIĆ, J.; SIMIĆ, G. S. Structure and succession of periphyton in an urban reservoir: artificial substrate specificity. **Oceanological and Hydrobiological Studies**, v.46, p.379-392, 2017.
- WALKER, L. R.; WARDLE, D. A.; BARDGETT, R. D.; CLARKSON, B. D. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. **Journal of Ecology**, v.98, p.725-736, 2010.
- WILLIAMS, D. D. **The biology of temporary waters**. New York, Oxford University Press, 2006, 337p.

ZACHARIAS, I.; DIMITRIOU, E.; DEKKER, A.; DORSMAN, E. Overview of temporary ponds in the Mediterranean region: threats, management and conservation issues. **Journal of Environmental Biology**, v.28, p.1-9, 2007.

ZAPLATA, M. K.; WINTER, S.; FISCHER, A.; KOLLMANN, J.; ULRICH, W. Species-driven phases and increasing structure in early-successional plant communities. **The American Naturalist**, v. 181, p.17-27, 2013.

2 ESTADOS ESTÁVEIS ALTERNATIVOS EM UM PROCESSO SUCESSIONAL DA COMUNIDADE DE ALGAS PERIFÍTICAS EM LAGO TEMPORÁRIO NO SEMIÁRIDO

Resumo

O conceito de estados estáveis alternativos tem sido aplicado de forma recorrente nos estudos de comunidades em sucessão, onde efeitos geralmente estocásticos têm induzido mudanças na configuração e fisionomia das comunidades em uma escala de tempo. Mudanças observadas na abundância de microalgas perifíticas em um período sucessional em um lago temporário evidenciou a ocorrência de estados estáveis alternativos nessa comunidade. Mudanças dos atributos ecológicos nos dias iniciais de colonização indicam que a trajetória sucessional esteve influenciada a partir desse período. Observaram-se três estados alternativos: (I) correspondente às maiores abundâncias de *Coelastrum proboscideum* e relacionada ao desenvolvimento das demais algas que compõem a comunidade perifítica; (II) estágio representado por maior abundância de *Achnantheidium minutissimum*, período em que a comunidade atingiu o estágio maduro; (III) após o declínio da abundância dessa diatomácea, a alga verde *C. proboscideum* retomou seu aumento em abundância, acompanhado pelo crescimento das demais algas perifíticas, evidenciando assim a capacidade de resiliência dessa comunidade. Como conclusão é que a comunidade de algas perifíticas é sensível a pequenas perturbações, principalmente as que possam ocorrer em período de secagem do lago temporário, direcionando essa comunidade a apresentar configurações diferentes ao decorrer do período sucessional, refletindo em estados estáveis alternativos.

Palavras-chave: *Achnantheidium minutissimum*; *Coelastrum proboscideum*; perifíton; perturbação; resiliência; sucessão.

2.1 INTRODUÇÃO

A sucessão ecológica busca entender os padrões de mudanças na composição e abundância dos organismos em uma determinada escala espacial ao longo do tempo (Walker e del Moral 2003; del Moral e Titus 2018). Esse conceito ilustra mudanças direcionais progressivas dentro das comunidades, observando mecanismos como colonização, competição e facilitação, geralmente em um cenário pós-perturbação (Meiners et al. 2015).

Os processos que impulsionam as trajetórias sucessionais têm sido classicamente atribuídos aos fatores determinísticos como os principais mecanismos influenciando os processos de sucessão (van der Valk 2011). Dessa forma, o nicho das espécies tem explicado as interações interespecíficas (*e.g.* competição e predação) assim como as características ambientais para determinar como a diversidade e composição das espécies dentro de uma comunidade em sucessão variam ao longo de gradientes ambientais e/ou espaço-temporais (Chase 2007, Chase e Myers 2011, Fukami 2015).

De forma paralela ao nicho das espécies, nas últimas décadas surgiu uma visão alternativa de que muitos padrões naturais podem ser recriados, considerando apenas os processos estocásticos de nascimento, morte, colonização e extinção local (Hubbell 2001, Chase 2003). Isso proporcionou o surgimento de debates entre determinismo e estocasticidade direcionando o processo de sucessão que, tradicionalmente, focam em sistemas terrestres e, em particular, aos padrões sucessionais das plantas (Walker e del Moral 2003, Walker 2012). No entanto, os fatores importantes para a sucessão em sistemas terrestres podem não ser os mesmos em sistemas aquáticos (Meiners et al. 2015). Por exemplo, a constante variação de comunidades planctônicas em diferentes escalas temporais, a qual embasou o conceito do não-equilíbrio (Scheffer et al. 2003, Rohde 2005).

A aplicação de vários modelos de competição, mesmo em ambientes homogêneos, afirma que as espécies nunca se encontram em um estágio de equilíbrio, mas sim em vários estágios estáveis, onde observações em determinada escala temporal sempre irão mostrar mudanças nas abundâncias das espécies (Scheffer et al. 2003). A estabilidade dentro dessa comunidade deve aumentar à medida que a comunidade avança em séries de estados sucessionais, embora a perturbação possa redefinir a sucessão para um estado anterior e impedir que as comunidades atinjam um estado de clímax (Connell 1978).

O estado clímax tem sido definido como a estabilidade dentro da comunidade, onde se espera que haja baixa variação na composição e abundância de espécies, embora múltiplos estados estáveis dentro da comunidade possam ser possíveis (Beisner et al. 2003, Scheffer et al. 2003, Dudgeon et al. 2010). A ideia de que estados estáveis alternativos possam existir nas comunidades tem sido um tema periódico na ecologia (Beisner et al. 2003, Dudgeon et al. 2010, Fukami 2015). Esse conceito explica que, sobre um determinado curso da sucessão, a comunidade pode ser influenciada por algum distúrbio que irá mudar a trajetória da sucessão (Zweig e Kitchens 2009). A detecção de estados estáveis alternativos dá-se após observações de períodos com fases intermediárias e de diferentes amplitudes e duração (histereses), até que a comunidade original retorne a fase inicial (Beisner et al. 2003, Dudgeon et al. 2010).

Algumas hipóteses têm emergido e embasado a detecção de estados estáveis alternativos nas comunidades em cenários de sucessões ecológicas:

(i) em fases iniciais, pequenos distúrbios são capazes de interferir no direcionamento de um processo de sucessão, onde as comunidades residentes irão responder a mudanças das condições abióticas ocorrentes no sistema (Shurin et al. 2004, Didham e Watts 2005; del Moral e Titus 2018);

(ii) o distúrbio inibe a chegada e estabelecimento de novas espécies colonizadoras, assim como crescimento populacional das espécies residentes. Por exemplo, isso pode envolver alterações nas taxas de natalidade, mortalidade, migração e capacidade de suporte do ambiente (Petraitis e Hoffmann 2010; Sarneel et al. 2019). Essas alterações geralmente ocorrem devido a mudanças nos “*drivers*” ambientais que influenciam essas comunidades (Miller et al. 2019);

(iii) ocorrerão mudanças abruptas na dominância das espécies após um evento de perturbação. Essas mudanças em termos de composição e dominância, não são previsíveis na trajetória sucessional inicial, e podem apresentar diferentes fases, de diferentes configurações, em diferentes períodos de equilíbrio de acordo com a frequência da perturbação. Esses estágios intermediários, e geralmente de menor duração, caracterizam o estado de histerese (Shurin et al. 2004, Dudgeon et al. 2010, Petraitis 2013);

(iv) a comunidade retorna à mesma (ou uma nova) configuração de um estágio sucessional inicial previsível após uma segunda perturbação, na qual dependerá da capacidade de resiliência e do grau de histerese sofrido na comunidade (Dudgeon et al. 2010; Wolff et al., 2019).

