

UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS – UNISINOS  
UNIDADE ACADÊMICA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA  
DOUTORADO

MARIANE CENIRA PADILHA BRIZOLLA

**EFEITOS DOS PROCESSOS LOCAIS E REGIONAIS NA ESTRUTURA DAS  
COMUNIDADES FITOPLANCTÔNICAS DE ÁREAS ÚMIDAS  
SUBTROPICAIS**

SÃO LEOPOLDO

2020

MARIANE CENIRA PADILHA BRIZOLLA

**EFEITOS DOS PROCESSOS LOCAIS E REGIONAIS NA ESTRUTURA DAS  
COMUNIDADES FITOPLANCTÔNICAS DE ÁREAS ÚMIDAS  
SUBTROPICAIS**

Tese apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Doutora pelo Programa de Pós-Graduação em Biologia, área de concentração Diversidade e Manejo da Vida Silvestre, da Universidade do Vale do Rio dos Sinos.

Orientadora: Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Ana Maria Leal-Zanchet

SÃO LEOPOLDO  
2020

B862c      Brizolla, Mariane Cenira Padilha.  
Efeitos dos processos locais e regionais na estrutura das  
comunidades fitoplanctônicas de áreas úmidas subtropicais /  
Mariane Cenira Padilha Brizolla. – 2020.  
118 f. : il. ; 30 cm.

Tese (doutorado) – Universidade do Vale do Rio dos Sinos,  
Programa de Pós-Graduação em Biologia, 2020.  
“Orientadora: Profª Drª Ana Maria Leal-Zanchet.”

1. Região subtropical. 2. Processos regionais. 3. Processos  
locais. 4. Dispersão. 5. Ecologia de microalgas. I. Título.

CDU 573

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
(Bibliotecária: Amanda Schuster – CRB 10/2517)

*Aos meus pais, por serem uma fonte de inspiração.*

## **Agradecimentos**

Primeiramente, agradeço a minha orientadora, professora Dr<sup>a</sup> **Ana Maria Leal-Zanchet**. O seu acolhimento foi de extrema importância para que eu pudesse desenvolver o meu trabalho. Muita obrigada por toda sua paciência e compreensão ao longo desses três anos.

Não poderia deixar de agradecer a professora Dr<sup>a</sup> **Luciane Crossetti** que é uma inspiração como limnóloga e pessoa. Mesmo distante sempre estava pronta para responder aos meus anseios e disposta a me receber para tirar dúvidas e me incentivar a não desistir. Muito obrigada, minha eterna gratidão!

Agradeço também a professora Dr<sup>a</sup> **Lezilda Carvalho Torgan** que sempre está disposta a ajudar com muita paciência e grande conhecimento sobre o mundo das microalgas.

Aos **professores** e **colegas** do **PPG** em **Biologia**, por todo apoio e conversas ao longo dos anos.

Agradeço as laboratoristas **Leticia Guterres** e **Aimée Silva** que foram de extrema importância para a realização das análises químicas da água.

Ao laboratorista **Diego Brum** e o professor Dr. **Mauricio Roberto Veronez** pelo auxílio nas análises de imagens.

Aos colegas do **IPP** por me acolherem muito bem no laboratório.

Ao colega e amigo **João Alberto Leão Braccini**. Conhecemo-nos no início de 2007 na graduação e seguimos juntos. Com certeza a tua amizade me fortaleceu nos momentos mais difíceis dessa trajetória acadêmica, principalmente no doutorado.

À **CAPES/Prosup** pela concessão da bolsa parcial de doutorado.

À minha **família**, meu **pai**, minha **mãe**, meus **irmãos**, que sempre do meu lado me deram forças para aguentar todas as adversidades.

Ao **Arthur Cardoso de Ávila**. Obrigada por toda a paciência, dedicação e amor. Não teria conseguido sem você ao meu lado.

**A todos estes e muitos outros, Muito Obrigada!**

*“Por vezes sentimos que aquilo que fazemos não é senão uma gota de água no mar. Mas o mar seria menor se lhe faltasse uma gota”.*

(Madre Teresa de Calcuta)

## RESUMO

Uma das principais questões que desafia a ecologia é conhecer como os diferentes fatores históricos, locais, regionais e a capacidade de dispersão das espécies determinam a estrutura e a dinâmica das comunidades biológicas. Tradicionalmente, os processos locais são utilizados para elucidar a estrutura das comunidades, no entanto, nos últimos anos a ecologia de metacomunidades busca integrar aos fatores locais, os fatores regionais, enfatizando a importância da dimensão espacial em estudos de ecologia. Através da exploração dos fatores locais e regionais sobre os ecossistemas aquáticos é possível indicar as consequências das mudanças antrópicas e trabalhar na conservação dos ecossistemas aquáticos, com políticas de conservação eficientes. Nesse sentido, estudos abordando a possível dinâmica de mudanças em áreas úmidas tornam-se indispensáveis, principalmente considerando as metacomunidades fitoplanctônicas que manifestam uma rápida resposta às mudanças ambientais. Baseado nesses pressupostos, o objetivo geral dessa tese foi analisar a estrutura do fitoplâncton em um gradiente espacial de áreas úmidas da planície costeira do sul do Brasil, verificando o padrão de distribuição da comunidade, a sua estrutura funcional baseada em grupo funcionais morfológicos (MBFG), e a contribuição das variáveis locais e regionais. Foram realizadas coletas entre os meses de maio e junho de 2017 em 15 áreas úmidas da planície costeira do Rio Grande do Sul abrangendo uma extensão de 560 Km. Em relação aos principais resultados obtidos, foram identificadas 114 espécies distribuídas em nove classes fitoplanctônicas. Verificou-se um padrão de distribuição da comunidade contrário ao aninhamento (*anti-nested*), o qual se correlacionou principalmente com a variável STD (sólidos totais dissolvidos), que tende a promover a limitação de luz interferindo na capacidade fotossintética das microalgas. A classe Zygnematophyceae apresentou o maior valor de riqueza total e o maior valor de biomassa total. O grupo morfofuncional IV (pequenos organismos não flagelados) foi o mais representativo em número de espécies, enquanto o grupo morfofuncional VII (grandes colônias mucilaginosas) apresentou os maiores valores de biomassa. Em relação à abordagem de metacomunidades, observamos que há influência dos fatores locais e regionais. O decaimento da similaridade com a distância e o padrão *anti-nested* sofrem o efeito do espaço evidenciando uma limitação da dispersão de espécies. Os fatores locais e regionais tendem a contribuir para os padrões observados e mostram

uma estruturação espacial das comunidades fitoplanctônicas nas áreas úmidas estudadas sendo influenciadas principalmente por espécies que dominam ambientes rasos com domínio de macrófitas. Considerando a composição total de espécies, a turbidez foi a única variável que esteve associada com a estrutura da comunidade. Em relação às classes taxonômicas, houve a formação de diferentes agrupamentos de acordo com a classe analisada, onde os melhores ajustes contiveram urbanização, nitrito, área, oxigênio e STD. Os resultados do presente estudo destacam quão dinâmicas e complexas são as comunidades fitoplanctônicas, havendo expressivo aumento do conhecimento sobre os fatores que influenciam as comunidades de microalgas em áreas úmidas naturais subtropicais.

**Palavras chave:** região subtropical; processos regionais; processos locais; dispersão, ecologia de microalgas.



## ABSTRACT

One of the main questions that challenges community ecology is to know how the different local and regional factors, and the dispersion capacity of species determine the structure and dynamics of biological communities. Traditionally, local processes are used to describe community structures, however, in recent years the ecology of metacommunities seeks to integrate local factors with regional factors, emphasizing the importance of the spatial dimension in ecology studies. Through the exploration of local and regional factors influence on aquatic ecosystems, it is possible to indicate the consequences of human impacts and work on the conservation of aquatic ecosystems, with efficient conservation policies. Based on these assumptions, the main objective of this thesis was to analyze the phytoplankton structure in a spatial gradient of wetlands at the coastal plain of southern Brazil taking into account the distribution patterns of the communities, its functional structure based on functional morphological groups (MBFG), and the influence of local and regional variables. The sampling was carried out between the months of May and June 2017 in 15 wetlands of the coastal plain of Rio Grande do Sul, covering an extension of 560 km. In relation to the main results obtained, 114 phytoplankton species were identified, distributed in nine phytoplankton classes. There was a community distribution pattern opposed to the nested pattern (anti-nested), which was correlated mainly with the variable TDS (total dissolved solids), which tends to promote light limitation by interfering with photosynthetic ability of microalgae. The Zygnematophyceae class presented the highest total species richness and the highest total biomass value. The functional morpho group IV (small non-flagellated organisms) was the most representative in number of species, and the functional morpho group VII (large mucilaginous colonies) had the highest biomass values. Regarding the metacommunity approach, it was observed that there was an influence of local and regional factors. The decay of similarity with distance and anti-nested pattern, are influenced by the the effect of space, evidencing a limitation of species dispersion. The local and regional factors tend to contribute to the observed patterns and show a spatial structure of phytoplankton communities in the studied wetlands, influenced mainly by species that dominate shallow environments with dominance of macrophytes. Considering the total species composition, turbidity was the only variable that was associated with the community structure. Regarding the

taxonomic classes, different groups were formed according to the analyzed class, where the better adjustments contained urbanization, nitrite, area, dissolved oxygen and total dissolved solids. The results of the present study highlight how dynamic and complex the phytoplankton communities are, with a significant increase in knowledge about the factors that influence microalgae communities in natural subtropical wetlands.

**Keywords:** subtropical region; regional processes; local processes; dispersal; microalgae ecology.

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO I

**FIGURA 1** Área de estudo localizada na Planície Costeira do sul do Brasil. Os números indicam as áreas úmidas amostradas.....52

**FIGURA 2** Riqueza total das classes fitoplanctônicas em 15 áreas úmidas da Planície Costeira do sul do Brasil.....58

**FIGURA 3** Biomassa relativa das classes fitoplanctônicas nas 15 áreas úmidas amostradas na Planície Costeira do sul do Brasil.....59

**FIGURA 4** Análise de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) mostrando a relação entre as áreas amostradas na Planície Costeira do sul do Brasil baseada na composição das comunidades fitoplanctônicas.....61

**FIGURA 5** Análise de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) mostrando o agrupamento das classes taxonômicas através das suas distribuições geográficas e as suas relações com as variáveis ambientais de 15 áreas úmidas amostradas na Planície Costeira do sul do Brasil. Classe Bacillariophyceae (A), classe Chlorophyceae (B), classe Cyanophyceae (C), classe Euglenophyceae (D), classe Trebouxiophyceae (E) e classe Zygnematophyceae (F).....62

**FIGURA 6** Relação entre a similaridade das comunidades fitoplanctônicas e a distância geográfica de 15 áreas úmidas amostradas na Planície Costeira do sul do Brasil.....63

### CAPÍTULO II

**FIGURE 1** Study area in the coastal plain of southern Brazil. Numbers indicate the sampled wetlands.....91

**FIGURE 2** PCA ordination of the environmental and landscape variables of 15 wetlands of the coastal plain of southern Brazil.....96

**FIGURE 3** Distribution matrix of the phytoplankton composition between the 15 wetlands of the coastal plain of southern Brazil; black lines indicate the occurrence of the species in each wetland.....100

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO I

**Tabela 1** Variáveis ambientais e da paisagem das 15 áreas úmidas amostradas no estudo.....57

**Tabela 2** Resultados dos testes de Mantel acessando a influência da distância geográfica e da distância ambiental sobre a similaridade na composição das comunidades fitoplanctônicas nas áreas úmidas amostradas, para a comunidade total e classes taxonômicas amostradas. Relações significativas estão em negrito.....60

**Tabela Suplementar** Espécies fitoplanctônicas identificadas nas 15 áreas úmidas amostradas na planície costeira do Sul do Brasil.....81

### CAPÍTULO II

**Table 1** Minimum (min) and maximum (max) values, mean and standard deviation (SD) of the variables of the 15 wetlands sampled on the coastal plain of southern Brazil.....96

**Table 2** Nestedness values ordinated by species richness (NODF) and abundance considering species weight (WNODF) for the total composition of the phytoplankton community of 15 wetlands of the coastal plain of southern Brazil.....98

**Table 3** Nestedness values ordinated by species richness (NODF) and abundance considering species weight (WNODF) for phytoplankton classes and functional classification (MFGB) of 15 wetlands of the coastal plain of southern Brazil.....98

**Table 4** Spearman's rank correlation analysis of species, taxonomic groups and functional classification (MBFG) with environmental variables.....99

## SUMÁRIO

<b>1. Introdução geral</b> .....	14
1.1 Áreas úmidas.....	14
1.2 Padrões de distribuição das comunidades biológicas.....	17
1.3 Dispersão de microalgas.....	20
1.4 Comunidade fitoplanctônica.....	22
1.5 Atributos funcionais do fitoplâncton.....	24
2. Objetivo geral.....	26
2.1 Objetivos específicos.....	26
3. Hipóteses.....	26
4. Apresentação geral.....	27

### **Capítulo I - Diversidade fitoplanctônica em áreas úmidas subtropicais: Padrões de similaridade, efeitos da distância e do ambiente**

Resumo.....	46
Introdução.....	47
Materiais e métodos.....	50
Resultados.....	56
Discussão.....	63
Conclusões.....	68
Agradecimentos.....	68
Referências.....	69
Tabela suplementar.....	81

### **Capítulo - II Nestedness of the phytoplankton community in subtropical wetlands: a taxonomic and functional approach**

Abstract.....	85
Introduction.....	86
Materials and methods.....	89
Results.....	94
Discussion.....	99
Conclusions.....	104
Acknowledgments.....	105
References.....	106

<b>Considerações finais</b> .....	118
-----------------------------------	-----

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

### 1.1 Áreas úmidas

As áreas úmidas são ecossistemas importantes para a biodiversidade ainda pouco explorados no que se refere aos seus padrões ecológicos. A dificuldade de compreensão sobre esses habitats começa com a sua própria definição (BOZELLI et al., 2018). São ecossistemas difíceis de serem definidos, pois a sua presença, extensão e características funcionais dependem das características climáticas, hidrológicas e geomorfológicas da região onde estão inseridos (JUNK et al., 2014). Outro aspecto importante a ser considerado é a influência antrópica que as áreas úmidas sofrem devido aos mais diversos interesses (BOZELLI et al., 2018). A diversidade de características, das áreas úmidas, em geral, resulta em definições restritas, confusas, genéricas e, até mesmo, divergentes (SEMENIUK E SEMENIUK, 2011; GOMES E JUNIOR 2017; MALTCHIK et al., 2017). Além disso, há dezenas de termos locais para os diferentes tipos de áreas úmidas e há uma falta de parâmetros amplamente aceitos para defini-las, o que contribui ainda mais para delimitar e classificar esses ambientes (JUNK et al. 2015).

Portanto, não existe ainda uma única, indisputável e ecologicamente correta definição para esses ambientes (COWARDIN et al. 1979). Na literatura internacional, encontramos descrições que iniciaram com a definição do Serviço Estadunidense de Pesca e Vida Silvestre (USFWS) em 1956, com o foco na preservação de habitats de aves aquáticas (SHAW E FREDINE, 1956; MITSCH E GOSSELINK, 2007). Em 1971, permanecendo com o foco na conservação de habitats de aves aquáticas, mas abrangendo uma escala global, a Convenção de Ramsar, um tratado intergovernamental voltado à conservação e uso racional das áreas úmidas e seus recursos, apresentou uma nova definição, que ainda é muito utilizada:

[...] extensões de brejos, pântanos e turfeiras, ou superfícies cobertas de água, sejam de regime natural ou artificial, permanentes ou temporárias, estancadas ou correntes, doces, salobras ou salgadas, incluídas as extensões de água marinha cuja profundidade na maré baixa não exceda os seis metros.

Há outras classificações propostas ao longo do tempo em diferentes países, onde os critérios adotados diferiram muitas vezes de acordo com as características peculiares

de cada território, como, por exemplo, no Canadá (TARNOCAI, 1980), Estados Unidos (COWARDIN et al., 1979), Austrália (PAIJMANS et al., 1985), Argentina (NEIFF, 2001), África do Sul (TAYLOR et al., 1995). Nesses países, os principais critérios estabelecidos foram geomorfologia, composição vegetal, fatores hidrológicos, fauna, solo, ou até mesmo o estresse provocado pelo fogo (JUNK et al., 2014).

O Brasil é um país de grande extensão territorial que abriga uma enorme variedade de áreas úmidas que cobrem 20% de todo território nacional (JUNK et al., 2011). Encontramos essa diversidade de áreas úmidas no Pantanal Mato-grossense, nas áreas baixas da Amazônia, nas savanas inundadas do rio Araguaia e na planície costeira do Rio Grande do Sul (MALTCHIK et al., 2003). Nas demais áreas da planície costeira brasileira, extensas e numerosas áreas úmidas se conectam, assim como grandes manguezais, que são encontrados em latitudes entre 28-30°S (JUNK et al., 2014). O estado do Rio Grande do Sul, mais especificamente, possui cerca de 3.441 áreas úmidas, o que representa uma área de inundação de aproximadamente 30.000 km<sup>2</sup> (MALTCHIK et al., 2003), sendo distribuídas por todo o estado, em cinco províncias geomorfológicas: Planalto, Depressão Central, Planície Costeira, Planalto da Campanha e Escudo Cristalino (HAUSMAN, 1995).

Considerando que as áreas úmidas brasileiras apresentam peculiaridades que as diferenciam daquelas dos países de clima temperado ou frio, elas não podem ser definidas de acordo com a literatura internacional. No Brasil, a maior parte das áreas úmidas seca completamente durante o período de águas baixas (período de seca) e a acumulação de material orgânico no solo é baixa, pois o solo é aerado durante o período de seca e o material orgânico fica rapidamente oxidado devido às altas temperaturas (JUNK et al., 2014). Considerando as peculiaridades das áreas úmidas brasileiras, Junk et al. (2014) estabeleceram uma definição que comporta toda a diversidade desses ambientes ao longo da extensão territorial brasileira:

Áreas Úmidas são ecossistemas na interface entre ambientes terrestres e aquáticos, continentais ou costeiros, naturais ou artificiais, permanentemente ou periodicamente inundados por águas rasas ou com solos encharcados, doces, salobras ou salgadas, com comunidades de plantas e animais adaptadas à sua dinâmica hídrica.

A disponibilidade dos recursos hídricos é um aspecto importante para a sustentabilidade de uma região (TAYLOR et al., 1995) e as áreas úmidas em seu estado



natural são fontes de benefício substancial para a sociedade (VUUREN e ROY, 1993). Dentre os principais serviços proporcionados pelas áreas podem ser listados: estocagem periódica da água e a sua lenta devolução para os igarapés, córregos e rios conectados, reduzindo com isso as flutuações do nível da água e o perigo de enchentes e secas catastróficas; recarga dos aquíferos e do lençol freático; retenção de sedimentos; purificação da água; fornecimento de água limpa; dessedentação de animais, silvestres e domésticos; irrigação da lavoura; regulação do microclima; recreação (banho, pesca, lazer); ecoturismo; manutenção da biodiversidade; estocagem de carbono orgânico; moradia para populações tradicionais (JUNK et al., 2014).

O hidroperíodo das áreas úmidas é o processo responsável pela manutenção dos seus fatores internos determinando as condições físicas, químicas e biológicas desses ambientes (MITSCH E GOSELINK, 2000; GASCÓN et al., 2005) com influência direta na composição vegetal, riqueza de espécies, produtividade primária, fluxo de matéria orgânica, decomposição e exportação de matéria orgânica particulada e dissolvida, ciclagem e disponibilidade de nutrientes (MITSCH E GOSELINK, 2000). A ampla heterogeneidade espaço-temporal, que induz mudanças, principalmente nas comunidades planctônicas (WARD E TOCKNER, 2001) e a alta diversidade biológica (MITSCH E GOSELINK, 2000; WILLIAMS, 2006) colocam as áreas úmidas como importantes modelos para o estudo da biodiversidade e para o entendimento de padrões e processos ecológicos e evolutivos (BLAUSTEIN E SCHWARTZ, 2001).

Em contraste com a sua extrema importância para a biodiversidade há uma enorme falta de conhecimento sobre padrões de biodiversidade de áreas úmidas (JUNK et al., 2013). Esse fato se agrava quando consideramos áreas úmidas pequenas, pois são frequentemente negligenciadas em estudos ecológicos e ambientais. As pequenas áreas úmidas são habitats cuja sua área total não excede 2 ha (20.000 m<sup>2</sup>) e têm pequena profundidade (até 2 m em períodos de maior inundação) (BOZELLI et al., 2018). Em nível mundial estima-se que mais de 50% das áreas úmidas já foram perdidas ou tiveram sua integridade comprometida (DUGAN, 1993; MITSCH E GOSELINK, 2007). As principais atividades antrópicas que ameaçam as áreas úmidas do mundo são: expansão agrícola, criação de reservatórios e diques, invasão de espécies exóticas e variação climática global (JUNK et al., 2013). Estima-se que cerca de 20% do território do Brasil é formado por áreas úmidas (HAASE E RÄTSCH, 2010). No extremo sul do Brasil (RS), as áreas úmidas ocupam aproximadamente 10,7% do estado (MALTCHIK

et al., 2002). Estudos apontam que aproximadamente 90% das áreas úmidas originais já foram destruídas no Sul do Brasil principalmente devido à expansão agrícola, especialmente lavouras de arroz irrigado (MALTCHIK et al., 2003; GOMES E MAGALHÃES, 2004).

## 1.2 Padrões de distribuição das comunidades biológicas

Um dos principais objetivos da ecologia e biogeografia é identificar e entender como os fatores históricos, ambientais e a capacidade de dispersão das espécies determinam e influenciam a estrutura e a dinâmica das comunidades (COTTENIE, 2005; HEINO et al., 2009; LOGUE et al., 2011; SOBRAL E CIANCIARUSO, 2012). Diamond (1975), em um estudo clássico sobre a avifauna do arquipélago de Nova Guiné, observou que diversos pares de espécies nunca ou raramente ocorriam conjuntamente em uma mesma ilha. Desde então, as regras de montagem das comunidades biológicas têm sido definidas como os processos ecológicos que atuam sobre o conjunto regional de espécies, e determinam a estrutura das comunidades definindo seus padrões no espaço e no tempo (KEDDY, 1992).

Os processos ecológicos regulam a composição e a estrutura das comunidades ao longo de diferentes escalas espaciais (LEIBOLD, 2002; BUCKLEY et al., 2010; GÓMEZ et al., 2010; GOTELLI et al., 2010; MCGILL, 2010). Na escala espacial regional (<1000 Km), os fatores que atuam são os processos estocásticos que incluem deriva ecológica, limitação na dispersão, especiação e extinção aleatórias e neutralidade no fitness das espécies (KRAFT *et al.*, 2008; CHASE, 2010; PAVOINE E BONSALL, 2011). Já na escala espacial local (<1 Km), os processos determinísticos que são baseados em modelos de nicho, como por exemplo, interações ecológicas e heterogeneidade ambiental regulam a diversidade de espécies (CHASE, 2010; PAVOINE E BONSALL, 2011; SOBRAL E CIANCIARUSO, 2012). Tradicionalmente, os processos locais são preferencialmente utilizados para explicar a estrutura das comunidades (HEINO, 2009), no entanto, há um consenso crescente de que tanto os processos locais, quanto os processos regionais influenciam a distribuição de espécies e a manutenção das comunidades (SOBRAL E CIANCIARUSO, 2012).

O reconhecimento de que os processos locais e regionais podem afetar os padrões ecológicos das comunidades (LOGUE et al., 2011) enfatiza a importância de

levar em conta a dimensão espacial ao estudar as comunidades biológicas (BOHNENBERGER et al., 2018). Os fatores espaciais desempenham um papel significativo na semelhança da composição de espécies entre diferentes sítios devido à limitação da dispersão, conectividade e dissimilaridade geográfica (LEIBOLD et al., 2004; HEINO et al., 2015). Hábitats mais próximos e com condições ambientais similares possuem comunidades formadas a partir de um determinado conjunto de espécies que estão sujeitas a filtros ambientais semelhantes (PERES-NETO E LEGENDRE 2010; DECLERCK et al. 2011; D'AMEN et al. 2015). Entretanto, à medida que a dissimilaridade ambiental aumenta com a distância, a similaridade na composição de espécies diminui (SOININEN et al. 2007).

Os estudos ecológicos incluem diferentes escalas espaciais, separadas em diversidade local de espécies (diversidade alfa), as diferenças na diversidade entre escalas temporais e espaciais (diversidade beta) e a diversidade regional (diversidade gama) (JONES et al., 2012). Quando consideramos as diferentes escalas de estudo da diversidade biológica, a diversidade beta é relatada como uma das melhores formas de se medir a biodiversidade em ecossistemas aquáticos, especialmente em estudos com metacomunidades (ANDERSON et al., 2011). A diversidade beta quantifica a dissimilaridade de espécies entre as comunidades ao longo de gradientes espaciais (BENDER et al., 2016; WOJCIECHOWSKI et al., 2017) e pode ser explicada pela substituição de espécies entre sítios (BASELGA, 2010), ou o aninhamento que refere-se à perda ordenada de espécies em uma comunidade (PATTERSON E ATMAR, 1986; WRIGHT et al., 1998). Nesse sentido, as metacomunidades são consideradas como um conjunto de comunidades locais que estão ligadas por meio de múltiplas espécies que apresentam potencial de dispersão (LEIBOLD et al., 2004).

O aninhamento é um padrão de distribuição importante e bem estudado nas metacomunidades (PINHA et al., 2016). Esse modelo foi descrito pela primeira vez para as faunas insulares (DARLINGTON, 1957; PATTERSON E ATMAR, 1986) e foi atribuído às taxas diferenciais de extinção e colonização (ULRICH et al., 2009). Desde então, o aninhamento tem sido amplamente relatado em estudos de metacomunidades para diferentes grupos, tais como mamíferos (PATTERSON e ATMAR, 1986), aves (BLAKE, 1991; SCHUH E GUADAGNIN, 2018), macroinvertebrados aquáticos (HEINO, 2009; HEINO et al., 2010), moluscos (HEINO E MUOTKA, 2005), algas

perifíticas (SCHNECK et al., 2011), fitoplâncton (BOHNENBERGER et al., 2018), bacterioplâncton (LIMA et al., 2020).

Em um padrão aninhado, a composição de espécies de comunidades com menos espécies é um subconjunto da composição de espécies de comunidades mais ricas (ULRICH et al., 2009). O padrão aninhado demonstra a distribuição de espécies que são comuns na maioria das áreas, senão em todas as comunidades locais, enquanto espécies raras ou menos frequentes tendem a ocorrer somente nas áreas mais diversas (SOININEN, 2008; SOININEN E KÖNGÄS, 2012). A perda gradual de espécies é influenciada por fatores que levam à extinção seletiva ou colonização (ULRICH et al., 2009). Entre esses fatores, o grau de isolamento, a área (HIGGINS et al., 2006) e a heterogeneidade ambiental (HYLANDER et al., 2005) dos sítios podem afetar dispersores ineficientes ou sensíveis a condições adversas (BENDER et al., 2016).

