

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

DIEISON ANDRÉ MOI

**Plantas submersas e flutuantes como estados alternativos:** mecanismos e efeitos na cadeia trófica de um lago raso tropical

Maringá, PR  
2019

DIEISON ANDRÉ MOI

**Plantas submersas e flutuantes como estados alternativos: mecanismos e efeitos na cadeia trófica de um lago raso tropical**

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: Prof. Dr. Roger Paulo Mormul

Maringá, PR  
2019

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

M712p      Moi, Dieison André, 1995-  
Plantas submersas e flutuantes como estados alternativos : mecanismos e efeitos na cadeia trófica de um lago raso tropical / Dieison André Moi. -- Maringá, 2019.  
44 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--  
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2019.  
Orientador: Prof. Dr. Roger Paulo Mormul.

1. Plantas aquáticas - Lagos rasos - Reações multitróficas - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Ecossistemas aquáticos, Dinâmica de - Competição. 3. Estados Estáveis Alternativos, Teoria de. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -581.76361809816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

DIEISON ANDRÉ MOI

**Plantas submersas e flutuantes como estados alternativos: mecanismos e efeitos na cadeia trófica de um lago raso tropical**

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

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

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Franco Teixeira de Mello  
Universidad de la República de Uruguay (UdelaR)

Aprovada em: 21 de fevereiro de 2019.

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

Dedico esse trabalho a  
todos aqueles que amam a  
ciência.

## AGRADECIMENTOS

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

Agradeço aos laboratórios de: macrófita aquática, fitoplâncton, zooplâncton, peixes e limnologia básica que disponibilizaram os dados para a realização do estudo.

Agradeço a todos os professores do PEA que contribuíram para a minha formação acadêmica.

Agradeço de coração a Bete, Jocemara, Salete e João pelo suporte.

Agradeço ao Prof. Dr. Diego Corrêa Alves pelo auxílio com o modelo de regressão bayesiano, que complementou de forma brilhante o estudo.

Agradeço ao doutor Pablo Augusto Poletto Antiqueira pelo auxílio com o modelo de equação estrutural que contribui de forma exuberante com o estudo.

Agradeço ao Mário Sérgio Dainez-Filho pelo auxílio nos complicados cálculos de cobertura vegetação, foi de grande ajuda para o estudo.

Agradeço aos meus colegas de laboratório, por todas as discussões científicas, em especial a Jéssica Ernandes da Silva pela leitura e correção do projeto inicial. E meu grande amigo Raúl Fernando García Ríos pelas discussões e leituras científicas.

Agradeço em especial a meu orientador, Prof. Dr. Roger Paulo Mormul, o qual eu tenho grande admiração, e que é um dos principais responsáveis pelo meu fascínio pela ciência. Certamente, uma das pessoas mais brilhantes que já tive a oportunidade de conhecer.

Agradeço a minha família, em especial a minha mãe, Loreci Maria Johann, a pessoa mais aguerrida que eu conheço, a qual tenho enorme admiração.

Finalmente, eu agradeço a minha namorada, Natália Pereira Garcia, por ser a pessoa que sempre esteve ao meu lado nos momentos mais difíceis que enfrentei. Espero que um dia eu possa retribuir parte de tudo que já fez por mim.

“O presente trabalho foi realizado com apoio da Coodenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.”

“This study was financed in part by the Coodenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001.”

Você pode encontrar as coisas que  
perdeu, mas nunca as que  
abandonou.

(GANDALF)

## **Plantas submersas e flutuantes como estados alternativos:** mecanismos e efeitos na cadeia trófica de um lago raso tropical

### **RESUMO**

A teoria de estados estáveis alternativos tem predito que a assimétrica competição por luz e nutrientes entre plantas submersas e flutuantes pode resultar em estados estáveis alternativos, sendo que sob elevados níveis de nutrientes as plantas submersas são substituídas pelas flutuantes. Altos níveis de nutrientes promove o excessivo crescimento de plantas flutuantes, resultando na redução da disponibilidade de luz e oxigênio na coluna d'água, que pode ter grandes efeitos na cadeia trófica aquática. Em adição, especula-se que diferentes mecanismos direcionam a dominância de plantas submersas e flutuantes como estados alternativos. Portanto, (i) entender como a mudança de estados alternativos entre plantas submersas e flutuantes ocorre em lagos naturais, (ii) analisar os efeitos desses estados alternativos na cadeia trófica e (iii) desvendar possíveis mecanismos que levam a essas mudanças de estados tem sido um dos grandes desafios na ecologia. Para tanto, utilizou-se quatro anos de dados de um lago raso tropical para preencher essas 3 lacunas da ecologia. Os resultados obtidos indicaram que, em altos níveis de nutrientes as plantas flutuantes dominaram como um estado alternativo *sombreado*, no qual as plantas submersas foram excluídas, devido à baixa disponibilidade de luz. Em contrapartida, em baixos níveis de nutrientes as plantas submersas dominaram como estado alternativo *não-sombreado*, no qual não houve registro de plantas flutuantes, devido à baixa disponibilidade de nutrientes. No estado *sombreado* a cadeia trófica do lago foi simplificada, com ausência de peixes piscívoros e baixa densidade de zooplâncton e fitoplâncton. Entretanto, no estado *não-sombreado* observou-se uma complexa cadeia trófica, controlada pela presença de peixes piscívoros, além de elevadas densidades de zooplâncton, fitoplâncton e macroinvertebrados bentônicos. Diferentes mecanismos foram responsáveis por cada estado alternativo. O estado *não-sombreado* foi controlado por relações tróficas descendentes, sendo que peixes piscívoros tiveram um forte efeito negativo nos níveis de fósforo, enquanto que, o estado *sombreado* foi controlado por fatores ascendentes, uma vez que mudanças climáticas, como extremas secas favoreceram a elevação dos valores de fósforo. Esses resultados são uma útil contribuição para a teoria de estados alternativos, quanto a: (i) mostrar de forma natural como a mudança de estados alternativos entre plantas aquáticas ocorre, (ii) mostrar os impactos negativos da dominância de plantas flutuantes na diversidade do lago e (iii) indicar que mudanças climáticas extremas levam a dominância de plantas flutuantes como um estado alternativo.

**Palavras-chave:** *Bottom-up*. Cascata trófica. Competição. Extremos climáticos. Mudança de regime. *Top-down*.



## **Submerged and free-floating plants as alternative states: mechanisms and effects on the food chain of a tropical shallow lake**

### ***ABSTRACT***

The theory of alternative stable state has predicted that the asymmetric competition by light and nutrients between submerged and free-floating plants can result in alternative states, in which free-floating plants substitute submerged plants under high nutrients levels. High levels of nutrients promote the excessive growth mats of free-floating plants, resulting in decreased availability of oxygen and light on the water column, which can have great effects on the aquatic food chain. In addition, it is speculated that different mechanisms drive the dominance of submerged and floating plants as an alternative state. Thus, (i) understand how the change between submerged and floating plant occurs in natural shallow lakes, (ii) analyse potential trophic interactions and structure in each alternative state; and, (iii) elucidate possible mechanisms that drive the shift between these two alternative states, has been one of the great challenges in ecology. In this sense, the present study used four years of data from a tropical shallow lake to fill these gaps. The study showed that, in high nutrients levels, floating plants dominated as an alternative state *shaded*, in which submerged plants were absent because of the low light availability. On the other hand, in low nutrient levels, submerged plants dominated as an alternative state *unshaded*, being floating plants limited by nutrients competition. In *shaded-state*, the trophic chain was simplified, with the absence of piscivorous fish and low zooplankton and phytoplankton density. In contrast, in *unshaded-state*, was found one trophic chain complexity drive by piscivorous fish and high zooplankton, phytoplankton, and benthic macroinvertebrates density. Finally, different mechanisms influenced each alternative state. The *unshaded-state* was drive by top-down mechanisms, being that piscivorous fish had a strong negative effect on phosphorus levels, while *shaded-state* was driven by bottom-up mechanisms, since climate change such as extreme droughts favoured elevation of phosphorous levels. These results are an important contribution to the alternative stable state theory, regarding (i) show how the change in dominance between submerged and free-floating plant as alternative state occurs in natural freshwater ecosystem, (ii) show the negative impacts of the floating plant dominance on lake diversity and (iii) suggest that climate changes lead the floating plant dominance as an alternative state.

**Keywords:** *Bottom-up*. Climatic extremes. Competition. Regime shift. *Top-down*. Trophic cascade.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Ecology*. Disponível em: <<https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/ub/journal/19399170/resources/author-guidelines-ecy>>

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	11
<b>2</b>	<b>MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	14
2.1	ÁREA DE ESTUDO.....	14
2.2	VARIÁVEIS FÍSICO-QUÍMICAS .....	15
2.3	VARIÁVEIS BIÓTICAS .....	16
2.4	ANÁLISE DOS DADOS .....	18
<b>3</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	20
3.1	MUDANÇA DE ESTADO ALTERNATIVO .....	20
3.2	CARACTERÍSTICAS DE CADA ESTADO .....	22
3.3	RELAÇÕES TRÓFICAS .....	24
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	25
4.1	POSSÍVEIS IMPLICAÇÕES DO ESTUDO.....	32
<b>5</b>	<b>CONCLUSÃO</b> .....	33
	<b>LITERATURA CITADA</b> .....	34
	APÊNDICE A - Principais espécies de peixes encontradas.....	42
	APÊNDICE B - Nível hidrológico do rio Paraná.....	43
	APÊNDICE C - Variação temporal de oxigênio e pH.....	43
	APÊNDICE D - Variação temporal da concentração de clorofila-a e turbidez.....	43
	APÊNDICE E - Porcentagem dos principais grupos do fitoplâncton.....	44

## 1 INTRODUÇÃO

Lagos rasos são ecossistemas complexos que podem sofrer abruptas mudanças de estados alternativos (Scheffer et al. 1990, Folk et al. 2004, Scheffer e van Ness 2007), comumente caracterizadas por alternâncias na dominância de produtores primários (Genkai-Kato et al. 2012). A substituição de plantas submersas por plantas flutuantes é uma das mudanças de estados alternativos mais estudadas em lagos rasos (Scheffer et al. 2003, Netten et al. 2010, Smith 2014, Strange et al. 2018), principalmente pelo fato que, densos tapetes de pequenas plantas flutuantes (p.ex., Azollaceae e Lemnaceae) impactam a qualidade da água e ameaçam a biodiversidade e o funcionamento desses ecossistemas (Janse e van Puijenbroek 1998). Portanto, é de crucial importância entender quais fatores controlam a ocorrência dessas plantas flutuantes, e os seus efeitos na cadeia trófica de lagos rasos.

A competição entre plantas aquáticas submersas e flutuantes é regulada pela disponibilidade de nutrientes e luz (Scheffer et al. 2003), sendo que, o balanço entre a capacidade de capturar/utilizar nutriente e luz determina a vantagem competitiva entre essas plantas (Szabo et al. 2010). Com relação a nutrientes, as plantas submersas podem ser consideradas excelentes competidoras, pois extraem nutriente diretamente do sedimento utilizando as raízes (Chambers et al. 1989), além de absorver nutrientes da coluna d'água (Madsen e Cedergreen 2002). Juntos, esses processos causam uma redução considerável da disponibilidade de nutrientes para as plantas flutuantes, as quais necessitam de altas concentrações de nutrientes para crescer, e ao mesmo tempo, não tem acesso aos estoques de nutrientes do sedimento. Com relação a luz, as plantas flutuantes levam vantagem competitiva, pois vivem no topo da coluna d'água com acesso direto a esse recurso, enquanto as plantas submersas, vivendo no fundo dos lagos, são susceptíveis ao sombreamento e escassez desse recurso (Scheffer et al. 2003).

Em condições eutróficas as plantas flutuantes podem se estabelecer e dominar, devido ao aumento na disponibilidade de nutrientes, o que pode acarretar no aumento da competição por luz, e gerar a dominância das plantas flutuantes e um estado alternativo auto-estabilizado (McCann 2016). De fato, estudos experimentais e teóricos, indicam que sob altos níveis de nutrientes, plantas flutuantes podem se estabelecer como um estado alternativo, no qual as plantas submersas são ausentes (p.ex., Portielje e Roijackers 1995, Janes et al. 1996, McCann 2016). Contudo, estudos teóricos e experimentais são limitados quanto a sua capacidade de reproduzir as complexas relações que ocorrem na natureza. Além disso, apesar de evidências teóricas e experimentais, essa mudança de estados alternativos ainda necessita ser melhor compreendida, principalmente em ecossistemas aquáticos tropicais.

O estado alternativo dominado por vegetação submersa é considerado prístino na maioria dos lagos rasos (Scheffer et al. 2001). Plantas submersas sustentam uma elevada biodiversidade (Jeppesen et al. 2000), e são relacionadas com importantes processos ecossistêmicos (p.ex., produtividade e ciclos biogeoquímicos) além de atuarem como um elo entre o sedimento e a coluna d'água (Carpenter e Lodge 1986). A mudança para um estado dominado por plantas flutuantes leva a abruptas alterações na via de produção primária do lago, uma vez que, as plantas submersas são relacionadas com a produção primária bentônica, enquanto as plantas flutuantes são estritamente pelágicas (Scheffer 2004). Essa mudança repentina na via de produção primária pode desencadear uma cascata de efeitos na cadeia trófica do lago (Villamagna e Murphy 2010). Esses efeitos são acentuados com o aumento dos níveis de nutrientes, promovendo o excessivo crescimento das plantas flutuantes que reduzem drasticamente a penetração de luz para as camadas subjacentes e limitam a fotossíntese de plantas submersas (Netten et al. 2010). A baixa produção primária submersa, associada a altas taxas de decomposição microbiana provoca condições de anoxia no fundo do lago, o que resulta na mortalidade dos organismos aquáticos (Netten et al. 2010). Em adição, é esperado que essas condições anóxicas afetam principalmente espécies de altos níveis tróficos como predadores de topo (p.ex., peixes piscívoros), e a ausência ou baixa biomassa de peixes piscívoros em condições de altos níveis de nutrientes (Jeppesen et al. 1990, 1994) pode ter sérias implicações na cadeia trófica de lagos rasos.

