

Universidade Federal de Minas Gerais
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia
Conservação e Manejo da Vida Silvestre

Padrões Espaço-Temporais da comunidade planctônica do complexo lacustre do Médio Rio Doce

Diego Guimarães Florencio Pujoni

Belo Horizonte
Abril-2015

Diego Guimarães Florencio Pujoni

Padrões Espaço-Temporais da comunidade planctônica do complexo
lacustre do Médio Rio Doce

Tese apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da
Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para
obtenção do título de Doutor pelo Programa de Pós-Graduação em
Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

Belo Horizonte – MG
Instituto de Ciências Biológicas - UFMG
Abril-2015

Esta tese foi realizada no Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática (LIMNEA) – Departamento de Biologia Geral – Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais.

ORIENTADORA:

Paulina Maria Maia-Barbosa (UFMG-Brasil)

COORIENTADOR:

Carlos Ruberto Fragoso Júnior (UFAL-Brasil)

COORIENTADOR EXTERNO:

Egbert van Nes (WUR-Países Baixos)

APOIO FINANCEIRO E INSTITUCIONAL:

- Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - número de processo CNPq:160576/2011-3 e 140030/2014-0);
- Programa Brasileiro de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) / Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq);
- Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (PDSE-CAPES número do processo: 19197-12-8);
- Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG);
- Instituto Estadual de Florestas (IEF) / Parque Estadual do Rio Doce (PERD).

DEDICATÓRIA

À minha mãe e ao meu pai.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer imensamente à professora Paulina, minha querida “Chefa”, por toda paciência, carinho e empenho na minha orientação durante esses seis anos de mestrado e doutorado. Obrigado por acreditar no meu trabalho e por comprar todas as minhas ideias. Também agradeço ao professor Francisco Barbosa, coordenador do LIMNEA que, da mesma, forma confiou no meu projeto e lutou conosco para que ele se tornasse realidade. Ao professor Ruberto Fragoso pela orientação na parte da modelagem matemática, me conduzindo neste maravilhoso universo da experimentação *in silico* e ao professor Egbert van Nes, por me acolher tão bem durante meu estágio sanduíche, sempre solícito a me auxiliar em qualquer questão e tão dedicado na produção do nosso artigo.

Quero agradecer muito a todos os professores que me acompanharam e me orientaram em diferentes capítulos dessa tese: professor Fúlvio Cupolillo, Magda Abreu e Wellington Assis na parte da meteorologia, professora Sueli Mingoti na parte da variação intra-lagoa e professor Renato Assunção, por me apresentar os modelos condicionais autorregressivos. Ao professor José Fernandes, parceiro do nosso grupo, assim como toda a sua equipe, que coletaram dados de alta frequência essenciais para a calibração do modelo GLM e à professora Cláudia Jacobi, minha tutora durante todo o doutorado, muito obrigado pelas ótimas sugestões que aumentaram a qualidade do meu trabalho. Agradeço também a todos os integrantes titulares e suplentes da banca examinadora, professora Odete Rocha, professor Ronaldo Angelini, professora Rosângela Loschi, professor Ricardo Pinto-Coelho, professor Marcos Callisto e professor José Eugênio.

Ao programa de pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre pela estrutura fornecida, a todos os professores pelas disciplinas oferecidas e aos secretários Fred e Cris, por serem tão eficientes na resolução das questões burocráticas. Agradeço às agências financiadoras Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado e pelo financiamento do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado sanduíche. Agradeço também à Universidade de Wageningen, especificamente ao departamento de “Aquatic Ecology and Water Quality Management” coordenado pelo professor Marten Scheffer pela maravilhosa estrutura disponibilizada para que eu pudesse realizar meu trabalho com qualidade. Ao Instituto Estadual de Florestas de Minas

Gerais (IEF-MG), pela licença de coleta, e à administração do Parque Estadual do Rio Doce (PERD) por todo apoio durante esses mais de dez anos de pesquisa nesse sistema maravilhoso.

Agradeço a todos integrantes e colegas do LIMNEA, pela prazerosa convivência e por saberem trabalhar em grupo, ajudando uns aos outros, nos mostrando que ciência não se faz sozinho. Tenho um agradecimento especial à Cris, por todo esse tempo de discussão e aprendizado conjunto, que tanto me engrandece e me torna um profissional melhor. À Aline, que mesmo morta de cansaço, depois de um dia pesado de serviço, vinha para UFMG, sempre com um sorriso no rosto, contar as minhas amostras. Tenho uma dívida eterna com você e com a Cris. Ao professor Alan, meu eterno “Chefe”, que acompanha de perto meu crescimento tanto como cientista, quanto como ser humano e sempre me orientou na linha da ética, da bondade e da responsabilidade. A todos os meus amigos, sempre tão presentes e influentes na minha vida, principalmente ao Diego pelo apoio constante. Por fim, a toda a minha família, que me ama muito e me dá suporte para ser quem eu sou e, principalmente, quem eu quero ser.

EPÍGRAFE

Já acreditei, mas não acredito mais em...

