

Dinâmica sucessional das classes taxonômicas e grupos funcionais ficoperifíticos em uma represa subtropical

Fernanda Ferrari

Docente do Curso de Ciências Biológicas da Universidade Tecnológica Federal do Paraná, campus Dois Vizinhos.

Contato: fernandaferrari@utfpr.edu.br

Fabiana Maria Castro da Rosa

Egressa do Curso de Ciências Biológicas da Universidade Tecnológica Federal do Paraná, campus Dois Vizinhos.

Contato: fabiana__09@hotmail.com

Pablo Maurício Paim

Docente na Rede Alfa de Ensino.

Contato: paim14450@gmail.com

Resumo: Sucessão ecológica refere-se às mudanças progressivas ocorrentes em uma comunidade biológica, resultantes da ação de fatores ambientais sobre a sua estrutura, e da reação das espécies aos fatores ambientais. Em estudos de sucessão ecológica, o ficoperifiton é considerado comunidade modelo, pois sua elevada diversidade e curto tempo de geração dos organismos, permite uma rápida substituição específica, desde a colonização até os estágios avançados. Este trabalho objetivou verificar a variabilidade das classes taxonômicas e grupos funcionais ficoperifíticos desenvolvidos em substrato artificial ao longo do processo sucessional, em represa subtropical. Lâminas de vidro de microscopia organizadas em suporte de madeira afixado na represa foram utilizadas como substrato para o desenvolvimento da comunidade, durante 28 dias, em fevereiro de 2014. A cada quatro dias, lâminas foram coletadas e processadas para análise da densidade dos grupos presentes na comunidade. Três fases sucessionais foram observadas durante o desenvolvimento da comunidade. Na fase de acréscimo, correspondente aos primeiros dias de colonização, espécies cocóides e frouxamente aderidas, representadas por desmídeas e cianobactérias, foram as mais abundantes, refletindo a maior capacidade de absorção de nutrientes e colonização inicial do substrato destes grupos. A fase estacionária também foi caracterizada pela predominância de formas cocóides, desmídeas e cianobactérias, porém acompanhadas por espécies firmemente aderidas e diatomáceas, provavelmente em função do amadurecimento da comunidade e em resposta a distúrbios ocorridos em alguns dias desta fase. Nos estágios avançados de desenvolvimento (fase de amadurecimento/perda) houve acentuada participação de espécies firmemente aderidas, filamentosas e cianobactérias, sendo que esta última classe permaneceu dominante até o final da sucessão, chegando a compor mais da metade da densidade total da comunidade. A variabilidade na composição e densidade das classes taxonômicas e grupos ficoperifíticos ao longo do processo de sucessão ecológica da comunidade ocorreu em função das condições ambientais preponderantes em cada fase sucessional.

Palavras-chave: Algas; Cianobactérias; Grupos funcionais; Perifiton; Sucessão ecológica.

Successional dynamic of the phycoperiphytic taxonomical classes and functional groups in a subtropical reservoir

Abstract: Ecological succession refers to the progressive changes occurring in a biological community, resulting from the action of environmental factors on its structure, and from the reaction of species to environmental factors. In ecological succession studies, the phycoperiphyton is considered a model community, since its high diversity and short generation time of the organisms allow a rapid specific substitution, from colonization to climax. The objective of this article was to verify the variability of the density of the taxonomical classes and functional groups of phycoperiphyton developed in artificial substrate during ecological succession, in a subtropical reservoir. Glass microscopy slides arranged

in wooden support on the reservoir were used as substrate for community development for 28 days in February 2014. Every four days, slides were collected and processed for analysis of the density of cyanobacteria and other algal groups present in the community. Three successional phases were observed in the course of community development. At the early phase, corresponding to the first days of colonization, coccoid and loosely attached species were the most abundant, reflecting the greater capacity of nutrient absorption and initial substrate colonization of these groups. The stationary phase was also characterized by the predominance of coccoid forms, desmids and cyanobacteria, but accompanied by the firmly attached and diatoms, probably in response to maturation of community and disturbances that occurred in some days of this phase. In the advanced stages (loss phase) there was a marked participation of firmly attached, filamentous and cyanobacterial, with the latter class remaining dominant until the end of the succession, reaching more than half of the total community density. The variability in composition and density of phycoperiphytic taxonomical classes and functional traits throughout the ecological succession occurred as a function of the prevailing environmental conditions in each successional phase.

Key-words: Algae; Cyanobacteria; Functional traits; Ecological succession; Ecology; Periphyton.

Como citar este artigo:

FERRARI, F.; CASTRO DA ROSA, F. M.; PAIM, M. P. Dinâmica sucessional das classes taxonômicas e grupos funcionais ficoperifíticos em uma represa subtropical. *Luminária*, União da Vitória, v.21, n.01, p. 06-27, 2019.

INTRODUÇÃO

O perifíton é uma comunidade composta por organismos vivos e detritos orgânicos e inorgânicos aderidos a substratos em ambientes aquáticos (WETZEL, 1983). A maior parte do perifíton é formada por organismos fotoautotróficos, representados por cianobactérias e algas, sendo que a esta fração da comunidade denomina-se ficoperifíton.

A comunidade ficoperifítica apresenta uma importância ecológica bastante significativa, pois contribui com grande parte da produção primária nos ecossistemas aquáticos rasos, dependendo esta taxa de diversos fatores entre os quais a área disponível para fixação e colonização e a quantidade de nutrientes na água (GULZAR et al., 2017). Além disso, constitui um importante depósito de carbono orgânico, nitrogênio e fósforo, sendo capaz de capturar e assimilar outros componentes reduzindo suas concentrações disponíveis na água (SAIKIA, 2011), o que também a torna um importante bioindicador de qualidade ecológica da água (MCCORMICK; STEVENSON, 1998; MONTUELLE et al., 2010; LOBO, 2013; DENICOLA; KELLY, 2014). Ademais, participa da cadeia trófica, como um importante componente na alimentação de organismos aquáticos, como peixes, insetos e invertebrados bentônicos, já que a comunidade é rica

principalmente em proteínas (VADEBONCOEUR; STEINMAN, 2002).

No que se refere a estudos ecológicos, o ficoperifíton é considerado uma comunidade modelo em estudos de sucessão ecológica. Isto porque sua elevada diversidade e curto tempo de geração dos organismos permite uma rápida substituição específica, desde a colonização até o clímax (LARNED, 2010).

Sucessão ecológica refere-se às mudanças progressivas ocorrentes numa comunidade biológica controlada por dominância, devido a processos não sazonais, direcionados e contínuos de colonização e extinção de populações de espécies em um dado local, sendo estas mudanças resultantes da ação de fatores ambientais sobre a comunidade e da reação das espécies a estes fatores (MCCORMICK; STEVENSON, 1991).

Do ponto de vista tridimensional, os processos de colonização e substituição/extinção de espécies durante a sucessão ficoperifítica são reportados como semelhantes aos das plantas nos ecossistemas terrestres (HOAGLAND et al., 1982) e dependem de múltiplos fatores abióticos e bióticos. Entre estes fatores destacam-se a disponibilidade de recursos como nutrientes e luz (PEI et al., 2010; SEKAR et al., 2002), a competição intra e interespecífica, predação, mudanças autogê-

nicas e composição de espécies, além de distúrbios físicos como flutuação dos níveis de água, ação do vento e precipitação (LARNED, 2010; ALBAY; AKÇAALAN, 2008; DENICOLA, 2004; MOSCHINI-CARLOS et al., 1998; MCCORMICK; STEVENSON, 1991). Quando a sucessão não é interrompida por fatores antropogênicos, esses processos exibem padrões razoavelmente direcionais, contínuos e previsíveis (TRBOJEVIC et al., 2017).

De acordo com o conceito de nicho ecológico, cada espécie está adaptada a um conjunto individual de condições ambientais e o seu desenvolvimento se dá em resposta às flutuações das variáveis ambientais (DEVICTOR et al., 2010). No caso das espécies componentes do ficoperifíton, a sua capacidade de colonização em determinados substratos, bem como a sua persistência na comunidade, dependem da eficiência de suas estratégias adaptativas para utilização dos recursos disponíveis em cada situação ambiental (BIGGS, 1996).

Diversos estudos têm mostrado que não somente os menores níveis taxonômicos (espécies, variedades) refletem as condições particulares de um determinado ambiente ou momento sucessional de uma comunidade, mas também os maiores níveis, tais como classes, ordens, famílias e gêneros (MUELLER et al., 2013; CARNEIRO et al., 2010). Isto porque os grandes grupos taxonômicos frequentemente se assemelham às espécies nas respostas aos principais fatores e/ou gradientes ambientais (FEIO et al., 2006).

Da mesma forma, agrupamentos funcionais formados com base em características morfológicas, fisiológicas e ecológicas das espécies (características funcionais), tem sido propostos para examinar os processos ocorrentes em nível de comunidades em diferentes escalas de estudo (temporal, espacial e sucessional). Elaborados inicialmente envolvendo comunidades terrestres (MCARTHUR; WILSON, 1967; PIANKA, 1970; GRIME, 1977), os grupos funcionais foram posteriormente adaptados para as comunidades aquáticas (REYNOLDS et al., 2002; MCCORMICK, 1996; BIGGS et al., 1998b). Em ambos os casos, o conceito de grupo funcional está baseado no fato de que espécies com estratégias

adaptativas similares podem responder de maneira semelhante a alguma fração da variância observada nos padrões de distribuição espacial e temporal destas comunidade (MCCORMICK, 1996; SALMASO et al., 2015), sendo que o estabelecimento e desenvolvimento destas espécies na matriz perifítica podem ser favorecidos pelas suas características funcionais particulares (BIGGS et al., 1998b).

Considerando os ecossistemas aquáticos, embora não subestime a importância e a necessidade de análises em nível de espécie (FERRAGUT; BICUDO, 2010), a utilização da abordagem dos grupos funcionais tem sido promissora para demonstrar de forma simplificada a complexidade de processos ecológicos não só em nível de comunidades (ALGARTE et al., 2016; BURLIGA et al., 2004; LARSON; PASSY, 2012; TAPOLCZAI et al., 2016), mas também de ecossistemas (FONSECA; GANADE, 2001; LAVOREL et al., 2013). Com base nesta premissa, os grupos funcionais, assim como os grandes grupos taxonômicos, têm também sido reconhecidos como úteis em programas de biomonitoramento, devido, principalmente, a exclusão de problemas nas identificações taxonômicas e a maior rapidez nas análises (HEINO; SOININEN, 2007; MUELLER et al., 2013).