O estado alternativo dominado por plantas flutuantes possui efeitos sobre a cadeia trófica distintos dos efeitos registrados para o estado dominado por plantas submersas (Moss 1998, Meerhof et al. 2003). Por exemplo, o papel estruturante de plantas flutuantes é inferior ao de plantas submersas (Meerhoff et al. 2003), pois as plantas flutuantes são menos efetivas como refúgio do que as plantas submersas (Meerhoff et al. 2007, Teixeira-de Mello et al. 2009, Teixeira-de Mello et al. 2016), principalmente, pequenas plantas flutuantes (p.ex., Azollaceae e Lemnaceae). A baixa efetividade de refúgio poderia interferir na cadeia trófica do lago, por exemplo, favorecendo a predação do zooplâncton por peixes planctívoros e macroinvertebrados predadores (Jeppesen et al. 1997). Além disso, a associação da baixa biomassa de peixes piscívoros em altos níveis de nutrientes, alta cobertura de pequenas plantas flutuantes e ausência de plantas submersas poderia acarretar na simplificação da cadeia trófica desses ecossistemas.

Diferentes mecanismos podem direcionar a mudança de estados alternativos entre plantas submersas e flutuantes em lagos rasos. Por exemplo, para lagos rasos em planícies de inundação, as flutuações no nível hidrológico podem ser um dos principais controladores da disponibilidade de nutrientes (Junk et al. 1989; Wantzen et al. 2008), bem como um dos fatores

que desencadeia a alternância entre estados alternativos (p.ex., Mormul et al. 2012). Nesses ambientes, mudanças climáticas como, por exemplo, secas e cheias extremas também poderiam ser um importante fator que desencadearia mudanças de estados alternativos (van Geest et al. 2007, Schooler et al. 2011, Shivers et al. 2018). Além disso, relações tróficas estruturadoras das comunidades aquáticas (Lemmens et al. 2018) também poderiam desencadear mudanças de estados alternativos (p.ex., Gragnani et al. 1999, Scheffer et al. 2000). Por exemplo, os animais podem ter efeitos diretos e indiretos no ciclo de nutrientes em lagos rasos, atuando como um recurso ou sumidouro de nutrientes (Vanni et al. 2013). Em alguns lagos, os animais têm papel fundamental no ciclo de nutrientes, que é definido como transformações do nutriente de uma forma química para outra e fluxo de nutrientes entre os organismos, habitats e até mesmo ecossistemas (Houser et al. 2000, Hjäner e Hansson 2002). Por exemplo, peixes bentônicos podem aumentar os níveis de nutrientes na coluna d'água, via resuspensão do sedimento (Mormul et al. 2012, Vanni et al. 2013), o que poderia favorecer plantas submersas e algas fitoplanctônicas. Peixes planctívoros por sua vez, podem aumentar os níveis de nutrientes na zona pelágica por meio da excreção, além de atuar como uma ponte, translocando nutrientes entre diferentes compartimentos dos lagos (Vanni et al. 1997, Vanni 2002). Em contrapartida, o controle descendente de peixes piscívoros sobre peixes bentônicos e planctívoros pode levar a redução nos níveis de nutrientes e influenciar positivamente as plantas submersas (Scheffer 2004). Macroinvertebrados bentônicos também podem favorecer indiretamente as plantas flutuantes, aumentando os níveis de nutrientes, por meio da bioturbação (Vaughn e Hakenkamp 2001, Adámek e Marsálek 2013). Dessa forma, monitorar lagos rasos tropicais em áreas com ciclo hidrológico bem definindo, susceptíveis aos efeitos das mudanças climáticas, bem como entender o papel da cadeia trófica nos níveis de nutrientes, pode gerar uma importante ferramenta para o controle de pequenas plantas flutuantes.

Nesse estudo, utilizaram-se dados de um lago raso tropical para explorar a alternância de estados alternativos, na qual foi observada mudança na dominância de plantas submersas por flutuantes. Além disso, analisaram-se as relações tróficas em cada estado alternativo registrado. Por fim, foram utilizados os resultados obtidos para propor possíveis mecanismos que direcionaram essa mudança de estado alternativo. Partindo do pressuposto que os níveis de nutrientes são os principais controladores da competição entre plantas submersas e flutuantes (Scheffer et al. 2003), e que, diferentes fatores podem afetar os níveis de nutrientes, testaram-se os efeitos diretos e indiretos entre os componentes da cadeia trófica e fatores abióticos sobre as concentrações de fósforo do lago. A presença de plantas submersas eleva a complexidade de habitats (Thomaz et al. 2008), que pode levar a um aumento na abundância de presas devido a

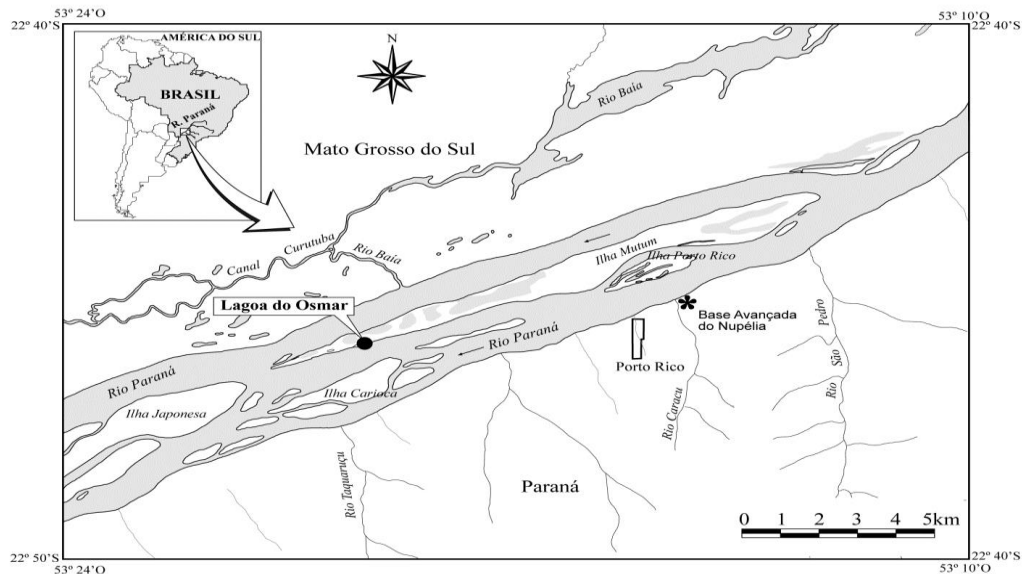
maior disponibilidade de refúgios (Teixeira-de Mello et al. 2015). Plantas submersas também mantem condições favoráveis para que predadores de topo sejam abundantes. Além disso, mudanças climáticas, como secas extremas podem favorecer a dominância de pequenas plantas flutuantes, por meio da facilitação na resuspensão de nutrientes do sedimento (Thomaz et al. 2004). Dessa forma, elencou-se como predição que, complexas relações tróficas e a presença de predadores de topo caracterizariam o estado dominado por plantas submersas, pois o controle descendente por peixes piscívoros manteria a concentração de fósforo reduzida, favorecendo a dominância de plantas submersas. Com o aumento nos níveis de nutrientes a contribuição de peixes piscívoros é reduzida (Jeppesen et al. 1990, 1994). A redução dos predadores de topo acarretaria na simplificação da cadeia trófica, e nesse caso, associado a baixos níveis de água a resuspensão de fósforo poderia ser acentuada, favorecendo a dominância de plantas flutuantes.

## **2 MATERIAIS E MÉTODOS**

### **2.1 ÁREA DE ESTUDO**

A planície de inundação do alto rio Paraná está situada acima da usina hidrelétrica de Itaipu e possui aproximadamente 250 km de extensão ocupando uma área de 5.268 km<sup>2</sup>, na qual se anastomosam numerosos canais secundários, lagos e rios. Além disso, toda a região é circundada por vastas florestas, englobando uma grande diversidade de ambientes, que suportam uma enorme diversidade de pequenos lagos rasos. No estudo, foram explorados os dados da “lagoa Osmar” (Figura 1), um pequeno lago raso isolado, localizado a 120 metros do canal do rio Paraná (22°46’27,53”S e 53°19’57,95”O). O lago tem 60 metros de comprimento e 15 metros de largura, a profundidade varia de 4,50 metros em períodos de cheias e pode secar completamente em períodos de secas extremas. Contudo, apesar de secar, o lago não pode ser caracterizado como temporário, pois passa a maior parte do tempo com água (Mormul et al. 2012). O lago é protegido por uma densa e alta floresta, com solo predominantemente arenoso. Possui conexão com o rio Paraná durante os períodos de cheias, quando o aumento do nível hidrométrico do rio permite a conexão entre o rio e o lago. Os períodos chuvosos geralmente ocorrem entre novembro a março (primavera e verão) e os períodos de secas entre junho e setembro (inverno). Além disso, o rio Paraná possui várias barragens construídas em seu leito, o que pode influenciar os níveis de água da bacia (Agostinho et al. 2004), e indiretamente afetar a dinâmica dos lagos adjacentes ao rio principal. A área de estudo é monitorada pelo projeto de “pesquisas ecológicas de longa duração” (PELD – Sitio PIAP), durante o qual são realizadas amostragens em intervalos trimestrais. Os dados foram obtidos durante as amostragens de junho

de 2011 a dezembro de 2015. As coletas dos dados foram realizadas trimestralmente nos meses de março, junho, setembro e dezembro de cada ano, entre os anos acima mencionados.



**FIG. 1.** Mapa da planície de inundação do alto rio Paraná, em destaque a 'lagoa Osmar'.

## 2.2 VARIÁVEIS FÍSICO-QUÍMICAS

As variáveis abióticas foram mensuradas em campo e em laboratório. Em campo foram tomadas a profundidade do disco de Secchi (m), profundidade da lagoa (m), turbidez (NTU), nível do rio Paraná (m), oxigênio dissolvido ( $\text{mg L}^{-1}$ ) e pH. Aos valores de profundidade do disco de Secchi foi aplicado um fator de correção, multiplicando o valor amostrado por 1,3. Com essa correção foi obtido um valor aproximado de 10% da radiação que atinge a superfície do lago (Margalef 1983). Em seguida, a zona afótica (AZ) (i.e., profundidade do lago sem incidência de luz, ou com baixa intensidade) foi estimada subtraindo-se o valor da profundidade do lago pelo valor do disco de Secchi corrigido ( $\text{AZ} = \text{Profundidade} - \text{Secchi}$ ). Para os valores de Secchi maiores que a profundidade do lago foi dado o valor 0, ou seja, a luz penetrava até o fundo do lago. O nível da água do rio Paraná foi registrado diariamente em uma estação localizada 12 km a montante do lago. Foi utilizado o nível do rio Paraná, pois essa variável está diretamente relacionada ao pulso de inundação, indicando o nível aproximado no qual o lago se conecta ao rio Paraná. Para essa variável foi utilizada a média dos sete dias anteriores a data da coleta das demais variáveis. Esse procedimento utilizado é recomendado devido a existência de um intervalo de tempo antes que as variáveis limnológicas do lago respondam a variação do nível do rio (Thomaz et al. 2004). O pH foi medido a partir de um potenciômetro digital (Digimed), o oxigênio dissolvido foi obtido com auxílio de um oxímetro digital (Digimed), e a turbidez, com auxílio de um turbidímetro de campo (LaMotte, Chestertown, MD, U.S.A.).



Além dessas variáveis, foram coletadas amostras de água para análise de clorofila ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), nitrogênio e fósforo total ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) em laboratório. A água coletada para análise de clorofila- $\alpha$  foi filtrada em membranas de fibra de vidro (Whatman™ GF 52-C; GE Healthcare Latin America, São Paulo, SP, Brazil), os pigmentos foram extraídos com acetona e as amostras foram lidas em espectrofotômetro de acordo com Golterman et al. (1978). O nitrogênio total foi analisado com o método de persulfato (Bergamin et al. 1978) e determinado em espectrofotômetro na presença de cádmio, usando um sistema de injeção de fluxo (Giné et al. 1980). O fósforo total foi analisado de acordo com o método de Golterman et al. (1978).

### 2.3 VARIÁVEIS BIOLÓGICAS

Das comunidades aquáticas foram amostrados o zoobentos, os peixes, o zooplâncton, o fitoplâncton e as plantas aquáticas. Do zoobentos foram coletados os macroinvertebrados bentônicos com auxílio de um pegador tipo Petersen modificado ( $0,0345 \text{ m}^2$ ). A coleta foi realizada em transectos, contemplando três pontos da lagoa: dois nas regiões marginais (margem esquerda e margem direita) e um na região central. Em cada região foi obtido um pegador de fundo repleto de sedimento. Todo o material coletado foi lavado em uma série de peneiras com malhas de 2,0mm, 1,0mm e 0,2mm. O sedimento retido na menor malha foi fixado em álcool 70% e levado para o laboratório, onde os invertebrados foram triados com auxílio de microscópio estereoscópico, identificados até o menor nível taxonômico possível e a densidade foi calculada ( $\text{ind. m}^{-2}$ ). Os macroinvertebrados bentônicos foram separados em grupos funcionais tróficos de acordo com seu hábito alimentar, seguindo a metodologia de Merritt et al. (2008), em filtradores, coletores, raspadores, predadores, fragmentadores e onívoros. O zoobentos foi classificado na sua grande maioria em níveis taxonômicos mais grosseiros como família e ordem, pois para o local do estudo uma classificação a níveis mais refinados como espécie é difícil de ser conduzida, pela falta conhecimento e dados disponíveis. É reconhecido que essa classificação é uma limitação do estudo, pois famílias e ordens podem conter espécies com diferentes tipos de alimentação. Para amenizar esse problema, os grupos com maiores amplitudes alimentares como a família Chironomidae foram agrupados como onívoros.