"...verdades únicas. Nem nas minhas, nem nas dos outros. Acredito que todas as escolas, todas as teorias podem ser úteis em algum lugar, num dado momento. Mas descobri que é impossível viver sem uma apaixonada e absoluta identificação com um ponto de vista. No entanto, à medida que o tempo passa, e nós mudamos, e o mundo se modifica, os alvos variam e o ponto de vista se desloca. Num retrospecto de muitos anos de ensaios publicados e ideias proferidas em vários lugares, em tantas ocasiões diferentes, uma coisa me impressiona por sua consistência. Para que um ponto de vista seja útil, temos que assumi-lo totalmente e defendê-lo até a morte. Mas, ao mesmo tempo, uma voz interior nos sussurra: "Não o leve muito a sério, mantenha-o firmemente, abandone-o sem constrangimento." "

Peter Brook

"...a computer is a stupid machine with the ability to do incredibly smart things, while computer programmers are smart people with the ability to do incredibly stupid things. They are, in short, a perfect match."

Bill Bryson

SUMÁRIO

RESUMO	10
ABSTRACT	11
PRELÚDIO	12
INTRODUÇÃO GERAL	13
ÁREA DE ESTUDO	14
OS ESTUDOS DESENVOLVIDOS PELO PELD SITE 4	15
CÁLCULO DO BIOVOLUME.....	17
DISPONIBILIDADE DOS DADOS.....	18
BANCO DE DADOS	18
ESTRUTURAÇÃO DA TESE.....	20
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	21
CAPÍTULO 1 – O CLIMA DO VALE DO MÉDIO RIO DOCE INSERIDO NO CONTEXTO DO EL NIÑO E DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS	23
INTRODUÇÃO	23
Padrões de Circulações Atmosféricas nos Trópicos	23
Dinâmica sazonal dos fenômenos climatológicos sobre o leste brasileiro	24
El Niño Oscilação Sul (ENOS)	25
Aquecimento Global	26
MATERIAL E MÉTODOS	27
Estações meteorológicas	27
Variáveis e escalas avaliadas	27
Análises estatísticas	28
RESULTADOS E DISCUSSÃO	30
Padrão sazonal	30
Padrão de longo prazo	31
Correlações cruzadas	37
Mudanças climáticas e o efeito do El Niño na região do Médio Rio Doce	41
O clima e as comunidades aquáticas do Médio Rio Doce	41
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	43
CAPÍTULO 2 – PADRÕES TEMPORAIS MULTI-ESCALA DAS COMUNIDADES PLANCTÔNICAS DOS LAGOS DO MÉDIO RIO DOCE	47
INTRODUÇÃO	47
MATERIAL E MÉTODOS	48
Banco de dados	48
Análises estatísticas	48

RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	51
Partição de variância.....	51
O componente sazonal da dinâmica dos lagos	55
O componente de longo prazo da dinâmica dos lagos.....	62
Principais escalas temporais da comunidade planctônica dos lagos do Médio Rio Doce e seus mecanismos geradores	66
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	68
CAPÍTULO 3 – PADRÕES ESPACIAIS MULTI-ESCALAS DAS COMUNIDADES PLANCTÔNICAS DOS LAGOS DO MÉDIO RIO DOCE.....	72
INTRODUÇÃO.....	72
MATERIAL E MÉTODOS.....	73
Banco de dados	73
Variação horizontal (Intra-lagoa).....	73
Análises estatísticas	74
RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	76
Principais escalas espaciais da comunidade planctônica dos lagos do Médio Rio Doce e seus mecanismos geradores	80
REFERÊNCIAS	82
ARTIGO:	83
CAPÍTULO 4 – EFEITO DO COEFICIENTE DE ATENUAÇÃO VERTICAL DA LUZ (K_D-PAR) NO PADRÃO DE CIRCULAÇÃO DOS LAGOS	98
INTRODUÇÃO.....	98
MATERIAL E MÉTODOS.....	101
Modelagem matemática	101
RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	102
Calibração	102
Efeito do K_w na circulação do lago.....	103
Resposta das comunidades fitoplanctônicas	106
Novo método para avaliar a profundidade da termoclina.....	107
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	108
ARTIGO:	109
CAPÍTULO 5 – MODELAGEM MATEMÁTICA DO IMPACTO DA INTRODUÇÃO DE PEIXES PISCÍVOROS NA COMUNIDADE PLANCTÔNICA DOS LAGOS DO MÉDIO RIO DOCE	115
INTRODUÇÃO.....	115
ARTIGO	118

A TEORIA DA CASCATA TRÓFICA INVERTIDA INSERIDA NO CONTEXTO DO SISTEMA LACUSTRE DO MÉDIO RIO DOCE	152
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	153
DISCUSSÃO GERAL	156
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	160
PRINCIPAIS CONCLUSÕES	162