A heterogeneidade ambiental gera o aninhamento quando as espécies generalistas ocorrem em todos os locais e as espécies especialistas ocorrem apenas em locais onde os seus requisitos ecológicos são atendidos (HONNAY et al., 1999). Áreas maiores podem abrigar um número maior de espécies reduzindo, assim, o risco de extinção, mesmo de espécies que podem ser mais propensas a esse fator (BOECKLEN, 1997). A relação entre colonização e aninhamento está associada à capacidade de dispersão das espécies. Apenas os dispersores mais eficazes ocorrem em locais isolados, enquanto locais menos isolados abrigam tanto os eficientes, quanto os ineficientes dispersores (PATTERSON E ATMAR, 1986). No entanto, mesmo se uma comunidade é aninhada poucas espécies podem estar dentro do aninhamento perfeito, pois um valor de aninhamento total raramente é encontrado (SOININEN e KÖNGÄS, 2012).

O aninhamento de uma metacomunidade pode ser baixo, especialmente entre organismos pequenos, altamente dispersivos. Assim, espera-se que organismos menores e dispersivos, como bactérias e microalgas (FINLAY, 2002), demonstrem um menor grau de aninhamento do que organismos maiores (SOININEN e KÖNGÄS, 2012). Considerando que o padrão de aninhamento na maioria das vezes não será perfeito, a identificação e a compreensão de espécies idiossincráticas (espécies que não seguem o padrão aninhado) também são aspectos importantes a serem avaliados (ULRICH et al., 2009). A existência dessas espécies pode ser explicada, especialmente, por barreiras geográficas e coocorrência (ATMAR E PATTERSON, 1993). Espécies idiossincráticas também tendem a diferir das espécies aninhadas em suas respostas a fatores ambientais,

mostrando nichos e distribuições geográficas mais amplos (HEINO et al., 2009), contribuindo à riqueza e diversidade da comunidade (SOININEN, 2008; ULRICH et al. 2009; SOININEN e KÖNGÄS, 2012).

As espécies idiossincráticas contribuem para o padrão que é contrário ao aninhamento, o *anti-nested*. Esse conceito engloba vários padrões de estrutura das comunidades: alta rotatividade de espécies (LEIBOLD E MIKKELSON, 2002), *checkerboards* perfeitos (DIAMOND, 1975), ou mesmo o desvio do aninhamento de um conjunto de espécies locais que ocorre apenas em um sítio (POULIN E GUÉGAN, 2000). Em resumo, é um termo utilizado para descrever um conjunto de dados que é significativamente menos aninhado do que esperado ao acaso (GOTELLI E ULRICH, 2012; ULRICH E GOTELLI, 2012; ULRICH E GOTELLI, 2013).

A análise de aninhamento é uma ferramenta útil para a conservação, pois permite observar as mudanças na composição de espécies associadas aos processos de perda e fragmentação de habitat. Essa análise pode ajudar a indicar quais espécies e atributos são mais suscetíveis à extinção local (ATMAR e PATTERSON, 1993; LOMOLINO, 1996) e revelam quais são as espécies idiossincráticas que requerem abordagens de conservação. Além disso, essa análise pode melhorar os esforços de conservação, mostrando quais habitats são ricos em espécies ou hospedam um conjunto específico de espécies, ou quais fatores e mecanismos conduzem a montagem de metacomunidades (SCHUH E GUADAGNIN, 2018).

### **1.3 Dispersão de microalgas**

As microalgas podem ser dispersas por vetores biológicos ou por meios físicos, como o vento e a água (SHARMA et al., 2007). Quando são transportadas por animais estão ligadas ao exterior dos seus corpos ou internamente em seus intestinos. A dispersão pela água ocorre entre ecossistemas aquáticos que de alguma forma estão conectados (DEVERCELLI et al., 2016; STOYNEVA, 2016) e é o mecanismo mais fácil de dispersão, pois não requer adaptações específicas, uma vez que, ocorre pela conexão entre ambientes aquáticos ou por animais (GOËRGÉNYI et al., 2016). Já a dispersão pelo vento ocorre quando as células das microalgas são liberadas da água para a atmosfera por processos de explosão de bolhas geradas pela ação dos ventos (HAMILTON E LENTON, 1998).

Atribuir os limites de dispersão das algas, principalmente pelo ar é uma tarefa difícil, pois as ilhas mais remotas apresentam uma flora de algas continentais (SHARMA et al, 2007). A dispersão das microalgas, de maneira geral, depende da sua tolerância à dessecação e radiação UV. O alcance da dispersão está relacionado ao seu método, pois diferentes modos de dispersão podem resultar em padrões distintos de distribuição e as combinações de modos podem ocorrer apenas em determinadas espécies (BULLOCK et al., 2003). A maioria das algas transportadas que apresentam eficiente dispersão pelo ar são as clorofíceas, as cianobactérias e as diatomáceas (BROWN et al., 1964; SCHLICHTING, 1964; SHARMA et al, 2007). Marshall (1996) sugeriu em seu estudo que os propágulos de algas têm a capacidade de sobreviver ao transporte de longa distância e proporcionar inóculos potenciais para a colonização da Antártida.

A dispersão tecnicamente é atribuída como o simples ato de deslocamento dos organismos de uma área para outra. No entanto tem consequências ecológicas e evolutivas de longo alcance (KOKKO E LÓPEZ-SEPULCRE 2006). As características das microalgas, como o corpo pequeno, e eficientes mecanismos de dispersão indicam que o grupo é suscetível a uma ampla distribuição global, portanto seriam cosmopolitas. Contudo, há evidências de que o fator endemismo existe para a maioria das microalgas (FOISSNER, 2006). Esse fator é associado às variáveis ambientais, legado histórico, ou ambos (MARTINY et al., 2006). A influência do isolamento (eventos históricos) e fatores ambientais na regulação da biogeografia de microalgas depende da escala de amostragem. Geralmente, os eventos históricos têm grande influência em grande escala espacial ( $> 10\ 000$  km), enquanto fatores ambientais ocorrem em pequenas escalas ( $< 10$  km) e ambos os fatores parecem operar na escala intermediária (10-3000 km) (MARTINY et al., 2006).

A camada mais baixa da atmosfera da Terra é considerada como o porto de microrganismos incluindo as microalgas (HAMILTON E LENTON, 1998). Os microrganismos podem ser dispersos na atmosfera do solo (BROWN et al., 1964) e da água (SHARMA et al., 2007). O ar é um agente importante para o transporte de microalgas continentais, assim como a água e os animais (KRISTIANSEN, 1996). O pequeno tamanho da maioria das microalgas de água doce e sua abundância global são considerados como resultado de sua dispersão ubíqua (FINLAY 2002).

No entanto, estudos apoiam a ideia de que as comunidades de microalgas apresentam padrões de dispersão. Para isso, a exploração dos fatores históricos e espaciais na distribuição fitoplanctônica são pontos importantes. Os resultados fornecem evidências que o fitoplâncton, assim como os macroorganismos, pode apresentar distribuição mediada pela biogeografia (NASELLI-FLORES E PADISÁK, 2016.). WETZEL et al., (2012) coletaram amostras de microalgas do perifíton e do fitoplâncton ao longo de 800 Km de extensão do Rio Negro, na Bacia Amazônica no Brasil. Os resultados mostraram maior similaridade da comunidade perifítica em relação a comunidade fitoplanctônica indicando a menor capacidade de dispersão do perifíton. As diferenças entre a capacidade de dispersão dos dois grupos mostram que os microrganismos podem exibir padrões biogeográficos.

#### **1.4 Comunidade fitoplanctônica**

O termo plâncton foi utilizado pela primeira vez em 1887 por Viktor Hensen para definir os organismos que flutuam e por não possuírem movimentos próprios não são capazes de se opor ao movimento da água. Posteriormente, REYNOLDS (1984) denominou de plâncton o grupo de organismos que são adaptados a passar parte ou toda a sua vida em suspensão na região pelágica (áreas abertas) dos ecossistemas aquáticos. Os organismos planctônicos são componentes importantes da cadeia alimentar aquática e comumente utilizados em estudos devido a sua fácil manipulação em experimentos (MACHADO et al., 2016). O plâncton é composto pelo fitoplâncton, pelo zooplâncton e pelo bacterioplâncton (REYNOLDS, 1984).

O fitoplâncton é definido por Reynolds (1984) como o conjunto de organismos microscópicos fotossintetizantes, que vivem em suspensão no corpo d'água e que estão sujeitos a movimentos passivos provocados por ventos e correntes. Compõe a base da cadeia alimentar nos ecossistemas aquáticos dominando 70% da superfície pelágica do mundo (REYNOLDS, 2006). Exibe um potencial de resposta de curto prazo, frente a distúrbios físicos naturais ou antrópicos. Mesmo pequenas alterações na profundidade da água podem expor a comunidade fitoplanctônica a condições ambientais que induzem significativas mudanças na estrutura da sua comunidade (REYNOLDS, 2006). Essas mudanças estão normalmente associadas às variáveis ambientais como:

disponibilidade de luz, nutrientes, temperatura da água, herbivoria (REYNOLDS, 2002), pH, estado trófico, tempo de residência da água (FRAGOSO et al., 2009).

O uso da terra pode ser uma medida de predição indireta da composição e abundância do fitoplâncton em ecossistemas aquáticos continentais (KATSIAPI et al., 2012), já que as mudanças nos ecossistemas terrestres podem ser refletidas em corpos d'água adjacentes (MIRANDA et al., 2014). As mudanças no uso da terra podem alterar as concentrações de nutrientes (ARBUCKLE E DOWNING, 2001), essenciais para o crescimento do fitoplâncton como sílica, fósforo e nitrogênio (REYNOLDS, 2006) ou alterar a disponibilidade de luz em ambientes aquáticos necessários para a fotossíntese pelo aumento da turbidez (JULIAN et al., 2008).

As condições ambientais ou as interações bióticas como os agentes responsáveis pela regulação da composição, abundância e diversidade da comunidade fitoplanctônica são tradicionalmente usados em estudos (PADISÁK, 1993; REYNOLDS, 1998; CROSSETTI E BICUDO, 2005; SCHNECK et al., 2011; STOMP et al., 2011). Os estudos que estão alinhados à teoria de metacomunidades são recentes e os papéis da distância geográfica e as condições ambientais permanecem controversos (HUZSAR et al., 2015). Estudos recentes relatam a influência de processos neutros, históricos e espaciais na estruturação das comunidades fitoplanctônicas. Izaguirre et al. (2016) investigando a estrutura da comunidade fitoplanctônica em 60 lagos em um gradiente latitudinal que se estendeu da Patagônia Austral até à Antártica incluindo ambientes oligotróficos e eutróficos, constataram que o fitoplâncton está estruturado tanto pela posição geográfica do lago (principalmente latitude) quanto pelas variáveis relacionadas ao estado trófico do lago. Portanto ambos os fatores, geográficos e ambientais, influenciaram a diversidade do fitoplâncton em larga escala espacial. Moresco et al. (2017) avaliaram durante os períodos de água baixa e água alta a diversidade fitoplanctônica em lagos de quatro sistemas brasileiros de várzea: Amazônia, Araguaia, Pantanal e Paraná, totalizando 138 amostras fitoplanctônicas. Através do particionamento da diversidade demonstraram que a diversidade fitoplanctônica foi influenciada pelos dois processos (ambiental e espacial). Ribeiro et al. (2018) avaliaram os papéis dos nichos e dos processos espaciais em comunidades fitoplanctônicas em nove lagoas da planície costeira do Sul do Brasil e os resultados sugerem que os processos locais foram mais importantes para a estruturação local do fitoplâncton, enquanto os processos espaciais em um escala regional.



### 1.5 Atributos funcionais do fitoplâncton

A utilização da taxonomia tradicional em estudos de ecologia de comunidades pode não refletir de fato as características ecológicas dos organismos, mesmo com o seu amplo desenvolvimento e com o auxílio de recentes métodos de classificações filogenéticas (SALMASO E PADISÁK, 2007). Dentro de uma mesma classe, por exemplo, podemos encontrar espécies com diferentes características estruturais e funcionais como tamanho, forma e diferentes estratégias de vida. Assim, a análise das comunidades biológicas com base essencialmente na descrição das espécies que as compõem tem sido criticada por diversos autores, por muitas vezes não expressar com clareza as respostas das comunidades às variações das condições ambientais (GRIME, 1977).

Diante da necessidade de entender a dinâmica dos ecossistemas frente aos distúrbios que enfrentam, foram estabelecidas classificações com base nas respostas ecológicas dos organismos (SALMASO E PADISÁK, 2007). A classificação dos organismos em grupos a partir de seus atributos funcionais é essencial para entender e descrever diferentes comunidades, bem como, um possível meio para prever respostas frente às mudanças antrópicas nos ecossistemas em escala global (PILLAR, 1999).

Os atributos funcionais são propriedades mensuráveis dos organismos que influenciam fortemente o seu desempenho no ambiente (MCGILL et al., 2006). A mensuração dos atributos funcionais mostra-se uma alternativa útil para classificar os organismos e inferir previsões ecológicas. Esse tipo de abordagem elimina a necessidade de se lidar individualmente com cada uma das espécies, evitando problemas relacionados à precisão da identificação taxonômica (SALMASO; PADISÁK, 2007). Por exemplo, atributos como tamanho são determinantes nas atividades fisiológicas do fitoplâncton; fixação de nitrogênio (realizada pelas cianobactérias) garante vantagens competitivas, demanda por sílica (como ocorre nas diatomáceas) aumenta o peso específico e a taxa de sedimentação; a mobilidade amplia as vantagens na migração em busca de recursos e a forma pode influenciar positivamente ou negativamente quando for levada em conta a herbivoria (WEITHOFF, 2003).

Diferentes estudos já abordaram os atributos funcionais para o fitoplâncton, em diferentes ecossistemas aquáticos. Longhi e Beisner (2010) avaliaram a influência da heterogeneidade ambiental de 45 lagos do leste do Canadá utilizando dois índices

baseados na diversidade taxonômica (riqueza de espécies (S), índice de Shannon (H) e um índice de diversidade funcional (FD). O objetivo principal do estudo foi avaliar se os índices respondem de maneira similar à estrutura do habitat. Os resultados demonstraram que para as comunidades fitoplânctônicas o índice FD pode mostrar respostas simples e diretamente relacionadas aos fatores ambientais em comparação aos índices taxonômicos. MACHADO et al., (2016), avaliaram a influência relativa das variáveis locais e da paisagem sobre as características taxonômicas e funcionais na composição do fitoplâncton. Foram coletadas 29 amostras de lagos da planície de inundação do rio Araguaia no Tocantins. O estudo observou que os traços funcionais do fitoplâncton são mais apropriados que a composição taxonômica para avaliar as relações entre as comunidades e o ambiente.

A desconstrução da matriz taxonômica também pode ser feita através de agrupamentos funcionais. Os sistemas de agrupamentos funcionais mais aceitos e utilizados atualmente para o fitoplâncton, são os grupos funcionais de Reynolds et al. (2002) e atualizações de Padisák et al. (2009), baseado nas estratégias de sobrevivência, tolerância e sensibilidade dos organismos. Também há um sistema de agrupamento bastante utilizado, que são os grupos funcionais baseados na morfologia (MBFG) desenvolvido por Kruk et al. (2010). Esse agrupamento leva em consideração a característica morfológica, incluindo, razão volume/área, máxima dimensão linear, presença ou ausência de mucilagem, flagelo, aerótopos, heterócito e estruturas silicosas.

Características morfológicas são elementos essenciais que influenciam taxas de sedimentação (PADISÁK et al., 2003), taxas de crescimento (TANG, 1995), eficiência na utilização de nutrientes e luz (SOMMER, 1984) e susceptibilidade à predação por herbívoros (LEHMAN, 1988). Estes elementos, junto com a capacidade de regular a flutuabilidade na coluna d'água, com o requerimento de recursos específicos e a capacidade de obter fontes carbono e de nutrientes alternativos, representam fortes fatores seletivos que são capazes de selecionar os melhores competidores diante de diferentes restrições ambientais (WEITHOFF, 2003). O agrupamento baseado em atributos morfológicos não requer conhecimento de características fisiológicas, condicionamento e afiliação taxonômica, pois usa traços que são facilmente observáveis e que estão correlacionados com a autoecologia da espécie, mostrando ser uma ferramenta eficaz nos estudos de ecologia do fitoplâncton (BOHNENBERGER et al., 2018).

## **2. Objetivo geral**

O objetivo geral do estudo foi analisar a estrutura do fitoplâncton em um gradiente espacial de áreas úmidas da Planície Costeira do sul do Brasil, verificando o padrão de distribuição da comunidade, a sua estrutura funcional e a contribuição das variáveis locais e regionais nesta estruturação. Através desse objetivo esperamos enriquecer a base de estudos ecológicos contemplando a diversidade de comunidades fitoplanctônicas, com principal ênfase à diversidade presente em áreas úmidas, e processos ecológicos relacionados à heterogeneidade ambiental e espacial.

### **2.1 Objetivos específicos**

2.1.1 Investigar a influência das variáveis ambientais e espaciais na determinação da diversidade da comunidade fitoplanctônica, analisando a comunidade total e as classes taxonômicas.

2.1.2 Avaliar a dissimilaridade entre as comunidades em relação à distância ambiental e geográfica de 15 áreas úmidas da Planície Costeira do sul do Brasil.

2.1.3 Avaliar o padrão de aninhamento considerando as variáveis locais e regionais utilizando a matriz total da comunidade, bem como sua desconstrução em termos taxonômicos e grupos funcionais baseados em morfologia (MBFG).

## **3. Hipóteses**

Tendo em vista que a comunidade fitoplanctônica pode variar em função do espaço e do ambiente, já que a dissimilaridade aumenta com a distância e a heterogeneidade ambiental pode gerar o aninhamento, as hipóteses do estudo foram:

3.1 Esperamos encontrar um padrão de estrutura fitoplanctônica associado às variáveis locais e regionais, onde esses fatores podem ter papéis distintos na estruturação das comunidades dependendo das classes taxonômicas.

3.2 Ocorrerá uma diminuição da similaridade da composição das comunidades, considerando a distância geográfica, uma vez que algas fitoplanctônicas com melhor capacidade de dispersão atingem habitats adequados a distâncias maiores.

3.3 O uso de grupos taxonômicos e MBFG devem levar as respostas mais refinadas em relação ao aninhamento, uma vez que as relações entre nicho e dispersão podem se tornar mais claras.

#### **4. Apresentação geral**

A presente tese está desenvolvida através da temática sobre a ecologia da comunidade fitoplanctônica em áreas úmidas da Planície Costeira do Sul Brasil, examinando suas potenciais relações com as variáveis locais e regionais. A tese, subdividida em dois capítulos, foi escrita na forma de artigos científicos, conforme as normas do periódico *Wetlands*. O **Capítulo I “Diversidade fitoplanctônica em áreas úmidas subtropicais: Padrões de similaridade, efeitos da distância e do ambiente”** tem como principal objetivo explorar a importância dos processos locais e regionais na abundância, composição e diversidade da comunidade fitoplanctônica de 15 áreas úmidas localizadas na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. O **Capítulo II “Nestedness of the phytoplankton community in subtropical wetlands: a taxonomic and functional approach”** avaliou o padrão de aninhamento da comunidade fitoplanctônica considerando as variáveis locais e regionais das áreas úmidas.

## REFERÊNCIAS

ANDERSON, Marti J.; CRIST, Thomas O.; CHASE, Jonathan M.; VELLEND, Mark.; INOUE, Brian D.; FREESTONE, Amy L.; SANDERS, Nathan J.; CORNELL, Howard V.; COMITA, Liza S.; DAVIES, Kendi F.; HARRISON, Susan P.; KRAFT, Nathan J. B.; STEGEN, James C.; SWENSON, Nathan G.; Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letter.**, Montpellier, v. 14, n. 1, p. 19–28, 2011. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

ARBUCKLE, Kelly E.; DOWNING, John A. The influence of watershed land use on lake N:P in a predominantly agricultural landscape. **Limnology and Oceanography.**, Waco, v. 46, n. 4, p. 970–975, 2001. Disponível em: <<https://aslopubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.4319/lo.2001.46.4.0970>>. Acesso em: 16/02/2020.

ATMAR, Wirt; PATTERSON, Bruce D. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. **Oecologia.**, [s.l.], v. 96, n. 3, p. 373–382, 1993. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/BF00317508>>. Acesso em: 16/02/2020.

BARBOSA, Jose Etham de Lucena; MEDEIROS, Elvio Sérgio Figueiredo; BRASIL, Janderson; CORDEIRO, Raquel da Silva; CRISPIM, Maria Cristina Basilio; DA SILVA, Gustavo Henrique Gonzaga. Aquatic systems in semi-arid Brazil: limnology and management. **Acta Limnologica Brasiliensia.** v. 24, n. 1, p. 103–118. 2012. Disponível em: <<https://doi.org/10.1590/S2179-975X2012005000030>>. Acesso em: 16/02/2020.

BASELGA, Andrés. Partitioning the turnover and nestedness components of  $\beta$  diversity. **Glob. Ecol. Biogeogr.** [s.l.], v. 19, n. 1, p. 134–143, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>> Acesso em: 16/02/2020.

BENDER, Mariana G; FABIEN, Leprieur; DAVID, Mouillot; MICHEL, Kulbicki; VALERIANO, ParraVicini; MARCIO, R. Pie; DIEGO, R. Barneche; LUIZ, Gustavo R. Oliveira-Santos; SERGIO, R. Floeter. Isolation drives taxonomic and functional nestedness in tropical reef fish faunas. **Ecography.** v. 39, p. 001–011, 2016.

BIGGS, J.; VON FUMETTI, S.; KELLY-QUINN, M. The importance of small water bodies for biodiversity and ecosystem services: implications for policy makers.

**Hydrobiologia**. [s.l.], v. 793, n. 1, p. 3–39, 2017. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s10750-016-3007-0>>. Acesso em: 16/02/2020.

BLAKE, John G. Nested subsets and the distribution of birds on isolated woodlots.

**Conservation Biology**. [s.l.] v. 5, n. 1, p. 58-66, 1991. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00388.>>. Acesso em: 16/02/2020.

BLAUSTEIN, Leon; SCHWARTZ Steven S. Why Study Ecology in Temporary Pools?

**Israel Journal of Zoology**. [s.l.], v.47, n. 4, p. 303–312, 2001. Disponível em: <<https://doi.org/10.1560/CKMU-Q2PM-HTGC-P9C8>>. Acesso em: 16/02/2020.

BOECKLEN William J. Nestedness, biogeographic theory, and the design of nature reserves. **Oecologia**. [s.l.], v. 112, n. 1, p. 123–142, 1997. Disponível em:

<[https://www.researchgate.net/publication/226374126\\_Nestedness\\_biogeographic\\_theory\\_and\\_the\\_design\\_of\\_nature\\_reserves](https://www.researchgate.net/publication/226374126_Nestedness_biogeographic_theory_and_the_design_of_nature_reserves)>. Acesso em: 16/02/2020.

BOHNENBERGER, Juliana Elisa; SCHNECK, Fabiana; CROSSETTI, Luciane Oliveira; LIMA, Marla Sonaira. LIMA; MOTTA-MARQUES, David da. Taxonomic and functional nestedness patterns of phytoplankton communities among coastal shallow lakes in Southern Brazil. **Journal of Plankton Research**. [s.l.], v. 40, n. 5, p. 555–567, 2018. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/plankt/fby032>>. Acesso em: 16/02/2020.

BOZELLI, R. L., FARIAS, D. da Silva, LIMA S. K. F., LIRA R.T. S, NOVA C. C., SETUBAL R. B. SODRÉ, E. de Oliveira. Pequenas áreas úmidas: importância para conservação e gestão da biodiversidade brasileira. **Diversidade e Gestão**. [s.l.], v. 2, n. 2, p. 122-138, 2018. Disponível em: <<https://itr.ufrj.br/diversidadeegestao/wp-content/uploads/2019/02/Reinaldo-Bozelli.pdf>>. Acesso em: 16/02/2020.

BROOKER, Rob W.; CALLAWAY, Ragan M.; CAVIERES, Lohengrin A.; KIKVIDZE, Zaal; LORTIE, Christopher J.; MICHALET, Richard; PUGNAIRE, Francisco I.; VALIENTE-BANUET, Alfonso; WHITHAM, Thomas G. Don't Diss Integrate: A Comment on Ricklefs's Disintegrating Communities. **The american naturalist**. Chicago, v. 174, n. 6, 2009. Disponível em:

<<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19860539>>. Acesso em: 16/02/2020.

BROWN JR, R. M.; LARSON, D. H; BOLD, H. C. Airborne algae: their abundance and heterogeneity. **Science**. Washington, v. 143 n. 2606, p. 583–585, 1964. Disponível em: <<https://science.sciencemag.org/content/143/3606/583/tab-pdf>>. Acesso em: 16/02/2020.

BUCKLEY, Hannah L.; MILLER, Thomas E.; ELLISON, Aaron M.; GOTELLI, Nicholas J. Local to continental-scale variation in the richness and composition of an aquatic food web. **Global Ecology and Biogeography**, Edinburgh, v. 19, n. 5, p. 711-723, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00554.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

BULLOCK, James. M.; MOY, Ibbey. L.; COULSON, Sarah. J.; CLARKE, Ralph T. 2003. Habitat specific dispersal: environmental effect on the mechanisms and patterns of seed movement in a grassland herb *Rhinanthus minor*. **Ecography**.[s.l.] v. 26, n. 5, p. 692-4, 2003. Disponível em: <<https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03525.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

CARDOSO, Simone Jaquelina; ROLAND, Fábio; LOVERDE-OLIVEIRA, Simoni Maria; HUSZAR, Vera Lúcia de Moraes. Phytoplankton abundance, biomass and diversity within and between Pantanal wetland habitats. **Limnologia**. v. 42, n. 3, p. 235 – 241, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.limno.2012.01.002>>. Acesso em: 16/02/2020.

CHASE, J.M. Stochastic Community Assembly Causes Higher Biodiversity in More Productive Environments. **Science**. Washington, v. 328, n. 5984, p. 1388-1391, 2010. Disponível em: <<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20508088>>. Acesso em: 16/02/2020.

CHASE, Jonathan. M.; LEIBOLD, Mathew. A. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. **Nature**, Londres, v. 416, p. 427- 430, 2002. Disponível em: <<https://www.nature.com/articles/416427a/>>. Acesso em: 16/02/2020.

COTTENIE, Karl. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology Letter**. Montpellier, v. 8, n. 11, p. 1175 – 1182, 2005. Disponível em <<http://doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

COWARDIN, Lewis M.; CARTER, Virginia; GOLET, Francis C.; LAROE, Edward T. **Classification of Wetlands and Deepwater Habitats of the United States**. Washington. U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, 1979. Disponível em <<https://www.fws.gov/wetlands/Documents/Classification-of-Wetlands-and-Deepwater-Habitats-of-the-United-States.pdf>>. Acesso em: 16/02/2020.

