

Sucessão da comunidade de algas perifíticas em reservatório oligotrófico tropical (São Paulo, Brasil): comparação entre período seco e chuvoso¹

ILKA SCHINCARIOL VERCELLINO² e DENISE DE CAMPOS BICUDO^{3,4}

(recebido: 19 de janeiro de 2006; aceito: 13 de julho de 2006)

ABSTRACT – (Periphytic algal community succession in a tropical oligotrophic reservoir (São Paulo, Brazil): comparison between dry and rainy periods). This study aimed at evaluating the time scale influence (successional and seasonal) on the periphyton biomass, diversity, and algal community structure in a tropical oligotrophic reservoir, southeast Brazil. Succession process was followed during dry and rainy periods by every 3-day samplings over 27 days, and included 16 abiotic variables and periphyton properties on artificial substrate. Chlorophyll-a values were low and similar between periods, however, with the highest loss rates observed during the rainy season. Shannon diversity was high (3.4-4.5 bits ind⁻¹) and relatively stable among periods and along the entire succession. Chlorophyceae was the most abundant class over succession, mainly represented by *Chlamydomonas planctogloea* Skuja that contributed with 23% (dry) and 37% (rainy) of the mean total density. Integrated analysis of species and environmental variables revealed climatic period as the main driving force on periphyton structure. *Oocystis lacustris* Chodat and *Gymnodinium* sp. were associated with dry period and lower temperature and ammonium values, as well as with higher pH, dissolved oxygen, and total phosphorus levels. *Frustulia rhomboides* (Ehr.) de Toni var. *rhomboides* and *Cosmarium majae* Strom were associated with rainy season and, inversely, to the dry season abiotic variables. Periphyton community was mainly controlled by the climatic period, the autogenic succession being of less importance. Photosynthetic biomass accrual process and periphytic algal species assemblages were more sensitive to such variation. Present results contribute to a better understanding of the periphyton community structuring in oligotrophic reservoirs, providing a reference for changes in degraded tropical systems.

Key words - biomass, community structure, diversity, periphyton, richness

RESUMO – (Sucessão da comunidade de algas perifíticas em reservatório oligotrófico tropical (São Paulo, Brasil): comparação entre período seco e chuvoso). O trabalho visou avaliar a influência da escala temporal (sucessional e sazonal) sobre a biomassa, diversidade e estrutura específica da comunidade de algas perifíticas em reservatório oligotrófico tropical. A sucessão foi acompanhada em períodos seco e chuvoso com amostragens regulares a cada três dias, durante 27 dias, incluindo 16 variáveis abióticas e atributos do perifíton sobre substrato artificial. A clorofila-a foi baixa e similar entre períodos, porém com maiores perdas na época chuvosa. A diversidade foi elevada (3,4 a 4,5 bits ind⁻¹) e relativamente estável entre períodos e durante a sucessão. As clorofíceas foram a classe mais abundante em quase toda sucessão, com destaque para *Chlamydomonas planctogloea* Skuja que contribuiu em média com 23% (seca) e 37% (chuva) da densidade total. A análise integrada entre as espécies e os fatores ambientais mostrou que a principal fonte de variabilidade ocorreu em função do período climático. *Oocystis lacustris* Chodat e *Gymnodinium* sp. apresentaram estreita associação com o período seco e aos menores valores de temperatura, amônio e maiores de pH, oxigênio dissolvido e fósforo total. Ao período chuvoso associaram-se *Frustulia rhomboides* (Ehr.) de Toni var. *rhomboides* e *Cosmarium majae* Strom correlacionadas de forma inversa às variáveis ambientais citadas. A estrutura do perifíton foi primordialmente controlada pela escala climática, sendo que os processos autogênicos sucessionais tiveram papel secundário. As associações de espécies de algas e o processo de acumulação de biomassa foram os atributos mais sensíveis a esta variação. Tais resultados contribuem para o escasso conhecimento sobre a estruturação do perifíton de reservatórios oligotróficos, servindo de referência para avaliação de sistemas tropicais alterados pela eutrofização.

Palavras-chave - biomassa, diversidade, estrutura de comunidade, perifíton, riqueza

1. Parte da dissertação de mestrado do primeiro autor, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Biologia Vegetal da Universidade Estadual Paulista.
2. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Caixa Postal 199, 13506-900 Rio Claro, SP, Brasil.
3. Instituto de Botânica, Seção de Ecologia, Caixa Postal 4005 01061-970 São Paulo, SP, Brasil.
4. Autor para correspondência: dbicudo@terra.com.br

Introdução

A comunidade perifítica desempenha reconhecido papel nos ciclos energéticos dos ecossistemas aquáticos continentais, assumindo grande importância ecológica nas zonas litorâneas, as quais apresentam vários tipos de superfícies para seu desenvolvimento, tais como macrófitas aquáticas e sedimentos. Consiste na fonte

principal ou dominante de síntese de matéria orgânica, principalmente em sistemas lacustres (Wetzel 1996). Torna-se claro seu importante papel na cadeia alimentar, de modo a afetar o crescimento, o desenvolvimento, a sobrevivência e a reprodução de muitos organismos (Campeau *et al.* 1994). É crescente, também, a relevância do perifíton em estudos de conservação, avaliação de impactos ambientais, propostas de recuperação e manejo, conforme estudos intensivos realizados nas áreas alagáveis da Flórida, entre outros (McCormick & Stevenson 1998, Hill *et al.* 2000, Pan *et al.* 2000).

É notória, ainda, a expressiva biodiversidade das algas perifíticas mesmo em relação ao fitoplâncton. Os raros estudos comparativos no Brasil apontam a contribuição do perifíton neste contexto (Konrath *et al.* 1998, Ferragut *et al.* 2005). Particularmente para o reservatório deste estudo, Lago do IAG, Ferragut *et al.* (2005) reportaram o total de 198 táxons de algas, dos quais 47% exclusivos do perifíton e apenas 16% exclusivos do fitoplâncton, sendo 37% comuns a ambos os habitats. Estudos ecológicos experimentais de enriquecimento (Ferragut 2004) e de empobrecimento (Crossetti & Bicudo 2005, Barcelos 2003) em reservatórios tropicais brasileiros também reforçam essa tendência.

O papel desta comunidade assume maiores proporções quando se considera que a maioria dos ecossistemas aquáticos no mundo é rasa, com predomínio de regiões de interface terra-água (Wetzel 1996). Apesar do reconhecido papel desta comunidade, as investigações sobre os produtores primários concentram-se principalmente na comunidade fitoplancônica (Lowe 1996). No Brasil esta situação é, ainda, mais agravada (Bicudo *et al.* 1995), a despeito do substancial aumento das contribuições nos últimos cinco anos (Rodrigues & Bicudo 2004, Huszar *et al.* 2005, Felisberto & Rodrigues 2005, Rodrigues *et al.* 2005, Taniguchi *et al.* 2005).

É fundamental, portanto, ampliar e aprofundar o conhecimento sobre o perifíton para melhor compreender a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas aquáticos. Este trabalho visa, primordialmente, avaliar a influência da escala de variação temporal (sucessional e período climático) sobre a comunidade de algas perifíticas em reservatório oligotrófico, contribuindo com o escasso conhecimento sobre a estrutura e diversidade desta comunidade em sistemas tropicais não degradados. Em âmbito nacional, apenas cinco trabalhos avaliaram a estrutura em nível específico da comunidade de algas perifíticas de

reservatórios (Vercellino 2001, Barcelos 2003, Cetto *et al.* 2004, Ferragut 2004, Felisberto & Rodrigues 2005), sendo dois deles experimentais realizados a partir da manipulação de nutrientes (Barcelos 2003, Ferragut 2004).

Material e métodos

O Lago do IAG (23°39'03,4" S e 46°37'26,7" W) situa-se no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI), uma unidade de conservação que abriga o terceiro maior remanescente de Mata Atlântica do Município de São Paulo (Barros *et al.* 2002). O clima da região é tropical de altitude (Conti & Furlan 2003).

Conforme C. Bicudo *et al.* (2002), trata-se de um reservatório urbano, construído para fins paisagísticos por volta de 1932-1933, apresentando área de 11.270 m², profundidades máxima e média de 4,7 e 1,5 m e tempo médio de residência de 9,5 dias. Este reservatório, por ser o único oligotrófico no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (D. Bicudo *et al.* 2002), é o que melhor representa as condições pretéritas dessa área de conservação, constituindo, portanto, um sistema de referência.

As amostragens foram realizadas na sub-superfície da região litoral do sistema (2 m de profundidade), em períodos seco (10/07-03/08/98) e chuvoso (25/02- 21/03/99) ao longo de 27 dias, em intervalos regulares de três dias, totalizando nove coletas em cada período.

Para fins comparativos foram padronizados o tempo de colonização e o tipo de substrato para o desenvolvimento do perifíton (lâminas de vidro). Os substratos foram colocados na posição vertical em relação à superfície da água e encaixados em suportes de madeira que permaneceram submersos a uma profundidade de aproximadamente 20 cm. A coleta das lâminas foi feita de forma randômica, mediante processo de sorteio.

A determinação da clorofila-a ($n = 4$) corrigida da feofitina foi realizada com etanol 90% aquecido por 5 minutos, sem maceração (Sartory & Grobelaar 1984), sendo os cálculos realizados com base em Golterman *et al.* (1978) e Wetzel & Likens (1991). As taxas de acumulação de biomassa foram calculadas como sendo a diferença entre o teor de clorofila-a entre dois estádios consecutivos dividida pelo intervalo de tempo considerado em dias (Sládeček & Sládecková 1964). Para análise taxonômica, o material perifítico foi removido das lâminas e fixado em formalina a 4%. A oxidação e o preparo das lâminas permanentes, para análise das diatomáceas, seguiram Hasle & Fryxell (1970), utilizando Hyrax como meio de inclusão. Para quantificação ($n = 1$) da comunidade de algas, o perifíton foi imediatamente fixado e preservado em lugol acético 0,5%. A densidade foi determinada pelo método de Utermöhl (Lund *et al.* 1958), sendo a contagem realizada em transecções horizontais e verticais. O número de campos quantificado foi estabelecido com base em dois critérios

conjuntamente (Bicudo 1990): contagem de no mínimo 100 indivíduos da espécie mais freqüente em determinada amostra e curva de rarefação de espécies. Foram consideradas espécies dominantes aquelas cujas densidades superaram 50% da densidade total da amostra e espécies abundantes as que superaram a densidade média de cada amostra (Lobo & Leighton 1986).