Com base nessas premissas, utilizaram-se observações de um curto processo de sucessão da comunidade de microalgas perifíticas, verificando atributos da comunidade como abundância, densidade, riqueza, biomassa (clorofila-*a*), diversidade e equitabilidade em resposta a variáveis físicas e químicas em um lago temporário em ambiente semiárido. As algas e cianobactérias que compõem a comunidade perifítica constituem excelentes modelos para o teste de sucessão, pois possuem curto ciclo de vida e são capazes de responder, fortemente, a pequenas alterações ocorrentes no ambiente aquático, principalmente as mudanças físico-químicas da água que pode direcionar a trajetória sucessional dessa comunidade.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

O ambiente utilizado para experimentação trata-se de um lago temporário situado na zona rural do município de Pacatuba, Ceará, Brasil (-3°55'14,9"S e -38°36'38,3"O). O clima da região é tropical semiárido e é responsável pela deficiência hídrica durante parte do ano, com chuvas concentradas nos meses de fevereiro a maio. O lago é artificial, formado a partir de uma cratera feita de extração mineral (Apêndice A - figuras a-b). Possui perímetro irregular, baixa profundidade (aproximadamente 1m), com a região litorânea composta por bancos multi-específicos de macrófitas aquáticas submersas (Charophyceae), de folhas flutuantes (Pontederiaceae, Nymphaeaceae e Menyanthaceae) e emersas (Alismataceae, Poaceae e Cyperaceae) (Apêndice A - Figuras c-d). A disponibilidade de água para esse ambiente depende exclusivamente de água da chuva.

2.2.2 Delineamento experimental e amostragem

O experimento consistiu na exposição de substratos artificiais (lâminas de vidro) de área equivalente a 7,5cm × 2,5cm, fixados a uma armação de madeira e orientado verticalmente na superfície da água. Os lados curtos das lâminas ficaram paralelos ao fundo do lago (Figura 1) (Apêndice A - Figuras c-f). Amostraram-se as lâminas aleatoriamente após o primeiro dia de incubação e novamente em intervalos (1, 3, 5, 7, 10, 15, 20, 25 e 30) durante 30 dias, de 26 de julho a 24 de agosto de 2016. Realizou-se um total de 9 amostragens, padronizadas em horários que variaram entre 09 e 10 horas da manhã. Realizou-se as amostragens no período de estiagem da região.

Em cada amostragem, coletamos aleatoriamente seis lâminas de vidro por unidade amostral: análise quantitativa do perifíton (2), análise qualitativa do perifíton (1) e clorofila-*a* do perifíton (3).

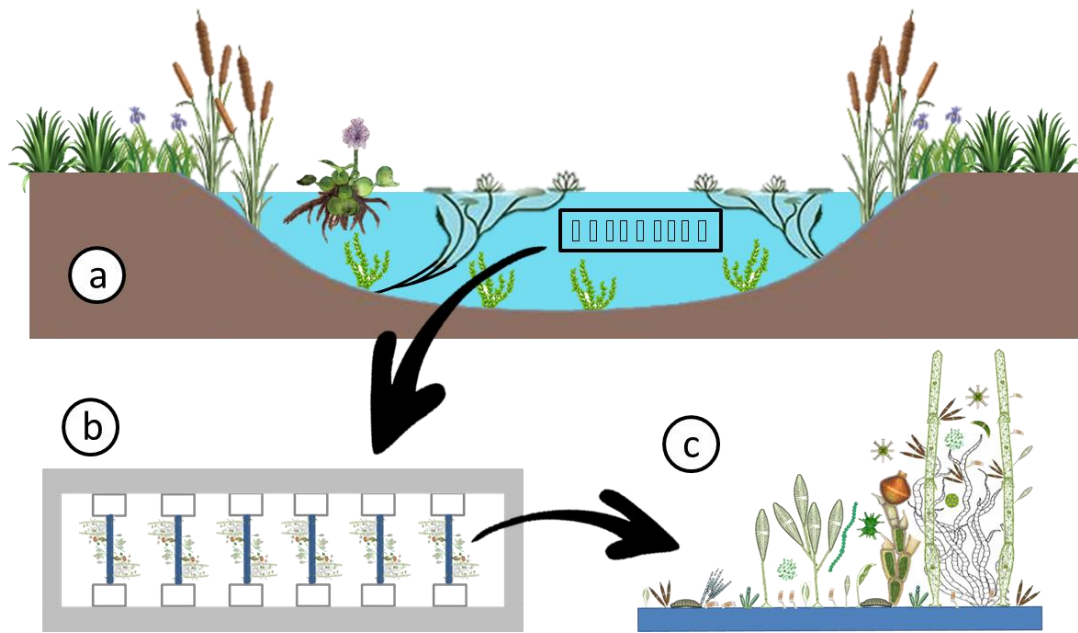


Figura 1 - Procedimento amostral do processo de colonização e sucessão das algas perifíticas em lago temporário: (a) suporte de lâminas de vidro adicionado entre bancos de macrófitas aquáticas no lago temporário; (b) disposição das lâminas de vidro colonizada por algas perifíticas; (c) matriz de algas perifíticas em estágio maduro (clímax). As escalas em tamanho não são reais.

Fonte: Fernandes, Ubirajara Lima (2019).

2.2.3 Comunidade de algas perifíticas e biomassa

Removeu-se o material perifítico das lâminas de vidro por uma lâmina de aço inoxidável envolta em papel alumínio com auxílio de jatos de água destilada, fixado e preservado em solução de Lugol acético a 5% para posterior quantificação e solução de Transeau nas amostras qualitativas.

Realizou-se a quantificação dos táxons em microscópio invertido Olympus® CK2, utilizando câmaras de sedimentação seguindo o método de Utermöhl (1958) em campos aleatórios conforme recomendação de Bicudo (1990). A contagem realizou-se até atingir, no mínimo, 100 indivíduos do táxon predominante juntamente com a estabilização da curva de espécies. A equação para o cálculo da densidade seguiu Ros (1979), adaptada para a área do substrato e os resultados expressos por unidade de área (indivíduos \times cm⁻²). Adotou-se o sistema de classificação de Round (1965, 1971) para classificação das algas.

Estimou-se a biomassa a partir da concentração de clorofila-*a* do perifíton, por meio de maceração dos filtros. Utilizou-se acetona 90% para a extração, e a leitura realizada em espectrofotometria (Golterman et al. 1978).

Para a análise da estrutura da comunidade de algas perifíticas utilizou-se como descritores: a riqueza expressa como o número de táxons; a densidade expressa como o número de indivíduos por área e a diversidade da comunidade. Para se avaliar a diversidade em cada dia de sucessão, aplicou-se o índice de diversidade de Shannon (Shannon e Weaver 1963) e a equitabilidade de Pielou (1966).

Estimou-se como espécie dominante o percentual de contribuição de cada espécie para a abundância total de algas. Apenas as espécies que tiveram um mínimo de 5% de contribuição para a abundância total foram consideradas dominantes (Pfeiffer et al. 2013).

2.2.4. Variáveis abióticas

Coletou-se amostras de água simultaneamente com as amostras da comunidade perifítica na superfície da água e próximo ao suporte de colonização. A transparência da água (SD) foi medida com disco Secchi (m) e a temperatura da água (°C) com termômetro. As demais variáveis da água, turbidez (NTU), alcalinidade (ppm CaCO₃), oxigênio dissolvido (OD) (mg.L⁻¹), o pH e a condutividade (Cond.) (μS/cm), nitrato (NO₃), nitrito (NO₂), nitrogênio total (TN) e fósforo total (TP), analisadas em laboratório usando as técnicas de Eaton et al. (2005).