Os peixes foram coletados com rede de arrasto (20 m comp. x 1,5 m alt.; malha de 0,5 cm). A rede foi arrastada na zona litorânea e pelágica do lago durante a noite e de manhã. Os exemplares capturados foram identificados, enumerados, medidos, pesados e identificados em nível de espécie. As espécies de peixes foram separadas em guildas segundo Hahn et al. (2004) e a biomassa de cada espécie ( $\text{g ind. m}^{-2}$ ) foi calculada em com base na área arrastada. As espécies detritívoras e onívoras foram unidas em uma única guilda, a qual foi denominada

bentívora, pois tanto as espécies detritívoras quanto as onívoras se alimentam no sedimento e contribuem para a resuspensão de fósforo (Attayde et al. 2010). Da mesma forma, as espécies que potencialmente podem consumir o zooplâncton, por exemplo, pequenos peixes onívoros e invertívoros foram agrupadas em uma única guilda denominada planctívoro. Os peixes também foram divididos por habitat utilizado com mais frequência, em pelágicos, bento-pelágicos e bentônicos (Apêndice a)

O zooplâncton foi amostrado à subsuperfície da região pelágica do lago, com auxílio de uma moto-bomba e rede de plâncton com 68  $\mu\text{m}$  de abertura de malha. Para cada amostra foram filtrados 600 litros de água. O material coletado foi fixado em solução de formaldeído a 4%, tamponado com carbonato de cálcio. Em laboratório o zooplâncton foi contado ( $\text{ind. m}^{-3}$ ) com auxílio de microscópio para identificação até o menor nível taxonômico possível. O zooplâncton foi separado em grupos funcionais, considerando tamanho e hábito alimentar como, pequeno-filtrador (rotíferos e nauplios de calanóideas e de ciclopóideas), médio-filtrador (cladóceros, copépodes jovens e copepoditos de calanóideas) e grandes-onívoros (copépodes e ciclopóideas adultos). Para o zooplâncton assim como peixes os meses de setembro de 2014, junho e setembro de 2015 não foram coletados devido à baixa profundidade do lago, indicando que esses organismos estiveram ausentes nesse período.

As amostras de fitoplâncton foram obtidas diretamente com frascos, à subsuperfície da água e fixadas com lugol acético a 10%. A contagem das algas foi conduzida em laboratório sob microscópio. O cálculo da densidade do fitoplâncton foi realizado de acordo com American Public Health Association-APHA (1985), sendo os resultados expressos em indivíduos (células, cenóbios, colônias ou filamentos) por milímetros. O fitoplâncton foi separado por tamanho em nanoplâncton ( $< 60 \mu\text{m}$ ) e micropoplâncton (60-500  $\mu\text{m}$ ). O picoplâncton não foi utilizado devido à baixa densidade e dificuldade de identificação. A densidade fitoplancônica foi estimada mediante o uso de microscópio invertido, segundo o método de Uthermöhl (1958). O fitoplâncton também foi separado em principais grupos, e a contribuição de cada grupo foi calculada utilizando-se a porcentagem de biovolume do grupo em relação ao biovolume total.

Por fim, a coleta de plantas aquáticas foi realizada em duas áreas fixas do lago nas quais foram demarcadas transecções perpendiculares à margem. Em ambas as transecções foi lançado um quadrado ( $0,25 \text{ m}^2$ ) primeiro na margem e depois a cada dois metros. Em cada quadrado foi realizada a estimativa da cobertura vegetal de cada espécie de planta aquática encontrada e a profundidade do lago. Também foi utilizado um garfo preso a um cabo de alumínio, o qual era arrastado no fundo para coletar exemplares de plantas submersas dentro dos quadrados. Após

estimado os valores dos quadrados nas duas margens da lagoa, foram utilizados esses valores para calcular a porcentagem de cobertura das plantas aquáticas para todo o lago.

## 2.4 ANÁLISE DOS DADOS

Para identificar a mudança de estado alternativo na “lagoa Osmar”, foi adaptado um modelo de regressão bayesiano com variável latente (BLR: Bayesian latent variable regression) proposto por Vitense et al. (2018). Foi modelado o logaritmo natural da zona afótica do lago (AZ) em função do logaritmo natural do fósforo total (TP) (Eqs. 1 e 2). Neste modelo tanto o intercepto quanto a inclinação desta relação são dependentes do estado (Eq. 2), e no nosso caso, foi considerado um estado não sombreado (*não sombreado*), que é favorável às submersas e um estado sombreado (*sombreado*), desfavorável às submersas e favorável às flutuantes. O modelo também considera a heterocedasticidade entre ambos os estados (Eq. 3). O estado é definido por uma variável latente ( $S$ ), assumida ser distribuída por uma Bernoulli (Eq. 4). A probabilidade de pertencer a cada um destes estados depende de dois processos distintos relacionados ao fósforo e a cobertura de plantas submersas (SAV) (Eq. 5). O processo relacionado ao fósforo estabelece dois limiares de fósforo  $\pi_1$  e  $\pi_2$ , sendo que, quando a concentração de fósforo estiver abaixo do primeiro limiar de fósforo é certo que o lago pertence ao estado *não sombreado*, e quando a concentração de fósforo estiver acima do segundo limiar, o lago certamente estará no estado *sombreado* (Eq. 5). No entanto, se a concentração de fósforo estiver entre ambos os limiares, o lago poderá pertencer a ambos os estados, sendo mais provável pertencer ao estado *não sombreado* conforme aumenta a cobertura de plantas submersas (Eq. 5). Para mais detalhes sobre o modelo utilizado, ver Vitense et al. (2018).

$$\text{Log}(AZ_i) \sim N(\mu_i, \sigma_i^2) \quad \text{Eq. 1}$$

$$\mu_i = a_0 + \tau S_i + b_0(1 - S_i) \log(TP_i) + b_1 S_i \log(TP_i) \quad \text{Eq. 2}$$

$$\sigma_i = \sigma_0(1 - S_i) + \sigma_1 S_i \quad \text{Eq. 3}$$

$$S_i \sim \text{Bern}(\theta_i), S_i = \begin{cases} 0, & \text{se o lago não está sombreado} \\ 1, & \text{se o lago está sombreado} \end{cases} \quad \text{Eq. 4}$$

$$\theta_i = P(S_i = 1) = \begin{cases} 0, & \text{se } \log(TP_i) < \pi_1 \\ \text{logit}^{-1}(\gamma_0 + \gamma_1 \text{SAV}_i), & \text{se } \pi_1 \leq \log(TP_i) \leq \pi_2 \\ 1, & \text{se } \log(TP_i) > \pi_2 \end{cases} \quad \text{Eq. 5}$$

Assim como feito por Vitense et al. (2018), foram utilizadas distribuições *a priori*, as quais asseguram que as inclinações da relação entre *AZ* e *TP* sejam positivas e que a probabilidade do lago pertencer ao estado *sombreado* diminua com o aumento da cobertura de plantas submersas. As demais distribuições *a priori* foram levemente informativas, como segue:

$$a_0 \sim N(0, 10^2); \tau \sim N(0, 3.16^2); b_0, b_1 \sim \text{Unif}(0, 6); \sigma_0, \sigma_1 \sim \text{Unif}(0, 20) \\ \gamma_0 \sim N(0, 10^2); -\gamma_1 \sim \ln(0.5, 1); \pi_1 \sim \text{Unif}(0, 5); \pi_2 \sim \text{Unif}(4, 6.5)$$

O modelo foi ajustado por meio do procedimento de Monte Carlo com Cadeias de Markov (MCMC) no programa JAGS (Plummer 2003), utilizando o pacote R R2jags (Su e Yajima 2015), de acordo com Vitense et al. (2018). As convergências foram checadas com base nos *trace plots*, nas estatísticas de convergência propostas por Gelman e Rubin (1992) e Heidelberger e Welch (1983). Para a estimativa da distribuição *a posteriori* foram geradas três cadeias com 10 milhões de iterações cada uma, sendo descartado o primeiro milhão de iterações e considerado uma taxa de corte de 5000 iterações, totalizando 1800 iterações finais em cada cadeia. Adicionalmente, foi ajustado um modelo de regressão linear simples (*LM*), sem variável latente (diferentes estados), entre *AZ* e *TP*, com objetivo de comparar o suporte relativo para BLR vs. LM, usando uma aproximação da amostragem por importância de *Pareto-smoothed* para validação cruzada *leave-one-out* (PSIS-LOO), com o pacote R loo (Vehtari et al. 2017). Na presença dos dois estados, espera-se que o modelo BLR apresente maior suporte do que o LM (veja mais detalhes em Vitense et al. 2018).

Para avaliar as interações da cadeia trófica aquática em cada estado alternativo definido pela disponibilidade de luz (*não-sombreado* e *sombreado*), ajustou-se um modelo de equação estrutural (SEM) do tipo *piecewise*, adaptado de R *package* (Lafcheck 2016, R Core Team 2018). Como o estado *não-sombreado* foi dominado por plantas submersas e o estado *sombreado* foi dominado por plantas flutuantes, separou-se cada estado de acordo com a presença e ausência de cada grupo de planta. Dessa forma, construíram-se dois diferentes modelos, sendo um para cada estado. Especificamente, usou-se o *piecewiseSEM* para investigar os efeitos diretos e indiretos de cada grupo biológico de múltiplos níveis tróficos na concentração de fósforo do lago. Os modelos foram criados usando regressões lineares. Para reduzir o número de variáveis nos modelos foi comparado o modelo completo (incluindo todas as variáveis) com os modelos aninhados reduzidos em *piecewiseSEM* de acordo com seus valores (AICc) ajustado para pequenos tamanhos amostrais ( $AICc_{\text{stepn}} - AICc_{\text{finalmodel}}$ ) (Tabela 1). Foi considerado unidades de  $\Delta AICc > 2$  para distinguir os modelos. Foi utilizado a cobertura

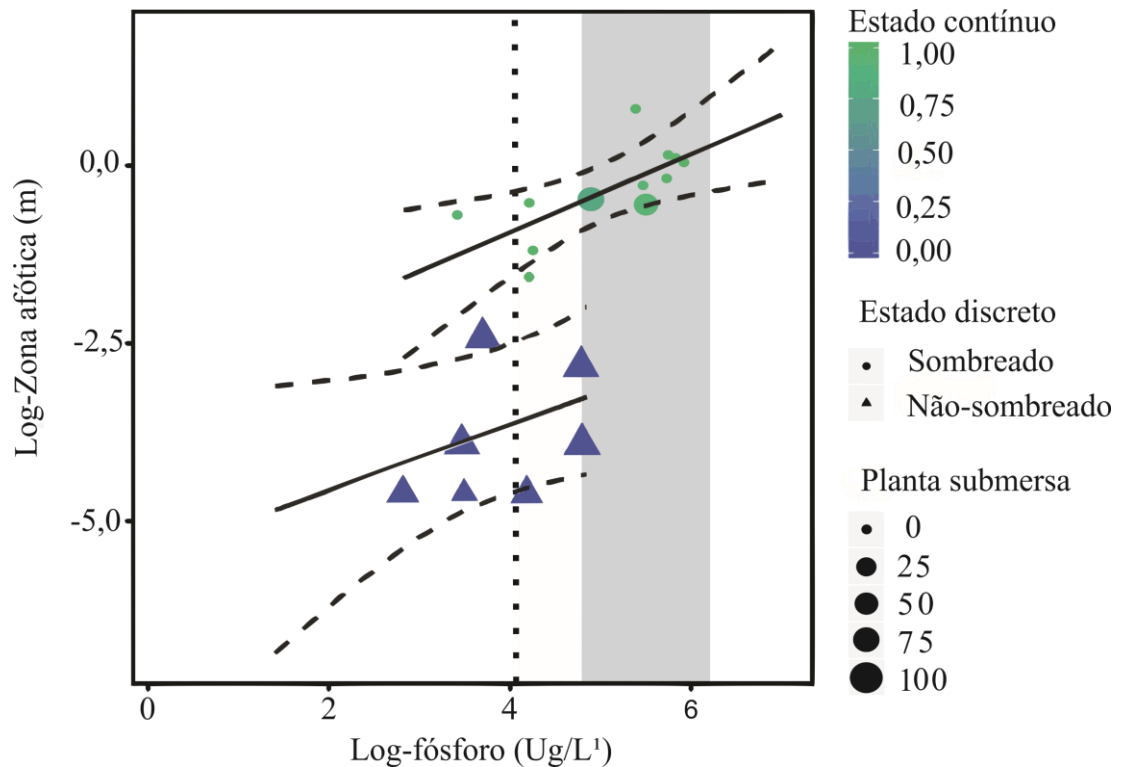
das plantas submersas e flutuantes como variáveis respostas para selecionar as demais variáveis para os modelos estruturais. Checou-se a multicolinearidade em cada componente do modelo, calculando o fator de inflação da variância (VIF) para cada variável preditora, sendo que o valor de  $VIF > 3$  indica possível colinearidade (Zuur et al. 2010). De acordo com o valor de VIF, foram removidos da análise o nanoplâncton e o zoobentos total em ambos os estados alternativos devido a sua dependência de outras variáveis no modelo. No modelo dominado por plantas flutuantes, não foi possível incluir peixes piscívoros e planctívoros devido a sua ausência ou rara ocorrência. Quando necessários as variáveis utilizadas nos modelos estruturais foram  $\log+10$  transformadas para linearizar os dados. O ajuste dos modelos foi avaliado usando o teste *Shipleys* de separação-d através da estatística C de *Fisher*.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 MUDANÇA DE ESTADOS ALTERNATIVOS

