



Universidade Estadual de Goiás
Unidade de Ciências Exatas e Tecnológicas
Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais do
Cerrado

LETÍCIA PEREIRA DOS SANTOS

**DETERMINANTES DA DIVERSIDADE BETA E VARIABILIDADE TEMPORAL
DA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA EM UM RESERVATÓRIO TROPICAL**

Anápolis
2015

Santos, Leticia Pereira.

Determinantes da diversidade beta e variabilidade temporal da comunidade fitoplanctônica em um reservatório tropical / Leticia Pereira dos Santos. - 2015.

68 f. il.

Orientador: Prof. Dra. Priscilla Carvalho.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual de Goiás. Unidade Universitária de Ciências Exatas e Tecnológicas. Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais do Cerrado, 2015.

Bibliografia.

1. Algas. 2. Heterogeneidade. 3. Longo Prazo. 4. Persistência. 5. Variáveis bióticas. 6. Variáveis de paisagem.
I. Título.

LETÍCIA PEREIRA DOS SANTOS

**DETERMINANTES DA DIVERSIDADE BETA E VARIABILIDADE TEMPORAL
DA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA EM UM RESERVATÓRIO TROPICAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais do Cerrado, da Universidade Estadual de Goiás para obtenção do título de Mestre em Recursos Naturais do Cerrado.

Orientadora: Profa. Dra. Priscilla de Carvalho

Co-orientador: Prof. Dr. João Carlos Nabout

Anápolis

2015

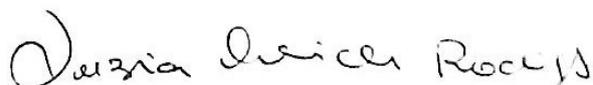
LETÍCIA PEREIRA DOS SANTOS

DETERMINANTES DA DIVERSIDADE BETA E
VARIABILIDADE TEMPORAL DA COMUNIDADE
FITOPLANCTÔNICA EM UM RESERVATÓRIO
TROPICAL

Dissertação defendida no Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos
Naturais do Cerrado da Universidade Estadual de Goiás,
para a obtenção do grau de Mestre, aprovada em 27 de fevereiro de 2015, pela
Banca Examinadora constituída pelos seguintes professores:



Prof^a. Dr^a. Priscilla de Carvalho
Presidente da Banca
Universidade Estadual de Goiás



Prof^a. Dr^a. Luzia Cleide Rodrigues
Membro externo
Universidade Estadual de Maringá



Prof^a. Dr^a. Fernanda Melo Carneiro
Membro interno
Universidade Estadual de Goiás

*Dedico este trabalho aos meus
pais Sérgio e Aparecida e aos
meus irmãos Marcelo e Júnior.*

Agradecimentos

Aprendi bastante nesses dois anos de mestrado. Primeiramente a gostar de café, com apenas meia xícara ficava até às duas da manhã na frente do computador. Aprendi também que dormir é artigo de luxo e que férias, feriados, sábados e domingos raramente existiram no meu calendário. O programa R virou meu amigo inseparável, as planilhas do excel já tinham se tornado a tela de fundo do meu computador. Os amigos do laboratório já eram como irmãos. Aprendi a ter organização, ou pelo menos tentava, com as planilhas de dados que muitas vezes nem eu entendia o que eu queria dizer; exercitar a paciência também foi fundamental para a minha saúde mental e para a integridade física do meu computador; além disso, aprendi que nunca se deve confiar na memória; e o mais importante, a ter foco e determinação para conquistar meus objetivos.

De forma geral muitas dificuldades foram encontradas ao longo desse caminho. Portanto, é com grande satisfação que gostaria de agradecer àqueles que contribuíram de alguma forma para que a minha formação como Mestre em Recursos Naturais do Cerrado fosse realizada.

Agradeço em especial à minha orientadora Dr^a Priscilla Carvalho, pela paciência, atenção e colaboração no desenvolvimento deste trabalho. Obrigada Pri, pela oportunidade de trabalhar com você, pela confiança, por toda a ajuda e prontidão de seus serviços como orientadora e também como amiga, que contribuíram para a minha formação e aquisição de conhecimentos científicos. Agradeço por fazer parte da concretização dessa importante etapa da minha vida. Você é referência profissional e pessoal para mim!

Ao Dr. João Carlos Nabout por ter me recebido no laboratório de Biogeografia e Ecologia Aquática e pela oportunidade que me ofereceu em conhecer e me aprofundar mais sobre taxonomia de algas fitoplanctônicas. Obrigada por me deixar fazer parte da sua equipe no laboratório.

Ao Dr. Patrick Thomaz Martins pela assessoria com os dados de uso do solo da minha dissertação.

Ao Dr. Luis Mauricio Bini pelas sugestões e auxílio em análises estatísticas quando estive na UFG.

Agradeço a Dr^a. Luzia Cleide Rodrigues, pela disponibilização e identificação das espécies de fitoplâncton utilizadas nessa dissertação.

Ao Dr. Fabrício Barreto Teresa pela oportunidade que me ofereceu para ministrar aulas na disciplina de Biogeografia durante o desenvolvimento do estágio de docência.

A equipe do laboratório Bioecol: professores João, Fabrício e Luciana, e aos colegas da Pós que frequentam o laboratório: Pedro, Thais, Karine, Hugo, Dianne, Hasley, Marcos, Meirielle e Anna Carolina. Agradeço a vocês pela boa convivência, trocas de ideias e conhecimento no grupo de estudo de ecologia aquática e pelos momentos de descontração no laboratório e durante nossos intervalos de almoço.

Em específico agradeço aos meus grandes amigos: Pedro, Karine e Rogério pela companhia, conversas, bom humor, apoio e ajuda durante o desenvolvimento da dissertação. Obrigada por todo o incentivo e amizade ao longo destes últimos seis anos de graduação e mestrado. Sem dúvidas, a companhia e o auxílio de vocês foram essenciais para a minha formação. Obrigada pela verdadeira amizade. Admiro cada um de vocês!

Aos meus amigos e professores do curso de Ciências Biológicas da UEG, Cláudio Almeida e Luciana Damacena pelo apoio e amizade.

Agradeço a Nina, pelos bons serviços prestados à secretaria do RENAC, pela simpatia, competência e paciência que sempre teve em me ajudar.

A toda equipe do RENAC, coordenadores, secretaria, professores e alunos que contribuem para o bom funcionamento do programa e formação de profissionais qualificados.

Aos meus pais Sérgio e Aparecida, ambos sempre me deram apoio, companhia, incentivo e educação. Obrigada! É a vocês que devo todo meu aprendizado ao longo dessa caminhada.

Por fim agradeço a FAPEG pelo financiamento do PPG em Recursos Naturais do Cerrado e a CAPES pelo apoio financeiro, por meio da concessão de bolsa de pós-graduação.

SUMÁRIO

Resumo.....	08
Abstract.....	09
Lista de figuras.....	10
Lista de tabelas.....	11
Introdução Geral.....	12
Referências.....	15
Objetivos.....	17
Artigo I: Determinantes temporais e locais da diversidade beta da comunidade fitoplanctônica em um reservatório tropical.....	19
Resumo.....	19
Abstract.....	20
Introdução.....	20
Área de estudo.....	24
Materiais e Métodos.....	25
Resultados.....	31
Discussão.....	39
Considerações Finais.....	46
Referências.....	47
Artigo II: Dinâmica composicional da comunidade fitoplanctônica após a formação do reservatório da UHE Peixe Angical, Tocantins, Brasil.....	55
Resumo.....	55
Abstract.....	55
Introdução.....	56
Área de estudo.....	57
Materiais e Métodos.....	58
Resultados.....	59
Discussão.....	61
Referências.....	64
Considerações Finais.....	67

Resumo

Compreender como são estruturados os padrões das comunidades na natureza é um dos principais interesses dos ecólogos. A diversidade beta e a persistência são dois atributos ecológicos que permitem avaliar como as comunidades são estruturadas. Assim, uma importante linha de investigação é avaliar temporalmente a variação das comunidades frente às alterações ambientais naturais e antrópicas, destacando os condutores potenciais pela heterogeneidade composicional. Neste contexto, os principais objetivos deste trabalho foram: avaliar temporalmente a influência da formação de um reservatório sobre a diversidade beta e sobre a persistência da comunidade fitoplanctônica verificando os principais condutores da dissimilaridade das comunidades; e descrever os padrões temporais das variáveis físicas e químicas da água. Foram selecionados seis pontos de coleta, ao longo de 25 meses de estudo (entre 2004 e 2013), para análise da comunidade fitoplanctônica e quantificação das variáveis limnológicas no reservatório da Usina Hidrelétrica (UHE) Peixe Angical, localizado no rio Tocantins. Além disso, imagens de uso e ocupação do solo da bacia do reservatório foram analisadas à montante do mesmo. O cálculo da diversidade beta por meio da dispersão multivariada, não revelou nenhuma diferença das comunidades ao longo do tempo. A diversidade beta estimada pelo índice de dissimilaridade múltiplo de Simpson foi obtida principalmente por componente de *turnover*. Através de modelos de regressões, os principais preditores da dissimilaridade composicional destacaram a importância da formação do reservatório, precipitação, tempo e heterogeneidade ambiental (referente ao coeficiente de variação da concentração de fósforo total). Em relação à persistência temporal da comunidade fitoplanctônica, foi encontrado um valor de 50,43% na persistência das espécies após a formação do reservatório. Quanto à mudança na composição da comunidade ao longo dos meses, observaram-se maiores oscilações na persistência das espécies antes da formação do reservatório, com persistência média de 47,46%. Para o período posterior, a persistência média da comunidade foi de 52,93%. Em relação às variáveis físicas e químicas, os dois principais eixos da PCA explicaram 46,97% da variabilidade total dos dados. Essa análise demonstrou que os pontos de coleta foram influenciados, principalmente, pela sazonalidade da região. Apesar da transformação de um ambiente lótico em lântico, a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica se manteve relativamente alta devido principalmente à heterogeneidade ambiental. Dessa forma, o processo de enchimento desse reservatório não homogeneizou as características físicas, químicas e biológicas dos ambientes afetados. Essa heterogeneidade ambiental também resultou na persistência de 50,4% das espécies fitoplanctônicas, após a formação do reservatório. Provavelmente, as maiores alterações nas composições da comunidade ocorreram nas proximidades da barragem, onde o tempo de residência da água aumentou.

Palavras-chave: Algas. Heterogeneidade. Longo prazo. Persistência. Variáveis abióticas.

Abstract

Understanding how the patterns of communities are structured in nature is one of the main interests of ecologists. Beta diversity and persistence are two ecological attributes that allow to assess how communities are structured. Thus, it is important to evaluate the temporal variation of communities to natural and anthropogenic environmental impacts, highlighting the potential drivers for compositional heterogeneity. In this context, the main objectives of this study were to measure the influence of the construction of a reservoir on beta diversity and the persistence of phytoplankton checking the main drivers of the dissimilarity of communities; and to describe the temporal patterns of physical and chemical parameters. We selected six sites, along 25 months (between 2004 and 2013) for analysis of phytoplankton and quantification of limnological variables in the Peixe Angical reservoir, located on the Tocantins River. The land use in the reservoir area was also analyzed using satellite images. The calculation of beta diversity using multivariate dispersion revealed no difference over time. The beta diversity estimated by multiple dissimilarity index Simpson was given mainly by turnover component. Through model regressions, the main predictors of compositional dissimilarity highlighted the importance of the reservoir formation, precipitation, time (months) and environmental heterogeneity (the coefficient of variation of total phosphorus). We also found a value of 50.43% in the persistence of phytoplankton species after reservoir construction. Comparing both periods, there were major fluctuations in the persistence of the species before reservoir construction, with an average persistence of 47.46%, while after the construction the persistence of the community has an average of 52.93%. In relation to physical and chemical variables, the two main axes of the PCA explained 46.97% of the total variability of the data. This analysis showed that the sampling sites were mainly influenced by the seasonality of the region. Despite the transformation of a lotic environment in lentic, beta diversity of phytoplankton remained relatively high due primarily to environmental heterogeneity. Thus, the filling process of reservoir not homogenized the physical, chemical and biological characteristics of the affected environments. This environmental heterogeneity could also be the responsible for the results of species persistence (50.4%) after the reservoir construction. Probably, the residence time may result in the greatest changes in the community composition, near the dam.

Keywords: Algae. Heterogeneity. Long-term. Persistence. Abiotic variables.

Lista de figuras

Artigo I: Determinantes temporais e locais da diversidade beta da comunidade fitoplanctônica em um reservatório tropical

Figura 1: Localização dos pontos de coleta no reservatório da UHE Peixe Angical. O ponto 6 se refere ao local mais próximo da barragem25

Figura 2: Representação esquemática da análise de dispersão multivariada como cálculo para diversidade beta.....29

Figura 3: Análise de componentes principais (PCA) indicando a distribuição dos pontos de coleta, considerando os diferentes períodos sazonais (a) e as diferentes fases de formação do reservatório (b). As variáveis limnológicas indicadas na figura foram altamente relacionadas com o primeiro componente da PCA.....33

Figura 4: Componentes de substituição (*turnover*) e aninhamento (*nestedness*) da diversidade beta estimada pelo índice de dissimilaridade múltiplo de Simpson para as diferentes comunidades: (a) comunidade total, (b) Chlorophyceae, (c) Bacillariophyceae e (d) Cyanophyceae. A linha tracejada separa os valores de diversidade beta para os períodos anterior (maio de 2004 a maio de 2005) e posterior (agosto de 2006 a setembro de 2013) ao enchimento do reservatório.....35

Figura 5: Análise de Coordenadas Principais em relação à dispersão da distância média (diversidade beta), considerando os seis pontos amostrados, para cada mês (scores da PCoA) de coleta. A dissimilaridade foi obtida pelo índice de Bray-Curtis aplicado aos dados de abundância das (a) Espécies, e das classes (b) Chlorophyceae, (c) Bacillariophyceae e (d) Cyanophyceae.....36

Artigo II: Dinâmica composicional da comunidade fitoplanctônica após a formação do reservatório da UHE Peixe Angical, Tocantins, Brasil.

Figura 1: Localização dos pontos de coletas no reservatório da Usina Hidrelétrica de Peixe Angical, localizada no rio Tocantins.....58

Figura 2: Riqueza de táxons, considerando as principais classes encontradas, antes e após a formação do reservatório da UHE Peixe Angical.....59

Figura 3: Valores de persistência proporcional (%) da comunidade fitoplanctônica ao longo do período de estudo destacando as fases de pré e pós-formação do reservatório da UHE Peixe Angical.....60

Lista de tabelas

Artigo I: Determinantes temporais e locais da diversidade beta da comunidade fitoplanctônica em um reservatório tropical

Tabela 1 - Variáveis utilizadas nos modelos de regressão ajustados por mínimos quadrados generalizados. Três parâmetros foram comuns a todos os modelos: tempo, precipitação pluviométrica e formação do reservatório. Além destes preditores, a variação ambiental (coeficiente de variação) e produtividade ambiental (concentração média) também foram inseridas nos modelos como determinantes da diversidade beta dos táxons fitoplanctônicos. CV - coeficiente de variação; [] - concentração média; MST - Material em Suspensão Total; NTK - Nitrogênio Total Kjeldahl.....30

Tabela 2 - Valores médios, mínimos e máximos das variáveis limnológicas para os períodos de pré e pós-formação do reservatório da UHE Peixe Angical.....31

Tabela 3 - Área das classes de uso e cobertura do solo e proporção (%) ocupada na bacia do reservatório da UHE Peixe Angical - TO para os anos de 2003 (pré-formação), 2008 e 2013 (pós-formação).....33

Tabela 4 - Variáveis selecionadas dos melhores modelos de heterogeneidade ambiental e de produtividade ambiental de acordo com os menores valores de delta Akaike (ΔAIC). Os modelos de heterogeneidade ambiental apresentaram os melhores preditores de diversidade beta de acordo com $\Delta AIC < 2$. Para todos os modelos as variáveis “tempo”, “precipitação pluviométrica” e “formação do reservatório” foram fixas e, portanto consideradas também como determinantes da diversidade beta. CV - coeficiente de variação; [] - concentração média; MST - Material em Suspensão Total; NTK - Nitrogênio Total Kjeldahl.....37

Introdução Geral

Nas últimas décadas, pesquisas que buscam compreender os padrões de biodiversidade na natureza têm recebido considerável atenção (SOININEN, 2010). A importância em se avaliar as mudanças na composição de espécies é que este mecanismo permite compreender como alterações naturais ou antrópicas no ambiente podem afetar tais mudanças e suas consequências no funcionamento do ecossistema. Além disso, fornece importantes informações ecológicas, evolutivas e, sobretudo, para realização de estratégias de conservação (SWENSON et al., 2012).

Dessa forma, a análise das mudanças espaciais na composição de espécies se torna extremamente importante nos estudos de ecologia de comunidades. No entanto, a substituição ou o *turnover* composicional das espécies já não são avaliados apenas no contexto espacial, os pesquisadores estão cientes da importância em avaliar a mudança das comunidades também no aspecto temporal (SOININEN, 2010). Dentro desse contexto, a utilização de dados de longo prazo é essencial para verificar os padrões das alterações na biodiversidade provocadas por perturbações naturais e ou antrópicas (MAGURRAN et al., 2012). Dois componentes temporais da comunidade podem ser considerados para refletir nas respostas às alterações ambientais: i) a taxa de substituição de espécies entre unidades amostrais e; ii) a sua constância ao longo do tempo. O primeiro refere-se à diversidade beta que mede a variabilidade da composição de espécies entre os locais (BASELGA, 2010), e o segundo calcula a persistência da comunidade em relação às taxas de ganho e perda de espécies ao longo do tempo (COLLINS et al., 2008).

Em relação à diversidade beta, diferentes métricas estimam a dissimilaridade da composição de espécies entre localidades ou ao longo de um gradiente ambiental (KOLEFF; LENNON; GASTON, 2003). Entretanto é importante levar em consideração os padrões pelos quais a dissimilaridade entre ambientes pode ser estruturada. Desse modo, a diversidade beta pode resultar de dois componentes distintos, substituição ou aninhamento (BASELGA, 2010), os quais irão refletir nos padrões de riqueza e na composição de espécies (AZERIA; KOLASA, 2008). O aninhamento refere-se a um componente na diferença de riqueza, onde locais com menor número de espécies representam subconjuntos de comunidades com maior riqueza (BASELGA, 2010; CARVALHO; CARDOSO; GOMES, 2012). Assim o componente de aninhamento em um determinado intervalo de tempo poderá indicar, por exemplo, prováveis tendências de extinção e colonização que estruturam as comunidades bióticas (AZERIA; KOLASA, 2008). O outro componente refere-se ao *turnover*, ou seja, uma

medida que expressa a substituição de espécies entre múltiplas unidades amostrais (BASELGA, 2010; CARVALHO; CARDOSO; GOMES, 2012).

Para estimar o *turnover*, ou a taxa de substituição de espécies, a maioria dos índices de diversidade beta utilizam dados qualitativos de presença e ausência de espécies (MAGURRAN, 2004; LEGENDRE; BORCARD; PERES-NETO, 2005). No entanto, dados de abundância recentemente também tem sido abordado por ecólogos (LEGENDRE; BORCARD; PERES-NETO, 2005, ANDERSON et al., 2011). Apesar de não haver um consenso sobre qual é o melhor método para o cálculo de diversidade beta, alguns autores discutem que a estrutura e as mudanças ao nível de comunidades podem ser mais bem expressas quando informações de abundância relativa são incorporadas em conjunto com modelos que utilizam dados de presença e ausência (ANDERSON et al., 2011; ANGELER; DRAKARE, 2013).

Outro importante aspecto da variabilidade das comunidades é sua persistência ao longo do tempo. Os padrões temporais representados através da persistência das comunidades, assim como na diversidade beta, também irão refletir na presença e ausência das espécies (HOLLING, 1973; CONNELL; SOUZA, 1983). No entanto, as avaliações de persistência estão diretamente relacionadas às taxas de extinção em um determinado período de tempo e na colonização ou recolonização em períodos subsequentes (COLLIER, 2008). Dessa forma, a permanência das espécies ao longo do tempo irá depender se o ambiente apresenta condições estáveis e relativamente constantes, e estará sujeita também a adaptação das espécies às condições que prevalecem no ambiente (BRADLEY; ORMEROD, 2001). A persistência pode ser assim uma medida de estabilidade da comunidade (HOLOMUZKI; BIGGS, 2000). Para que um ecossistema, frente a distúrbios ou perturbações ambientais, possa ser considerado estável, este deve possuir um ou mais pontos de equilíbrio, no entorno dos quais a comunidade irá flutuar no espaço e no tempo (CONNELL; SOUZA, 1983).