2.2.5. Análise dos dados

Para verificar a associação entre a abundância das espécies dominantes ao longo do período de sucessão do experimento com as variáveis ambientais, calculou-se o Coeficiente de Correlação de Pearson. Esta é uma medida do grau de relação linear entre duas variáveis quantitativas.

Com o objetivo de avaliar as relações entre variáveis ambientais e as espécies que obtiveram um mínimo de 5% de contribuição na comunidade ao longo do experimento, realizou-se uma Análise de Correlação Canônica (CCA) (ter Braak 1986, 1987, 1988, Ter Braak e Verdonschot 1995). A CCA é uma técnica de ordenação multivariada, essencialmente desenvolvida para a ecologia de comunidades, que possibilita investigar as relações entre dois grupos de variáveis (duas matrizes) de modo direto, indicando o efeito da matriz de variáveis preditoras (variáveis ambientais) sobre a matriz de variáveis respostas (abundância total). É calculada usando a forma de média recíproca de análise de correspondência. A cada ciclo do processo de média, é realizada uma regressão múltipla dos escores da amostra nas variáveis

ambientais. As pontuações de novos locais são calculadas com base nessa regressão e, em seguida, o processo é repetido e continuado até que as pontuações se estabilizem. O resultado é que os eixos da ordenação final, em vez de simplesmente refletirem as dimensões da maior variabilidade nos dados das espécies, são restritos a combinações lineares das variáveis ambientais e dos dados das espécies (Ter Braak 1986, 1987). A Correlação de Pearson e CCA foram realizadas no *software* R (Core Team 2019), utilizando o pacote *vegan* (Oksanen et al. 2015).

2.3 RESULTADOS

Observou-se durante o período sucessional das algas perifíticas três estados alternativos de equilíbrio dentro da comunidade: A fase inicial (Fase I - colonização), representada pela maior abundância de *Coelastrum proboscideum* Bohlin (Chlorophyceae), seguida pelo crescimento das demais algas que compreendem a comunidade; Na fase intermediária (Fase II - sucessão), houve maior abundância de *Achnanthydium minutissimum* (Kützing) Czarnecki (Bacillariophyceae), e queda das outras algas da comunidade. A fase final da sucessão (Fase III - fase resiliente) caracterizou-se pela queda da abundância de *A. minutissimum*, seguida pelo aumento em abundância de *C. proboscideum* e as algas componentes restantes da comunidade (Figura 2).

Em relação aos atributos ecológicos da comunidade, observou-se que a riqueza tende a aumentar de acordo com o período de colonização e sucessão, no entanto, no quinto dia de amostragem houve uma leve queda na riqueza (Figura 3a). Os maiores valores de diversidade e equitabilidade encontraram-se entre os dias 5, 7 e 10, período de colonização (Figura 3c-d).

Os resultados mostram maiores oscilações nas concentrações de clorofila-*a* nos dias iniciais da sucessão e acentuada diminuição da biomassa no sétimo dia. O maior pico da concentração de clorofila-*a* esteve registrada no 15º dia de sucessão, o que caracteriza esse estado como o clímax em termos de produtividade para essa comunidade. Nos dias seguintes da sucessão, houve pequenas variações, em especial uma queda no 25º dia, seguida de elevação no período analisado posterior (Figura 3b).

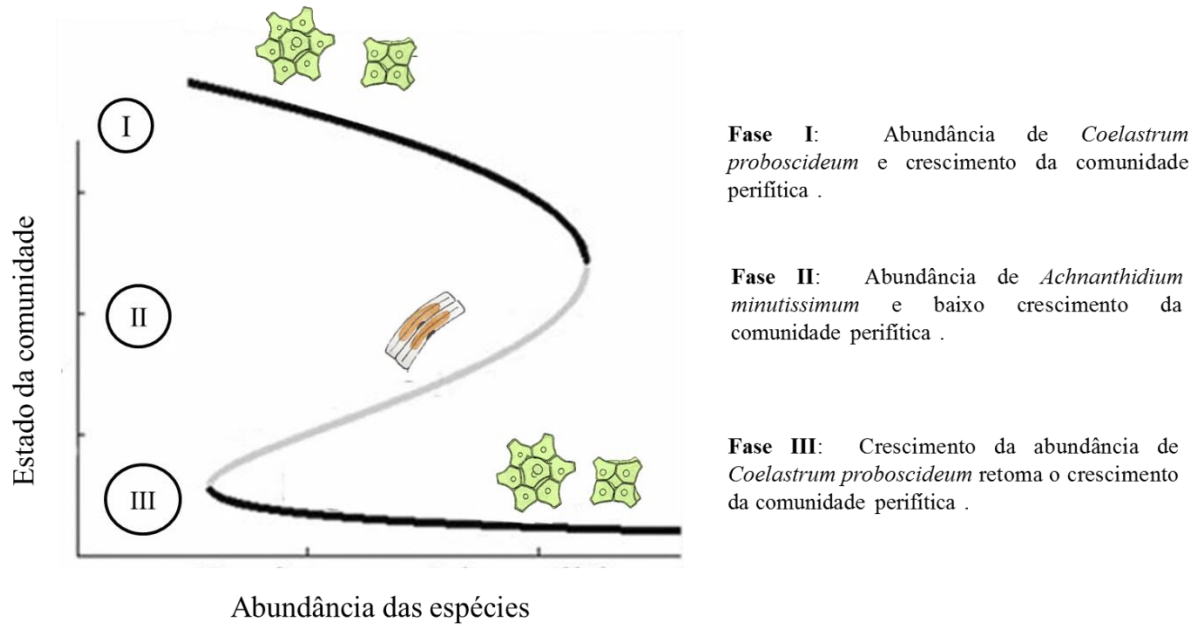


Figura 2 - Ilustração das três fases que caracterizam os estados estáveis alternativos em um processo sucessional da comunidade de algas perifíticas em lago temporário no semiárido brasileiro.

Fonte: Fernandes, Ubirajara Lima (2019).