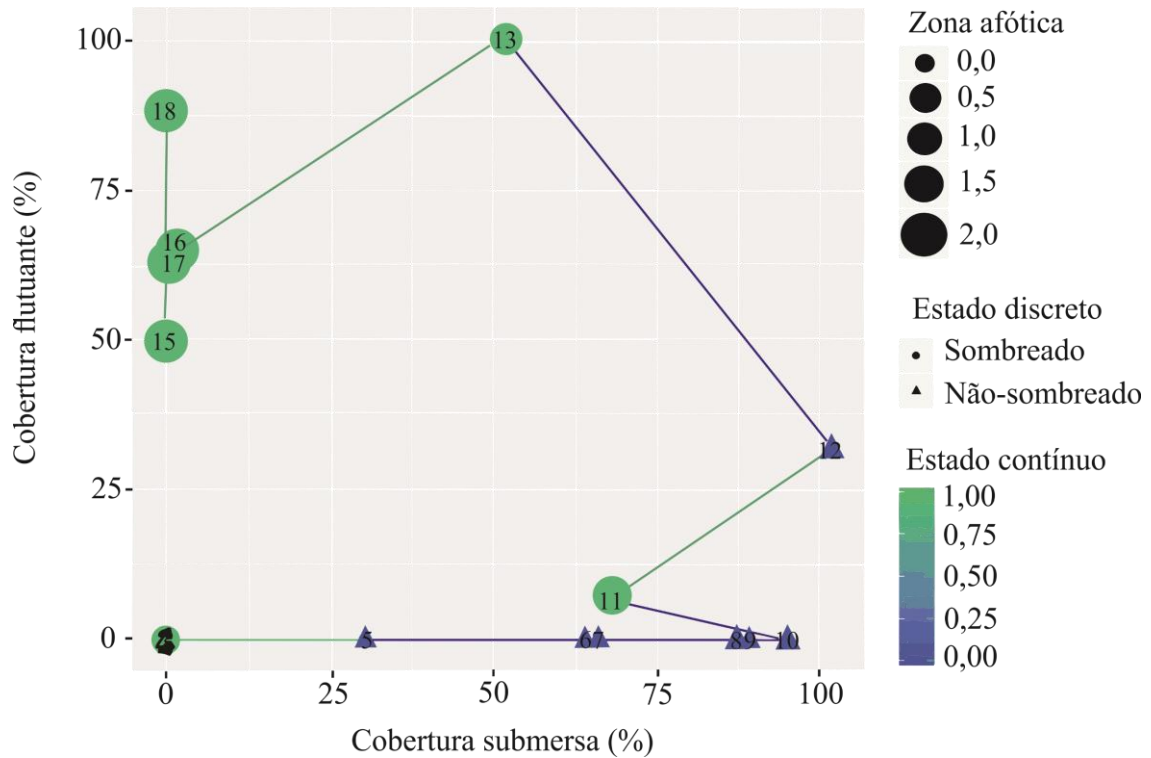
O modelo BLR captou a presença temporal de dois estados alternativos bem definidos, com base na cobertura das plantas. Um estado alternativo *não-sombreado* com alta cobertura de plantas submersas, baixos níveis de fósforo e baixa zona afótica que ocorreu entre junho de 2012 e março de 2014 e um estado alternativo *sombreado* com baixa cobertura de plantas submersas, altos níveis de fósforo e alta zona afótica que ocorreu entre março de 2014 e dezembro de 2015.

As distribuições *a posteriori* do modelo BLR apresentaram bons sinais de convergência, com a estatística multivariada do fator de redução de potencial escala (*Potential scale reduction factor*) estimada em 1 e todas as distribuições *a posteriori* foram aprovadas no teste de diagnóstico de Heidelberg e Welch. Ainda, o suporte para o modelo BLR foi significativamente maior do que para o modelo LM, pois a estimativa da diferença na precisão preditiva foi de -8,26 (-14,69 e -1,82, respectivamente). As estimativas pontuais (moda *a posteriori*) e intervalares (percentil de 2.5% e 97.5% *a posteriori*) para os dois limiares de fósforos foram 16,84 (1,18; 60,35) e 125,95 (120,82; 389,10). Assim, pode-se inferir, com probabilidade de 95%, que entre os limiares de fósforo de 60,35  $g/L^{-1}$  e 120,82  $g/L^{-1}$  há maior competição entre as plantas submersas e flutuantes, podendo ocorrer qualquer um dos dois estados, *sombreado* ou *não sombreado*. No entanto, neste intervalo de concentrações de fósforo, o principal fator de determinação do estado será o tamanho da zona afótica. Quanto maior for a zona afótica, mais limitante será o ambiente para as submersas, favorecendo as flutuantes (Fig. 2).



**FIG. 2.** Relação do logaritmo natural da zona afótica (m) com o logaritmo natural do fósforo total, com a indicação das principais estimativas do modelo bayesiano de regressão com variável latente (BLR). Os triângulos representam o estado *não sombreado* e os círculos o estado *sombreado*, enquanto o gradiente de cores do azul para o verde representa a mediana *a posteriori* da probabilidade de pertencer ao estado *sombreado*. O tamanho dos círculos e triângulos é proporcional à cobertura de planta submersa (SAV: %). A linha tracejada representa o limite superior do estado com dominância de planta submersa.

Ainda, é possível observar o padrão de estados alternativos em plano bivariado. Na relação entre a cobertura de plantas submersas e flutuantes observa-se que os pontos amostrais foram deslocados principalmente pelas margens do plano, permanecendo em um extremo dominado por um tipo de vegetação, ou submersa ou flutuante (Fig. 3). Os únicos pontos amostrais que não estiveram nas extremidades deste plano foram os que precederam a mudança de estado (pontos 12 e 13; Fig. 3).

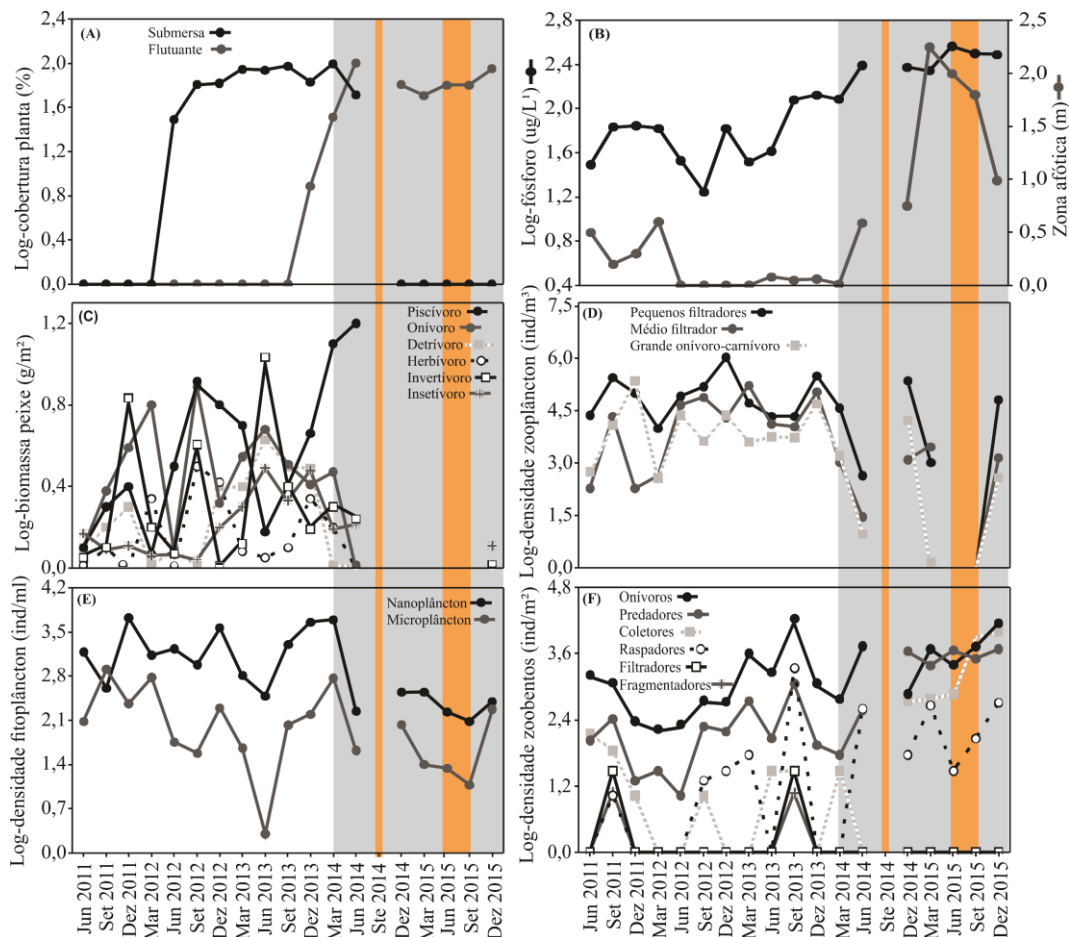


**FIG. 3.** Relação da cobertura de planta flutuante e submersa na sequência cronológica das amostragens. Os triângulos representam os pontos estimados como pertencentes ao estado *não sombreado* e os círculos ao estado *sombreado*, enquanto o gradiente de cores do azul para o verde representa a mediana *a posteriori* da probabilidade do lago pertencer ao estado *sombreado*. O tamanho dos círculos e triângulos é proporcional ao tamanho da zona afótica (metros).

### 3.2 CARACTERÍSTICAS DE CADA ESTADO

O estado dominado por planta submersa foi registrado entre junho de 2012 e junho de 2014. Nesse estado, *Egeria densa* foi a espécie dominante, alcançando uma alta porcentagem de cobertura vegetal no lago (Fig. 4a). A fase foi caracterizada por níveis hidrológicos que variaram entre 1 e 2 metros (Apêndice b). Tanto a turbidez (Apêndice c) quanto a zona afótica (Fig. 4b) foram reduzidas nesse estado. As concentrações de fósforo (Fig. 4b) e clorofila (Apêndice d) também foram baixas. Em geral, esse estado apresentou elevada biodiversidade, pois houve um pico de peixes pelágicos de alimentação piscívora e invertívora, além de potenciais peixes planctívoros e bentívoros presentes (Fig. 4c, Apêndice a). O zooplâncton também foi diverso, com elevada densidade de pequenos e médios filtradores, além dos grandes omnívoros (Fig. 4d). Da mesma forma, o fitoplâncton apresentou alta densidade, principalmente de pequenas algas nanoplânctônicas, assim como, as algas microplânctônicas que também apresentaram densidade elevada (Fig. 4e). O biovolume do fitoplâncton na presença

de planta submersa foi diverso, constituído principalmente de pequenas *Dinophyceae*, *Chrysophyceae* coloniais, *Euglenophyceae* e *Zygnemaphyceae* (Apêndice e). Os macroinvertebrados bentônicos apresentaram alta biodiversidade, compostos principalmente de grupos tróficos onívoros, predadores e raspadores, no entanto, picos de densidade de filtradores e fragmentadores também foram registrados (Fig. 4f).



**FIG. 4.** Gráficos de variação temporal de (a) nível de água do rio, plantas submersas e plantas flutuantes, (b) zona afótica e fósforo (c) biomassa de peixes separados por guilda trófica, (d) densidade de zooplânctons separados por tamanhos, (e) densidade de fitoplâncton separado por tamanho e (f) densidade de macroinvertebrados bentônicos separados por habito alimentar. A área cinza indica a fase *sombreada*, enquanto área branca a fase *não-sombreada*. As linhas laranjas indicam períodos de extremas secas em que o lago estava com baixos níveis de água.

Em março de 2014 as plantas flutuantes colonizaram o lago, o qual foi dominado inicialmente por pequenas pteridófitas (*Azollaceae*), as quais foram posteriormente substituídas por angiospermas da família *Lemnaceae*. A dominância das plantas flutuantes perdurou até dezembro de 2015 (Fig. 4a). Esse estado foi caracterizado por baixos níveis hidrológicos, o qual



variou entre 1,5 e 2,5 metros, além disso, foi observado secas extremas em setembro de 2014, junho e setembro de 2015 (Apêndice b). Apesar de ter sido registrado baixa turbidez, a penetração de luz foi muito baixa, resultando em maior zona afótica (Fig. 4b). Elevados valores de fósforo e reduzidos valores de clorofila- $\alpha$  foram registrados (Fig. 4b, Apêndice d). A presença de plantas flutuantes parece ter impactado as demais comunidades do lago, principalmente os peixes, que estiveram ausentes, ou presentes em baixíssima biomassa (Fig. 4c, Apêndice a). O zooplâncton também parece ter sido impactado, pois foi presente em baixa densidade, com um pequeno aumento em densidade no final de 2015 (Fig. 4d). O fitoplâncton também foi reduzido quando comparado ao estado *não-sombreado* (Fig. 4e). O biovolume do fitoplâncton foi composto principalmente, por *Cyanophyceae*, com ênfase nas fixadoras de nitrogênio. Além disso, *Euglenophyceae* e *Bacillariophyceae* também estiveram presentes (Apêndice e). Os macroinvertebrados bentônicos apresentaram alta densidade, dominados por grupos tróficos onívoros, coletores e predadores (Fig. 4f).