Extinções locais, distúrbios, invasões de espécies e variações ambientais, são fatores que afetam as composições de espécies de um conjunto de comunidades locais, e podem ocorrer de forma diferenciada ao longo do espaço e do tempo. Assim, a causa da variação temporal das comunidades está relacionada com as dinâmicas locais dos processos citados acima. Assim, com o aumento da heterogeneidade ambiental, há um aumento da probabilidade de que diferentes espécies do conjunto regional encontrem condições condizentes com os seus respectivos requerimentos ambientais. A variabilidade ambiental através do tempo resulta no aumento da dissimilaridade da população se diferentes espécies mostrarem diferentes respostas às mudanças ambientais (BENGTSSON; PERSSON;

LUNDKVIST, 1997). Além disso, é provável que em ambientes com maior heterogeneidade ambiental haja maior número de espécies coexistindo e assim maior a probabilidade de persistência de espécies ao longo do tempo (UMAÑA-VILLALOBOS, 2010).

Um exemplo de distúrbio antrópico consiste na construção de reservatórios, quando ocorre a transformação de um ambiente lótico para um lêntico. Essa transformação interfere diretamente nas características físicas e químicas da coluna d' água e, conseqüentemente, na composição das comunidades aquáticas (TUNDISI; MATSUMURRA-TUNSDISI, 2008). Assim, duas questões importantes em relação ao componente temporal das comunidades são: conhecer o mecanismo subjacente à substituição de espécies e conhecer se a composição da comunidade pode ser alterada frente a impactos antropogênicos (MAGURRAN et al., 2012).

Dessa forma, avaliar a variabilidade temporal da comunidade fitoplanctônica em reservatórios artificiais permite compreender a heterogeneidade desses ecossistemas, além de aumentar a habilidade de prever respostas, considerando uma mudança ambiental (XU et al., 2012). Estes microrganismos respondem rapidamente às mudanças em seu habitat, devido a tolerâncias específicas refletindo em sua abundância, riqueza e morfologia. Dessa forma a partir da presença de determinadas algas fitoplanctônicas é possível diagnosticar o ambiente o qual se encontram (DUBELAAR; GEEDERS; JONKER, 2004). Em reservatórios, por exemplo, as comunidades fitoplanctônicas irão responder diferentemente ao tempo de retenção da água, a temperatura, a disponibilidade de luz e nutrientes (REYNOLDS, 1999).

Portanto, o presente estudo teve o objetivo central de avaliar a variabilidade temporal da comunidade fitoplanctônica em um reservatório tropical, considerando uma ampla escala temporal e a possibilidade de análise de dados obtidos antes e após a formação desse reservatório. Assim, esse trabalho foi dividido em dois artigos, nos quais se procurou: i) avaliar temporalmente a influência da formação do reservatório sobre a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica. Além disso, testaram-se quais os principais fatores influenciaram a dissimilaridade das comunidades (Artigo I); e (ii) descrever os padrões de persistência temporal da comunidade fitoplanctônica, comparando com os períodos das fases pré e pós formação do reservatório (Artigo II).

Referências

ANDERSON, J. M.; CRIST, T. O.; CHASE, J. M.; VELLEND, M.; INOUE, B. D.; FREESTONE, A. L.; SANDERS, N. J.; CORNELL, H. V.; COMITA, L. S.; DAVIES, K. F.; HARRISON, S. P.; KRAFT, N. J. B.; STEGEN, J. C.; SWENSON, N. G. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**, v. 14, p. 19-28. 2011.

ANGELER, D. G.; DRAKARE, S. Tracing alpha, beta, and gamma diversity responses to environmental change in boreal lakes. **Oecologia**, v. 172, p. 1191-1202. 2013.

AZERIA, E. T.; KOLASA, J. Nestedness, niche metrics and temporal dynamics of a metacommunity in a dynamics natural model system. **Oikos**, v. 117, p. 1006-1019. 2008.

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecol. Biogeogr.**, v. 19, p. 134-143. 2010.

BENGTSSON, J.; PERSSON, T.; LUNDKVIST, H. Long-term effects of logging residue addition and removal on macroarthropods and enchytraeids. **J. Appl. Ecol.**, v. 34, p. 1014-1022. 1997.

BRADLEY, D. C.; ORMEROD, S. J. Community persistence among stream invertebrates tracks the Northern Oscillation. **Journal of Animal Ecology**, v. 70, p. 987-996. 2001.

CARVALHO, J. C.; CARDOSO, P.; GOMES, P. Detrending the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. **Global Ecology & Biogeography**, v. 21, p. 760-771. 2012.

COLLIER, K. J. Temporal patterns in the stability, persistence and condition on stream macroinvertebrate communities: relationship with catchment land-use and regional climate. **Freshwater Biology**, v. 53, p. 603-616. 2008.

COLLINS, S. L.; SUDING, K. N.; CLELAND, E. E.; BATTY, M.; PENNING, S.C.; GROSS, K. L.; GRACE, J. B.; GOUGH, L.; FARGIONE, J. E.; CLARK, C. M. Rank Clocks and Plant Community Dynamics. **Ecology**, v. 89, n. 12, p. 3534-3541. 2008.

CONNELL, J. H.; SOUSA, W. P. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. **The American Naturalist**, v. 121 p. 789-824. 1983.

DUBELAAR, G. B. J.; GEERDERS, P. J. F.; JONKER, R. R. High frequency monitoring reveals phytoplankton dynamics. **J. Environ. Monit.**, v. 6, p. 946-952. 2004.

HOLLING, C. S.; Resilience and Stability of Ecological Systems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 4, p. 1-23. 1973.

HOLOMUZKI, J. R.; BIGGS, B. J. F. Taxon-specific responses to high-flow disturbance in streams: implications for population persistence. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 19 p. 670-679. 2000.

KOLEFF, P.; LENNON, J. J.; GASTON, K. J. Are there latitudinal gradients in species turnover? **Global Ecology & Biogeography**, v. 12, p. 483-498. 2003.

LEGENDRE, P; BORCARD, D; PERES-NETO, P. R. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 4, p. 335-450. 2005.

MAGURRAN, A.E. Measuring Biological Diversity. Blackwells, Oxford, UK. 2004

MAGURRAN, A. E; BAILLIE, S. R; BUCKLAND, S. T; DICK, J. M. P; ELSTON, D. A; SCOTT, M; SMITH, R. I; SOMERFIELD, P. J; WATT, A. D. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. **Trends Ecol. Evol.**, v. 25, n. 10, p. 574-582. 2012.

REYNOLDS, C. S. Phytoplankton assemblages in reservoirs. In: TUNDISI, J. G.; STRASKRABA, M. (eds). **Theoretical Reservoir Ecology and its Applications**. IIE. Brazilian Academy of Science. Blackhuys Publ. São Carlos: p. 439-456. 1999.

SOININEN, J. Species Turnover along Abiotic and Biotic Gradients: Patterns in Space Equal Patterns in Time? **BioScience**, v. 60, n. 6, p. 433-439. 2010.

SWENSON, N.G.; STEGEN, J.C.; DAVIES, S. J.; ERICKSON, D.L.; FORERO-MONTAÑA, J.; HURLBERT, A. H.; KRESS, W. J.; THOMPSON, J.; URIARTE, M.; WRIGHT, S. J.; ZIMMERMAN, J. K. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. **Ecology**, v. 93, p. 490-499. 2012.

TUNDISI, J. G., MATSUMURA-TUNDISI, T. **Limnologia**, São Paulo: Oficina de Textos, 2008. 632 p.

UMAÑA-VILLALOBOS, G. Temporal variation of phytoplankton in a small tropical crater lake, Costa Rica. **Rev. Biol. Trop.**, v. 58, n. 4, p. 1405-1419. 2010.

XU, Y.; CAI, Q.; SHAO, M.; HAN, X. Patterns of asynchrony for phytoplankton fluctuations from reservoir mainstream to a tributary bay in a giant dendritic reservoir (Three Gorges Reservoir, China). **Aquat. Sci.**, v. 74, p. 287-300. 2012.

Objetivos

O primeiro artigo intitulado “**Determinantes temporais e locais da diversidade beta da comunidade fitoplanctônica em um reservatório tropical**”, cujas citações e referências estão formatadas de acordo com as normas da revista científica “*Freshwater Biology*”, tem como principais objetivos:

- Descrever os padrões temporais das características físicas e químicas da água, destacando as diferenças entre períodos sazonais e entre as fases de pré e pós-formação do reservatório da UHE Peixe Angical;
- Determinar através de modelos de regressões, as principais variáveis preditoras da diversidade beta das comunidades fitoplanctônicas ao longo do tempo.

O segundo artigo intitulado “**Dinâmica composicional da comunidade fitoplanctônica após a formação do reservatório da UHE Peixe Angical, Tocantins, Brasil**”, cujas citações e referências estão formatadas de acordo com as normas da revista científica “*Journal of Freshwater Ecology*”, tem como objetivo:

- Descrever os padrões da dinâmica e persistência da comunidade fitoplanctônica antes e após a formação do reservatório da UHE Peixe Angical.

Hipóteses: “**Determinantes temporais e locais da diversidade beta da comunidade fitoplanctônica em um reservatório tropical**”,

- H1 - Com a formação do reservatório, espera-se que as características físicas e químicas da água se diferenciam do período anterior à formação do reservatório.
- H2 - Espera-se que a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica aumenta com a heterogeneidade e produtividade ambiental.
- H3 - Espera-se que a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica diminui com o tempo, com a formação do reservatório e com a precipitação pluviométrica.

Hipóteses: **“Dinâmica composicional da comunidade fitoplanctônica após a formação do reservatório da UHE Peixe Angical, Tocantins, Brasil”**

- H1 - Com a formação do reservatório, a persistência da comunidade fitoplanctônica diminui.
- H2 - Após a formação do reservatório espera-se que, a persistência da comunidade fitoplanctônica aumenta, ou seja, a dinâmica seja mais estável.

Artigo I

Determinantes temporais e locais da diversidade beta da comunidade fitoplanctônica em um reservatório tropical

Letícia Pereira dos Santos¹; João Carlos Nabout¹, Priscilla Carvalho^{1,2}

¹Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais do Cerrado, Universidade Estadual de Goiás, Anápolis, Brasil.

²Departamento de Ecologia - Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brasil.

Resumo

A composição heterogênea de espécies em diferentes localidades pode ser mensurada através de índices de diversidade beta, os quais se mostram como medidas robustas para descrever a estrutura das comunidades. Em reservatórios, por exemplo, a comunidade fitoplanctônica, frequentemente, tem sido utilizada como uma ferramenta para o monitoramento desses ecossistemas. Assim, o conhecimento dos fatores que influenciam direta e indiretamente na riqueza e diversidade desse grupo é essencial para a avaliação da qualidade da água além de auxiliar na compreensão de como os impactos, tanto naturais como os antrópicos causados pela formação de um reservatório, podem influenciar a dinâmica dessas comunidades. Dessa forma, o presente trabalho teve como objetivo: i) descrever os padrões temporais de variação das variáveis físicas e químicas, entre os diferentes períodos sazonais entre as fases pré e pós-formação do reservatório da UHE Peixe Angical, ao longo de dez anos de estudo; ii) analisar os padrões de variação temporal dos valores de diversidade beta da comunidade fitoplanctônica, antes e após a formação do reservatório, e iii) determinar os potenciais preditores da diversidade beta. A PCA demonstrou que os pontos de coleta foram influenciados, principalmente, pela sazonalidade da região. A diversidade beta estimada pelo índice de dissimilaridade múltiplo de Simpson foi obtida principalmente pelo componente de *turnover*. Através de modelos de regressões, os principais preditores da dissimilaridade composicional foram a formação do reservatório, precipitação, tempo (meses de estudo) e heterogeneidade ambiental. Considerando algumas variáveis indicadoras de produtividade como preditoras, o melhor modelo incluiu a concentração média de clorofila-*a*, a qual teve relação positiva com a diversidade beta. No entanto, os parâmetros indicadores de heterogeneidade ambiental apresentaram maior poder de explicação da diversidade beta da comunidade fitoplanctônica, comparando com os modelos indicadores de produtividade ambiental. Conclui-se que, apesar da transformação de um ambiente lótico em lêntico, a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica se manteve relativamente alta, devido principalmente à heterogeneidade ambiental. Dessa forma, o processo de formação desse reservatório não homogeneizou as características físicas, químicas e biológicas dos ambientes afetados. Além disso, encontramos que o processo de formação do reservatório, a precipitação pluviométrica e o tempo foram potenciais determinantes da dissimilaridade composicional da

comunidade fitoplanctônica.

Palavras-chave: Clorofila-a. Composição. Heterogeneidade. Produtividade. Sazonalidade.

Abstract

The heterogeneous composition of species in different locations can be measured by beta diversity indices, which show up as robust measures to describe the structure of communities. In reservoirs, for example, the phytoplankton community often has been used as a tool to monitor these ecosystems. Thus, the knowledge of the factors that influence directly and indirectly in the richness and diversity of this group is essential for assessment of water quality and help to understand how the impacts, both natural and anthropogenic caused by the formation of a reservoir may influence the dynamics of these communities. Thus, this study aimed to: i) to describe the temporal patterns of variation of physical and chemical variables, between different seasonal periods between the pre- and post-filling of the Peixe Angical HPP reservoir, over ten years study; ii) to analyze the temporal variation patterns of beta diversity values of the phytoplankton community, before and after the formation of the reservoir, and iii) determine the potential predictors of beta diversity. PCA explained 46.97% of the total variability of the data. This analysis showed that the collection points were mainly influenced by the seasonality of the region. The beta diversity estimated by multiple dissimilarity index Simpson was obtained mainly through turnover component. Through model regressions, the main predictors of compositional dissimilarity were the reservoir formation, precipitation, time (months of study) and environmental heterogeneity. Considering some indicator variables as predictors of productivity, the best model included the mean concentration of chlorophyll-a, which had a positive relationship with the beta diversity. However, the environmental heterogeneity indicators parameters showed greater power of beta diversity of the explanation of the phytoplankton community, compared to models indicators of environmental productivity. We conclude that despite the transformation of a lotic environment in lentic, the beta diversity of phytoplankton remained relatively high, mainly due to environmental heterogeneity. Thus, the formation process of reservoir not homogenized the physical, chemical and biological characteristics of the affected environments. Furthermore, we find that formation the reservoir, rainfall and time were potential determinants of compositional dissimilarity of the phytoplankton community.

Keywords: Chlorophyll-a. Composition. Heterogeneity. Productivity. Seasonality.

Introdução

A busca em compreender os padrões de biodiversidade nos ecossistemas em múltiplas escalas espaciais sempre foi foco de interesse nos estudos de ecologia de comunidades (Thomaz, Bini & Bozelli, 2003; Vadrucchi *et al.*, 2003; Heino *et al.*, 2007). Nas últimas

décadas houve um aumento expressivo no número de pesquisas que procuram investigar os padrões de comunidades em amplas escalas geográficas (Gaston, 2000; Kerr & Burkey, 2002; Hill & Curran, 2003; Jiguet *et al.*, 2005; Schleuning *et al.*, 2011; Baldrighi *et al.*, 2014). Outra importante linha de investigação é a análise temporal da variação na distribuição de espécies e diversidade em um mesmo local de estudo (Azeria *et al.*, 2006).

Inúmeros estudos têm discutido sobre quais os principais fatores que influenciam a distribuição e diversidade das espécies (Chu *et al.*, 2014; Terwei *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2010; Palmer, Menninger & Bernhardt, 2010; Uchida *et al.*, 2010). Chase (2003) menciona que os padrões observados na diversidade e riqueza de espécies são conduzidos principalmente por fatores abióticos e derivados de processos de divisão de nicho por meio de interações biológicas. Ainda, fatores históricos e espaciais ligados à capacidade de dispersão e colonização das espécies também desempenham importante papel na estruturação de comunidades (Patterson & Brown, 1991; Langenheder *et al.*, 2012).

Estas observações na natureza podem ser mensuradas desde níveis de composições genéticas a níveis mais amplos de ecossistemas (Terlizzi *et al.*, 2009). Os ecólogos, por exemplo, frequentemente dividem a diversidade em componente local (diversidade α), a qual corresponde à riqueza de espécies em uma amostra, e regional (diversidade γ), referente à riqueza total em uma dada região geográfica (Whittaker, 1960; Magurran, 2004; Terlizzi *et al.*, 2009). No entanto, medidas simples de riqueza não expressam a variação das comunidades, como poderia ser observado por meio da diversidade beta (β) (Soininen, Lennon & Hillebrand, 2007). Recentemente, os padrões de diversidade beta tem sido mais enfatizados por ecólogos (Al-Shami *et al.*, 2013; Heino, Melo & Bini, 2015). Este índice pode consistir em uma importante medida para estabelecer estratégias de conservação da diversidade biológica e de manejo de ecossistemas (Legendre, Borcard & Peres-Neto, 2005), por exemplo, por meio da complementariedade de comunidades entre locais (Magurran, 2004).

Desse modo, a medida de diversidade beta, primeiramente proposta por Whittaker (1960), diz respeito à variação na composição de espécies entre locais. De fato a variação de espécies entre unidades espaciais é uma medida mais robusta em descrever e quantificar a estrutura das comunidades (Kraft *et al.*, 2011), dado que possui a vantagem de ser aplicada em diferentes escalas (Magurran, 2004; Soininen, Lennon & Hillebrand, 2007), e permite aos pesquisadores questionar sobre os processos relacionados a biodiversidade e sua organização através do espaço (Legendre & Cáceres, 2013).

Vários fatores podem explicar a dissimilaridade composicional tanto no espaço quanto no tempo, derivados das alterações dentro de habitats (Legendre, Borcard & Peres-Neto, 2005; Langenheder *et al.*, 2012). Portanto, é esperado que um maior grau de dissimilaridade composicional esteja diretamente relacionado a heterogeneidade ambiental, e por outro lado, locais com condições ambientais semelhantes devem apresentar comunidades mais similares (Chase, 2003; Soininen, Lennon & Hillebrand, 2007). A variabilidade na composição de espécies pode estar associada, por exemplo, a produtividade ambiental (Chase & Leibold, 2002), a distúrbios, que afetam a diversidade biológica devido a alterações nas condições ambientais e disponibilidade de recursos no espaço e no tempo (Fraterrigo & Rusak, 2008). Depende também substancialmente do grau de conectividade entre os locais e capacidade de dispersão das espécies (Chase & Ryberg, 2004). Uma maior habilidade de dispersão, por exemplo, pode contribuir com a diminuição da dissimilaridade (diversidade β) (Soininen, Lennon & Hillebrand, 2007). Esse efeito de homogeneização pode ainda ser maior se as áreas amostrais estiverem conectadas entre si. Portanto é esperado que haja uma relação negativa da diversidade com maior taxa de dispersão e de conectividade entre os ambientes (Chase & Ryberg, 2004).

Em reservatórios hidrelétricos, por exemplo, a homogeneização biótica pode estar relacionada ao maior nível de conectividade entre os ambientes (sistema rio x tributários) (Thomaz, Bini & Bozelli, 2003). Esse processo poderá homogeneizar as condições ambientais e ainda favorecer a dispersão, o que contribui com a diminuição da diversidade biológica. Entretanto, apesar da conectividade entre os locais, a diversidade pode ter uma relação positiva quando a produtividade do ambiente é alta (Chase & Ryberg, 2004). Assim um importante desafio é diferenciar até que ponto a estrutura das comunidades é conduzida por fatores naturais e por processos derivados de atividades antrópicas (Magurran *et al.*, 2012).

Outros fatores como morfometria e hidrologia dos reservatórios também desempenham papel na estruturação das comunidades aquáticas (Tundisi & Straskraba, 1999; Karatayev, Burlakova & Dodson, 2005), tendo em vista que, a construção de uma barragem implica na imediata modificação de ambiente lótico em lêntico, e promove um considerável aumento no tempo de residência da água. Esta transformação inicial também é a principal responsável por uma série de modificações nas características limnológicas observadas em áreas represadas e a jusante das mesmas (Tundisi & Straškraba, 1999; Tundisi & Matsumura-Tundisi, 2008).