CROSSETTI, L. O. & C.E.M. Bicudo, 2005. Structural and functional phytoplankton responses to nutrient impoverishment in mesocosms placed in a shallow eutrophic reservoir. **Hydrobiologia**. São Paulo, v. 541, p. 71–85, 2005. Disponível em <<https://doi.org/10.1007/s10750-004-4668-7>>. Acesso em: 16/02/2020.

D'AMEN Manuela; RAHBEEK Carsten, ZIMMERMANN Niklaus E.; GUISAN Antoine. Spatial predictions at the community level: from current approaches to future frameworks. **Biological Reviews**. Cambridge, v. 92, n. 1, p. 169 – 187, 2017. Disponível em <<https://doi.org/10.1111/brv.12222>>. Acesso em: 16/02/2020.

DARLINGTON, P. J. Zoogeography: the geographical distribution of animals. John Wiley & Sons, Inc. **Isolation drives taxonomic and functional nestedness in tropical reef fish faunas**, 1957.

DECLERCK Steven A.; CORONEL Jorge S; LEGENDRE Pierre, BRENDONCK Luc. Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of High-Andes wetlands. **Ecography**. v. 34, n. 2, p. :296 – 305, 2011. Disponível em <<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06462.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

DIAMOND, Jared M. Assembly of species communities. In: CODY, Martin; DIAMOND, Jared M. (Ed.). **Ecology and evolution of communities**. Cambridge: Harvard University Press, 1975.

DUGAN, P. **Wetlands in danger**. Michael Beasley, Reed International Books, London. 1993.

FINLAY, B. J. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. **Science**. Londres, v. 296, n.5570, p. 1061–1063, 2002. Disponível em <<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12004115>>. Acesso em: 16/02/2020.

FOISSNER, Wilhelm. Protist diversity and distribution: some basic considerations. **Biodiversity and Conservation**. [s.l.], v.17, p. 235-242, 2008. Disponível em <<https://link.springer.com/journal/10531>>. Acesso em: 16/02/2020.

FONSECA, Bárbara Medeiros; DE MENDONÇA-GALVÃO, Luciana; PINTO, Ricardo Loureiro; DE OLIVEIRA, Regina Célia; LIMA, Elizângela de Jesus. Biodiversity in Pristine Wetlands of Central Brazil: a Multi-Taxonomic Approach. **Wetlands**. Madison, v. 38, p. 145 -156. 2018. Disponível em <<https://doi.org/10.1007/s13157-017-0964-7>>. Acesso em: 16/02/2020.



FRAGOSO JR, Carlos Ruberto; FERREIRA, Tiago Finkler; MARQUES, David da Mota. **Modelagem Ecológica em Ecossistemas Aquáticos**. 1º ed. São Paulo: Oficina de Textos, 2009.

FRANCESCHINI, Iara Maria; BURLIGA, Ana Luiza; REVIERS, Bruno de; PRADO, João Fernando; RÉZIG, Sahima Hamlaoui. **Algas: uma abordagem filogenética, taxonômica e ecológica**. 1º ed. São Paulo: Artmed, 2010.

GASCÓN, Stéphanie; BOIX, Dani; SALA, Jordi; QUINTANA, Xavier D. Variability of benthic assemblages in relation to the hydrological pattern in Mediterranean salt marshes (Emporda wetlands, NE Iberian Peninsula). **Archiv für Hydrobiologie**, Stuttgart, v. 163, n. 2, p. 163–181, 2005. Disponível em <<https://doi.org/10.1127/0003-9136/2005/0163-0163>>. Acesso em: 16/02/2020.

GIBBS, JP (1993) School of Forestry and Environmental Studies Yale University 205 Prospect St. New Haven, CT 06511. *Wetlands* 13(1): 25–31.

GOMES, Algenor da Silva; MAGALHÃES JR, **Ariano Martins de. Arroz irrigado no Sul do Brasil**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2004.

GOMES, Cecília Siman; MAGALHÃES JR, Antônio P. Conceptual framework on wetlands in Brazil: challenges and expert opinions. **Boletim Goiano de Geografia (Online)**. Goiânia, v. 37, n.3, p. 484–505, 2017. Disponível em: <[https://www.researchgate.net/publication/322698595\\_conceptual\\_framework\\_on\\_wetlands\\_in\\_brazil\\_challenges\\_and\\_expert\\_opinions](https://www.researchgate.net/publication/322698595_conceptual_framework_on_wetlands_in_brazil_challenges_and_expert_opinions)>. Acesso em: 16/02/2020.

GÓMEZ, Juan Pablo; BRAVO, Gustavo A.; BRUMFIELD, Robb T.; TELLO, José G.; CADENA, Carlos Daniel. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. **Journal of Animal Ecology**, Londres, v. 79, n. 6, p. 1181-1192, 2010. Disponível em <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01725.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

GÖRGÉNYI, Judit; BOROS, Gergely; VITÁL, Zoltán; MOZSÁR, Atilla; VÁRBÍRÓ, Gábor; VASAS, Gábor; BORICS, Gábor. The role of filter-feeding Asian carps in algal dispersion. **Hydrobiologia**. São Paulo, v. 764, p. 115 – 126, 2016. Disponível em <<https://doi.org/10.1007/s10750-015-2285-2>>. Acesso em: 16/02/2020.

GOTELLI, Nicholas J.; GRAVES, Gary. R.; RAHBK, Carsten. Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 107, n. 11, p. 5030-5035, 2010. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/2460262?seq=1>>. Acesso em: 16/02/2020.

GOTELLI, Nicholas J.; ULRICH, Werner. Statistical challenges in null model analysis. **Oikos**. Lunda, v. 121, p. 171–180, 2012. Disponível em <<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20301.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist**, Chicago, v. 111, n. 982, p. 1169–1194, 1977. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/2460262?seq=1>>. Acesso em: 16/02/2020.

HAASE, Karen; RÄTSCH, Gudrun. The morphology and anatomy of tree roots and their aeration strategies.- In: JUNK, Wolfgang J., PIEDADE, Maria T. F.; WITTMANN, Florian; SCHÖNGART, Jochen; PAROLIN, Pia (eds.): **Amazon floodplain forests: Ecophysiology, biodiversity and sustainable management**. Dordrecht: Springer, 2010. 141-161

HAMILTON, W. D; LENTON, T. M. Spora and Gaia: How microbes fly with their clouds. **Ethology Ecology Evolution**. [s.l.], v. 10, n. 1, p. 1–16, 1998. Disponível em: <<https://doi.org/10.1080/08927014.1998.9522867>>. Acesso em: 16/02/2020.

HAUSMAN, Abrão. **Províncias hidrogeológicas do Estado do Rio Grande do Sul – RS**. São Leopoldo: Estudo Tecnológico, 127, 1995.

HEINO, Jani. Species co-occurrence, nestedness and guild-environment relationships in stream macroinvertebrates. **Freshwater Biology**. [s.l.], v. 54, n. 9, p. 1947-1959, 2009. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02250.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

HEINO, Jani; MUOTKA, Timo. Highly nested snail and clam assemblages in boreal lake littorals: Roles of isolation, area, and habitat suitability. **Ecoscience**. [s.l.], v. 12, n. 1, p. 141-146, 2005. Disponível em: <<https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-1-141.1>>. Acesso em: 16/02/2020.

HEINO, Jani; MYKRA, Heikki; MUOTKA, Timo. Temporal variability of nestedness and idiosyncratic species in stream insect assemblages. **Diversity and Distributions**. [s.l.], v. 15, n. 2, p. 198–206, 2009. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00513.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

HEINO, Jani; MYKRÄ, Heikki; RINTALA, Jaana. Assessing patterns of nestedness in stream insect assemblages along environmental gradients. **Ecoscience**. Québec, v. 17, n. 4, p. 345-355, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.2980/17-4-3263>>. Acesso em: 16/02/2020.

HEINO, Jani; PECKARSKY, Barbara. L. Integrating behavioral, population and large-scale approaches for understanding stream insect communities. **Current Opinion in Insect Science**. [s.l.], v. 2, p. 7–13, 2014. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.cois.2014.06.002>>. Acesso em: 16/02/2020.

HIGGINS, Christopher. L.; WILLIG, Michael R.; STRAUSS, Richard E. The role of stochastic processes in producing nested patterns of species distributions. **Oikos**. Lunda, v. 114, n. 1, p. 159–167, 2006. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14720.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

HONNAY, O.; HERMY, M; COPPIN, P. Effects of area, habitat diversity and age of forest patches on plant species richness in Belgium, and consequences for conservation and reforestation. **Biological Conservation**. [s.l.], v. 87, p. 73–84, 1999. Disponível em: <<https://www.bi.wkuleuven.be/lbh/lbnl/ecology/pdf-files/pdf-art/olivier/biolconserv87-73-84.pdf>>. Acesso em: 16/02/2020.

HUSZAR, Vera L. M.; NABOUT, João Carlos; APPEL, Mariana O; SANTOS, Juliana B. o.; ABE, Donato S.; DA SILVA, Lúcia Helena Sampaio. Environmental and not spatial processes (directional and non directional) shape the phytoplankton composition and functional groups in a large subtropical river basin. **Journal of Plankton Research**. [s.l.], v. 37, n. 6, p. 1190–1200. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/plankt/fbv084>>. Acesso em: 16/02/2020.

HYLANDER, Kristoffer; NILSSON, Christer; JONSSON, Bengt Gunnar; GÖTHNER, Tove. Differences in habitat quality explain nestedness in a land snail meta-community. **Oikos**. Lunda, v. 108, n. 2, p. 351–361, 2005. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13400.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

IZAGUIRRE, Irina; SAAD, Juan F.; SCHIAFFINO, M. Romina; VINOCUR, Alicia; TELL, Guillermo; SÁNCHEZ, María Laura; ALLENDE, Luz; SINISTRO, Rodrigo. Drivers of phytoplankton diversity in Patagonian and Antarctic lakes across a latitudinal gradient (2150 km): the importance of spatial and environmental factors. **Hydrobiologia**. [s.l.], v. 764, p. 157–170, 2016. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10750-015-2269-2>>. Acesso em: 16/02/2020.

JONES, S. E.; CADKIN, T. A.; NEWTON, R. J.; MCMAHON, K. D. Spatial and temporal scales of aquatic bacterial beta diversity. **Frontiers in Microbiology**. [s.l.], v. 3, p. 318, 2012. Disponível em: <<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22969757>>. Acesso em: 16/02/2020.

JULIAN, J. P.; STANLEY, E. H.; DOYLE, M. W. Basin-scale consequences of agricultural land use on benthic light availability and primary production along a sixth-order temperate river. **Ecosystems**. [s.l.], v. 11, p. 1091–1105, 2008. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/s10021-008-9181-9>>. Acesso em: 16/02/2020.

JUNK, W. J.; PIEDADE, M. T. F.; LOURIVAL, R.; WITTMANN, F.; KANDUS, P.; LACERDA, L. D.; BOZELLI, R. L.; ESTEVES, F. A.; NUNES DA CUNHA, C.; MALTCHIK, L.; SCHÖNGART, J.; SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; AGOSTINHO, A. A. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. **Aquatic Conservation**. [s.l.], v. 24, p. 5–22., 2014. Disponível em: <[https://www.academia.edu/11287966/Brazilian\\_wetlands\\_their\\_definition\\_delineation\\_and\\_classification\\_for\\_research\\_sustainable\\_management\\_and\\_protection](https://www.academia.edu/11287966/Brazilian_wetlands_their_definition_delineation_and_classification_for_research_sustainable_management_and_protection)>. Acesso em: 16/02/2020.

JUNK, Wolfgang J.; CUNHA, Cátia Nunes da; PIEDADE, Maria Teresa Fernandez. **Classificação e Delineamento das Áreas Úmidas Brasileiras e de seus Macrohabitats**. Cuiabá: EduFMT, 165, 2015. Disponível em: <<http://cppantanal.org.br/wp-content/uploads/2017/04/E-book-Classificacao-e-Delineamento-das-AUs.pdf>>. Acesso em: 16/02/2020.

JUNK, Wolfgang J.; da SILVA, C. J.; NUNES DA CUNHA, C.; WANTZEN, Karl M. **The Pantanal: Ecology, Biodiversity and Sustainable Management of a large Neotropical Seasonal Wetland**. Sofia: Pensoft, 857, 2011.

JUNK, WOLFGANG J.; SHUQING, AN; FINLAYSON, C.M.; GOPAL, Brij; KVĚT, Jan, MITCHELL, Stephen .A.; MITSCH, William J.; ROBARTS, Richard D. Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change: a synthesis. **Aquatic Science**. [s.l.], v. 75 p. 151-167, 2013. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/s00027-012-0278-z>>. Acesso em: 16/02/2020.

KATSIAPI, Matina, MAZARIS, Antonios D., Charalampous, Evangelia; MOUSTAKA-GOUNI, Marina. Watershed land use types as drivers of freshwater phytoplankton structure. **Hydrobiologia**. [s.l.], v. 698, p. 121–131, 2012. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/s10750-012-1095-z>>. Acesso em: 16/02/2020.

KEDDY, Paul A. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**. Uppsala, v. 3, n. 2, p. 157-164, 1992. Disponível em: <<https://doi.org/10.2307/3235676>>. Acesso em: 16/02/2020.

KOKKO, Hanna; LÓPEZ-SEPULCRE, Andrés. From individual dispersal to species ranges: perspectives for a changing world. **Science**. Londres, v. 313, n. 5788, p. 789–91, 2006. Disponível em: <<https://science.sciencemag.org/content/313/5788/789>>. Acesso em: 16/02/2020.

KRAFT, Nathan J. B., VALENCIA, Renato, ACKERLY, David D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. **Science**. Londres, v. 322, p. 580-582, 2008. Disponível em: <<https://science.sciencemag.org/content/322/5901/580>>. Acesso em: 16/02/2020.

KRISTIANSEN, Jørgen, Dispersal of freshwater algae – a review. **Hydrobiologia**. [s.l.], v. 336, p. 151–157, 1996. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/BF00010829>>. Acesso em: 16/02/2020.

KRUK, Carla; HUSZAR, Vera L M; PEETERS, Edwin T. H. M.; BONILLA, Sylvia; COSTA, Luciana; LÜRLING, Miquel; REYNOLDS, Colin S.; SCHEFFER, Marten. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. **Freshwater Biology**. [s.l.], v. 55, n 3, p. 614–627, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02298.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

LEHMAN, John T. Selective Herbivory and its Role in the Evolution of Phytoplankton Growth Strategies. In SANDGREN, Craig D. **Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton**. Revised ed. Nova Iorque: Cambridge University Press, 1998. 369 – 387. Disponível em: <<http://www.umich.edu/~hrstudy/lehmanpdfs/JTL.%201998.%20Selective%20herbivory%20and%20its%20role%20in%20phytoplankton%20evolution,%20p.%20369-387.%20In%20C.D.%20Sandgren%20%5Bed.%20%5D%20Growth%20and%20reproductive%20strategies%20of...%20Cambridge%20Univ.%20Press.PDF>>. Acesso em: 16/02/2020.

LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPES, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**. Montpellier, v. 7, n. 7, p. 601–613, 2004. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

LEIBOLD, Mathew A.; MIKKELSON, Gregory M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. **Oikos**. [s.l.], v. 97, n. 2, p. 237–250, 2002. Disponível em: <<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970210.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

LEIBOLD, Mathew A.; NORBERG Jon. Biodiversity in metacommunities: plankton as adaptive systems? **Limnology and Oceanography**. [s.l.]. v. 49, n. 4, p. 1278-1289, 2004. Disponível em: <[https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.4\\_part\\_2.1278](https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.4_part_2.1278)>. Acesso em: 16/02/2020.

LEVIN, Simon A. The Problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur award lecture. **Ecology**, New York, v. 73, n. 6, p. 1943-1967, 1992. Disponível em: <<https://doi.org/10.2307/1941447>>. Acesso em: 16/02/2020.

LIMA, Marla Sonaira; SCHNECK, Fabiana; THEY, Ng Haig; CROSSETTI, Luciane Oliveira; BOHNENBERGER, Juliana Elisa; MCMAHON, Katherine D; MOTTA-MARQUES, David da. Turnover is replaced by nestedness with increasing geographical distance in bacterial communities o coastal shallow lakes. **Marine and Freshwater Research**. 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1071/MF19110>. Acesso em: 21/07/2020.

LOGUE, Jurg; MOUQUET, Nicolas; PETER, Hannes; HILLEBRAND, Helmut; The Metacommunity Working Group. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. **Trends in Ecology and Evolution**. [s.l.], v. 26, p. 482–491, 2011. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.04.009>>. Acesso em: 16/02/2020.

LOMOLINO, Mark. Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? **Journal of Biogeography**. [s.l.], v. 23, n. 5, p. 699–703, 1996. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.1996.tb00030.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

LONGHI, Maria L.; BEISNER, Beatrix E. Patterns in taxonomic and functional diversity of lake phytoplankton. **Freshwater Biology**. [s.l.], v. 55, n. 6, p. 1349-1366, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02359.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

MACHADO, Karine Borges; TERESA, Fabrício Barreto; VIEIRA, Ludgero Cardoso Galli; HUSZAR, Vera Lúcia de Moraes; NABOUT, João Carlos. Comparing the effects of landscape and local environmental variables on taxonomic and functional composition of phytoplankton communities. **Journal of Plankton Research**. v. 38, n. 5, p. 1–13, 2016. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/plankt/fbw062>>. Acesso em: 16/02/2020.

MALTCHIK, Leonardo; CALEFFI, Vanessa; STENERT, Cristina; BATZER, Darold Paul; PIEDADE, Maria Teresa Fernandez; JUNK, Wolfgang Junk. Legislation for wetland conservation in Brazil: Are existing terms and definitions sufficient?

**Environmental Conservation.** [s.l.], v. 42, n. 3, p. 1–5. Disponível em: <<https://doi.org/10.1017/S0376892917000522>>. Acesso em: 16/02/2020.

MALTCHIK, L.; V. D. M.; Erba, D. A. Inventário das áreas úmidas do município de São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brasil. **Pesquisas Botânicas.** v. 53, p. 79–88, 2003. Acessado em: 16/02/2020.

MALTCHIK, L.; ROLON, A.S.; GROTH, C. Diversidade de macrófitas aquáticas em áreas úmidas da Bacia do Rio dos Sinos, Rio Grande do Sul. **Pesquisas Botânicas.** v. 52, p. 143-154, 2002. Acessado em: 16/02/2020.

MARSHALL, William. A. Aerial dispersal of lichen soredia in the maritime Antarctic. **New Phytologist.** [s.l.], v. 134, n. 3, p. 523–30, 1996. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04370.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

MARTINY, Jennifer B. Hughes; BOHANNAN, Brendan J.M; BROWN, James H.; COLWELL, Robert K.; FUHRMAN, Jed A.; GREEN, Jessica. L.; HORNER-DEVINE, M. Claire; KANE, Matthew; KRUMINS, Jennifer Adams.; KUSKE, Cheryl R.; MORIN, Peter J.; NAEEM, Shahid; ØVREÅS, Lise.; REYSENBACH, Anna-Louise; SMITH Val H.; STALEY, James T. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. **Nature Reviews.** [s.l.], v. 4, p. 102-112, 2006. Disponível em: <<https://www.nature.com/articles/nrmicro1341>>. Acesso em: 16/02/2020.

MAZARIS, Antonios D.; MOUSTAKA-GOUNI, Maria; MICHALOUDI, Evangellia; BOBORI, Dimitria C. Biogeographical patterns of freshwater micro- and macroorganisms: a comparison between phytoplankton, zooplankton and fish in the eastern Mediterranean. **Journal of Biogeography.**[s.l.],v. 37. n. 7, p. 1341-1351, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02294.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

MCGILL, Brian J. Matters of scale. **Science**, Washington, v. 328, n. 5978, p. 575-576, 2010. Disponível em: <[https://www.uvm.edu/~ngotelli/manuscriptpdfs/McGill\\_Science\\_Perspective.pdf](https://www.uvm.edu/~ngotelli/manuscriptpdfs/McGill_Science_Perspective.pdf)>. Acesso em: 16/02/2020.

MCGILL, Brian J.; ENQUIST, Brian J.; WEIHER, Evan; WESTOBY, Mark. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution.**[s.l.],v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>>. Acesso em: 16/02/2020.

- MIRANDA, L. E.; ANDREWS, C. S.; KRÖGER, R. Connectedness of land use, nutrients, primary production, and fish assemblages in oxbow lakes. **Aquatic Science**. [s.l.], v. 76, n. 1, p. 41–50, 2014. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s00027-013-0310-y>>. Acesso em: 16/02/2020.
- MITSCH, W.J.; GOSELINK, J.G. **Wetlands**. New York: John Wiley and Sons, 2000.
- MITSCH, W.J.; GOSELINK, J.G. **Wetlands**. 4º ed. New York: John Wiley and Sons, 2007.
- MORESCO, Geovani Arnhold; BORTOLINI, Jascieli Carla; DIAS, Juliana Déo; PINEDA, Alfonso; JATI, Susicley ; RODRIGUES, Luzia Cleide. Drivers of phytoplankton richness and diversity components in Neotropical floodplain lakes, from small to large spatial scales. **Hydrobiologia**. [s.l.], v. 799, p. 203–215, 2017. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s10750-017-3214-3>>. Acesso em: 16/02/2020.
- NASELLI-FLORES, Luigi; PADISÁK, Judit. Blowing in the wind: how many roads can a phytoplankton walk down? A synthesis on phytoplankton biogeography and spatial processes. **Hydrobiologia**. [s.l.], v. 764, p. 303–313, 2016. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s10750-015-2519-3>>. Acesso em: 16/02/2020.
- NEIFF, J. J. Humedales de la Argentina: sinopsis, problemas y perspectivas futuras. In CIRELLI, Alicia Fernandez. **El Agua En Iberoamérica. Funciones de los humedales, calidad de vida y agua segura**, 1º ed. Buenos Aires: CYTED, 2005. 83–112. Disponível em: <<http://repositorio.conicyt.cl/handle/10533/205984>>. Acesso em: 16/02/2020.
- PADISÁK, Judit. The influence of different disturbance frequencies on the species richness, diversity and equitability of phytoplankton in shallow lakes. **Hydrobiologia**. [s.l.], v. 249, p. 135–156, 1993. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/BF00008850>>. Acesso em: 16/02/2020.
- PADISÁK, Judit; BARBOSA, Francisco Antônio Rodrigues; KOSCHEL, Rainer; KRIENITZ, Lothar. Deep layer cyanoprokaryota maxima in temperate and tropical lakes. **Advanced Limnology**. [s.l.], v. 58, p. 175-199, 2003. Disponível em: <[https://www.researchgate.net/publication/280887194\\_Deep\\_layer\\_cyanoprokaryota\\_maxima\\_in\\_temperate\\_and\\_tropical\\_lakes](https://www.researchgate.net/publication/280887194_Deep_layer_cyanoprokaryota_maxima_in_temperate_and_tropical_lakes)>. Acesso em: 16/02/2020.
- PADISÁK, Judit; CROSSETTI, Luciane O.; NASELLI-FLORES, Luigi. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review



with updates. **Hydrobiologia**. [s.l.], v. 621, p. 1–19, 2009. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s10750-008-9645-0>>. Acesso em: 16/02/2020.

PAIJMANS, K; GALLOWAY, R. W; FAITH, D. P.; FLEMING, P. M.; HAANTJENS, H. A.; HEYLIGERS, P. C.; KALMA, J. D.; LOFFLER, E. **Aspects of Australian wetlands**. Melbourne: CSIRO, 1985. 244 p.

PATTERSON, Bruce D.; ATMAR, Wirt. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. **Biological Journal of the Linnean Society**. [s.l.], v. 28, p. 65–82, 1986. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

PAVOINE, S.; BONSALL, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**. [s.l.], v. 86, n. 4, 792–812, 2011. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

PERES-NETO, Pedro R; LEGENDRE, Pierre. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. **Global Ecology and Biogeography**. [s.l.], v. 19, n. 2, p. 174-184, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00506.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

PILLAR, Valério DePatta. On the identification of optimal plant functional types. **Journal of Vegetation Science**. [s.l.], v. 10, p. 631–640, 1999. Disponível em: <<https://doi.org/10.2307/3237078>>. Acesso em: 16/02/2020.

PINHA, Gisele Daiane; PETSCH, Danielle Katharine; RAGONHA, Flávio Henrique; GUGLIELMETTI, Renata; BILIA, Camila Gentilin; TRAMONTE, Rafael Prandini; TAKEDA, Alice Michiyo. Benthic invertebrates nestedness in flood and drought periods in a Neotropical floodplain: looking for the richest environments. **Acta Limnologica Brasiliensia**. [s.l.], v. 28, n. 8, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1590/S2179-975X1316>>. Acesso em: 16/02/2020.

POULIN, R.; GUÉGAN, J. F. Nestedness, anti-nestedness, and the relationship between prevalence and intensity in ectoparasite assemblages of marine fish: a spatial model of species coexistence. **International Journal for Parasitology**. [s.l.], v. 30, n. 11, p. 1147–1152, 2000. Disponível em: <[https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(00\)00102-8](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(00)00102-8)>. Acesso em: 16/02/2020.

RAMSAR CONVENTION ON WETLANDS. **The Ramsar Convention on Wetlands**. Gland, 2011. Disponível em: <<http://www.ramsar.org/>>. Acesso em: 16/02/2020.

REYNOLDS, C. S. **Ecology of phytoplankton**. Cambridge: Cambridge University Press, 2006.

REYNOLDS, C. S. **The Ecology of Freshwater Phytoplankton**. Cambridge: Cambridge University Press, 1984.

REYNOLDS, C. S. What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes with different trophic status? **Hydrobiologia**. [s.l.], v. 369, p. 11–26, 1998. Disponível em: <<https://doi.org/10.1023/A:1017062213207>>. Acesso em: 16/02/2020.

REYNOLDS, Colin S.; HUSZAR, Vera L. M.; KRUK, Carla; NASELLI-FLORES, Luigi, MELO, Sergio. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. **Journal of Plankton Research**. [s.l.], v. 24, n. 5, p. 417-428, 2002. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/plankt/24.5.417>>. Acesso em: 16/02/2020.

RIBEIRO, Karine Felix; DA ROCHA, Cacinele Mariana; DE CASTRO, Dilton; RODRIGUES, Lucia Ribeiro; CROSSETTI, Luciane Oliveira. Distribution and coexistence patterns of phytoplankton in subtropical shallow lakes and the role of niche-based and spatial processes. 2018. **Hydrobiologia**. [s.l.], v. 814, p. 233 – 246, 2018. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s10750-018-3539-6>>. Acesso em: 16/02/2020.

SALMASO, Nico; PADISÁK, Judit. Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany) **Hydrobiologia**. [s.l.], v. 578, p. 97–112, 2007. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s10750-006-0437-0>>. Acesso em: 16/02/2020.