Estudos sobre processos de sucessão ecológica envolvendo a comunidade ficoperifítica estão em amplo desenvolvimento no Brasil (RODRIGUES, 1998; FERMINO; SCHWARZBOLD, 1999; RODRIGUES; BICUDO, 2001; VERCELLINO, 2003; BARCELOS, 2003; FERRAGUT, 2004; VERCELLINO; BICUDO, 2006; FERMINO, 2006; FERRAGUT; BICUDO, 2009, 2010; FRANÇA et al., 2011; BORDUQUI, 2011; BORDUQUI; FERRAGUT, 2012; PELLEGRINI; FERRAGUT, 2012; FELISBERTO; RODRIGUES, 2012; CASARTELLI et al., 2016; SANTOS et al., 2018), inclusive do ponto de vista de grupos funcionais (SANTOS; FERRAGUT, 2013; DUNCK et al., 2015; CASARTELLI; FERRAGUT, 2017; SANTOS; FERRAGUT, 2018). Neste sentido, objetivou-se com este trabalho, acompanhar o processo sucessional ficoperifítico em uma represa oligotrófica localizada no sudoeste do Paraná, de modo a contribuir para a me-

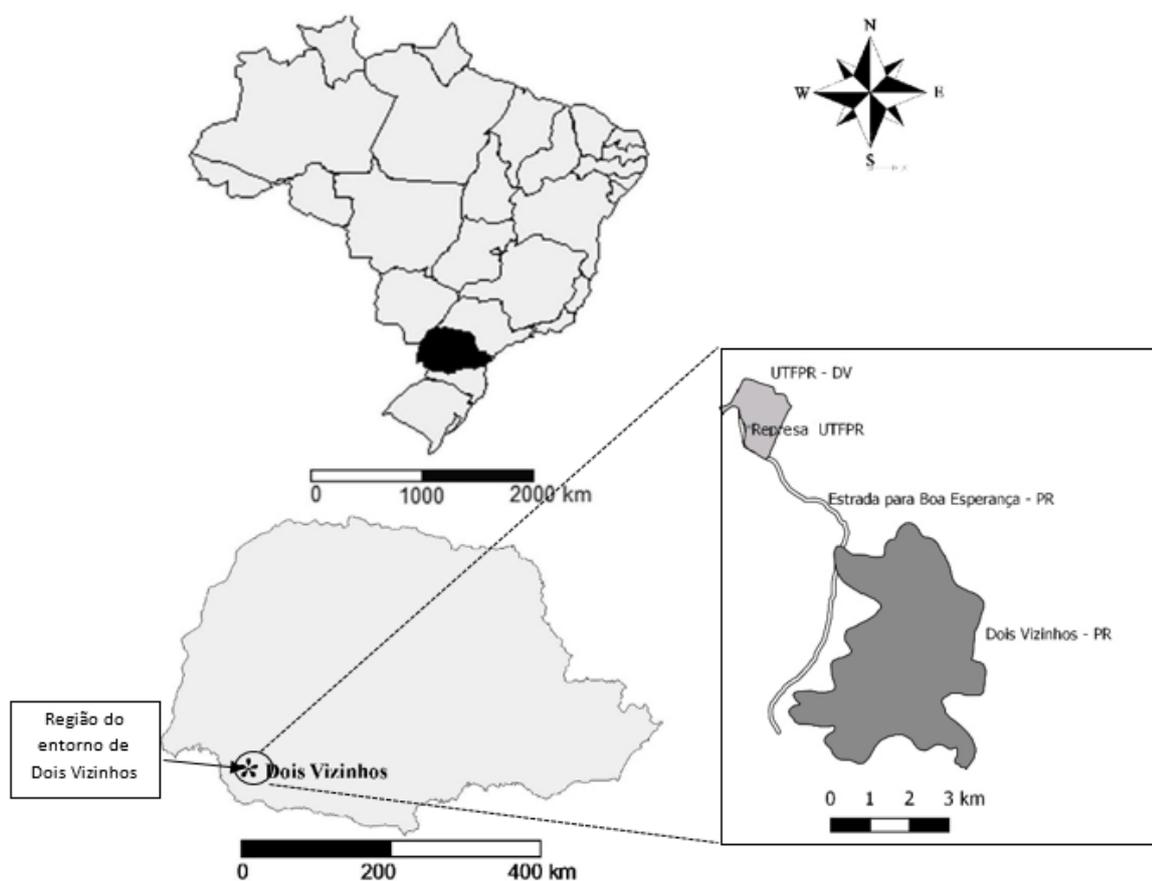


Figura 1. Localização da área de estudo no município de Dois Vizinhos e no câmpus da UTFPR-DV. Fonte: Souza (2016).

lhor compreensão deste processo em ambientes aquáticos lênticos subtropicais brasileiros.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

Dois Vizinhos é um município localizado no Sudoeste do Paraná a uma latitude sul $25^{\circ}44'01''$ S e longitude oeste $53^{\circ}03'26''$ W. Apresenta uma área territorial de $418,9 \text{ Km}^2$ e uma altitude de 509 m. O clima local é predominantemente subtropical úmido mesotérmico (Cfa, de acordo com a classificação de Köppen), com verão quente (ALVARES et al., 2013). Em períodos de precipitação são frequentes ventos com direção predominante norte-nordeste e com tempo bom sul-sudeste. A umidade relativa do ar oscila em média entre 64% e 74% (MAACK, 1981). A vegetação original é do tipo Floresta Estacional Semidecidual em transição para Floresta Ombrófila Mista (GORENSTEIN et al., 2010).

O estudo foi desenvolvido em uma represa denominada localmente de Lago da Trilha Ecológica que consiste em um ecossistema aquático lêntico artificial e raso, formado pelo represamento de um córrego. A profundidade máxima é de aproximadamente 6 metros. A represa Lago da Trilha Ecológica está localizada na área da Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR), câmpus Dois Vizinhos, na zona rural do município, e foi construída visando atender diversos usos, sendo que atualmente é utilizada para irrigação das áreas agriculturáveis adjacentes, para fins paisagísticos, e também como local para o desenvolvimento de atividades práticas e experimentos de graduação e pós-graduação.

De acordo com a caracterização efetuada por Warmling et al. (2015) e Souza (2016) com base em Lamparelli (2004), a represa é um ambiente oligotrófico, considerado limpo e com baixa produtividade.

Variáveis climatológicas

Dados das variáveis ambientais precipitação pluviométrica (mm), velocidade do vento (m.s) e rajadas de vento (m.s) para o período do desenvolvimento do estudo (fevereiro de 2014) foram obtidos da Estação Meteorológica do Instituto Nacional de Meteorologia, situada no câmpus Dois Vizinhos da Universidade Tecnológica Federal do Paraná.

Instalação dos substratos artificiais para o desenvolvimento da comunidade ficoperifítica e amostragem

Para o desenvolvimento do estudo foi escolhido um ponto de amostragem na região litorânea da represa, a qual apresenta macrófitas aquáticas emergentes em toda a sua extensão. Os substratos artificiais para o estabelecimento da comunidade ficoperifítica foram instalados no ponto de amostragem em fevereiro de 2014, da seguinte forma: um suporte de madeira (figura 2) com 50 cm de comprimen-

to, 40 cm de largura e 36 cm de altura foi instalado, e permaneceu submerso na subsuperfície da água (a cerca de 20 cm de profundidade) durante todo o período de estudo (28 dias, tempo necessário para estabelecimento da comunidade perifítica). Neste suporte de madeira foram acomodados estrados de madeira vazados de 59 cm de comprimento por 9,7 cm de largura, os quais possuíam espaços próprios para o encaixe dos substratos artificiais, que consistiram de lâminas de vidro de microscopia. As lâminas de vidro foram escolhidas como substrato artificial por serem inertes, para assegurar a padronização e para eliminar a possível variabilidade devida a diferenças no tempo de colonização e na estrutura da superfície colonizável (CATTANEO; AMIREAULT, 1992; STENGER-KOVÁCS et al., 2013; TAPOLCZAI et al., 2016; TRBOJEVIC et al., 2017).

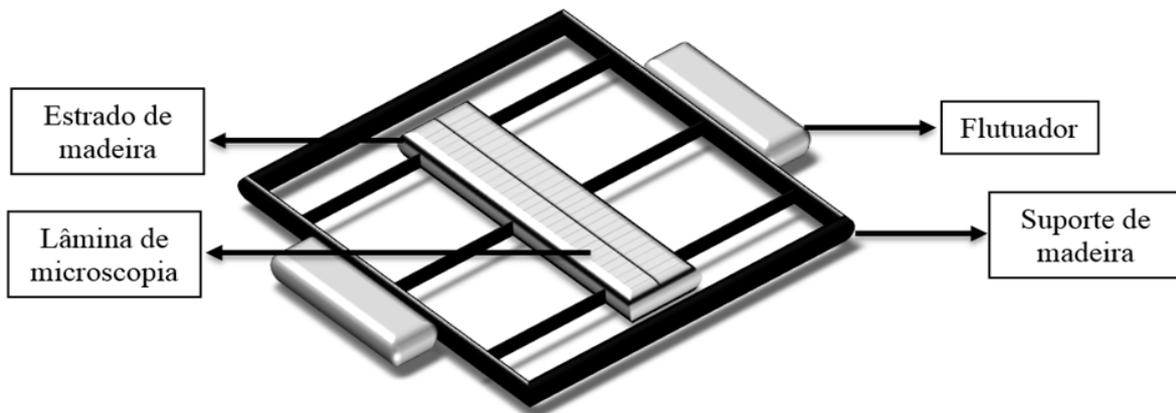


Figura 2. Esquema do suporte utilizado para acomodação das lâminas de microscopia.

Para acompanhar o desenvolvimento da sucessão, um conjunto de lâminas foi coletado a cada quatro dias, para as análises qualitativas e quantitativas dos grupos ficoperifíticos. Para cada análise foram coletadas duas lâminas a partir do mesmo suporte. As amostras foram obtidas de forma aleatória, acondicionadas em frascos de polietileno de 250 ml e transportadas até o laboratório devidamente resfriadas em caixas térmicas. O material perifítico desenvolvido na superfície das lâminas foi completamente raspado de uma área definida da lâmina com auxílio de uma lâmina de barbear, e lavado com um volume conhecido

de água destilada. Posteriormente, as alíquotas destinadas às análises qualitativas foram fixadas com formalina 4% e aquelas para análise quantitativa com lugol acético a 0,5%.

Análise qualitativa e quantitativa

A identificação taxonômica foi realizada em nível de grandes grupos de representantes ficoperifíticos, utilizando um microscópio óptico Opton TNB-40, com base em publicações de floras brasileiras e em bibliografia clássica e moderna. O enquadramento taxonômico seguiu Bicudo; Menezes (2017).

A densidade dos grupos ficoperifíticos identificados foi estimada segundo Utermöhl (1958), através de microscópio invertido, em aumento de 400 vezes. A densidade total foi calculada conforme Schwarzbald (1990) e expressa em indivíduos por centímetro quadrado (ind.cm^{-2}).

A comunidade ficoperifítica foi avaliada em termos de classes taxonômicas (BICUDO; MENEZES, 2017) e de acordo com as características funcionais das espécies. Neste caso, foram considerados os seguintes grupos funcionais: formas de vida/crescimento (cocóides, coloniais, filamentosas e flageladas) - de acordo com Graham; Wilcox (2000); e formas de aderência ao substrato (firmemente aderidas para aquelas sem estrutura de locomoção e com alguma estrutura ou modo de fixação ao substrato, e frouxamente aderidas para aquelas com algum mecanismo de locomoção e ausência de estrutura de fixação ao substrato - seguindo Sládecková; Sládeček (1964, 1977).