Considerando os reservatórios artificiais, por exemplo, uma forma de avaliar tal alteração é por meio da análise da diversidade biológica no ambiente natural antes da

formação do reservatório e após seu estabelecimento. Além disso, é essencial avaliar as condições da qualidade da água após a formação do reservatório, considerando, o possível incremento de nutrientes, principalmente fósforo e nitrogênio, devido à decomposição de matéria orgânica inundada durante o enchimento (Knoll, Vanni & Renwich, 2003).

Além disso, outros fatores que alteram as propriedades limnológicas e a estrutura das comunidades bióticas em reservatórios, por exemplo, é a degradação do solo proveniente da ocupação urbana e do desmatamento voltado para pastagens, os quais provocam erosão e conseqüentemente contribui, na sedimentação desses ambientes (Tundisi, 2003). O uso do solo também voltado para as atividades agrícolas contribui para o fornecimento de nutrientes, como fósforo e nitrogênio provenientes de produtos químicos e fertilizantes que são escoados para dentro do curso d'água (Papastergiadou *et al.*, 2007).

De acordo com Calijuri & Dos Santos (2001) a viabilização de serviços de gestão e monitoramento da qualidade da água em reservatórios depende também do conhecimento das transformações básicas que regem esses ambientes, o qual pode ser estimado pela sua produção primária. Dessa forma, estudos que avaliem a variação da comunidade fitoplanctônica, em longo prazo, são essenciais para compreender a dinâmica dos ecossistemas aquáticos, sobretudo no monitoramento de reservatórios (Schneck *et al.*, 2011). Tal processo pode ser mais preciso se verificado em longas escalas temporais, dado que para amostragens em curtos períodos não é possível verificar padrões nas comunidades, como poderia ser observado, por exemplo, em ciclos anuais (Schneck *et al.*, 2011). Além disso, os ambientes aquáticos em geral apresentam alta variabilidade temporal com frequente reorganização da composição e abundância de espécies de fitoplâncton (Calijuri, Dos-Santos & Jati, 2002). No entanto, a carência de dados sobre as alterações das comunidades aquáticas em longo prazo pode tornar inviável a precisão da avaliação dos impactos antrópicos (Magurran *et al.*, 2012).

As algas fitoplanctônicas como potenciais bioindicadoras da qualidade da água possuem requerimentos ambientais conhecidos e respondem a alterações em seu habitat com mudanças em sua abundância, riqueza ou morfologia. Estes organismos apresentam estreitas tolerâncias ambientais permitindo inferir pela sua presença condições específicas do ambiente (Reynolds *et al.*, 2002, Huszar *et al.*, 1998; Dubelaar, Geeders & Jonker, 2004). A dominância de espécies de fitoplâncton em reservatórios pode estar associada, por exemplo, a fatores diretos como interações biológicas, tempo de retenção da água, temperatura, disponibilidade de luz e de nutrientes (Reynolds, 1999), e indiretos, como as diferentes formas de uso do solo. Tais fatores estão relativamente associados, ao regime hidrológico

devido à precipitação influenciar nas características de turbidez da água, no tempo de retenção da água, no ciclo de nutrientes, e sólidos em suspensão, os quais potencialmente influenciam as comunidades fitoplanctônicas (Calijuri, Dos-Santos & Jati, 2002). Dessa forma o conhecimento das variáveis que controlam a comunidade fitoplanctônica se mostra bastante útil para o manejo e monitoramento da qualidade de água em reservatórios (Carneiro *et al.*, 2014).

Dessa forma o objetivo geral desse trabalho foi avaliar temporalmente a influência da formação de um reservatório tropical sobre a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica. Para isso, foram propostos modelos de regressões com a inserção de variáveis explanatórias que potencialmente influenciariam na diversidade beta das comunidades. Portanto, procuramos investigar a importância das variáveis (i) paisagem (uso do solo), (ii) tempo, (iii) formação do reservatório, (iv) precipitação, (v) heterogeneidade ambiental e (vi) produtividade ambiental como preditoras da dissimilaridade composicional. Além disso, observamos os padrões sazonais e temporais das variáveis físicas e químicas nas fases pré e pós-formação de um reservatório localizado no Cerrado brasileiro.

Área de estudo

O Rio Tocantins possui extensão de 2.750 km e junto com o Rio Araguaia formam a bacia Tocantins-Araguaia que drenam uma área de aproximadamente 760.000 km². Atualmente o Rio Tocantins possui sete grandes barragens hidroelétricas: Serra da Mesa, Cana Brava, São Salvador, Peixe Angical, Luís Eduardo Magalhães (Lajeado), Estreito e Tucuruí (Pelicice & Agostinho, 2012; Tonial *et al.*, 2012). O reservatório da Usina Hidroelétrica (UHE) Peixe Angical está localizado no alto Rio Tocantins entre os municípios de Peixe, São Salvador do Tocantins e Paranã, no estado do Tocantins. Esse reservatório compreende uma área total inundada de 294 km² em área de Cerrado, 120 km em extensão, profundidade média de 9,3 metros e tempo de residência da água de 18 dias (Pelicice & Agostinho, 2012). A construção da Usina iniciou no ano de 2002, cujo enchimento do reservatório teve início em janeiro de 2006 e término em abril deste mesmo ano.

Segundo Silva *et al.* (2010) o clima na região do reservatório é caracterizado como tropical com temperaturas médias anuais de 26°C no período quente e chuvoso (precipitação de 1.000 a 1.800 mm), que compreende os meses de outubro a março. No período seco (abril a setembro) a temperatura média é de 32°C.

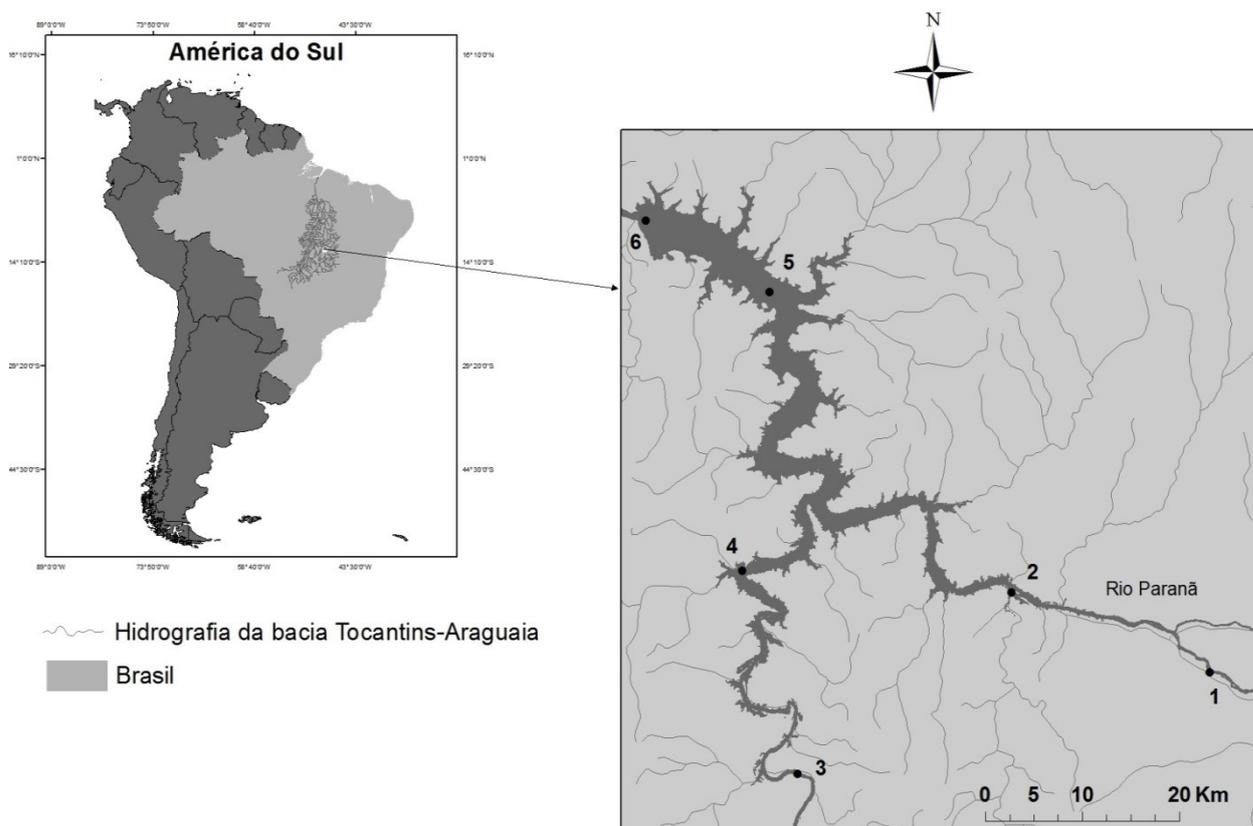


Figura 1 - Localização dos pontos de coleta no reservatório da UHE Peixe Angical. O ponto 6 se refere ao local mais próximo da barragem.

Materiais e Métodos

As amostragens de água para o estudo das variáveis ambientais e do fitoplâncton foram realizadas na subsuperfície em seis estações de amostragens (Figura 1), entre março de 2004 e setembro de 2013, totalizando 25 meses de estudo que compreenderam os períodos de estiagem e chuva na região, nas fases pré-formação (2004-2005) e pós-formação (2006-2013) do reservatório.

Comunidade fitoplanctônica

As amostragens da comunidade fitoplanctônica foram realizadas diretamente à subsuperfície e fixadas com lugol acético. O estudo taxonômico e quantitativo do fitoplâncton foi efetuado através de microscópio invertido. A densidade fitoplanctônica foi estimada segundo o método de Utermöhl (1958) e APHA (2005) com prévia sedimentação da amostra, e o resultado expresso em indivíduos (células, cenóbios, colônias ou filamentos) por mililitro.

Variáveis físicas e químicas

Em campo, foram obtidos os valores de pH, condutividade elétrica (potenciômetros digitais Digimed), oxigênio dissolvido (OD), temperatura da água (YSI 550A). A turbidez foi obtida através de um turbidímetro digital Digimed.

Parte das amostras foi filtrada, no mesmo dia da coleta em membranas Whatman GF/C, e armazenadas em freezer a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ para determinação das concentrações de material em suspensão total (MST), orgânico (MO), inorgânico (MI) e clorofila-*a*. O material em suspensão foi estimado por gravimetria, sendo que a separação entre a fração orgânica e inorgânica foi realizada por calcinação a 500°C (Wetzel & Likens, 2000). A clorofila-*a* foi quantificada através da extração com acetona (90%) e leitura em espectrofotômetro a 663 nm, aplicando-se correção para outros compostos dissolvidos e turbidez, resultante da leitura a 750 nm (Golterman, Clymo & Ohnstad, 1978).

As amostras de água filtradas e não filtradas foram preservadas em geladeira para determinação das formas dissolvidas e totais de nitrogênio e fósforo. As frações do fósforo foram quantificadas após a adição de reagente misto (molibdato de amônia, tartarato de antimônio e potássio e ácido ascórbico) e leitura em espectrofotômetro (882 nm). O fósforo total (PT) foi obtido através do método de digestão em autoclave onde, na presença de um catalisador, a matéria orgânica é oxidada liberando fósforo na forma de orto-fosfato. O fosfato inorgânico reativo (orto-fosfato) foi determinado diretamente das amostras filtradas.

O nitrogênio total Kjeldahl (NTK) foi quantificado com amostras não filtradas que sofreram digestão em meio ácido e com elevada temperatura. Após a digestão, as amostras foram destiladas em aparelho Kjeldahl e, posteriormente, o destilado foi titulado com ácido clorídrico 0,01 N (Mackereth, Heron & Talling, 1978). A quantificação do nitrato foi realizada através do método de redução do cádmion e leitura em espectrofotômetro a 400 nm (Método 4500-NO₃-E do Standard Methods). A concentração de nitrito foi determinada através do método colorimétrico onde o nitrito reage com o ácido sulfanílico, formando um composto que é determinado em espectrofotômetro a 507 nm (Método 4500-NO₂-B do Standard Methods). A concentração de nitrogênio amoniacal foi determinada através do método fenol, e posterior leitura em espectrofotômetro a 655 nm (Método 4500-NH₃ F do Standard Methods) (APHA, 2005). A Demanda Bioquímica de Oxigênio (DBO₅) foi determinada através da medida do consumo de oxigênio nas amostras durante uma incubação de cinco dias, a uma temperatura constante de 20°C (Método 5210, Standard Methods, 2005).

Variáveis de paisagem

Para obtenção dos dados de uso e ocupação do solo foram utilizadas três imagens de satélite com intervalo de cinco anos entre cada uma, com resolução espacial de 30 metros. Foram utilizadas quatro cenas do satélite Landsat 5 sensor TM datadas do ano de 2003 (antes da formação do reservatório) e 2008 (após a barragem), e três imagens do satélite Landsat 8 sensor OLI para o ano de 2013. As cenas imageadas foram obtidas pelo site do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) - <http://www.dgi.inpe.br/CDSR/>.

Após a obtenção das cenas foram feitos os registros das imagens do satélite Landsat 5 com as composições coloridas RGB das bandas 3, 4 e 5 no programa ENVI 4.1. Esta etapa consistiu na inserção de pontos de controle com o intuito de remover as distorções geométricas encontradas nas imagens. Em seguida foram feitos os mosaicos que consiste no agrupamento das cenas, para cada ano.

A partir dos mosaicos foi obtida apenas a área da bacia à montante da barragem do reservatório por meio do recorte da área de interesse no programa ArcGis 10.1. O limite da bacia para recorte da área foi obtido em formato *shapefile* através do site da Agência Nacional de Águas – <https://www.ana.gov.br>.

A próxima etapa consistiu na classificação supervisionada das imagens já com o recorte do formato da bacia. No programa ENVI 4.1 primeiramente foram definidas as seguintes classes: água, pastagem, vegetação remanescente, queimadas e solo exposto. Estas foram definidas com base no conhecimento da área de estudo e observação das imagens de satélite. Para cada classe foram definidas várias regiões de interesse que buscassem caracterizar a paisagem encontrada.

Após definição das classes foi escolhido o método de classificação supervisionada de máxima verossimilhança para avaliar a precisão da classificação. Este método é o mais utilizado na classificação de imagens de satélite (Richards & Jia, 1986). Após a classificação foi obtido o valor do índice de Kappa, e a matriz de confusão. (Landis & Koch, 1977).

Posteriormente foram feitas algumas edições das classes que não foram categorizadas corretamente pelo método escolhido, no programa ArcGis 10.1. Após o término das edições, foi obtido o mapeamento das classes e suas respectivas porcentagens para os anos de 2003, 2008 e 2013.

Análise dos dados

A Análise de Componentes Principais (PCA) foi realizada a fim de reduzir a dimensionalidade do conjunto de variáveis (Legendre & Legendre, 2003) e verificar a relação dos períodos de coleta antes e após a formação do reservatório e entre os períodos de estiagem e chuva com as variáveis físicas e químicas da água. Para a realização dessa análise, os parâmetros limnológicos foram previamente transformados na base logarítmica, com exceção dos valores de pH.

Para medir a dissimilaridade entre os locais, primeiramente foi utilizado o índice de dissimilaridade múltiplo de Simpson (β_{SIM}) proposto por Baselga (2010). Esse índice tem vantagem sobre outras métricas, porque permite capturar a heterogeneidade total da composição de espécies nos seis pontos amostrais, para cada período de coleta. Além disso, permite diferenciar os padrões nos valores da diversidade beta conduzidos pelos componentes de aninhamento (diferença na riqueza) e substituição de espécies entre os locais (*turnover*).

Como medida de dissimilaridade foi utilizada também, a métrica proposta por Anderson, Ellingsen & MacArdle (2006). Segundo estes autores a diversidade beta é obtida como a distância média das unidades individuais ao centroide do seu grupo. Portanto a dissimilaridade foi mensurada de acordo com a distância dos pontos amostrais a cada período (centroide) de coleta. Além disso, por meio de um teste multivariado para homogeneidade na dispersão (Anderson, 2006) foi possível verificar se houve diferença na diversidade beta entre os grupos (meses de coleta). Dessa forma, primeiramente foi obtida uma matriz de dissimilaridade calculada pelo índice de Bray-Curtis, cujos dados de abundância foram previamente padronizados na base $\log(x+1)$. Em seguida foi realizado o cálculo de dispersão multivariada dos pontos em relação aos meses de coleta, por meio de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), a fim de reduzir a dimensionalidade dos dados (Legendre & Legendre, 2003). Por fim, para verificar se existe diferença na dissimilaridade das comunidades entre os meses amostrados, foi realizado o teste de permutação que compara, aos pares, os valores de dispersão média dos grupos. Dessa forma, os valores da estatística F e os níveis de significância, foram interpretados, considerando as assembleias de todas as espécies e das principais classes encontradas (Figura 2).

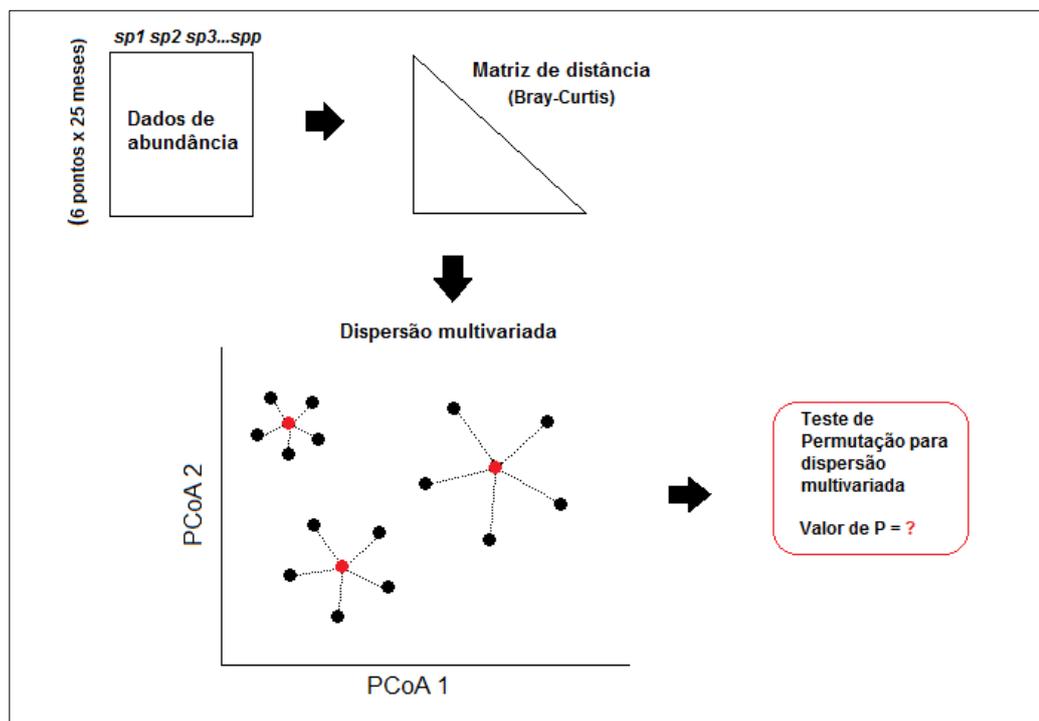


Figura 2 - Representação esquemática da análise de dispersão multivariada como cálculo para diversidade beta.

Para modelar a variação temporal da diversidade beta foram utilizados modelos de regressão ajustados por mínimos quadrados generalizados (Zuur *et al.*, 2009). Estes modelos controlam o efeito da autocorrelação temporal dos dados através de procedimentos de máxima verossimilhança (Angeler & Drakare, 2013), o que permite atender ao pressuposto da regressão em relação à independência dos dados. A variável resposta de cada modelo foi a diversidade beta obtida através do índice de dissimilaridade múltiplo de Simpson (componente de *turnover*), considerando todas as espécies identificadas e também a diversidade dos principais grupos taxonômicos identificados.

Como variáveis preditoras da dissimilaridade, primeiramente, foram pré-estabelecidos conjuntos de parâmetros que melhor poderiam determinar a diversidade da comunidade fitoplanctônica. Dessa forma todos os modelos continham em comum, a variável temporal (meses de coleta), climática (precipitação pluviométrica) e os períodos (antes e depois) da formação do reservatório, como potenciais preditoras da diversidade beta. O vetor da variável tempo seguiu a série cronológica dos meses amostrados (i. e. mensal, bimestral, trimestral), cujo primeiro mês teve valor igual a 1 e o último mês de coleta valor igual a 113. Para a precipitação pluviométrica foram obtidos os valores médios para cada mês de coleta. Em relação à formação do reservatório, foi atribuído o valor 0 para os meses amostrados antes do enchimento do reservatório e o valor 1 para o período posterior ao seu estabelecimento.