Com base nas densidades dos táxons nos diferentes estádios foram determinados os índices de equitabilidade (Lloyd & Ghelardi 1964), de dominância e de diversidade de Simpson (Simpson 1949) e de diversidade de Shannon-Wiener (Shannon & Weaver 1963).

Simultaneamente às coletas biológicas, as seguintes variáveis foram determinadas para a sub-superfície da água: temperatura (termistor FAC, modelo 400), transparência (disco de Secchi), condutividade elétrica (condutivímetro Digimed digital, $\mu\text{S cm}^{-1}$), turbidez (Micronal modelo B250, leitura em FTU), oxigênio dissolvido (Winkler modificado pela azida, descrito em Golterman *et al.* 1978), alcalinidade (Golterman & Clymo 1969), pH e formas de carbono inorgânico (Mackeret *et al.* 1978), amônio (Solorzano 1969), nitrito e nitrato (Mackeret *et al.* 1978), ortofosfato e fósforo total dissolvido (Strickland & Parsons 1960), ortossilicato (Golterman *et al.* 1978) e nitrogênio e fósforo total (Valderrama 1981). Para determinação da fração dissolvida,

as amostras foram filtradas através de filtro Whatman GF/F sob baixa pressão ($< 0,5$ atm). Todas as variáveis foram determinadas no dia da coleta, exceto ao nitrogênio e fósforo total, cujas amostras foram mantidas em freezer (-20 °C) e analisadas em no máximo seis meses.

A avaliação conjunta dos dados abióticos foi feita a partir da análise de componentes principais (ACP). Para correlacionar a matriz limnológica abiótica com a de estrutura específica da comunidade foi aplicada análise de correspondência canônica (ACC). Na construção da matriz biológica foram consideradas as espécies com representação igual ou superior a 0,5% da abundância total no decorrer de todo processo sucessional para cada período climático.

A transformação dos dados (ACP e ACC) foi realizada pelo programa Fitopac (Shepherd 1996) e as análises, pelo programa PC-ORD, versão 3,0 para Windows (McCune & Mefford 1997). Em ambas as análises foram utilizadas matrizes de covariância, com transformação prévia dos dados pela amplitude de variação dos dados ($ranging: [(x-x_{min}) / (x_{max}-x_{min})]$).

Resultados

Caracterização das variáveis físicas e químicas da água – as variáveis que apresentaram valores

Tabela 1. Amplitude de variação e, entre parênteses, média e erro padrão ($n = 9$) das variáveis limnológicas na região litorânea do Lago do IAG, em períodos seco e chuvoso ($<$ valores abaixo do limite de detecção do método).

Table 1. Limnological parameter ranges and, between parenthesis, mean and standard errors ($n = 9$) in the littoral zone of IAG Reservoir during rainy and dry periods ($<$ below detection limit).

Variáveis	Períodos	
	Seco	Chuvoso
Temperatura (°C)	14,3-17,5 (15,8 ± 0,4)	20,6-23,3 (22,4 ± 0,3)
pH	5,97-6,21 (6,12 ± 0,27)	5,35-5,94 (5,71 ± 0,06)
Condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	31,5-43,3 (36,0 ± 1,4)	38,4-65,2 (46,0 ± 2,7)
Turbidez (FTU)	3,5-5,1 (4,0 ± 0,2)	4,4-17,0 (8,0 ± 1,5)
Oxigênio dissolvido (mg L^{-1})	7,19-8,97 (8,04 ± 0,20)	6,08-7,74 (6,88 ± 0,19)
Alcalinidade (mEq L^{-1})	0,085-0,097 (0,090 ± 0,001)	0,052-0,113 (0,100 ± 0,006)
CO_2 livre (mg L^{-1})	6,12-11,16 (7,65 ± 0,56)	9,27-43,15 (20,41 ± 3,36)
HCO_3 (mg L^{-1})	5,23-5,75 (5,45 ± 0,07)	3,17-6,89 (6,07 ± 0,38)
PT ($\mu\text{g L}^{-1}$)	8,36-24,61 (17,63 ± 1,64)	8,99-20,46 (14,23 ± 1,33)
PDT ($\mu\text{g L}^{-1}$)	< 4	< 4
P- PO_4 ($\mu\text{g L}^{-1}$)	< 4	< 4
NT ($\mu\text{g L}^{-1}$)	12,6-55,7 (34,5 ± 5,7)	309,2-851,4 (665,8 ± 59,9)
N- NO_2 (μL^{-1})	0,98-3,45 (1,94 ± 0,28)	3,08-5,59 (4,57 ± 0,24)
N- NO_3 ($\mu\text{g L}^{-1}$)	< 8 -476,4 (208,8 ± 51,4)	179,3-920,4 (550,5 ± 85,9)
N- NH_4 ($\mu\text{g L}^{-1}$)	18,9-40,7 (27,8 ± 2,5)	20,3-93,0 (56,6 ± 8,6)
Si- SiH_4O_4 (mg L^{-1})	1,58-2,33 (1,95 ± 0,09)	0,64-2,63 (1,92 ± 0,22)
NT : PT (razão molar)	20,1-76,2 (40,5 ± 5,6)	37,8-180,9 (114,0 ± 16,3)
Prof. do disco de Secchi (cm)	158-170 (165 ± 2)	70-132 (108 ± 8)
Prof. local de coleta (cm)	160-190 (167,8)	170-230 (204,0)

nitidamente distintos entre os períodos seco e chuvoso foram temperatura da água, profundidade do desaparecimento do disco de Secchi, CO_2 livre, turbidez, nutrientes da série nitrogenada e razão molar NT/PT (tabela 1). Observou-se, ainda, marcada oscilação do nível d'água ao final do período experimental, em consequência do maior regime de precipitação na época chuvosa (figura 1).

A análise dos componentes principais (ACP) das características limnológicas abióticas resumiu 65,8% da variabilidade conjunta dos dados no primeiro plano fatorial (figura 2, tabela 2). Praticamente toda a variação foi explicada pelo primeiro eixo, onde houve a separação das unidades amostrais em função do período climático. As relativas à época chuvosa posicionaram-se à esquerda do eixo, associando-se, principalmente, com os maiores valores de temperatura, CO_2 livre e das

formas nitrogenadas (NT , NH_4^+ , NO_3^-), enquanto que as da época seca associaram-se positivamente ao pH, oxigênio dissolvido e desaparecimento do disco de Secchi. Tais variáveis apresentaram correlações com o eixo 1 da ACP $\geq 0,8$ (tabela 2). Pelo eixo 2, observou-se a maior homogeneidade das características limnológicas no período seco, cujas unidades amostrais se apresentaram nitidamente agrupadas.

Estrutura da comunidade em biomassa e classes algais – Em ambos períodos climáticos o pico de clorofila-a foi atingido no 21º dia (figura 3). Entretanto, os picos de taxa de acumulação líquida de biomassa ocorreram nos 15º e 21º dias para os períodos de seca e chuva, respectivamente (figura 4). Apesar do valor ter sido 1,4 vez maior no período chuvoso, após 27 dias, a acumulação líquida de biomassa apresentou valores menores, em função das perdas pronunciadas de biomassa ocorridas no final do período experimental (figura 4B).

A densidade total de algas perifíticas aumentou duas ordens de magnitude ao longo da sucessão em ambos períodos (figura 5), sendo relativamente semelhantes até o 21º dia. A partir deste estágio, houve aumento de 2,6 vezes no período chuvoso. As clorofíceas foram a classe mais bem representada em ambos períodos, contribuindo em média com 43% (seca) e 48% (chuva) da comunidade durante a sucessão (figura 6). Duas outras classes menos representativas também foram comuns a ambos períodos (diatomáceas e cianofíceas). Entretanto, apenas na época seca as dinofíceas ocorreram, quase se igualando às clorofíceas em contribuição nos estádios intermediários. Da mesma forma, destacaram-se as zignemafíceas no período chuvoso, porém com participação relativamente uniforme e baixa ao longo da sucessão.

Estrutura específica da comunidade de algas – O levantamento florístico resultou na identificação de 112 táxons de algas perifíticas, 87 dos quais distribuídos no período seco e 93 no período chuvoso. Nenhum táxon foi dominante, enquanto 31 foram considerados abundantes, apresentando contribuição média relativa $> 1\%$ durante a sucessão, dos quais 9 foram comuns a ambos períodos (tabela 3).