### 3.3 RELAÇÕES TRÓFICAS

Os componentes da cadeia trófica foram diferentes para cada estado alternativo (Tabela 1). No estado *não-sombreado* observaram-se grupos de níveis tróficos mais elevados como os predadores de topo (Fig. 5a), e também interações mais significantes em comparação ao estado *sombreado* (Fig. 5). Por exemplo, no estado *não-sombreado* (dominado por plantas submersas), a cadeia trófica foi fortemente controlada pela presença de peixes piscívoros (*Hoplías* sp). Esse peixe teve um forte efeito negativo direto nos níveis de fósforo (Fig. 5a) e elevou indiretamente a densidade de zooplâncton ( $r=0,527$ ) por meio de um impacto negativo na biomassa de potenciais peixes planctívoros, os quais reduziram a densidade do zooplâncton (Fig. 5a). Em contrapartida, no estado *sombreado* (dominado por plantas flutuantes), os predadores de topo foram os macroinvertebrados bentônicos predadores (Tabela 1), que diretamente reduziram a densidade do zooplâncton (Fig. 5b). Nesse estado, não se observou nenhum efeito sobre as concentrações de fósforo ou efeitos indiretos entre os componentes da cadeia trófica.

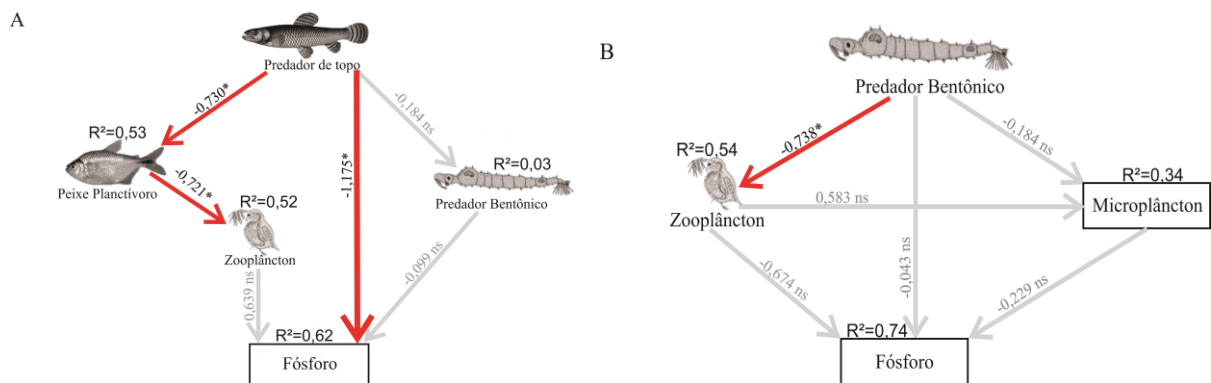
Tabela 1 – Seleção de modelo pelo Critério de Informação corrigido de Akaike (AICc) realizada para reduzir as comunidades aquáticas e os componentes ecossistêmicos relacionados a concentração de fósforo (P), peixes piscívoros (PscF), peixes planctívoros (PlcF), zooplâncton (Zoop), predadores bentônicos (BP) e microplâncton (MP). Abaixo são incluídos todos os passos da seleção de modelo e as variáveis removidas do modelo completo em cada passo. Para avaliar o ajuste do modelo, foi utilizada a estatística C de Fisher e os valores de P associados a

cada modelo ( $p > 0,05$  indica ajuste adequado). No estado *sombreado*, o modelo completo foi o mais adequado.

*Modelo completo para estado não-sombreado*:  $P \sim PscF + PlcF + BP + Zoop + MP + Dpth$

*Modelo completo para estado sombreado*:  $P \sim Zoop + BP + MP$

Passos da seleção de modelo	Variáveis removidas do modelo completo	AICc	$\Delta AICc$	Fisher's C	P
<i>Estado não-sombreado</i>					
MEP – modelo completo	-	-19,92	5,06	7,08	0,853
1	MP	-22,60	2,38	9,80	0,877
Final	MP+Dpth	-24,98	-	17,02	0,848
<i>Estado sombreado</i>					
MEP – modelo completo	-	-43,8	-	0,20	0,904



**FIG. 5.** Modelo de equação estrutural das interações da cadeia trófica aquática entre macro e microorganismos de múltiplos níveis tróficos em dois diferentes estados alternativos: (a) Modelo do estado *não-sombreado*, (b) Modelo do estado *sombreado*. Linhas sólidas pretas representam caminhos positivos significantes ( $P \leq 0,05$  *piecewiseSEM*). Linhas sólidas vermelhas representam caminhos negativos significantes ( $P \leq 0,05$  *piecewiseSEM*). Linhas cinzas representam caminhos não significativos ( $P \geq 0,05$ ). A espessura dos caminhos representa a magnitude do coeficiente de regressão padronizado ou tamanhos de efeito, dados nas setas.  $R^2$  dos componentes dos modelos são fornecidos acima das variáveis endógenas.

#### 4 DISCUSSÃO

Utilizando 4 anos de dados em um lago raso tropical o estudo indicou que o lago oscilou entre dois estados alternativos bem definidos, que foram direcionados pelos níveis de fósforo. Em baixos níveis de fósforo o lago foi dominado por plantas submersas, enquanto que, em altos

níveis foi dominado por pequenas plantas flutuantes, confirmando o predito pelos modelos teóricos (Scheffer et al. 2003, van Gerven et al. 2015). O estado dominado por plantas submersas foi classificado como *não-sombreado* e o estado dominado por plantas flutuantes como *sombreado*. Essa classificação foi baseada na disponibilidade de luz, que foi alta no estado *não-sombreado* e baixa no estado *sombreado*. Também foi observado que, a cadeia trófica do lago foi estruturada diferentemente entre os dois estados. No estado *não-sombreado* a cadeia trófica foi complexa e controlada pela presença de predadores de topo (peixes piscívoros). Em contraste, no estado *sombreado* foi observado a ausência de predadores de topo, e simplificação da cadeia trófica, que foi dominada por predadores bentônicos, principalmente macroinvertebrados. Finalmente, os resultados do estudo também indicaram que diferentes mecanismos influenciaram a presença dos dois estados alternativos registrados.

Tanto as plantas submersas quanto as plantas flutuantes dominaram em dois gradientes de fósforo bem definidos, sendo que, a dominância de uma planta implicou na ausência da outra, assim como sugerido pelos estudos teóricos (van Gerven et al. 2015, McCann 2016) e experimentais (Szabo et al 2010). A teoria competitiva prediz que em lagos oligotróficos com alta disponibilidade de luz a competição por nutrientes é intensificada, sendo que, as espécies com o menor requerimento desse recurso serão competidoras superiores (Armstrong e McGehee 1980, Passarge et al. 2006). De fato, essa predição parece explicar a dominância das plantas submersas em baixos níveis de fósforo ( $> 60 \mu\text{g L}^{-1}$ ), uma vez que, apenas essas plantas foram presentes nesse cenário, enfatizando que plantas submersas são bem adaptadas para viver em lagos oligotróficos (Bini et al. 1999, Yarrow et al. 2009), principalmente, por terem acesso aos estoques de fósforo do sedimento, enquanto que, as pequenas plantas flutuantes necessitam de altas concentrações de nutrientes na coluna d'água para crescer (Jansen e Van Puijenbroek 1998) e ao mesmo tempo não tem acesso ao sedimento. Plantas submersas também atuam estabilizando e reduzindo a resuspensão do sedimento (Zhu et al. 2015, Jensen et al. 2016), dessa forma, reduzindo o lançamento de fósforo para a coluna d'água e afetando o crescimento de pequenas plantas flutuantes. Em adição, as plantas submersas também oxidam o sedimento, aumentando a capacidade de ligação do fósforo inorgânico com outros compostos, por exemplo, ferro, conseqüentemente precipitando para o sedimento, o que leva, a uma redução da liberação de fósforo do sedimento (Carpenter e Lodge 1986). Nesse estudo foi observado que a presença das plantas submersas levou a um aumento na claridade (i.e., penetração de luz), por meio da redução da zona afótica, que definiu dessa forma, o estado *não-sombreado*. Em adição, o aumento da claridade, favorece o crescimento das plantas submersas, que são limitadas por luz (Ibelings et al. 2007). Portanto, a relação entre plantas submersas e claridade da água gera um

feedback, que no estudo foi indicado para ter atuado promovendo o estado alternativo dominado por plantas submersas auto-estabilizado.

Em contrapartida, em altos níveis de fósforo ( $< 100 \text{ ug L}^{-1}$ ) nós registramos apenas a presença de plantas flutuantes. Em altos níveis de fósforo a teoria competitiva prediz que a competição por luz é intensificada, sendo que, as espécies com menor requerimento e mais fácil acesso a luz são competidores superiores (Huisman et al. 1999, Stomp et al. 2004). Essa predição fica evidente, pelo fato que, enquanto as plantas flutuantes vivem no topo da coluna d'água, e tem fácil acesso a luz, as submersas, vivem no fundo, dependendo da penetração de luz até esses locais (Morris et al. 2003). Além disso, em condições eutróficas o crescimento de pequenas plantas flutuantes é acelerado, essas plantas formam densos tapetes sobre superfície do corpo d'água, que funcionam como uma barreira, impedindo que a luz alcance as camadas mais profundas, sombreando as plantas submersas (p.ex., Scheffer et al. 2003, van Gerven et al. 2015).

Observando o plano bivariado entre as coberturas das plantas, é possível perceber que os pontos amostrais foram sempre deslocados pelas margens do plano, permanecendo sempre nos extremos, dominado por um tipo de planta, ou submersa ou flutuante, no qual o outro tipo era ausente. Os únicos pontos que não estiveram nos extremos foram aqueles que precederam a mudança de estados. Isso confirma a predição, de que o lago apresentou dois estados alternativos, definidos pela cobertura de plantas submersas e flutuantes, corroboram com o predito por (Scheffer et al. 2003). Portanto, pode-se sugerir que em lagos rasos naturais, de fato, mudanças na dominância entre plantas submersas e flutuantes resulta em mudanças de estados alternativos. Sendo que, as plantas submersas dominam em baixos níveis de fósforo e as flutuantes em altos níveis.

Em níveis intermediários de nutrientes existe uma maior probabilidade de coexistência competitiva entre plantas submersas e flutuantes (Scheffer et al. 2003). De fato, quando os níveis de fósforo foram intermediários (variando entre 60 e 120  $\text{ug L}^{-1}$ ) observamos um maior balanço competitivo entre os dois grupos de plantas, com ambos convivendo em um estado de mistura. Os resultados do estudo indicaram que, nesse período um estado alternativo instável ocorreu, no qual, o lago poderia mudar tanto para o estado *não-sombreado*, quanto para o estado *sombreado*, sendo que, essa mudança dependia da zona afótica. Em resumo, a redução da zona afótica levava a dominância das plantas submersas e o aumento da zona afótica levava a dominância das plantas flutuantes.

Durante o estado *não-sombreado* os peixes piscívoros indiretamente aumentaram a densidade do zooplâncton, através da redução da biomassa de peixes planctívoros sugerindo

um efeito em cascata trófica. O conceito de cascata trófica prediz que um aumento na biomassa de peixes piscívoros leva a uma redução na biomassa de peixes planctívoros, que leva a um aumento na densidade de zooplânctons herbívoros, redução na densidade do fitoplâncton e aumento no crescimento de plantas submersas (Carpenter et al. 1985). Apesar da densidade do zooplâncton ter aumentado na presença de peixes piscívoros não foi observado uma redução na densidade de algas palatáveis (i.e., nanoplâncton), sugerindo que o zooplâncton não foi eficiente no consumo do fitoplâncton. Uma possível explicação para a alta densidade de algas palatáveis, é o fato do zooplâncton em lagos tropicais ser pequeno e pouco eficiente no consumo do fitoplâncton (Lazzaro 1997). Outra possível explicação é a alta diversidade de pequenos peixes omnívoros, que apresentam múltiplos eventos reprodutivos durante todo ano, mantendo sempre uma forte predação sobre o zooplâncton (Gao et al. 2014, Liu et al. 2018), selecionando espécies menores e menos eficientes no consumo do fitoplâncton. De fato, observamos um efeito negativo de peixes planctívoros sobre o zooplâncton, que foi atenuado pela presença de peixes piscívoros. O peixe piscívoro dominante pertence ao gênero *Hoplias*, um predador de topo que ataca por emboscada suas presas. Em adição, um estudo recente evidenciou um efeito em cascata trófica de *Hoplias*, por meio da predação em peixes planctívoros, com efeitos positivos no zooplâncton (Mazzeo et al. 2010), corroborando os resultados desse estudo.

Condições escuras e anóxicas sob densos tapetas de pequenas plantas flutuantes fornecem pouca oportunidade para a vida animal e vegetal (Jansen e Van Puijenbroek 1998), além de favorecer a liberação de fósforo do sedimento para a coluna d'água. De fato, durante a fase *sombreada* dominada por plantas flutuantes registramos uma cadeia trófica pobre, com ausência de predadores de topo e dominada por macroinvertebrados predadores, que foram os principais responsáveis pela estruturação da cadeia trófica. Macroinvertebrados predadores (p.ex., *Chaoborus*) tiveram um forte efeito negativo no zooplâncton, sugerindo uma forte predação desses organismos, o que é plausível, visto que, na ausência de peixes planctívoros os macroinvertebrados predadores são os principais consumidores do zooplâncton em lagos rasos tropicais (Spitze 1991) e podem prevenir o aumento da abundância do zooplâncton (Lazzaro 1997).

Com relação a ausência de peixes na fase *sombreada*, uma possível explicação é a baixa disponibilidade de alimentos, resultante da pobre cadeia trófica. Em suma, a densidade de médios e grandes zooplânctons foi muito baixo, o que levou a uma redução na disponibilidade de alimentos para pequenos peixes onívoros, reduzindo a biomassa desses peixes, e afetando a disponibilidade de alimento para os peixes piscívoros. Além disso, os períodos de secas extremas registrados nos anos de 2014 e 2015 certamente impactaram a cadeia trófica do lago.