Análise dos dados

A estatística descritiva dos dados foi providenciada usando médias aritméticas como medida de tendência central e erro padrão e coeficiente de variação como medidas de dispersão.

Uma Análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) foi realizada

para avaliar e sumarizar o padrão de distribuição dos grupos ficoperifíticos ao longo dos dias da sucessão, com base em uma matriz de distância de Bray-Curtis. A distorção dos dados foi avaliada pelo valor final de S (stress) para uma resolução em duas dimensões, sendo que quanto mais próximo de zero é o valor de S, maior será a correlação entre a distância original dos dados amostrados e a distância obtida pela análise (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998).

As análises descritivas foram realizadas utilizando o editor de planilhas Microsoft Office Excel 2013. A análise NMDS foi efetuada utilizando o programa PCOrd 5.0.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Densidade total e contribuição das classes taxonômicas e grupos funcionais do fítoplancton

De uma forma geral, a densidade total da comunidade ficoperifítica variou de 44.795 ind.cm^{-2} nos primeiros dias de colonização até 760.643 ind.cm^{-2} no décimo sexto dia do experimento, com uma média de 421.381 ind.cm^{-2} (Tabela 1). Os maiores valores foram observados nas fases intermediárias do período sucessional (entre o décimo segundo e vigésimo dia de colonização), com nítido decréscimo em direção a fase final da sucessão (Figura 3).

Tabela 1. Amplitude, média (ind.cm^{-2}), desvio padrão e coeficiente de variação (CV%) da densidade total e porcentagem de contribuição (%) dos grupos ficoperifíticos ao longo de 28 dias de colonização.

Classes taxonômicas	Parâmetros	Densidade	%
Bacillariophyceae	Mín-Máx	13.331,9 - 327.127,0	15,8 - 43,0
	Média \pm DP	111.111,1 \pm 104.380,5	24,8 \pm 9,4
	CV (%)	93,9	37,7
Chlorophyceae	Mín-Máx	4.266,2 - 65.135,9	6,6 - 14,3
	Média \pm DP	38.838,9 \pm 21.462,9	9,5 \pm 2,6
	CV (%)	55,3	27,4
Chrysophyceae	Mín-Máx	0,0 - 2.171,2	0,0 - 0,3
	Média \pm DP	400,6 \pm 815,6	0,1 \pm 0,1
	CV (%)	203,6	189,6
Cyanobacteria	Mín-Máx	6.132,7 - 284.426,8	13,7 - 54,0
	Média \pm DP	170.525,8 \pm 98.219,9	37,5 \pm 12,6
	CV (%)	57,6	33,7
	Mín-Máx	0,0 - 1.266,5	0,0 - 0,6

Continua....

Continuação...

Tabela 1. Amplitude, média (ind.cm⁻²), desvio padrão e coeficiente de variação (CV%) da densidade total e porcentagem de contribuição (%) dos grupos ficoperifíticos ao longo de 28 dias

Dinophyceae	Média ± DP	219,0 ± 472,5	0,1 ± 0,2
	CV (%)	215,7	191,1
	Mín-Máx	0,0 - 633,3	0 - 0,6
Xantophyceae	Média ± DP	128,6 ± 243,7	0,1 ± 0,2
	CV (%)	189,6	217,2
	Mín-Máx	20.531,1 - 140.585,0	16,3 - 45,8
Zygnemaphyceae	Média ± DP	100.066,4 ± 45.180,6	27,9 ± 10,1
	CV (%)	45,2	36,2
	Mín-Máx	0,0 - 633,3	0,0 - 0,1
Não identificadas	Média ± DP	90,5 ± 239,4	0,02 ± 0,05
	CV (%)	264,6	264,6
	Formas de vida		
Cocóides	Mín-Máx	38.395,9 - 500.822,8	46,0 - 85,7
	Média ± DP	250.235,5 ± 150.575,9	62,3 ± 12,5
	CV (%)	60,2	20
Coloniais	Mín-Máx	533,3 - 4432,9	0,3 - 1,2
	Média ± DP	2172,6 ± 1268,3	0,3 ± 0,6
	CV (%)	58,4	50,1
Filamentosas	Mín-Máx	5.599,4 - 281.531,9	12,5 - 53,6
	Média ± DP	168.353,2 ± 97.357,8	36,9 ± 12,9
	CV (%)	57,8	34,8
Flageladas	Mín-Máx	0,0 - 2.171,2	0,0 - 0,6
	Média ± DP	619,7 ± 975,2	0,2 ± 0,2
	CV (%)	157,4	135,4
Classes taxonômicas	Parâmetros	Densidade	%
Formas de aderência ao substrato	-	-	-
Firmemente aderidas	Mín-Máx	23.730,8 - 634.713,2	53,0 - 83,4
	Média ± DP	319.883,1 ± 203.692,1	71,7 ± 10,4
	CV (%)	63,7	14,5
Frouxamente aderidas	Mín-Máx	21.064,4 - 144.384,6	16,6 - 47,0
	Média ± DP	101.497,8 ± 45.770,4	28,3 ± 10,4
	CV (%)	45,1	36,6
Densidade Total	Mín-Máx	44.795,2 - 760.642,7	-
	Média ± DP	421.380,9 ± 240.377,6	-
	CV (%)	57	-

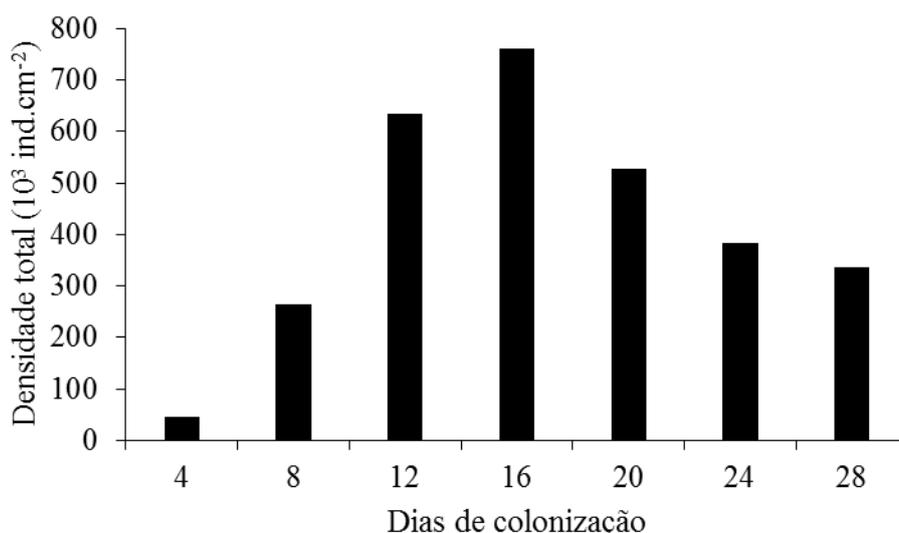


Figura 3. Densidade total (ind.cm⁻²) da comunidade ficoperifítica desenvolvida em substrato artificial ao longo de 28 dias de colonização.

Os valores de densidade observados podem ser considerados altos se comparados com outros estudos realizados em ambientes lênticos tropicais oligotróficos (VERCELLINO; BICUDO, 2006; FERRAGUT; BICUDO, 2009). No entanto, podem ser explicados com base nas características morfométricas da represa estudada, que se caracteriza como sendo um ambiente pequeno e raso que permite o desenvolvimento de extensa zona litorânea com grande quantidade de macrófitas aquáticas, além de forte influência do sedimento de fundo em função da baixa profundidade. As macrófitas aquáticas, bem como o sedimento de fundo disponível fornecendo inóculos, aumentam a diversidade de habitats para o perifíton e, uma vez colonizados, funcionam como “berçários naturais”, favorecendo o desenvolvimento da comunidade em outros tipos de substratos próximos. Intercâmbio populacional entre comunidades e substratos já foi reportado como um importante fator que influencia o ficoperifíton em outros estudos (MOSS, 1981; TANIGUCHI et al., 2005).

Maiores valores de densidade a partir da fase intermediária de sucessão em direção ao final do processo sucessional, seguidos por reduções na densidade algal também foram observados por Ferragut; Bicudo (2009) em represa oligotrófica, porém tal observação foi confirmada a partir do vigésimo quinto dia de

colonização. No presente estudo, a queda na densidade observada após o décimo sexto dia da sucessão pode estar relacionada a eventos de distúrbio. Conforme demonstrado nas figuras 4 e 5, maiores valores de velocidade e rajadas de vento ocorreram entre o décimo sexto e o vigésimo dias de colonização, acompanhados dos picos de precipitação pluviométrica acumulada, o que pode ter ocasionado um distúrbio hidráulico que contribuiu para o desprendimento mecânico das porções superiores da matriz perifítica já na fase intermediária de sucessão. De acordo com Larned (2010), perturbações ou distúrbios físicos como, por exemplo, alterações nas forças hidráulicas e na movimentação da água, são eventos discretos comuns que impõem sua própria ordem na organização de comunidades. Este autor também reportou que a perda de biomassa é uma resposta comum e imediata da comunidade perifítica frente aos distúrbios hidrológicos. Ainda, a ação do vento sobre a água em decorrência de chuvas causando turbulência já constituiu distúrbio em diversos estudos (HOAGLAND, 1983; BIGGS et al., 1998a,b), e em lagos também foi mostrada uma forte relação positiva entre estes eventos e o declínio da biomassa perifítica (CATTANEO, 1990), inclusive em ambientes tropicais (CASARTELLI et al., 2016; SANTOS; FERRAGUT, 2013).

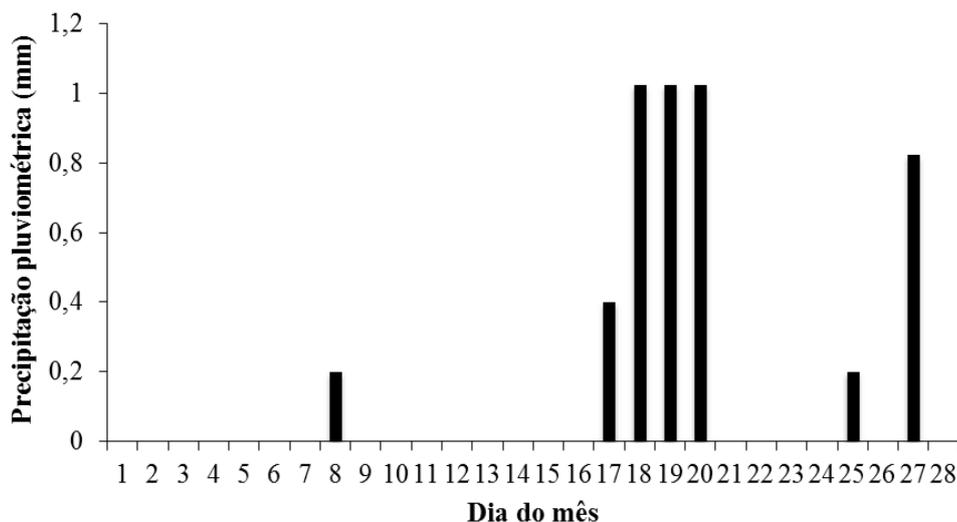


Figura 4. Precipitação pluviométrica acumulada (mm) durante o mês de fevereiro de 2014 na região do ambiente de estudo.