No período seco, *Chlamydomonas planctogloea* Skuja foi a espécie que apresentou maior percentual de contribuição em 67% das coletas, com abundância relativa entre 14% a 30% (figura 7). Foi particularmente expressiva no início dos estádios sucessionais (até o 9º dia). Do 15º ao 21º dia, foi suplantada por *Gymnodinium* sp., cuja contribuição variou de 11% a 43%. Em seguida e até o final da sucessão, voltou a ser a mais bem

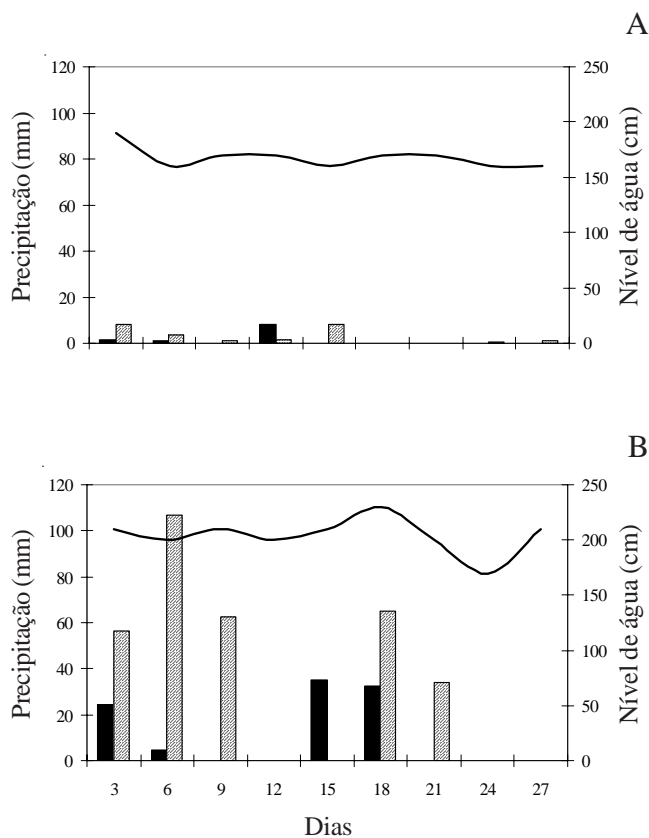


Figura 1. Precipitação diária (■), precipitação acumulada entre as coletas (▨) e nível da água (linha) no local de amostragem, em período seco (A) e chuvoso (B).

Figure 1. Daily precipitation (■), precipitation accumulated in between two consecutive collections (▨), and water level (solid line) at the sampling station, during dry (A) and rainy (B) periods.

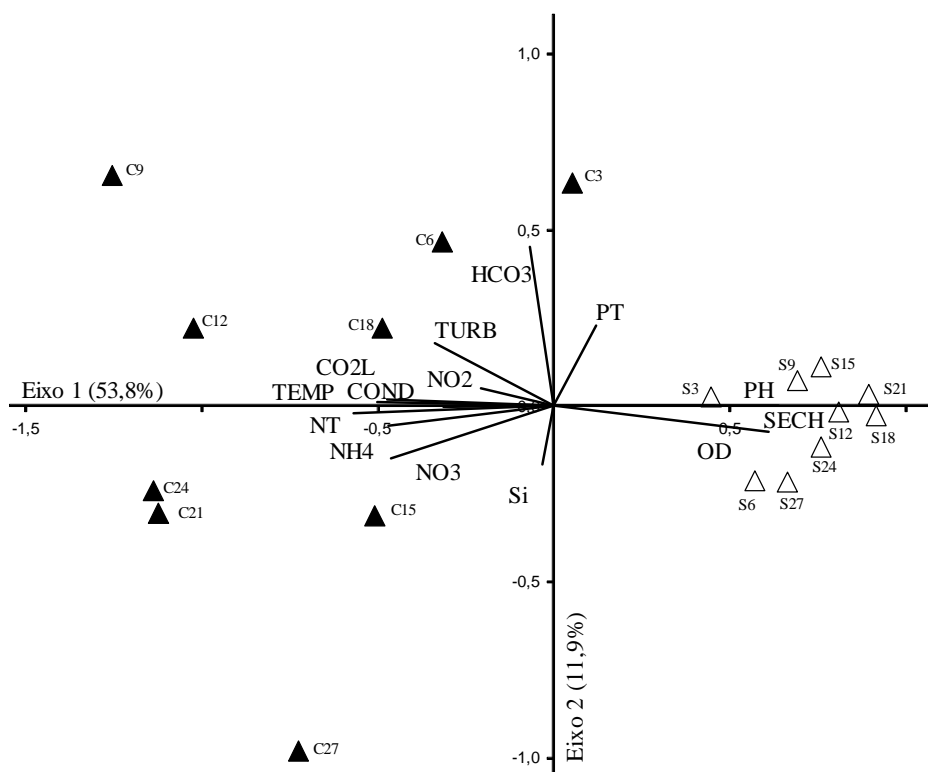


Figura 2. Biplot da ACP, com ordenação das unidades amostrais do Lago do IAG em período seco (S) e chuvoso (C). (Abreviações: Cond = condutividade; CO_2L = CO_2 livre; HCO_3 = bicarbonato; NH_4 = amônio; NO_3 = nitrato; NT = nitrogênio total; OD = oxigênio dissolvido; pH = potencial hidrogeniônico; PT = fósforo total; SECH = Secchi = profundidade do disco de Secchi; TEMP = temperatura da água; TURB = turbidez). Números = seqüência das coletas. Correlação dos vetores conforme tabela 2. (Δ = Período seco; \blacktriangle = Período chuvoso).

Figure 2. PCA biplot with sampling units of IAG Reservoir for rainy (C) and dry (S) periods. (Abbreviations: Cond = conductivity; CO_2L = free carbonic gas; HCO_3 = bicarbonate; NH_4 = ammonium; NO_3 = nitrate; NT = total nitrogen; OD = dissolved oxygen; pH = pH; PT = total phosphorus; SECH = Secchi disk depth; TEMP = water temperature; TURB = turbidity). Numbers = sampling sequence. Vector correlations according to table 2. (Δ = Dry periods; \blacktriangle = Rainy periods).

representada, contribuindo com cerca de 25% da densidade total da comunidade. No período chuvoso, *Chlamydomonas planctogloea* destacou-se em representatividade em todos estádios sucessionais, contribuindo com 28% a 42% da densidade total (figura 7).

De modo geral, a comunidade de algas perifíticas apresentou maior número de espécies abundantes no período chuvoso, porém com repartição menos equitativa em todo período sucessional. O 15º estágio configurou-se como um período de transição em ambos períodos climáticos, particularmente evidente na época seca, quando *Gymnodinium* sp. substituiu a expressiva representatividade de *Chlamydomonas planctogloea*. Na época chuvosa, este período de transição caracterizou-se pela abrupta diminuição do número de espécies abundantes, que declinaram de 9-10 para 4 espécies.

A ordenação pela ACC, realizada a partir de sete variáveis abióticas, uma variável temporal (sucessão) e densidade de dezoito táxons, resumiu 72,61% da variabilidade total dos dados em seus dois primeiros eixos (figura 8). As correlações espécie-ambiente para os eixos 1 indicaram forte relação entre as espécies e as variáveis ambientais utilizadas na ordenação e o teste Monte Carlo indicou a baixa probabilidade da ordenação ter sido ao acaso (tabela 4).

No eixo 1 ocorreu separação das unidades amostrais do período seco e chuvoso, de forma que este eixo de ordenação representou o período climático de estudo. O coeficiente canônico mostrou que a temperatura da água foi a variável ambiental que mais pesou na ordenação neste eixo (TEMP: $r = -1,326$). Entretanto, considerando a relação espécie-ambiente (correlações “intra-set”) outras variáveis foram importantes. Desta forma, valores mais elevados de

temperatura (TEMP: $r = -0,96$) e amônio (NH_4 : $r = -0,89$) associaram-se à sucessão no período chuvoso, enquanto que os valores mais elevados de pH ($r = 0,94$), oxigênio dissolvido (OD: $r = 0,80$) e fósforo total (PT: $r = 0,54$) se associaram à sucessão no período seco. Os táxons mais correlacionados com este eixo foram,

Tabela 2. Correlação das variáveis abióticas com os componentes principais 1 e 2 da ACP.

Table 2. Abiotic variables correlations with principal components 1 and 2.

Variáveis	Componentes principais	
	1	2
CO_2 livre	-0,794	0,163
Condutividade	-0,647	-0,089
HCO_3	-0,306	0,778
NH_4	-0,791	-0,282
NO_2	-0,524	0,263
NO_3	-0,788	-0,445
NT	-0,871	-0,164
OD	0,782	0,044
pH	0,922	0,022
PT	0,402	0,552
Secchi	0,905	-0,322
Si (ortossilicato)	-0,208	-0,475
Temperatura	-0,819	0,126
Turbidez	-0,672	0,488
Variação explicada	53,84%	11,92%

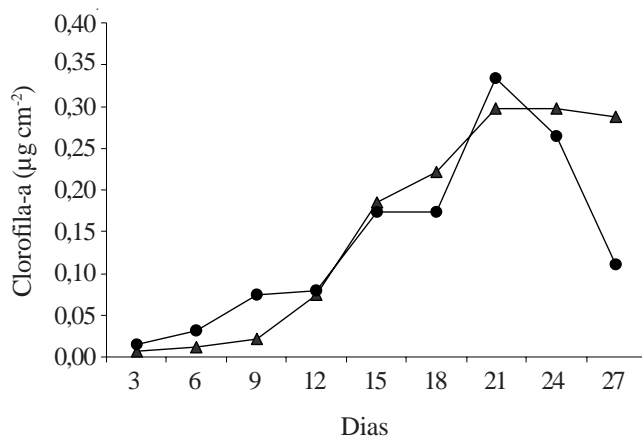


Figura 3. Valores médios ($n = 4$) dos teores de clorofila-a do perífiton ao longo dos 27 dias de sucessão no Lago do IAG durante períodos seco e chuvoso (—▲— = seca; —●— = chuva).

Figure 3. Chlorophyll-a mean values ($n = 4$) for periphyton over the 27-day succession in IAG Reservoir during rainy and dry periods (—▲— = dry; —●— = rainy).