RESUMO

Durante dez anos o Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD-site4) coletou dados das comunidades planctônicas de várias lagoas pertencentes ao sistema lacustre do Vale do Rio Doce. Neste trabalho, foram utilizados quatro estudos que avaliaram a estrutura desta comunidade tendo como foco distintas escalas temporais e espaciais, sendo elas: variação inter e intra-anual, variação diária, variação entre e dentro das lagoas (vertical e horizontal). O objetivo desta tese foi avaliar quais as escalas que mais explicavam a variação na estrutura da comunidade e quais eram os principais mecanismos de geração dessa variação espaço-temporal. Para isso utilizou-se a técnica denominada de partição de variância, onde o coeficiente de determinação da regressão múltipla das variáveis bióticas foi particionado entre as escalas espaço-temporais avaliadas, tornando possível compara-las entre si. Inicialmente, os resíduos aleatórios corresponderam à maior fração da variância (69%). Este resultado já era esperado, já que várias outras escalas e fontes de variação não foram consideradas nesta análise. A variação entre lagoas foi a escala com maior explicação da variabilidade da estrutura da comunidade planctônica (18%), seguida pela escala inter-anual (8%). As escalas intra-anual, ou sazonal, e intra-lagoa, tanto vertical quanto horizontal, tiveram as menores explicações (2%). A respeito dos mecanismos geradores de variação, o padrão de mistura da lagoa é o principal mecanismo que determina a estrutura da comunidade tanto espaço quanto temporalmente. Os outros fatores atuam na estruturação da comunidade indiretamente via padrão de mistura. As variações sazonais e inter-anuais das variáveis meteorológicas determinam o ritmo do padrão de mistura, assim como as suas variações inter-anuais. O coeficiente de atenuação vertical age em conjunto com a profundidade da lagoa, determinando a força da estratificação térmica e o padrão de circulação (e.g. monomítico ou polimítico), determinando as diferenças na estruturação de comunidades entre lagoas. Fatores bióticos, como o controle top-down exercido pelas introduções de espécies exóticas de peixes piscívoros também são capazes de gerar variações na estrutura da comunidade em longo prazo, mas novos estudos ainda devem ser realizados para comprovar o mecanismo exato através do qual esta cascata trófica ocorre.

ABSTRACT

During ten years the Brazilian The Long Term Ecological Research Program (LTER-site4) collected data from planktonic communities of several lakes belonging to the Vale do Rio Doce lacustrine system. In this study, we used four studies which evaluated the community structure of these lakes focusing on different temporal and spatial scales, which are: inter- and intra-annual variation, daily variation, variation between and within the lakes (vertical and horizontal). The objective of this thesis was to evaluate which scales explain variation in community structure the most and what are the main generation mechanisms of this variation. We used a technique called variance partitioning where the coefficient of determination of the multiple regression of biotic variables was partitioned between the spatio-temporal scales, making it possible to compare them with each other. Initially, the random residuals corresponded to the larger fraction of the variance (69%). This result was expected, since several other scales and sources of variation were not considered in this analysis. The variation between the lakes was the scale with the largest explanation of variability of plankton community structure (18%), followed by inter-annual variation (8%). The intra-annual variation, or seasonal, and intra-lake, both vertically and horizontally, showed the lowest explanations (2%). Regarding the generating mechanisms of variation, the mixture patterns of the lakes is the main mechanism that determines the community structure in both time and space. Other factors affect the community structure indirectly by influencing the mixing pattern. Seasonal and inter-annual variations in weather variables determine the mixture pattern, as well as their inter-annual variations. The vertical attenuation coefficient acts together with the depth of the lake, determining the strength of the thermal stratification and the circulation pattern (e.g. monomitic or polymitic), thus determining the differences in community structure between lakes. Biotic factors, such as top-down control by introductions of exotic piscivorous fish species are also capable of generating long-term variations in community structure, but further studies are still necessary to prove the exact mechanism by which this trophic cascade occurs.

PRELÚDIO

Um sistema é um agregado de muitas partes que interagem entre si formando um todo coeso com propriedade de auto-organização. Um sistema complexo é um sistema, onde suas partes constituintes são, por sua vez, sub-sistemas complexos. Tanto as partes constituintes, quanto a força de interação entre elas são dinâmicas e se modificam a todo tempo. É literalmente um caos. Os ecossistemas são sistemas complexos, assim como cada ser vivo, cada célula, cada molécula e cada átomo. Estes níveis, apesar de serem estudados por distintos ramos da ciência, possuem propriedades similares, sendo uma delas a auto-organização. Dizemos que os sistemas complexos possuem uma auto-similaridade independentemente da escala, uma propriedade típica dos fractais. Mas além dos sistemas biológicos, nossa sociedade, nosso idioma e nossas ideias também são exemplos de sistemas complexos. Até Deus é um sistema complexo! Vislumbrando toda essa complexidade e tomados por uma vontade infinita de entendê-la, os seres humanos desenvolveram o método científico, que apesar de conseguir apenas tatear esses sistemas, é uma fabulosa ferramenta que impulsiona a evolução da humanidade, quer seja para o bem, ou para o mal.