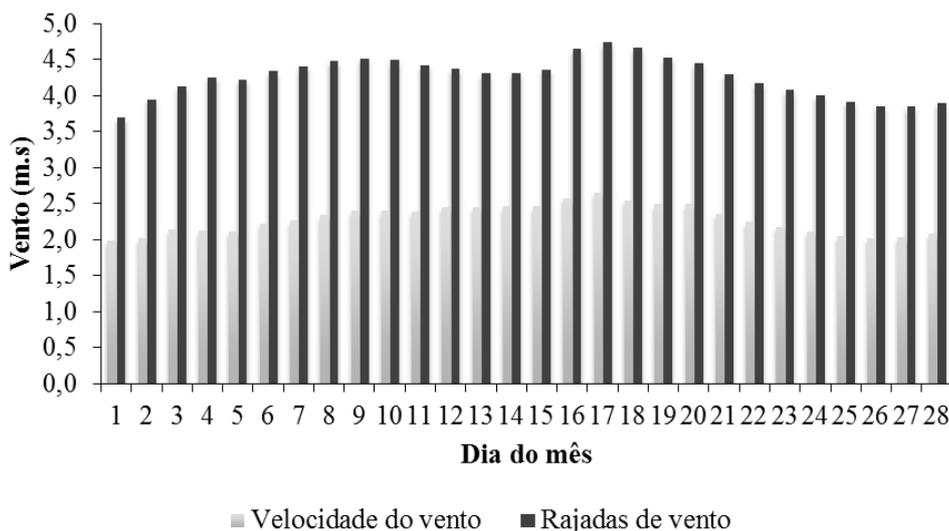


Figura 5. Velocidade e rajadas de vento (m.s) durante o mês de fevereiro de 2014 na região do ambiente de estudo.

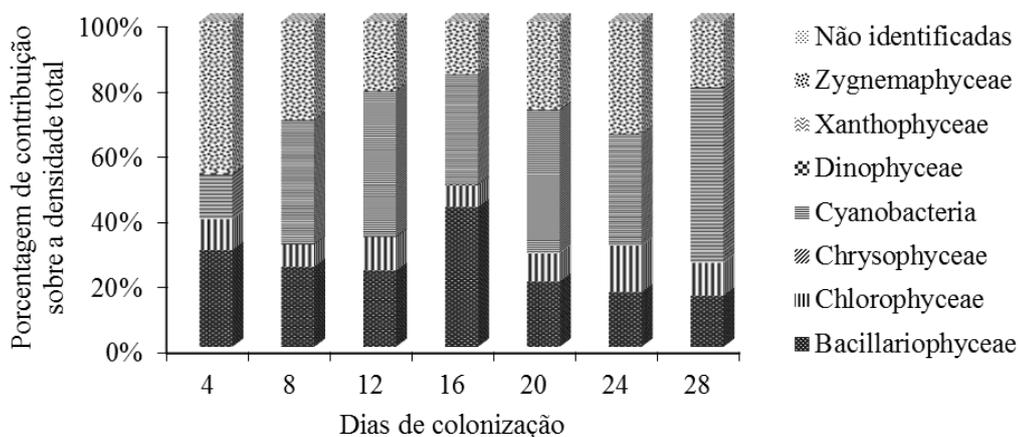


Figura 6. Porcentagem de contribuição sobre a densidade total das classes taxonômicas ficoperifíticas ao longo de 28 dias de colonização.

Zygnemaphyceae, Bacillariophyceae e Cyanobacteria foram as classes que apresentaram as maiores porcentagens médias de contribuição sobre a densidade total (Tabela 1; Figura 6), sendo, portanto, os grupos mais representativos da comunidade ao longo do período sucessional.

As desmídeas (Zygnemaphyceae) já foram reportadas entre os principais constituintes do perifíton de ambientes oligotróficos (FERRAGUT; BICUDO, 2009; VERCELLINO; BICUDO, 2006; FERRARI, 2010; SANTOS; FERRAGUT, 2013). O sucesso deste grupo algal deve-se às características fisiológicas (curto ciclo de vida) e morfológicas (alta razão superfície/volume) que conferem vantagens competitivas para exploração do meio às espécies do grupo (HAPPEY-WOOD, 1988). Ademais, elevadas abundâncias de desmídeas estão geralmente associadas com a presença de macrófitas aquáticas nas zonas litorâneas em ambientes oligotróficos (COESEL, 1982; SANTOS; FERRAGUT, 2013, 2018).

As diatomáceas (Bacillariophyceae) em geral são bem representadas em todos os estados de trofia, variando as espécies de acordo com as suas sensibilidades e/ou tolerâncias aos fatores ambientais, tais como os nutrientes, por exemplo (EGGE, 1998; HIGGINS et al., 2001). Diatomáceas apresentam inúmeras estratégias adaptativas que favorecem a ocorrência em comunidades ficoperifíticas. Entre elas destacam-se a produção de mucilagem, uma substância que permite maior adesão ao substrato (formas adnatas e pedunculadas) e movimentação (migração) nas formas adnatas e é liberada por meio de estruturas específicas (canal da rafe, campos apicais de poros). Além disso, o tamanho diminuto e a alta relação superfície-volume de espécies do grupo favorecem a obtenção de nutrientes e a resistência a distúrbios físicos (HOAGLAND et al., 1982; BIGGS et al., 1998a).

As cianobactérias são consideradas eficientes estrategistas em ambientes oligotróficos, sob condições de limitação por fósforo, especialmente porque são capazes de estocar fósforo internamente às suas células e fixar nitrogênio atmosférico (PEARL, 1988) e isto pode explicar a representatividade do grupo na comunidade ficoperifítica analisada neste

estudo. Boa representatividade de espécies de cianobactérias já foi registrada em represa oligotrófica, sob condições de forte limitação por fósforo (FERRAGUT, 2004).

Em função de suas inúmeras estratégias adaptativas, cianobactérias são também consideradas oportunistas (PEARL, 1988), e no caso deste trabalho, seu aumento em direção aos dias finais da sucessão pode ser explicado em resposta ao provável distúrbio ocasionado pelo pico de vento e precipitação pluviométrica ocorrido na metade do período sucessional (Figuras 4 e 5).

Avaliando-se a comunidade sob a perspectiva dos grupos funcionais, observou-se que no que se refere aos grupos baseados em formas de vida (crescimento), as espécies cocóides e filamentosas foram as principais componentes do ficoperifíton ao longo do processo sucessional, chegando a ultrapassar 50% de contribuição sobre a densidade total em determinados dias da sucessão. As formas flageladas e coloniais, por sua vez, apresentaram contribuição média inferior a 0,5 % durante o estudo (Tabela 1, Figura 7). Maior representatividade de formas cocóides (unicelulares) e filamentosas ao longo de um processo sucessional ficoperifítico já foi verificada em ambiente aquático tropical-subtropical (RODRIGUES; BICUDO, 2004).

As maiores densidades das formas cocóides e filamentosas foram observadas na fase intermediária da sucessão, sendo que o pico das cocóides ocorreu no décimo sexto dia e das filamentosas no décimo segundo dia do processo sucessional (Figura 7). No que se refere a contribuição destes grupos para a densidade total da comunidade, percebeu-se uma tendência ao padrão inverso entre as formas. O ficoperifíton cocóide apresentou maior porcentagem de contribuição nas fases iniciais do desenvolvimento da comunidade (especialmente no dia quatro em que superaram 85% de contribuição), com tendência de diminuição em direção a fase final. De forma contrária, as formas filamentosas destacaram-se em direção ao final do processo sucessional, especialmente no último dia de colonização (Figura 7).

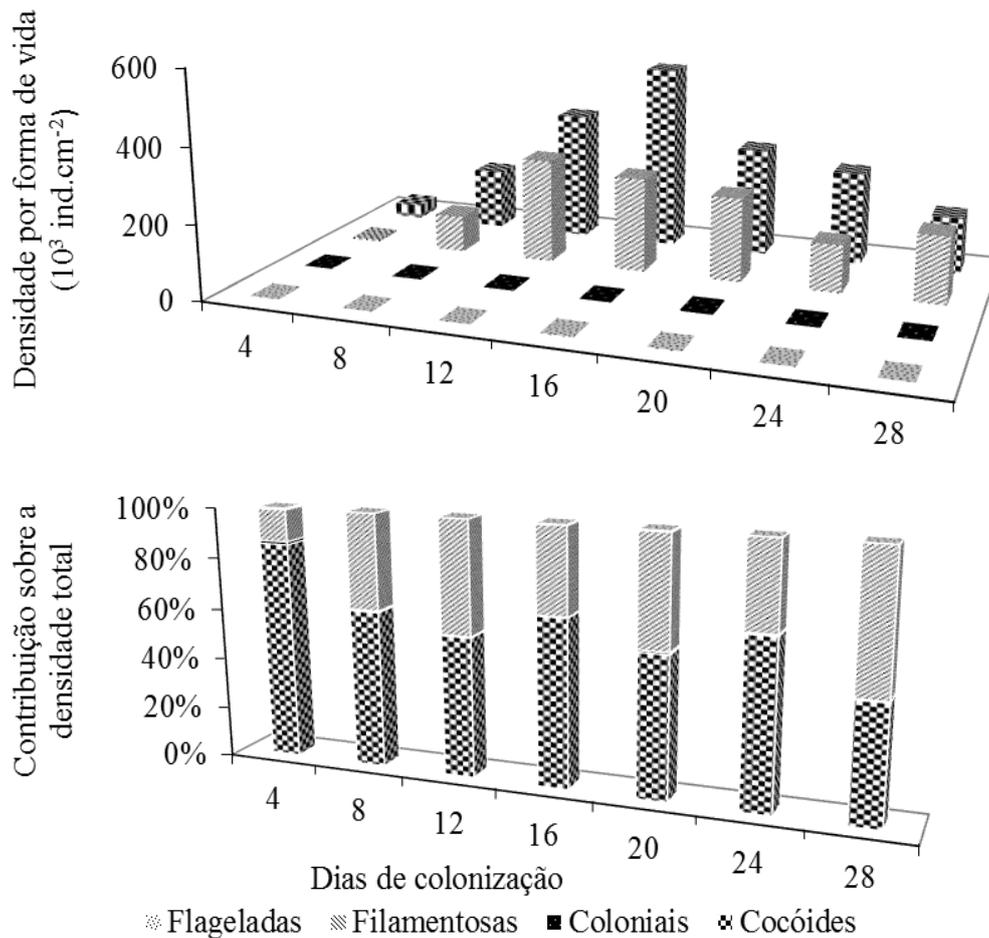


Figura 7. Densidade total (ind.cm^{-2}) e porcentagem de contribuição sobre a densidade total dos grupos funcionais ficoperifíticos (com base nas formas de vida) desenvolvidos em substrato artificial ao longo de 28 dias de colonização.