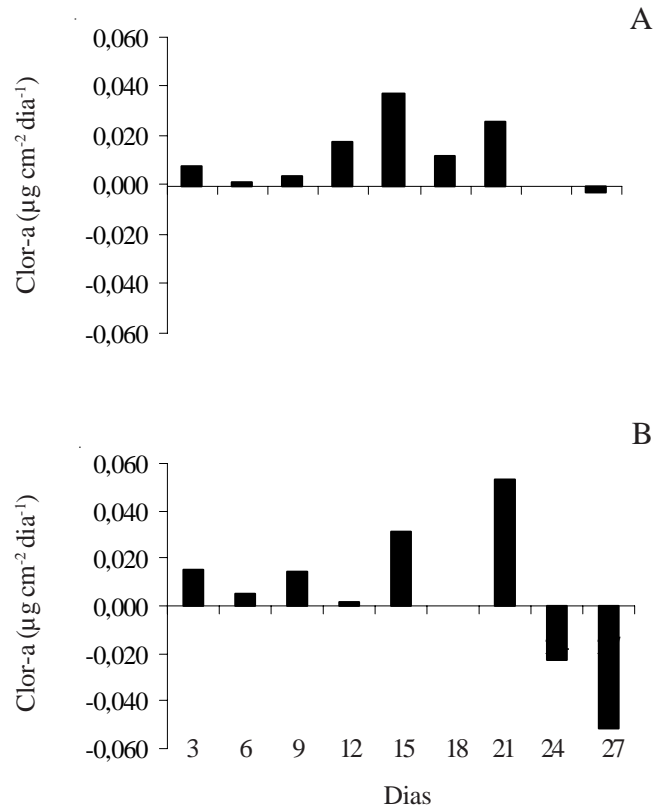


Figura 4. Acumulação de biomassa fotossintética ($n = 4$) durante a sucessão do perífiton no Lago do IAG em períodos seco (A) e chuvoso (B).

Figure 4. Photosynthetic biomass accrual ($n = 4$) for periphyton along succession in IAG Reservoir during dry (A) and rainy (B) periods.

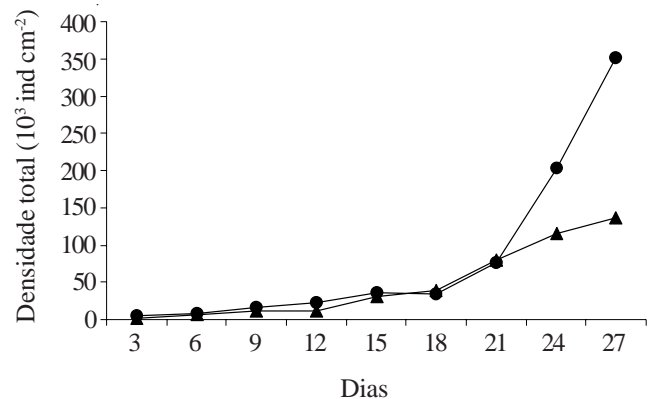


Figura 5. Densidade total das algas perifíticas ao longo dos 27 dias de sucessão no Lago do IAG em períodos seco (A) e chuvoso (B) (—▲— = seca; —●— = chuva).

Figure 5. Periphytic algae total density along the 27-day succession in IAG Reservoir during dry (A) and rainy (B) periods (—▲— = dry; —●— = rainy).

pela ordem, *Oocystis lacustris* Chod. (Oocla), *Gymnodinium* sp. (Gymno), *Frustulia rhomboides* (Ehr.) De Toni var. *rhomboides* (Frhom) e *Cosmarium majae* Strom (Cosma), que apresentaram correlação $\geq 0,5$ com este eixo (tabela 5). As duas primeiras associaram-se à sucessão no período seco e, portanto, aos menores valores de temperatura e amônio e maiores de pH, OD e PT. As duas últimas associaram-se à sucessão no período chuvoso e, assim, de forma inversa com as variáveis ambientais mencionadas anteriormente.

No eixo 2, as correlações “intra-set” mostraram a importância do bicarbonato (HCO_3^- ; $r = 0,84$) e do

ortossilicato (Si; $r = -0,78$) na ordenação das unidades amostrais no período de chuva (figura 8, tabela 4). Os táxons que apresentaram as maiores correlações ($\geq 0,4$, tabela 5) com o eixo 2 foram *Pseudanabaena galeata* Bocher (Psgal) e *Coenocystis hindakii* Stein (Coeno), que se associaram aos maiores teores de íons bicarbonato e menores de ortossilicato no período chuvoso e *Pseudanabaena mucicola* (Naum. & Hub.-Pest.) Bourr. (Psmuc), que se associou de forma inversa com estas duas variáveis ambientais. A análise indicou, ainda, que a escala sucessional (dias) não pesou na ordenação dos dados nos dois primeiros eixos. Esta variável apresentou maior correlação “intra-set” ($r = -0,68$) com o eixo 3, porém neste, a ordenação não foi significativa ($p_3 = 26\%$).

Índices biológicos (figura 9) – A riqueza (S) quase não variou durante o período seco, apresentando valor máximo no 15º dia (49 táxons). No período chuvoso, aumentou do 3º ao 12º dia, quando atingiu valor máximo (59 táxons). Em seguida, decresceu nos estádios intermediários, apresentando tendência de aumento ao longo da sucessão. Os valores médios foram muito semelhantes entre períodos, sendo levemente inferior na seca.

A dominância (D) seguiu mesma tendência de variação entre períodos climáticos até o 15º dia da sucessão, ou seja, com abrupto aumento neste estádio. Em seguida, aumentou no período chuvoso e declinou no seco. Como tendência geral, a dominância foi levemente superior no período de chuva (figura 9).

Os valores do índice de diversidade de Shannon (H') mantiveram-se relativamente estáveis e muito similares ao longo da sucessão em ambos períodos. Variaram de 3,4 a 4,4, no período seco e de 3,6 a 4,5, no chuvoso. O índice de diversidade de Simpson (1-D) foi mais sensível à dominância, apresentando maiores oscilações do que o índice de Shannon (figura 9). Variou de 0,8 a 0,9 nos períodos seco e chuvoso. Seus valores foram superiores na época seca, principalmente após o 18º dia. Apenas no 15º dia, quando a dominância foi máxima, apresentou valor inferior ao do período chuvoso.

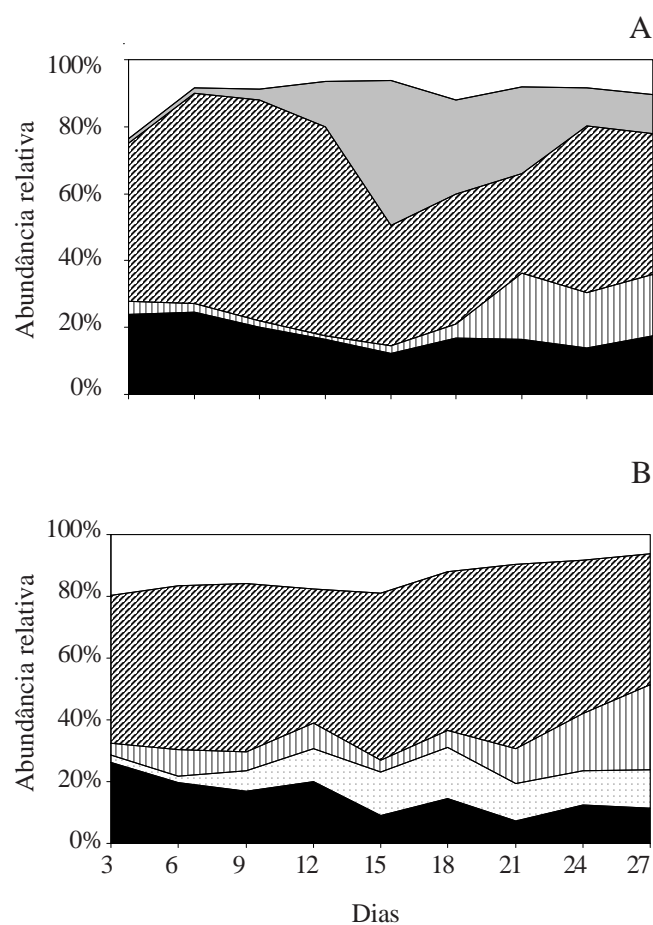


Figura 6. Abundância relativa das quatro classes de algas perifíticas mais representativas durante a sucessão no Lago do IAG nos períodos seco (A) e chuvoso (B) (■ = diatomáceas; □ = cianofíceas; ▨ = clorofíceas; ▩ = dinofíceas; ▧ = zignemafíceas; □ = outras).

Figure 6. Relative abundance of the four main classes of periphytic algae along succession in IAG Reservoir during dry (A) and rainy (B) periods (■ = diatoms; □ = cyanophytes; ▨ = chlorophytes; ▩ = dinoflagellates; ▧ = zygneaphytes; □ = other classes).

Discussão

Mudanças de biomassa fotossintética – Os valores de clorofila-a do perifíton no Lago do IAG confirmaram a limitação da comunidade pelo fósforo, conforme comprovada experimentalmente por Ferragut (1999), e foram usualmente condizentes com os encontrados em outros reservatórios oligotróficos a mesotróficos brasileiros. Na maioria dos 31 reservatórios paranaenses

Tabela 3. Táxons abundantes (> 1%) e respectivas abundâncias relativas médias ($n = 9$) ao longo da sucessão. (*) Táxons abundantes em ambos os períodos.Table 3. Abundant taxa (> 1%) and mean relative abundances ($n = 9$) along succession. (*) Abundant taxa in both periods.