Essa tese apresentou a mim um grande desafio de mudança de pensamento do micro para o macro. Mais especificamente, mudanças de nível no fractal ecossistêmico. Como um zooplanctólogo, preocupado com as minúcias de distinguir o formato da unha da quinta pata atrofiada de um Copepoda de meio milímetro de comprimento, tive que aceitar diminuir a precisão para ganhar em generalidade, mas sempre mantendo em mente que o formato daquela unha, está influenciando o padrão geral, um exemplo de efeito borboleta. Apesar de estar ligeiramente desnortado, acredito que este seja o caminho que se espera na formação de um cientista, pois o que se busca não é necessariamente o resultado da pesquisa em si, mas o desenvolvimento da capacidade de transitar entre os vários níveis de complexidade que o nosso sistema complexo “mundo” nos oferece. Estou perdido, mas feliz, por agora.

INTRODUÇÃO GERAL

Um dos principais objetivos do Programa Brasileiro de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) é o de descrever padrões na dinâmica de comunidades e ecossistemas. Padrão ecológico é definido por Hutchinson (1953) como sendo a estrutura resultante da distribuição dos organismos a partir das interações entre si e desses com o meio ambiente, podendo ser dividido em cinco categorias:

- Padrão vetorial: resultante de fatores abióticos;
- Padrão reprodutivo: resultante de continuidade genética, como a prole vivendo próximo aos pais;
- Padrão social: resultante de sinalizações entre indivíduos;
- Padrão coativo: resultante da interação entre espécies como a competição e
- Padrão estocástico: resultante de fatores aleatórios.

Segundo Levin (1992), padrões são gerados por mecanismos que operam em diferentes escalas temporais e espaciais, algumas delas distintas das escalas na qual os padrões são observados, e a elucidação desses mecanismos é a chave para o entendimento e a previsão dos ecossistemas.

Entretanto, o reconhecimento de padrões ecológicos e de seus fatores geradores não é uma tarefa trivial, já que existe uma infinidade de fatores a serem avaliados, muitos dos quais desconhecidos e que precisam ser evidenciados. Estes fatores atuam em várias escalas espaciais e temporais podendo ser, ao mesmo tempo, causa e consequência, influenciando e sendo influenciados através de uma dinâmica retroalimentada. Além dessa complexidade de interações, há o desafio do nosso viés amostral, que nos impede de observar o padrão real, evidenciando apenas um padrão observado, de onde inferências sobre o padrão real devem ser realizadas (Haury et al., 1978 - Figura 1). Tudo isso torna a descrição de padrões de comunidades e ecossistemas extremamente desafiadora.

O sistema complexo foco dessa tese é a comunidade planctônica limnética dos lagos do Médio Rio Doce e nossos objetivos principais foram o de evidenciar as principais escalas espaço-temporais geradoras de variação; descrever padrões em cada uma dessas escalas, e avaliar alguns mecanismos geradores desses padrões.