Formas cocóides (unicelulares) são em geral consideradas pioneiras no processo sucessional do ficoperifíton, e também já foram reportadas como dominantes nos estágios iniciais de sucessão em outros estudos envolvendo esta comunidade (MIHALJEVIC; PFEIFFER, 2012; TRBOJEVIC et al., 2017). A produção de mucilagem, característica de muitas espécies cocóides, é uma importante estratégia adaptativa que permite adesão, favorecendo também a mobilidade e a proteção dos indivíduos (POULICKOVÁ et al., 2008) no substrato em estágio inicial de colonização.

Espécies filamentosas em geral conseguem se estabelecer melhor na matriz perifítica nos dias finais do processo de sucessão, porque sendo filamentos (várias células conectadas e dispostas em cadeia), elas provavelmente conseguem distribuir os nutrientes de

maneira mais eficiente entre as suas células, principalmente o fósforo (CATTANEO, 1987; HORNER et al., 1990). Além disso, conseguem também se expor melhor na matriz perifítica, atingindo as camadas mais superiores desta, o que favorece o aproveitamento dos recursos disponíveis e, portanto, o seu desenvolvimento (DENICOLA et al., 2004). Aumento de formas filamentosas nos estágios avançados de sucessão é característico da fisionomia da comunidade perifítica (HOAGLAND et al., 1982) e comumente reportado em rios (BIGGS, 1996; 1998a) e reservatórios (SANTOS; FERRAGUT, 2013; SANTOS et al., 2018).

Em relação aos grupos funcionais relacionados às estratégias de aderência ao substrato, os táxons firmemente aderidos prevaleceram tanto em densidade quanto em porcentagem de contribuição, representando mais do que 50 % da comunidade durante todo o período sucessional e atingindo valores mais altos no décimo segundo e décimo sexto dias da sucessão. As formas frouxamente aderidas foram menos representativas, assim como observado em outros estudos realizados em represa tropical brasileira (VERCELLINO; BICUDO, 2006, FERMINO, 2006, FERRA-

GUT; BICUDO, 2010), nos quais houve menor participação de algas frouxamente aderidas (principalmente as flageladas) no ficoperifíton desenvolvido sobre substrato artificial. No entanto, ocorreu variabilidade nos valores de densidade total do grupo, os quais tenderam a aumentar a partir do período intermediário da sucessão (exceto nos dias finais). A porcentagem de contribuição sobre a densidade total, por outro lado, foi menor nos períodos intermediários e maior nos primeiros dias do processo sucessional (Figura 8).

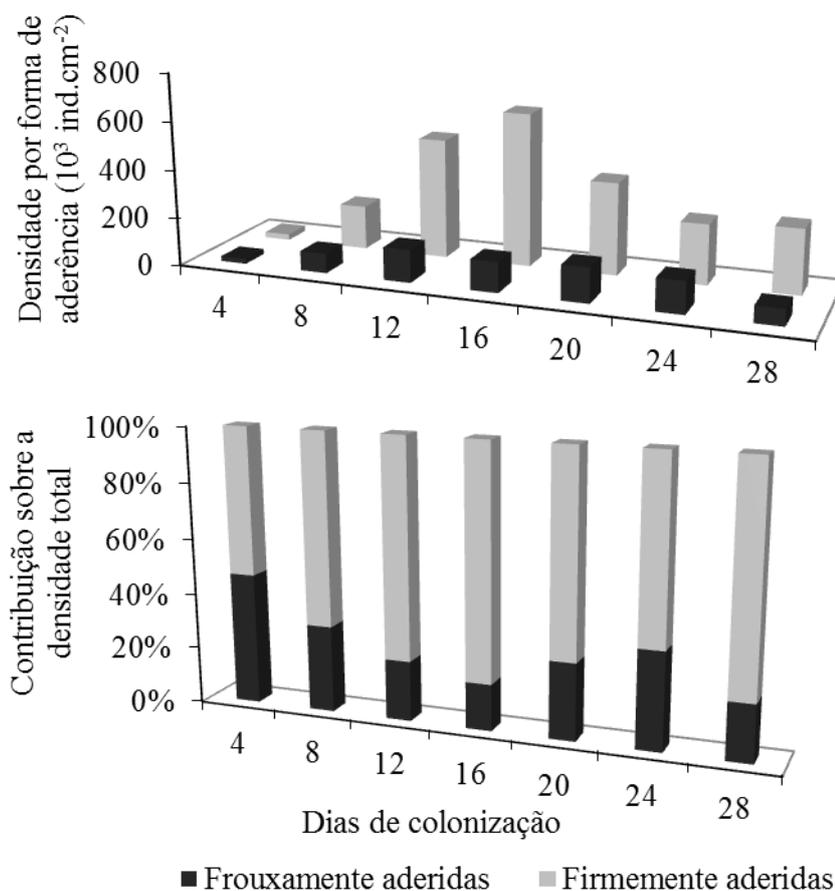


Figura 8. Densidade total (ind.cm⁻²) e porcentagem de contribuição dos grupos funcionais ficoperifíticos (com base na forma de aderência ao substrato) desenvolvidos em substrato artificial ao longo de 28 dias de colonização.

Disponibilidade de recursos tais como espaço, nutrientes e luz são importantes fatores que direcionam o desenvolvimento do ficoperifíton (LOWE, 1996), sendo que os componentes desta comunidade se distribuem na matriz perifítica de forma estratégica para melhor utilizar estes recursos disponíveis no substrato e na coluna d'água

(BURKHOLDER, 1996). Por outro lado, os processos de colonização e a trajetória sucessional do ficoperifíton são também influenciados por outros fatores, tais como os distúrbios físicos, por exemplo, os quais afetam fortemente a estrutura desta comunidade (LARSON; PASSY, 2012; DUNCK et al., 2015).

No presente estudo, a maior contribuição das formas firmemente aderidas ao substrato ocorreu em direção à fase intermediária da sucessão, provavelmente por dois motivos principais: primeiro, devido a substituição das espécies frouxamente aderidas por espécies adnatas nos estágios iniciais da sucessão, como normalmente é esperado em um processo padrão de sucessão ecológica ficoperifítica (PETERSON, 1996). Rápida substituição de espécies iniciais por táxons adnatos e firmemente aderidos ao substrato foi observada em outros estudos sucessionais perifíticos já nos primeiros dias de colonização (MIHALJEVIC; PFEIFER, 2012; TRBOJEVIC et al., 2017). Em segundo lugar, as formas firmemente aderidas predominaram nas fases intermediárias da sucessão por serem altamente resistentes ao distúrbio. A partir do décimo sexto dia de sucessão, o aumento tanto da densidade quanto da representatividade destas formas foram concomitantes com os já mencionados picos de velocidade e rajadas de vento, bem como de precipitação pluviométrica, ocorridos no local de estudo (Figuras 4 e 5). Formas firmemente aderidas são representadas por espécies adnatas e/ou prostradas que ocupam as porções basais da matriz perifítica (PASSY, 2007), sendo mais protegidas dos distúrbios (STEVENSON, 1996), assim como por espécies colonizadoras primárias de rápido crescimento (SEKAR et al., 2004). Neste caso, características como a forte adesão ao substrato e altas taxas de migração são estratégias adaptativas, típicas das espécies categorizadas como firmemente aderidas, que facilitam a permanência e/ou retorno ao substrato após a ocorrência de perturbações (BIGGS et al., 1998a; LENGYEL et al., 2015). Maior representatividade destas formas após distúrbios já foi registrada em ambientes lóticos (SCHNECK; MELO, 2012; SCHNECK et al., 2017) e lênticos (PETERSON; HOAGLAND, 1990; SEKAR et al., 2004).

As formas frouxamente aderidas, por sua vez, foram importantes no início (assim como as cocóides) e nas fases finais do processo sucessiona. Nos estágios iniciais de desenvolvimento, o ambiente e os substratos

para desenvolvimento do ficoperifíton são caracterizados por grande disponibilidade de recursos, especialmente luz, nutrientes e espaço. Este fato pode explicar a maior participação das formas frouxamente aderidas no início da sucessão, especialmente na primeira semana, quando provavelmente a disponibilidade de recursos, especialmente luz, ainda era grande. De acordo com Hudon; Bourget (1983), espécies frouxamente aderidas ao substrato podem se desenvolver sob condições favoráveis de luz.

Hudon; Bourget (1983) afirmaram ainda que as espécies frouxamente aderidas são favorecidas por distúrbios, no sentido de que devido a remoção de organismos das camadas superiores da matriz perifítica em função destes eventos (TERHORST; DUDGEON, 2009), novos microhabitats se tornam disponíveis no substrato, permitindo a chegada de novos propágulos e assim o estabelecimento de novas espécies. Já foi verificado que distúrbios com baixa a moderada intensidade podem promover consideráveis modificações na estrutura da comunidade ficoperifítica (TANIMIZU et al., 1981; MCCORMICK, 1996; SCHNECK; MELO, 2012), podendo inclusive retorná-la a estágios pioneiros de sucessão (MÜLLER et al., 1987; BIGGS, 1996). Desta forma, no presente estudo, a tendência de aumento do ficoperifíton frouxamente aderido em direção ao final da sucessão pode ser explicada como resposta ao provável distúrbio hidrológico ocorrido a partir do décimo sexto dia de sucessão, que possivelmente ocasionou uma reversão da comunidade ao estágio inicial de desenvolvimento. Formas frouxamente aderidas foram caracterizadas por Tuji (2006) como células pequenas, com altas taxas de crescimento e que podem ser comuns nos estágios finais do processo sucessiona, distribuindo-se de forma emaranhada ou em roseta sobre a matriz perifítica, ou sobre estruturas de outras espécies.