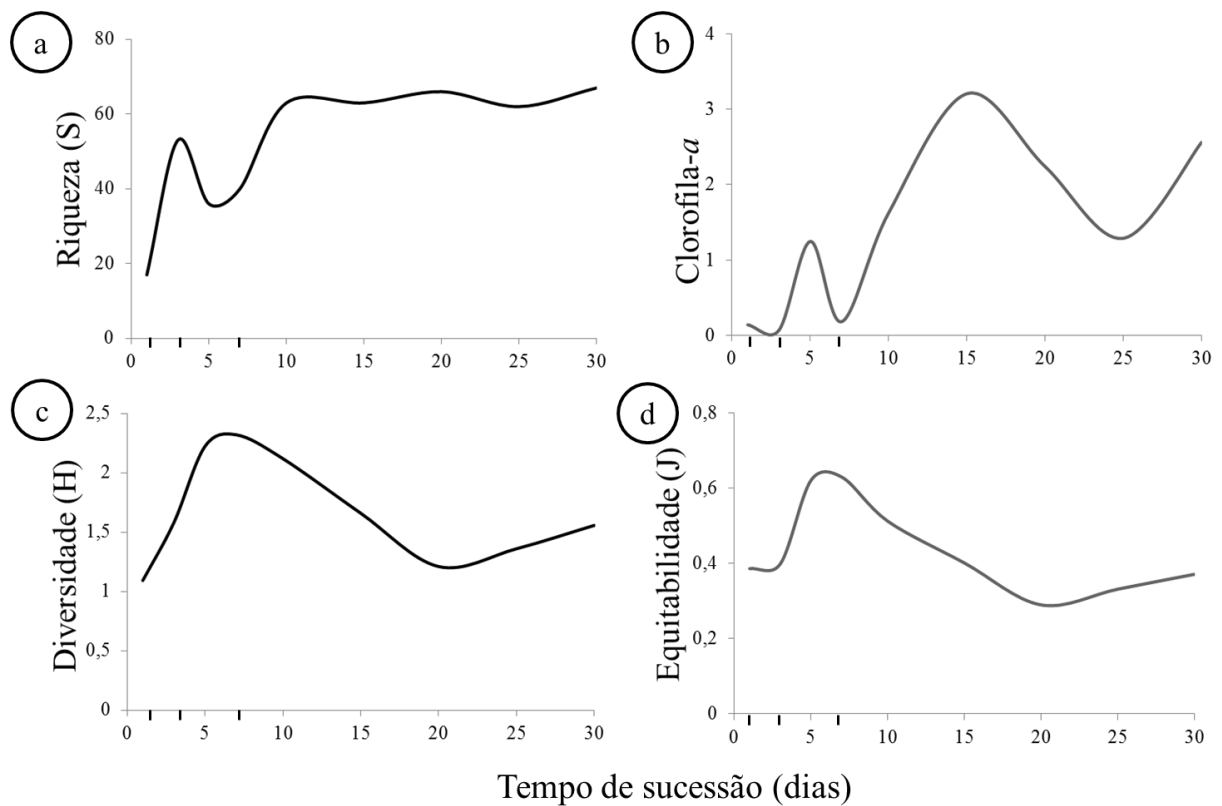


Figura 3 - Atributos ecológicos e biomassa perifítica em período de sucessão em lago temporário no semiárido brasileiro: (a) riqueza de espécies; (b) biomassa estimada em clorofila-a; (c) diversidade de Shannon; (d) equitabilidade de Pielou.

Quanto à densidade de algas perifíticas (Figura 4), é possível observar que com o avanço do processo de sucessão ocorre um forte aumento na densidade de algas perifíticas, sendo possível observar pequena variação no início da colonização logo após o 5º dia, e a maior densidade sendo observada no 20º dia de sucessão. Nos estágios iniciais as algas verdes mostrou maior densidade, apresentando leves flutuações no decorrer do período sucessional. Após o 10º dia de sucessão as diatomáceas aumentaram exponencialmente a sua densidade, atingindo maior pico no 20º dia, sofrendo variações moderadas nos dias analisados posteriormente. Enquanto diatomáceas e algas verdes tiveram baixas na densidade no 25º dia, as cianobactérias tiveram uma ascensão considerada na densidade (Figura 4).

Com relação à abundância relativa das espécies descritoras (Figura 5), a trajetória sucessional mostrou diferença entre as algas colonizadoras pioneiras e tardias, onde *C. proboscideum* iniciou a colonização com uma porcentagem de 78% da abundância sobre toda a comunidade, diminuindo à medida que o processo de sucessão prosseguia, mais intensamente no intervalo entre o 5º e 10º dias. A partir do 5º dia de colonização, a abundância da diatomácea *A. minutissimum* tornou-se dominante na sucessão, obtendo assim, crescimento exponencial após esse período, até atingir 73% da abundância total no 20º dia de sucessão. Após esta data, a abundância de *A. minutissimum* entrou em declínio, enquanto *C. proboscideum* voltou a aumentar sua abundância. A diatomácea *Nitzschia amphibia* Grunow permaneceu abundante durante todo o período sucessional observado. As demais algas tiveram maiores contribuições nos estágios iniciais, mas diminuíram com a dominância de *A. minutissimum*, e voltaram a apresentar leve aumento acompanhando *C. proboscideum*, ao final do período observado (Figura 4).

Observou-se uma correlação negativa ($t = -7.1866$; g.l. = 7; $p < 0.0001$) entre as abundâncias de *Coelastrum proboscideum* e *Achnanthydium minutissimum* de acordo com o período de sucessão observado. Já os dois primeiros eixos da CCA sumarizaram 99% da variabilidade total dos dados e evidenciaram uma nítida separação dos grupos, mostrando que as abundâncias das algas diferiram entre os dias e estiveram influenciadas pelas variáveis limnológicas. A abundância de *C. proboscideum* esteve nos três primeiros dias de colonização positivamente correlacionada no segundo eixo com a alcalinidade, pH e transparência, ao passo que a abundância de *A. minutissimum* também esteve positivamente correlacionada com as variáveis temperatura, turbidez, condutividade e oxigênio dissolvido. As demais algas que compõem a comunidade perifítica enquadradas na categoria *outras*

estiveram negativamente correlacionadas no primeiro eixo entre os dias 5 e 10 do período de colonização, tendo uma relação inversa com a variável temperatura (Figura 6).

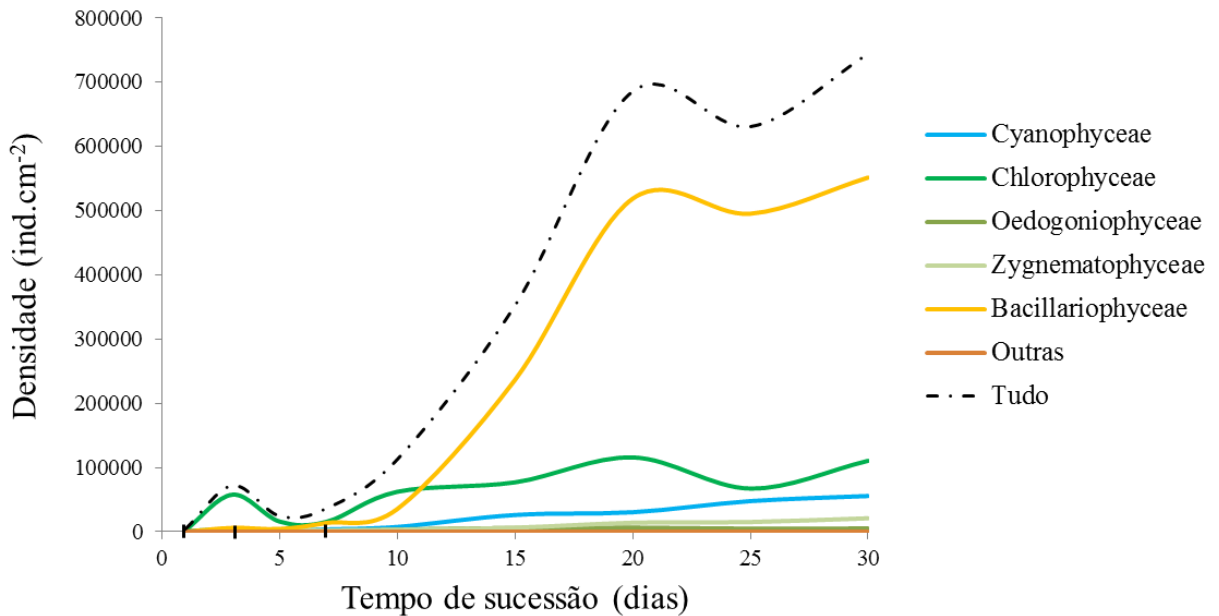


Figura 4 - Densidade de microalgas perifíticas em um período de sucessão em lago temporário no semiárido brasileiro. Onde: ind. = indivíduos.