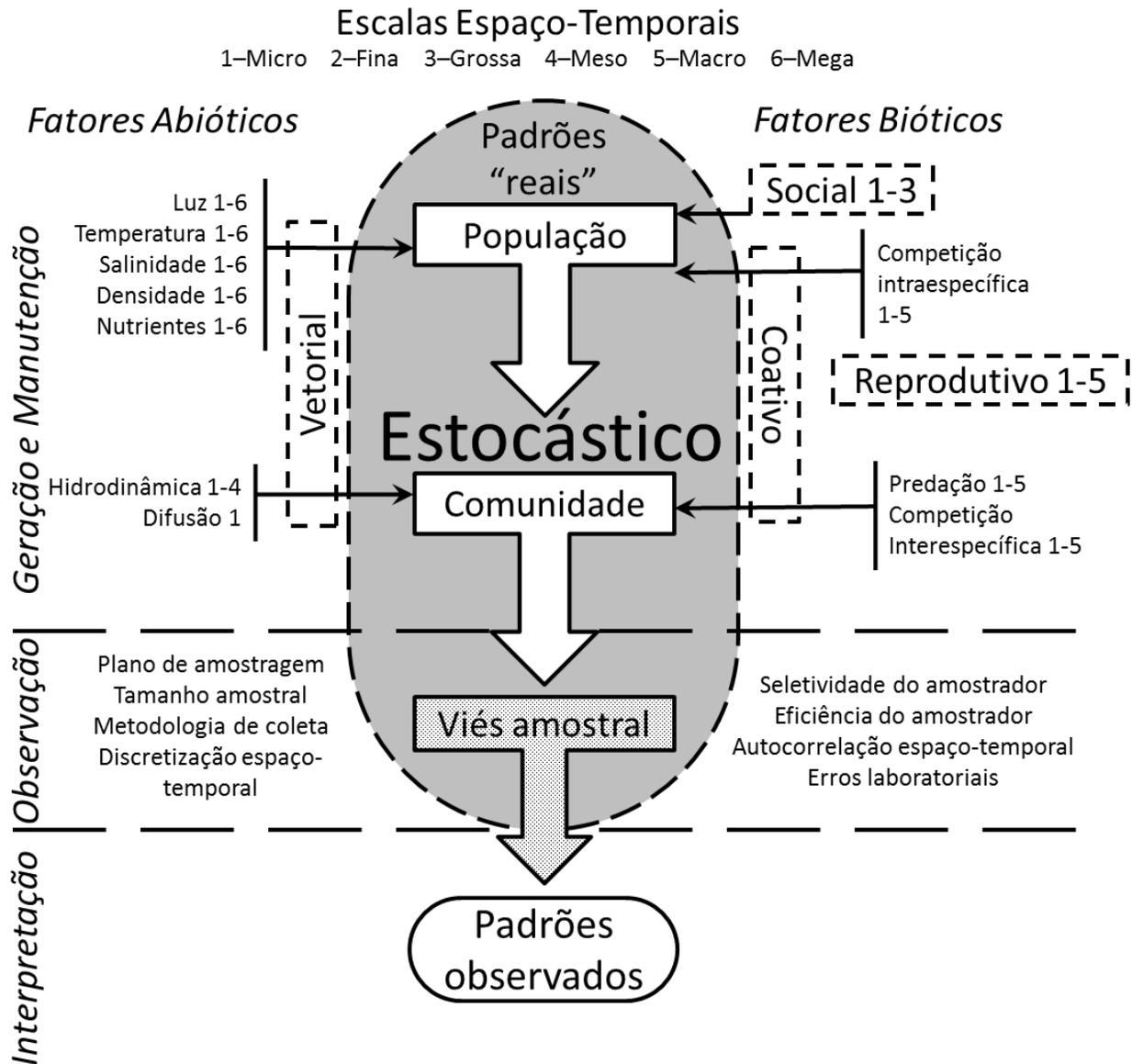


Figura 1: Fatores atuantes na geração, manutenção e observação dos padrões de comunidades planctônicas. Adaptado de Haury et al. (1978).

ÁREA DE ESTUDO

O sistema lacustre do Vale do Médio Rio Doce localiza-se na depressão interplanáltica do Rio Doce, uma feição fisiográfica formada a partir de fraturamentos tectônicos ocorridos no Cenozoico, há 65 milhões de anos BP (*before present*) (Melo et al., 1999). Este corredor rebaixado possui altitudes, em sua maioria, entre 200 e 300 metros e encontra-se margeado, na sua porção oeste, pelo planalto denominado Zona de Colinas e Cristas, com altitudes entre 400 e

900 metros, e na sua porção leste pelo planalto Zona dos Pontões, com altitudes entre 400 e 700 metros (Vasconcelos & Saadi, 2003 – Figura 2).

O sistema de lagos atual se formou durante o Holoceno resultado de mecanismos tanto tectônicos, quanto sedimentares. Por volta de 7000 anos BP, movimentos neotectônicos verticais de soerguimento e subsidência escavaram novos leitos de rios, levando a uma migração do “paleo” Rio Doce para leste. Concomitantemente a esta migração, as desembocaduras dos rios tributários foram sendo barradas devido à sedimentação aluvial, gerando lagos a partir da água represada. O perfil estratigráfico dos sedimentos dos lagos evidencia períodos de transição entre a sedimentação fluvial e a lacustre, sendo esta última a mais recente, evidenciando que o processo de implantação desse sistema finalizou por volta dos 5000 anos BP (Mello et al., 2003).

Vários corpos d’água foram formados e assoreados durante este período, sendo que atualmente, um estudo de sensoriamento remoto, utilizando 16 imagens Landsat-5 TM entre 1985 e 2010 identificou 765 objetos entre lagos, turfeiras e pântanos, sendo que 399 objetos não apresentaram espelho d’água em nenhuma das imagens analisadas, 193 objetos apresentaram espelho d’água em pelo menos uma imagem e 173 apresentaram espelho d’água em todas as imagens analisadas (Maillard et al., 2012). Este complexo lacustre está inserido no centro da região metropolitana do Vale do Aço e é motivo de conflito entre interesses econômicos, ambientais e sociais, sendo uma área prioritária para o desenvolvimento de estudos e práticas de conservação, principalmente em relação aos recursos hídricos tropicais (Barbosa et al., 2014).

OS ESTUDOS DESENVOLVIDOS PELO PELD SITE 4

O sistema lacustre do Médio Rio Doce vem sendo amostrado desde a década de 70, mas só a partir de 1999 as amostragens passaram a ser sistemáticas, com a implantação do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD-UFMG site 4). Ao longo de uma década, vários estudos envolvendo diferentes escalas e compartimentos foram realizados objetivando a descrição dos padrões das comunidades aquáticas dos lagos do Médio Rio Doce. Dos estudos disponíveis, foram escolhidos aqueles que avaliaram as comunidades fito e zooplanctônicas limnéticas nas escalas temporais de longo, médio e curto prazo e nas escalas espaciais inter e intra-lagoa (Tabela 1).