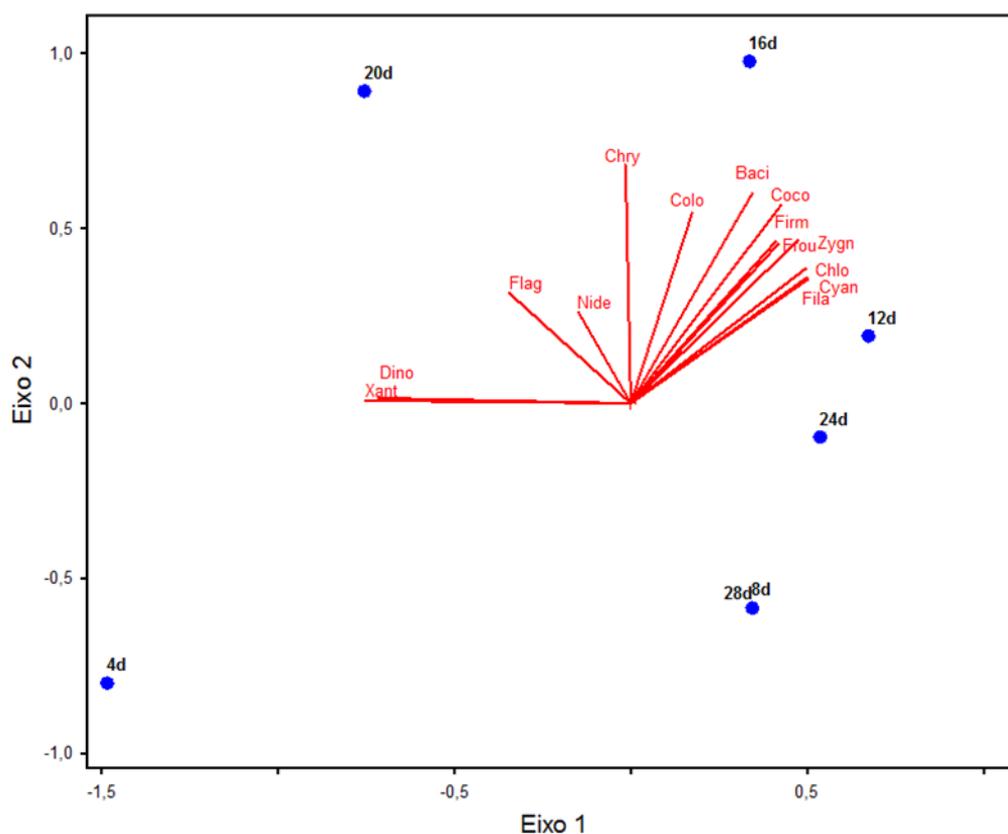


Figura 9. Ordenação das unidades amostrais pela Análise de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) realizada com base na densidade (ind.cm⁻²) dos grupos funcionais e classes taxonômicas ficoperifíticas desenvolvidos em substrato artificial ao longo de 28 dias de colonização. ($S = 0,005$, $p = 0,04$) (Coco = cocóides; Colo = coloniais; Fila = filamentosas; Flag = flageladas; Firm = firmemente aderidas; Frou = frouxamente aderidas; Baci = Bacillariophyceae; Chlo = Chlorophyceae; Chry = Chrysophyceae; Cyan = Cyanobacteria; Dino = Dinophyceae; Xant = Xantophyceae; Zygn = Zygnemaphyceae; Nide = não identificadas; 4d a 28d = dias de colonização).

O padrão de ordenação obtido pela NMDS confirmou a distribuição dos grupos funcionais e classes taxonômicas ao longo do período sucessional avaliado ($S = 0,005$, $p = 0,04$). Os primeiros dias da colonização (4d) foram associados às classes taxonômicas Xantophyceae e Dinophyceae, que tiveram menor importância na comunidade em termos de porcentagem de contribuição. Os dias representativos da transição entre o início e as fases intermediárias da sucessão (8d e 12d), assim como os dias finais da sucessão (24d e 28d) foram mais relacionados às formas frouxamente aderidas e filamentosas, assim como às classes Cyanobacteria, Zygnemaphyceae e Chlorophyceae, indicando o amadurecimento natural da comunidade à medida em que o processo sucessional se desenvolve e que os

referidos grupos funcionais foram representados principalmente por espécies das citadas classes. O décimo sexto dia de sucessão foi mais associado aos grupos funcionais cocóide e firmemente aderido, assim como à classe Bacillariophyceae, evidenciando a resposta da comunidade ao distúrbio ocorrido neste período, que provavelmente interrompeu o curso natural da sucessão. Embora menos representativos na comunidade, o grupo funcional flagelado e a classe Chrysophyceae foram relacionados ao vigésimo dia da sucessão (20d), reforçando a indicação de uma provável recolonização do substrato após o distúrbio, evidenciada também pelo aumento das formas frouxamente aderidas e cocóides a partir deste dia (veja figuras 7 e 8).

Com base na trajetória sucessional do ficoperifíton observada neste estudo, foi possível identificar três fases ao longo do desenvolvimento da comunidade (Figura 10), corroborando o padrão apresentado por McCormick; Stevenson (1981). Nítido aumento da densidade total ficoperifítica foi verificado nos

primeiros dias de colonização correspondentes a fase inicial ou de acréscimo, seguido de aumento não tão acentuado com redução repentina e abrupta durante a fase estacionária (clímax), e continuidade da redução nos dias finais da sucessão, equivalentes a fase de amadurecimento (perda) da comunidade.

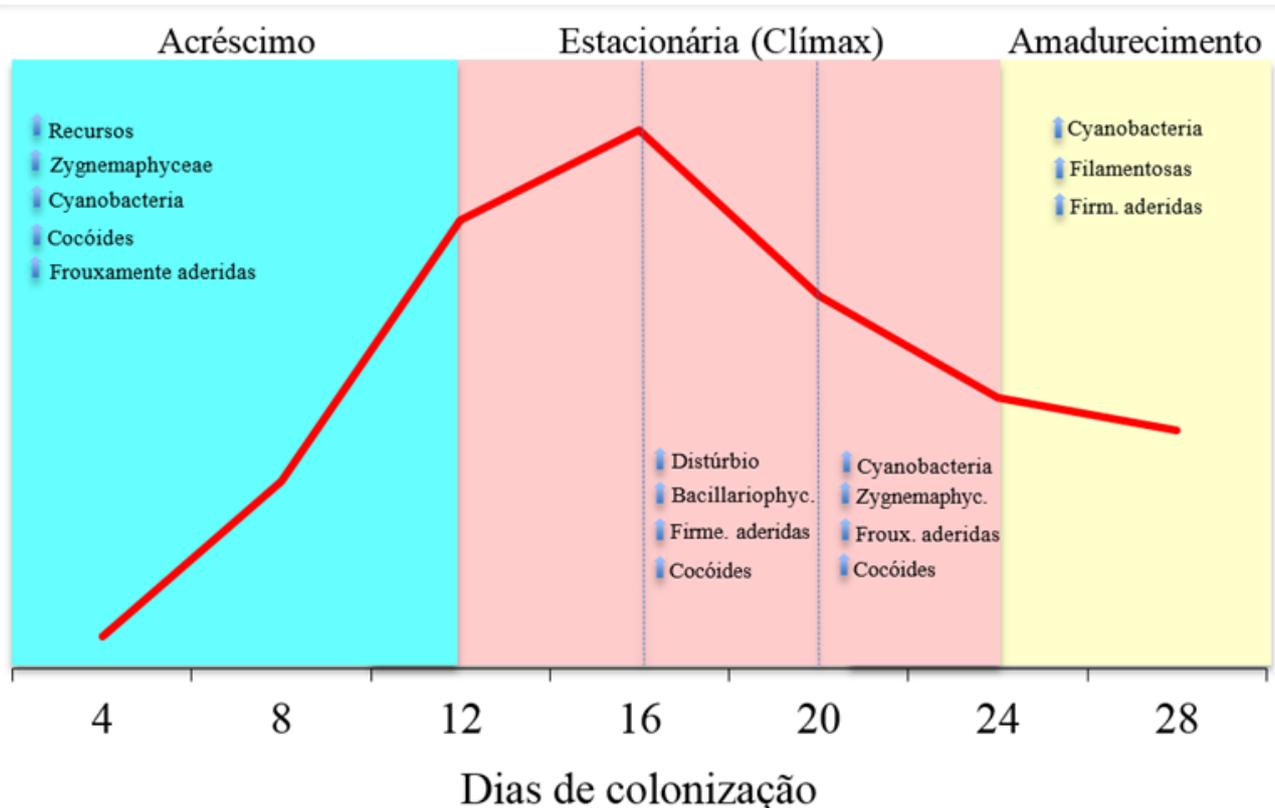


Figura 10. Esquema da sucessão ecológica da comunidade ficoperifítica desenvolvida em substrato artificial em represa subtropical oligotrófica. A linha vermelha representa a variação da densidade total ficoperifítica ao longo de 28 dias de colonização. As linhas pontilhadas azuis delimitam o período com maior intensidade de vento e precipitação (distúrbio).

Na fase de acréscimo, destacaram-se os grupos funcionais cocóide e frouxamente aderido, assim como as classes taxonômicas Zygnemaphyceae e Cyanobacteria. Nesta fase, a matriz perifítica apresenta melhor disponibilidade nutricional, de luz e de espaço em função da reduzida colonização e do contato direto com a água circundante. Assim, a representatividade das cocóides e frouxamente aderidas, representadas principalmente por desmídeas e cianobactérias no início da sucessão refletiu a maior capacidade de absorção de nutrientes e colonização inicial do substrato de representantes destes grupos. Na fase estacionária, os grupos funcionais cocóide e firmemente aderido predominaram a partir do décimo sexto dia até o vigésimo, representados principalmente por espécies da classe Ba-

cillariophyceae, provavelmente em resposta a eventos de distúrbio. A partir do vigésimo dia, as formas cocóides, flageladas e frouxamente aderidas sobressaíram, acompanhando um padrão normal de substituição de espécies após perturbação, com novo aumento da contribuição de desmídeas, cianobactérias e Chrysophyceae. Na fase final da sucessão (amadurecimento/perda), as formas firmemente aderidas voltaram a aumentar, juntamente com as filamentosas, provavelmente representadas por cianobactérias, cuja contribuição aumentou substancialmente em direção as fases finais da sucessão, chegando a ultrapassar mais de 50% nos últimos dias de colonização.

Considerações finais

A variabilidade da densidade total, das classes taxonômicas e dos grupos funcionais ficoperifíticos observados no decorrer dos dias de colonização sugerem a ocorrência de três estágios (acréscimo, estacionário/clímax, amadurecimento/perda) ao longo do processo sucessiona da comunidade ficoperifítica. Em cada um destes estágios, a distribuição das classes taxonômicas e dos grupos funcionais ficoperifíticos avaliados provavelmente ocorreu em resposta às variações autogênicas e dos fatores ambientais, específicas de cada período sucessiona, bem como em função das estratégias adaptativas destes organismos a estas variações. Isto indica que o processo sucessiona do ficoperifíton é dependente de uma combinação de variáveis internas e externas à comunidade e que os agrupamentos funcionais ficoperifíticos respondem a todos estes fatores.