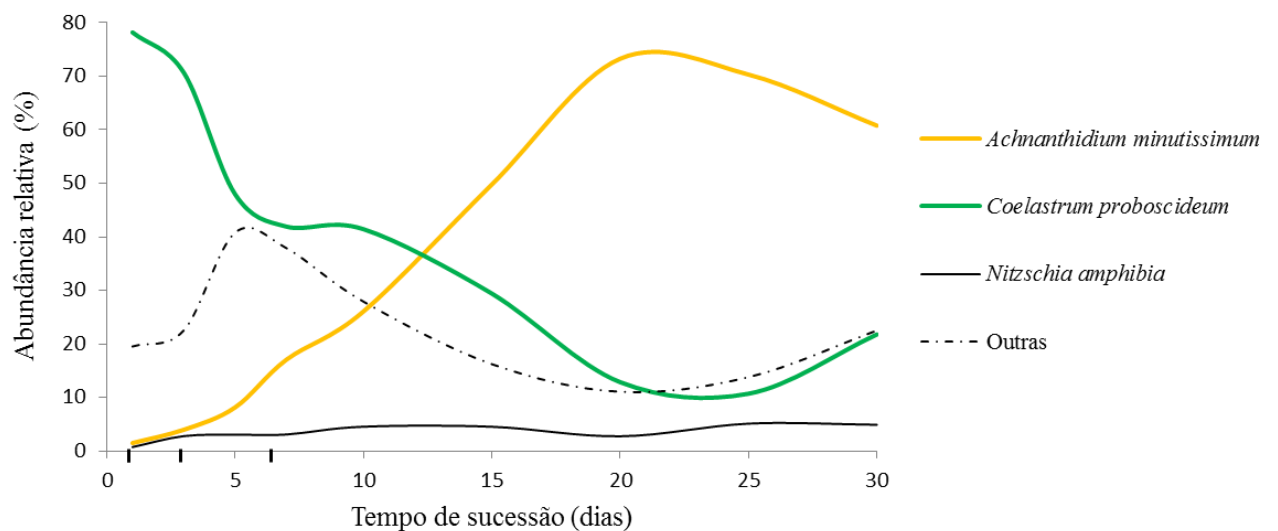


Figura 5 - Abundância relativa (%) de espécies descritivas (>5% da densidade total) de microalgas perifíticas em um período de sucessão em lago temporário no semiárido brasileiro.

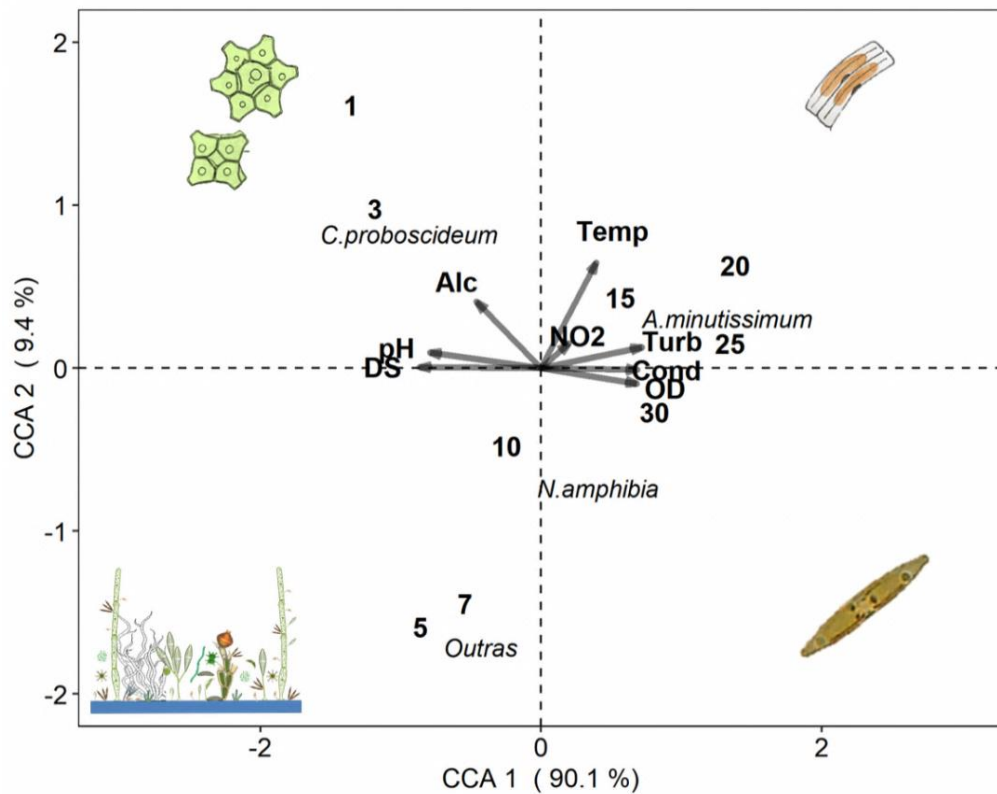


Figura 6 - Representação gráfica da Análise de Correlação Canônica (CCA) em um período de sucessão em lago temporário no semiárido brasileiro. Onde: Alc = alcalinidade; DS = disco de Secchi; Temp = temperatura; Turb = turbidez; Cond = condutividade; OD = oxigênio dissolvido; NO₂ = nitrito; *A.minutissimum* = *Achnantheidium minutissimum*; *C.probooscideum* = *Coelastrum proboscideum*; *N.amphibia* = *Nitzschia amphibia*; Os números equivalem aos dias do período de sucessão observado.

Fonte: Fernandes, Ubirajara Lima (2019).

2.4. DISCUSSÃO

As mudanças na trajetória sucessional, evidenciadas pelo favorecimento de uma única espécie com elevada abundância nos mostram que a sucessão de algas perifíticas, não segue um padrão linear, previsível e gradual previsto em trabalhos de sucessão para essa comunidade (e.g. França et al. 2011; Borduqui e Ferragut 2012; Faria et al. 2017; Piñosa 2018). A sucessão ecológica da comunidade perifítica esteve marcada por três estados na configuração da comunidade (estados alternativos): o primeiro deles com uma alga verde abundante e as demais algas em progresso ao seu desenvolvimento da comunidade perifítica; um segundo estado com uma espécie de diatomácea apresentando maior abundância, e a estagnação e queda do crescimento das outras algas que compõem a comunidade. E um terceiro estado, em que após o declínio dessa diatomácea, a comunidade inicial retornou ao seu crescimento mostrando um novo direcionamento para a estrutura da comunidade. Com

base nessas observações, podemos fazer algumas conjecturas a partir da ecologia das espécies de maior abundância e que direcionaram as mudanças de estados estáveis no período de sucessão observado.

A mudança de estados estáveis observada para essa comunidade, possivelmente, está relacionada a eventos estocásticos (distúrbio) que ocorreram nos primeiros dias de colonização e detectado por mudanças ressaltadas nos atributos ecológicos. Os distúrbios têm sido um dos principais eventos induzindo a mudança de estados alternativos, principalmente em estágios iniciais de sucessão (Petraitis 2013, Miller et al. 2019). Para a comunidade perifítica, esse período da sucessão é onde há a maior taxa de imigração de algas, tanto em formas de vida metafíticas ou em estágios de vida móveis (ex.: zoósporos), que dependem da estabilidade do substrato para sua fixação e posterior crescimento populacional (Stevenson 1990, McCormick e Stevenson 1991).

Considerações devem ser dadas ao fato de que as amostragens corresponderam ao período em que o lago encontrava-se em período de estiagem, assim como estar localizado numa região em que os corpos d'água sofrem elevada evaporação nesse período do ano. Estes ecossistemas, quando nessas condições, tornam-se instáveis, com alterações nos fatores ambientais, que por consequência influenciam a dinâmica das comunidades aquáticas (Naselli-Flores e Barone 2012, Tabosa et al. 2012). Embora não se conheça da dinâmica das microalgas perifíticas em lagos temporários em sua totalidade, é notório o conhecimento da resposta que essa comunidade dá as rápidas mudanças nas características ambientais em outros sistemas como rios (Townsend e Douglas 2014), planície de inundação (Pfeiffer et al. 2015) e lagos permanentes (França et al. 2011, Lan et al. 2018).