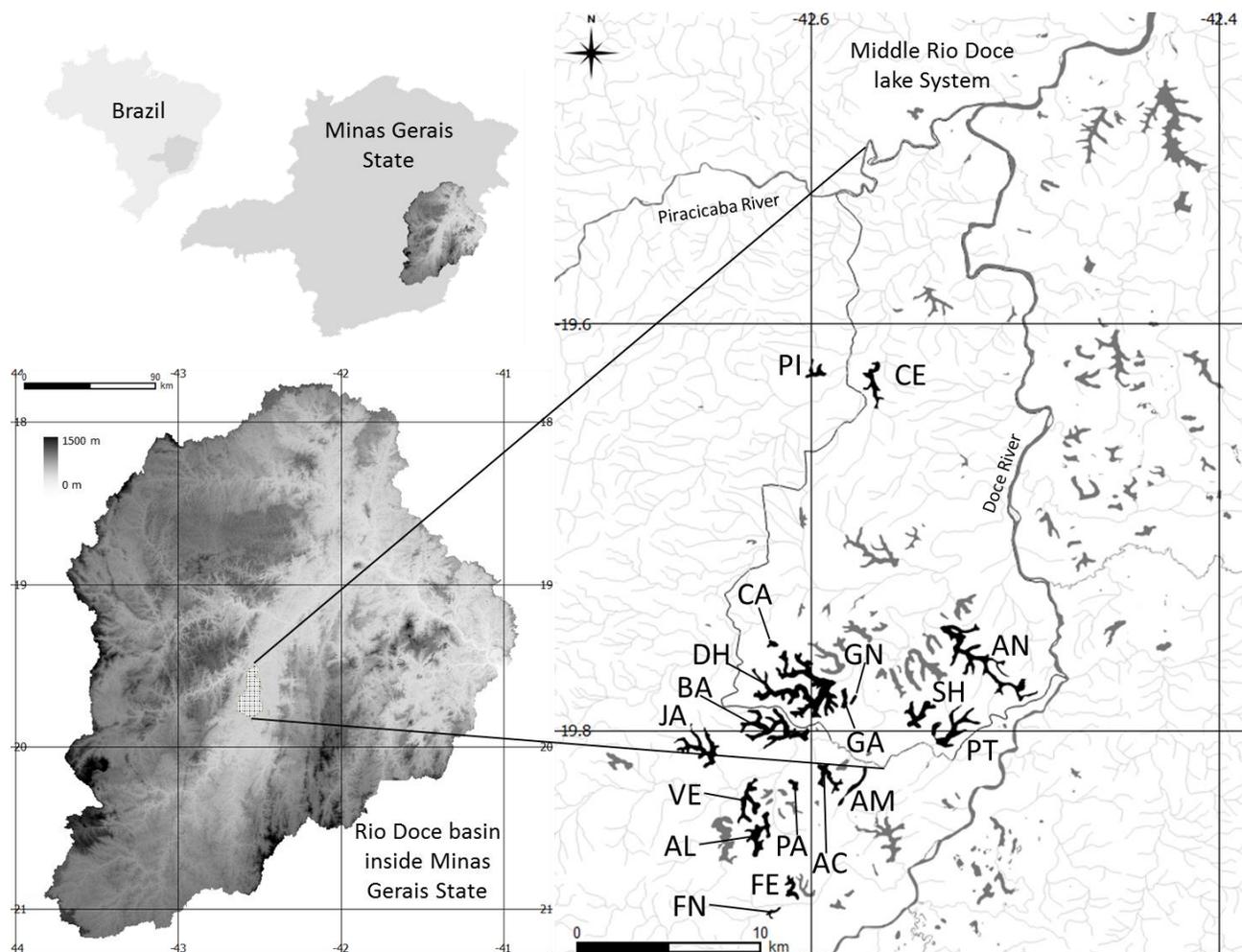


Figura 2: Localização geográfica do sistema lacustre do Médio Rio Doce. As lagoas destacadas em preto foram amostradas pelo programa PELD: AC–Águas Claras, AL–Almécega, AM–Amarela, AN–Aníbal, BA–Barra, CA–Carioca, CE–Central, DH–Dom Helvécio, GA–Gambá, GN–Gambazinho, FE–Ferrugem, FN–Ferruginha, JA–Jacaré, PA–Palmeirinha, PI–Pimenta, PT–Patos, SH–Santa Helena, VE–Verde.

Para todos os estudos, exceto o Intra-lagoa, a comunidade planctônica foi amostrada em quatro profundidades sendo elas, subsuperfície, profundidade de desaparecimento do disco de Secchi, assumida como 10% de luz incidente (Cole, 1983), três vezes a profundidade de desaparecimento do disco de Secchi, assumida como 1% de luz incidente e uma profundidade posterior à de 1%, assumida como zona afótica. Para lagos rasos, amostras foram coletadas nas profundidades de subsuperfície, 10% e a 0,5 metro do fundo do lago. Amostras integrais de água das lagoas foram coletadas, utilizando-se garrafa de van Dorn, para quantificação da densidade das espécies fitoplanctônicas e amostras filtradas em rede de 68 μ m de abertura de malha foram coletadas para quantificação da densidade das espécies zooplanctônicas. Detalhes dos

procedimentos de fixação, contagem e identificação podem ser encontrados na literatura (Barros et al., 2013; Maia-Barbosa et al., 2014).