SHARMA, Naveen Kumar; RAI, Ashwani Kumar; SINGH Surendra, BROWN Richard Malcolm Jr. Airborne algae: their present status and relevance. **Journal of Phycology**. [s.l.], v. 43, n. 4, p. 615–627, 2007. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00373.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

SCHLICHTING JR, H. E. Meteorological conditions affecting the dispersal of airborne algae and protozoa. *Lloydia*. 1964

SCHNECK, Fabiana; SCHWARZBOLD, Albano; MELO, Adriano S. Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage composition, and nestedness. **Journal of the North American Benthological Society**. [s.l.], v. 30, n.4, p. 1049-1056, 2011. Disponível em: <<https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1899/11-044.1>>. Acesso em: 16/02/2020.

SCHUH Mariana H; GUADAGNIN Demetrio L. Habitat and landscape factors associated with the nestedness of waterbird assemblages and wetland habitats in South Brazil. **Austral Ecology**. [s.l.], v. 43, p. 989–999, 2018. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/aec.12648>>. Acesso em: 16/02/2020.

SEMENIUK, C. A; SEMENIUK, V. A comprehensive classification of inland wetlands of Western Australia using the geomorphic-hydrologic approach. **Journal of the Royal Society of Western Australia**. [s.l.], v. 94, n. 3, p. 449–464, 2011. Disponível em: <[https://www.rswa.org.au/publications/Journal/94\(3\)/SemeniukSemeniukpp.449-464.pdf](https://www.rswa.org.au/publications/Journal/94(3)/SemeniukSemeniukpp.449-464.pdf)>. Acesso em: 16/02/2020.

SHAW, Samuel P; FREDINE, C. Gordon. **Wetlands of the united states: their extent and their value to waterfowl and other wildlife**. Washington: Fish and wildlife service. United States Department of the interior, 1956. p. 1374–1397.

SOBRAL, Fernanda Landa; CIANCIARUSO, Marcus Vinicius. Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**. Uberlândia, v. 28, n. 4, 2012. Disponível em: <<http://www.seer.ufu.br/index.php/biosciencejournal/article/view/13491>>. Acesso: 16/02/2020.

SOININEN, Janne. The ecological characteristics of idiosyncratic and nested diatoms. **Protist**. [s.l.], v. 159, n. 1, p. 65–72, 2008. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.protis.2007.07.001>>. Acesso em: 16/02/2020.

SOININEN, Janne; KÖNGÄS, Petrina. Analysis of nestedness in freshwater assemblages—patterns across species and trophic levels. **Freshwater Science**. [s.l.], v. 31, n. 4, p. 1145–1155, 2012. Disponível em: <<https://doi.org/10.1899/12-043.1>>. Acesso em: 16/02/2020.

SOININEN, Janne; MACDONALD, Robert; HILLEBRAND, Helmut. The distance decay of similarity in ecological communities. **Ecography**. [s.l.], v. 30, n. 1, p. 3-12, 2007. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04817.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

SOMMER, Ulrich. The paradox of the plankton: fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. **Limnology and Oceanography**. [s.l.], v. 29, n. 3, p. 633–636, 1984. Disponível em: <<https://doi.org/10.4319/lo.1984.29.3.0633>>. Acesso em: 16/02/2020.

STOMP, Maayke; HUISMAN, Jef; MITTELBAACH, Gary G.; LITCHMAN, Elena; KLAUSMEIER, Christopher A. Large-scale biodiversity patterns in freshwater phytoplankton. **Ecology**. [s.l.], v. 92. n. 11, p. 2096–2107, 2011. Disponível em: <<https://doi.org/10.1890/10-1023.1>>. Acesso em: 16/02/2020.

STOYNEVA, Maya P. Allochthonous planktonic algae recorded during the last 25 years in Bulgaria and their possible dispersal agents. **Hydrobiologia**. [s.l.], v. 764, p. 53 – 64, 2015. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/s10750-015-2334-x>>. Acesso em: 16/02/2020.

TANG, Evonne. P. Y. The allometry of algal growth rates. **Journal of Plankton Research**. [s.l.], v. 17, n. 6, p. 1325–1335, 1995. Disponível em: <<https://doi.org/10.1093/plankt/17.6.1325>>. Acesso em: 16/02/2020.

TARNOCAI, C. 1980. *Canadian wetland registry*. In: Rubec, C.D.A. & Pollett, F.C. (eds.) Workshop on Canadian Wetlands. Lands directorate, Environment Canada, Ottawa. p. 9-30.

TAYLOR, A. R. D.; HOWARD, G. W.; BEGG, G. W. **Developing wetland inventories in southern Africa: A review**. **Vegetatio**. Dordrecht, v. 118, 57 – 79, 1995. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/BF00045191>>. Acesso em: 16/02/2020.

THOMAS, Serge; GAISER, Evelyn E.; GANTAR, Miroslav; SCINTO, Leonard J. Quantifying the responses of calcareous periphyton crusts to rehydration: a microcosm study (Florida Everglades). **Aquatic Botany**. [s.l.], v. 84, n. 4, p. 317–323, 2006. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.12.003>>. Acesso em: 16/02/2020.

ULRICH, Werner.; GOTELLI, Nicholas J. A null model algorithm for presence–absence matrices based on proportional resampling. **Ecological Modelling**. [s.l.], v. 244, p. 20–27, 2012. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.06.030>>. Acesso em: 16/02/2020.

ULRICH, Werner.; GOTELLI, Nicholas J. Pattern detection in null model analysis. **Oikos**. [s.l.], v. 122, n. 1, p. 2–18, 2013. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20325.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

ULRICH, Werner; ALMEIDA-NETO, Mário; GOTELLI, Nicholas J. A consumer's guide to nestedness analysis. **Oikos**. [s.l.], v. 118, n. 1, p. 3–17, 2009. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17053.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

VANORMELINGEN, Pieter; COTTENIE, Karl; MICHELS, Erik; MUYLAERT, Koenraad; VYVERMAN, Win; DE MEESTER, Luc. The relative importance of dispersal and local processes in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. **Freshwater Biology**. [s.l.], v. 53, n.11, p. 2170–2183, 2008. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02040.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

VUUREN, W.V; ROY, P. Private and social returns from wetland preservation versus those from wetland conversion to agriculture. **Ecological Economics**. [s.l.], v. 8, n. 3, p. 289-305, 1993. Disponível em: <[https://doi.org/10.1016/0921-8009\(93\)90063-C](https://doi.org/10.1016/0921-8009(93)90063-C)>. Acesso em: 16/02/2020.

WARD, J. and TOCKNER, K. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. **Freshwater biology**. [s.l.], v. 46, n. 6, p. 807-819, 2001. Disponível em: <<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00713.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

WEITHOFF, Guntram. The concepts of plant functional types and functional diversity in lake phytoplankton a new understanding of phytoplankton ecology? **Freshwater Biology**. [s.l.], v. 48, n. 9, p. 1669–1675, 2003. Disponível em: <<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01116.x>>. Acesso em: 16/02/2020.

WETZEL, Carlos E.; BICUDO, Denise de C.; ECTOR, Luc; LOBO, Eduardo A.; SOININEN, Janne; LANDEIRO, Victor .L; BINI, Luis M. Distance decay of similarity in neotropical diatom communities. **PLoS One** .[s.l.], v. 7, n. 9, 2012. Disponível em: <<https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0045071>>. Acesso em: 16/02/2020.

WILLIAMS, D. D. **The biology of temporary waters**. Oxford: Oxford University Press, 2006.

WOJCIECHOWSKI, Juliana; HEINO, Jani; BINI, Luis M.; PADIAL, André A. Temporal variation in phytoplankton beta diversity patterns and metacommunity structures across subtropical reservoirs. **Freshwater Biology**. [s.l.], v. 62, n. 4, p. 751–766, 2017. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/fwb.12899>>. Acesso em: 16/02/2020.

WRIGHT, David H.; PATTERSON, Bruce D.; MIKKELSON, Greg M.; CUTLER, Alan; ATMAR, Wirt. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. **Oecologia**. [s.l.], v. 113, p. 1–20, 1998. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s004420050348>>. Acesso em: 16/02/2020.

## CAPÍTULO I

O manuscrito está formatado de acordo com as normas da revista *Wetlands*

### **Diversidade fitoplanctônica em áreas úmidas subtropicais: Padrões de similaridade, efeitos da distância e do ambiente**

#### **Resumo**

As áreas úmidas são ecossistemas que apresentam uma ampla diversidade fitoplanctônica, a qual pode estar relacionada com variáveis locais e regionais, além de mecanismos de dispersão das espécies. O presente estudo teve como objetivos (i) avaliar a dissimilaridade entre as comunidades fitoplanctônicas em relação à distância ambiental e espacial de 15 áreas úmidas da Planície Costeira do sul do Brasil e (ii) investigar a influência das variáveis ambientais e espaciais na determinação da diversidade da comunidade fitoplanctônica, analisando a comunidade total e as classes taxonômicas. As coletas foram realizadas no outono, entre os meses de maio e junho de 2017. Foram identificadas 114 espécies e a classe Zygnematophyceae apresentou o maior número de espécies e o maior valor de biomassa total. O componente espacial foi significativo apenas para as classes Chlorophyceae, Trebouxiophyceae e Zygnematophyceae. Considerando a composição total de espécies, a turbidez foi a única variável ambiental que esteve associada à estrutura da comunidade. Em relação às classes taxonômicas, houve a formação de diferentes agrupamentos, onde os melhores ajustes contiveram urbanização, nitrito, área, oxigênio dissolvido e sólidos totais dissolvidos. O decaimento da similaridade só foi significativo considerando a distância espacial. Esses resultados evidenciam que nas áreas úmidas estudadas, as comunidades fitoplanctônicas são estruturadas pelas variáveis espaciais, e não pelas variáveis ambientais, mostrando que o fitoplâncton nesses ambientes não está livremente disperso.

**Palavras-chave:** dissimilaridade, dispersão, plâncton, processos locais, processos regionais

## **Introdução**

As áreas úmidas são ecótonos caracterizados como refúgios da biodiversidade, e consequentemente são considerados os ambientes mais diversificados biologicamente do mundo (Mitsch e Gosselink 2007). Apesar disso, estão entre os ecossistemas continentais mais vulneráveis aos impactos decorrentes das atividades humanas (Davis et al. 2010; Houlihan et al. 2006). De modo geral, são ambientes pequenos que se distribuem em uma matriz terrestre (Soininen et al. 2011), sendo conectados apenas pela dispersão da sua biota (Wilbur 1997). A partir de uma perspectiva regional da biodiversidade de áreas úmidas, a limitação da dispersão pode ter um papel importante na estruturação das comunidades aquáticas desses ambientes (Soininen et al. 2007, 2011). Além disso, os fatores ambientais locais também são relevantes, pois as áreas úmidas variam de habitats ultraoligotróficos a ambientes altamente produtivos (Wellborn et al. 1996). Nesse sentido, as áreas úmidas estão entre os ambientes mais importantes para o estudo da influência de padrões espaciais na estruturação das comunidades (Soininen et al. 2007).

Os processos de organização das comunidades biológicas podem ser explicados através da corroboração dos princípios da teoria neutra (Hubbell 2001) e de diferenças entre as espécies, como a adaptação a fatores ambientais locais e às diferentes habilidades de dispersão (Leibold et al. 2004). A ecologia de metacomunidades busca explicar a interação entre esses dois fatores, aliando os processos locais e regionais em seus estudos (Ricklefs 1987; Leibold et al. 2004). Nessa perspectiva, o decaimento da similaridade com a distância é uma abordagem espacial que avalia o agrupamento das espécies considerando as suas respostas à variabilidade ambiental e espacial (Morlon et al. 2008). Geralmente é observado um declínio na similaridade entre áreas, relacionado com a distância geográfica, principalmente devido à limitação da dispersão de alguns

grupos de organismos. Dessa maneira, pontos separados geograficamente abrigam comunidades distintas (Harte 2003). Da mesma forma pode ser observada uma diferença na distância ambiental, quando as comunidades são ambientalmente controladas (Heino 2013).

Os organismos planctônicos são destacados como bons preditores para os estudos de metacomunidades (Cottenie et al. 2003; Mazaris et al. 2010) e representam elementos importantes da biota das áreas úmidas, que abrigam comunidades planctônicas altamente diversas (Soininen et al. 2007). Muitas espécies do plâncton são eficientes dispersoras (Beisner et al. 2006) e frequentemente demonstram boa relação com as variáveis ambientais locais (Cottenie et al. 2003; Mazaris et al. 2010). Isso ocorre devido à ampla variabilidade morfológica, fisiológica, comportamental e traços da história de vida das espécies que constituem as comunidades aquáticas. Desse modo, além de ser afetada pelas características das espécies, a distribuição da biodiversidade planctônica também é influenciada pela escala espacial de observação (Rahbek 2005; Soininen et al. 2007).

Desde a elucidação do "Paradoxo do plâncton" de Hutchinson (1961), pesquisadores procuram entender como as comunidades fitoplanctônicas são estruturadas (Ribeiro et al. 2018). Esses estudos tradicionalmente concentram-se na importância das variáveis ambientais ou as interações bióticas (Crossetti e Bicudo 2005; Schneck et al. 2011; Stomp et al. 2011) e por isso sabe-se com propriedade que as comunidades fitoplanctônicas dependem diretamente das condições abióticas como disponibilidade e concentração de nutrientes (Reynolds 2006). Nos últimos anos, mais atenção foi direcionada aos estudos que abordam a contribuição dos fatores ambientais e espaciais. Padial et al. (2014), por exemplo, relataram a importância dos fatores ambientais e espaciais dentro de uma escala temporal em planícies de inundação. Guo et



al. (2019) integraram as condições ambientais, processos espaciais e interações bióticas para explicar a estrutura da comunidade fitoplanctônica.

As tentativas para compreender os fatores que estruturam as comunidades fitoplanctônicas demonstram sua importância, ao integrarem contribuições dos aspectos espaciais e ambientais, na distribuição desses organismos (Ribeiro et al. 2018). Assim, os objetivos desse estudo foram (i) avaliar a dissimilaridade entre as comunidades fitoplanctônicas em relação à distância ambiental e espacial de 15 áreas úmidas da Planície Costeira do sul do Brasil e (ii) investigar a influência das variáveis ambientais e espaciais na determinação da diversidade da comunidade fitoplanctônica, analisando a comunidade total e as classes taxonômicas. Nesse contexto esperamos (i) encontrar um padrão de estrutura fitoplanctônica associado às variáveis ambientais e espaciais, onde esses fatores podem ter papéis variáveis na estruturação das comunidades dependendo das classes; (ii) a ocorrência de uma diminuição da similaridade da composição das comunidades considerando a distância geográfica, uma vez que algas fitoplanctônicas, com melhor capacidade de dispersão atingem habitats adequados a distâncias maiores.

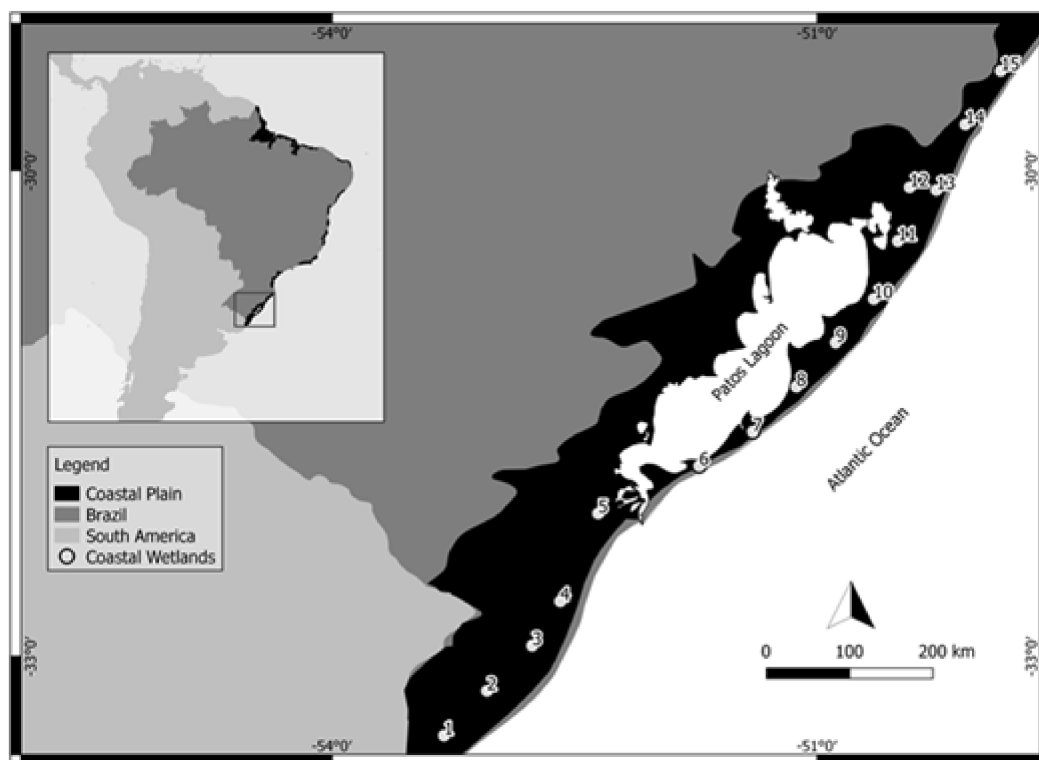
## **Materiais e Métodos**

### *Área de estudo e amostragem*

A planície costeira do Rio Grande do Sul, no sul do Brasil, compreende uma área de aproximadamente 620 km de costa (Travessas et al. 2005), estendendo-se no sentido NE - SW, entre os municípios de Torres e Chuí, dividida em litoral norte, situado entre os municípios de Torres e Balneário Pinhal, com extensão de 120 km de costa, médio, entre os municípios de Palmares do Sul e São José do Norte, com 270 km de costa, e litoral sul, entre os municípios de Rio Grande e Chuí, com extensão de 230 km de costa (Calliari et al. 2006). A Planície Costeira é composta principalmente por áreas de

influência marinha e fluvial (IBGE 1986), com áreas de restinga, vegetação campestre e remanescente florestais de Floresta Estacional Semidecidual (IBGE 1986). O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é Cfa, ou seja, com chuvas bem distribuídas ao longo do ano com precipitação e temperatura médias anuais de 1600-1900 mm e 18-20 °C, respectivamente (Alvares et al. 2013).

As coletas foram realizadas em 15 áreas úmidas naturais ao longo de um gradiente latitudinal da Planície Costeira do Rio Grande do Sul (entre as coordenadas geográficas: 33° 29' 23" S; 53° 18' 32" W e 29° 26' 58" S; 49° 47' 87" W). Todas as áreas úmidas foram selecionadas de acordo com os seguintes critérios: naturais, continentais e sem conectividade com o mar, profundidade variando de 40 cm a 100 cm e com macrófitas com folhas flutuantes, macrófitas submersas livres e enraizadas e macrófitas flutuantes, além do fácil acesso. A partir da primeira área úmida coletada foram percorridos 40 km até a próxima área a ser amostrada, havendo uma margem de três quilômetros, para mais ou para menos, caso necessário, para a coleta da próxima área, e, assim, sucessivamente, totalizando 560 km amostrados. Ao longo do litoral sul as áreas úmidas foram amostradas no município de Santa Vitória do Palmar (1-4) e Rio Grande (5). No litoral médio, as áreas úmidas estudadas situam-se nos municípios de São José do Norte (6), Bojuru (7), Tavares (8) e Mostardas (9 e 10). No litoral norte as amostragens foram realizadas nos municípios de Palmares do Sul (11), Capivari do Sul (12), Tramandaí (13), Capão da Canoa (14) e Terra de Areia (15) (Fig. 1).



**Fig. 1** Área de estudo localizada na Planície Costeira do sul do Brasil. Os números indicam as áreas úmidas amostradas

Para análises abióticas e biológicas foram realizadas amostragens de água entre os meses de maio e junho de 2017. Foram coletadas amostras em frascos de 200 ml a uma profundidade de 15 cm em cinco pontos de cada área úmida, sendo um ponto central e quatro pontos marginais, totalizando 75 amostras para as análises biológicas. Para as análises abióticas foram coletadas amostras de água em um ponto central de cada área úmida, a uma profundidade de 15 cm, em frascos âmbar de 1000 ml totalizando 15 amostras.

### *Variáveis limnológicas*

Temperatura (Temp), pH, turbidez (Turb), oxigênio dissolvido (OD), sólidos totais dissolvidos (STD) foram medidos *in situ* com auxílio de uma sonda Horiba, havendo a coleta desses dados em um ponto central de cada área úmida.

Nitrogênio amoniacal (N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>), nitrito (N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup>), nitrogênio total (NT) e fósforo total (PT) foram analisados em laboratório segundo a metodologia de American Public Health Association (2005).

### *Variáveis da paisagem*

O perímetro e a área das áreas úmidas foram obtidos com o auxílio do programa Google Earth. As características do uso do solo foram obtidas através de interpretação de imagens de satélite mais próximas possíveis do dia da amostragem, com uso do programa ArcGis v. 10.3, em 1 km de raio a partir de um ponto central de cada área úmida, classificadas em: zona urbana (Urb), monocultura (*Pinus* sp. e rizicultura) e vegetação nativa (restinga), além da ocorrência de água no entorno da área úmida. A classificação foi feita com base em uma análise visual a partir de imagens do satélite Landsat 8, coletadas entre janeiro de 2017 e setembro de 2018. As imagens foram pré-processadas, com o objetivo de corrigir possíveis interferências atmosféricas (Soares et al. 2015). As imagens também sofreram correções geométricas, sendo então georreferenciadas e projetadas para o sistema de referência SIRGAS 2000 UTM Zona 22S. A partir das imagens pré-processadas, foram feitas composições coloridas falsa cor, com o objetivo de realçar melhor certos elementos que não ficam claramente nítidos na cor verdadeira, facilitando, assim, o processo de classificação visual do uso e cobertura do solo dentro dos *buffers*.

### *Variáveis biológicas*

As amostras do fitoplâncton foram preservadas com Lugol acético 1%. A quantificação dos organismos foi realizada em microscópio de luz invertida Zeiss (aumento de 400 x), conforme Utermöhl (1958) e o tempo de sedimentação seguiu a técnica de Lund et al. (1958). Foram consideradas células, filamentos e colônias na contagem. A curva de rarefação estabelecida foi de 80% de acordo com Pappas e Stoermer (1996). O cálculo para a densidade dos organismos ( $\text{ind.mL}^{-1}$ ) foi realizado segundo Ros (1979). Para o cálculo do biovolume foram tomados como base os sólidos geométricos que mais se aproximaram da forma celular, isolados ou combinados, segundo Hillebrand et al. (1999), a partir de valores médios das medidas de 20 a 30 indivíduos, quando possível. A biomassa ( $\text{mm}^3.\text{L}^{-1}$ ) foi estimada após a multiplicação do valor de biovolume pela densidade de cada táxon. Os valores de densidade e biomassa de cada área úmida abrangem os cinco pontos amostrados, portanto as contagens foram realizadas para cada ponto e posteriormente foram agrupadas.

### *Análises de dados*

#### *Estrutura da comunidade e matrizes de dados*

As matrizes de dados foram organizadas considerando o total de espécies e separadamente para cada classe fitoplanctônica. Foi verificada a distribuição normal das variáveis de resposta, incluindo a riqueza de espécies e a biomassa total ( $\text{mm}^3.\text{L}^{-1}$ ), utilizando o teste de *Shapiro-Wilk*. As distâncias geográficas foram calculadas a partir das coordenadas UTM do ponto central de cada área úmida como distâncias euclidianas. Foram utilizadas medidas de correlação parcial de *Spearman* para identificar o subconjunto de variáveis ambientais (limnológicas e da paisagem) previamente padronizadas, entre todas as variáveis avaliadas de cada área que estivessem

correlacionadas significativamente. O pacote R '*ppcor*' foi utilizado para as análises de correlação. Esse subconjunto de variáveis foi utilizado para calcular a matriz de distância ambiental com base nas distâncias euclidianas entre as áreas úmidas.

#### *Dissimilaridade das comunidades*

Inicialmente para determinar se houve covariação entre as distâncias ambientais e geográficas de cada área úmida realizamos testes de Mantel (com 1000 permutações) entre as duas matrizes de distância, considerando a distância euclidiana. Os resultados indicaram que não houve correlação significativa em nenhum caso. Por conseguinte, para avaliar as correlações entre as matrizes de distância de cada área e testar se a composição total da comunidade fitoplanctônica e os grupos taxonômicos foram influenciados pelo aumento da distância ambiental ou pela distância geográfica, foram aplicados testes de Mantel parcial (com 1000 permutações) (Legendre e Fortin 1989).

A ordenação das comunidades a partir da similaridade das espécies existentes, considerando a composição total de espécies e para cada classe foi obtida através da análise de escalonamento não-métrico (NMDS). Essa técnica considera uma medida de distância entre as amostragens mantendo a maior proporcionalidade possível entre elas, sendo adequada para representar distâncias em um espaço bidimensional. Valores de distorção (stress) menores que 20% foram considerados satisfatórios (Clark 1993). A distância de *Bray-Curtis* foi utilizada para a elaboração da matriz utilizada no NMDS. Adicionalmente, foi realizada análise da correlação das variáveis ambientais normalizadas, com os eixos da NMDS, através da função *envfit*. Os vetores das variáveis ambientais são representados pelo seu comprimento e direção, indicando o nível de correlação com os scores do NMDS.

### *Distância geográfica e ambiental*

As relações com a distância geográfica e a distância ambiental foram avaliadas usando modelos de regressão polinomial de segunda e terceira ordem para cada índice preditor. Com intuito de reduzir a escala da diferença da contribuição de espécies pouco ou muito abundantes, os dados utilizados foram transformados através da raiz-quadrada para todas as análises. As espécies raras, com apenas uma ou duas ocorrências, não foram incluídas nas análises.

A relação entre a similaridade da comunidade e a distância espacial e ambiental foi avaliada na análise do decaimento da semelhança da comunidade através da função *decay model* a partir do pacote R '*betapart*' (Baselga e Orme 2012). Essa é uma função que ajusta um GLM (log link) com base na similaridade como variável de resposta, e a distância espacial e ambiental como predictoras. Foi utilizada a similaridade baseada em abundância e a distância espacial e ambiental entre pares foi computada a partir da distância euclidiana. A significância foi obtida através de 1000 randomizações das distâncias.