Além disso, para verificar se a dissimilaridade composicional também é explicada devido à heterogeneidade ambiental foram inseridos nos modelos, como variáveis explanatórias, os valores de coeficiente de variação de algumas variáveis ambientais chave: fósforo total, turbidez, material em suspensão total (MST), nitrogênio total Kjeldahl (NTK). Além disso, alguns parâmetros limnológicos foram sintetizados como uma única variável, como por exemplo, a variável denominada “CV nutrientes”, que foi obtida através da soma, para cada mês de coleta, dos coeficientes de variação de orto-fosfato, fósforo total, nitrogênio total, nitrato, nitrito e nitrogênio amoniacal. A variável denominada “CV luz” se referiu à soma dos coeficientes das variáveis de turbidez, material em suspensão total, material orgânico e inorgânico. A heterogeneidade ambiental total, também foi inserida nos modelos como um preditor. Para essa variável foi utilizado a média do coeficiente de variação de todas as variáveis ambientais (“CV variáveis ambientais”), em cada mês de coleta.

A produtividade ambiental também foi utilizada como potencial determinante da diversidade beta da comunidade fitoplanctônica, em outros modelos. Para estes modelos foram utilizadas além do coeficiente de variação de alguns parâmetros, a concentração média de fósforo total e de clorofila-*a* como substitutos para a produtividade primária (Tabela 1).

Tabela 1 - Variáveis utilizadas nos modelos de regressão ajustados por mínimos quadrados generalizados. Três parâmetros foram comuns a todos os modelos: tempo, precipitação pluviométrica e formação do reservatório. Além destes preditores, a variação ambiental (coeficiente de variação) e produtividade ambiental (concentração média) também foram inseridas nos modelos como determinantes da diversidade beta dos táxons fitoplanctônicos. CV - coeficiente de variação; [] - concentração média; MST - Material em Suspensão Total; NTK - Nitrogênio Total Kjeldahl.

Variáveis fixas	Variáveis para modelos de heterogeneidade ambiental	Variáveis para modelos de heterogeneidade ambiental + produtividade ambiental
Tempo	CV. P total	CV. Variáveis ambientais, [] Clorofila- <i>a</i> .
Formação do reservatório	CV. variáveis ambientais	CV. Variáveis ambientais, [] Ptotal.
Precipitação Pluviométrica	CV. Nutrientes	CV. Ptotal, [] Ptotal, [] Clorofila- <i>a</i> .
	CV. Turbidez	CV. Parâmetros limnológicos, [] Ptotal, [] Clorofila- <i>a</i> .
	CV. Luz	CV. Nutriente, [] Ptotal, [] Clorofila- <i>a</i> .
	CV. MST	CV. Luz, [] Ptotal, [] Clorofila- <i>a</i> .
	CV. NTK	
	CV. Luz, CV. Nutrientes.	

O melhor modelo é o que obtém o menor valor do critério de Informação de Akaike (AIC) considerando tanto a variação ambiental quanto a produtividade. Além disso, foi calculado o delta Akaike (ΔAIC) obtido, do valor de AIC de cada modelo pela diferença do modelo que obteve o menor valor de AIC ($\Delta AIC = AIC - \min(AIC)$). De acordo com Burnham & Anderson (2002) os modelos com valor de $\Delta AIC < 2$ são os que apresentariam melhor poder de predição e, portanto, considerados nos resultados como principais

determinantes da diversidade beta. Os valores do coeficiente angular também foram considerados, para verificar a relação de cada variável com a diversidade beta.

Os modelos de regressões, as medidas de dissimilaridade e a PCA foram realizados no programa R Core Team 2013. Para os modelos de regressão ajustados por mínimos quadrados generalizados foi utilizado o pacote *nlme*. Para a análise do índice de dissimilaridade múltiplo de Simpson utilizou-se o pacote *betapart*, enquanto que o pacote *vegan* foi usado para o cálculo da matriz de distância de Bray-Curtis com relação ao cálculo da medida de dispersão multivariada.

Resultados

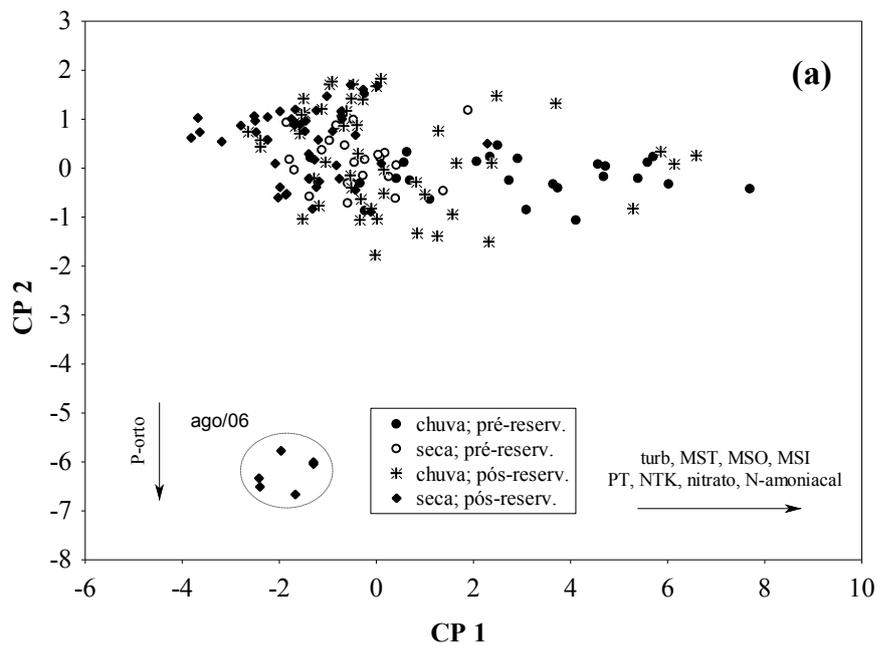
Variáveis físicas e químicas

Ao longo de todo o período de estudo, o reservatório da UHE Peixe Angical apresentou baixos valores médios de turbidez, material em suspensão, clorofila-*a*, nutrientes fosfatados e nitrogenados (Tabela 2). Além disso, após a formação do reservatório observou-se, em média, um decréscimo nos valores de turbidez, material em suspensão, material inorgânico e fósforo total (Tabela 2).

Tabela 2 - Valores médios, mínimos e máximos das variáveis limnológicas para os períodos de pré e pós-formação do reservatório da UHE Peixe Angical.

Variáveis	Pré-formação		Pós-formação		Média Total
	Média	Min-máx.	Média	Min-máx.	
pH	7,06	5,47-8,40	7,69	4,74-8,87	7,48
Condutividade elétrica ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	88,29	24-219	85,05	44-152,7	86,63
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	27,7	23-33,1	28,85	24,4-39,45	28,5
Oxigênio dissolvido ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	7,43	5,80-8,86	6,68	1,05-14	6,93
Turbidez (NTU)	37,08	1,55-367	11,55	0,31-161	21,99
Material em suspensão total ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	32,93	0,63-311	9,26	0,2-111	18,76
Material orgânico ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	6,71	0,13-38	3,17	0,00-31,71	4,52
Material inorgânico ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	26,25	0,25-273	6,08	0,00-95	14,25
Clorofila- <i>a</i> ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	0,63	0,00-7,28	2,89	2,18-29,48	2,18
Fósforo total ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	38,85	5,14-158,45	25,75	0,00-169,9	30,68
Orto-fosfato ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	9,54	1,34-26,68	9,34	0,00-53,65	9,49
Nitrogênio total Kjeldahl ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	0,45	0,00-1,40	0,38	0,00-1,4	0,41
Nitrato ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	0,24	0,00-0,90	0,23	0,00-2,1	0,24
Nitrito ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	0,00	0,00-0,02	0,23	0,00-0,028	0,00
Nitrogênio amoniacal ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	0,05	0,00-0,33	0,067	0,00-0,87	0,06
Demanda Bioquímica de Oxigênio (mg)	2,00	0,1-8,8	1,79	0,1-12,4	1,9

Considerando a análise de componentes principais, os dois principais eixos da PCA explicaram 46,97% da variabilidade total dos dados. Essa análise demonstrou que os pontos de coleta foram influenciados, principalmente, pela sazonalidade da região. Assim, nos períodos de chuvas, os locais amostrados apresentaram maiores valores de turbidez, material em suspensão total, material orgânico, material inorgânico, fósforo total, nitrogênio total Kjeldahl e nitrogênio amoniacal, enquanto que no período de seca, tais locais apresentaram menores concentrações dessas variáveis (Figura 3a). No entanto, após a formação do reservatório, houve maior dispersão dos pontos durante o período de chuvas, ou seja, muitos locais passaram a apresentar baixos valores de turbidez, material em suspensão e nutrientes, mesmo durante o período de chuvas. Considerando, apenas, as fases pré e pós-formação do reservatório, observou-se grande sobreposição entre os pontos (Figura 3b), no entanto, a maior parte dos locais monitorados foram negativamente relacionados com o componente 1. Foi possível observar também que o primeiro mês de coleta após a formação do reservatório (agosto de 2006), apesar de ser classificado como um mês do período de estiagem se destacou dos demais meses, tendo em vista a elevada concentração de orto-fosfato na água.



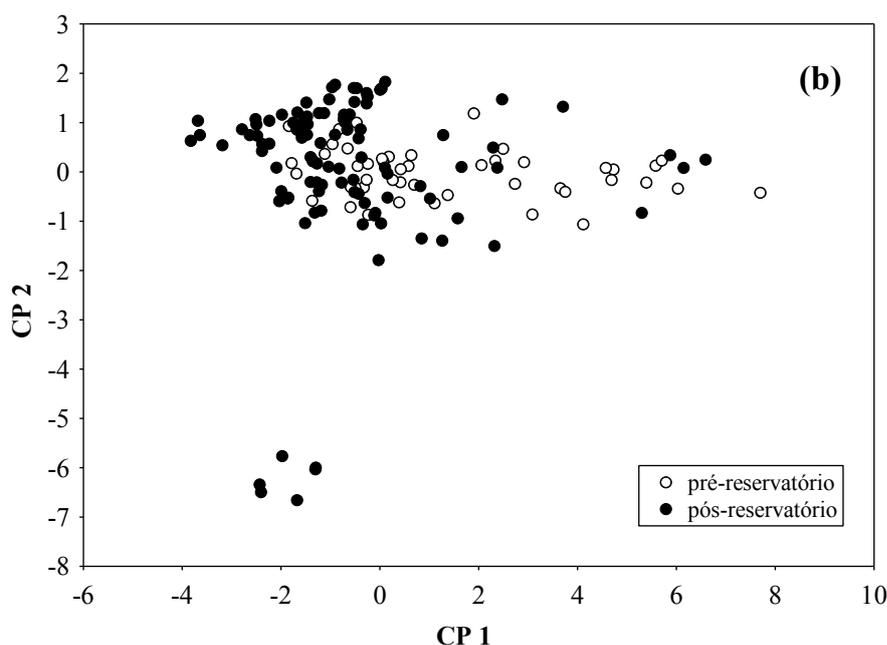


Figura 3 - Análise de componentes principais (PCA) indicando a distribuição dos pontos de coleta, considerando os diferentes períodos sazonais (a) e as diferentes fases de formação do reservatório (b). As variáveis limnológicas indicadas na figura foram altamente relacionadas com o primeiro componente da PCA.

Variáveis de paisagem

Ao longo dos dez anos de estudo, foi possível observar que a área da bacia do reservatório se encontrou bem preservada, apenas com baixas alterações no estado de conservação da vegetação natural. Além disso, não foram identificadas, através das imagens de satélite, áreas voltadas para o cultivo agrícola. A tabela 3 destaca as classes de uso e ocupação do solo identificadas nas imagens de satélite e sua variação ao longo dos 10 anos.

Tabela 3 – Área das classes de uso e cobertura do solo e proporção (%) ocupada na bacia do reservatório da UHE Peixe Angical - TO para os anos de 2003 (pré-formação), 2008 e 2013 (pós-formação).

Classes	2003		2008		2013	
	Área (km ²)	%	Área (km ²)	%	Área (km ²)	%
Vegetação remanescente	8.861,23	95,02	8.845,75	94,85	8.635,36	92,60
Pastagem	92,10	0,99	143,69	1,54	149,06	1,60
Água	89,35	0,96	288,80	3,10	291,07	3,12
Solo exposto	107,17	1,15	27,86	0,30	68,22	0,73
Queimada	175,87	1,89	19,63	0,21	182,01	1,95
Total	9.325,72	100	9.325,72	100	9.325,72	100

Comunidade Fitoplanctônica

Ao longo dos dez anos de coleta (2004-2013) foram identificadas 426 espécies de fitoplâncton, pertencentes a 150 gêneros e 10 classes. As classes com maior riqueza de espécies foram Chlorophyceae (33,1%) seguido de Bacillariophyceae (17,84%) e Cyanophyceae (15,25%). Outras classes menos frequentes também foram identificadas: Chrysophyceae, Euglenophyceae, Chryptophyceae, Zygnemaphyceae, Dinophyceae, Xantophyceae, Rodophyceae e Oedogonophyceae.

Diversidade beta

Os padrões de diversidade beta estimado pelo índice de dissimilaridade múltiplo de Simpson foram ocasionados principalmente por *turnover* espacial (β_{sim}) ao longo dos períodos de coleta, tanto antes, quanto depois da formação do reservatório (Figura 4). A diferença na riqueza de espécies (β_{nes}) teve menor importância na estrutura da diversidade beta. A média do componente de substituição espacial de espécies (*turnover*) ao longo dos meses amostrados foi de 0,71 (DP = 0,05) considerando todos os táxons identificados, e também para as classes Chlorophyceae (DP = 0,05) e Bacillariophyceae (DP = 0,1). Para Cyanophyceae o valor médio de diversidade beta foi de 0,64 (DP = 0,11). Em relação ao componente de diferença na riqueza (*nestedness*), para a comunidade fitoplanctônica foi encontrado $\beta_{nes} = 0,08$. Para Cyanophyceae foi encontrado o maior $\beta_{nes} = 0,15$.

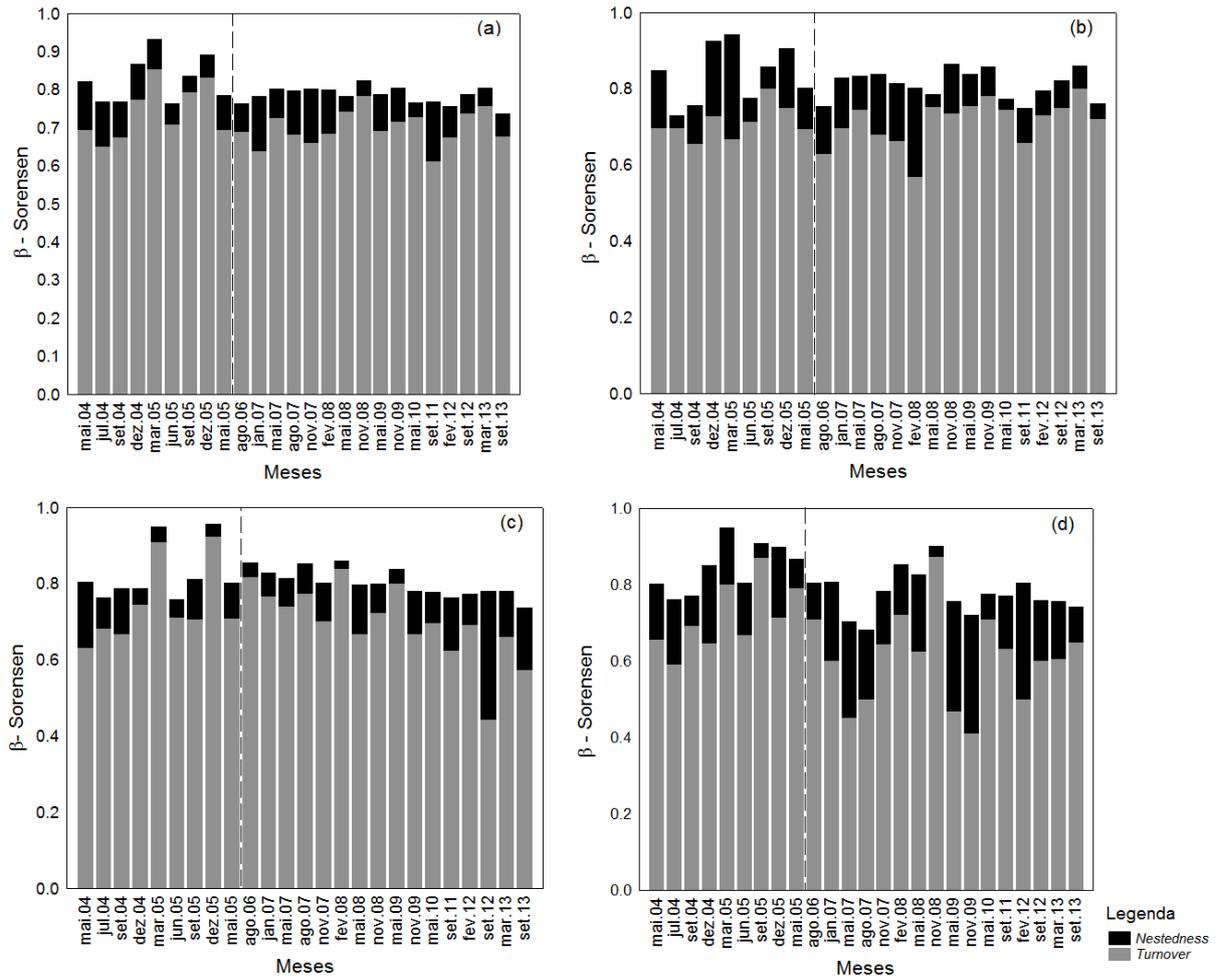


Figura 4 – Componentes de substituição (*turnover*) e aninhamento (*nestedness*) da diversidade beta estimada pelo índice de dissimilaridade múltiplo de Simpson para a: (a) comunidade total, (b) Chlorophyceae, (c) Bacillariophyceae e (d) Cyanophyceae. A linha tracejada separa os valores de diversidade beta para os períodos anterior (maio de 2004 a maio de 2005) e posterior (agosto de 2006 a setembro de 2013) ao enchimento do reservatório.

Em relação ao cálculo da dissimilaridade média (com dados de abundância) foi verificado pelo teste para homogeneidade de dispersão multivariada que não há diferença significativa na diversidade beta entre os meses de coleta, ou seja, as comunidades não se diferem ao longo do tempo. Estas observações foram consistentes considerando tanto a diversidade beta para a comunidade total de espécies ($F = 0,71$; $p = 0,82$), quanto para as classes taxonômicas: Chlorophyceae ($F = 0,98$; $p = 0,49$), Bacillariophyceae ($F = 0,84$; $p = 0,67$) e Cyanophyceae ($F = 0,66$; $p = 0,87$). Os valores de diversidade beta (centroide), para cada mês de amostragem obtido através do cálculo de dispersão média entre os pontos, podem ser observados nos eixos da PCoA (Figura 5).