Por exemplo, em alguns períodos as coletas dos peixes e do zooplâncton não foram realizadas, pois a lago estava muito raso. Estudos recentes têm mostrado que, mudanças climáticas alteram radicalmente a funcionamento da cadeia trófica de ecossistemas aquáticos (Hayden et al. 2019).

Os resultados do estudo indicaram que diferentes fatores influenciaram os níveis de fósforo entre o estado *não-sombreado* e *sombreado*. Com relação ao estado *não-sombreado*, observamos uma cadeia trófica diversa, e estruturada por peixes piscívoros, que tiveram um forte efeito negativo direto nos níveis de fósforo. Nós sugerimos que os peixes piscívoros afetaram a disponibilidade de nutrientes de formas, diretas e indiretas. A forma direta, envolve transformações fisiológicas do nutriente de uma forma química para outra dentro do corpo animal. Grande parte dos nutrientes ingeridos por um animal são alocados para o seu crescimento, a outra parte é eliminado na forma de fezes e excreção (Vanni 2002), sendo que o balanço entre a quantidade de nutriente que é ingerido e a quantidade que é relançado no ambiente depende de um balanço na massa do organismo. Em resumo, quando a biomassa de peixes piscívoros é alta, como foi nesse estudo, eles podem acumular grandes quantidades de nutrientes, tornando esse recurso indisponível para os produtores primários (Vanni et al. 2013). Isso implica em uma relação negativa desses peixes com a disponibilidade de nutriente na água.

Estudos têm mostrado que animais podem atuar como um importante reservatório biótico de nutrientes (Kitchell et al. 1975, Sereda et al. 2008). Estes estudos são reforçados pelo fato que, os tecidos animais geralmente têm maiores concentrações de nutrientes em comparação com as plantas e muitos reservatórios abióticos (Sturner e Elser 2002). Em ecossistemas aquáticos, a maioria do fósforo que não está no sedimento é encontrado na biomassa animal (Carpenter 1992). Quando a resuspensão de fósforo do sedimento é baixa, a importância dos animais no ciclo desse nutriente aumenta, portanto, mudanças nas comunidades do lago pode ter importantes consequências para o ciclo de nutrientes (Carpenter et al. 1992). Por exemplo, peixes e zooplânctons, podem reciclar grandes quantidades de fósforo, com influência direta na demanda necessária para o crescimento de produtores primários (Vanni 2002). Além disso, as concentrações e excreção de nutrientes varia de animal para animal. Por exemplo, pequenos peixes excretam nutrientes em taxas muito maiores do que grandes peixes. Portanto, uma alta biomassa de pequenos peixes pode implicar em uma maior excreção de nutrientes do que peixes maiores. Além disso, o aumento da temperatura leva a uma aceleração do metabolismo nos animais, contudo, no estudo a temperatura da água não apresentou grande variações, sendo parecida em todo o estudo.

Peixes piscívoros também podem afetar o fluxo de nutrientes indiretamente através de impactos nas suas presas. Por exemplo, nesse estudo, as principais presas dos peixes piscívoros

foram pequenos peixes omnívoros pelágicos, que são bastante ativos e frequentemente se deslocam entre todos os compartimentos do lago a procura de alimentos (p.ex., zooplâncton e macroinvertebrados). Isso implica que, estes organismos podem mover nutrientes entre esses compartimentos, por um processo conhecido como translocação (Vanni 1996). Zooplâncton e macroinvertebrados bentônicos normalmente habitam áreas litorâneas e no fundo dos lagos e são o principal recurso alimentar desses peixes. Portanto, os peixes omnívoros poderiam translocar nutrientes do sedimento e das áreas litorâneas para região pelágica do lago, disponibilizando esse recurso para as plantas flutuantes, por meio da excreção. Em compensação, o peixe piscívoro dominante em nesse estudo pertence ao gênero *Hoplias* (Traíra), um predador sedentário de emboscada (senta e espera) que vive em áreas de densa vegetação submersa, e são ativos durante a noite (Ringuelet et al. 1967). Esse peixe piscívoro normalmente vive no fundo dos lagos e pouco se move para a região pelágica, implicando em uma baixa translocação de nutrientes. Sendo assim, especulamos que a predação de *Hoplias* sobre os pequenos peixes omnívoros levou a uma redução da translocação de fósforo para a camada pelágica do lago, com efeitos negativos na disponibilidade desse nutriente nessa camada. Além disso, a presença elevada de *Hoplias* pode fazer com que pequenos peixes não se desloquem para as áreas com vegetação, para evitar esses peixes resultando na baixa movimentação desses organismos e por consequência baixa translocação de nutrientes.

Apesar do forte efeito negativo de *Hoplias* nos níveis de fósforo, não podemos ignorar o fato que outros fatores certamente também influenciaram os baixos níveis de fósforo na fase *não-sombreada*. Por exemplo, como discutido acima, a dominância de plantas submersas tem um forte efeito negativo nos níveis de nutrientes em lagos rasos. Além disso, a ausência de outros fatores, não incluídos nos modelos estruturais pode ter acentuado esse efeito negativo de *Hoplias* no fósforo. O nível de água é apontado com um dos principais influenciadores dos níveis nutrientes em lagos de planície (Mormul et al. 2012). Entretanto, nesse estudo o nível hidrológico não teve efeito no fósforo no estado *não-sombreado*, pois foi excluído na seleção de modelos de AIC. Portanto, nós sugerimos que, de fato a presença de *Hoplias* pode influenciar negativamente os níveis de fósforo em lagos rasos, contudo, esse certamente não foi o único fator determinante para os baixos valores de valores de fósforo.

Na fase *sombreada*, não encontramos relação entre os componentes da cadeia trófica com os níveis de fósforo, sugerindo que outros fatores foram responsáveis pelos altos níveis de fósforos observados nessa fase. Uma possível explicação para os elevados valores de fósforo foram os baixos níveis de água registrados durante a fase *sombreada*, principalmente nos anos de 2014 e 2015 (ver Apêndice 1), sendo que, no mês de setembro de 2014, e nos meses de junho

e setembro de 2015 registramos períodos de secas extremas. Recentemente, estudos mostraram que extremos eventos climáticos podem ter grandes efeitos sobre a dinâmica dos ecossistemas e até mesmo direcionar mudanças de estados estáveis alternativos (p.ex., Bello et al. 2019). Nesse sentido, baixos níveis de água podem promover mudanças na dominância de plantas aquáticas, por meio de diferentes mecanismos (Van Geest et al. 2005). Por exemplo, baixos níveis de água expõem o sedimento do lago, favorecendo a resuspensão por animais e vento (Thomaz et al. 2004), além de expor as plantas submersas diretamente a luz solar, favorecendo a dessecação dessas plantas (Beklioglu et al. 2006). Secas extremas como registrado no estudo podem atuar como um gatilho para a mudança de estados alternativos. Por exemplo, antes da seca ambas as plantas estavam presentes no lago, e de fato, o modelo bayesiano indicou um estado de instabilidade nessa fase, no qual o lago poderia tanto voltar para o estado alternativo *não-sombreado*, quanto mudar para o estado *sombreado*, contudo após a seca extrema em setembro de 2014 apenas as plantas flutuantes permaneceram no lago e passaram dominar como um estado alternativo, no qual as plantas submersas foram ausêntes. Esses resultados confirmam o papel da seca como um gatilho para a mudança de estados alternativos, que empurrou o lago para o estado *sombreado* dominado por pequenas plantas flutuantes.

Apesar de nutrientes ser o principal mecanismo que influencia a competição entre plantas aquáticas, outros fatores também podem influenciar a competição entre essas plantas. Por exemplo, o crescimento de Lemnaceae é limitado por altos valores de pH (Keddy 1976), pois essas plantas flutuantes são sensíveis ao aumento do pH e normalmente não suportam pH acima de 8. Apesar do pH não ter sido incluído nos modelos, não podemos descartar o papel do mesmo, que teve um pico no final de 2015, período final da dominância de Lemnaceae. Entretanto, durante a mudança do estado alternativo dominado por plantas submersas para o estado alternativo dominado por pequenas flutuantes o pH não apresentou grandes variações, indicando que este não foi um fator importante nesse estudo. Outro fator que não pode ser descartado é o papel do fitoplâncton. O fitoplâncton compete tanto com plantas submersas (Scheffer et al. 1990), quanto com plantas flutuantes (O'Farrell et al. 2009), por luz e nutrientes. Estudos tem mostrado que em condições eutróficas lagos rasos também podem apresentar um estado alternativo de águas turbas, dominado pelo fitoplâncton, no qual as plantas submersas também são excluídas (Scheffer et al. 1990, Scheffer et al. 2000). Portanto, uma importante questão, anteriormente levantada por Scheffer et al. (2003), e destacada nesse estudo, é quando as plantas submersas serão substituídas por plantas flutuantes ou fitoplâncton em altos níveis de fósforo? Nós sugerimos que estudos futuros poderiam testar essa pergunta.



#### 4.1 POSSÍVEIS IMPLICAÇÕES DO ESTUDO

Esse estudo é o primeiro conduzido nos trópicos a indicara a mudança entre um estado alternativo dominado por plantas submersas (*não-sombreado*), para um estado alternativo dominado por pequenas plantas livres flutuantes (*sombreado*) e analisar os efeitos dessa mudança na cadeia trófica do lago. Dessa forma, algumas possíveis implicações podem ser destacadas desse estudo. Por exemplo, nesse estudo foi reportado uma contribuição significativa de mecanismos *top-down* na estruturação da cadeia trófica aquática no estado alternativo *não-sombreado* dominado por plantas submersas, assim como sugerido para lagos temperados (p.ex., Carpenter et al. 1985, Carpenter et al. 2001). Portanto, podemos sugerir uma nova hipótese para estados estáveis alternativos em lagos tropicais. Aqui enfatizamos que nesses ecossistemas, a presença de predador de topo também pode ter importância em manter um estado alternativo dominado por plantas submersas. Portanto, estudos futuros poderiam testar a importância de *Hoplias* e outros peixes piscívoros para a estruturação da cadeia trófica aquática, além de testar a importância desses peixes para manter um estado alternativo dominado por plantas submersas em lagos tropicais.

Uma outra implicação desse estudo está relacionada ao entendimento da importância do ciclo hidrológico em lagos de planície de inundação. Durante todo o estudo foi observado a falta de cheias no rio principal (Paraná), que se conecta ao lago estudado durante as cheias (ver o Apêndice b), sugerindo que durante todo o estudo (4 anos) o rio não se conectou ao lago. Uma possível explicação para essa falta de conexão é a presença de barragens, construídas ao longo desse rio. Essas barragens reduzem a frequência e amplitude das cheias, resultando na falta de conectividade entre o rio e os demais ambientes da planície (Agostinho et al. 2004). Além disso, também foi registrado uma seca extrema entre os anos de 2014 e 2015, que nós sugerimos ter atuado como um gatilho para a mudanças de estados alternativos. É predito que, mudanças climáticas extremas, como longos períodos de secas extremas, assim como o registrado nesse estudo, serão cada vez mais frequentes em ambientes de planície. Em adição, a presença de reservatórios pode acentuar os efeitos negativos dessas mudanças climáticas (Pham et al. 2019). Portanto, pode-se sugerir que o efeito em conjunto dos reservatórios e das mudanças climáticas poderia direcionar longos períodos de tempo sem conexão entre o rio principal e esses lagos de planície, promovendo a dominância de plantas flutuantes, que se beneficiam com as secas, principalmente devido aos altos níveis de fósforo e ausência de plantas submersas. Sugere-se que estudos futuros, poderiam utilizar dados de longos períodos de monitoramento em ambientes de planície barrados e sujeitos a mudanças climáticas, com o objetivo de entender o

papel da regulação do nível hidrológico e extremas secas, na mudança de estados alternativos, a fim de desenvolver ferramentas de manejo para esses ambientes.

Pode-se observar no estudo que a fase *sombreada*, dominada por pequenas plantas flutuantes foi caracterizada por uma baixa diversidade taxonômica de espécies, principalmente de peixe, zooplâncton e fitoplâncton. Essa perda taxonômica de espécies possivelmente refletiu em uma perda de traços funcionais, pois espécies com características funcionais únicas que foram presentes no estado *não-sombreado*, não foram registradas no estado *sombreado*. Por exemplo, os predadores de topo, abundantes no estado *não-sombreado* não foram observados no estado *sombreado*. Além de predadores de topo, grandes filtradores também foram ausentes no estado *sombreado*. Essa perda de espécies com traços funcionais únicos pode resultar em perdas de funções ecossistêmicas (Braghin et al. 2018, Pires et al. 2018), que pode levar com o tempo a alterações no funcionamento do ecossistema. Portanto, pode-se sugerir que estudos futuros poderiam analisar os efeitos da mudança de estados alternativos entre plantas aquáticas na diversidade funcional das espécies. Esses estudos poderiam ser de grande importância para prever possíveis perdas de funções ecossistêmicas em ecossistemas aquáticos rasos sujeitos a mudanças de regimes.

## 5 CONCLUSÃO

Em lagos dominados por pequenas plantas flutuantes, medidas de manejo e controle normalmente exigem drásticas e caras ações, que muitas vezes não são eficientes. Como consequência, essas plantas têm se tornado uma das principais ameaças para a biodiversidade aquática em várias partes do mundo (Janes et al. 1996, Paolacci et al. 2018), sendo comumente associadas a grandes perdas de biodiversidade animal (Jansen e Puijenbroek 1998, Fontanarrosa et al. 2010), e vegetal (Janes et al. 1996). Em suma, conclui-se que altos níveis de nutrientes promovem a dominância de pequenas plantas flutuantes, resultando em um estado *sombreado*, no qual, a luz é altamente limitante, as plantas submersas são excluídas, a cadeia trófica é pobre, com ausência de peixes e baixa densidade de zooplâncton e fitoplâncton. Em contrapartida, em baixos níveis de nutrientes ocorre a dominância de plantas submersas como um estado alternativo *não-sombreado*, no qual a claridade é alta, a cadeia trófica é complexa com abundância de predadores de topo, e altas densidade de zooplâncton, fitoplâncton e macroinvertebrados bentônicos. Portanto, os resultados desse estudo têm uma importante contribuição para o avanço da teoria de estados estáveis alternativos.