Táxons	Abundância relativa (%)	
	Seco	Chuvoso
<i>Achnantidium minutissimum</i> (Kütz.) Czarn.*	1,0	1,3
<i>Aulacoseira alpigena</i> (Grun.) Kramm.*	1,7	4,4
<i>Brachysira serians</i> (Bréb. ex Kütz.) Round & Mann	0,8	2,4
<i>Chlamydomonas planctogloea</i> Skuja*	22,9	37,1
<i>Chlorella vulgaris</i> Beij.*	2,5	1,6
<i>Chroomonas nordstedhi</i> Hansg. f. <i>minor</i> Nyg.	0,0	1,2
clorofíceas 1	4,3	0,0
<i>Closteriopsis aciculares</i> (G.M. Sm.) Belc. & Swal. var. <i>acicularis</i> *	3,4	4,4
<i>Coenocystis hindakii</i> Stein	0,0	2,2
<i>Cosmarium majae</i> Strom	0,0	7,8
<i>Cryptomonas brasiliensis</i> Castro <i>et al.</i>	0,1	1,0
<i>Cryptomonas erosa</i> Ehr.*	1,6	1,0
<i>Cryptomonas tenuis</i> Pasher	1,6	0,2
<i>Didymocystis bicellularis</i> (Chodat) Kom.	0,6	1,5
<i>Didymocystis fina</i> Kom.	1,3	0,6
<i>Dinobryon acuminatum</i> Rut.	0,0	1,0
<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehr.) Mills var. <i>bilunaris</i>	9,7	0,8
<i>Eunotia faba</i> Ehr.	1,1	0,0
<i>Eunotia pectinalis</i> (O. F. Müller) Rab. var. <i>pectinalis</i>	1,1	0,0
<i>Frustulia rhomboides</i> (Ehr.) de Toni var. <i>rhomboides</i>	0,41	3,3
<i>Gymnodinium</i> sp.*	14,6	2,6
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gom.) Anagn. & Kom.	0,0	2,5
<i>Oocystis lacustris</i> Chod.	7,5	0,0
<i>Pseudanabaena moniliformes</i> Kom. & Kling*	5,3	6,0
<i>Pseudanabaena galeata</i> Bocher	1,5	0,7
<i>Rombocystis lacryma</i> Kom.	0,4	1,0
<i>Scenedesmus linearis</i> Kom. var. <i>linearis</i>	1,5	0,6
<i>Staurodesmus incus</i> (Bréb.) Teil. var. <i>incus</i> *	3,1	1,0
<i>Synura</i> sp.	0,0	1,5
<i>Tetraedriella jovetti</i> (Bourr.) Bourr.	1,1	0,0
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) Stein	0,4	1,8

estudados por Rodrigues *et al.* (2005), a biomassa foi menor do que $0,2 \mu\text{g cm}^{-2}$, com exceção ao ambiente eutrófico ($0,4 \mu\text{g cm}^{-2}$). Todavia, no Reservatório de Jurumirim foram encontrados teores mais elevados em cerca de até cinco vezes (Moschini-Carlos *et al.* 2000). Para outras represas localizadas no PEFI, foram observados valores dois a três vezes superiores em sistema mesotrófico (Moura 1997), bem como inferiores em trabalhos experimentais. Em experimento de oligotrofização em represa eutrófica (Barcelos 2003, condição oligotrófica) e de enriquecimento no Lago do IAG (Ferragut 1999, condição controle), foram

observados valores médios inferiores de 8 e 5 vezes, respectivamente. Muito provavelmente o confinamento da água nos mesocosmos tenha concorrido para a menor acumulação de biomassa, especialmente considerando as condições de baixa disponibilidade de nutrientes nesses tratamentos.

Considerando a escala sucessional, as taxas de acumulação líquida de biomassa foram mais irregulares na época chuvosa, sendo bem menores após o 21º dia em decorrência das perdas mais pronunciadas neste período. Fatores físicos, tais como regime de precipitação e oscilação no nível da água, possivelmente,

atuaram como agentes perturbadores. Por outro lado, a temperatura 6 °C em média mais elevada neste período deve ter concorrido para o aumento da acumulação de biomassa. Segundo Denicola (1996), este fator estabelece um limite de produção quando outras variáveis são ótimas, usualmente propiciando aumento de biomassa na faixa de 0-30 °C. Tendência semelhante de taxas de ganho e perda de biomassa, onde os maiores

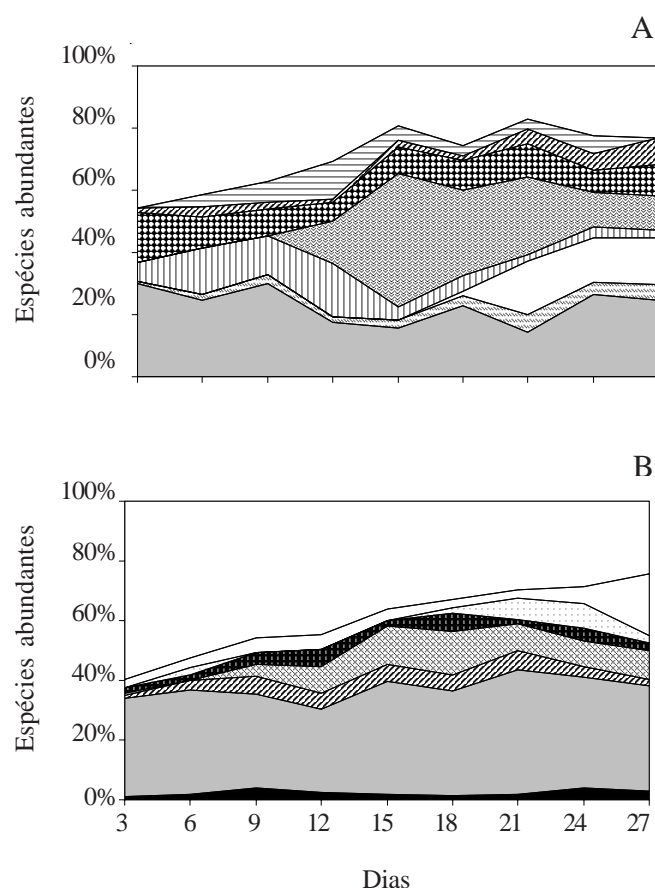


Figura 7. Variação temporal das espécies de algas perifíticas mais abundantes (densidade total > 2,5%) nos períodos seco (A) e chuvoso (B) no Lago do IAG (■ = *Brachysira serians*; ■ = *Chlamydomonas planctogloea*; ▨ = clorofíceal; ▩ = *Closteriopsis acicularis*; ▪ = *Cosmarium majae*; ▫ = *Eunotia bilunaris*; ▬ = *Frustulia rhomboides*; ▭ = *Gymnodinium* sp.; ▮ = *Leptolyngbia tenuis*; ▯ = *Oocystis lacustris*; ▰ = *Pseudanabaena moniliformes*; ▱ = *Staurodesmus incus*; □ = outras).

Figure 7. More abundant periphytic algae temporal variation (total density > 2,5%) during dry (A) and rainy (B) periods in IAG Reservoir (■ = *Brachysira serians*; ■ = *Chlamydomonas planctogloea*; ▨ = clorofíceal; ▩ = *Closteriopsis acicularis*; ▪ = *Cosmarium majae*; ▫ = *Eunotia bilunaris*; ▬ = *Frustulia rhomboides*; ▭ = *Gymnodinium* sp.; ▮ = *Leptolyngbia tenuis*; ▯ = *Oocystis lacustris*; ▰ = *Pseudanabaena moniliformes*; ▱ = *Staurodesmus incus*; □ = other species).

ganhos foram controlados pelas maiores perdas durante o período chuvoso, foi encontrada em sistema mesotrófico situado no PEFI (Moura 1997) e em outros ecossistemas do Rio Paraná (Rodrigues & Bicudo 2004), estando de acordo com a tendência geral apontada na revisão de Bicudo *et al.* (1995).

Estrutura da comunidade de algas perifíticas – Em ambos períodos climáticos foram encontradas as mesmas classes algais. Apesar das diatomáceas serem consideradas colonizadoras eficientes em regiões de clima temperado (Jones & Mayer 1983, Hoagland *et al.* 1986), as clorofíceas foram mais abundantes em todo processo sucessional e nos dois períodos de estudo. Outros trabalhos realizados em sistemas lênticos brasileiros também reportaram a contribuição das clorofíceas ou cianofíceas na fase inicial da sucessão, indicando a importância desses grupos no estabelecimento do perifíton em substratos artificiais (Barcelos 2003, Ferragut 2004, Rodrigues & Bicudo 2004).

A densidade total de algas foi similar entre períodos até o 18º dia, seguido por marcado aumento no período chuvoso. Tais variações não seguiram as tendências da clorofila-a, denotando que, principalmente no período de chuva, a comunidade esteve representada por grande número de algas diminutas. De fato, *Chlamydomonas planctogloea*, uma microalga verde flagelada, foi a espécie mais abundante em 67% dos estádios no período seco e durante toda a sucessão no período chuvoso. Apesar deste gênero ser usualmente reportado em ambientes eutróficos (Branco 1978), existem espécies características de águas ácidas oligotróficas (Lembi 1980), como verificado no Lago do IAG, cujos valores médios de pH foram de 6,1 e 5,7 para os períodos seco e chuvoso, respectivamente. Segundo Hapley-Wood (1988), as microalgas verdes são, em geral, os maiores componentes da comunidade fitoplanctônica em densidade e biomassa em águas oligotróficas. O sucesso dessas algas decorre das características morfológicas das células, tais como tamanho diminuto e elevada razão superfície/volume. Entretanto, tais algas também podem ocorrer em águas eutróficas, por crescerem em pulsos devido ao seu curto ciclo de vida. Além destes aspectos, o movimento confere outra vantagem competitiva, pois permite a exploração mais eficiente do meio (Happy-Wood 1988). Muito provavelmente *Chlamydomonas planctogloea* foi favorecida pela comprovada escassez de nutrientes no Lago do IAG (D. Bicudo *et al.* 2002, Ferragut 1999, Huszar *et al.* 2005), além de fatores hidrodinâmicos, como baixo tempo de residência do sistema e maior turbulência no período chuvoso, o que