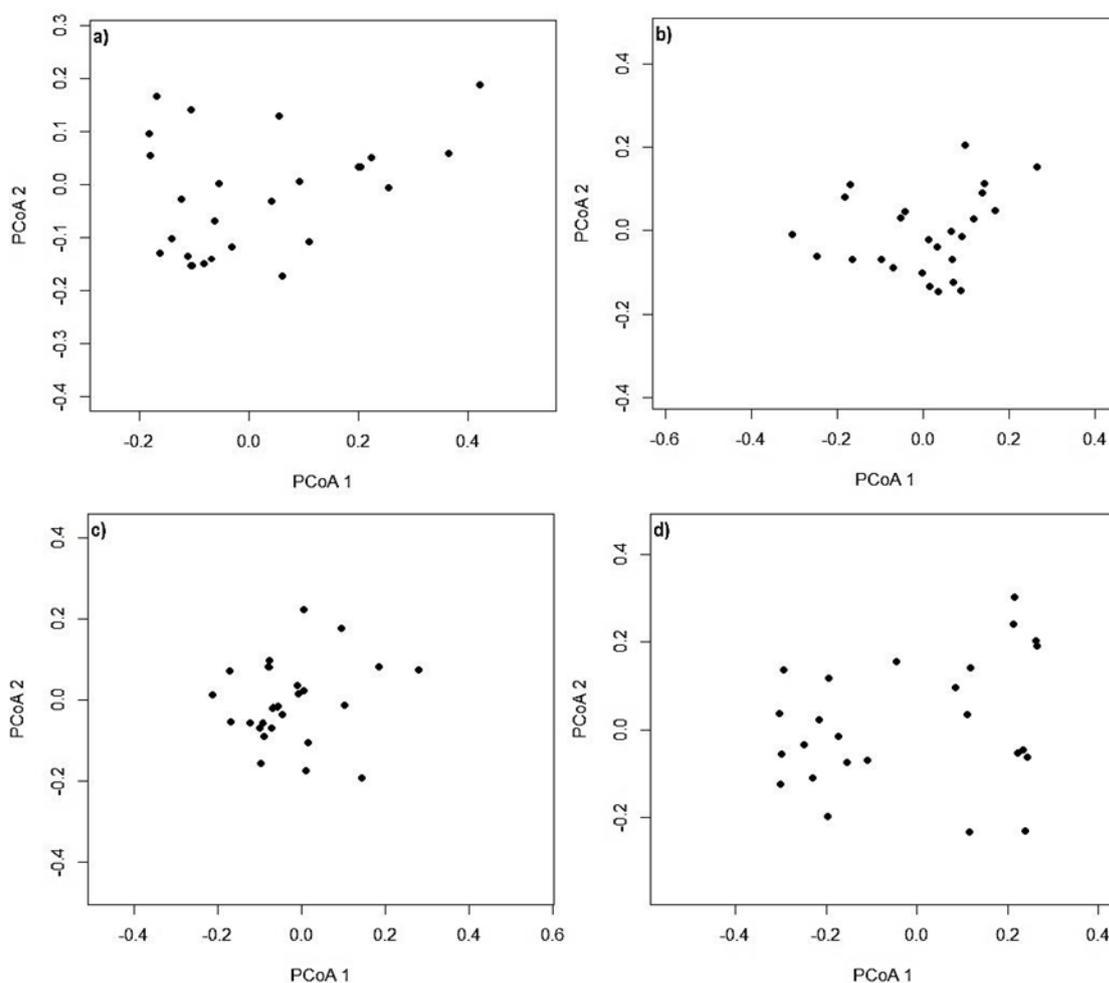


Figura 5 - Análise de Coordenadas Principais em relação à dispersão da distância média (diversidade beta), considerando os seis pontos amostrados, para cada mês (scores da PCoA) de coleta. A dissimilaridade foi obtida pelo índice de Bray-Curtis aplicado aos dados de abundância para a (a) comunidade fitoplanctônica total, e para as classes taxonômicas (b) Chlorophyceae, (c) Bacillariophyceae e (d) Cyanophyceae.

Determinantes da diversidade beta

Devido às baixas alterações do uso do solo na bacia da UHE Peixe Angical (ver tabela 3) e a mesma ainda se encontrar com alta porcentagem de vegetação natural, apenas as variáveis limnológicas analisadas no reservatório foram incluídas nos modelos de regressão, como determinantes da diversidade beta. Dessa forma, em todos os modelos foram usadas em comum, com exceção das variáveis de paisagem, o tempo (meses), a formação do reservatório e a média da precipitação pluviométrica mensal. Os valores de dissimilaridade (β_{sim}) da comunidade fitoplanctônica foram usados como variável resposta. A tabela 4 mostra todos os modelos utilizados com variáveis relacionadas à heterogeneidade ambiental, e com as

Tabela 4 - Variáveis selecionadas dos melhores modelos de heterogeneidade ambiental e de produtividade ambiental de acordo com os menores valores de delta Akaike (ΔAIC). Os modelos de heterogeneidade ambiental apresentaram os melhores preditores de diversidade beta de acordo com $\Delta AIC < 2$. Para todos os modelos as variáveis “tempo”, “precipitação pluviométrica” e “formação do reservatório” foram fixas e, portanto consideradas também como determinantes da diversidade beta. CV - coeficiente de variação; [] - concentração média; MST - Material em Suspensão Total; NTK - Nitrogênio Total Kjeldahl.

Grupos Taxonômicos	Variáveis fixas utilizadas em todos os modelos	Rank	Variáveis dos melhores modelos de heterogeneidade ambiental	AIC	Variáveis dos melhores modelos de heterogeneidade + produtividade ambiental	AIC
Comunidade total das espécies	Tempo + Precipitação pluviométrica + Formação do reservatório	1	CV. Protal	0.00	CV. Variáveis ambientais + [] Clorofila- <i>a</i> .	9.81
		2	CV. Variáveis ambientais	0.15		
		3	CV. Nutrientes	0.93		
		4	CV. Turbidez	1.41		
		5	CV. Luz	1.41		
		6	CV. MST	1.43		
		7	CV. NTK	0.12		
Chlorophyceae	Tempo + Precipitação pluviométrica + Formação do reservatório	1	CV. Turbidez	0.00	CV. Variáveis ambientais + [] Clorofila- <i>a</i> .	12.9
Bacillariophyceae	Tempo+ Precipitação pluviométrica + Formação do reservatório	1	CV. MST	0.00	CV. Variáveis ambientais + [] Clorofila- <i>a</i> .	7.92
		2	CV. Variáveis ambientais	0.16		
		3	CV. Luz	0.27		
		4	CV. NTK	0.72		
		5	CV. Nutrientes	1.17		
Cyanophyceae	Tempo + Precipitação pluviométrica + Formação do reservatório	1	CV. Variáveis ambientais	0.00	CV. Variáveis ambientais + [] Clorofila- <i>a</i> .	3.28
		2	CV. Nutrientes	0.77		
		3	CV. Turbidez	1.37		
		4	CV. Luz	1.56		
		5	CV. NTK	1.71		

variáveis relacionadas à heterogeneidade ambiental, e com as variáveis, relacionadas à produtividade, como potenciais preditoras da dissimilaridade. Os melhores modelos selecionados (valor de $\Delta AIC < 2$) com poder de predição da diversidade beta foram aqueles que incluíram, além das variáveis de tempo, precipitação e formação do reservatório, a variação dos parâmetros limnológicos (Tabela 4).

O melhor modelo de predição da diversidade beta das espécies, ao longo dos 25 meses de coleta, teve valor de $AIC = -18,76$ e $\Delta AIC = 0,00$. Neste modelo a variável com maior poder de explicação foi a formação do reservatório, cuja relação foi contrária aos valores de dissimilaridade, observada pelo valor negativo do coeficiente ($b = -0,06$). A segunda variável mais importante nesse modelo foi a precipitação média, relacionada positivamente com a diversidade ($b = 0,006$). A variabilidade de fósforo total corresponde a terceira variável mais importante para qual foi observada relação positiva com a dissimilaridade ($b = 0,0002$). Por fim, considerando o intervalo entre os meses de coletas, apesar da fraca associação, a variável tempo relacionou-se positivamente para explicar a diversidade beta ($b = 0,0001$).

De forma similar, os melhores modelos lineares de explicação da diversidade beta para Chlorophyceae, Bacillariophyceae e Cyanophyceae tiveram como principais variáveis preditoras a formação do reservatório ($b = -0,07$; $b = 0,05$; $b = -0,07$) e a precipitação ($b = -0,007$; $b = 0,01$; $b = 0,005$) respectivamente. A terceira variável que melhor explicou a diversidade beta de Chlorophyceae foi a variação na turbidez ($b = 0,0008$). A diversidade beta para o grupo das cianobactérias foi positivamente relacionada com a variação média dos parâmetros limnológicos ($b = 0,001$). Enquanto que para as diatomáceas (Bacillariophyceae) a variação em material em suspensão total ($b = 0,0005$) foi a quarta variável que teve maior valor do coeficiente de determinação para a diversidade beta.

Foram usadas para alguns modelos além da variabilidade ambiental, as variáveis de produtividade ambiental, mais importantes em prever a diversidade de fitoplâncton. Para estes modelos, o melhor selecionado foi o que incluiu, além das variáveis já mencionadas anteriormente, a variação média dos parâmetros limnológicos, e a concentração média de clorofila-*a* (Tabela 2). Nesse modelo a concentração média de clorofila-*a* teve maior poder de predição da diversidade beta do que a variação das variáveis abióticas. Além disso, a relação de clorofila-*a* com a diversidade beta foi negativa apenas para a classe Bacillariophyceae.

No entanto quando calculado o ΔAIC , o menor valor foi ainda o que incluiu apenas a variabilidade de algum parâmetro limnológico, junto com as variáveis, tempo, precipitação e formação do reservatório. Dessa forma a heterogeneidade ambiental teve maior poder de

predição da diversidade beta de fitoplâncton do que os modelos que incluíram, por exemplo, a concentração média dos parâmetros relacionados à produtividade.

Discussão

Os resultados encontrados mostraram que não houve uma alteração significativa nas características limnológicas no trecho estudado antes e após a formação do reservatório. No entanto, muitos locais, após a formação do reservatório, tenderam a apresentar menores valores de turbidez, material em suspensão e nutrientes fosfatados e nitrogenados. De fato, a transformação de um ambiente lótico em lêntico, favorece o processo de sedimentação de sólidos suspensos e nutrientes, por isso muitos reservatórios podem ser chamados de “armadilhas de nutrientes”, retendo os nutrientes nos sedimentos (Teodoru & Wehrli, 2005). Provavelmente, esse processo ocorreu no reservatório da UHE Peixe Angical. Além disso, as variáveis limnológicas foram distintas entre os períodos de seca e chuva, tanto antes quanto após a formação do reservatório.

De maneira geral, durante o período de chuvas, o reservatório da UHE Peixe Angical apresentou maiores valores de turbidez, sólidos totais, materiais orgânico e inorgânicos e nutrientes. As maiores concentrações de fósforo total e nitrogênio total nos períodos de elevados níveis de precipitação pluviométrica, por exemplo, pode estar associado ao escoamento de fontes difusas da área do entorno do reservatório, que contribui na entrada destes nutrientes para o curso d'água (Cope *et al.*, 2011), resultando, conseqüentemente, em maiores valores de turbidez na água, devido ao escoamento de sedimentos (Wantzen, 2006). Além disso, a contribuição lateral, provenientes dos tributários, também favorece o transporte de nutrientes para reservatórios, sobretudo em épocas de estação chuvosa (Ferrareze, Nogueira & Viana, 2005). O regime pluviométrico causa ainda intensa mistura vertical na massa d'água o que provocaria re-suspensão de sólidos totais (orgânico e inorgânico), em ambientes mais rasos, contribuindo com maiores valores de turbidez e nas concentrações de nutrientes nos períodos de cheia (Knoll, Vanni & Renwich, 2003; Rodrigues, Schwarzbald & Oliveira, 2009).

O processo de enchimento de um reservatório pode contribuir para o incremento nas concentrações de matéria orgânica, nutriente e turbidez na água, devido à inundação da vegetação do entorno. O que provavelmente pode ter ocorrido no primeiro mês de amostragem após a formação do reservatório, resultado do processo de enchimento e decomposição da matéria orgânica.

Considerando a comunidade fitoplanctônica identificada no trecho estudado do reservatório, não foi observada claramente uma distinção nos valores de diversidade beta entre os períodos pré e pós-formação do reservatório da UHE Peixe Angical, de acordo com o índice de dissimilaridade múltiplo de Simpson (Baselga, 2010). Os padrões de diversidade beta, observados ao longo do tempo foram gerados principalmente por componente de substituição (*turnover*), enquanto que a diferença na riqueza (aninhamento) foi menos importante. Diferentes processos estão relacionados aos componentes de substituição e aninhamento de espécies. Em grandes escalas espaciais é esperado que haja perda de espécies ao longo de um gradiente ambiental provocado principalmente por alterações no clima (Baselga, 2010). Por outro lado, como encontrado nesse estudo, em escalas espaciais menores a substituição de espécies deve ser o padrão determinante na estrutura das comunidades, sobretudo próximo aos trópicos, onde geralmente não é observado um forte gradiente ambiental influenciando na diferença de riqueza de espécies ao longo de uma escala regional (Tonial *et al.*, 2012).

Nos modelos de regressões foram utilizados os valores estimados pelo índice de Simpson, o qual se refere ao componente de substituição (*turnover*). Este índice poderá indicar processos como, filtragem ambiental, competição e eventos históricos que estruturam as comunidades (Leprieur *et al.*, 2011), desde que a dispersão não seja um forte mecanismo limitante para que as espécies consigam permanecer no ambiente frente às condições ambientais existentes (Leibold *et al.*, 2004; Heino *et al.*, 2015). Pode-se assumir então que o componente de substituição da diversidade beta atribui maior ênfase a capacidade de dispersão das espécies (Baselga, 2010; Tonial *et al.*, 2012). Tonial *et al.* (2012), por exemplo, encontraram que a diversidade beta de diferentes grupos é fortemente influenciada pela restrição na capacidade de dispersão e pela distância geográfica. Similarmente, Wetzel *et al.* (2012) atribuiu o componente de *turnover* como o fator predominante na estruturação da comunidade de algas no Rio Negro na Amazônia, onde destaca a importância de padrões biogeográficos na estrutura das comunidades fitoplanctônicas. De acordo com estes autores a maior habilidade de dispersão das algas planctônicas tende a homogeneizar a composição da comunidade. Portanto, estruturas espaciais observadas pela capacidade de dispersão das espécies não devem ser desconsideradas nos padrões observados de diversidade beta de microorganismos.

Para calcular a diversidade beta entre os meses amostrados foi utilizado também, o teste de homogeneidade na dispersão multivariada. Essa métrica pesa igualmente a dissimilaridade provocada por variação na composição e na abundância das espécies

(Anderson, Ellingsen & MacArdle, 2006). A importância em se avaliar a diversidade beta através de informação de abundância é que este mecanismo poderá indicar diferenças no nível de produtividade de um ecossistema ou refletirá na resposta da comunidade frente a poluentes ou outros impactos (Anderson, Ellingsen & MacArdle, 2006), como, por exemplo, a eutrofização em reservatórios. No entanto, apesar de dados de abundância serem frequentemente utilizados para o cálculo de diversidade beta (Legendre & Legendre, 2003), neste estudo, a estrutura dos grupos fitoplanctônicos não diferiu ao longo do tempo, ou seja, não foi encontrada nenhuma diferença na diversidade beta entre os meses amostrados. Schneck *et al.* (2011) encontraram que a variação na dispersão multivariada em curtas escalas temporais para a comunidade fitoplanctônica tem maiores valores de diversidade beta no verão do que no inverno. Assim, quando a estrutura da comunidade é avaliada em escalas temporais mais longas, as condições ambientais sazonais podem se repetir anualmente e conseqüentemente pode haver pouca variabilidade nas comunidades ao longo do tempo (Schneck *et al.*, 2011). Essa relação pode estar associada ao curto período de geração de algas fitoplanctônicas, e assim influenciar na persistência das espécies ao longo do tempo, contribuindo para pouca ou nenhuma variação significativa na dissimilaridade composicional. Por fim, a heterogeneidade ambiental pode ter sido também um dos fatores determinantes por não diferenciar a abundância relativa das espécies ao longo do tempo. Como foi demonstrada através da análise de regressão, a variabilidade ambiental foi um dos principais fatores que contribuiu para os padrões da dissimilaridade composicional ao longo do tempo. Assim independentemente de se considerar variação na composição ou na abundância relativa das espécies, a heterogeneidade ambiental é um importante fator determinante da diversidade beta (Anderson, Ellingsen & MacArdle, 2006; Melo *et al.*, 2011). Além da heterogeneidade ambiental, uma série de modelos proposta neste estudo buscou verificar quais outras variáveis melhor determinam a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica.

Neste contexto, a formação do reservatório, como principal variável preditora, contribuiu com a diminuição da diversidade beta. Esse resultado pode ser esperado devido à formação do reservatório aumentar a conectividade entre os ambientes e assim homogeneizar as comunidades bióticas, e contribuir para a diminuição da diversidade (Allan & Castilho, 2007). Neste contexto a dispersão de espécies entre os ambientes aumentaria e a dissimilaridade diminuiria. No entanto, para as diatomáceas foi encontrada uma relação positiva da diversidade beta com a formação do reservatório. Durante o enchimento do reservatório, ocorre o aumento nas concentrações de material em suspensão devido ao alagamento da vegetação do entorno, e o arraste de organismos aderidos na vegetação ou em

rochas na região litorânea para a região limnética do corpo aquático, como, por exemplo, os organismos com carapaças como as diatomáceas. Além disso, após a estabilização do reservatório, alguns pontos de coleta, como por exemplo, os pontos localizados mais a montante do reservatório, apresentam características mais lóxicas, comparando com as regiões mais próximas a barragem. Essas condições favorecem a maior diversidade de diatomáceas e a maior diversidade beta entre os locais de coleta.

A precipitação ao longo dos meses de coleta foi a segunda variável que teve maior poder de predição da diversidade beta. A relação negativa dessa variável com a diminuição dos valores de diversidade beta para Chlorophyceae provavelmente está relacionada ao aumento na turbidez devido ao escoamento superficial do ambiente terrestre para o sistema aquático e, conseqüente, aumento de sólidos suspensos na coluna da água (Carneiro *et al.*, 2014). Tal fato diminui a disponibilidade de luz e conseqüentemente a atividade fotossintética, ou seja, menor biomassa e diversidade de fitoplâncton. Entretanto quando considera a diversidade beta de todos os táxons e dos outros grupos (Bacillariophyceae e Cyanophyceae), foi encontrada uma relação positiva com a precipitação. Isso pode estar relacionado devido à precipitação influenciar diretamente as condições ambientais, alterando além da mistura da coluna d'água a disponibilidade de nutrientes (Umaña-Villalobos, 2014). Outro fator que pode ter contribuído para o aumento da diversidade é que Bacillariophyceae e algumas espécies de Cyanophyceae serem resistentes à baixa luminosidade, a qual é verificada principalmente em época de chuva. As diatomáceas são ainda favorecidas na estação chuvosa provavelmente devido ao carreamento desse grupo, das margens para a região limnética, além de ser adaptadas a condições de turbulência o que conseqüentemente aumentaria a diversidade desse grupo (Reynolds, 1999).

Os fatores meteorológicos como a precipitação e o vento interferem, indiretamente, na estrutura da comunidade fitoplanctônica em reservatórios (Rodrigues *et al.*, 2009). Almeida, Melão & Moura (2012) relatam que maiores concentrações de nutrientes fosfatados em reservatórios foram encontradas durante a estação chuvosa. Umaña-Villalobos (2014) observou que a dinâmica da comunidade fitoplanctônica foi mais influenciada por condições climáticas a qual independe de outros fatores como, por exemplo, a disponibilidade de nutrientes. Dessa forma, a precipitação pluviométrica pode se mostrar como um importante preditor da diversidade de fitoplâncton, sobretudo em reservatórios tropicais (Soares, Huszar & Roland, 2007; Rodrigues *et al.*, 2009).

Dessa forma pode-se inferir que a variável “tempo” está associada com a formação do reservatório e com as variações no regime pluviométrico (Rodrigues *et al.*, 2009), dado que

estes fatores combinados, como observado, foram os principais preditores da diversidade beta da comunidade fitoplanctônica. Estes processos são os principais responsáveis pelo regime de mistura da coluna d'água em reservatórios, alteração da descarga e do tempo de residência da água. Portanto, afetam as condições ambientais de reservatórios influenciando na disponibilidade de nutrientes e incidência de luz que afetam diretamente a composição da comunidade fitoplanctônica (Calijuri, Dos-Santos & Jati, 2002; Schneck *et al.*, 2011). Rodrigues *et al.* (2009) destacam a importância em se considerar variáveis climáticas (precipitação) e o processo de formação de reservatório para caracterização temporal da comunidade fitoplanctônica. Assim, espera-se que a diversidade beta seja determinada pelos fatores temporais e antrópicos (barramento do rio) aqui descritos.

Como a variabilidade temporal da diversidade é resultado das alterações na precipitação e da formação do reservatório, a relação negativa do tempo com a diversidade beta de Bacillariophyceae e Cyanophyceae provavelmente está relacionado com o fato de que altos valores pluviométricos instabilizam as condições ambientais. Sob estas condições a estrutura da comunidade poderia se romper, refletindo na diminuição da diversidade e baixa persistência das espécies (Schneck *et al.*, 2011). Por outro lado, ao longo do tempo, à medida que o reservatório estabiliza suas condições físicas e químicas também é esperado que a diversidade diminua devido a baixa variabilidade nas condições ambientais, as quais refletem em maior homogeneidade ambiental e biótica. Entretanto, a tendência temporal positiva de diversidade beta para os outros grupos do fitoplâncton pode ser resultado da falta de distúrbio, em períodos com menores valores de precipitação em que há maior estratificação térmica (Schneck *et al.*, 2011). Portanto, a variabilidade temporal da diversidade da comunidade fitoplanctônica se mostra como um importante indicador de alterações naturais e antrópicas em longo prazo (Bozelli & Huszar, 2003).