A queda na riqueza de espécies entre o quinto e o sétimo dia, pode ter se dado por um filtro ambiental, afetando o estabelecimento das algas recém-chegadas ao substrato, voltando a aumentar após o décimo dia, mantendo a riqueza praticamente constante. Embora a riqueza não tenha sofrido outra mudança mais acentuada no decorrer da sucessão, os demais organismos que compuseram essa comunidade contribuíram com baixa abundância no decorrer do período de sucessão. Esse padrão citado por Connell (1978) explica que a intensidade do distúrbio pode ou não influenciar na chegada e estabelecimento das espécies. E que em níveis intermediários de perturbação, as espécies pioneiras são capazes de restabelecer e coexistir com os competidores dominantes, enquanto as últimas espécies são suprimidas em suas abundâncias, mas não totalmente removidas do sistema, como é o caso dos resultados observados.

A queda na riqueza de espécies refletiu em maior diversidade e equitabilidade registrada no período de sucessão. Essa maior diversidade e equitabilidade podem ser atribuídas à queda da densidade da espécie de maior abundância no estágio inicial, *C. proboscideum*, e por ser um estágio precursor ao crescimento populacional de *A. minutissimum*, que apresentou maior densidade em um período posterior.

Em relação às concentrações da biomassa perifítica, as maiores oscilações ocorreram na fase inicial da sucessão, sendo o sétimo dia atípico com uma elevada queda que, possivelmente, seja reflexo das baixas na riqueza de espécies e da abundância de *C. proboscideum* nesse período. Uma discordância entre a maior taxa de abundância e biomassa está ligada ao fato de que as algas clorofíceas contribuíram mais para esse percentual do que as diatomáceas. *Coelastrum proboscideum* é uma alga que possui a capacidade de formar colônias muito extensas (Fenwick et al. 1966, Comas e Krienitz 1997), e seu valor na abundância acaba se tonando subestimado em relação à de *A. minutissimum*, pois são algas pequenas e geralmente ocorrem em formas solitárias ocupando o biofilme (Cyr 2016).

O crescimento das populações de *C. proboscideum* e *A. minutissimum* esteve inversamente relacionado, caracterizando, dessa forma, uma possível interação do tipo inibitória. Algas dominantes e bem estabelecidas no substrato possuem a capacidade de inibir a chegada e crescimento de novas algas em períodos sucessionais do perifíton (McCormick e Stevenson, 1991). Para tanto, considerações devem ser dadas às características da biologia reprodutiva das algas de maior abundância e que reflete no sucesso em ocupar o substrato. Assim, o crescimento populacional de *C. proboscideum* é dependente de autosporeação de suas células para formação de novas colônias, que são inicialmente de tamanho pequenas e demoram dias para crescer até o tamanho suficiente para formar novas colônias (Fenwick et al. 1966, Müller e Payer 1979, Müller e Payer 1980, Comas e Krienitz 1997) e a diatomácea *A. minutissimum* se reproduz de forma vegetativa por meio de bipartição das células, com células atingindo quase que o mesmo tamanho e com potencial de nova reprodução vegetativa, de forma muito mais rápida (Windler et al. 2015, Poulíčková et al. 2017).

Somado às características biológicas dessas algas, observou-se diferenças nos requerimentos ambientais (parâmetros físicos e químicos) que favoreceram o crescimento populacional das mesmas, diferindo entre estágios iniciais e tardios da sucessão. Na literatura é bem conhecida a relação dessas algas de maior abundância com os fatores ambientais analisados, porém *A. minutissimum* é uma alga com requerimentos ambientais mais amplos, que se adapta aos ambientes com diferentes características e possui crescimento populacional em cenários pós-distúrbios (Manoylov 2009, Cyr 2016, Poulíčková et al. 2016), em oposto as

demais algas que compõem a comunidade perifítica, evidenciado principalmente, por seu crescimento em abundância ter sido inversamente relacionado aos parâmetros observados, principalmente com a temperatura.

É possível que haja alguma relação mútua entre *C. proboscideum* e as demais algas do substrato, uma vez que o crescimento em abundância das outras algas perifíticas está sincronizado com a abundância dessa alga verde, ao ponto que, quando entram em declínio, os demais componentes da comunidade também entram. Essa alga possivelmente atua como uma facilitadora ou de tolerância passiva para o estabelecimento de novas algas colonizadoras, onde o uso de recursos não implica em competição forte. Embora a facilitação entre algas não seja facilmente detectada em pesquisas observacionais de campo (McCormick e Stevenson 1991). Krichen et al. (2019) por meio de experimentação, demonstraram que, a facilitação estabeleceu-se devido a utilização dos nutrientes disponíveis pelas espécies de algas pioneiras que criou um ambiente mais favorável para as espécies secundárias, que acabam dominando a comunidade em um cenário posterior de depleção de nutrientes.

Achnantheidium minutissimum possivelmente consegue utilizar rapidamente algum recurso e o torna limitante para outras algas, dessa forma sendo favorecida em se estabelecer e aumentar a sua abundância no substrato. Sabe-se que essa espécie é uma boa concorrente por nutrientes, quando em baixa disponibilidade (Elias et al. 2017) e que consegue obter um alto percentual de fósforo diretamente do substrato, ao contrário de outras algas do biofilme que o utilizam de outras fontes (Moeller et al. 1988). Possui a capacidade de ocupar toda a base do substrato (Ács e Kiss 1993) e de inibir o crescimento de outras algas de forma a impedir seu estabelecimento no substrato (Manoylov 2009). Também é notório que essa espécie seja uma boa concorrente no uso de nutrientes quando eles estão em baixa oferta em comparação com outras algas (Elias et al. 2017) e capaz de inibir o crescimento de outras algas. Dessa forma, a partir destas características de *A. minutissimum*, o desenvolvimento da comunidade perifítica afetou-se, sendo observado um desenvolvimento inicial, e retomado após a queda na abundância da população de *A. minutissimum*.

Em outra fase da sucessão na comunidade perifítica, observou-se a alta capacidade de resiliência dessas algas quando observamos as mudanças de fases na abundância das espécies. O período em que *A. minutissimum* apresentou sua maior abundância, caracterizou-se como um período de histerese dentro da comunidade, uma vez que a comunidade voltou a responder a sua configuração do início do período de colonização, evidenciando os estados alternativos. Embora o período de substituição da trajetória sucessional tenha durado curto período, esta é uma característica de uma histerese de baixa intensidade. De acordo com Dudgeon et al.

(2010) e Petraitis (2013), os estados estáveis alternativos das comunidades podem ser identificados com baixa ou quase nenhuma histerese. As mudanças observadas nos atributos ecológicos analisados (riqueza, diversidade, equitabilidade e biomassa) nos dão indícios de perturbações que direcionaram a mudança na trajetória da sucessão e a capacidade de recuperação da mesma.

Podemos sintetizar aqui que a sucessão do perifíton, como um todo, esteve representada por alguns mecanismos que direcionam a sucessão ecológica para a comunidade de algas perifíticas, como os citados por McCormick e Stevenson (1991): (1) facilitação (espécies pioneiras dominam o substrato e produzem mudanças autogênicas no *habitat* que favorecem colonizadores secundários); (2) inibição (a dominância inicial dos primeiros colonizadores inibe a colonização e o crescimento das espécies sucessionais tardias); (3) tolerância passiva (interação entre colonizadores precoces e secundários); e (4) tolerância ativa (aumento da abundância crescente de espécies sucessionais tardias reduz a taxa de crescimento de colonizadores precoces).