### **Resultados**

Ao longo do período de amostragem a área das áreas úmidas variou de 90 m<sup>2</sup> (área úmida 2) a 21.738 m<sup>2</sup> (área úmida 13). A temperatura oscilou entre 14,36C° (área úmida 6) e 23,85 C° (área úmida 5). Em relação aos valores de STD, o menor valor foi registrado nas áreas úmidas 6 e 15 (0,041 g.L<sup>-1</sup>) e o maior valor, na área úmida 4 (0,41 g.L<sup>-1</sup>). A turbidez variou entre 6,74 NTU (área úmida 6) e 505 NTU (área úmida 1). O menor valor de fósforo total foi registrado na área úmida 11 (0,01 mg/L) e o maior

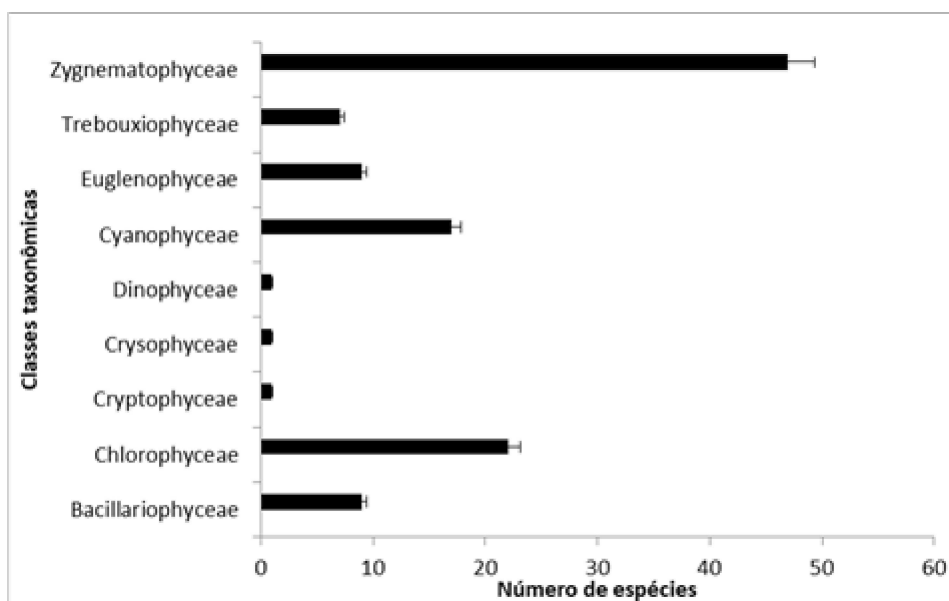
valor, na área úmida 15 (0,94 mg/L). Os valores de nitrogênio total variaram entre 5,50 mg/L (área úmida 9) e 36,49 mg/L (área úmida 3) (Tabela 1).



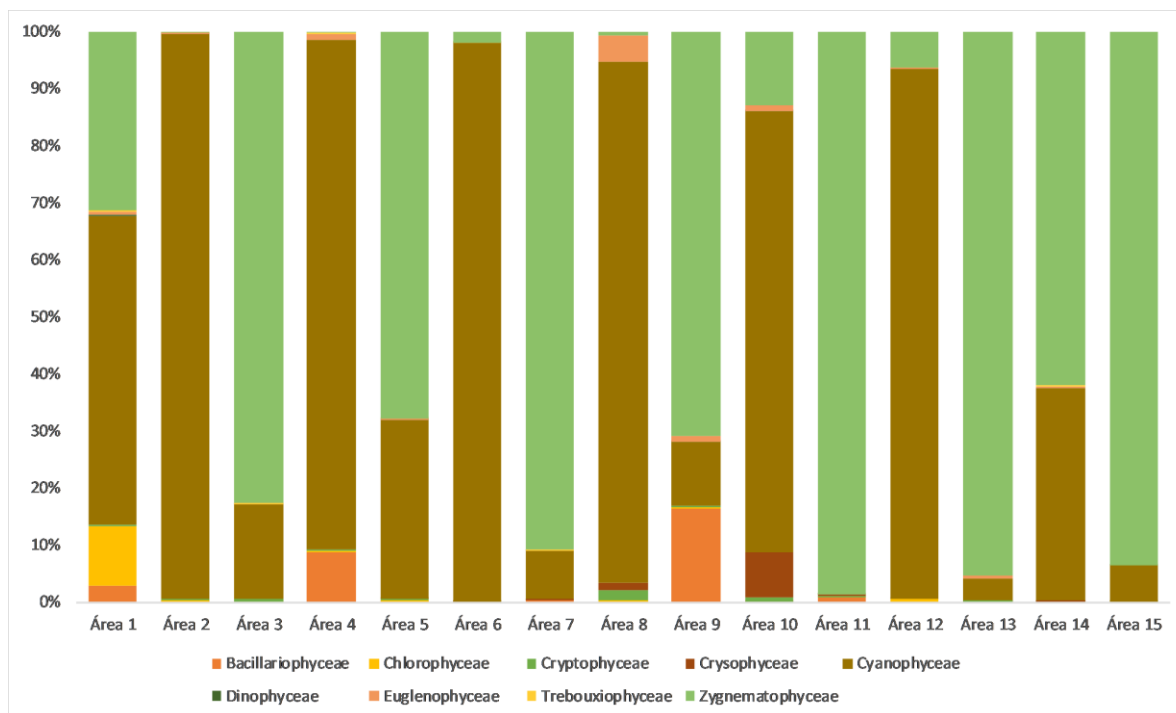
**Tabelas 1** Variáveis limnológicas e da paisagem das 15 áreas úmidas amostradas no estudo

VARIÁVEIS	ÁREAS ÚMIDAS														
	LITORAL SUL					LITORAL MÉDIO					LITORAL NORTE				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Perímetro (m)	189,00	39,00	280,00	285,00	323,00	119,00	294,00	120,00	154,00	270,00	159,00	179,00	750,00	202,00	137,00
Área (m <sup>2</sup> )	1801,00	90,00	4900,00	2540,00	2016,00	909,00	2052,00	668,00	1502,00	3584,00	1421,00	1968,00	21738,00	2279,00	1207,00
Vegetação Nativa (Km <sup>2</sup> )	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,31	0,42	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Monocultura (Km <sup>2</sup> )	0,00	0,52	0,00	0,00	0,39	0,00	0,08	0,19	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Água (Km <sup>2</sup> )	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,06	0,00	0,00	0,00	0,15	0,03	0,14	0,10	0,00	0,00
Urb (Km <sup>2</sup> )	0,15	0,00	0,26	0,00	0,22	0,00	0,37	0,16	0,16	0,00	0,26	0,00	0,00	0,88	0,18
xLat	33,29	33,12	32,56	32,39	32,07	31,49	31,36	31,20	31,30	30,47	30,26	30,60	30,07	29,43	29,37
yLong	53,18	53,20	52,45	52,35	52,21	51,43	51,23	51,07	50,53	50,38	50,30	50,25	50,11	50,10	49,57
Temp (C°)	17,08	18,64	20,72	20,66	23,85	14,36	15,64	16,37	16,26	17,21	16,14	19,63	19,43	21,68	21,86
pH	6,40	7,18	6,07	6,45	7,52	6,33	5,31	6,20	6,22	5,65	6,19	6,35	5,85	6,59	6,09
STD (g.L-1)	0,21	0,11	0,07	0,41	0,06	0,04	0,05	0,06	0,05	0,07	0,06	0,04	0,12	0,06	0,04
OD	7,96	8,93	9,38	10,76	12,25	8,14	9,92	11,79	13,82	8,36	10,21	9,78	11,98	12,27	12,60
Turb (NTU)	505,00	272	557	262	44,30	6,74	17,90	31,20	28,70	9,61	223,00	128,00	20,8	20,40	25,70
N-NH <sup>4+</sup> (mg/L)	2,05	0,21	0,21	2,94	3,23	19,69	1,76	15,28	32,92	26,00	13,00	2,35	18,00	3,82	4,00
NT (mg/L)	7,93	15,84	5,50	10,58	7,05	31,45	7,00	22,00	36,49	24,10	34,00	12,00	22,34	14,40	16,00
N-NO <sup>2-</sup> (mg/L)	0,05	0,04	0,36	0,48	0,35	0,06	0,01	0,08	0,05	0,03	23,76	11,80	2,39	2,39	22,21
PT (mg/L)	0,68	0,28	0,48	0,35	0,04	0,10	0,20	0,20	0,21	0,19	0,01	0,03	0,26	0,04	0,40

Foram identificadas 114 espécies fitoplanctônicas (Tabela suplementar) e a classe Zygnematomyceae foi a mais representativa considerando o número de espécies (Fig. 2). Em seis áreas úmidas (1, 2, 4, 6, 10 e 12), a classe Cyanophyceae foi a mais significativa considerando o valor de biomassa. Nas demais áreas úmidas, a classe Zygnematomyceae foi a mais representativa quanto ao valor de biomassa (Fig. 3). Considerando a biomassa total a classe Zygnematomyceae apresentou os maiores e as espécies do grupo com os maiores valores de biomassa foram *Spirogyra* sp. ( $46,04 \text{ mm}^3\text{L}^{-1}$ ), *Desmidium graciliceps* ( $32,02 \text{ mm}^3\text{L}^{-1}$ ), *Mougeotia* sp. ( $19,46 \text{ mm}^3\text{L}^{-1}$ ), *Teilingia granulata* ( $5,14 \text{ mm}^3\text{L}^{-1}$ ) e *Bambusina* sp. ( $1,08 \text{ mm}^3\text{L}^{-1}$ ).



**Fig. 2** Riqueza total das classes fitoplanctônicas em 15 áreas úmidas da Planície Costeira do sul do Brasil



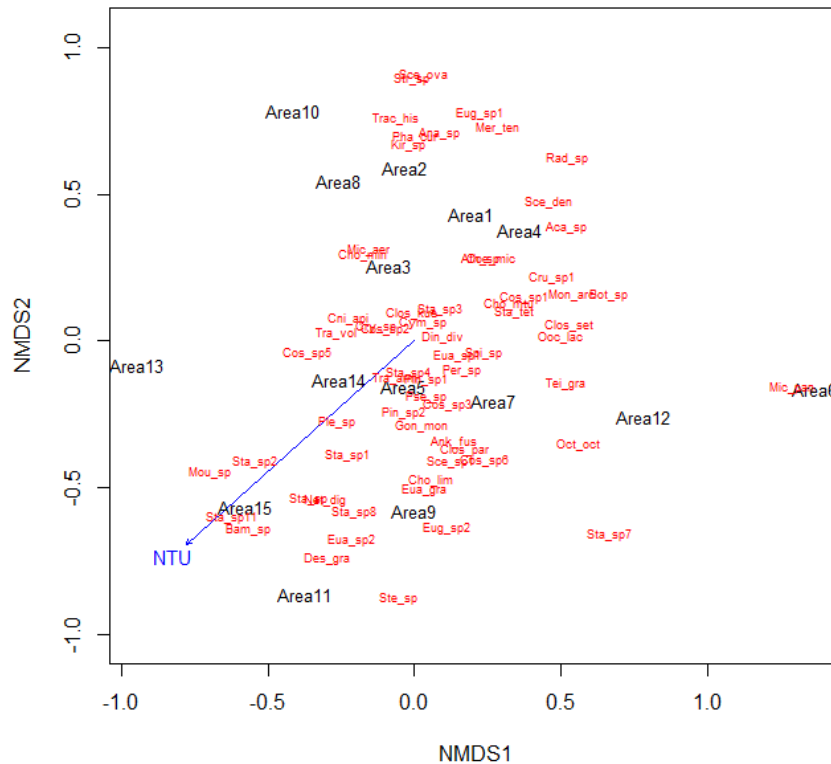
**Fig. 3** Biomassa relativa das classes fitoplanctônicas nas 15 áreas úmidas amostradas na Planície Costeira do sul do Brasil

Considerando os testes de Mantel aplicados para analisar a similaridade entre as comunidades próximas e a sua correlação com a distância ambiental, não foi observado nenhum padrão significativo. Do mesmo modo, quando se analisou separadamente o efeito da distância geográfica e da distância ambiental, ambos os componentes não se mostraram significativamente correlacionados com a matriz de distância de biomassa do fitoplâncton. Para o agrupamento de classes houve a influência do espaço para três grupos: Chlorophyceae, Trebouxiophyceae e Zygnematophyceae (Tabela 2).

**Tabela 2** Resultados dos testes de Mantel acessando a influência da distância geográfica e da distância ambiental sobre a similaridade na composição das comunidades fitoplanctônicas nas áreas úmidas amostradas, para a comunidade total e classes taxonômicas amostradas. Relações significativas estão em negrito

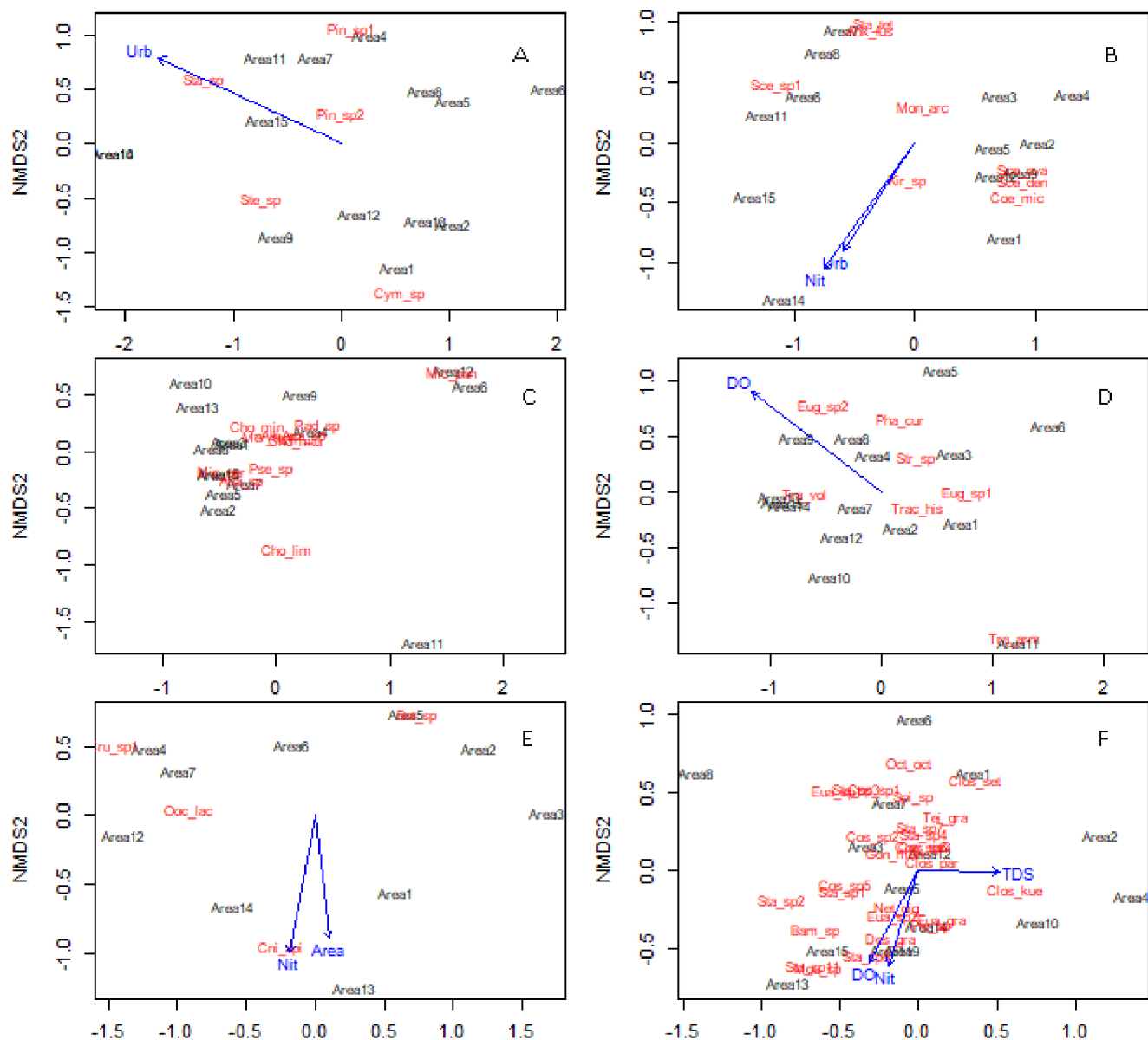
<b>Distância</b>	<b>Classe fitoplanctônica</b>	<b>Mantel p</b>
	Total	0.14
Geográfica (controle ambiental)	Bacillariophyceae	0.12
	Chlorophyceae	<b>0.04</b>
	Cyanophyceae	0.9
	Euglenophyceae	0.15
	Trebouxiophyceae	<b>0.04</b>
	Zygnemaphyceae	<b>0.04</b>
	Total	0.19
Ambiental (controle espacial)	Bacillariophyceae	0.57
	Chlorophyceae	0.24
	Cyanophyceae	0.25
	Euglenophyceae	0.43
	Trebouxiophyceae	0.85
	Zygnemaphyceae	0.61

De maneira geral, considerando a composição total fitoplanctônica foi observada ampla distribuição das espécies em relação à sua ocorrência nas diferentes áreas úmidas amostradas. O NMDS (stress 0,15) mostrou maior similaridade na composição de espécies entre as áreas mais próximas, em relação àquelas mais distantes geograficamente. Para a composição total de espécies a turbidez foi à única variável que esteve associada com a estrutura da comunidade (Fig. 4).



**Fig. 4** Análise de escalonamento multidimensional não-métrica (NMDS) mostrando a relação entre as áreas amostradas na Planície Costeira do sul do Brasil baseada na composição das comunidades fitoplanctônicas

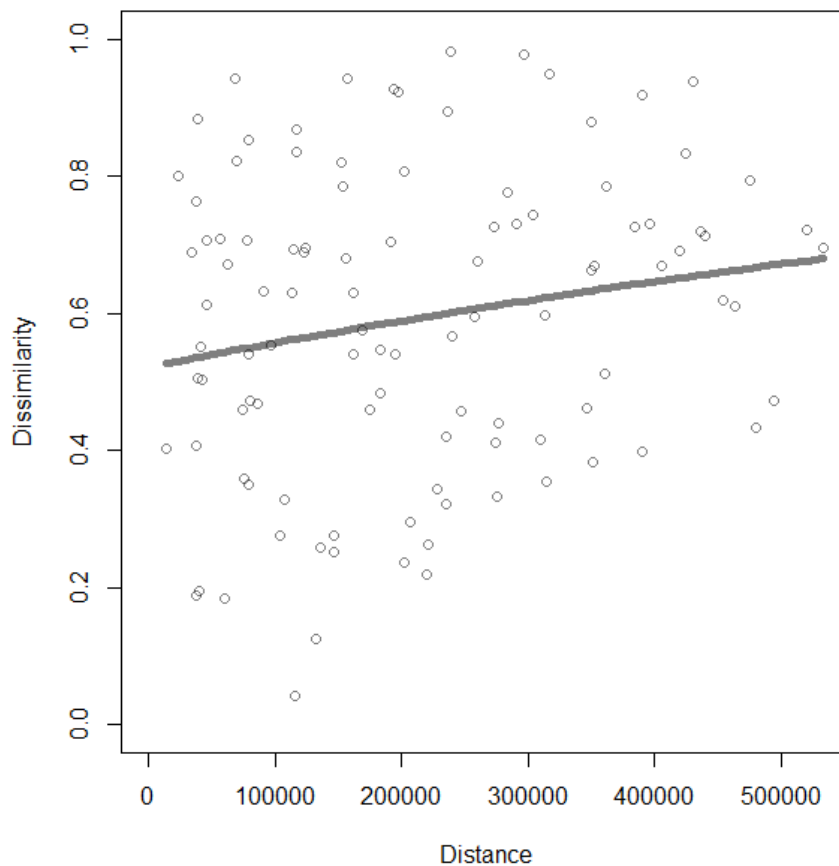
Em relação às classes taxonômicas, houve a formação de diferentes agrupamentos de acordo com a classe analisada, evidenciando uma distribuição diferente das espécies de acordo com a classificação taxonômica. A análise da relação entre os dados bióticos e abióticos (*envfit*) mostrou diferenças de acordo com cada classe taxonômica, onde os melhores ajustes contiveram Urb,  $N-NO_2^-$ , área, OD e STD (Fig. 5).



**Fig. 5** Análise de escalonamento multidimensional não-métrica (NMDS) mostrando o agrupamento das classes taxonômicas através das suas distribuições geográficas e as suas relações com as variáveis ambientais de 15 áreas úmidas amostradas na Planície Costeira do sul do Brasil. Classe Bacillariophyceae (A), classe Chlorophyceae (B), classe Cyanophyceae (C), classe Euglenophyceae (D), classe Trebouxiophyceae (E) e classe Zygnematophyceae (F)

O modelo GLM utilizado explicou significativamente o decaimento da similaridade em função da distância espacial ( $p = 0,05$ ). O ajuste do modelo de decaimento mostrou uma diminuição constante na similaridade ( $\text{pseudo-}r^2 = 0,36$ ) (Fig.

6). Distância ambiental não foi significativa mostrando uma homogeneização das áreas úmidas ( $p = 0.11$ ).



**Fig.6** Relação entre a similaridade das comunidades fitoplanctônicas e a distância geográfica de 15 áreas úmidas amostradas na Planície Costeira do sul do Brasil

### Discussão

No presente estudo, buscamos avaliar os padrões espaciais da composição do fitoplâncton e a contribuição das variáveis ambientais e do espaço na estruturação dessas comunidades em áreas úmidas subtropicais. Em relação às distâncias ambientais e geográficas entre as áreas úmidas, o único componente que se mostrou significativo para a composição fitoplanctônica foi a distância geográfica. Tal resultado corrobora com Soininen et al. (2007) que observaram o decaimento da similaridade em áreas

úmidas boreais influenciado apenas pela distância espacial. Em escalas espaciais menores (<10 km), um padrão de decaimento à distância indicou que a limitação da dispersão também pode ocorrer (Crump et al. 2007; Sommaruga e Casamayor 2009).

Um aspecto importante a ser debatido em relação à diminuição da similaridade da comunidade com a distância geográfica são as suas possíveis causas (Astorga et al. 2012), pois é uma questão difícil de ser afirmada e ainda não existe um consenso em relação ao assunto (Soininen et al. 2007). Em pequenas escalas espaciais, por exemplo, quase todos os microrganismos seriam capazes de se dispersar livremente e o ambiente é o fator que realmente controla essas comunidades (Declerck et al. 2011). Em contraponto o decaimento da similaridade à distância mostra uma tendência linear, que potencializa a limitação da dispersão (Tilman 1997; Bolker e Pacala 1999) com o aumento da escala espacial (Borcard et al. 2011). Todavia o papel dos processos de dispersão não pode ser inferido pela mera observação de um componente espacial puro. Esse resultado pode, por exemplo, refletir também a importância de variáveis ambientais não medidas e estruturadas espacialmente (Peres-Neto e Legendre 2010; Diniz-Filho et al. 2012; Chang et al. 2013). A similaridade das áreas úmidas em relação à distância ambiental não foi significativa indicando que há uma homogeneização das características ambientais. Além disso, a homogeneização da caracterização ambiental pode estar subestimada na falta de réplicas das variáveis ambientais coletadas nas áreas úmidas estudadas. Adicionalmente, acreditamos que a escala espacial não influenciou os nossos resultados (40 km entre áreas úmidas e 560 km amostrados), pois estudos realizados em escala global mostraram que as comunidades microbianas poderiam ser significativamente diferenciadas pela distância geográfica, mas não pelas variáveis ambientais (Papke et al. 2003; Whitaker et al. 2003).



Observamos que o componente ambiental, representado pelas variáveis limnológicas e da paisagem, e o componente espacial, representado pelas distâncias geográficas, não explicaram a estrutura das comunidades quando avaliamos a composição taxonômica total. Soininen et al. (2011), por exemplo, observaram que a comunidade microbiana apresentou uma estrutura espacial possivelmente induzida por variáveis ambientais que não foram analisadas. Além disso, as variáveis ambientais locais apresentam uma alta capacidade preditiva e alcançam melhores resultados para a composição funcional (Huszar et al. 2015). Machado et al. (2016) observaram que as variáveis ambientais locais estiveram mais correlacionadas com as características funcionais do que a composição taxonômica de espécies, em áreas de planície de inundação.

O componente espacial como único ou como o elemento mais significativo para os organismos microscópicos não é um resultado frequentemente encontrado (Vanormelingen et al. 2008; Mazaris et al. 2010; Soininen et al. 2011; Rojo et al. 2016). Contrapondo tais estudos, Meier e Soininen (2014) observaram que o espaço foi o preditor das comunidades fitoplanctônicas em 30 poças rochosas onde o componente espacial puro se ajustou melhor às distâncias dos cursos d'água em relação às distâncias terrestres, mas ambas foram significativas. De maneira geral, juntamente com o espaço, tem sido verificada a importância significativa do ambiente na organização das classes fitoplanctônicas (Huszar et al. 2015; Santos et al. 2015).

O cenário ambiental das áreas úmidas estudadas favorece a permanência de grupos específicos de espécies, podendo justificar o resultado que encontramos para as classes. Por exemplo, a limitação da dispersão das clorofíceas, relatada na literatura como uma eficiente dispersora, pode estar implícita na competição com as zygnematofíceas que se adaptam em áreas rasas com presença de macrófitas. A variável

ambiental que esteve associada à estrutura da comunidade total foi a turbidez. Essa é uma das variáveis ambientais relacionadas à disponibilidade de luz e diversos estudos já demonstraram a sua relação com a abundância das espécies fitoplanctônicas (Drakare e Liess 2010; Östman et al. 2010; Crossetti et al. 2014).

Quando analisamos a comunidade fitoplanctônica a partir dos grupos taxonômicos, observamos que o componente espacial foi significativo para três classes: Chlorophyceae, Trebouxiophyceae e Zygnematophyceae. Dessa maneira houve a formação de diferentes agrupamentos de acordo com a classe analisada, evidenciando a importância da classificação taxonômica na distribuição diferencial das espécies. Há diferenças de acordo com cada classe taxonômica, onde os melhores ajustes estiveram associados com o uso do solo (Urb), área,  $N-NO_2^-$ , OD e STD.

Os sólidos totais dissolvidos relacionaram-se apenas com a classe Zygnematophyceae, provavelmente devido a adaptação das espécies do grupo à baixa intensidade de luminosidade (Hall et al. 2015). A urbanização foi correlacionada com Bacillariophyceae e Chlorophyceae. Considerando que o uso da terra pode afetar a disponibilidade de nitrogênio, fósforo e sílica na água (Arbuckle e Downing 2001; Filoso et al. 2003; Carey e Fulweiler 2012; Bayley et al. 2013) a relação com a classe Bacillariophyceae pode ser referente à demanda de sílica desse grupo para a formação da sua carapaça (Martin-Jézéquel et al. 2000). Já a disponibilidade de partículas de fósforo e a forma orgânica dissolvida influenciam a divisão celular de certas espécies do grupo (Katiyar et al. 2010). A classe Chlorophyceae relaciona-se bem com nutrientes, principalmente compostos nitrogenados (Reynolds et al. 2002).