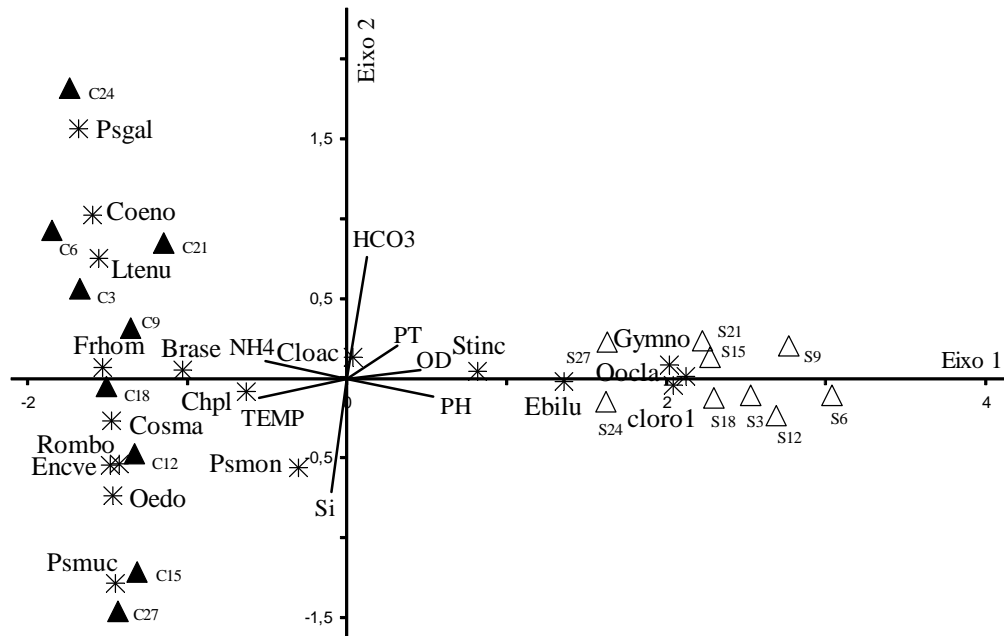


Figura 8. Ordenação pela ACC das unidades amostrais da sucessão das algas perifíticas em período seco (S) e chuvoso (C) no Lago do IAG. Números = dias sucessionais. (Abreviações: DIAS = dias da sucessão; HCO₃ = bicarbonato; NH₄ = amônio; OD = oxigênio dissolvido; PH = potencial hidrogeniônico; PT = fósforo total; Si = ortossilicato; TEMP = temperatura). Abreviação e correlação dos táxons com os eixos, conforme tabela 5. (Δ = Período seco; ▲ = Período chuvoso).

Figure 8. CCA ordination of sampling units of periphyton succession during dry (S) and rainy (C) periods in IAG Reservoir. Numbers= successional days. (Abbreviations: DIAS = days of succession; HCO₃ = bicarbonate; NH₄ = ammonium; OD = dissolved oxygen; PH = pH; PT = total phosphorus; Si = ortossilicate; TEMP = temperature). Taxa abbreviations and correlations, according to table 5. (Δ = Dry periods; ▲ = Rainy periods).

também podem favorecer espécies oportunistas. Da mesma forma, Rodrigues & Bicudo (2004) reportaram o favorecimento de uma espécie de microalga verde flagelada (*Chloromonas paradoxa* Korsch.) no

perifíton em condições de perturbação física em uma lagoa marginal no Rio Paraná. Outros trabalhos verificaram a elevada representatividade de *Chlamydomonas planctogloea* no Lago do IAG, tanto experimentalmente no perifíton em condição sem adição de nutriente ou após adição de fósforo (Ferragut 2004), quanto no fitoplâncton em ambos períodos climáticos (Lopes *et al.* 2005).

Tabela 4. Síntese dos resultados da ACC realizada a partir de uma variável temporal, sete variáveis ambientais e 18 biológicas.

Table 4. CCA synthesis carried out for one temporal, seven abiotic and 18 biological variables.

	Eixo 1	Eixo 2
Autovalores (λ)	0,671	0,186
Porcentagem de variância explicada (%)	56,8	15,8
Porcentagem de variância acumulada (%)	56,8	72,6
Correlação de Pearson (espécie-ambiente)	0,996	0,992
Teste Monte Carlo (p)		
Autovalores	0,010	0,010
Correlações espécie-ambiente	0,010	0,010

De modo geral, a comunidade de algas perifíticas apresentou maior número de espécies abundantes no período chuvoso, porém com distribuição menos equitativa ao longo da sucessão. A análise integrada das espécies e das variáveis ambientais (ACC) demonstrou que a maior fonte de variabilidade dos dados ocorreu em função do período climático. Duas espécies abundantes, *Oocystis lacustris* e *Gymnodinium* sp., associaram-se ao período seco. A primeira foi expressiva no início da sucessão e, como representante das microalgas verdes, pode ser mais comumente encontrada em condições oligotróficas (Happpy-Wood 1988). A segunda, uma dinofíceia, destacou-se na fase intermediária da sucessão no período seco, quando superou em abundância *Chlamydomonas*

Tabela 5. Correlação de Pearson & Kendall dos táxons com os eixos 1 e 2 da ACC, com seus respectivos códigos.

Tabela 5. Pearson & Kendall correlations of taxa with component 1 and 2 of CCA, and respective codes.

Táxons	Abreviações	<i>r</i> eixo 1	<i>r</i> eixo 2
<i>Brachysira serians</i> (Bréb. ex Kütz.) Round & Mann	Brase	-0,393	-0,016
<i>Chlamydomonas planctogloea</i> Skuja	Chpl	-0,354	-0,139
clorofíceas 1	cloro1	0,413	-0,079
<i>Closteriopsis acicularis</i> (G. M. Smith) Belch. & Swale var. <i>acicularis</i>	Cloac	-0,165	0,063
<i>Coenocystis hindakii</i> Stein	Coeno	-0,414	0,524
<i>Cosmarium majae</i> Strom	Cosma	-0,456	-0,222
<i>Encyonema ventricosum</i> (C. Agardh) Grun.	Encve	-0,382	-0,336
<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehr.) Mills var. <i>bilunaris</i>	Ebilu	0,329	-0,091
<i>Frustulia rhomboides</i> (Ehr.) de Toni var. <i>rhomboides</i>	Frhom	-0,482	-0,004
<i>Gymnodinium</i> sp.	Gymno	0,505	0,009
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gom.) Anagn. & Kom.	Ltenu	-0,416	0,385
<i>Oedogonium</i> sp.	Oedo	-0,386	-0,448
<i>Oocystis lacustris</i> Chod.	Oocla	0,658	-0,068
<i>Pseudanabaena galeata</i> Bocher	Psgal	-0,306	0,586
<i>Pseudanabaena moniliformes</i> Kom. & Kling	Psmom	-0,176	-0,411
<i>Pseudanabaena mucicola</i> (Naum. & Hub.-Pest.) Bourr.	Psmuc	-0,249	-0,488
<i>Rombocystis lacryma</i> Kom.	Rombo	-0,395	-0,353
<i>Staurodesmus incus</i> (Bréb.) Teil. var. <i>incus</i>	Stinc	0,147	-0,032

planctogloea no 15º estágio. Os dinoflagelados são usualmente associados a ambientes ricos em oxigênio dissolvido e seu estabelecimento é dificultado em sistemas eutróficos, nos quais há depleções periódicas deste gás (Pollinger 1988). São organismos relativamente grandes com pequena razão superfície/volume e, conseqüentemente, não competem eficientemente com algas de pequeno tamanho (Pollinger 1981). Ao que tudo indica este táxon foi favorecido pelas condições de maior disponibilidade de oxigênio dissolvido e menor de nutrientes encontradas no período seco no Lago do IAG, conforme corroborado pela CCA. De forma similar, Barcelos (2003) demonstrou a associação de outra espécie de dinofíceas (*Peridinium* sp.) no perifíton a condições de empobrecimento artificial em um reservatório eutrófico situado na mesma microbacia. Na comunidade fitoplanctônica, *Peridinium gatunense* Nygaard também foi reportada dentre as mais abundantes apenas no período seco no Lago do IAG (Lopes *et al.* 2005).

Durante o período chuvoso, *Frustulia rhomboides* (diatomácea) e *Cosmarium majae* (desmídiada) apresentaram altas correlações com o eixo 1 da ACC e associaram-se de forma inversa com as variáveis ambientais mencionadas para o período seco. A primeira distribuiu-se mais uniformemente durante a sucessão,

enquanto que a segunda foi mais expressiva a partir dos estágios intermediários, sendo exclusiva deste período. Em trabalho realizado em regiões temperadas, *Frustulia rhomboides* var. *rhomboides* apresentou preferência por águas ácidas ($5 \leq \text{pH} \leq 7$) e oligotróficas (Van Dam *et al.* 1994). As desmídias, por sua vez, são algas geralmente encontradas em águas ácidas, diluídas, pobres em cálcio e magnésio e elevados teores de CO_2 (Moss 1973, 1980). No Lago do IAG houve boa disponibilidade de CO_2 na água, particularmente no período chuvoso. Sendo assim, há indícios que essas espécies encontraram condições mais propícias para seu estabelecimento e desenvolvimento durante este período climático.

Situação distinta foi verificada por Lopes *et al.* (2005) para a comunidade fitoplanctônica do Lago do IAG. Os autores encontraram outras espécies associadas exclusivamente aos períodos seco e chuvoso, considerando-as como descritoras biológicas dos períodos de estratificação e mistura da coluna d'água. Entretanto, considerando grandes grupos, novamente, uma dinofíceas (*Peridinium gatunense*) associou-se aos valores mais elevados de pH e oxigênio dissolvido no período seco e cinco espécies de microalgas verdes associaram-se ao período chuvoso e aos maiores valores de temperatura, PT e CO_2 .