No estudo Intra-lagoa, coletaram-se apenas duas profundidades, uma no epilímnio e outra no hipolímnio, definidas durante o período de estratificação das lagoas, sendo que estas mesmas profundidades foram amostradas durante o período de mistura. Amostras integrais de 250 e 500 ml de água foram coletadas utilizando-se garrafa de van Dorn, para o fitoplâncton e para o zooplâncton, respectivamente. Para a coleta de zooplâncton, o uso da garrafa de van Dorn foi preferida em relação ao arrasto vertical, pois havia a necessidade de se amostrar a escala vertical (profundidades). As amostras integrais para o zooplâncton não foram filtradas, mas sedimentadas e contadas em sua totalidade.

Tabela 1: Caracterização dos estudos utilizados nesta tese.

Nome do estudo	Dimensão	Escala	Frequência	Período	Região amostrada	Número de lagos avaliados	Assembleias avaliadas
Longo Prazo	Tempo	Anual/mensal	Mensal	Entre 1999 e 2012	Limnética	4	Fitoplâncton, Rotifera, Copepoda, Cladocera
Variação Diurna		Anual/sazonal	Semestral	Entre 1999 e 2009		3	
		Horária	A cada três horas	Fev e Jun de 2000		2	
Inter-lagoas	Espaço	Entre lagoas	Quadrimestral	Ago e Nov de 2007 e Fev e Mai de 2008		18	
Intra-Lagoa		Dentro da lagoa	Semestral	Fev 2012 e Jul 2012		3	

CÁLCULO DO BIOVOLUME

Dentro da comunidade planctônica existe uma grande amplitude de tamanhos corporais. Dessa forma, estimativas da abundância baseadas apenas em contagens de células, colônias ou indivíduos, são inadequadas para estudos que envolvem relações predador-presa, dinâmica de nutrientes e da produtividade e taxas de *turnover* (Smayda, 1978; Elliott et al., 1985). Nesta tese optou-se por utilizar o biovolume por ser considerado uma melhor métrica para estudos sobre o funcionamento dos ecossistemas aquáticos, possibilitando a comparação inclusive entre as comunidades de fitoplâncton e zooplâncton.

O biovolume específico das espécies fito e zooplanctônicas mais abundantes (>1% da abundância total) foi aproximado a sólidos geométricos simples e suas dimensões foram mensuradas, com precisão de décimos de micrômetros, utilizando-se um analisador de imagens acoplado a um microscópio. No mínimo quinze indivíduos de cada espécie foram mensurados e o biovolume médio foi multiplicado pela densidade daquela espécie naquela amostra. Infelizmente, não puderam ser mensurados indivíduos de todas as amostras, sendo que apenas os biovolumes das espécies das amostras do estudo Inter-lagoas foram avaliados e extrapolados para todos os outros estudos. Para cálculo da biomassa em peso seco, deveríamos multiplicar o biovolume por um fator de conversão fixo, o que não mudaria nossas conclusões, sendo que preferimos manter as unidades de biovolume.

DISPONIBILIDADE DOS DADOS

Programas de longa duração são um desafio de gestão e logística, já que o cenário ideal de manutenção do financiamento, dos recursos humanos e dos protocolos metodológicos nem sempre ocorre. Condições climáticas adversas podem dificultar, ou até mesmo impedir a coleta, equipamentos de campo podem apresentar defeitos, pode não haver disponibilidade de pessoal em determinado momento, entre outros contratemplos. A figura 3 fornece uma visão geral da disponibilidade de dados dos estudos utilizados nesta tese, assim como a localização temporal de cada um dos quatro estudos.

BANCO DE DADOS

Antes que as análises pudessem ser realizadas, foi necessário produzir um banco de dados que incluísse os resultados de todos estes estudos de forma padronizada, a fim de que as informações pudessem ser acessadas rapidamente. A produção do banco de dados seguiu o protocolo do Programa de Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira. Para maiores informações sobre o programa, sugere-se a visita ao seu site <http://www.sibbr.gov.br/>