Referências Bibliográficas

- ALBAY, M.; ALÇAALAN, R. Effects of water quality and hydrologic drivers on periphyton colonization on *Sparganium erectum* in two Turkish lakes with different mixing regimes. **Environmental Monitoring and Assessment**, v. 146, p. 171-181, 2008.
- ALGARTE, V.M.; PAVAN, G.; FERRARI, F.; LUDWIG, T.A.V. Biological traits of diatoms in the characterization of a reservoir and a stream in a subtropical region. **Brazilian Journal of Botany**, v. 40, n. 1, p. 137-144, 2017.
- ALVARES, C.A.; STAPE, J.L.; SENTELHAS, P.C.; GONÇALVES, J.L.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- BARCELOS, E.M. **Avaliação do perifíton como sensor da oligotrofização experimental em reservatório eutrófico (Lago das Garças, São Paulo)**. 2003. 118 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Biologia Vegetal) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.
- BICUDO, C.E.M.; MENEZES, M. **Gênero de Algas de Águas Continentais do Brasil**. 3. ed. São Carlos: Rima, 2017. 572 p.
- BIGGS, B.J.F. Patterns in benthic algae of streams. In: STEVENSON, R.J.; BOTHWELL, M.L.; LOWE, R.L. (Eds.). **Algal Ecology: Freshwater benthic ecosystems**. San Diego: Academic Press, 1996. p. 31-56.
- BIGGS, B.J.F.; GORING, D.G.; NIKORA, D.I. Subsidy and stress responses of stream periphyton to gradients in water velocity as a function of community growth form. **Journal of Phycology**, v. 34, p. 598-607, 1998a.
- BIGGS, B.J.F.; STEVENSON, R.J.; LOWE, R.L. A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. **Archiv für Hydrobiologie**, v. 143, n. 1, p. 21-56, 1998b.
- BORDUQUI, M. **Avaliação sucessiona da estrutura e estado nutricional da comunidade perifítica e sua interação com o fitoplâncton, em pontos de entrada de água de nascente e efluente doméstico, em reservatório hipereutrófico**. 2011. 87 f. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e Meio Ambiente) - Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, 2011.
- BORDUQUI, M.; FERRAGUT, C. Factors determining periphytic algae succession in a tropical hypereutrophic reservoir. **Hydrobiologia**, v. 683, p. 109-122, 2012.
- BURKHOLDER, J.M. Interaction of benthic algae with their substrata. In: STEVENSON, R.J.; BOTHWELL, M.L.; LOWE, R.L. **Algal Ecology: Freshwater benthic ecosystems**. San Diego: Academic Press, 1996. p. 253-298.
- BURLIGA A.L.M.; SCHWARZBOLD, A.; LOBO, E.A.; PILLAR, V.D. Functional types in epilithon algae communities of the Maquiné river, Rio Grande do Sul, Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 16, p. 369-380, 2004.
- CARNEIRO, F.M.; BINI, L.M.; RODRIGUES, L.C. Influence of taxonomic and numerical resolution on the analysis of temporal changes in phytoplank-

- ton communities. **Ecological Indicators**, v. 10, n. 2, p. 249-255, 2010.
- CASARTELLI, M.R.; LAVAGNOLLI, G.J.; FERRAGUT, C. Periphyton biomass accrual rate changes over the colonization process in a shallow mesotrophic reservoir. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 28, e9, 2016.
- CASARTELLI, M.R.; FERRAGUT, C. The effects of habitat complexity on periphyton biomass accumulation and taxonomic structure during colonization. **Hydrobiologia**, v. 807, p. 233-246, 2017.
- CATTANEO, A. The effect of fetch on periphyton spatial variation. **Hydrobiologia**, v. 206, p. 1-10, 1990.
- CATTANEO, A.; AMIREAULT, M.C. How artificial are artificial substrata for periphyton? **Journal of North American Benthological Society**, v. 11, p. 244-256, 1992.
- COESEL, P.F.M. Structural characteristics and adaptations of desmids communities. **Journal of Ecology**, v. 70, p. 163-177, 1982.
- DENICOLA, D.M.; EYTO, E.; WEMAERE, A.; IRVINE, K. Using epilithic algal communities to assess trophic status in Irish lakes. **Journal of Phycology**, v. 40, p. 481-495, 2004.
- DENICOLA, D.M.; KELLY, M. Role of periphyton in ecological assessment of lakes. **Freshwater Science**, v. 33, n. 2, p. 619-633, 2014.
- DEVICTOR, V.; CLAVEL, J.; JULLIARD, R.; LAVERGNE, S.; MOUILLOT, D.; THUILLER, W.; VENAIL, P.; VILLÉGER, S.; MOUQUET, N. **Defining and measuring ecological specialization. Journal of Applied Ecology**, v. 47, p. 15-25, 2010.
- DUNCK, B.; RODRIGUES, L.; BICUDO, D.C. Functional diversity and functional traits of periphytic algae during a short-term successional process in a Neotropical floodplain lake. **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, n. 3, p. 587-597, 2015.
- EGGE, J.K. Are diatoms poor competitors at low phosphate concentrations? **Journal of Marine Systems**, v. 16, p. 191-198, 1998.
- FEIO, M.J., REYNOLDSON, T.B., GRACA, M.A.S. The influence of taxonomic level on the performance of a predictive model for water quality assessment. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 63, p. 367-376, 2006.
- FELISBERTO, S.A.; RODRIGUES, L. Dinâmica sucessional de comunidade de algas perifíticas em um ecossistema lótico subtropical. **Rodriguésia**, v. 63, n. 2, p. 463-473, 2012.
- FERMINO, F.S. **Avaliação sazonal dos efeitos do enriquecimento por N e P sobre o perifíton em represa tropical rasa mesotrófica (Lago das Ninféias, São Paulo)**. 2006. 121 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas - Biologia Vegetal) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2006.
- FERMINO, F.S.; SCHWARZBOLD, A. Sucessão da comunidade perifítica em diferentes estádios foliares de *Eichornia azurea* Kunth na lagoa costeira eutrofizada Marcelino, Osório, RG, Brasil. **Caderno de Pesquisa, Série Botânica**, v. 11, p. 23-36, 1999.
- FERRAGUT, C. Respostas das algas perifíticas e planctônicas à manipulação de nutrientes (N e P) em reservatório urbano (Lago do IAG, São Paulo). 2004. 184 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas - Biologia Vegetal) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2004.
- FERRAGUT, C.; BICUDO, D.C. Periphytic algal community adaptative strategies in N and P enriched experiments in a tropical oligotrophic reservoir. **Hydrobiologia**, v. 646, p. 295-309, 2010.
- FERRAGUT, C.; BICUDO, D.C. Efeito de diferentes níveis de enriquecimento por fósforo sobre a estrutura da comunidade perifítica em represa oligotrófica tropical (São Paulo, Brasil). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 32, n. 3, p. 571-585, 2009.
- FERRARI, F. **Estrutura e dinâmica da comunidade de algas planctônicas e perifíticas (com ênfase nas diato-**

- máceas) em reservatórios oligotrófico e hipereutrófico (Parque Estadual das fontes do Ipiranga, São Paulo). 2010. 359 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2010.
- FONSECA, C.R.; GANADE, G. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. **Journal of Ecology**, v. 89, p. 118-125, 2001.
- FRANÇA, R.C.S.; LOPES, M.R.M.; FERRAGUT, C. Structural and successional variability of periphytic algal community in a Amazonian lake during the dry and rainy season (Rio Branco, Acre). **Acta Amazonica**, v. 41, n. 2, p. 257-266, 2011.
- GORENSTEIN, M.R.; BECHARA, F.C.; ESTEVAN, D.A.; SGARBI, A.S.; GALLO, I.C. Estrutura e diversidade da comunidade arbórea na trilha ecológica da UTFPR, câmpus Dois Vizinhos, através do método de quadrantes. In: SEMINÁRIO DE SISTEMAS DE PRODUÇÃO AGROPECUÁRIA, 4, 2010, Dois Vizinhos. **Anais... Dois Vizinhos: Universidade Tecnológica Federal do Paraná**, 2010. p. 1-4.
- GRAHAM, L.E.; WILCOX, L.W. **Algae**. New Jersey: Prentice Hall, 2000. 700 p.
- GRIME, J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist**, v. 92, p. 1169-1194, 1977.
- GULZAR, A.; MEHMOOD, M.A.; CHAUDHARY, R. Stream periphyton community: a brief review on ecological importance and regulation. **International Journal of Applied and Pure Science and Agriculture**, v. 3, n. 9, p. 64-68, 2017.
- HAPPEY-WOOD, C.M. Ecology of freshwater planktonic green algae. In: SANDGREN, C.D. (Org.). **Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton**. Cambridge: Cambridge University Press. 1988. p. 175-226.
- HEINO, J.; SOININEN, J. Are higher taxa adequate surrogates for species-level assemblage patterns and species richness in stream organisms? **Biological Conservation**, v. 37, p. 78-89, 2007.
- HIGGINS, S.N.; HECKY R.E.; TAYLOR, W.D. Epilithic nitrogen fixation in the rocky littoral zones of Lake Malawi, Africa. **Limnology and Oceanography**, v. 46, p. 976-982, 2001.
- HOAGLAND, K.D. Short-term standing crop and diversity of periphytic diatoms in a eutrophic reservoir. **Journal of Phycology**, v. 19, p. 30-38, 1983.
- HOAGLAND, K.D.; ROEMER, S.C.; ROSOWSKI, J.R. Colonization and community structure of two periphyton assemblages, with emphasis on the diatoms (Bacillariophyceae). **American Journal of Botany**, v. 69, p. 188-213, 1982.
- HORNER, R.; WELCH, E.B.; SEELEY, M.R.; JACOBY, J.M. Responses of periphyton to change in current velocity, suspended sediment and phosphorus concentration. **Freshwater Biology**, v. 24, p. 215-232, 1990.
- HUDON, C.; BOURGET, E. The effect of light on the vertical structure of epibenthic diatom communities. **Botanica Marina**, v. 26, n. 7, p. 317-330, 1983.
- LAMPARELLI, M.C. **Grau de trofia em corpos d'água do estado de São Paulo: avaliação dos métodos de monitoramento**. 2004. 235 f. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.
- LARNED, S.T. A prospectus for periphyton: recent and future ecological research. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 29, n. 1, p. 182-206, 2010.
- LARSON, C.A.; PASSY, S.I. Taxonomic and functional composition of the algal benthos exhibits similar successional trends in response to nutrient supply and current velocity. **FEM Microbiology Ecology**, v. 80, n. 2, p. 552-362, 2012.
- LAVOREL, S.; STORKEY, J.; BARDGETT, R.D.; DE BELLO, F.; BERG, M.P.; LE