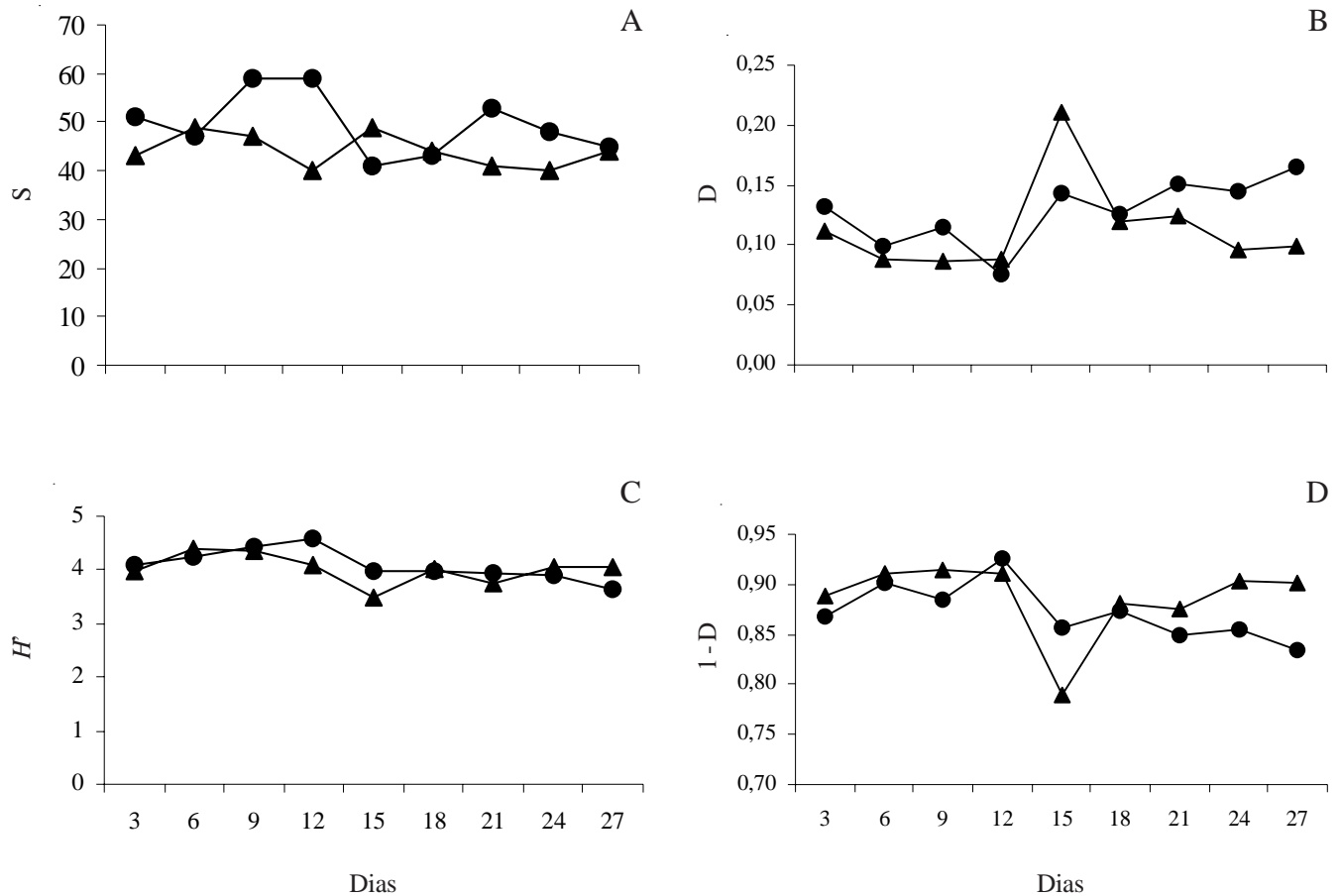


Figura 9. Variação temporal da riqueza (S) e dos índices de dominância (D), de diversidade de Shannon (H' , bits ind⁻¹) e de diversidade de Simpson (1 - D) da comunidade de algas perifíticas ao longo da sucessão em períodos seco e chuvoso no Lago do IAG (—▲— = seca; —●— = chuva).

Figure 9. Richness temporal variation (S), dominance index (D), Shannon diversity (H' , bits ind⁻¹), and Simpson diversity (1 - D) of periphytic algae along succession during dry and rainy periods in IAG Reservoir (—▲— = dry; —●— = rainy).

Ao que tudo indica, *Gymnodinium* sp. e *Oocystis lacustris* podem ser consideradas espécies perifíticas associadas às condições ambientais do Lago do IAG durante o período seco e, provavelmente, aos teores mais elevados de pH, oxigênio dissolvido, fósforo total e menores de amônio e temperatura neste período. Por outro lado, *Cosmarium majae* e *Frustulia rhomboides* var. *rhomboides* estiveram associadas às condições ambientais do Lago do IAG durante o período chuvoso.

Os índices biológicos avaliados não corroboraram as tendências acima, ou seja, apresentaram pouca variação entre períodos climáticos. A tendência esperada de aumento da diversidade com o aumento da organização da comunidade ao longo do processo sucessional também não foi observada. Entretanto, oscilações mais evidentes ocorreram em períodos de transição nos estádios intermediários da sucessão (15^o

dia de colonização) em ambos períodos climáticos, em decorrência do aumento de dominância e conseqüente diminuição do índice de diversidade de Simpson, que é mais sensível às alterações de dominância.

A diversidade de algas perifíticas no Lago do IAG pode ser considerada bem elevada, desde que o valor máximo para o índice utilizado é de 5 bits ind⁻¹ (Margalef 1983) e que todos valores foram muito superiores a 2,5 bits ind⁻¹ (Margalef 1972). Índices igualmente elevados para o perífiton também foram reportados em reservatórios eutrófico e oligotrófico situados em mesma microbacia hidrográfica em condições de redução e de adição de nutrientes em mesocosmos (Barcelos 2003, Ferragut 2004). Para a comunidade fitoplanctônica deste sistema (Lopes *et al.* 2005) também foram reportados valores elevados de diversidade apesar da riqueza ser duas vezes inferior

à verificada para o perifíton. Tais resultados indicam a não associação da elevada diversidade do Lago do IAG às condições de oligotrofia e a eventuais perturbações físicas de baixa intensidade (baixo tempo de residência) neste sistema, uma vez que comunidades perifíticas confinadas em mesocosmos também apresentaram elevada diversidade.

Este trabalho permite concluir que a limitação pelo fósforo foi determinante para a baixa acumulação de biomassa e pela pequena diferença entre os períodos climáticos, apesar das condições mais propícias no período chuvoso, como maiores temperatura e disponibilidade de formas nitrogenadas. Em termos de estrutura específica, o perifíton respondeu, primordialmente, à escala temporal sazonal (período climático) de variação, sendo que os processos autogênicos sucessionais tiveram importância secundária. Os atributos mais sensíveis a esta variabilidade foram o processo de acumulação de biomassa e as associações de espécies de algas, associadas às condições oligotróficas no Lago do IAG e às diferenças de temperatura, pH e disponibilidade das formas nitrogenadas entre períodos climáticos. Tais resultados contribuem para o conhecimento dos fatores controladores da estruturação do perifíton, um componente com elevada biodiversidade e produtividade em sistemas rasos, vindo a suprir informações sobre ambientes tropicais não degradados e, portanto, de referência para avaliações de sistemas alterados pela eutrofização.

Agradecimentos – À Fapesp, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pela bolsa de mestrado concedida à primeira autora (processo 98/0495-6) e a dois revisores anônimos, pelas críticas e sugestões.

Referências bibliográficas

- BARCELOS, E.M. 2003. Avaliação do perifíton como sensor da oligotrofização experimental em reservatório eutrófico (Lago das Garças, São Paulo). Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- BARROS, F., MAMEDE, M.C.H., MELO, M.M.R.F., LOPES, E.A., JUNG-MENDAÇOLI, S.L., KIRIZAWA, M., MUNIZ, C.F.S., MAKINO-WATANABE, H., CHIEA, S.A.C. & MELHEM, T.S. 2002. A flora fanerogâmica do PEFI: composição, afinidades e conservação. *In* Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI): unidade de conservação ameaçada pela urbanização de São Paulo. (D.C. Bicudo, M.C. Forti & C.E.M. Bicudo, eds.). Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, p.93-110.
- BICUDO, C.E.M., CARMO, C.F., BICUDO, D.C., HENRY, R., PIÃO, A.C.S., SANTOS, C.M. & LOPES, M.R.M. 2002. Morfologia e morfometria de três reservatórios do PEFI. *In* Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI): unidade de conservação ameaçada pela urbanização de São Paulo. (D.C. Bicudo, M.C. Forti & C.E.M. Bicudo, eds.). Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, p.143-160.
- BICUDO, D.C. 1990. Considerações sobre metodologias de contagem de algas do perifíton. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3:459-475.
- BICUDO, D.C., NECCHI JÚNIOR, O. & CHAMIXAES, C.B.C.B. 1995. Periphyton studies in Brazil: present status and perspectives. *In* Limnology in Brazil (J.G. Tundisi, C.E.M. Bicudo & T. Matsumura-Tundisi, eds.). Academia Brasileira de Ciências e Sociedade Brasileira de Limnologia, Rio de Janeiro, p.37-58.
- BICUDO, D.C., FORTI, M.C., CARMO, C.F., BOUROTTE, C., BICUDO, C.E.M., MELFI, A.J. & LUCAS, Y. 2002. A atmosfera, as águas superficiais e os reservatórios no PEFI: caracterização química. *In* Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI): unidade de conservação ameaçada pela urbanização de São Paulo. (D.C. Bicudo, M.C. Forti & C.E.M. Bicudo, eds.). Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, p.161-200.
- BRANCO, S.M. 1978. Hidrobiologia aplicada à Engenharia Sanitária. Companhia Estadual de Saneamento Básico, São Paulo.
- CAMPEAU, S., MURKIN, H.R. & TITMAN, R.D. 1994. Relative importance of algae and emergent plant litter to freshwater marsh invertebrates. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences* 51:681-692.
- CETTO, J.M., LEANDRINI, J.A., FELISBERTO, S.A. & RODRIGUES, L. 2004. Comunidade de algas perifíticas no reservatório de Iraí, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum* 26:1-7.
- CONTI, J.B. & FURLAN, S.A. 2003. Geocologia: o clima, os solos e a biota. *In* Geografia do Brasil. (J.L. Ross, org.). Edusp, São Paulo, p.67-207.
- CROSSETTI, L.O. & BICUDO, C.E.M. 2005. Structural and functional phytoplankton responses to nutrient impoverishment in mesocosms placed in a shallow eutrophic reservoir (Garças Pond), São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* 541:71-85.
- DENICOLA, D.M. 1996. Periphyton responses to temperature at different ecological levels. *In* Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems. (R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe, eds.). Academic Press, New York, p.150-176.
- FELISBERTO, S.A. & RODRIGUES, L. 2005. Comunidade de algas perifíticas em reservatórios de diferentes latitudes. *In* Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais. (L. Rodrigues, S.M.T. Thomaz, A.A. Agostinho & L.C. Gomes, eds.). RiMa, São Carlos, p.97-114.