O outro preditor da diversidade beta, inserido nos modelos, foi a variabilidade ambiental. Muitos estudos têm encontrado que a heterogeneidade ambiental tem se mostrado um preditor chave da diversidade beta (Schneck *et al.*, 2011, Langenhender *et al.*, 2012; Bini *et al.*, 2014; Heino, Melo & Bini, 2015). Dessa forma foi investigado se o coeficiente de variação dos parâmetros limnológicos e quais destes foram importantes em prever a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica. Assim, foi encontrada pelos menores valores de ΔAIC , uma variedade de parâmetros limnológicos que potencialmente prevêm a diversidade beta dos diferentes grupos identificados. Considerando todos os táxons, o melhor modelo de variabilidade ambiental incluiu o coeficiente de variação de fósforo total como principal preditor da diversidade beta. Em estudos anteriores a disponibilidade de fósforo total

tem sido um dos principais determinantes da biomassa e da diversidade de fitoplâncton. Assim, o fósforo é um dos principais nutrientes limitantes para o crescimento de algas fitoplanctônicas em reservatórios tropicais, que influencia diretamente na estrutura da comunidade dos produtores primários (Carneiro *et al.*, 2014; Ferragut e Bicudo, 2012; Rangel *et al.*, 2012).

Como visto para Chlorophyceae os melhores modelos foram aqueles de heterogeneidade ambiental para prever a diversidade beta desse grupo. Alguns estudos tem encontrado relação positiva de biomassa de fitoplâncton com a transparência da água (Li *et al.*, 2012; Rangel *et al.*, 2012) ou relação negativa com a turbidez (Carneiro *et al.*, 2014). Neste estudo encontramos relação positiva da diversidade de Chlorophyceae com maior variação na turbidez. Li *et al.* (2012) cita que a relação da maior abundância com a transparência da água contribui para maiores taxas de crescimento de fitoplâncton devido a maior taxa fotossintética e maior disponibilidade de nutrientes. Se for encontrado, por exemplo, que os locais apresentam baixas variações de turbidez, isso implica, no reservatório ser um ambiente mais homogêneo, ou com baixa ou com alta, disponibilidade de luz. Por outro lado, se a variação for maior, ou seja, locais com alta turbidez e locais com alta incidência de luz, irão contribuir para maior diferença na composição de espécies entre os locais, ou seja, maior diversidade beta.

Considerando ainda o modelo de heterogeneidade ambiental, quanto maior a variação nos valores de material em suspensão, maior são os valores de diversidade beta predito para diatomáceas. Este grupo de organismo requer pouca disponibilidade de luz para sua sobrevivência e dependem da turbulência da coluna d'água para sua suspensão, portanto adaptados a estas condições ambientais (Reynolds, 1999). Essas condições são observadas principalmente durante períodos de maior regime pluviométrico que aumenta a turbulência e a suspensão de sólidos totais. De maneira similar, foi verificado que a diversidade beta de cianobactérias aumenta com a maior heterogeneidade ambiental do ambiente (coeficiente de variação das variáveis ambientais). Assim, independente da variação de um ou mais parâmetros limnológicos foi verificado que a comunidade fitoplanctônica, responde principalmente à variabilidade ambiental entre os pontos. De fato é esperado que a variabilidade nas condições e recursos ambientais contribua para o aumento na dissimilaridade composicional entre locais (Soininen, Lennon & Hillebrand, 2007). Vários estudos tem buscado explicar essa relação para fitoplâncton (Schneck *et al.*, 2011; Angeler & Drakare, 2013), macroinvertebrados (Heino *et al.*, 2013) e outros microrganismos (Ranjard *et al.*, 2013). Este padrão pode ser consistente devido à heterogeneidade ambiental proporcionar

variedade de habitats e oportunidade ecológica que permite a coexistência de diferentes espécies no espaço e no tempo (Cardinale, 2011). Um fator que provavelmente poderia influenciar indiretamente na heterogeneidade ambiental e aumento da diversidade beta, nesse estudo, é a integridade da paisagem na bacia do reservatório. De fato espera-se que maior grau de conservação da paisagem ofereça heterogeneidade de habitats tanto em ambiente terrestre quanto no ambiente aquático. Esse fato contribuiria substancialmente para o aumento na diversidade biológica (Alberti, 2005). Em contraste, paisagens com elevado nível de alteração antrópica afetariam a qualidade do ambiente natural, por exemplo, através da poluição referente a despejo de esgotos por ocupação urbana e escoamento de sedimentos e nutrientes, por atividades agrícolas (Tundisi & Matsumura-Tundisi, 2010). O que afetariam negativamente a diversidade das comunidades.

Dentre os modelos de produtividade, a concentração média de clorofila-*a*, que estima indiretamente a biomassa da comunidade fitoplanctônica, teve maior poder preditivo e relação positiva com a diversidade beta. De fato espera-se que a dissimilaridade composicional aumenta em ambientes de maior produtividade (Chase & Leibold, 2002). Esta relação, produtividade-diversidade, também foi encontrada em estudos anteriores sobre diversidade beta (Langenhender *et al.*, 2012; Bini *et al.*, 2014). Este padrão pode ser encontrado, uma vez que a produtividade poderá refletir diretamente a heterogeneidade ambiental, por proporcionar maior oportunidade de nicho, resultado da maior disponibilidade de recursos (nutrientes e diferentes formas) e conseqüentemente prevalecerá baixa competição, resultando em mais espécies coexistindo no ambiente (Chase, 2010). Além disso, ambientes com maior produtividade possuem maior probabilidade de variação temporal na composição de espécies, o que contribui no aumento da diversidade (Chase & Leibold, 2002).

Apesar da relação positiva entre produtividade-diversidade beta, quando adicionado a concentração média de algum parâmetro indicador de produtividade (fósforo ou clorofila-*a*), os modelos foram enfraquecidos em seu poder de predição. No entanto, como visto, a variação nas concentrações de fósforo total (indicador de produtividade) foi o principal preditor da diversidade beta dos grupos nos modelos de heterogeneidade ambiental. Portanto, os processos determinísticos, por criar oportunidade de nicho, poderiam indiretamente contribuir com o aumento da dissimilaridade composicional com a produtividade (Chase, 2010). Aqui, tal relação pode ser vista pelo aumento da diversidade beta com o aumento da variação na produtividade em si (C.V. de fósforo total).

No entanto, a fraca relação da produtividade ambiental com a diversidade beta pode estar relacionada ao tamanho da escala de estudo analisada (Gross *et al.*, 2000). Em menores

extensões espaciais, como analisada neste estudo seria mais provável esperar que a diversidade tenha uma relação unimodal com a produtividade, em que a diversidade beta aumenta até a um nível médio de produtividade e em seguida decresce gradualmente à medida que os níveis de produtividade aumentam (Bond & Chase, 2002; Chase & Leibold, 2002). Portanto, a verdadeira escala de efeito esperada na relação diversidade-productividade provavelmente não é vista neste estudo, uma vez que a relação diversidade-productividade é dependente da escala de estudo, através da qual uma forte relação linear positiva é mais provável de ser encontrada em grandes escalas geográficas (Chase & Leibold, 2002). Além disso, pouco é conhecido se realmente a diversidade de microrganismos, como algas fitoplanctônicas, aumenta com a produtividade, como é mais provável ser encontrado para grandes organismos (Ptacnik *et al.*, 2008). Alguns estudos tem encontrado essa relação linear para microrganismos, no entanto, em grandes escalas. Em uma maior escala espacial, por exemplo, Santos, Carneiro & Cianciaruso (2014) encontraram que os melhores modelos para estimar a diversidade fitoplanctônica em reservatórios tropicais incluíram a concentração de clorofila-*a*, como estimador da produtividade primária.

A relação unimodal em menores escalas espaciais entre produtividade-diversidade beta pode ser explicada pela exclusão competitiva (Duarte, Macedo & Fonseca, 2006). Vallina *et al.* (2014) encontraram que o aumento na diversidade de fitoplâncton com níveis baixos a intermediário de produtividade é devido a regulação da estrutura da comunidade fitoplanctônica por herbívoros que levam a coexistência entre presas e predadores. Por outro lado, a diminuição da diversidade em níveis mais altos de produtividade foi relacionada à floração sazonal de espécies oportunistas que ocorrem antes que o controle por herbívoros seja exercido. Dessa forma o enriquecimento de nutriente, como principal processo da eutrofização pode ser um dos principais fatores que contribui para a diminuição da diversidade beta (Bini *et al.*, 2014; Carpenter *et al.*, 1998). Nesse estudo, os modelos de produtividade ambiental não foram os principais preditores da diversidade beta. No entanto pouco ainda é conhecido sobre os processos que conduzem os padrões observados na relação entre produtividade primária e diversidade e suas relações (Napoléon *et al.*, 2014; Tonkin, Death & Barquín, 2013).

Considerações Finais

Ao avaliar diferentes modelos encontramos que a diversidade beta da comunidade fitoplanctônica foi determinada principalmente por modelos de heterogeneidade ambiental em

detrimento dos modelos de produtividade. Por criar diferentes oportunidades de nichos a diferentes espécies, é esperado que a diversidade beta aumentasse devido a maior variação ambiental. Além disso, a formação do reservatório, o clima (níveis de precipitação pluviométrica) e o tempo foram fatores determinantes da dissimilaridade composicional. Assim, como foi descrito, apesar de alguns fatores contribuírem para um aumento da diversidade beta, a formação do reservatório contribuiu para a homogeneização da comunidade e teve maior importância na determinação da diversidade beta. Dentre vários mecanismos que expliquem essa homogeneização podem-se destacar a maior conectividade entre os ambientes, e a menor importância da produtividade em explicar a diversidade beta. Reservatórios frequentemente estão sujeitos à eutrofização devido principalmente à dominância de cianobactérias. Assim, a alta produtividade poderia ser um fator que contribui para a diminuição da diversidade beta em reservatórios. No entanto, como a teoria sugere a relação diversidade beta-productividade é dependente da escala e, portanto, sugerimos que mais estudos sejam feitos destacando essa relação para fitoplâncton em reservatórios para diferentes extensões espaciais, no entanto, não desconsiderando os processos naturais que estruturam as comunidades, como a variação ao longo do tempo e no clima.

Referências

- Agência Nacional de Águas. (2014) *ANA- Biblioteca Virtual*. Disponível em: <<http://www.ana.gov.br/bibliotecavirtual/solicitacaoBaseDados.asp>>. Acesso em: 15 mai. 2014.
- Alberti M. The effects of urban patterns on ecosystem function. (2005) *International Regional Science Review*, **28**, 168-192.
- Allan J.D. & Castillo M.M. (2007) *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. 2rd. The Netherlands: Springer.
- Almeida V.L.S., Melão M.G.G. & Moura A.N. (2012) Plankton diversity and limnological characterization in two shallow tropical urban reservoirs of Pernambuco State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **84**, 537-550.
- Al-Shami A.S., Heino J., Che Salmah M.R., Abu Hassan A., Suhaila A.H. & Madrus M.R. (2013) Drivers of beta diversity of macroinvertebrate communities in tropical forest streams. *Freshwater Biology*, **58**, 1126-1137.
- Anderson M.J. (2006) Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. *Biometrics*, **62**, 245-253.

- Anderson M.J., Ellingsen K.E. & McArdle B.H. (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, **9**, 683-693.
- Angeler D.G. & Drakare S. (2013) Tracing alpha, beta, and gamma diversity responses to environmental change in boreal lakes. *Oecologia*, **172**, 1191-1202.
- APHA. (2005) *Standard methods for the examination of water and wastewater*. Washington: Byrd Prepress Springfield.
- Azeria E.T., Carlson A., Pärt T. & Wiklund C.G. (2006) Temporal dynamics and nestedness of an oceanic island bird fauna. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 328-338.
- Baldrighi E., Lavaleye M., Aliani S., Conversi A. & Manini E. (2014) Large Spatial Scale Variability in Bathyal Macrobenthos Abundance, Biomass, α - and β - diversity along the Mediterranean Continental Margin. *Plos One*, **9**, 01-16.
- Baselga A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134-143.
- Bini L.M., Landeiro V.L., Padiá A.A., Siqueira T. & Heino J. (2014) Nutrient enrichment is related to two facets of beta diversity for stream invertebrates across the United States. *Ecology*, **95**, 1569-1578.
- Bond E.M. & Chase J.M. (2002) Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. *Ecology Letters*, **5**, 467-470.
- Bozelli R.L. & Huszar V.L.M. (2003) Comunidades fito e zooplanctônicas continentais em tempo de avaliação. In: *Limnotemas* (Eds. R.L. Bozelli, C. Bonecker & A. Salmeiro), 32 pp, São Carlos.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002) *Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information – Theoretic Approach*. Springer, New York: Springer.
- Calijuri M.C. & Dos Santos A.C.A. (2001) Temporal variations in phytoplankton primary production in a tropical reservoir (Barra Bonita, SP – Brazil). *Hydrobiologia*, **445**, 11-26.
- Calijuri M.C., Dos Santos A.C.A. & Jati S. (2002) Temporal changes in the phytoplankton community structure in a tropical and eutrophic reservoir (Barra Bonita, S.P. – Brazil). *Journal of Plankton Research*, **24**, 617-634.
- Cardinale B.J. (2011) Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature*, **472**, 86-91.
- Carneiro F.M., Nabout J.C., Vieira L.C.G., Roland F. & Bini L.M. (2014) Determinants of chlorophyll-a concentration in tropical reservoirs. *Hydrobiologia*, **740**, 89-99.
- Carpenter S.R., Caraco N.F., Correll D.L., Howarth R.W., Sharpley A.N. & Smith V.H. (1998) Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications*, **8**, 559-568.

- Chase J.M. (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, **136**, 489-498.
- Chase J.M. (2010) Stochastic Community Assembly Causes Higher Biodiversity in More Productive Environments. *Science*, **328**, 1388-1391.
- Chase J.M. & Leibold M.A. (2002) Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, **416**, 427-430.
- Chase J.M. & Ryberg W.A. (2004) Connectivity, scaledependence, and the productivity-diversity relationship. *Ecology Letters*, **7**, 676-683.
- Chu T.V., Torrétón J.P., Mari X., Nguyen H.M.T., Pham K.T., Pham T.T. *et al.* (2014) Nutrient ratios and the complex structure of phytoplankton communities in a highly turbid estuary of Southeast Asia. *Environmental Monitoring and Assessment*, **186**, 8555-8572.
- Cope V., Mercante C.T.J., Carmo C.F., Sendacz S. & Monteiro-Júnior A.J. (2011) Mass balance of nutrients during the filling phase of two reservoirs of Sistema Produtor Alto Tietê (SPAT). *Acta Scientiarum*, **33**, 49-57.
- Duarte P., Macedo M.F. & Fonseca L.C. (2006) The relationship between phytoplankton diversity and community function in a coastal lagoon. *Hydrobiologia*, **555**, 3-18.
- Dubelaar G.B.J., Geerders P.J.F. & Jonker R.R. (2004) High frequency monitoring reveals phytoplankton dynamics. *Journal of Environmental Monitoring*, **6**, 946-952.
- ESRI. *ArcGIS Desktop*. (2012) Versão 10.1. Environmental Systems Research Institute. Redlands, California.
- Ferragut C. & Bicudo D.C. (2012) Effect of N and P enrichment on periphytic algal community succession in a tropical oligotrophic reservoir. *Limnology*, **13**, 131-141.
- Ferrareze M., Nogueira M.G. & Vianna N.C. (2005) Transporte de nutrientes e sedimentos no rio Paranapanema (SP/PR) e seus principais tributários nas estações seca e chuvosa. In: *Ecologia de reservatórios: impactos potenciais, ações de manejo e sistema em cascata* (Eds. M. G. Nogueira, R. Henry, A. Jorcin) pp. 435-459, Rima, São Carlos.
- Fraterrigo J.M. & Rusak J.A. (2008) Disturbance-driven changes in the variability of ecology patterns and process. *Ecology Letters*, **11**, 756-770.
- Gaston K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220-227.
- Golterman H.L., Clymo R.S. & Ohnstad M.A.M. (1978) *Methods for physical and chemical analysis of freshwater*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Gross K.L., Willing M.R., Gough L., Inouye R. & Stephen B.C. (2000) Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities. *Oikos*, **89**, 417-427.

Heino J., Grönroos M., Ilmonen J., Karhu T., Niva M. & Paasivirta L. (2013) Environmental heterogeneity and β diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. *Freshwater Science*, **32**, 142-154.

Heino J., Melo A.S. & Bini L.M. (2015) Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biology*, **60**, 223-235.

Heino J., Melo A.S., Siqueira T., Soininen J., Valanko S. & Bini L.M. (2015) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, **x**, 1-25.

Heino J., Mykrä H., Kotanen J. & Muotka T. (2007) Ecological filters and variability in stream macroinvertebrate communities: do taxonomic and functional structure follow the same path? *Ecography*, **30**, 217-230.

Hill J.L. & Curran P.J. (2003) Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography*, **30**, 1391-1403.

Huszar V.L.M., Silva L.H.S., Domingos P., Marinho M. & Melo S. (1998) Phytoplankton species composition is more sensitive than OECD criteria to the trophic status of three Brazilian tropical lakes. *Hydrobiologia*, **370**, 59-71.

Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. (2014) *INPE - Catálogo de imagens*. Disponível em: <<http://www.dgi.inpe.br/CDSR/>>. Acesso em: 05 abr. 2014.

Jiguet F., Julliard R., Couvet D. & Petiau A. (2005) Modeling spatial trends in estimated species richness using breeding bird survey data: a valuable tool in biodiversity assessment. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 3305-3324.

Karatayev A.Y., Burlakova L.E. & Dodson S.I. (2005) Community analysis of Belarusian lakes: relationship of species diversity to morphology, hydrology and land use. *Journal of Plankton Research*, **27**, 1045-1053.

Kerr J.T. & Burkey T.V. (2002) Endemism, diversity, and the threat of tropical moist forest extinctions. *Biodiversity and Conservation*, **11**, 695-704.

Knoll L.B., Vanni M.J. & Renwick W.H. (2003) Phytoplankton primary production and photosynthetic parameters in reservoirs along a gradient of watershed land use. *Limnology and Oceanography*, **48**, 608-617.

Kraft N.J.B., Comita L.S., Chase J.M., Sandres N.J., Swenson N.G., Crist T.O. *et al.* (2011) Disentangling the Drivers of β Diversity Along Latitudinal and Elevational Gradients. *Science*, **333**, 1755-1758.

Landis J.R. & Koch G.G. (1977) The measurement of Observer Agreement for Categorical Data. *Biometrics*, **33**, 159-174.

- Langenheder S., Berga M., Östman Ö. & Székely A.J. (2012) Temporal variation of β -diversity and assembly mechanisms in a bacterial metacommunity. *The ISME Journal*, **6**, 1107-1114.
- Legendre P., Borcard D. & Peres-Neto P.R. (2005) Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, **75**, 335-450.
- Legendre P. & Cáceres M. (2013) Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, **16**, 01-13.
- Legendre P. & Legendre L. (2003) *Numerical Ecology*. 2nd. Québec, Canadá: Elsevier.
- Leprieur F., Tedesco P.A., Hugueny B., Beauchard O., Dürr H.H., Brosse S. *et al.* (2011) *Ecology Letters*, **14**, 325-334.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F. *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601-613.
- Li Z., Wang S., Guo J., Fang F., Gao X. & Long M. (2012) Responses of phytoplankton diversity to physical disturbance under manual operation in a large reservoir, China. *Hydrobiologia*, **684**, 45-56.
- Mackereth F.Y.H., Heron J.G. & Talling J.J. (1978) *Water analysis some revised methods for limnologist*. Ambleside: Freshwater Biological Association. Freshwater Biological Association. Scientific Publication.
- Magurran A.E. (2004) *Measuring Biological Diversity*. Blackwells, Oxford, UK.
- Magurran A.E., Baillie S.R., Buckland S.T., Dick J.M. P., Elston D.A., Scott M. *et al.* (2012) Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 574-582.
- Melo A.S., Schneck F., Hepp L.U., Simões N.R., Siqueira T. & Bini L.M. (2011) Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **23**, 318-331.
- Napoléon C., Fiant L., Raimbault V., Riou P. & Clauquin P. (2014) Dynamics of phytoplankton diversity structure and primary productivity in the English Channel. *Marine Ecology Progress Series*, **505**, 49-64.
- Palmer M.A., Menninger H.L. & Bernhardt E. (2010) River restoration, habitat heterogeneity and biodiversity: a failure of theory or practice? *Freshwater Biology*, **55**, 205-222.
- Papastergiadou E.S., Retalis A., Kalliris P. & Georgiadis T. (2007) Land use changes and associated environmental impacts on the Mediterranean shallow Lake Stymfalia, Greece. *Hydrobiologia*, **584**, 361-372.
- Patterson B.D. & Brown J.H. (1991) Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *Journal of Biogeography*, **18**, 395-402.