- ROUX, X.; MORETTI, M.; MULDER, C.; PAKEMAN, R.J.; DÍAZ, S.; HARRINGTON, R. A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 942-948, 2013.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L., 1998. **Numerical ecology, Developments in environmental modeling**. 2. ed. Amsterdam: Elsevier. 853 p.
- LENGYEL, E.; PADISÁK, J.; STENGER-KOVÁCS, C. Establishment of equilibrium states and effect of disturbances on benthic diatom assemblages of the Torna-stream, Hungary. **Hydrobiologia**, v. 750, p. 43-56, 2015.
- LOBO, E. O perifíton como indicador de qualidade de água. In: SCHWARZBOLD, A.; BURLIGA, A.L.; TORGAN, L.C. (Orgs.). **Ecologia do perifíton**. São Carlos: RiMa, 2013. p. 205-235.
- LOWE, R.L. Periphyton patterns in lakes. In: STEVENSON, R.J.; BOTHWELL, M.L.; LOWE, R.L. (Eds.) **Algal ecology: Freshwater Benthic Ecosystems**. San Diego: Academic Press. 1996. p. 57-76.
- MAACK, R. **Geografia física do Estado do Paraná**. 2. ed. Rio de Janeiro: J. Olympio, 1981. 450 p.
- MARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton University Press. 1967 (Reimpresso em 2001), 203 p.
- MCCORMICK, P.V. Resource competition and species coexistence in freshwater benthic algal assemblages. In: STEVENSON, R.J.; BOTHWELL, M.L.; LOWE, R.L. (Eds.) **Algal ecology: Freshwater benthic ecosystems**. San Diego: Academic Press. 1996. p. 229-252.
- MCCORMICK, P.V.; STEVENSON, R. J. Mechanisms of benthic algal succession in lotic environments. **Ecology**, v. 72, n. 5, p. 1835-1848, 1991.
- MCCORMICK, P.V.; STEVENSON, R.J. Periphyton as a tool for ecological assessment and management in the Florida Everglades. **Journal of Phycology**, v. 34, p. 726-733, 1998.
- MIHALJEVIĆ, M.; PFEIFFER, T.Ž. Colonization of periphyton algae in a temperate floodplain lake under a fluctuating spring hydrological regime. **Fundamental and Applied Limnology**, v. 180, n. 1, p. 13-25, 2012.
- MONTUELLE, B.; DORIGO, U.; BÉRARD, A.; VOLAT, B.; BOUCHEZ, A.; TLILI, A.; GOUY, V.; PESCE, P. The periphyton as a multimetric bioindicator for assessing the impact of land use on rivers: an overview of the Ardières-Morcille experimental watershed (France). **Hydrobiologia**, v. 657, p. 123-141, 2010.
- MOSCHINI-CARLOS, V.; POMPÊO, M.L.M.; HENRY, R.; ROCHA, O. Temporal variation in structure of periphytic algal communities on an artificial substratum in the Jurumirim Reservoir, SP, Brazil. **Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie**, v. 26, p. 1758-1763, 1998.
- MOSS, B. The composition and ecology of periphyton communities in freshwaters. II. Interrelationships between water chemistry, phytoplankton populations and periphyton populations in a shallow lake and associated experimental reservoirs ('Lund tubes'). **European Journal of Phycology**, v. 16, p. 59-76, 1981.
- MÜELLER, A.R.; LOWE, R.L.; ROTENBERRY, J.T. Succession of diatom communities on sand grains. **Journal of Ecology**, v. 75, n. 3, p. 693-709, 1987.
- MUELLER, M.; PANDER, J.; GEIST, J. Taxonomic sufficiency in freshwater ecosystems: effects of taxonomic resolution, functional traits, and data transformation. **Freshwater Science**, v. 32, n. 3, p. 762-778, 2013.
- PASSY, S. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. **Aquatic Botany**, v. 86, p. 171-178, 2007.
- PEI, G.F.; LIU, G.X.; HU, Z.Y. A comparative study of benthic algae colonization

- in shallow lakes of China. **Journal of Freshwater Ecology**, v. 3, p. 403-411, 2010.
- PELLEGRINI, B.G.; FERRAGUT, C. Variação sazonal e sucessiona da comunidade de algas perifíticas em substrato natural em um reservatório mesotrófico tropical. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 4, p. 810-821, 2012.
- PEARL, H.W. Growth and reproductive strategies of freshwater blue-green algae (cyanobacteria). In: SANDGREEN, C.D. (Org.). **Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton**. Cambridge: Cambridge University Press, 1988. p. 261-317.
- PETERSON, C.G.; HOAGLAND, K.D. Effects of wind-induced turbulence and algal mat development on epilithic diatom succession in a large reservoir. *Archiv für Hydrobiologie*, v. 118, p. 47-68, 1990.
- PETERSON, C.G. Responses of benthic algal communities to natural physical disturbance. In: STEVENSON, R.J.; BOTHWELL, M.L.; LOWE, R.L. (Eds.) **Algal ecology: Freshwater benthic ecosystems**. San Diego: Academic Press, 1996. p. 375-402.
- PIANKA, E.R. On r and k-selection. **American Naturalist**, v. 104, p. 592-597, 1970.
- POULICKOVÁ, A.; HASLER, P.; LYSAKOVA, M.; SPEARS, B. The ecology of freshwater epilithic algae: an update. **Phycologia**, v. 47, n. 5, p. 437-450, 2008.
- REYNOLDS, C.S.; HUSZAR, V.; KRUK, C.; NASELLI-FLORES, L.; MELO, S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. **Journal of Plankton Research**, v. 24, p. 417-428, 2002.
- RODRIGUES, L. **Sucessão do perifiton na planície de inundação do alto rio Paraná: integração entre nível hidrológico e regime hidrodinâmico**. 1998. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 1998.
- RODRIGUES, L.; BICUDO, D.C. Similarity among periphyton algal communities in a lentic-lotic gradient of the upper River floodplain, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, p. 235-248, 2001.
- RODRIGUES, L.; BICUDO, D.C. Periphytic algae. In: THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; HAHN, N.S. (Eds). **The upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation**. Leiden: Backhuys Publishers, 2004. p. 125-143.
- SAIKIA, S.K. Review on periphyton as mediator of nutrient transfer in aquatic ecosystems. **Ecologia Balkanica**, v. 3, n. 2, p. 65-78, 2011.
- SALMASO, N.; NASELLI-FLORES, L.; PADISÁK, J. Functional classifications and their application in phytoplankton ecology. **Freshwater biology**, v. 60, p. 603-619, 2015.
- SANTOS, S.A.M.; SANTOS, T.R.; FURTADO, M.S.R.; HENRY, R. FERRAGUT, C. Periphyton nutrient content, biomass and algal community on artificial substrate: response to experimental nutrient enrichment and the effect of its interruption in a tropical reservoir. **Limnology**, v. 19, n. 2, p. 209-218, 2018.
- SANTOS, T.R.; FERRAGUT, C. The successional phases of a periphytic algal community in a shallow tropical reservoir during the dry and rainy seasons. **Limnetica**, v. 32, n. 2, p. 337-352, 2013.
- SANTOS, T.R.; FERRAGUT, C. Changes in the taxonomic structure of periphytic algae on a free-floating macrophyte (*Utricularia foliosa* L.) in relation to macrophyte richness over seasons. **Acta Botanica Brasilica**, v.32, n. 4, p. 595-601, 2018.
- SCHNECK, F.; LANGE, K.; MELO, A.S.; TOWNSEND, C.R.; MATTHAEI, C.D. Effects of a natural flood disturbance on species richness and beta diversity of stream benthic diatom communities. **Aquatic Ecology**, v. 51, p. 557-569, 2017.
- SCHNECK, F.; MELO, A.S. Hydrological disturbance overrides the effect of substratum roughness on the resistance and

- resilience of stream benthic algae. **Freshwater Biology**, v. 57, n. 8, p. 1678-1688, 2012.
- SCHWARZBOLD, A. Métodos ecológicos aplicados ao estudo do perifíton. **Acta Limnologica Brasiliensis**, v. 3, p. 545-592, 1990.
- SEKAR, R.; NAIR, K.V.K.; RAO, V.N.R.; VENUGOPALAN, V.P. Nutrient dynamics and successional changes in a lentic freshwater biofilm. **Freshwater Biology**, v. 47, p. 1983-1907, 2002.
- SEKAR, R.; VENUGOPALAN, V.P.; NANDAKUMAR, K.; NAIR, V.K.; RAO, V.N.R. Early stages of biofilm succession in a lentic freshwater environment. **Hydrobiologia**, v. 512, p. 97-108, 2004.
- SLÁDECKOVÁ, A.; SLÁDECEK, V. Periphyton as indicator of the reservoir water quality. I – True-periphyton. **Technology of water**, v. 7, p. 507-561, 1964.
- SLÁDECKOVÁ, A.; SLÁDECEK, V. Periphyton as indicator of the reservoir water quality. II – Pseudo-periphyton. **Archiv fur Hydrobiologie**, v. 9, p. 176-191, 1977.
- SOUZA, M.S. **Estrutura da comunidade algal perifítica de uma represa subtropical do sudoeste do Paraná**. 2016. 54 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas - Licenciatura) – Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Dois Vizinhos, 2016.
- STENGER-KOVÁCS, C.; LENGYEL, E.; CROSSETTI, L.O.; ÜVEGES, V.; PADISÁK, J. Diatom ecological guilds as indicators of temporally changing stressors and disturbances. **Ecological Indicators**, v. 24, p. 138-147, 2013.
- STEVENSON, R.J. An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats. In: STEVENSON, R.J.; BOTHWELL, M.L.; LOWE, R.L. (Eds.). **Algal Ecology: Freshwater benthic ecosystems**. San Diego: Academic Press. 1996. p. 3-30.
- TANIGUCHI, G.M., BICUDO, D.C.; SENNA, P.A.C. Gradiente litorâneo-limnético do fitoplâncton e ficoperifíton em uma lagoa da planície de inundação do Rio Mogi-Guaçu. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, p. 137-147, 2005.
- TANIMIZU, K.; MIURA, T.; HIGASHI, M. Effect of water movement on the photosynthetic rate of na algal community attached to reed stems. **Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen**, v. 21, p. 584-589, 1981.
- TAPOLCZAI, K.; BOUCHEZ, A.; STENGER-KOVÁCS, C.; PADISÁK, J.; RIMET, F. Trait-based ecological classifications for benthic algae: review and perspectives. **Hydrobiologia**, v. 776, n. 1, p. 1-17, 2016.
- TERHORST, C.P.; DUDGEON, S.R. Beyond the patch: disturbance affects species abundances in the surrounding matrix community. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 370, p. 120-126, 2009.
- TUJI, A. Observation of developmental processes in loosely attached diatom (Bacillariophyceae) communities. **Phycological Research**, v. 48, n. 2, p. 75-84, 2006.
- TRBOJEVIC, I.; JOVANOVIĆ, J.; COSTIĆ, D.; POPOVIĆ, S.; KRIZMANIĆ, J.; KARADŽIĆ, V.; SIMIĆ, G.S. Structure and succession of periphyton in an urban reservoir: artificial substrate specificity. **Oceanological and Hydrobiological Studies**, v. 46, n. 4, p. 379-392, 2017.
- UTERMÖHL, H. Zur Vervollkomnung der quantitative phytoplankton: metodik. **Internationale Vereinigung Theoretische und Angewandte Limnologie**, v. 9, p. 1-38, 1958.
- VADEBONCOEUR, Y.; STEINMAN, A.D. Periphyton function in lake ecosystems. **The Scientific World Journal**, v. 2, p. 1449-1468, 2002.
- VERCELLINO, I.S. **Sucessão da comunidade de algas perifíticas em dois reservatórios do Parque Estadual das Fontes de Ipiranga, São Paulo: influência do estado trófico e período climatológico**. 2003. 176 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Biologia Vegetal) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.

- VERCELLINO, I.S.; BICUDO, D.C. Sucessão da comunidade de algas perifíticas em reservatório oligotrófico tropical (São Paulo, Brasil): comparação entre período seco e chuvoso. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, p. 363-377, 2006.
- WARMLING, J.V.; SIGNORATI, A.; TRACÇA, R.R.; ROQUE, A.A.; MEREDIK, P.A.; IORIS, E.G.; FERRARI, F. Avaliação do estado de trofia de represas dos Municípios de Dois Vizinhos e Enéas Marques, Paraná. In: CONGRESSO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA DA UTFPR DOIS VIZINHOS, 2015, Dois Vizinhos. **Anais... Dois Vizinhos: CCT**, 2015. p. 238-240.
- WETZEL, R.G. Recommendation for future research on periphyton. In: WETZEL, R.G. (Ed.). **Periphyton of freshwater ecosystems**. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 1983, p. 339-346.

Recebido em: 05 de fevereiro de 2019.
Aceito em: 12 de setembro de 2019.