Fósforo e nitrogênio são componentes essenciais para o crescimento do fitoplâncton (Reynolds 2006). Em ambientes aquáticos, ambos podem ser encontrados em forma de partículas ou na forma inorgânica (fósforo solúvel reativo, azoto como

nitrito, nitrito e amônia). Além da importância já relatada para o fitoplâncton em geral, o nitrito relaciona-se bem com as classes Chlorophyceae, Trebuxiophyceae e Zygnemaphyceae, pois as mesmas conseguem adaptar-se a uma ampla variação de ambientes, desde oligotróficos a eutróficos (Dodds 2006). A classe Euglenophyceae, por sua vez, relacionou-se com o oxigênio dissolvido fator que pode estar associado à presença de matéria orgânica das áreas úmidas. Todas as áreas úmidas apresentavam bancos de macrófitas que favorecem o acúmulo de matéria orgânica e conseqüentemente afetam a concentração de oxigênio dissolvido.

Indivíduos da classe Euglenophyceae são encontrados em todo o mundo, ocorrendo predominantemente em pequenos ambientes de água doce com presença de matéria orgânica (Wetzel 1993; Wolowski 1998; Nevo e Wasser 2000). A classe Zygnematophyceae, a mais abundante em riqueza e biomassa no presente estudo, é um grupo abundante e diversificado em ecossistemas aquáticos, desde ambientes oligotróficos a mesotróficos. Centenas de espécies podem ser encontradas em um único habitat (Gerrath 2003) e em áreas úmidas podem ser encontradas em abundância, principalmente as formas filamentosas de *Spirogyra* e *Mougeotia* (Brook 1981; Yung et al. 1985). Isso corrobora com nosso estudo, já que *Spirogyra* sp. foi o táxon mais abundante. As espécies filamentosas desse grupo podem permanecer no plâncton por um longo tempo se ejetadas do metafíton ou do perifíton, contribuindo para a riqueza e abundância do fitoplâncton em áreas úmidas (Brook 1981). As zygnematofíceas formam um grupo estruturalmente diverso que inclui formas unicelulares, coloniais e filamentosas. Muitas espécies formam nuvens de filamentos e filmes gelatinosos em áreas úmidas, apresentando uma dispersão limitada devido ao tamanho do seu corpo, mas são persistentes em ambientes rasos cobertos por macrófitas (Gerrath 2003).

A heterogeneidade do habitat e a limitação da dispersão aumentam com a escala espacial resultando potencialmente em maior variação da comunidade e, portanto, resultados mais claros e conclusivos (Cottenie 2005). Além disso, há ausência de conectividade entre as áreas é um fator que favorece a baixa troca de colonizadores entre as áreas (Soininen et al. 2007) e a análise de predação e coexistência e questões históricas, embora não testados nesse estudo. Além disso, as comunidades fitoplanctônicas são muito heterogêneas em sua composição, abrigando espécies de diferentes grupos com requisitos ecológicos distintos, capacidade de tolerância e dispersão (Soininen et al. 2009). Embora algumas características funcionais do fitoplâncton sejam compartilhadas por todas as espécies de uma determinada classe taxonômica, por exemplo, o reforço de sílica na parede celular de Bacillariophyceae (Reynolds 2006), existem algumas características que apresentam maior variação intra-táxon (Reynolds 2006). Em áreas úmidas as espécies apresentam uma série de adaptações e estratégias de vida ligadas à sua persistência no espaço e no tempo (Blaustein and Schwartz 2001). Nesse sentido, é importante destacar que uma abordagem funcional obteria melhores respostas sobre a ecologia da comunidade fitoplanctônica. Tais apontamentos podem ser temas de estudos futuros, a fim de elucidar ainda mais essas questões que norteiam o fitoplâncton em áreas úmidas subtropicais.

## **Conclusões**

A extensão geográfica de 560 quilômetros que o estudo abrangeu ampliou expressivamente o conhecimento da distribuição de espécies fitoplanctônicas no sul do Brasil e mostrou-se um fator importante para a composição fitoplanctônica entre as áreas úmidas estudadas. Observamos que os componentes ambientais espaciais não

explicaram a estrutura das comunidades quando avaliamos a composição taxonômica total. No entanto, quando analisamos a comunidade fitoplanctônica a partir dos grupos taxonômicos, observamos que o componente espacial foi significativo para três classes: Chlorophyceae, Trebouxiophyceae e Zygnematophyceae que se ajustara melhor às variáveis ambientais: Urb, área, N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, OD e STD. Com base nos resultados do estudo, como sugestão para futuros estudos, é interessante avaliar: o hidroperíodo das áreas úmidas, a conexão entre as áreas úmidas, fatores bióticos, como predação e coexistência, e fatores históricos.

### **Agradecimentos**

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de pesquisa. Agradecemos as técnicas de laboratório Letícia Guterres e Aimée Reis da Silva por sua ajuda nas análises químicas da água. Agradecemos também ao professor Dr. Mauricio Roberto Veronez e ao técnico de laboratório Diego Brum pelas análises das variáveis da paisagem.

### **Referências**

Allen AP, Whittier TR, Larsen DP, Kaufmann PR, O'Connor RJ, Hughes RM, Stemberger RS, Dixit SS, Brinkhurst RO, Herlihy AT, Paulsen SG (1999) Concordance of taxonomic composition patterns across multiple lake assemblages: effects of scale, body size, and land use. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:2029–2040

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22:711–728. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- American Public Health Association (2005) Standard methods for the examination of water and wastewater. 21th ed. APHA, Washington
- Arbuckle KE, Downing JA (2001) The influence of watershed land use on lake N:P in a predominantly agricultural landscape. *Limnology and Oceanography* 46:970–975. doi: 10.4319/lo.2001.46.4.0970
- Astorga A, Oksanen J, Luoto M, Soininen J, Virtanen R, Muotka T (2012) Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography* 21:365–375. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00681.x
- Baselga A, Orme CDL (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3:808–812. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x
- Bayley SE, Wong AS, Thompson JE (2013) Effects of agricultural encroachment and drought on wetlands and shallow lakes in the boreal transition zone of Canada. *Wetlands* 33:17–28. doi: 10.1007/s13157-012-0349-x
- Beisner BR, Peres-Neto PR, Lindström ES, Barnett A, Longhi ML (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87:2985–2991
- Blaustein L, Schwartz SS (2001) Why study ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology* 47: 303–312. doi: 10.1560/CKMU-Q2PM-HTGC-P9C8

- Bolker BM, Pacala SW (1999) Spatial moment equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *The American Naturalist* 153:575–602. doi: 10.1086/303199
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73:1045–1055
- Brook AJ (1981) *The biology of desmids*. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Calliari LJ, Toldo EE Jr., Nicolodi JL, Speranski N, Almeida LESB, Lima SF, Martins LR (2006) Rio Grande do Sul. Ministério do Meio Ambiente. Available online at [http://www.mma.gov.br/estruturas/sqa\\_sigercom/\\_arquivos/rs\\_erosao.pdf](http://www.mma.gov.br/estruturas/sqa_sigercom/_arquivos/rs_erosao.pdf). Accessed 5 Jun 2018
- Carey JC, Fulweiler RW (2012) Human activities directly alter watershed dissolved silica fluxes. *Biogeochemistry* 111:125–138. doi: 10.1007/s10533-011-9671-2
- Chang LW, Zeleny D, Li CF, Chiu ST, Hsieh CF (2013) Better environmental data may reverse conclusions about niche- and dispersal-based processes in community assembly. *Ecology* 94: 2145–2151
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8:1175–1182. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x
- Cottenie K, Michels E, Nuytten N, De Meester L (2003) Zooplankton metacommunity structure: Regional versus local processes in highly interconnected ponds. *Ecology* 84: 991–1000. doi: 10.1890/0012-9658(2003)084[0991:ZMSRVL]2.0.CO;2
- Crossetti, LO, Bicudo CEM (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. doi: 10.1007/s10750-004-4668-7

- Crossetti LO, Schneck F, Freitas-Teixeira LM, Motta-Marques D (2014) The influence of environmental variables on spatial and temporal phytoplankton dissimilarity in a large shallow subtropical lake (Lake Mangueira, southern Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia* 26:111–118
- Crump BC, Adams HE, Hobbie JE, Kling GW (2007) Biogeography of bacterioplankton in lakes and streams of an arctic tundra catchment. *Ecology* 88:1365–1378. doi: 10.1890/06-0387
- Davis J, Sim L, Chambers J (2010) Multiple stressors and regime shifts in shallow aquatic ecosystems in antipodean landscapes. *Freshwater Biology* 55:5–18. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02376.x
- De Bie T, De Meester L, Brendonck L, Martens K, Goddeeris B, Ercken D, Hampel H, Denys L, Vanhecke L, Van der Gucht K, Van Wichelen J, Vyverman W, Declerck SAJ (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters* 15:740–747. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01794.x
- Declerck SA, Coronel JS, Legendre P, Brendonck L (2011) Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of High-Andes wetlands. *Ecography* 34:296-305. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06462.x
- Diniz-Filho JAF, Siqueira T, Padial AA, Rangel TF, Landeiro VL, et al. (2012) Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos* 121: 201–210
- Dodds WK (2006) Nutrients and the “dead zone”: the link between nutrient ratios and dissolved oxygen in the northern Gulf of México. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:211–217. doi: 10.1890/1540-9295(2006)004[0211:NATDZT]2.0.CO;2



- Drakare S, Liess A (2010) Local factors control the community composition of cyanobacteria in lakes while heterotrophic bacteria follow a neutral model. *Freshwater Biology* 55:2447–2457. doi: 10.1111/j.1365-2427.2010.02473.x
- Filoso S, Martinelli LA, Williams MR, Lara LB, Krusche A, Ballester MV, Victoria R and Camargo PB (2003) Land use and nitrogen export in the Piracicaba river basin, Southeast Brazil. *Biogeochemistry* 65:275–294. doi: 10.1023/A:1026259929269
- Gerrath JF (2003) Conjugating green algae and desmids. In: Wehr JD, Sheath RG (eds) *Freshwater algae of North America: ecology and classification*, Elsevier, San Diego, pp 353–381
- Gillooly JF, Charnov EL, West GB, Savage VM, Brown JH (2002) Effect of size and temperature on developmental time. *Nature* 417:70–73. doi: 10.1038/417070a
- Guo K, Wu N, Wang C, Yang D, He Y, Luo J, Chai Y, Duang M, Huang X, Riis T (2019) Trait dependent roles of environmental factors, spatial processes and grazing pressure on lake phytoplankton metacommunity. *Ecological Indicators* 103:312–320. doi: 10.1016/j.ecolind.2019.04.028
- Hájek M, Roleček J, Cottenie K, Kintrová K, Horsák M, Pouličková A, Hájková P, Fránková M, Dítě D (2011) Environmental and spatial controls of biotic assemblages in a discrete semi-terrestrial habitat: comparison of organisms with different dispersal abilities sampled in the same plots. *Journal of Biogeography* 38:1683–1693. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02503.x
- Hall JD, McCourt RM (2015) Conjugating Green Algae Including Desmids. In Wehr JD, Sheath RG, Kociolek JP (eds) *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification*, 2nd edn. Elsevier, USA, pp 429-454
- Harte J (2003) Tail of death and resurrection. *Nature* 424:1006–1007. doi: 10.1038/4241006a

- Heino J (2013) The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological Reviews* 88:166–178. doi: 10.1111/j.1469-185X.2012.00244.x
- Hillebrand H, Dürseken D, Kirschiel D, Pollinger U, Zohary T (1999) Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35:403–424. doi: 10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x
- Houlahan JE, Keddy PA, Makkay K, Findlay CS (2006) The effects of adjacent land use on wetland species richness and community composition. *Wetlands* 26:79–96
- Hubbell SP (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, New Jersey
- Huszar VLM, Nabout JC, Appel MO, Santos JBO, Abe DS, Silva LHS (2015) Environmental and not spatial processes (directional and non-directional) shape the phytoplankton composition and functional groups in a large subtropical river basin. *Journal of Plankton Research* 37:1190–1200. doi:10.1093/plankt/fbv084
- Hutchinson GE (1961) The paradox of the plankton. *The American Naturalist* 95:137–145
- IBGE (1986) *Levantamento de Recursos Naturais*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. IBGE, Rio de Janeiro
- Katiyar D, Lall AM, Singh B (2010) Effect of phosphate on growth of diatoms. *Indian Journal of Scientific Research* 1:103–106
- Kristiansen J (1996) Dispersal of freshwater algae – a review. *Hydrobiologia* 336:151–157. doi: 10.1007/BF00010829
- Legendre P, Fortin MJ (1989) *Spatial Pattern and Ecological Analysis*. *Vegetatio* 80:107-138. doi: 10.1007/BF00048036

- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Lund JWG, Kipling C, Le Cren ED (1958) The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11:143–170. doi: 10.1007/BF00007865
- Machado KB, Teresa FB, Vieira LCG, Huszar VLM, Nabout JC (2016) Comparing the effects of landscape and local environmental variables on taxonomic and functional composition of phytoplankton communities. *Journal of Plankton Research* 38:1334–1346. doi: 10.1093/plankt/fbw062
- Martin-Jézéquel V, Hildebrand M, Brzezinski MA (2000) Silicon metabolism in diatoms: implications for growth. *Journal of Phycology* 36:821–840. doi: 10.1046/j.1529-8817.2000.00019.x
- Martiny JBH, Bohannan BJ, Brown JH, Colwell RK, Fuhrman JA, Green JL, Horner-Devine MC, Kane M, Krumholz JA, Kuske CR, Morin PJ, Naeem S, Ovreås L, Reysenbach AL, Smith VH, Staley JT (2006) Microbial biogeography: Putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology* 4:102–112. doi: 10.1038/nrmicro1341
- Mazaris AD, Moustaka-Gouni M, Michaloudi E, Bobori DC (2010) Biogeographical patterns of freshwater micro- and macroorganisms: a comparison between phytoplankton, zooplankton and fish in the eastern Mediterranean. *Journal of Biogeography* 37:1341–1351. doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02294.x
- Meier S, Soininen J (2014) Phytoplankton metacommunity structure in subarctic rock pools. *Aquatic Microbial Ecology* 73:81–91. doi: 10.3354/ame01711

- Mitsch WJ, Gosselink, JG (2007) *Wetlands*. 4th ed. John Wiley and Sons, New York
- Morlon H, Chuyong G, Condit R, Hubbell S, Kenfack D, Thomas D, Valencia R, Green JL (2008) A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. *Ecology Letters* 11:904–917. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01202.x
- Nevo E, Wasser SP (2000) *Cyanoprocaryotes and Algae of continental Israel: Biodiversity of Cyanoprocaryotes, Algae and Fungi of Israel*. A. R. A. Gunter, Ruggel
- Östman Ö, Drakare S, Kritzberg ES, Langenheder S, Logue JB, Lindström ES (2010) Regional invariance among microbial communities. *Ecology Letters* 13:118–127. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01413.x
- Padial AA, Ceschin F, Declerck SAJ, De Meester L, Bonecker CC, Lansac-Tôha FA, Rodrigues L, Rodrigues LC, Train S, Velho LFM, Bini LM (2014) Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PLoS One* 9:e111227. doi: 10.1371/journal.pone.0111227
- Papke RT, Ramsing NB, Bateson MM, Ward DM (2003) Geographic isolation in hot spring cyanobacteria. *Environmental Microbiology* 5:650–659. doi: 10.1046/j.1462-2920.2003.00460.x
- Pappas JL, Stoermer EF (1996) Quantitative method for determining a representative algal sample count. *Journal of Phycology* 32:693–696. doi: 10.1111/j.0022-3646.1996.00693.x
- Paszkowski CA, Tonn WM (2000) Community concordance between the fish and aquatic birds of lakes in northern Alberta, Canada: the relative importance of environmental and biotic factors. *Freshwater Biology* 43:421–437. doi: 10.1046/j.1365-2427.2000.00512.x

- Peres-Neto PR, Legendre P (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography* 19:174–184. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00506.x
- Pujoni DGF, Barros CFA, Santos JBO, Maia-Barbosa PM, Barbosa FAR (2019) Dispersal ability and niche breadth act synergistically to determine zooplankton but not phytoplankton metacommunity structure. *Journal of Plankton Research* 41:479–490. doi:10.1093/plankt/fbz029
- Rahbek C (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8:224–239. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x
- Reynolds CS (2006) *Ecology of phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press, Cambridge
- Reynolds CS, Huszar V, Kruk C, Naselli-Flores L, Melo S (2002) Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24:417–428. doi: 10.1093/plankt/24.5.417
- Ribeiro KF, Rocha CM, Castro D, Rodrigues LR, Crossetti LO (2018) Distribution and coexistence patterns of phytoplankton in subtropical shallow lakes and the role of niche-based and spatial processes. *Hydrobiologia* 814:233–246. doi: 10.1007/s10750-018-3539-6
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167–171. doi:10.1126/science.235.4785.167
- Rojo C, Mesquita-Joanes F, Monrós JS, Armengol J, Sasa M, Bonilla F, Rueda R, Benavent-Corai J, Piculo R, Segura MM (2016) Hydrology affects environmental and spatial structuring of microalgal metacommunities in tropical Pacific coast wetlands. *PLoS ONE* 11: e0149505. doi: 10.1371/journal.pone.0149505

- Ros J (1979) *Práctica de Ecología*. Omega, Barcelona
- Santos JB, Silva LH, Branco CW, Huszar VL (2015) The roles of environmental conditions and geographical distances on the species turnover of the whole phytoplankton and zooplankton communities and their subsets in tropical reservoirs. *Hydrobiologia* 764:171-186. doi: 10.1007/s10750-015-2296-z
- Schlichting HE Jr (1964) Meteorological conditions affecting the dispersal of airborne algae and protozoa. *Lloydia* 27:64–78
- Schneck F, Schwarzbald A, Rodrigues SC, Mello AS (2011) Environmental variability drives phytoplankton assemblage persistence in a subtropical reservoir. *Austral Ecology* 36:839–848. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02224.x
- Sharma NK, Rai AK, Singh S, Brown RM (2007) Airborne algae: their present status and relevance. *Journal of Phycology* 43:615–627. doi: 10.1111/j.1529-8817.2007.00373.x
- Soares FJ, Almeida RK, Rubim IB, Barros RS, Cruz CBM, Mello GV, Neto JAB (2015) Análise comparativa da correção atmosférica de imagem do Landsat 8: o uso do 6S e do ATCOR2. *Anais XVII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto – SBSR*:1821–1828
- Soininen J, Macdonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30:3–12. doi: 10.1111/j.0906-7590.2007.04817.x
- Soininen J, Heino J, Kokocinski M, Muotka T (2009) Local-regional diversity relationship varies with spatial scale in lotic diatoms. *Journal of Biogeography* 36:720–727. doi: 10.1111/j. 1365-2699.2008.02034.x

- Soininen J, Korhonen JJ, Karhu J, Vetterli A (2011) Disentangling the spatial patterns in community composition of prokaryotic and eukaryotic lake plankton. *Limnology and Oceanography* 56:508–520. doi: 10.4319/lo.2011.56.2.0508
- Sommaruga R, Casamayor EO (2009) Bacterial “cosmopolitanism” and importance of local environmental factors for community composition in remote high-altitude lakes. *Freshwater Biology* 54:994–1005. doi: 10.1111/j.1365-2427.2008.02146.x
- Stomp M, Huisman J, Mittelbach GG, Litchman E, Klausmeier CA (2011) Large-scale biodiversity patterns in freshwater phytoplankton. *Ecology* 92:2096–2107. doi: 10.2307/23034942
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem process. *Science* 277:1300–1302. doi: 10.1126/science.277.5330.1300
- Travessas FA, Dillenburg SR, Clerot LCP (2005) Estratigrafia e evolução da barreira holocênica do Rio Grande do Sul no trecho Tramandaí-Cidreira. *Boletim Paranaense de Geociências* 57:57-73. doi: 10.5380/geo.v57i0.6043
- Utermöhl H (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen* 9:1–38
- Vanormelingen P, Cottenie K, Michels E, Muylaert K, Vyverman WIM, De Meester LUC (2008) The relative importance of dispersal and local processes in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. *Freshwater Biology* 53:2170-2183. doi: 10.1111/j.1365-2427.2008.02040.x
- Vyverman W, Verleyen E, Sabbe K, Vanhoutte K, Sterken M, Hodgson DA, Mann DG, Juggins S, Van de Vijver B, Jones V, Flower R, Roberts D, Chepurnov VA, Kilroy

- C, Vanormelingen P, De Wever A (2007) Historical processes constrain patterns in global diatom diversity. *Ecology* 88:1924–1931. doi:10.1890/06-1564.1
- Wellborn GA, Skelly DK, Werner EA (1996) Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:337–363. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.27.1.337
- Wetzel RG (1993) *Limnologia*. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa
- Whitaker RJ, Grogan DW, Taylor JW (2003) Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic Archaea. *Science* 301:976–978. doi: 10.1126/science.1086909
- Wilbur HM (1997) Experimental ecology of food webs: Complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78:2279–2302. doi: 10.1890/0012-9658(1997)078[2279:EEOFWC]2.0.CO;2
- Wolowski K (1998) Taxonomic and environmental studies on euglenophytes of the Kraków-Częstochowa Upland (Southern Poland). *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 6:3–192
- Yung YK, Stokes P, Gorham E (1985) Algae of selected continental and maritime bogs in North America. *Canadian Journal of Botany* 64:1825–1833



**Tabela suplementar** Espécies fitoplanctônicas identificadas nas 15 áreas úmidas amostradas na planície costeira do Sul do Brasil

Classes/Espécies	Áreas Úmidas														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<b>Bacillariophyceae</b>															
<i>Amphora</i> sp.	x														
<i>Cymbella</i> sp.	x	x							x			x	x		
<i>Encyonema</i> sp.	x														
<i>Gomphonema</i> sp.	x														
<i>Nitzschia</i> sp.				x											
<i>Pinullaria</i> sp1	x	x		x	x		x	x	x		x	x	x		
<i>Pinullaria</i> sp2	x	x		x	x	x	x	x	x			x	x		x
<i>Stauroneis</i> sp.							x		x	x	x	x		x	x
<i>Stenopterobia</i> sp.							x		x		x				
<b>Chlorophyceae</b>															
<i>Ankistrodesmus fusiformis</i>			x		x		x				x	x			
<i>Coelastrum astroideum</i>		x													
<i>Coelastrum microporum</i>	x	x	x	x	x				x			x			
<i>Coelastrum reticulatum</i>		x													
<i>Eudorina</i> sp.									x						
<i>Kirchneriella</i> sp.	x							x			x				x
<i>Monoraphidium arcuatum</i>	x	x		x	x	x	x	x				x			
<i>Monoraphidium contortum</i>	x		x												
<i>Monoraphidium griffithii</i>	x														
<i>Monoraphidium irregulare</i>								x							x
<i>Pediastrum duplex</i>	x				x										
<i>Scenedesmus acuminatus</i>	x														
<i>Scenedesmus alternans</i>											x				

<i>Scenedesmus denticulatus</i>	X	X										X			
<i>Scenedesmus</i> sp1	X	X			X	X	X	X	X		X	X		X	X
<i>Scenedesmus</i> sp2							X								
<i>Scenedesmus ovalternus</i>	X	X	X												
<i>Scenedesmus protuberans</i>	X														
<i>Sorastrum</i> sp.							X								
<i>Stauridium tetras</i>	X		X		X	X	X	X				X			
<i>Tetraëdon minimum</i>	X	X													
<i>Tetrastrum heteracanthum</i>	X				X										

---

**Cryptophyceae**


---

<i>Cryptomonas</i> sp.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

**Crysophyceae**

<i>Dinobryon divergens</i>					X	X	X	X		X	X	X		X	
----------------------------	--	--	--	--	---	---	---	---	--	---	---	---	--	---	--

**Dinophyceae**

<i>Peridinium</i> sp.	X	X	X		X	X	X		X	X	X	X			X
-----------------------	---	---	---	--	---	---	---	--	---	---	---	---	--	--	---

**Cyanophyceae**

<i>Anabaenopsis</i> sp.		X	X	X	X										
<i>Aphanocapsa</i> sp.	X		X	X		X	X					X			
<i>Aphanothece</i> sp.	X		X	X		X	X	X	X	X		X		X	X
<i>Chorococcus minutus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X		X	X
<i>Chorococcus minor</i>	X		X	X					X			X	X	X	
<i>Choroococcus limineticus</i>						X	X			X					
<i>Coelosphaerium minutissimum</i>	X														
<i>Eucapsis</i> sp.					X										
<i>Johannesbaptistia pellucida</i>									X						
<i>Merismopedia tenuissima</i>	X		X	X		X									
<i>Microcystis aeruginosa</i>	X	X	X	X	X		X	X	X	X			X	X	X
<i>Microcystis panniformis</i>				X		X			X			X			

<i>Nostocales sp.</i>				X															X
<i>Pseudanabaena sp.</i>				X	X	X	X	X		X		X	X	X	X	X			X
<i>Radiocystis sp.</i>				X	X		X												
<i>Snowella sp.</i>																		X	
<i>Sphaerocavum brasiliense</i>					X														
<b>Euglenophyceae</b>																			
<i>Euglena sp1</i>	X	X	X	X	X	X													
<i>Euglena sp2</i>						X										X			
<i>Phacus curvicauda</i>	X		X	X	X	X	X	X	X										
<i>Phacus sp1</i>		X																	
<i>Phacus sp2</i>			X																
<i>Strombomonas sp.</i>		X	X	X					X										
<i>Trachelomonas armata</i>	X	X								X		X	X						
<i>Trachelomonas hispida</i>	X	X	X							X	X	X							
<i>Trachelomonas volvocina</i>	X	X	X	X				X	X	X	X			X	X	X	X		
<b>Trebouxiophyceae</b>																			
<i>Botryococcus sp.</i>	X	X	X		X	X													
<i>Crucigenia apiculata</i>	X					X	X						X	X	X				
<i>Crucigenia sp1</i>				X			X						X						
<i>Crucigenia tetrapedia</i>							X												
<i>Crucigeniella apiculata</i>			X																X
<i>Micratinium pusillum</i>	X																		
<i>Oocystis lacustris</i>				X		X	X						X		X				
<b>Zygnematophyceae</b>																			
<i>Bambusina sp.</i>			X				X												X
<i>Closterium kuetzingii</i>	X	X	X	X	X		X		X	X	X	X	X	X					X
<i>Closterium parvulum</i>						X	X		X	X	X	X							X
<i>Closterium setaceum</i>	X	X				X	X			X	X	X							



<i>Spondylosium</i> sp.						x		x				
<i>Staurastrum</i> sp1	x	x	x	x	x			x	x	x	x	x
<i>Staurastrum</i> sp2	x			x	x			x				x
<i>Staurastrum</i> sp3	x	x		x	x							
<i>Staurastrum</i> sp4	x			x			x	x				
<i>Staurastrum</i> sp5	x									x		
<i>Staurastrum</i> sp6						x						
<i>Staurastrum</i> sp7				x		x		x				
<i>Staurastrum</i> sp8				x		x				x		
<i>Staurastrum</i> sp9						x						
<i>Staurastrum</i> sp10								x	x			
<i>Staurastrum</i> sp11								x	x	x		x
<i>Staurodesmus triangularis</i>					x			x				
<i>Teilingia granulata</i>				x	x				x		x	
Zygnemaphyceae 1	x						x					

---

## CAPÍTULO II

Este manuscrito foi submetido em fevereiro de 2020 para avaliação na revista *Wetlands*. O manuscrito está formatado de acordo com as normas da referida revista.