## LITERATURA CITADA

- Adámek, Z., B. Marsálek. 2013. Bioturbation of sediments by benthic macroinvertebrates and fish and its implication for pond ecosystems: a review. *Aquaculture International* 21:1-17.
- Agostinho, A. A., L. C. Gomes, S. Verissimo, and E. K. Okada. 2004. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Parana River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 14:11–19.
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, and L. C. Gomes. 2004. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecology and Hydrobiology* 4:255-268.
- Armstrong, R. A., and R. McGehee. 1980. Competitive exclusion. *The American Naturalist* 115:151–170.
- Attayde, J. L., E. H. Van Nes, A. I. L. Araujo, G. Corso, and M. Scheffer. 2010. Omnivory by planktivores stabilizes plankton dynamics, but may either promote or reduce algal biomass. *Ecosystems* 13:410–420.
- Bello, M. D., L. Rindi, and L. Benedetti-Cecchi. 2019. Temporal clustering of extreme climate events drives a regime shift in rocky intertidal biofilms. *Ecology* 100(2), e02578.
- Bergamin, H., B. F. Reis, and E. A. G. Zagatto. 1978. A new device for improving sensitivity and stabilization in flow injection analysis. *Analytica Chimica Acta* 97:427–431.
- Beklioglu, M., G. Altinayar, and C. O. Tan. 2006. Water level control over submerged macrophyte development in five Mediterranean Turkey. *Archiv für Hydrobiologie* 166:535–556.
- Bini, L. M., S. M. Thomaz, K. J. Murphy, and A. F. M. Camargo. 1999. Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. *Hydrobiologia* 415:147-154.
- Braghin, L. S. M., B. A. Almeida, D. C. Amaral, T. F. Canella, B. C. G. Gimenez, and C. C. Bonecker. 2018. Effects of dams decrease zooplankton functional b-diversity in river-associated lakes. *Freshwater Biology* 00, 1–10.
- Carpenter, S. R. J. F. Kitchell, and J. R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35:634-639.
- Carpenter, S. R., and D. M. Lodge. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystems processes. *Aquatic Botany* 26:341-370.
- Carpenter, S. R., K. L. Cottingham, and D. E. Schindler. 1992. Biotic feedbacks in lake phosphorus cycles. *Trends in Ecology and Evolution* 7:332–336.

- Carpenter, S. R., J. J. Cole, J. R. Hodgson, J. E. Kitchell, M. L. Pace, D. Bade, K. L. Cottingham, T. E. Essington, J. N. Houser, and D. E. Schindler. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecological Monographs* 71:163-186.
- Chambers, P. G., E. E. Prepas, M. L. Bothwell, and H. R. Hamilton. 1989. Roots versus shoots in nutrient uptake by aquatic macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 45:435-439.
- Folk, C., S. Carpenter, B. Walker, M. Scheffer, T. Elmqvist, L. Gunderson, and C. S. Holling. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystems management. *Annual Review in Ecology and Evolution* 35:557-81.
- Fontanarrosa, M. S., G. Chaparro, P. de Tezanos Pinto, P. Rodriguez, and I. O'Farrell. 2010. Zooplankton response to shading effects of free-floating plants in shallow warm temperate lakes: a field mesocosm experiment. *Hydrobiologia* 649:231-242.
- Gao, J., Z. Liu, and E. Jeppesen. 2014. Fish community assemblages changed but biomass remained similar after lake restoration by biomanipulation in a Chinese tropical eutrophic lake. *Hydrobiologia* 724:127-140.
- Gelman, A., and D. B. Rubin. 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science* 7: 457-511.
- Genkai-Kato, M., Y. Vadeboncoeur, L. Liboriussen, and E. Jeppesen. 2012. Benthic-planktonic coupling, regime shifts, and whole-lake primary production in shallow lakes. *Ecology* 93:619-631.
- Giné, M. F., H. Bergamin filho, E. A. G. Zagato, and B. F. Reis. 1980. Simultaneous determination of nitrate and nitrite by flow injection analysis. *Analytica Chimica Acta* 114:191-197.
- Golterman, H. L., R. S. Clymo, and M. A. M. Ohmstad. 1978. *Methods for Physical and Chemical Analysis of Freshwater*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Gragani, A., M. Scheffer, and S. Rinaldi. 1999. Top-down control of cyanobacteria: A Theoretical analysis. *American Naturalist* 153:59-72.
- Hahn, N. S., R. Fugi, and I. F. Andrian. 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. In: *The Upper Parana River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation* (Eds S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & N.S. Hahn), pp. 247-269. Backhuys Publishers, Leiden.
- Hayen, B., C. Harrod, S. M. Thomas, A. P. Eloranta, J-P. Myllykangas, A. Siwertsson, K. Praebel, R. Knudsen, P-A. Amundsen, and K. K. Kahilainen. 2019. From clear lakes to murky waters- tracing the functional response of high-altitude lake communities to concurrent 'greening' and 'browning'. *Ecology Letters* doi:[10.1111/ele.13238](https://doi.org/10.1111/ele.13238).
- Heidelberger, P., and P. D. Welch. 1981. A spectral method for confidence interval generation and run length control in simulations. *Comm. ACM*. 24:233-245.

- Huisman, J., R. R. Jonker, C. Zonneveld, and F. J. Weissing. 1999. Competition for light between phytoplankton species: experimental tests of mechanistic theory. *Ecology* 80: 211–222.
- Ibelings, B. W., R. Portielje, E. H. R. R. Lammens, R. Noordhuis, M. S. van den Berg, W. Joosse, and M. L. Majer. 2007. Resilience of alternative stable state during recovery of shallow lakes from eutrophication: lake valuwe as a case study. *Ecosystems* 10:4-16.
- Janes, R. A., J. H. Eaton, and K. Hardwick. 1996. The effects of floating mats of *Azolla filiculoides* Lam. and *Lemna minuta* Kunth on the growth of submerged macrophytes. *Hydrobiologia* 340:23-26.
- Jansen, J. H., and P. J. T. M. Van Puijenbroek. 1998. Effects of eutrophication in drainage ditches. *Environmental Pollution Journal* 102:547–552.
- Jensen, M., Z. W. Liu, X. F. Zhang, K. Reitzel H. S. Jensen. 2016. The effect of biomanipulation on phosphorus exchange between sediment and water in shallow, tropical Huizhou West Lake, China. *Limnologia* 63:65-73.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, P. Kristensen, M. Søndergaard, E. Mortensen, O. Sortkjaer, and K. Orlík. 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: Threshold levels, long-term stability and conclusions. *Hydrobiologia* 200/201:219–227.
- Jeppesen, E. M. Søndergaard, E. Kanstrup, B. Petersen, R. B. Henriksen, M. Hammershøj, E. Mortensen, J. P. Jensen, and A. Have. 1994. Does the impact of nutrients on the biological structure and function of brackish and freshwater lakes differ? *Hydrobiologia* 275/276:15–30.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, L. J. Pedersen, and L. Jensen. 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343:151-164.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, and F. Landkildehus. 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology* 45:201-218.
- Junk, W. J., P. B. Bayley, and R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 106:110–127.
- Kitchell, J. F., J. F. Koonce, and P. S. Tennis. 1975. Phosphorus flux through fishes. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie* 19:2478–2484.
- Keddy, P. A. 1976. Lakes as islands: the distributional ecology of two aquatic plants, *Lemna minor* L. and *L. triscula* L. *Ecology* 57:353–359
- Lazzaro, X. 1997. Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie : Verhandlungen* 26:719-730.

- Lefcheck, J. S. 2016. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution* 7:573-579.
- Lemmens, P., S. A. J. Declerck, K. Tuytens, M. Vanderstukken, and L. De Meester. 2018. Bottom-up effects on biomass versus top-down effects on identity: a multiple-lake fish community manipulation experiment. *Ecosystems* 21:166-177.
- Liu, Z., J. Hu, P. Zhong, X. Zhang, J. Ning, S. E. Larsen, D. Chen, Y. Gao, H. Hu, and E. Jeppesen. 2018. Successful restoration of a tropical shallow eutrophic lake: Strong bottom-up but weak top-down effects recorded. *Water Research* 146:88-97.
- Madsen, T. V., and N. Cedergreen. 2002. Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream. *Freshwater Biology* 47:283-291.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Edición Omega, S.A., Barcelona. p.1010.
- Mazzeo, N., C. Iglesias, F. Teixeira-de Mello, A. Borthagaray, C. Fosalba, R. Ballabio, D. Larrea, J. Vilches, S. García, J. P. Pacheco, E. Jeppesen. 2010. Trophic cascade effects of *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) in subtropical lakes food webs: a mesocosm approach. *Hydrobiologia* 644:325-335.
- McCann, M. J. 2016. Evidence of alternative states in freshwater lakes: A spatially-explicit model of submerged and floating plants. *Ecological Modelling* 337:298-309.
- Meerhoff, M., N. Mazzeo, B. Moss, and L. Rodríguez-Gallego. 2003. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology* 37:377-391.
- Meerhoff, M., C. Iglesias, F. Teixeira de Mello, J. M. Clemente, E. Jensen, T. L. Lauridsen, and E. Jeppesen. 2007. Effects of habitat complexity on Community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology* 52:1009-1021.
- Merritt, R.W., K.W. Cummins, and M. B. Berg. 2008. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Co., Dubuque, Iowa. 4<sup>o</sup> edition.
- Mormul, R. P., S. M. Thomaz, A. A. Agostinho, C. C. Bonecker, and N. Mazzeo. 2012. Migratory benthic fish may induce regime shifts in a tropical floodplain pond. *Freshwater Biology* 57:1592-1602.
- Moss, B. 1998. *Ecology of freshwater. Man and Medium. Past to future*. Blackwell, Oxford, UK.
- Morris, K., P. C. Bailey, P. I. Boon, and L. Hughes. 2003. Alternative stable states in the aquatic vegetation of shallow urban lakes. II. Catastrophic loss of a aquatic plants consequente to nutrient enrichment. *Marine and Freshwater Research* 54:201-215.
- Netten, J. J. C., G. H. P. Arts, R. Gylstra, E. H. van Nes, M. Scheffer, and R. M. M. Roijackers. 2010. Effect of temperature and nutrients on the competition between free-floating *Salvinia natans* and submerged *Elodea nuttallii* in mesocosms. *Fundamental and Applied Limnology* 177:125-132.

- O'Farrell, I., P. de Tezanos Pinto., P. Rodríguez., G. Chaparro, and H. Pizarro. 2009. Experimental evidence of the dynamic effect of free-floating plants on phytoplankton ecology. *Freshwater Biology* 54:363–375.
- Paolacci, S., S. Harrison, and M. A. Jansen. 2018. The invasive duckweed *Lemna minuta* Kunth displays a different light utilisation strategy than native *Lemna minor* Linnaeus. *Aquatic Botany* 146:8–14.
- Passarge, J., S. Hol, M. Escher, and J. Huisman. 2006. Competition for nutrients and light: stable coexistence, alternative stable state or competitive exclusion? *Ecological Monographs* 76:52-72.
- Pham, H. V., S. Torresan, A. Critto, and A. Marcomini. 2019. Alteration of freshwater ecosystem services under global change- a review focusing on the Po river basin (Italy) and the Red river basin (Vietnam). *Science of the Total Environment* 652:1347-1365.
- Pires, A. P. F., D. S. Srivastava, N. A. C. Marino, A. M. Macdonald, M. P. Figueiredo-Barros, and V. F. Farjalla. 2018. Interactive effects of climate change and biodiversity loss on ecosystem functioning. *Ecology* 99:1203-1213.
- Plummer, M. 2003. JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. Page 125 In *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing*. Technische Universit at Wien, Wien, Austria.
- Portielje, R., and R. M. M. Roijackers. 1995. Primary succession of aquatic macrophytes in experimental ditches in relation to nutrient input. *Aquatic Botany* 50:127-140.
- Ringuelet, R. A., R. H. Aramburu, and A. A. De Aramburu. 1967. Los peces argentinos de agua dulce. Comisión de Investigación Científica (Gobernación). Dirección de Impresiones del Estado y Boletín Oficial, Provincia de Buenos Aires. La Plata.
- Scheffer, M. 1990. Multiplicity of stable states in freshwater systems. *Hydrobiologia* 201:475–486.
- Scheffer, M., S. H. Hosper, M. L. Meijer, B. Moss, and E. Jeppesen. 1993. Alternative equilibrium in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8:275–279.
- Scheffer, M., S. Rinaldi, and Y. A. Kuznetsov. 2000. The effects of fish on plankton dynamics: a theoretical analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:1208-1219.
- Scheffer, M., S. R. Carpenter, J. A. Foley, C. Folk, and B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591–596.
- Scheffer, M., and Carpenter. 2003. Catastrophic shifts in ecosystems: linking theory to observations. *Trends in Ecology & Evolution* 18:648–656.
- Scheffer, M., and E. H. van Nes. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes drive by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584:455-466.