- FERRAGUT, C. 1999. Efeito do enriquecimento por N e P sobre a colonização e sucessão da comunidade de algas perifíticas: biomanipulação em reservatório raso oligotrófico de São Paulo. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- FERRAGUT, C. 2004. Respostas das algas perifíticas e planctônicas à manipulação de nutrientes (N e P) em reservatório urbano (Lago do IAG, São Paulo). Tese de doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- FERRAGUT, C., LOPES, M.R.M., BICUDO, D.C., BICUDO, C.E.M. & VERCELLINO, I.S. 2005. Ficoflórula perifítica e planctônica (exceto Bacillariophyceae) de um reservatório oligotrófico raso (Lago do IAG, São Paulo). *Hoehnea* 32:137-184.
- GOLTERMAN, H.L. & CLYMO, R.S. 1969. Methods for chemical analysis of freshwaters. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburg.
- GOLTERMAN, H.L., CLYMO, R.S. & OHMSTAD, M.A.M. 1978. Methods for physical and chemical analysis of freshwaters. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HAPPEY-WOOD, C.M. 1988. Ecology of freshwater planktonic green algae. *In* Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton. (C.D. Sandgren, ed.). Cambridge University Press Cambridge, p.175-226.
- HASLE, G.R. & FRYXELL, G.A. 1970. Diatoms: cleaning and mouting for light and electron microscopy. *Transactions of the American Microscopical Society* 89:469-474.
- HILL, B.H., HERLHY, A.T., KAUFMANN, P.R., STEVENSON, R.J., MCCORMICK, F.H. & JOHNSON, C.B. 2000. Use of periphyton assemblage data as an index of biotic integrity. *Journal of North American Benthological Society* 19:50-67.
- HOAGLAND, K.D., ZLOTSKY, A. & PETERSON, C.G. 1986. The source of algal colonizer on rock substrates in a freshwater impoundment. *In* Algal Biofouling (L.V. Evans & K.D. Hoagland, eds.). Science Publishing Company, Elsevier, p.21-39.
- HUSZAR, V.L.M., BICUDO, D.C., GIANI, A., FERRAGUT, C., MARTINELLI, L.A. & HENRY, R. 2005. Subsídios para compreensão sobre a limitação de nutrientes ao crescimento do fitoplâncton e perifíton em ecossistemas continentais lênticos no Brasil. *In* Lições em Limnologia: Fronteiras Conceituais (F. Roldam, D. César & M. Marinho, eds.). RiMa Editora, São Carlos, p. 243-260.
- JONES, R.C. & MAYER, K.B. 1983. Seasonal changes in the taxonomic composition of algal communities in Lake Wingra, Wisconsin, USA. *In* Periphyton of freshwater ecosystems (R.G. Wetzel, ed.). Dr. W. Junk, The Hague, p.11-16.
- KONRATH, J., TEDESCO, C.D. & SCHWARZBOLD, A. 1998. Structural interchanges of phytoplankton and periphytic microalgae communities of a southern Brazilian coastal lake. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie* 26:1483-1486.
- LEMBI, C.A. 1980. Unicellular chlorophytes. *In*: Phytoflagellates (E.R. Coox, ed.). Elsevier-North Holland, Amsterdam, p.5-59.
- LLOYD, M. & GHELARDI, R.J. 1964. A table for calculating the equitability component of species diversity. *Journal of Animal Ecology* 33:217-225.
- LOBO, E. & LEIGHTON, G. 1986. Estruturas de las fitocenosis planctônicas de los sistemas de desembocaduras de rios y esteros de la zona central de Chile. *Revista de Biología Marina*. 22:143-170.
- LOPES, M.R.M., BICUDO, C.E.M. & FERRAGUT, C. 2005. Short term spatial and temporal variation of phytoplankton in a shallow tropical oligotrophic reservoir, southeast Brazil. *Hydrobiologia* 542:235-247.
- LOWE, R.L. 1996. Periphyton patterns in lakes. *In* Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems (R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe, eds.). Academic Press, New York, p.3-30.
- LUND, J.W.G., KIPLING, C. & LE-CREN, E.D. 1958. The inverted microscope method of estimating algal number and the statistical basis of estimating by counting. *Hydrobiologia* 11: 143-170.
- MACKERETH, F.J.H., HERON, J. & TALLING, J.F. 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. Ed. Wilson, Son, Kendall.
- MARGALEF, R. 1972. Homage to Evelyn Hutchinson, or why is there an upper limit to diversity. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* 44:221-235.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Omega, Barcelona.
- MCCORMICK, P.V. & STEVENSON, R.J. 1998. Periphyton as a tool for ecological assessment and management in the Florida Everglades. *Journal of Phycology* 34:726-733.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M.J. 1997. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 3.0. MjM Software Design, Oregon.
- MOSCHINI-CARLOS, V., HENRY, R. & POMPÊO, M.L.M. 2000. Seasonal variation of biomass and productivity of the periphytic community on artificial substrata in the Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brasil). *Hydrobiologia* 434:35-40.
- MOSS, B. 1973. The influence of environmental factors on distribution of freshwater algae: na experimental study; II The role of pH and the carbon dioxide-bicarbonate system. *Journal of Ecology* 61:172-192.
- MOSS, B. 1980. Ecology of fresh waters. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- MOURA, A.N. 1997. Estrutura e produção primária da comunidade perifítica durante o processo de colonização em substrato artificial no Lago das Ninféias, São Paulo, SP: Análise comparativa entre períodos chuvoso e seco. Tese de doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- PAN, Y., STEVENSON, R.J., VAITHIYANATHAN, P., SLATE, J. & RICHARDSON, C.J. 2000. Changes in algal assemblages along observed and experimental phosphorus gradients in a subtropical wetland, USA. *Freshwater Biology* 44:339-353.

- POLLINGHER, U. 1981. The structure and dynamics of the phytoplankton assemblages in Lake Kinneret, Israel. *Journal of Plankton Research* 3:93-105.
- POLLINGHER, U. 1988. Freshwater armored dinoflagellates: growth, reproduction strategies, and population dynamics. *In* Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton (C.D. Sandgren, ed.). Cambridge University Press, Cambridge, p.134-174.
- RODRIGUES, L. & BICUDO, D.C. 2004. Periphytic algae. *In* The upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation. (A.A. Agostinho, S.M. Thomaz & N.S. Hahn, eds.). Kluwer, Backhuys, p.125-143.
- RODRIGUES, L. FONSECA, I.A., LEANDRINI, J.A., FELISBERTO, S.A. & SILVA, E.L.V. 2005. Distribuição espacial da biomassa perifítica em reservatórios e relação com o tipo de substrato. *In* Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais. (L. Rodrigues, S.M.T. Thomaz, A.A. Agostinho & L.C. Gomes, eds.). RiMa, São Carlos, p.87-96.
- SARTORY, D.P. & GROBBELAAR, J.E. 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia* 114:177-187.
- SHANNON, C.E. & WEAVER, W. 1963. The mathematical theory of communication. University Press, Urbana, Illinois.
- SHEPHERD, G.J. 1996. Fitopac 1: manual do usuário. Unicamp, Campinas.
- SIMPSON, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163:688.
- SLÁDECEK, V. & SLÁDECKOVÁ, A. 1964. Determination of the periphyton production by means of the glass slide method. *Hydrobiologia* 23:125-158.
- STRICKLAND, J.D. & PARSONS, T.R. 1960. A manual of sea water analysis. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, 125p.
- SOLORZANO, L. 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology & Oceanography* 14:799-801.
- TANIGUCHI, G.M., BICUDO, D.C. & SENNA, P.A.C. 2005. Gradiente litorâneo-limnético do fitoplâncton e ficoperifíton em uma lagoa da planície de inundação do Rio Mogi-Guaçu. *Revista Brasileira de Botânica* 28:137-147.
- VALDERRAMA, G.C. 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Marine Chemical* 10:109-122.
- VAN DAM, H., MERTENS, A. & SINKILDAM, J. 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Journal of Aquatic Ecology* 28:117-133.
- VERCELLINO, I.S. 2001. Sucessão da comunidade de algas perifíticas em dois reservatórios do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo: influência do estado trófico e período climatológico. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- WETZEL, R.G. 1996. Benthic algae and nutrient cycling in lentic freshwater ecosystems. *In*: Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems (R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe, eds.). Academic Press, New York, p.641-667.
- WETZEL, R.G. & LIKENS, G.E. 1991. *Limnological Analyses*. Springer-Verlag, New York.