Pelicice F.M. & Agostinho C.S. (2012) Deficient downstream passage through fish ladders: the case of Peixe Angical Dam, Tocantins River, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **10**, 705-713.

Ptacnik R., Solimini A.G., Andersen T., Tamminen T., Brettum P., Lepisto L. *et al.* (2008) Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 5134-5138.

R Core Development Team. (2012) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rangel L.M., Silva L.H.S., Rosa P., Roland F. & Huszar, V.L.M. (2012) Phytoplankton biomass is mainly controlled by hydrology and phosphorus concentrations in tropical hydroelectric reservoirs. *Hydrobiologia*, **693**, 13-28.

Ranjard L., Dequiedt S., Prévost-Bouré N.C., Thioulouse J., Saby N.P.A., Lelievre M.; *et al.* (2013) Turnover of soil bacterial diversity driven by wide-scale environmental heterogeneity. *Nature Communications*, **4**, 01-10.

Reynolds C.S. (1999) Phytoplankton assemblages in reservoirs. In: *Theoretical Reservoir Ecology and its Applications* (Eds J.G. Tundisi & M. Straskraba), pp. 439-456. IIE. Brazilian Academy of Science, Blackhuys Publ, São Carlos.

Reynolds S.C., Huszar V., Kruk C., Nasseli-Flores L. & Melo S. (2002) Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, **24**, 417-428.

Richards J.A. & Jia X. (1986) *Remote Sensing Digital Image Analysis*. 4th edition. Berlin Heidelberg, Alemanha: Springer Verlag.

Rodrigues L.C., Train S., Bovo-Scomparin V.M., Jati S., Borsalli C.C. J. & Marengoni E. (2009) Interannual variability of phytoplankton in the main rivers of the Upper Paraná River floodplain, Brazil: influence of upstream reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, **69**, 501-516.

Rodrigues L.M., Schwarzbold A. & Oliveira M.A. (2012) Spatial and temporal variation of Dona Francisca reservoir (Jacuí river, Rio Grande do Sul State), a subtropical reservoir. *Acta Scientiarum*, **34**, 279-288.

Santos A.M.C., Carneiro F.M. & Cianciaruso M.V. (2014) Predicting productivity in tropical reservoirs: The roles of phytoplankton taxonomic and functional diversity. *Ecological Indicators*, **48**, 428-435.

Schleuning M., Becker T., Vardillo G.P., Hahn T., Matthies D. & Durka W. (2011) River dynamics shape clonal diversity and genetic structure of an Amazonian understory herb. *Journal of Ecology*, **99**, 373-382.

Schneck F., Schwarzbold A., Rodrigues S.C. & Melo A.S. (2011) Environmental variability drives phytoplankton assemblage persistence in a subtropical reservoir. *Austral Ecology*, **36**, 839-848.

- Silva J.S., Pacheco J.B., Alencar J. & Guimarães, A.E. (2010) Biodiversity and influence of climatic factors on mosquitoes (Diptera: Culicidae) around the Peixe Angical hydroelectric scheme in the state of Tocantins, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **105**, 155-162.
- Soares M.C.S., Huszar V.L., Roland F. (2007) Phytoplankton dynamics in two tropical rivers with different degrees of human impact (Southeast Brazil). *River Research and Applications*, **23**, 698-714.
- Soininen J., Lennon J.J. & Hillebrand H. (2007) A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology*, **88**, 2830-2838.
- Teodoru C. & Wehrli B. (2005) Retention of sediments and nutrients in the Iron Gate I Reservoir on the Danube River. *Biogeochemistry*, **76**, 539-565.
- Terlizzi A., Anderson M.J., Bevilacqua S., Frascetti S., Kowalczyk M.W. & Ellingsen K.E. (2009) Beta diversity and taxonomic sufficiency: Do higher-level taxa reflect heterogeneity in species composition? *Diversity and Distributions*, **15**, 450-458.
- Terwei A., Zerbe S., Zeileis A., Annighöfer P., Kawaletz H., Mölder I. *et al.* (2013) Which are the factors controlling tree seedling establishment in North Italian floodplain forests invaded by non-native tree species? *Forest Ecology and Management*, **304**, 192-203.
- Thomaz S.M., Bini L.M. & Bozelli R.L. (2003) Floods increase similarity among aquatic habitats in riverfloodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**, 1-13.
- Tonial M.L.S., Silva H.L.R., Tonial I.J., Costa M.C., Silva-Júnior N.J. & Diniz-Filho J.A.F. (2012) Geographical patterns and partition of turnover and richness components of beta-diversity in faunas from Tocantins river valley. *Brazilian Journal of Biology*, **72**, p. 497-504.
- Tonkin J.D., Death G.R. & Barquín J. (2013) Productivity–diversity relationships for stream invertebrates differ geographically. *Aquatic Ecology*, **47**, 109-121.
- Tundisi J.G. (2003) *Gerenciamento integrado de recursos hídricos: novas perspectivas*. Instituto Brasil PNUMA, Rio de Janeiro.
- Tundisi J.G. & Matsumura-Tundisi T. (2010) Impactos potenciais das alterações do Código Florestal nos recursos hídricos. *Biota Neotropica*, **10**, 67-75.
- Tundisi J.G. & Matsumura-Tundisi T. (2008) *Limnologia*, São Paulo: Oficina de Textos.
- Tundisi J.G. & Straškraba M. (1999) Reservoir ecosystem functioning: Theory and application. In: *Theoretical reservoir ecology and its applications* (M. Straškraba & J. G. Tundisi), pp. 565-583, São Carlos.
- Uchida M., Kishimoto A., Muraoka H., Nakatsubo T., Kanda H. & Koizumi H. (2010) Seasonal shift in factors controlling net ecosystem production in a high Arctic terrestrial ecosystem. *Journal of Plant Research*, **123**, 79-85.

- Utermöhl H. (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodic. *Mitteilungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **9**, 1–38.
- Vadrucci M.R., Vignes F., Fiocca A., Basset A., Santarpia I., Carrada G.C. *et al.* (2003) Space–time patterns of co-variation of biodiversity and primary production in phytoplankton guilds of coastal marine environments. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**, 489–506.
- Vallina S.M., Follows M.J., Dutkiewicz S., Montoya J.M., Cermeno P., Loreau M. (2014) Global relationship between phytoplankton diversity and productivity in the ocean. *Nature Communications*, **5**, 01-10.
- Umaña-Villalobos G. (2014) Phytoplankton variability in Lake Fraijanes, Costa Rica, in response to local weather variation. *Revista de Biología Tropical*, **62**, 483-494.
- Wang M., Liang Y., Bai X., Jlang X., Wang F. & Qiao Q. (2010) Distribution of microbial populations and their relationship with environmental parameters in the coastal waters of Qingdao, China. *Environmental microbiology*, **12**, 1926-1939.
- Wantzen K.M. (2006) Physical pollution: effects of gully erosion on benthic invertebrates in a tropical clear-water stream. *Aquatic Conservation - Marine Freshwater Ecosystems*, **16**, 733–749.
- Wetzel C.E., Bicudo D.C., Ector L., Lobo E.A., Soininen J., Landeiro V.L. & Bini L.M. (2012) Distance Decay of Similarity in Neotropical Diatom Communities. *Plos One*, **7**, 01-08.
- Wetzel R.G. & Likens G.E. (2000) *Limnological Analyses*. 3rd. New York: Springer.
- Whittaker R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **22**, 01–44.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A. & Smith G.M. (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. New York: Springer.

Artigo II

Dinâmica composicional da comunidade fitoplanctônica após a formação do reservatório da UHE Peixe Angical, Tocantins, Brasil

Letícia Pereira dos Santos¹; Priscilla Carvalho^{1,2}

¹Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais do Cerrado, Universidade Estadual de Goiás, Anápolis, Brasil.

²Departamento de Ecologia - Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brasil.

Resumo

Em ecologia, estudos que utilizam dados de longo prazo demonstram que as comunidades são espacialmente e temporalmente dinâmicas. A variabilidade composicional das comunidades, por exemplo, pode ser afetada por processos ecológicos naturais e/ou antrópicos, que irão influenciar nas taxas de colonização e extinção das espécies. Além disso, influenciará na persistência e estabilidade das comunidades ao longo do tempo. Assim, este estudo teve como principal objetivo descrever os padrões de persistência temporal da comunidade fitoplanctônica antes e após a formação de um reservatório hidrelétrico. O estudo foi conduzido no reservatório da UHE Peixe Angical, localizado no Rio Tocantins. A coleta da comunidade fitoplanctônica foi realizada em seis pontos de amostragem, ao longo de 25 meses, entre 2004 e 2013. A dinâmica temporal da comunidade foi verificada através do índice de persistência proporcional, a qual reflete em perdas e ganhos de espécies entre os meses e entre os períodos pré e pós-enchimento do reservatório. De maneira geral, após a formação do reservatório, 50,43% das espécies persistiram na comunidade fitoplanctônica. Quando comparado ao longo dos 25 meses, o valor de persistência média da comunidade fitoplanctônica foi maior após o enchimento do reservatório. A taxa de persistência da comunidade fitoplanctônica no ambiente estudado foi resultado não somente da transformação do ambiente lótico em lêntico, mas também refletiu a influência da sazonalidade sobre a estrutura da comunidade, considerando os menores valores de persistência entre os meses, mesmo antes da formação do reservatório.

Palavras-chave: Colonização. Extinção. Persistência. Variabilidade temporal.

Abstract

In ecology, studies using long-term data demonstrate that communities are spatially and temporally dynamic. The compositional variability of communities, for example, can be affected by natural and anthropogenic processes, which will influence the species colonization and extinction rates. Furthermore, they will influence the persistence and stability of communities over time. The main goal this study was to describe the patterns of temporal

persistence of the phytoplankton community before and after the construction of a reservoir (Peixe Angical Dam, Tocantins River). Phytoplankton was collected in six sampling sites, along 25 months between 2004 and 2013. The temporal dynamics of the community was assessed by calculating the proportional persistence, which reflects losses and species gains between months and between periods pre and post the construction of the reservoir. In summary, after the construction of reservoir, 50.43% of species persisted in the community. When compared over the 25 months, the average persistence value of the phytoplankton community was greater after the reservoir. Thus, the persistence rate of phytoplankton community in this reservoir is a result not only of the transformation of the river into a lentic system, but also reflected the influence of seasonality, considering the lower rates of persistence between the months just before the reservoir construction.

Keywords: Colonization. Extinction. Persistence. Temporal variability.

Introdução

Uma forma de analisar como as comunidades são estruturadas é avaliar temporalmente a distribuição de espécies de um local em termos de composição e riqueza (Azeria et al. 2006). Em ecologia, estudos que utilizam dados de longo prazo demonstram que as comunidades são espacialmente e temporalmente dinâmicas (Collins et al. 2008). Além disso, as perturbações ambientais, de diferentes intensidades, consistem em um dos principais fatores que estruturam as comunidades em um ecossistema (MacKey & Currie 2001). A persistência em longo prazo de espécies em uma comunidade ecológica irá depender do seu risco de extinção, o qual estará sujeito a sua sensibilidade à variação ambiental e também às interações interespecíficas (Jonsson et al. 2006).

A construção de reservatórios que consiste na imediata transformação de ambiente lótico para ambiente lêntico pode ser mencionado como um exemplo de perturbação ou distúrbio ambiental antrópico. O estabelecimento de barragens interfere sobre as propriedades físicas, químicas e biológicas do corpo aquático afetado (Tundisi & Matsumura-Tundisi 2008). Além disso, a morfometria e hidrologia do reservatório podem interferir nos gradientes verticais e longitudinais das concentrações de nutrientes e alterar a disponibilidade de luz, o que diretamente irá influenciar nos padrões de estruturação da comunidade fitoplanctônica (Kimmel et al. 1990). Assim vários fatores podem contribuir na mudança da composição de espécies fitoplanctônicas ao longo do tempo, dado que a estruturação das assembleias depende das características físicas e químicas do ambiente, sua estabilidade temporal e de interações entre as espécies (Schneck et al. 2011). De fato, para compreender como os

ecossistemas são alterados por distúrbios naturais e antrópicos, um dos principais fatores a se analisar é a variação existente nas comunidades biológicas (Fraterrigo & Rusak 2008).

Um dos desafios encontrados quando se avalia a comunidade fitoplanctônica em escalas temporais maiores, é que este grupo de organismo responde rapidamente a variabilidade espacial e temporal nos ecossistemas aquáticos (Reynolds, 1998). No entanto, padrões vistos em curtas escalas temporais podem se repetir anualmente (variabilidade interanual) mostrando padrões cíclicos de mudanças, refletidas, por exemplo, devido a dinâmica sazonal de seu ambiente (Schneck et al. 2011) ou devido a instabilidade física na coluna d'água (Calijuri et al. 2002).

Além disso, a variabilidade temporal de fitoplâncton é uma característica ideal para compreender a heterogeneidade nos ecossistemas de reservatórios, uma vez que estes sistemas regulam sua abundância e composição de táxons (Xu et al. 2012). Dessa forma, uma ferramenta que pode ser usada para analisar a dinâmica temporal de comunidades é a persistência proporcional, a qual utiliza dados de séries temporais (Collins et al. 2008). Assim, o presente estudo objetivou descrever os padrões de variabilidade na composição da comunidade fitoplanctônica antes e após o enchimento de um reservatório hidrelétrico. Assim, esperamos que haja mudanças na composição de espécies, ou seja, a persistência da comunidade diminua após a formação do reservatório, devido às mudanças nas características físicas e químicas do ambiente, as quais diferentes espécies estão adaptadas. Além disso, procuramos investigar em que tipo de ambiente, se em fase de rio, ou em fase de reservatório, a comunidade seria mais persistente ao longo do tempo.

Área de estudo

A bacia Tocantins-Araguaia possui uma área de drenagem de aproximadamente 760.000 km². O reservatório de Peixe Angical foi formado em 2006 e compreende uma das sete atuais barragens hidroelétricas localizadas ao longo da extensão do Rio Tocantins (Pelicice & Agostinho, 2012), compreendendo uma área total inundada de 294 km². O clima na região do reservatório é tropical. A estação chuvosa (precipitação de 1.000 a 1.800 mm) compreende os meses de outubro a março e a estação seca de abril a setembro (Silva et al. 2010).

Para a análise temporal da comunidade fitoplanctônica, as amostras foram coletadas em 25 meses, os quais correspondem ao período pré-formação (2004-2005) e pós-formação do reservatório (2006-2013).

A comunidade fitoplanctônica foi amostrada em seis estações ao longo do reservatório da UHE Peixe Angical (Figura 1) durante os meses de coleta. As coletas foram realizadas na subsuperfície diretamente com frascos e fixadas com lugol acético. A análise taxonômica e quantitativa de fitoplâncton foi estimada segundo o método de Utermöhl (1958) e APHA (2005) com utilização de microscópio invertido, com aumento de 400 vezes.

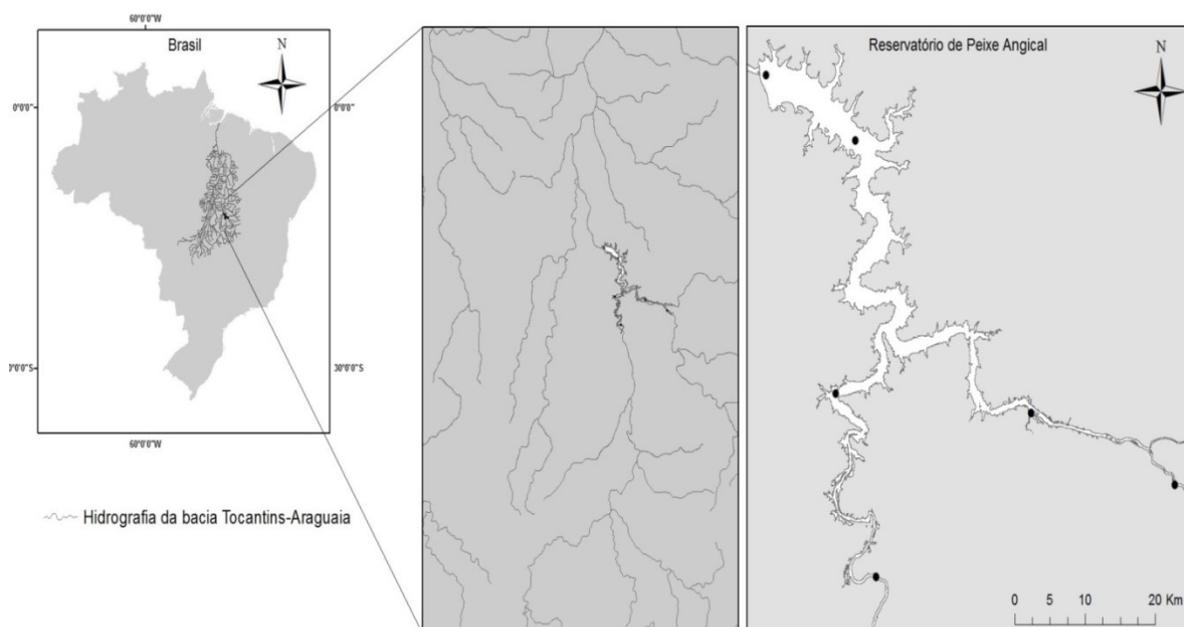


Figura 1 - Localização dos pontos de coletas no reservatório da Usina Hidrelétrica de Peixe Angical, localizada no rio Tocantins.

Materiais e Métodos

Análise dos dados

Para calcular a dinâmica temporal, da comunidade fitoplanctônica antes e após a formação do reservatório foi utilizado o índice de Persistência Proporcional (PP), através do qual se obtém o ganho e a perda relativa de espécies de um período ao próximo (Collins et al. 2008), dimensionada para o ano de interesse através da fórmula:

$$PP = (St \cap St + 1) / St + 1$$

onde $St \cap St + 1$ é o número de espécies em comum no mês t e no mês $t + 1$ e $St + 1$ corresponde ao número de espécies no mês $t + 1$. Para o cálculo da persistência proporcional foi utilizado dados de presença e ausência das espécies identificadas entre os meses amostrados. Da

mesma forma, a persistência proporcional também foi calculada para verificar a mudança na composição da comunidade fitoplanctônica considerando apenas os períodos antes e depois da formação do reservatório.

Resultados

Comunidade Fitoplanctônica

Durante os períodos de coleta, antes e após a formação do reservatório da UHE Peixe Angical, foram identificados 426 táxons, tanto fitoplanctônicos, quanto perifíticos. Os táxons encontrados pertencem a 150 gêneros e 10 classes (Bacillariophyceae, Cyanophyceae, Chlorophyceae, Chrysophyceae, Euglenophyceae, Chryptophyceae, Zygnemaphyceae, Dinophyceae, Xanthophyceae, Rhodophyceae e Oedogonophyceae). Os grupos mais representativos em número de táxons foram Chlorophyceae, Bacillariophyceae, Cyanophyceae, Euglenophyceae e Zygnemaphyceae. Além disso, o maior número de táxons foi registrado no período posterior a formação do reservatório (Figura 2).