Conclui-se que em um curto estágio sucessional a comunidade de algas perifíticas pode ser sensível a pequenas mudanças, alterando assim o perfil das espécies de maior abundância num decorrer de certa escala de tempo, levando a comunidade a apresentar estados alternativos. Complementa-se que, mesmo em pequenos intervalos de tempo, a comunidade pode mostrar configuração que pode não condizer com as reais características do ambiente. Dessa forma, considera-se que uma observação numa escala de tempo maior mostraria resultados mais claros sobre o direcionamento futuro dessa comunidade ou novo aparecimento de fases. Esses resultados também dão um alerta sobre programas de monitoramento que, caso não sigam uma escala de tempo maior, pode dar uma falsa interpretação quando se tem a comunidade perifítica como indicadora de condições ambientais.

REFERÊNCIAS

Ács, É. & Kiss, K. T. 1993. Colonization processes of diatoms on artificial substrates in the River Danube near Budapest (Hungary). *Hydrobiologia* 269/270:307-315.

Beisner, B. E., Haydon, D. T. & Cuddington, K. 2003. Alternative stable states in ecology. *Front. Ecol. Environ.* 1:376-382.

Bicudo, D. C. 1990. Considerações sobre metodologias de contagem de algas do perifíton. *Acta Limnol. Bras.* 3:459-476.

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

Chase, J. M. & Myers, J. A. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366:2351-2363.

Chase, J. M. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136:489-498.

Chase, J. M. 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104:17430-17434.

Comas, A. G. & Krienitz, L. 1997. Comparative LM- and SEM-studies on *Coelastrum* (Chlorophyta, Chlorococcales) under culture conditions. *Algol. Stud.* 87:87-98.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1309.

Cyr, H. 2016. Wind-driven thermocline movements affect the colonization and growth of *Achnanthes minutissimum*, a ubiquitous benthic diatom in lakes. *Freshw. Biol.* 61:1655-1670.

Didham, R. K. & Watts, C. H. 2005. Are systems with strong underlying abiotic regimes more likely to exhibit alternative stable states? *Oikos* 110:409-416.

del Moral, R. & Titus J. H. 2018. Primary Succession on Mount St. Helens: Rates, determinism, and alternative states. In: Crisafulli C. & Dale V. *Ecological responses at Mount St. Helens: Revisited 35 years after the 1980 Eruption*. Springer, New York, NY, pp. 127-148.

Dudgeon, S. R., Aronson, R. B., Bruno, J. F. & Preech, W. F. 2010. Phase shifts and stable states on coral reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 413:201-216.

Eaton, A. D., Clesceri, L. S., Rice, E. W., Greenberg, A. E. & Franson, M. A. H. *Standard methods for the examination of water & wastewater*. 21st ed. Washington, DC: American Public Health Association, 2005.

Elias, C. L., Rocha, R. J. M., Feio, M. J., Figueira, E. & Almeida, S. F. P. 2017. Influence of the colonizing substrate on diatom assemblages and implications for bioassessment: a mesocosm experiment. *Aquat. Ecol.* 51:145-158.

Faria, D. M., Cardoso, S. L. & Marques, D. M. 2017. Epiphyton dynamics during an induced succession in a large shallow lake: wind disturbance and zooplankton grazing act as main structuring forces. *Hydrobiologia* 788:267-280.

Fenwick, M. G.; Hansen, L. O. & Lynch, D. L. Polymorphic forms of *Coelastrum proboscideum* Bohn. *T. Am. Microsc. Soc.* 85:579-581.

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

Fukami, T. 2015. Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 46:1-23.

Golterman, H. L., Clymo, R. S. & Ohmstad, M. A. M. 1978. *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters*. Blackwell, Oxford, 213 pp.

Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. *Monographs in Population Biology* 32. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, XX pp.

Krichen, E., Rapaport, A. & Le-Floc, E. 2019. Demonstration of facilitation between microalgae to face ammonia toxicity. *IWAalgae* hal-02162562v2

- Lan, B., Li, H., Xiang, X. Lin, J., Yin, J. & Yang, S. 2018. Spatial-temporal characteristics of epilithic algae succession on artificial substrata in relation to water quality in Erhai Lake, Yunnan Province, China. *Biologia* 73:821-830.
- Manoylov, K. M. 2009. Intra- and interspecific competition for nutrients and light in diatom cultures. *J. Freshwater Ecol.* 24:145-157.
- McCormick, P. V. & Stevenson, R. J. 1991. Mechanisms of benthic algal succession in lotic environments. *Ecology* 72:1835-1848.
- Meiners, S. J., Cadotte, M. W., Fridley, J. D., Pickett, S.T.A. & Walker, L. R. 2015. Is successional research nearing its climax? new approaches for understanding dynamic communities. *Funct. Ecol.* 29:154-164.
- Miller, A. D., Thompson, J. R., Tepley, A. J. & Anderson-Teixeira, K. J. 2019. Alternative stable equilibria and critical thresholds created by fire regimes and plant responses in a fire-prone community. *Ecography* 41:1-12.
- Moeller, R. E., Burkholder, J. M. & Wetzel, R. G. 1988. Significance of sedimentary phosphorus to a rooted submersed macrophyte (*Najas flexilis*) and its algal epiphytes. *Aquat. Bot.* 32:261-281.
- Muller, K. W. & Payer, H. D. 1979. The influence of pH on the cadmium-repressed growth of the alga *Coelastrum proboscideum*. *Physiol. Plantarum* 45:415-433.
- Muller, K. W. & Payer, H. D. 1980. The influence of zinc and light conditions on the cadmium repressed growth of the green alga *Coelastrum proboscideum*. *Physiol. Plantarum* 50:265-8.
- Naselli-Flores, L. & Barone, R. 2012. Phytoplankton dynamics in permanent and temporary Mediterranean waters: is the game hard to play because of hydrological disturbance? *Hydrobiologia* 698:147-159.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M., Henry, H. & Wagner, H. *Community ecology package: ordination, diversity and dissimilarities*. Disponível em: <<http://cran.r-project.org>; <http://vegan.r-forge.r-project.org>>. Acesso em: 05 Mar. 2015.

Petraitis, P. 2013. *Multiple stable states in natural ecosystems*. Oxford University Press, Oxford, 188 pp.

Petraitis, P. S. & Hoffman, C. 2010. Multiple stable states and relationship between thresholds in processes and states. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 413:189-200.

Pfeiffer, T. Z., Mihaljević, M., Špoljarić, D., Stević, F. & Plenkovic-Moraj, A. 2015. The disturbance-driven changes of periphytic algal communities in a Danubian floodplain lake. *Knowl. Manag. Aquat. Ec.* 416:02.

Pfeiffer, T. Z., Mihaljević, M., Stević, F. & Špoljarić, D. 2013. Periphytic algae colonization driven by variable environmental components in a temperate floodplain lake. *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.* 49:179-190.

Pielou, E. C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collection. *J. Theor. Biol.* 13: 131-144.

Piñosa, L. A. G. 2018. Influence of colonization time on phytoperiphyton growth during wet and dry seasons in brackish water pond. *J. Appl. Phycol.* 20:3633-3641.

Pouličková, A., Letáková, M., Hašler, P. Cox, E. & Duchoslav, M. 2017. Species complexes within epiphytic diatoms and their relevance for bioindication of trophic status. *Sci. Total Environ.* 599-600:820-833.

R Core Team 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Rohde, K. 2005. *Nonequilibrium ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 223 pp.