### **Nestedness of the phytoplankton community in subtropical wetlands: a taxonomic and functional approach**

#### **Abstract**

Wetlands are dynamic ecosystems that harbor high plankton biodiversity. They are also environments that occur isolated in a terrestrial matrix, which makes metacommunity analyses important. We evaluated the nestedness pattern of the phytoplankton community considering local and regional variables of 15 wetlands of the coastal plain of southern Brazil using the community's total matrix and deconstructing taxonomic terms and morphology-based functional groups (MBFG). Our results show an anti-nested pattern, which is the opposite of what was expected for the presence-absence matrix ordinated by species richness, for abundance considering the matrix of species weight, and also for taxonomic classes and MBFG, with the exception of groups I (small organisms with high surface/volume ratio) and V (flagellates of medium to large size). The observed pattern was mainly correlated with TDS (total dissolved solids), an important environmental variable related to light availability for the phytoplankton community. Our results show the importance of evaluating the distribution patterns of phytoplankton species and the identification of the factors that are responsible for the structure of these communities in wetlands, especially due to the gap in studies related to the phytoplankton community and the structuring processes of these communities in these environments.

**Keywords:** anti-nested, metacommunities, distribution patterns, freshwater ecosystems

## **Introduction**

The search for distribution patterns in biological communities and the mechanisms that promote changes in species richness and composition have been the focus of ecology (Pinha et al. 2016). These studies present a challenge, particularly in the field of metacommunity ecology (Leibold et al. 2004) since species do not show random distributions (Heino et al. 2009). Considering this issue, nestedness is reported as one of the most common patterns of species distribution (Anderson et al. 2011; Bohnenberger et al. 2018) and one of the most recurrent ones in metacommunity studies in the past decades (Heino and Muotka 2005).

The nested pattern occurs when less diverse communities are subsets of more diverse ones (Heino and Muotka 2005). The gradual loss of species may be influenced by the degree of isolation, area (Higgins et al. 2006) and environmental heterogeneity (Hylander et al. 2005). These factors may inhibit inefficient dispersers or those sensitive to adverse environmental conditions, which contributes to species loss (Atmar and Patterson 1993). In the perfect nestedness pattern, all species will be found in areas with the highest diversity (Moore and Swihart 2007). However, perfect nestedness is rarely found in natural environments because, even though a community is nested, few species follow the nestedness pattern (Soininen and Kõngas 2012), especially small and highly dispersive taxa (McAbendroth et al. 2005; Soininen 2008).

Idiosyncratic species do not follow the perfect nestedness pattern (Atmar and Patterson 1993). These species have characteristics that are different from those of species that follow a nested pattern (Heino and Muotka 2005), such as broader niche and greater regional occupation (McAbendroth et al. 2005; Soininen 2008). Considering that nested species contribute to nestedness, idiosyncratic species contribute to the

opposite pattern, the anti-nested pattern, which encompasses several models of community structure, such as high turnover (Leibold and Mikkelsen 2002), perfect checkerboards (Diamond 1975), deviation from nestedness of a set of local species that occurs in a single site (Poulin and Guégan 2000), or simply to describe a data set that is significantly less nested than what is expected by chance (Gotelli and Ulrich 2012; Ulrich and Gotelli 2012, 2013).

Wetlands are environments with high biodiversity and harbor different types of organisms (Junk et al. 2014). Nevertheless, they are the most threatened ecosystems in the world (Davidson 2014). In wetlands of subtropical regions, the patterns that influence the distribution of organisms in time and space were reported for different groups (Freiry et al. 2016; Ávila et al. 2017; Pires et al. 2017; Bertuzzi et al. 2018; Boelter et al. 2018; Knauth et al. 2018). However, the nestedness approach is not as common, having been reported, for example, for anurans and birds (Moreira and Maltchik 2012; Schuh and Guadagnin 2018). Wetlands are suitable ecosystems to explore nestedness because they are heterogeneous environments that vary in size, isolation in the terrestrial matrix and environmental heterogeneity (Guadagnin and Maltchik 2007) and harbor a high diversity of plankton organisms (Mitsch and Gosselink 2000) such as phytoplankton and zooplankton (Soininen et al. 2007).

In wetlands, phytoplankton responds quickly to environmental variables such as depth, water temperature, concentration of nutrients such as nitrogen, phosphorus, silica and several cations and anions, dissolved oxygen, conductivity, pH and turbidity (Mitsch and Gosselink 2000; Wetzel 2001). In coastal lakes, Bohnenberger et al. (2018) observed that the nestedness pattern of phytoplankton communities was related mainly to the availability of nutrients such as total dissolved nitrogen and soluble reactive phosphorus.



Landscape characteristics, such as surface area of the aquatic environment, degree of geographic isolation and connectivity are also factors that influence plankton nestedness (Moritz et al. 2013). Smaller and more isolated aquatic ecosystems tend to contain a subset of the species found in larger and more connected areas (Ramos-Jiliberto et al. 2009). Larger water bodies, on the other hand, have a larger number of species since they are more able to intercept new organisms and maintain a stable community. Some algae groups with specific adaptations develop in larger aquatic environments, such as dinoflagellates and cyanobacteria, while euglenids adapt better to smaller environments (Salmaso et al. 2015).

Phytoplankton communities show high heterogeneity in their composition, harboring species of different groups with distinct ecological demands (Soininen 2008; Moritz et al. 2013). Considering that phytoplankton responds quickly to changes in the environment, the deconstruction of the biological matrix is an important approach to analyze the distribution patterns and subjacent processes that cannot be detected by studying the community's general structure (Vilmi et al. 2017). Species that share peculiar characteristics can help understand the patterns of species composition with more refined answers when they are grouped according to their common features, which can be physiological, morphological or ecological (Huszar et al. 2015). The morphological approach assesses biological characteristics such as shape and size to distinguish several functional groups within a biological community and analyze the variation of species subsets (Algarte et al. 2014; Heino and Peckarsky 2014).

In this study, we evaluated the nestedness pattern of the phytoplankton community considering local and regional variables of 15 wetlands of the coastal plain of southern Brazil. For this purpose, we used the total matrix of the community, as well as its deconstruction in taxonomic terms and morphology-based functional groups

(MBFG). We expect environmental heterogeneity to be related to resource availability, as well as water amount around the wetland area to be the factors that best explain nestedness. The use of taxonomic groups and MBFG should lead to more refined responses regarding nestedness since the relationships between niche and dispersion can become clearer.

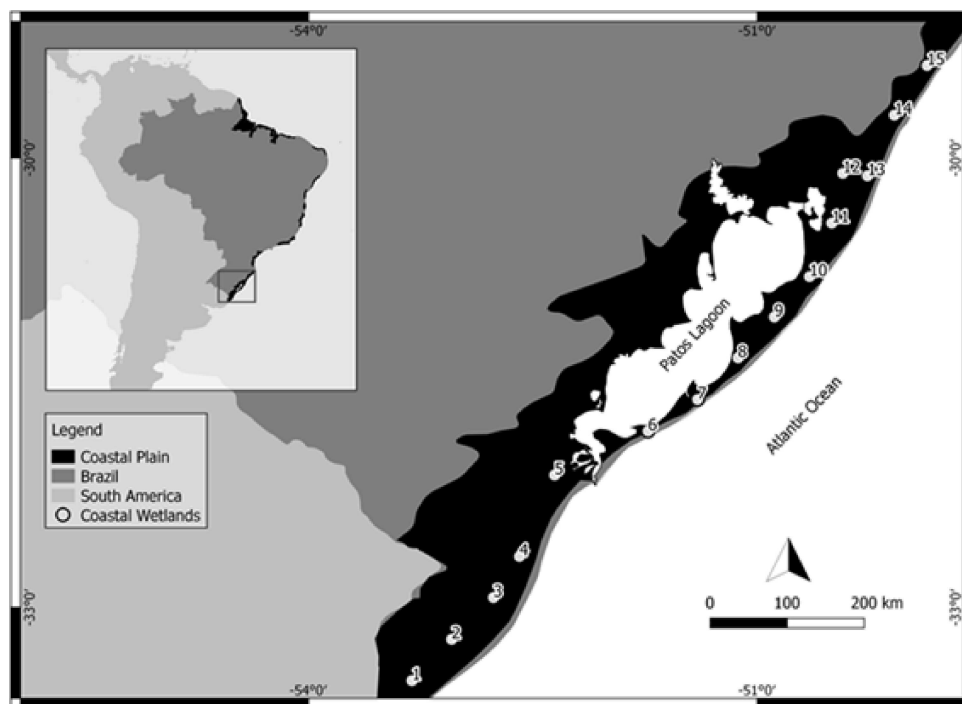
## **Materials and methods**

### *Study area and sampling*

The coastal plain of the state of Rio Grande do Sul, Brazil, consists of an area of about 620 km of coast (Travessas et al. 2005) that extends in the NE-SW direction between the municipalities of Torres and Chuí. It is divided into north coast, between the municipalities of Torres and Balneário Pinhal, with a coast extension of 120 km, middle coast, between the municipalities of Palmares do Sul and São José do Norte, with 270 km of coast, and south coast, between the municipalities of Rio Grande and Chuí, with a coast extension of 230 km (Calliari et al. 2006). The Coastal Plain is composed mainly of areas of marine (restingas) and fluvial influence (IBGE 1986), with areas of grasslands and remnants of Semideciduous Seasonal Forest (IBGE 1986). The climate of the region, according to Köppen's classification, is Cfa, i.e., with rain evenly distributed across the year and mean annual precipitation and temperature of 1600–1.900 mm and 18–20 °C, respectively (Alvares et al. 2013),

Collections were conducted in 15 natural wetlands along a latitudinal gradient of the coastal plain of the state of Rio Grande do Sul (between the geographic coordinates 33° 29' 23" S, 53° 18' 32" W and 29° 26' 58" S, 49° 47' 87" W). All wetlands were selected according to the following criteria: natural, easily accessible, continental, not connected to the sea, with a depth between 40 cm and 100 cm, and with

floating-leaved macrophytes, free or rooted submerged macrophytes and free-floating macrophytes. From the first sampled wetland, we moved 40 km to the next wetland to be sampled, with a margin of 3 km if necessary, for the next sample and so on, totaling a sampled extension of 560 km. Along the south coast, we sampled wetlands in the municipalities of Santa Vitória do Palmar (1-4) and Rio Grande (5). On the middle coast, the studied wetlands are in the municipalities of São José do Norte (6), Bojuru (7), Tavares (8) and Mostardas (9 and 10). On the north coast, the sampling was conducted in the municipalities of Palmares do Sul (11), Capivari do Sul (12), Tramandaí (13), Capão da Canoa (14) and Terra de Areia (15) (Fig. 1).



**Fig. 1** Study area in the coastal plain of southern Brazil. Numbers indicate the sampled wetlands

For the abiotic and biological analysis, we sampled water from the subsurface of wetlands once between the months of May and June 2017. For the biological analyses,

we collected samples in 200-ml flasks from a depth of 15 cm at five points in each area, totaling 75 samples. For the abiotic analysis, we collected water samples at a central point of the wetland from a depth of 15 cm in 1000-ml amber flasks.

#### *Environmental variables*

Temperature (Temp), pH, turbidity (Turb), dissolved oxygen (DO) and total dissolved solids (TDS) were measured *in situ* using a Horiba sound at a central point of each wetland. Ammonium nitrogen (N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>), nitrite (N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup>), total nitrogen (TN), and total phosphorus (TP) were analyzed in the laboratory according to the methodology of the American Public Health Association (2005).

#### *Landscape variables*

We obtained perimeter and area of the wetlands by means of the program Google Earth. Characteristics of land use were obtained through the interpretation of satellite images with the closest date to the sampling day using the program ArcGIS v. s10.3 in a 1-km radius from the central point of each wetland, and classified into urban zone (Urb), monoculture (*Pinus* sp. and rice culture), native forest (restinga) and water-covered area around the wetland. These classes were determined through visual analysis. Classification was based on images of the satellite Landsat 8, collected between January 2017 and September 2018. The images were pre-processed to correct possible atmospheric interference (Soares et al. 2015). The images also underwent geometric corrections and later were georeferenced and projected onto the reference system SIRGAS 2000 UTM Zone 22S. From the pre-processed images, we built false-color composites to highlight certain elements there were not clear with true colors. This

procedure facilitated the process of visual classification of land use and land cover inside the buffers.

#### *Biological variables*

Phytoplankton samples were preserved with 1% acetic Lugol. We performed the quantification of organisms with an inverted microscope Zeiss (400 x increase), following Utermöhl (1958) and the settling time followed the technique of Lund et al. (1958). We considered cells, filaments and colonies in the counting. The established rarefaction curve was 80% according to Pappas and Stoermer (1996). The calculation of the density of organisms ( $\text{ind.mL}^{-1}$ ) was conducted according to Ros (1979). Biovolume calculation was based on the geometric solids that most closely resembled the cell shape, either isolated or combined, according to Hillebrand et al. (1999) from the mean values of the measurements of 20 to 30 individuals whenever possible. Biomass ( $\text{mm}^3.\text{L}^{-1}$ ) was estimated after multiplying the biovolume by the density of each taxon. The taxa were classified into taxonomic groups and also according to MBFG (Kruk et al. 2010) as follows: Group I (small organisms with high surface: volume ratio), Group II (small siliceous flagellates), Group III (large gas-vacuolate filaments), Group IV (small non-flagellate organisms), Group V (medium/large unicellular flagellates), Group VI (non-flagellate siliceous organisms), Group VII (large mucilaginous colonies).

#### *Data analysis*

##### *Environmental variables*

To evaluate the spatial tendencies of the environmental variables and landscape variables, we conducted a principal component analysis (PCA) (Legendre and Legendre 1998). We used the function *ordisselect* of the package *vegan* (Oksanen et al. 2013) to

select the environmental variables with the highest scores of 25% in relation to the axes 1 and 2.

### *Nestedness analysis*

The degree of nestedness of phytoplankton communities in the 15 sampled wetlands was estimated using presence-absence (NODF) and abundance metrics (WNODF; Almeida-Neto and Ulrich 2011). The first index considers species richness and the second considers abundance values. With these metrics, nestedness can be calculated considering not only the whole matrix but also species (in lines) and wetlands (in columns). Both NODF and WNODF values vary from 0 (not nested) to 100 (completely nested).

The NODF metric considers area ordination a priori according to a hypothesis that indicates a certain factor that theoretically controls nestedness. The use of these matrices allows the calculation of the contribution of nestedness between locations or lines (i.e., species composition) or between species or columns (i.e., species incidence; Almeida-Neto et al. 2008; Ulrich et al. 2009). Thus, to perform the analyses, we built different matrices in which lines were ordinated according to the species occurrence or abundance (Atmar and Patterson 1993; Lomolino 1996; Ulrich et al. 2009).

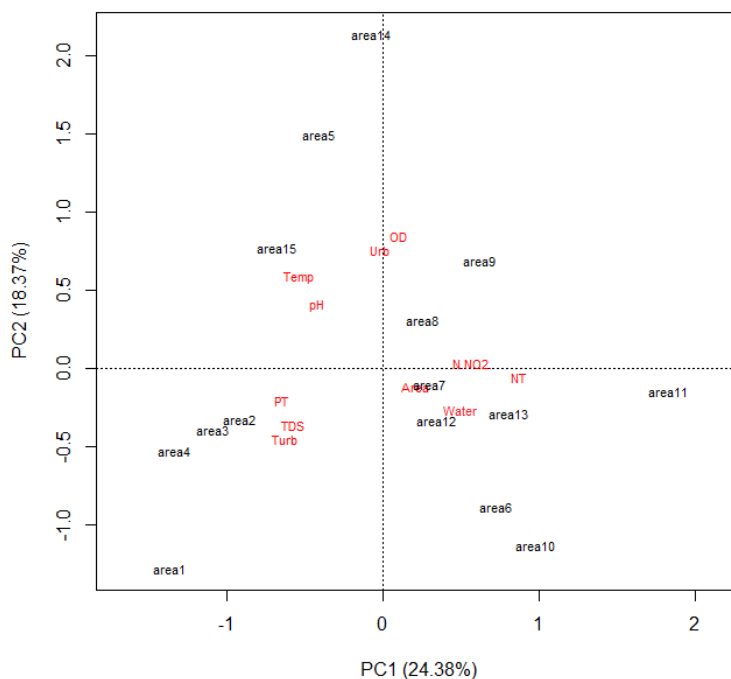
Nestedness was also quantified separately in each taxonomic group and considering different functional groups (MBFG). To evaluate nestedness significance: (i) from presence-absence data, we used a null model in which the matrix is resampled proportionally to the observed line and column totals, where the mean totals of each line and column are fixed to the ones of the original matrix. This null model is considered the most realistic and mimics random colonization in a metacommunity of small-scale studies in which one expects occurrence to vary substantially; (ii) from data of

abundance, we used a null model that kept the size of the original matrix and the original abundance in lines and columns. To calculate the values of NODF and the null models, we used the software NODF (Almeida-Neto and Ulrich 2011). Values of  $p$  were obtained from 1000 simulations to validate the significance of each model. Species were classified as idiosyncratic when the calculated values were outside the minimum and maximum limits of the confidence interval, using the metric of the matrix temperature (MT) according to the suggestion of Soininen and Kõngäs (2012).

To test the effects of the local and regional variables of wetlands in nestedness, we conducted Spearman's rank partial correlations using the abundance values of the total matrix of species, taxonomic classes and MBFG. All analyses were conducted in the package *vegan* (Oksanen et al. 2013) of the statistical software R 3.1.3 (R Development Core Team 2015).

## **Results**

In general, the PCA indicated that the wetlands were different in their environmental and landscape characteristics (Table 1). The two first components explained 42.75% of the total variability of the abiotic data in the first (24.38%) and second (18.37%) axes (Fig. 2). The most remarkable environmental differences between wetlands were related to TN, Turb and DO. The variables that contributed the most to the ordination of axis 1 were TN (0.87), TP (-0.64) and Turb (-0.62). DO (0.84), urbanization (0.75) and Temp (0.58) were the main contributors to axis 2.



**Fig. 2** PCA ordination of the environmental and landscape variables of 15 wetlands of the coastal plain of southern Brazil

**Table 1** Minimum (min) and maximum (max) values, mean and standard deviation (SD) of the variables of the 15 wetlands sampled on the coastal plain of southern Brazil

Environmental variables	Min.	Max.	Mean	SD
Temp (C°)	14.36	23.85	18.64	2.75
pH	5.31	7.52	6.29	0.54
Turb (NTU)	6.74	557.00	143.49	183.40
DO	7.96	13.82	10.55	1.83
TDS (g.L <sup>-1</sup> )	0.04	0.41	0.10	0.10
NT (mg/L)	0.30	60.53	14.17	16.43
N-NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (mg/L)	0.01	2.39	0.81	1.01
PT (mg/L)	0.01	0.94	0.27	0.26
Perimeter (m)	119.70	750.20	240.46	157.16
Area (m <sup>2</sup> )	90.27	21738.82	3235.46	5251.84
Water (km <sup>2</sup> )	0.00	0.15	0.04	0.06
Urb (km <sup>2</sup> )	0.00	0.89	0.18	0.23

We identified 114 phytoplankton species. Zygnematophyceae was the most representative class in terms of species richness (41.2%), followed by Chlorophyceae



(19.2%), Cyanophyceae (14.9%), Bacillariophyceae (7.8%), Euglenophyceae (7.8%) Trebouxiophyceae (6.1%), Cryptophyceae (0.8%), Crysophyceae (0.8%) and Dinophyceae (0.8%). Regarding biomass, the class Zygnematophyceae showed the highest values ( $156.48 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ), followed by Cyanophyceae ( $130.18 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ), Bacillariophyceae ( $3.64 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ), Chlorophyceae ( $0.63 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ), Euglenophyceae ( $0.57 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ), Cryptophyceae ( $0.28 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ), Crysophyceae ( $0.26 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ), Trebouxiophyceae ( $0.08 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ) and Dinophyceae ( $0.05 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ).

Considering MBFG, group IV was the most representative in number of species (51.75%), followed by groups VII (24.56%), VI (7.89%), V (6.14%), II (4.38%), I (2.63%) and III (2.63%). Regarding biomass, group VII showed the highest values ( $279.39 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ), followed by groups IV ( $7.94 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ), VI ( $3.64 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ), II and V ( $0.58 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ), I ( $0.06 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ) and III ( $0.00046 \text{ mm}^3.\text{L}^{-1}$ ).

We observed a significant pattern, the anti-nested pattern (observed NODF and WNODF > expected) for data on presence-absence and abundance of the total community, which was opposite to what was expected. The observed nestedness value in the presence-absence matrix, ordinated by species richness, was lower than expected (NODF= 43;  $p= 0.001$ ). Likewise, from abundance values considering the matrix with species weight, the same pattern was found (WNODF = 23.68;  $p= 0.001$ ) (Table 2).

**Table 2** Nestedness values ordinated by species richness (NODF) and abundance considering species weight (WNODF) for the total composition of the phytoplankton community of 15 wetlands of the coastal plain of southern Brazil. Observed and simulated values of NODF and WNODF matrices, columns (NODFc and WNODFc) and rows (NODFr and WNODFr)

Community	Data	Ordination	Metric	Observed	Expected	p>0.05	CI 95%
Species composition	Presence-Absence	Frequency	NODF	43.01	70	0.001	65.36 – 73.71
			NODFc	51.58	91.2	0.001	87.12 – 94.04
			NODFr	42.87	69.65	0.001	64.96 – 73.43
	Quantitative	Frequency	WNODF	23.68	60.8	0.001	56.48 – 64.29
			WNODFc	24.96	69.07	0.001	63.69 – 72.97
			WNODFr	23.66	60.67	0.001	56.29 – 64.19

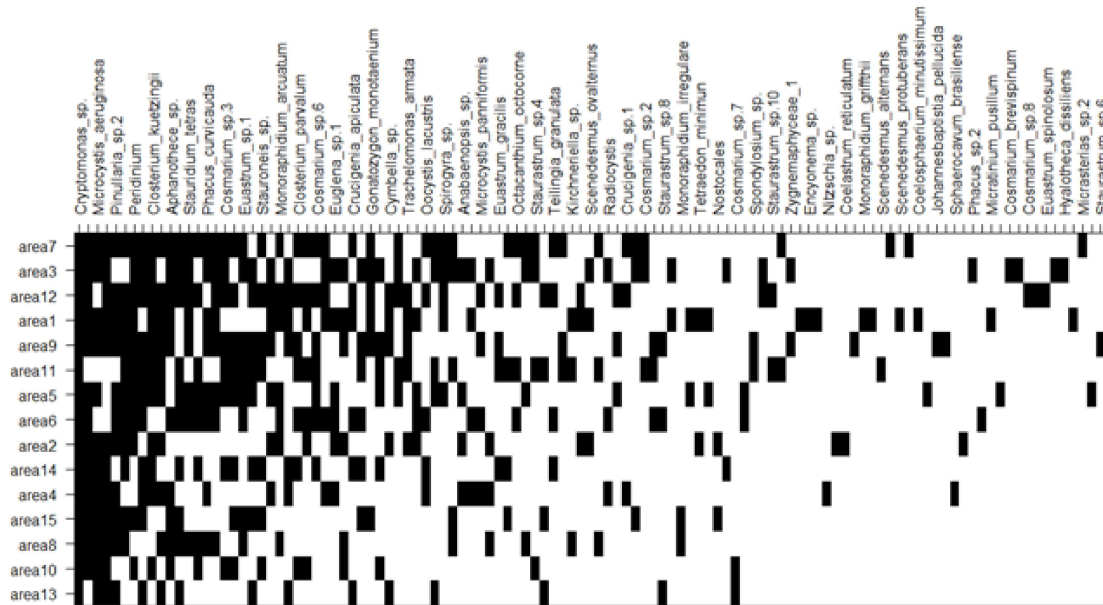
Similarly, regarding the taxonomic classes and MBFG, we also observed a significant pattern, the anti-nested pattern, which was opposite to what was expected, with the exception of group II, which showed an observed NODF value higher than expected, although not significant. On the other hand, I and V showed a significant nestedness pattern for NODF and a non-significant one for WNODF (Table 3).

**Table 3** Nestedness values ordinated by species richness (NODF) and abundance considering species weight (WNODF) for phytoplankton classes and functional classification (MFGB) of 15 wetlands of the coastal plain of southern Brazil

Classes and MBFG	Frequency					
	NODFObs	NODFExp	p	WNODFObs	WNODFExp	p>0.05
Bacillariophyceae	53.75	71.96	0.001	25.06	57.58	0.001
Chlorophyceae	44.41	74.32	0.001	24.65	56.06	0.001
Cyanophyceae	58.16	80.65	0.001	31.03	67.95	0.001
Euglenophyceae	61.7	80.18	0.001	22.22	56.72	0.001
Trebouxiophyceae	21.85	39.46	0.001	10.87	30.73	0.001
Zygnemaphyceae	47.04	84.62	0.001	24.86	73.44	0.001
I	45.86	23.03	0.006	<b>16.84</b>	<b>22.26</b>	<b>0.397</b>
II	<b>56.38</b>	<b>54.4</b>	<b>0.429</b>	20.57	49.24	0.001
III	18.98	42.12	0.001	6.48	31.99	0.001
IV	39.63	80.56	0.001	21.02	64.31	0.001
V	77.65	56.79	0.001	<b>39.61</b>	<b>47.64</b>	<b>0.144</b>



The number of idiosyncratic species represented 64% of the total species composition in the study ( $n = 73$ ). Class Zygnematomyceae was the most representative regarding idiosyncratic species ( $n = 28$ ), followed by Chlorophyceae ( $n = 15$ ),



Cyanophyceae ( $n = 13$ ), Trebouxiophyceae ( $n = 7$ ), Euglenophyceae ( $n = 6$ ) and Bacillariophyceae ( $n = 4$ ). Wetland 7 had the highest species richness and wetland 13 had the lowest species richness (Fig. 3)

**Fig. 3** Distribution matrix of the phytoplankton composition between the 15 wetlands of the coastal plain of southern Brazil; black lines indicate the occurrence of the species in each wetlands

## Discussion

At first, we expected to find a nested pattern in the phytoplankton community that would be related to resource availability, as well as to the amount of water in the surroundings and to the wetland area. However, we found a pattern that was discordant from what we expected, the anti-nested pattern, for the total phytoplankton community, for taxonomic groups and for MBSFG, with the exception of groups I and V. Therefore,

wetlands with low richness values and low phytoplankton biomass showed a smaller chance to be subsets of the most diverse wetlands. The nestedness pattern of the ecological systems can reflect the processes that contribute to species distribution between local communities in a certain region (Soininen and Kõngas 2012). The perfect nestedness pattern in aquatic ecosystems is rarely observed in real data since some species may occur in poorer communities but not in richer communities (Bohnenberger et al. 2018).