- Schooler, S. S., B. Salau, M. H. Julien, and A. R. Ives. 2011. Alternative stable states explain unpredictable biological control of *Salvinia molesta* in Kakadu. *Nature* 470:86–89.
- Sereda, J. M., J. J. Hudson, W. D. Taylor, and E. Demers. 2008. Fish as sources and sinks of nutrients in lakes. *Freshwater Biology* 53:278-289.
- Shivers, S. D., S. W. Golladay, M. N. Waters, S. B. Wilde, and A. P. Covich. 2018. Rivers to reservoirs: hydrological drivers control reservoir function by affecting the abundance of submerged and floating macrophytes. *Hydrobiologia* 815:21-35.
- Smith, S. D. P. 2014. The roles of nitrogen and phosphorus in regulation the dominance of floating and submerged aquatic plants in a field mesocosm experiment. *Aquatic Botany* 112:1-9.
- Spitze, K. 1991. Chaoborus predation and life-history evolution in *Daphnia Pulex*: temporal pattern of population diversity, fitness, and mean life history. *Evolution* 45:82-92.
- Sterner, R. W., and J. J. Elser. 2002. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press
- Stomp, M., J. Huisman, F. de Jongh, A. J. Veraart, D. Gerla, M. Rijkeboer, B. W. Ibelings, U. I. A. Wollenzien, and L. J. Stal. 2004. Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton biodiversity. *Nature* 432:104–107.
- Strange, E. F., J. M. Hill, and J. A. Coetzee. 2018. Evidence for a new regime shift between floating and submerged invasion plant dominance in South Africa. *Hydrobiologia* 817:349-362.
- Szabo, S., M. Scheffer, R. Roijackers, B. Waluto, M. Braun, P. T. Nagy, G. Borics, and L. Zambrano. 2010. Strong growth limitation of a floating plant (*Lemna gibba*) by the submerged macrophyte (*Elodea nuttallii*) under laboratory conditions. *Freshwater Biology* 55:681-690.
- Su, Y., and M. Yajima. 2015. R2jags: A package for running jags from R. R package version 0.05-01. <http://CRAN.R-project.org/package=R2jags>.
- Teixeira-de Mello, F., M. Meerhoff, Z. Pekcan-Hekim, and E. Jeppesen. 2009. Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology* 54:1202–1215.
- Teixeira-de Mello, F., V. A. Oliveira, S. M. Loverde-Oliveira, V. L. M. Huszar, J. Barquín, C. Iglesias, T. S. F. Silva, C. H. Duque-Estrada, A. Silió-Calzada, and N. Mazzeo. 2016. The structuring role of free-floating plants on the fish community in a tropical shallow lake: an experimental approach with natural and artificial plants. *Hydrobiologia* 778:167-178.
- Thomaz, S. M., L. M. Bini, T. A. Pagioro, K. J. Murphy, A. M. Santos, and D. C. Souza. 2004. Aquatic macrophytes: diversity, biomass and decomposition. In: *The Upper Parana River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation* (Eds S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & N.S. Hahn), pp. 331–352. Backhuys Publishers, Leiden



- Thomaz, S. M., E. D. Dibble, L. R. Evangelista, J. Higuti, and L. M. Bini. 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53:358-367.
- Uthermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mit. int. Verein. theor. angew. Limnology 9:1-38.
- Van Geest, G. J., H. Coops, R. M. M. Roijackers, A. D. Buijse, and M. Scheffer. 2005. Succession of aquatic vegetation driven by reduced water-level fluctuations in floodplain lakes. *Journal of Applied Ecology* 42:251-260.
- Van Geest, G. J., H. Coops, M. Scheffer, and E. H. van Nes. 2007. Long transients near the ghost of a stable state in eutrophic shallow lakes with fluctuating water levels. *Ecosystems* 10:36-46.
- van Gerven, L. P., J. J. M. de Klein, D. J. Gerla, B. W. Kooi, J. J. Kuiper, and W. M. Mooij. 2015. Competition for light and nutrients in layered communities of aquatic plants. *The American Naturalist* 186:72-83.
- Vanni, M. J., C. D. Layne, and S. E. Arnott. 1997. "Top-Down" trophic interactions in lakes: effects of fish on nutrient dynamics. *Ecology* 78:1-20.
- Vanni, M. J. 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 33:341-370.
- Vanni, M. J., G. Boros, and P. B. McIntyre. 2013. When are fish sources vs. sinks of nutrients in lake ecosystems? *Ecology* 94:2195-2206.
- Vaughn, C. C., and C. C. Hakenkamp. 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* 46:1431-1446.
- Vehtari, A., A. Gelman, and J. Gabry. 2017. Practical Bayesian model evaluation using leave-one-out cross-validation and WAIC. *Statistics and Computing* 27:1413-1432.
- Villamagna, A. M., and B. R. Murphy. 2010. Ecological and socio-economic impacts of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): a review. *Freshwater Biology* 55:282-298.
- Vitense, K., K. A. Hanson, B. R. Herwig, K. L. Zimmer, and J. Fieberg. 2018. Uncovering state-dependent relationships in shallow lakes using Bayesian latent variable regression. *Ecological Applications* 28:309-322.
- Wantzen, K. M., K-O. Rothhaupt, M. Mortl, M. Contonati, L. G. Tóth, and P. Fischer. 2008. Ecological effects of water-level fluctuations in lakes: na urgente issue. *Hydrobiologia* 613:1-4.
- Yarrow, M., V. H. Marín, M. Finlay, A. Tironi, L. E. Delgado, and F. Fischer. 2009. The ecology of *Egeria densa* Planchon (Liliopsida: Alismales): a wetland ecosystem engineer? *Revista Chilena de Historia Natural* 82:299-313.

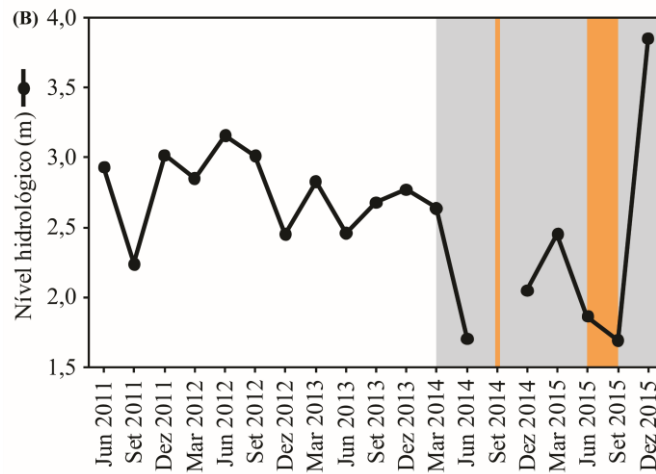
Zhu, M., G. Zhu, L. Nurminen, T. Wu, J. Deng, Y. Zhang, B. Qin, A-M. Ventela. 2015. The influence of macrophytes on sediment resuspension and the effect of associated nutrients in a shallow and large lake (lake Taihu, China). *Plos One* 10(6): e0127915.

Zuur, A. F., E. N. Ieno, and C. S. Elphick. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1:3-14.

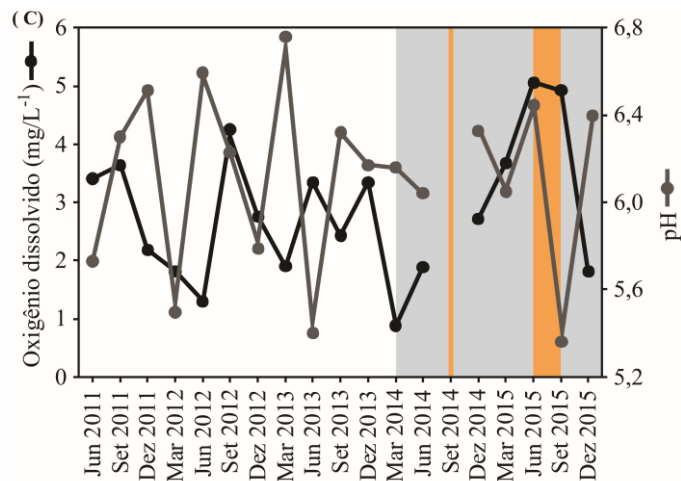
## APÊNDICE A - Principais espécies de peixes encontradas na “Lagoa Osmar”, durante o estudo

<b>Espécies</b>	<b>Guilda trófica</b>	<b>Habitat</b>
<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Reinhardt)	Piscívoro	Pelágico
<i>Aphyocharax anisitsi</i> (Eigenmann e Kennedy)	Invertívoro	Bento-pelágico
<i>Aphyocharax dentatus</i> (Eigenmann e Kennedy)	Invertívoro	Bento-pelágico
<i>Apistogramma commbrae</i> (Regan)	Invertívoro	Bento-pelágico
<i>Astyanax altiparanae</i> (Garutti e britski)	Insetívoro	Pelágico
<i>Brachyhypopomus gauderio</i> (Giora e Malabarba)	Insetívoro	Bento-pelágico
<i>Bryconamericus stramineus</i> (Eigenmann)	Insetívoro	Bentônico
<i>Characidium zebra</i> (Eigenmann)	Insetívoro	Bentônico
<i>Cichlasoma paranaense</i> (Kullander)	Onívoro	Bentônico
<i>Cyphocharax modestus</i> (Fernandez-Yépez)	Detritívoro	Bentônico
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i> (Valenciennes)	Piscívoro/	Pelágico
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Spix and Agassiz)	Piscívoro	Pelágico
<i>Hoplias sp2</i>	Piscívoro	Pelágico
<i>Hoplias sp3</i>	Piscívoro	Pelágico
<i>Hoplias spp</i>	Piscívoro	Pelágico
<i>Hoplias mbigua</i> (Azpelicueta, Benítez, Aichino e Mendez)	Piscívoro	Bento-pelágico
<i>Hyphessobrycon eques</i> (Steindachner)	Herbívoro	Bento-pelágico
<i>Hyphessobrycon marginatus</i> (Ellis)	Insetívoro	Bento-pelágico
<i>Hyphessobrycon ornatus</i>	Herbívoro	Bento-pelágico
<i>Laetacara araguaiae</i> (Otoni e Costa)	Onívoro	Bento-pelágico
<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes)	Onívoro	Bento-pelágico
<i>Leporinus lacustris</i> (Amaral Campos)	Onívoro	Pelágico
<i>Loricariichthys platymetopon</i> (Isbrucker e Nijssen)	Detritívoro	Bentônico
<i>Moenkhausia forestii</i> (Benine, Mariguela e Oliveira)	Insetívoro	Pelágico
<i>Moenkhausia grandisquamis</i> (Muller e Troschel)	Invertívoro	Pelágico
<i>Moenkhausia intermedia</i> (Eigenmann)	Pelágico	Pelágico
<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i> (Steindachner)	Pelágico	Pelágico
<i>Moenkhausia bonita</i> (Benine, Castro e Sabino)	Onívoro	Pelágico
<i>Odonthostilbe sp</i>	Insetívoro	Bento-pelágico
<i>Platanichthys platana</i> (Regan)	Onívoro	Pelágico
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes)	Detritívoro	Bentônico
<i>Psellogrammus kennedyi</i> (Eigenmann)	Onívoro	Bento-pelágico
<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i> (Holmberg)	Detritívoro	Bentônico
<i>Pyrrhulina australis</i> (Eigenmann and Kennedy)	Onívoro	Pelágico
<i>Roeboides descalvadensis</i> (Fowler)	Piscívoro	Pelágico
<i>Schizodon altoparanae</i> (Garavello e Britski)	Herbívoro	Bento-pelágico
<i>Schizodon borelli</i> (Boulenger)	Herbívoro	Bento-pelágico
<i>Serrapinnus notomelas</i> (Eigenmann)	Onívoro	Pelágico
<i>Serrapinnus sp1</i>	Onívoro	Pelágico
<i>Serrapinnus sp2</i>	Onívoro	Pelágico
<i>Serrapinnus calliurus</i> (Boulenger)	Onívoro	Bento-pelágico
<i>Serrapinnus heterodon</i> (Eigenmann)	Onívoro	Bento-pelágico
<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann e Eigenmann)	Detritívoro	Bentônico
<i>Steindachnerina insculpta</i> (Fernandéz-Yépez)	Detritívoro	Bentônico

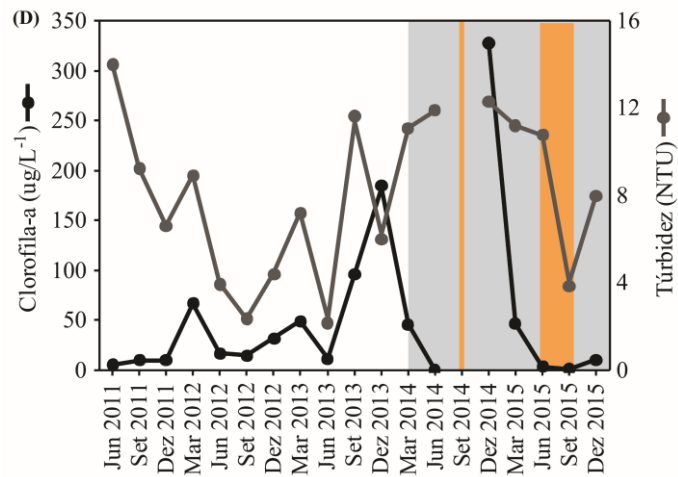
APÊNDICE B - Nível hidrológico do rio Paraná. A parte cinza representa a fase *sombreada* por planta flutuante. as linhas laranjadas representam os períodos de extremas secas.



APÊNDICE C - Variação temporal de oxigênio e pH. A parte cinza representa a fase *sombreada* por planta flutuante. as linhas laranjadas representam os períodos de extremas secas.



APÊNDICE D - Variação temporal da concentração de clorofila-a e turbidez. A parte cinza representa a fase *sombreada* por planta flutuante. as linhas laranjadas representam os períodos de extremas secas.



APÊNDICE E - Porcentagem dos principais grupos do fitoplâncton. Foi considerado o biovolume total no fitoplâncton entre os períodos de amostragens. Em setembro de 2014 não teve coleta do fitoplâncton.