Ros, J. 1979. *Práctica de Ecología*. Omega, Barcelona.

Round, F. E. 1965. *The biology of the algae*. Edward Arnold (Publishers) Ltd , London, XX pp.

Round, F. E. 1971. The taxonomy of the Chlorophyta, 2. *J. Brit. Phycol. Soc.* 6:235-264.

Sarneel, J. M., Hefting, M. M., Kowalchuk, G. A., Nilsson, C., van der Velden, M., Visser, E. J. W., Voosenek, L. A. C. J. & Jansson, R. 2019. Alternative transient states and slow plant community responses after changed flooding regimes. *Global Change Biol.* 25:1358-1367.

Scheffer, M., Rinaldi, S., Huisman, J. & Weissing, F. J. 2003. Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia* 491:9-18.

Shannon, C. E. & Weaver, W. 1963. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana and Chicago. 117 pp.

Shurin, J. B., Amarasekare, P., Chase, J. M., Holt, R. D., Hoopes, M. F. & Leibold, M. A. 2004. Alternative stable states and regional community structure. *J. Theor. Biol.* 227:359-68.

Stevenson, R. J. 1990. Benthic algal community dynamics in a stream during and after a spate. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 9:277-288.

Tabosa, A. B., Matias, L. Q. & Martins, F. R. 2012. Live fast and die young: the aquatic macrophyte dynamics in a temporary pool in the Brazilian semiarid region. *Aquat. Bot.* 102:71-78.

Ter Braak, C. J. F. & Verdonschot P. F. M. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquat. Sci.* 57:255-289.

Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167-1179.

Ter Braak, C. J. F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69:69-77.

Ter Braak, C. J. F. 1988. *CANOCO* - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Report LWA-88-02. Agricultural Mathematics Group, Wageningen.

Townsend, S. A. & Douglas, M. M. 2014. Benthic algal resilience to frequent wet-season storm flows in low-order streams in the Australian tropical savanna. *Freshw. Sci.* 33:1030-1042.

Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodic. *Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 9:1-39.

van der Valk, A. G. 2011. Origins and development of ecology. In: deLaplante, K., Brown, B. & Peacock, K. A. *Handbook of the philosophy of science*. Volume 11: Philosophy of Ecology. 1st edn. Oxford, UK: Elsevier. 25-48 pp.

Walker, L. R. & del Moral, R. 2003. *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. Cambridge University Press, New York, 442 pp.

Walker, L. R. 2012. *The biology of disturbed habitats*. Oxford University Press, Oxford, 319 pp.

Windler, M., Leinweber, K., Bartulos, C. R., Philipp, B. & Kroth, P. G. 2015. Biofilm and capsule formation of the diatom *Achnanthes minutissimum* are affected by a bacterium. *J. Phycology* 51:343-355.

Wolff, B. A., Duggan, S. B. & Clements, W. H. 2019. Resilience and regime shifts: do novel communities impede ecological recovery in a historically metal-contaminated stream? *J. Appl. Ecol.* DOI: 10.1111/1365-2664.13503.

Zweig, C. L. & Kitchens, W. M. 2009. Multi-state succession in wetlands: a novel use of state and transition models. *Ecology* 90:1900-1909.

APÊNDICE A - Procedimento amostral da sucessão da comunidade de algas perifíticas em um lago temporário do semiárido (Pacatuba, Ceará).

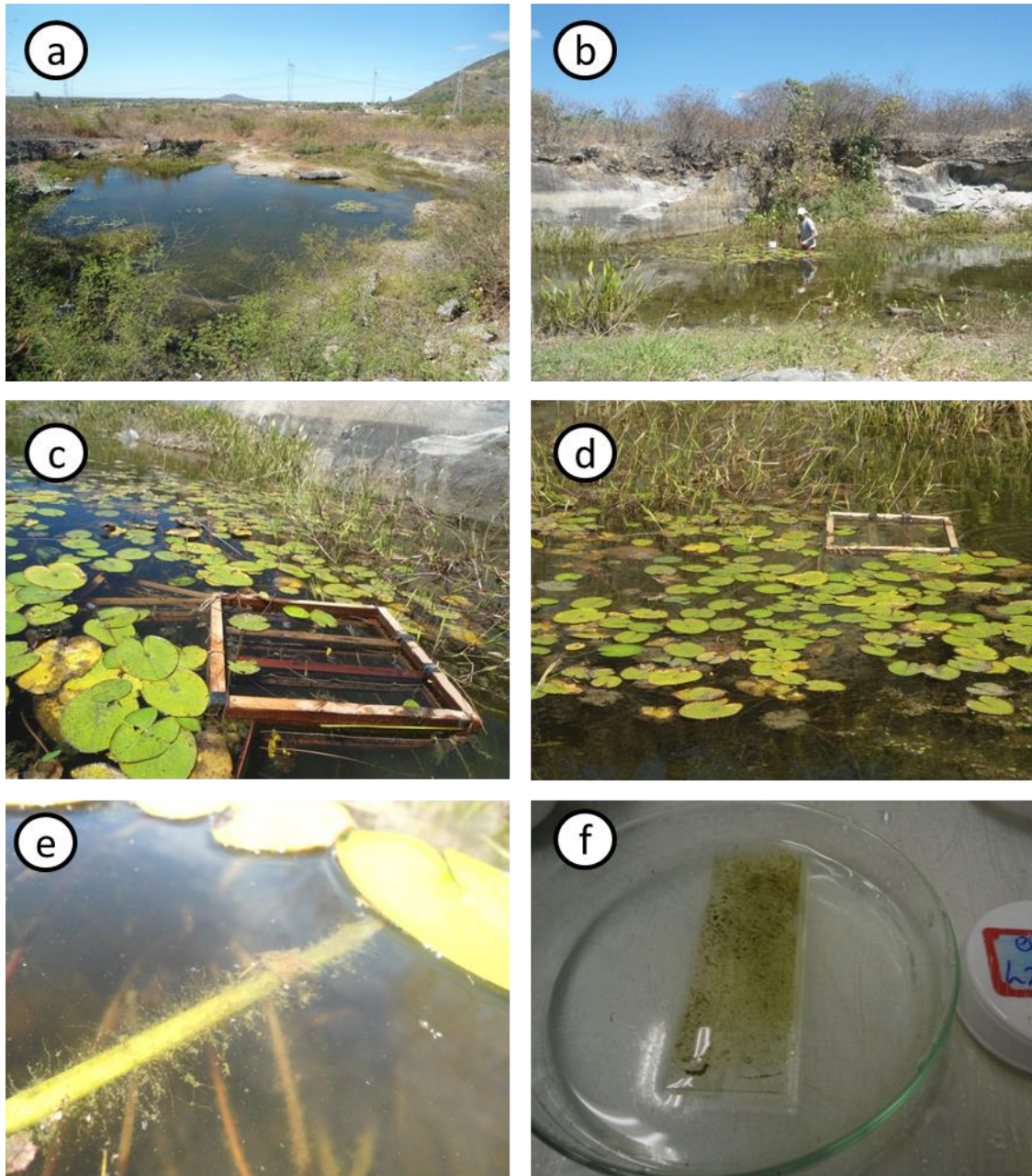


Figura A1 (a-f) - Procedimentos de experimentos em campo, onde: (a) vista parcial do lago temporário localizado em Pacatuba, Ceará; (b) instalação do suporte com substrato artificial no lago temporário; (c-d) posicionamento do suporte com substrato artificial entre bancos de da macrófita aquática *Nymphoides indica*; (e) desenvolvimento da comunidade perifítica em pecíolo da macrófita aquática *Nymphoides indica*; (f) comunidade perifítica em desenvolvimento sobre substrato artificial.