The low NODF and WNODF values may be related to the studied ecosystem. Wetlands are considered ecosystems that are prone to disturbance (Hecnar and Mcloskey 1997, McAbendroth et al. 2005), which may contribute to the low NODF and WNODF values of the communities (Larsen and Ormerod 2010). Matthews et al. (2015) reported the anti-nested pattern more frequently in wetlands because disturbance can reduce the nestedness degree in these environments (Bloch et al. 2007). Smaller aquatic ecosystems usually show a smaller total number of species but support communities with a larger number of idiosyncratic taxa, differently from large aquatic ecosystems, such as lakes (McAbendroth et al. 2005).

The degree in which ecological systems show nestedness may reflect the processes that contribute to species distribution between the local communities of a region (Leibold and Mikkelsen 2002). Wetlands are ecosystems with frequent colonization and nestedness may be stronger in systems that are prone to extinction (Wright et al. 1998). In this sense, the high dispersion rates that occur between these habitats may mask the nested pattern, increasing species turnover (McAbendroth et al. 2005).

However, it is worth highlighting that, in wetlands, it is also possible to see a nestedness pattern even when the community is dominated by taxa that are good

dispersers (Rundle et al. 2002). McAbendroth et al. (2005) observed that communities of aquatic invertebrates in wetlands showed significant levels of nestedness despite the dominance of disperser taxa, which suggests that not always a high dispersion level between locations prevents nestedness. This is particularly applicable to fragmented habitats such as wetlands, whose area can reduce as the water column decreases or they dry out (McAbendroth et al. 2005). In this respect, we highlight the importance of using the time variable to better explore nestedness of phytoplankton communities in wetlands, because variation in the water column can show different results. Wetlands can recover lost species but their abundance does not need to remain lower than in the source wetland (McAbendroth et al. 2005). For example, WNODF may be related to the wetlands' hydroperiod (Pagel et al. 2014).

The observed anti-nested pattern can also be related to the study group that includes aquatic microscopic organisms that are frequently good dispersers (McAbendroth et al. 2005; Hill et al. 2017). Bohnenberger et al. (2018) found a significant nestedness pattern for the phytoplankton community in 25 lakes of southern Brazil's coastal plain but the value was low due to the high percentage of idiosyncratic species. Other works also documented low nestedness in aquatic ecosystems (Boecklen 1997, Soininen 2008, Larsen and Ormerod 2010). Microscopic aquatic taxa mostly show efficient passive dispersion (McAbendroth et al. 2005; Hill et al. 2017). Nestedness should also be stronger in species that are prone to extinction, a factor that is less likely when we consider communities of microscopic organisms that are efficiently rescued by the inflow of colonizers in from other sites (Wright et al. 1998).

The class Bacillariophyceae did not show a correlation with any environmental variable of this study. Soininen (2008) found a weak and non-significant relation of diatoms to factors related to habitat. Vilmi et al. (2017) did not find a strong relation to

the chemical variables of water in diatom guilds. Bohnenberger et al. (2018) found weak and non-significant correlations for this class considering limnological and landscape variables. This fact suggests that dispersion may be influencing diatoms more than environmental conditions (Soininen 2008; Vilmi et al. 2017). Diatoms usually show relatively high dispersion between locations, which probably decreases the degree of nestedness (Atmar and Patterson 1993; McAbendroth et al. 2005, Soininen 2008).

The class Euglenophyceae occurs predominantly in freshwater ecosystems with a high level of organic matter (Round 1983; Margaléf 1983; Nevo and Wasser 2000). In our study, euglenids did not show correlation with any environmental variable. This result corroborates Conforti et al. (2005), who observed that richness and biovolume showed fluctuations that were not correlated with environmental data: organic, particulate and total carbon, ammonia, total nitrogen, orthophosphate and phosphorus. As stated by Round (1983), euglenids are algae that are characteristic of ammonia-rich environments. Alves-da-Silva et al. (2007) observed that fluctuations in species of Euglenophyceae occurred in water where the mean ammonia concentration varied between 121  $\mu\text{g. L}^{-1}$  and 546  $\mu\text{g. L}^{-1}$ . Such values were not found in all studied wetlands.

The class Zygnematophyceae showed a positive correlation with TDS, indicating an adaptation of this group to low light intensity. Species of Zygnematophyceae often live entangled in the periphyton matrix (Gerrath 2003). The positive correlation of the class Trebouxiophyceae with TDS is also related to its adaptation to low lighting conditions, because the group may occur in both terrestrial and aquatic environments (Bock et al. 2011). The same is valid for Cyanophyceae, which also has adaptations to low lighting conditions (Reynolds 2006).

MBFG IV and VII also showed a positive correlation with TDS, reinforcing the adaptation of microalgae that occur in wetlands to this environmental variable. Group IV included mainly K-selected organisms (Pianka 1970) with tolerance to the limited lighting conditions (Naselli-Flores and Barone 2007). Group VII includes large colonies with mucilage, which can also be typically K-selected. The presence of mucilage can avoid foraging and favors colonies that settle on the sediment (Reynolds et al. 1981; Reynolds 2007). The nestedness pattern for NODF observed for groups I and V can be related to the low richness values found in these groups.

The total richness of the phytoplankton community showed a negative correlation with wetland area, reinforcing the importance of evaluating the hydroperiod of these environments. Wetland 13, with the largest area, had the lowest value of species richness. Wetlands with the largest areas presented more stability of the water column, favoring specific groups that may decrease diversity. Water level fluctuations are one of the main forces that determine the organization of phytoplankton communities in wetlands (Granado and Henry 2014; Rojo et al. 2016; Marazzi et al. 2017). Cyanobacteria tend to dominate hydrologically more stable aquatic systems (Shapiro 1990), while Cryptophyceae and Bacillariophyceae are commonly associated with highly hydrodynamic environments (Bovo-Scomparin and Train 2008). Species of Zygnematophyceae are adapted to hydrological fluctuations, with many species being able to tolerate periods of low water level (Gerrath 2003; Gottlieb et al. 2006).

In general, communities that are dominated by idiosyncratic species may show high turnover rates (Soininen 2008). Idiosyncratic species do not follow the nested pattern of distribution and their occurrence may be associated mainly with geographic barriers, dispersal and competition (Atmar and Patterson 1993). Of the 73 idiosyncratic species, 28 belong to the class Zygnematophyceae. Species of this group have a great



capacity to recolonize wetlands and are not replaced by dominant competitive species, such as filamentous and colonial cyanobacteria (Hillebrand and Sommer 2000). Additionally, all wetlands of this study presented macrophyte beds that influence the variation in the community of planktonic and benthonic algae and favor species of the class Zygnematophyceae (Rojo et al. 2016).

The division into nested and idiosyncratic taxa may be related to different ecological strategies. Idiosyncratic species occur more often than expected in species-poor locations. We expect that species return may be related to environmental heterogeneity due to the increase of niche opportunities and possibilities to track variations in resources and conditions (Qian and Ricklefs 2012; Stegen et al. 2013; Maloufi et al. 2016). Heino et al. (2009) documented that idiosyncratic insect species occupied more locations and had broader niches than nested species. Soininen (2008) showed that idiosyncratic diatom species were more widely distributed and more resistant to spatial turnover than nested species, possibly because nestedness and turnover can be opposite phenomena (Leibold and Mikkelson 2002).

## **Conclusions**

The southern Brazilian wetlands are extremely threatened ecosystems due to human activities. Therefore, studies addressing aquatic metacommunities become essential to know the dynamics of these environments in order to invest in conservation plans. Phytoplankton, the base of the food chain in aquatic ecosystems, is an important component in these environments as they respond quickly. In this study, we observed that wetland dynamics influenced the anti-nested pattern and TDS was the environmental variable related to total composition, taxonomic classes and MBFG. This aspect was influenced by the fact that these environments are shallow and have dense

macrophyte beds, favoring richness and biovolume of species adapted to these conditions, such as mucilaginous species, especially of the class Zygnematophyceae. However, it is worth highlighting that wetlands are influenced by hydroperiod, which is an important factor to be considered in metacommunity studies on these ecosystems. Considering the temporal dynamics, perhaps we would have seen a nestedness pattern of the phytoplankton communities in areas with longer hydroperiod due to the conditions of environmental variables and wetland area.

### **Acknowledgments**

We are grateful to the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for financial support and to the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for research grants. We thank the lab technicians Letícia Guterres and Aimée Reis da Silva for their help in the chemical analysis of water. We also thank professor Dr. Mauricio Roberto Veronez and the lab technician Diego Brum for the analysis of landscape variables.

### **References**

- Algarte VM, Rodrigues L, Landeiro VL, Siqueira T, Bini LM (2014) Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter? *Hydrobiologia* 722:279–290. doi: 10.1007/s10750-013-1711-6
- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães PR Jr, Loyola RD, Ulrich W (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117:1227–1239. doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x

- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for quantifying nestedness using abundance data. *Environmental Modelling and Software* 26:173–178. doi: 10.1016/j.envsoft.2010.08.003
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22:711–728. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- Alves-da-Silva SM, Hermany G, Oliveira MA (2007) Diversity and ecological considerations on pigmented Euglenophyceae in the state park of the Jacuí delta, Rio Grande do Sul, southern Brazil. *Biociências* 15:08–20
- American Public Health Association (2005) Standard methods for the examination of water and wastewater. 21. ed. APHA, Washington
- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV (2011) Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14:19–28. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x
- Atmar W, Patterson BD (1993) The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96:373–382. doi: 10.1007/BF00317508
- Ávila AC, Stenert C, Rodrigues ENL, Maltchik L (2017) Habitat structure determines spider diversity in highland ponds. *Ecological Research* 32:359–367. doi: 10.1007/s11284-017-1442-7
- Bertuzzi T, Pires MM, Maltchik L (2018) Drivers of the beta diversity of aquatic plant communities along a latitudinal gradient in southern Brazilian coastal ponds. *Journal of Vegetation Science* 30:281–290. doi: 10.1111/jvs.12711

- Bloch CP, Higgins CL, Willig MR (2007) Effects of large-scale disturbance on metacommunity structure of terrestrial gastropods: temporal trends in nestedness. *Oikos* 116:395–406. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15391.x
- Bock C, Pröschold T, Krienitz L (2011) Updating the genus *Dictyosphaerium* and description of *Mucidosphaerium* gen. nov. (Trebouxiophyceae) based on morphological and molecular data. *Journal of Phycology* 47:638-652. doi: 10.1111/j.1529-8817.2011.00989.x
- Boecklen WJ (1997) Nestedness, biogeographic theory, and the design of nature reserves. *Oecologia* 112:123–142. doi: 10.1007/s004420050292
- Boelter T, Stenert C, Pires MM, Medeiros ESF, Maltchik L (2018) Influence of plant habitat types and the presence of fish predators on macroinvertebrate assemblages in southern Brazilian highland wetlands. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*,192:65–77. doi: 10.1127/fal/2018/1162
- Bohnenberger JE, Schneck F, Crossetti LO, Lima MS, Motta-Marques D (2018) Taxonomic and functional nestedness patterns of phytoplankton communities among coastal shallow lakes in Southern Brazil. *Journal of Plankton Research* 40:555–567. doi: 10.1093/plankt/fby032
- Bovo-Scomparin VM, Train S (2008) Long-term variability of the phytoplankton community in an isolated floodplain lake of the Ivinhema River State Park, Brazil. *Hydrobiologia* 610:331–344. doi: 10.1007/s10750-008-9448-31
- Calliari LJ, Toldo EE Jr., Nicolodi JL, Speranski N, Almeida LESB, Lima SF, Martins LR (2006) Rio Grande do Sul. Ministério do Meio Ambiente. Available online at [http://www.mma.gov.br/estruturas/sqa\\_sigercom/\\_arquivos/rs\\_erosao.pdf](http://www.mma.gov.br/estruturas/sqa_sigercom/_arquivos/rs_erosao.pdf). Accessed 5 Jun 2018

- Conforti V, Lionard M, Segura M, Rojo C (2005) Las euglenófitas en las Tablas de Daimiel como ejemplo de las limitaciones de los indicadores biológicos de la degradación ambiental. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 62:163-179. doi: 10.3989/ajbm.2005.v62.i2.19
- Davidson NC (2014) How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine & Freshwater Research* 65:936–941. doi: 10.1071/MF14173
- Diamond JM (1975) Assembly of species communities. In: Cody ML, Diamond JM (eds) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Boston, pp 342–344
- Freiry RF, Esquinatti FM, Stenert C, Arenzon A, Nielsen DL, Maltchik L (2016) Effects of spatial scale and habitat on the diversity of diapausing wetland invertebrates. *Aquatic Biology* 25:173–181. doi: 10.3354/ab00666.
- Gerrath JF (2003) Conjugating green algae and desmids. In Wehr JD, Sheath RG (eds) *Freshwater algae of North America: ecology and classification*. Elsevier, San Diego, pp 353–381
- Gotelli NJ, Ulrich W (2012) Statistical challenges in null model analysis. *Oikos* 121:171–180. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.20301.x
- Gottlieb A, Richards J, Gaiser E (2006) Comparative study of periphyton community structure in long and short-hydroperiod Everglades marshes. *Hydrobiologia* 569:195–207. doi: 10.1007/s10750-006-0132-1
- Granado DC, Henry R (2014) Phytoplankton community response to hydrological variations in oxbow lakes with different levels of connection to a tropical river. *Hydrobiologia* 721:223–238. doi: 10.1007/s10750-013-1664-9

- Guadagnin DL, Maltchik L (2007) Habitat and landscape factors associated with neotropical waterbird occurrence and richness in wetland fragments. *Biodiversity and Conservation* 16:1231–1244. doi: 10.1007/s10531-006-9127-5
- Hecnar SJ, Mcloskey RT (1997) Patterns of nestedness and species association in a pond-dwelling amphibian fauna. *Oikos* 80:371–381. doi: 10.2307/3546605
- Heino J, Muotka T (2005) Highly nested snail and clam assemblages in boreal lake littorals: roles of isolation, area, and habitat suitability. *Ecoscience* 12:141–146. doi: 10.2980/i1195-6860-12-1-141.1
- Heino J, Mykrä H, Muotka T (2009) Temporal variability of nestedness and idiosyncratic species in stream insect assemblages. *Diversity and Distributions* 15:198–206. doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00513.x
- Heino J, Peckarsky BL (2014) Integrating behavioral, population and large-scale approaches for understanding stream insect communities. *Current Opinion in Insect Science* 2:7–13. doi: 10.1016/j.cois.2014.06.002
- Higgins CL, Willig MR, Strauss RE (2006) The role of stochastic processes in producing nested patterns of species distributions. *Oikos* 114:159–167. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14720.x
- Hill MJ, Heino J, Thornhill I, Ryves DB, Wood PJ (2017) Effects of dispersal mode on the environmental and spatial correlates of nestedness and species turnover in pond communities. *Oikos* 126:1575–1585.
- Hillebrand H, Dürseken D, Kirschiel D, Pollinger U, Zohary T (1999) Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35:403–424. doi: 10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x
- Hillebrand H, Sommer U (2000) Diversity of benthic microalgae in response to

- colonization time and eutrophication. *Aquatic Botany* 67:221–236. doi: 10.1016/S0304-3770(00)00088-7
- Huszar VLM, Nabout JC, Appel MO, Santos JBO, Abe DS, Silva LHS (2015) Environmental and not spatial processes (directional and non-directional) shape the phytoplankton composition and functional groups in a large subtropical river basin. *Journal of Plankton Research* 37:1190–1200 doi:10.1093/plankt/fbv084
- Hylander K, Nilsson C, Jonsson BG, Göthner T (2005) Differences in habitat quality explain nestedness in a land snail meta-community. *Oikos* 108:351–361. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13400.x
- IBGE (1986) Levantamento de Recursos Naturais. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. IBGE, Rio de Janeiro
- Junk WJ, Piedade MTF, Lourival R, Wittmann F, Kandus P, Lacerda LD, Bozelli RL, Esteves FA, Nunes da Cunha C, Maltchik L, Schöngart J, Schaeffer-Novelli Y, Agostinho AA (2014) Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation* 24:5–22. doi: 10.1002/aqc.2386
- Knauth DS, Moreira LFB, Maltchik L (2018) Partitioning tadpole beta diversity in highland ponds with different hydroperiods. *Freshwater Science* 37:380–388. doi: 10.1086/697926
- Kruk C, Rodríguez-Gallego L, Meerhoff M, Quintans F, Lacerot G, Mazzeo N, Scasso F, Paggi JC, Peeters ETHM, Scheffer M (2010) Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater Biology* 54:2628–2641. doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02274.x

- Larsen S, Ormerod J (2010) Combined effects of habitat modification on trait composition and species nestedness in river invertebrates. *Biological Conservation* 143:2638–2646. doi: 10.1016/j.biocon.2010.07.006
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Leibold MA, Mikkelsen GM (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* 97:237–250. doi: 10.1034/j.1600-0706.2002.970210.x
- Lomolino MV (1996) Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? *Journal of Biogeography* 23:699–703. doi: 10.1111/j.1365-2699.1996.tb00030.x
- Lund JWG, Kipling C, Le Cren ED (1958) The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11:143–170. doi: 10.1007/BF00007865
- Maloufi S, Catherine A, Mouillot D, Louvard C, Couté A, Bernard C, Troussellier M (2016) Environmental heterogeneity among lakes promotes hyper  $\hat{I}$ -diversity across phytoplankton communities. *Freshwater Biology* 61:633–645. doi: 10.1111/fwb.12731
- Marazzi L, Gaiser EE, Jones VJ, Tobias FAC, Mackay AW (2017) Algal richness and life-history strategies are influenced by hydrology and phosphorus in two major subtropical wetlands. *Freshwater Biology* 62:274–290. doi: 10.1111/fwb.12866
- Margaléf R (1983) *Limnologia*. Omega, Barcelona



- Matthews TJ, Cottee-Jones HEW, Whittaker RJ (2015) Quantifying and interpreting nestedness in habitat islands: a synthetic analysis of multiple datasets. *Diversity and Distributions* 21:392–404. doi: 10.1111/ddi.12298
- McAbendroth L, Foggo A, Rundle S, Bilton D (2005) Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. *Journal of Animal Ecology* 74:41–49. doi: 10.1111/j.1365-2656.2004.00895.x
- Mitsch WJ, Gosselink JG (2000) *Wetlands*. John Wiley & Sons, New York
- Moore JE, Swihart RK (2007) Toward ecologically explicit null models of nestedness. *Oecologia* 152:763–777. doi: 10.1007/s00442-007-0696-0
- Moreira LFB, Maltchik L (2012) Assessing patterns of nestedness and co-occurrence in coastal pond anuran assemblages. *Amphibia-Reptilia* 33:261-271. doi: 10.1163/156853812X641721
- Moritz C, Meynard CN, Devictor V, Guisien K, Labrune C, Guarini JM, Mouquet N (2013) Disentangling the role of connectivity, environmental filtering, and spatial structure on metacommunity dynamics. *Oikos* 122:1401–1410. doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.00377.x
- Naselli-Flores L, Barone R (2007) Pluriannual morphological variability of phytoplankton in a highly productive Mediterranean reservoir (Lake Arancio, Southwestern Sicily). *Hydrobiologia* 578:87–95. doi: 10.1007/s10750-006-0436-1
- Nevo E, Wasser SP (2000) Biodiversity of Cyanoprokariotes, Algae and Fungi of Israel. *Cyanoprokariotes and Algae of continental Israel*. A. R. A. Gunter, Ruggel
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB, Simpson GL, Solymos P. et al. (2013) *Vegan: community ecology package*. R package version 2.0–7. Available online at <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>. Accessed 11 Jan 2017

- Pagel J, Martínez-Abraín A, Gómez JA, Jiménez J, Oro D (2014) A long-term macroecological analysis of the recovery of a waterbird metacommunity after site protection. *PLoS ONE* 9:e105202. doi: 10.1371/journal.pone.0105202
- Pappas JL, Stoermer EF (1996) Quantitative method for determining a representative algal sample count. *Journal of Phycology* 32: 693–696. doi: 10.1111/j.0022-3646.1996.00693.x
- Pinha GD, Petsch DK, Ragonha FH, Guglielmetti R, Bilia CG, Tramonte RP, Takeda AM (2016) Benthic invertebrates nestedness in flood and drought periods in a Neotropical floodplain: looking for the richest environments. *Acta Limnologica Brasiliensia* 28:e8. doi: 10.1590/S2179-975X1316
- Pianka ER (1970) On r and K selection. *American Naturalist* 104:592–597
- Pires MM, Stenert C, Maltchik L (2017) Partitioning beta-diversity through different pond hydroperiod lengths reveals predominance of nestedness in assemblages of immature odonates. *Entomological Science* 20:318–326. doi: 10.1111/ens.12263
- Poulin R, Guégan JF (2000) Nestedness, anti-nestedness, and the relationship between prevalence and intensity in ectoparasite assemblages of marine fish: a spatial model of species coexistence. *International Journal for Parasitology* 30:1147–1152. doi: 10.1016/S0020-7519(00)00102-8
- Qian H, Ricklefs RE (2012) Disentangling the effects of geographic distance and environmental dissimilarity on global patterns of species turnover. *Global Ecology and Biogeography* 21:341–351. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00672.x
- R Development Core Team (2015) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna

- Ramos-Jiliberto R, Oyanedel JP, Vega-Retter C, Valdovinos FS (2009) Nested structure of plankton communities from Chilean freshwaters. *Limnologia* 39:319–324. doi: 10.1016/j.limno.2009.06.005
- Reynolds CS (2006) *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge
- Reynolds CS (2007) Variability in the provision and function of mucilage in phytoplankton: facultative responses to the environment. *Hydrobiologia* 578:37–45.
- Reynolds CS, Jawroski GHM, Cmieche HA, Leedale GF (1981) On the annual cycle of the bluegreen alga *Microcystis aeruginosa* Kütz. Emend. Elenkin. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences* 293:419–477. doi: 10.1098/rstb.1981.0081
- Rojo C, Mesquita-Joanes F, Monrós JS, Armengol J, Sasa M, Bonilla F, Rueda R, Benavent-Corai J, Piculo R, Segura MM (2016) Hydrology affects environmental and spatial structuring of microalgal metacommunities in tropical Pacific coast wetlands. *PLoS ONE* 11:e0149505. doi: 10.1371/journal.pone.0149505
- Round FE (1983) *Biologia das Algas*. 2 ed. Guanabara Dois, Rio de Janeiro
- Ros J (1979) *Práctica de Ecología*. Omega, Barcelona
- Rundle SD, Bilton DT, Foggo A, Choisel V (2002) Are distribution patterns linked to dispersal mechanism? An investigation using pond invertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 47:1571–1581. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00886.x
- Salmaso N, Naselli-Flores L, Padisák J (2015) Functional classifications and their application in phytoplankton ecology. *Freshwater Biology* 60:603–619. doi: 10.1111/fwb.12520

- Shapiro J (1990) Current beliefs regarding dominance of blue-greens: the case for importance of CO<sub>2</sub> and pH. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen* 24:38–54
- Schuh MH, Guadagnin DL (2018) Habitat and landscape factors associated with the nestedness of waterbird assemblages and wetland habitats in South Brazil. *Austral Ecology* 43:989–999. doi: 10.1111/aec.12648
- Soares FJ, Almeida RK, Rubim IB, Barros RS, Cruz CBM, Mello GV, Neto JAB (2015) Análise comparativa da correção atmosférica de imagem do Landsat 8: o uso do 6S e do ATCOR2. *Anais XVII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto – SBSR*: 1821–1828
- Soininen J (2008) The ecological characteristics of idiosyncratic and nested diatoms. *Protist* 159:65–72. doi: 10.1016/j.protis.2007.07.001
- Soininen J, Macdonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30:3–12. doi: 10.1111/j.0906-7590.2007.04817.x
- Soininen J, Kõngäs P (2012) Analysis of nestedness in freshwater assemblages—patterns across species and trophic levels. *Freshwater Science* 31:1145–1155. doi: 10.1899/12-043.1
- Stegen JC, Lin X, Fredrickson JK, Chen X, Kennedy DW, Murray CJ, Rockhold ML, Konopka A (2013) Quantifying community assembly processes and identifying features that impose them. *ISME Journal* 7(11):2069–2079. doi: 10.1038/ismej.2013.93
- Travessas FA, Dillenburg SR, Clerot LCP (2005) Estratigrafia e evolução da barreira holocênica do Rio Grande do Sul no trecho Tramandaí-Cidreira. *Boletim Paranaense de Geociências* 57:57–73

- Ulrich W, Gotelli NJ (2012) A null model algorithm for presence-absence matrices based on proportional resampling. *Ecological Modelling* 244: 20–27. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.06.030
- Ulrich W, Gotelli NJ (2013) Pattern detection in null model analysis. *Oikos* 122:2–18. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20325.x
- Ulrich W, Almeida-Neto M, Gotelli NJ (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118:3–17. doi: 10.1111/j.1600-0706.2008.17053.x
- Utermöhl H (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen* 9:1–38
- Vilmi A, Tolonen KT, Karjalainen SM, Heino, J (2017) Metacommunity structuring in a highly-connected aquatic system: effects of dispersal, abiotic environment and grazing pressure on microalgal guilds. *Hydrobiologia* 790:125–140. doi: 10.1007/s10750-016-3024-z
- Wetzel RG (2001) *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press, San Diego
- Wright DH, Patterson BD, Mikkelsen GM, Cutler A, Atmar W (1998) A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113:1–20. doi: 10.1007/s004420050348

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados da tese demonstraram que as áreas úmidas são capazes de suportar uma elevada diversidade funcionando como refúgios estratégicos de biodiversidade da diversidade fitoplanctônica. De modo geral, as comunidades fitoplanctônicas foram influenciadas pelo espaço, mas observamos também que há uma influência parcial de variáveis locais e regionais na estruturação das comunidades. Os sólidos totais dissolvidos mostram-se uma variável ambiental importante para a composição total, classes taxonômicas e grupos MBFG. Embora tenhamos encontrado espécies distribuídas em nove classes fitoplanctônicas, observou-se que a classe Zygnematophyceae foi mais frequente e abundante, indicando uma relação mais estreita com as áreas úmidas. É relevante destacar a importância do fitoplâncton na cadeia trófica em áreas úmidas e que sua capacidade de adaptação frente a alterações ambientais e espaciais pode ser fundamental na manutenção das funções ecossistêmicas. Todavia, a partir dos resultados obtidos com esse estudo são criadas janelas a serem exploradas em relação a aspectos ecológicos do fitoplâncton em áreas úmidas subtropicais. Nesse sentido, sugerimos para o futuro a realização de estudos em uma escala temporal para avaliar a influência do hidroperíodo sobre as metacomunidades fitoplanctônicas, a fim de ampliar os conhecimentos sobre as áreas úmidas subtropicais em geral, bem como sobre a comunidade fitoplanctônica em particular. Além disso, é importante incluir em estudos futuros a avaliação mais detalhada, em termos de porcentagem de cobertura e de padrão de distribuição espacial de macrófitas aquáticas. Essa informação será importante para a avaliação da heterogeneidade de habitat e sua relação com a comunidade fitoplanctônica.