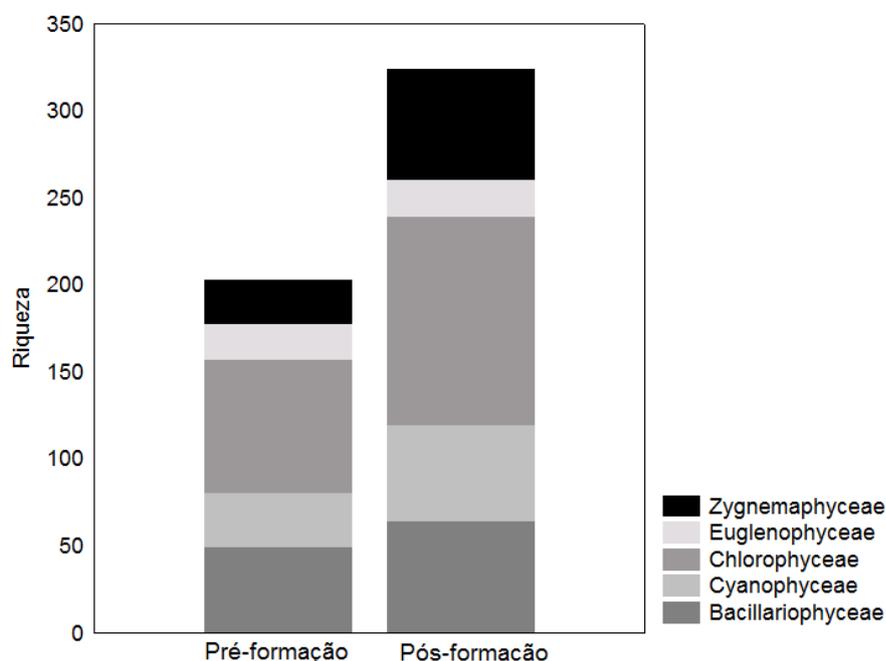


Figura 2 - Riqueza de táxons, considerando as principais classes encontradas, antes e após a formação do reservatório da UHE Peixe Angical.

Considerando a mudança na composição da comunidade fitoplanctônica ao longo dos meses, observaram-se maiores oscilações na persistência das espécies no período pré-formação do reservatório, com persistência média de 47% (Figura 3). Após a formação do

reservatório, as mudanças na composição da comunidade foram mais estáveis, com persistência média de 53% (Figura 3). De maneira similar, as oscilações na persistência dos grupos, Chlorophyceae, Bacillariophyceae e Cyanophyceae foram maiores no período anterior a formação do reservatório (Figura 3). A dinâmica de perda e ganho de espécies destes grupos também foram mais estáveis após a formação do reservatório com persistência média de 54% para Chlorophyceae, 51% para Bacillariophyceae e 60 % para Cyanophyceae.

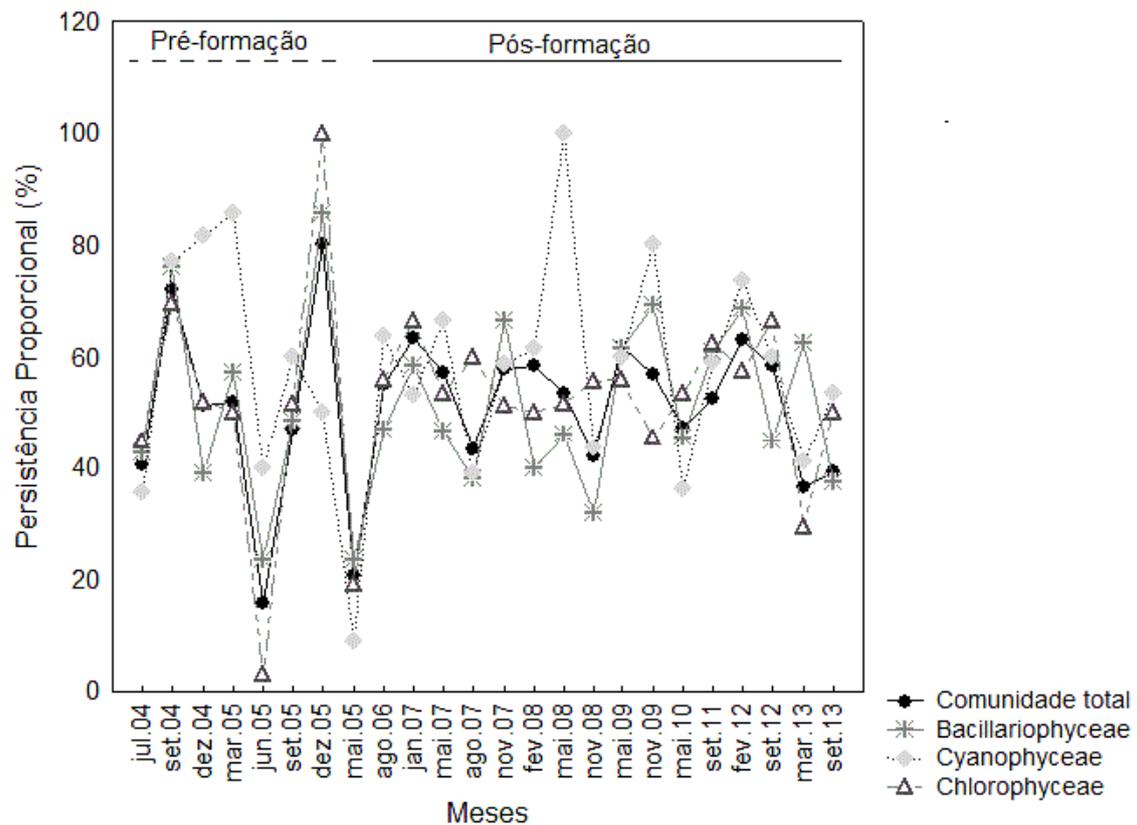


Figura 3 - Valores de persistência proporcional (%) da comunidade fitoplanctônica ao longo do período de estudo destacando as fases de pré e pós-formação do reservatório da UHE Peixe Angical.

Comparando somente os períodos antes e após a formação do reservatório, foi encontrado um valor de 50% na persistência dos táxons. Dentre os principais grupos, Bacillariophyceae obteve a maior persistência (64%) após a formação do reservatório seguida pelos grupos Chlorophyceae (50%) e Cyanophyceae (40%).

Discussão

Em ecologia, a persistência proporcional como medida de estabilidade de comunidades é uma importante ferramenta para compreender como as comunidades respondem às alterações ambientais, uma vez que é possível verificar a mudança na composição de táxons ao longo de uma série temporal (Collins et al. 2008). Nesse estudo, foi possível observar que os táxons fitoplanctônicos se tornaram mais persistentes após a formação do reservatório, quando comparado com o período anterior ao seu enchimento. Em outras palavras, a comunidade se manteve mais estável ao longo do tempo.

Quando avaliada a dinâmica da comunidade considerando as espécies que aparecem apenas antes e após a formação do reservatório, foi possível observar uma diminuição na persistência das espécies. Esse processo pode ser caracterizado como um estágio sucessional, o qual se desenvolve após uma perturbação no ambiente (Anderson, 2007). Neste estudo, a perturbação ou distúrbio ambiental seria a formação do reservatório que provoca alterações nas condições físicas e químicas da água e conseqüentemente afetam a estrutura da comunidade fitoplanctônica. Dessa forma, a substituição de espécies que ocorreu com a formação do reservatório pode ser resultado de processos ecológicos, como colonização e extinção que são conduzidos pela heterogeneidade ambiental e também pela capacidade de dispersão das espécies (Korhonen et al. 2010). A variabilidade dentro do ambiente, por exemplo, pode favorecer a coexistência de várias espécies com diferentes requerimentos ambientais (Chase & Leibold, 2003). Com a formação do reservatório, Cyanophyceae teve maior persistência, quando comparado às outras classes. Esse resultado pode ser esperado, uma vez que, estes organismos geralmente requerem maior estabilidade na coluna d'água (Reynolds, 1993), que é mais acentuado no corpo do reservatório. Além disso, a persistência desse grupo poderia estar relacionada à fraca competição dos outros táxons fitoplanctônicos (Beyruth, 2000).

A comunidade, muda sua composição de espécies devido às alterações nas condições ambientais e após essa alteração inicial poderá permanecer constante ao longo do tempo, se as condições permanecerem estáveis (Umaña-Villalobos, 2010). As características ambientais físicas que podem ter interferido na diferenciação das taxas de permanência das espécies antes e depois da formação do reservatório podem estar relacionadas à diferença na profundidade, concentração de nutrientes e transparência da água (Menezes et al. 2013). Estas variações irão interferir nas diferentes estratégias adaptativas dos táxons fitoplanctônicos, que irão apresentar respostas fisiológicas específicas, principalmente resultado da disponibilidade de

luz, e nutrientes, que serão diferenciados em fase de rio (antes da barragem) e em fase de lago (reservatório) (Stenvenson, 2009).

Além disso, quando calculada a persistência dos táxons comparando os períodos pré e pós-formação do reservatório observou-se a permanência de algumas espécies e a substituição de outras. Assim, a diversidade em termos de riqueza de espécies foi maior após a formação do reservatório. Essa diferença na riqueza entre os períodos pré e pós-formação do reservatório é provável que resulte da relação espécie-tempo. Esta relação, como mencionado por Preston (1960) sugere que quanto maior uma área é amostrada (no espaço ou no tempo), mais espécies são encontradas. Por outro lado, a taxa com que novas espécies aparecem na comunidade diminui ao longo do tempo (Preston, 1960). Neste caso, é possível observar uma menor taxa de ganho de espécies no final das amostragens no ano de 2013 (ver Figura 3). Geralmente, a dinâmica com que novas espécies são adicionadas na comunidade será enfraquecida à medida com que as espécies que inicialmente chegaram à comunidade persistem ao longo do tempo (Anderson, 2007).

Após o enchimento do reservatório a dinâmica de perda e ganho de espécies foi menos variável ao longo do tempo. Anteriormente à formação, a persistência das espécies alcançava próximo à proporção máxima durante algum tempo e em seguida chegava a baixos níveis, caracterizando uma comunidade mais dinâmica. Estas flutuações temporais podem ser resultado do comportamento das espécies, as quais podem apresentar picos populacionais em um determinado intervalo de tempo, devido às mudanças ambientais e em seguida se extinguem rapidamente (Umanã-Villalobos, 2010), oferecendo oportunidade de colonização para outras espécies.

Outro mecanismo que provavelmente contribuiu na periodicidade de persistência em alguns períodos e o baixo estabelecimento em outros, é a sazonalidade dos períodos de seca e chuva. Em um reservatório subtropical, Schneck et al. (2011) encontraram maior persistência de assembleias fitoplanctônicas durante a estação seca sugerindo que a sazonalidade climática é um importante condutor na estrutura de comunidades, sobretudo influenciando a permanência das espécies. Dessa forma a variabilidade na composição de espécies entre estações (no mesmo ano) pode ser mais forte do que a rotatividade composicional entre os anos. Tal fato espera-se devido ao padrão composicional de assembleias fitoplanctônicas, em um mesmo ambiente, nas diferentes estações climáticas, provavelmente se repetir anualmente (Schneck et al. 2011). Assim, os padrões de ganho e perda de espécies podem estar relacionados às restrições nas características abióticas e na habilidade de dispersão, de tal

modo que a comunidade poderá apresentar picos de crescimento populacional ou declínio na composição de espécies (Anderson, 2007), como visto através da dinâmica temporal.

A diversidade de espécies fitoplanctônicas em longo prazo deve ser mantida principalmente devido ao aumento da variação ambiental que ocorre no espaço e no tempo, e assim por criar heterogeneidade de nichos, diferentes espécies poderão ser favorecidas, o que contribui para o aumento do número de espécies (Padisák, 2003). Além disso, uma condição que irá afetar o ganho de espécies ao longo do tempo é o tamanho da comunidade existente, em número de espécies (Tilman, 2004). Por outro lado, se o ambiente apresentar maior instabilidade na coluna d'água é provável que haja menor diversidade na comunidade fitoplanctônica. Clorofíceas, por exemplo, colonizam e se estabelecem melhor em sistemas com menor variação na coluna d'água (i.e. lagos), e provavelmente possuirá menor diversidade em ambientes lóticos, devido ao fluxo contínuo do rio (Stevenson, 2009). A maior persistência de Bacillariophyceae (64%) após o enchimento do reservatório, esteve, provavelmente relacionado à adaptação desse grupo a ambientes lóticos (Mitrovic et al. 2008), ainda presentes em algumas estações de amostragem após a formação do reservatório e ao carreamento desses organismos aderidos ao substrato das margens para a região limnética, durante os períodos de chuvas. McIntire et al. (2007), por exemplo, encontraram que a flutuação temporal na composição de espécies fitoplanctônicas foi relacionada à variação nas características físicas e químicas da coluna d'água. Segundo estes autores a variabilidade temporal na comunidade fitoplanctônica pode ser conduzida por uma série de mecanismos, dentre os quais, variação nos padrões de circulação do ambiente aquático e mudanças temporais na entrada de nutrientes alóctone, devido à mudança no nível da água e aos padrões de precipitação pluviométrica. É possível observar, por exemplo, que os maiores valores de persistência das espécies, no geral, acompanham os meses de maior precipitação pluviométrica na região, e os valores de menor persistência, acompanham os períodos de seca. A maior permanência de espécies fitoplanctônicas nos períodos de chuva mostra sua rápida resposta a maior entrada de nutrientes, que são levados por tributários ao reservatório e também escoados da área terrestre para dentro do curso d'água (Reynolds et al., 2002; Beyruth, 2000).

Dessa maneira, é inequívoco que a transformação do ambiente lótico em lêntico alterou a composição da comunidade fitoplanctônica no reservatório da UHE Peixe Angical (persistência de 50% dos táxons). Além disso, as variações sazonais climáticas que diretamente afetam as condições físicas e químicas da água, como disponibilidade de luz e circulação de nutrientes, também são fatores importantes que estruturam essas comunidades,

como pode ser verificado mesmo antes da formação do reservatório. Assim, esses podem ser considerados os principais responsáveis pela estruturação da comunidade fitoplanctônica, que afetam nas taxas de permanência e de extinção das espécies ao longo do tempo, no reservatório da UHE Peixe Angical. Além disso, a capacidade de dispersão e as interações interespecíficas podem substancialmente contribuir para a flutuação temporal da composição de espécies.

Referências

Anderson KJ. 2007. Temporal Patterns in Rates of Community Change during Succession. *The American Naturalist*. 169:780-793.

APHA. 2005. Standard methods for the examination of water and wastewater. Washington: Byrd Prepress Springfield.

Azeria ET, Carlson A, Pärt T, Wiklund CG. 2006. Temporal dynamics and nestedness of an oceanic island bird fauna. *Global Ecol. Biogeogr.* 15:328-338.

Beyruth, Z. 2000. Periodic disturbances, trophic gradient and phytoplankton characteristics related to Cyanobacterial growth in Guarapiranga Reservoir, São Paulo State, Brazil. *Hydrobiologia*. 424: 51–65.

Calijuri MC, Dos Santos ACA, Jati S. 2002. Temporal changes in the phytoplankton community structure in a tropical and eutrophic reservoir (Barra Bonita, S.P. – Brazil). *Journal of Plankton Research*. 24:617-634.

Chase JM, Leibold MA. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Collins SL, Suding KN, Cleland EE, Batty M, Pennings SC, Gross KL, Grace JB, Gough L, Fargione JE, Clark CM. 2008. Rank Clocks and Plant Community Dynamics. *Ecology*. 89:3534-3541.

Fraterrigo JM, Rusak JA. 2008. Disturbance-driven changes in the variability of ecology patterns and process. *Ecology Letters*. 11:756-770.

Jonsson T, Karlsson P, Jonsson A. 2006 Food web structure affects the extinction risk of species in ecological communities. *Ecol. Model.* 199:93–106.

Kimmel BL, Lind OT, Paulson LJ. 1990. Reservoir primary production. In: Thornton KW, Kimmel BL, Paine FE (eds). *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. Wiley, New York, p. 133–193.

- Korhonen JJ, Soininen J, Hillebrand HA. 2010. Quantitative analysis of temporal turnover in aquatic species assemblages across ecosystems. *Ecology*. 91:508-517.
- Mackey RL, Currie DJ. 2001. The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked? *Ecology*. 82:3479–3492.
- McIntire CD, Larson GL, Truitt RE. 2007. Seasonal and interannual variability in the taxonomic composition and production dynamics of phytoplankton assemblages in Crater Lake, Oregon. *Hydrobiologia*. 574:179-204.
- Menezes VC, Bueno NC, Rodrigues LC. 2013. Spatial and temporal variation of the phytoplankton community in a section of the Iguaçu River, Paraná, Brazil. *Braz. J. Biol.* 73:279-290.
- Mitrovic SM, Chessman BC, Davie A, Avery EL, Ryan N. 2008. Development of blooms of *Cyclotella meneghiniana* and *Nitzschia* spp. (Bacillariophyceae) in a shallow river and estimation of effective suppression flows. *Hydrobiologia*. 596:173–185.
- Padisák J. 2003. Phytoplankton. In: Sullivan PE, Reynolds CS (eds.). *The lakes handbook - limnology and limnetic ecology*. Blackwell, Oxford, United Kingdom, p.251-308.
- Pelicice FM, Agostinho CS. 2012. Deficient downstream passage through fish ladders: the case of Peixe Angical Dam, Tocantins River, Brazil. *Neotropical Ichthyology*. 10:705-713.
- Preston FW. 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology*. 41:612-627.
- Reynolds CS. 1993. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Reynolds CS, Desortova B, Rosendorf P. 1998. Modelling the responses of lakes to day-to-day changes in weather. In: *Management of Lakes and Reservoirs during Global Climate Change*, ed. George DG, Jones JG, Puncochar P, Reynolds CS, Sutcliffe DW. Dordrecht: Kluwer, p. 289–95.
- Reynolds CS, Huszar VL, Kruk C, Nasselli-Flores L, Melo S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*. 24:417-428.
- Schneck F, Schwarzbald A, Rodrigues SC, Melo AS. 2011. Environmental variability drives phytoplankton assemblage persistence in a subtropical reservoir. *Austral Ecology*. 36:839-848.
- Silva JS, Pacheco JB, Alencar J, Guimarães AE. 2010. Biodiversity and influence of climatic factors on mosquitoes (Diptera: Culicidae) around the Peixe Angical hydroelectric scheme in the state of Tocantins, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 105:155-162.
- Stevenson RJ. 2009. *Algae of River Ecosystems*. In Likens GE. (eds.). *River Ecosystem Ecology: a global perspective*. San Diego: Academic Press. 411 p.
- Tilman D. 2004. Niche trade-offs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 101:10854-10861.

Utermöhl H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodic. Mitteilungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. 9:1–38.

Tundisi JG, Matsumura-Tundisi T. 2008. Limnologia. São Paulo: Oficina de Textos. 632 p.

Umaña-Villalobos G. 2010 Temporal variation of phytoplankton in a small tropical crater lake, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 58:1405-1419.

Xu Y, Cai Q, Shao M, Han X. 2012 Patterns of asynchrony for phytoplankton fluctuations from reservoir mainstream to a tributary bay in a giant dendritic reservoir (Three Gorges Reservoir, China). Aquat. Sci. 74:287–300.

Considerações Finais

Neste trabalho foram avaliados e descritos os padrões temporais de variação e substituição espaço-temporal da comunidade fitoplanctônica em um reservatório tropical. Primeiramente foram discutidos os padrões adjacentes à diversidade beta, destacando os principais preditores da dissimilaridade das comunidades fitoplanctônicas, por meio de modelos de regressão. Dentre os modelos, a alteração antrópica do ambiente que consistiu na formação de um reservatório hidrelétrico foi o principal condutor da variabilidade composicional de fitoplâncton. Além disso, o regime pluviométrico, a variação no tempo (meses) e a heterogeneidade ambiental foram potencialmente importantes na predição e variabilidade da diversidade beta no reservatório. Apesar de a alteração antrópica contribuir negativamente com os valores de diversidade beta, ou seja, maior similaridade da comunidade, os outros preditores contribuíram para maiores valores de substituição espacial de espécies, provavelmente por criar oportunidade de nicho para as diferentes espécies devido à variabilidade ambiental.

Foi discutida também a dinâmica de ganho e perda de espécies fitoplanctônicas ao longo do tempo. Este mecanismo resulta da extinção e colonização de espécies de um período para outro, destacando principalmente a persistência das espécies. As flutuações de ganho e perda de espécies de um período para outro provavelmente poderia ser resultado das diferenças do regime pluviométrico entre estações, que altera as propriedades físicas e químicas dos ecossistemas aquáticos e, conseqüentemente, na capacidade das comunidades a resistir e permanecer na comunidade frente, às perturbações naturais. Outro fator que interferiu na persistência temporal das espécies foi a mudança de ambiente lótico para ambiente lêntico provocado devido ao enchimento do reservatório. Dessa forma, os distúrbios potencialmente interferem na estruturação das assembleias fitoplanctônicas refletindo em sua persistência ao longo do tempo.