ESTRUTURAÇÃO DA TESE

Esta tese possui um eixo norteador baseado na descrição dos principais padrões espaço-temporais da comunidade planctônica e dos principais mecanismos geradores desses padrões e está estruturada em cinco capítulos. O primeiro capítulo trata da descrição climática da região, contextualizada com as mudanças climáticas e a ocorrência de fenômenos do El Niño. Neste capítulo foram utilizados os dados das estações meteorológicas localizadas em torno do Parque Estadual do Rio Doce, sendo que os resultados servirão de base para discussões que virão nos próximos capítulos. O capítulo dois é descritivo e utiliza os dados dos estudos temporais do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD), elencando as principais escalas de variação temporal (entre horas, entre meses e entre anos) que atuam no sistema, assim como descrevendo os padrões de variação entre meses (sazonal) e entre anos (longo prazo). O capítulo três segue a mesma linha do capítulo dois e utiliza os dados dos estudos espaciais buscando elencar as principais escalas de variação espacial (dentro do lago e entre lagos), discutindo os principais padrões observados e seus principais mecanismos geradores. A capacidade dispersiva e de colonização dos grupos planctônicos foram os principais mecanismos avaliados neste capítulo, além de sua influência sobre a estruturação da metacomunidade planctônica. A partir dos resultados dos capítulos dois e três, focamos em dois mecanismos geradores de variação entre lagos e entre anos. No capítulo quatro, modelamos o processo de circulação vertical dos lagos, avaliando o efeito do coeficiente de atenuação de luz no padrão de mistura vertical e propusemos que este é um dos principais mecanismos geradores de variação entre lagos. No quinto capítulo utilizamos modelos matemáticos para testar a hipótese da cascata trófica invertida descrita por Pinto-Coelho et al. (2008), analisando o efeito da onivoria e dos predadores intermediários no controle *top-down* exercido pelos predadores de topo, especificamente os peixes piscívoros. A tese finaliza com uma discussão geral sobre como os resultados obtidos contribuem para melhorar a gestão e o manejo não só do sistema de lagos do Médio Rio Doce, mas dos ecossistemas aquáticos tropicais. Ao final de cada capítulo são apresentados os manuscritos resultantes, já submetidos, ou ainda em desenvolvimento.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barbosa, FA; Maia-Barbosa, PM; Pujoni, DG; & Oporto, LT. 2014. The Missing Piece in the Conservation Puzzle: Cohesion Among Environmental, Economic and Social Dimensions. In: *The Global Water System in the Anthropocene*, Springer International Publishing, p. 215-227.
- Barros, CFA; Santos, AM & Barbosa, FAR. 2013. Phytoplankton diversity in the middle Rio Doce lake system of southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27(2):327–346.
- Cole, GA. 1983. *Textbook of Limnology*. The C.V. Mosby Company, St. Louis.
- Elliott, JM; Downing, JA & Rigler, FH. 1985. *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*. Vol. 54.
- Haurly, L; McGowan, J & Wiebe, P. 1978. Patterns and Processes in the Time-Space Scales of Plankton Distributions. In: *Spatial Patterns in Plankton Communities*, Springer US, p. 277-327.
- Hutchinson, E. 1953. The Concept of Pattern in Ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 105:1–12.
- Levin, S. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology. *Ecology*, 73(6):1943–1967.
- Maia-Barbosa, PM; Menendez, R; Pujoni, DGF; Brito, SL; Aoki, A; Barbosa, FAR. 2014. Zooplankton (Copepoda, Rotifera, Cladocera and Protozoa: Amoeba Testacea) from natural lakes of the middle Rio Doce basin, Minas Gerais, Brazil. *Biota Neotropica*, 14(1):1–20.
- Maillard, P; Pivari, M & Luis, C. 2012. Remote Sensing for Mapping and Monitoring Wetlands and Small Lakes in Southeast Brazil. In: *Remote Sensing of Planet Earth*, Rijeka: InTech, p. 21-44.
- Mello, C; Metelo, C; Suguio, K & Kohler, H. 1999. Quaternary sedimentation, neotectonics and the evolution of the Doce River Middle Valley lake system (Southeastern Brazil). *Revista do Instituto Geológico*, 20(1/2):29–36.
- Mello, CL; Suguio, K & Sarges, RR. 2003. Idade de Formação do Sistema de Lagos do Médio Vale do Rio Doce (Holoceno, Minas Gerais, Sudeste Do Brasil). II Congresso sobre Planejamento e Gestão das Zonas Costeiras dos Países de Expressão Portuguesa.
- Pinto-Coelho, RM; Bezerra-Neto, JF; Miranda, F; Mota, TG; Resck, R; Santos, AM; Maia-Barbosa, PM; Mello, NAST; Marques, MM; Campos, MO; Barbosa, FAR. 2008. The

inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 68(4), 1025–37.

Smayda, T.J. 1978. From phytoplankters to biomass. *Phytoplankton Manual*. In: *Phytoplankton Manual*, UNESCO, Paris, p. 273-279.

Vasconcelos, S.G. & Saadi, A. 2003. O Quaternário Do Médio Rio Doce: Aporte Da Morfodinâmica E Do Aluvionamento Na Confluência Dos Rios Piracicaba E Doce. IX Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário.

CAPÍTULO 1 – O CLIMA DO VALE DO MÉDIO RIO DOCE INSERIDO NO CONTEXTO DO EL NIÑO E DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

INTRODUÇÃO

A região sudeste do Brasil localiza-se numa posição intermediária entre os trópicos e subtropicais, de forma que seu clima apresenta um caráter transicional entre os climas quentes das baixas latitudes e os climas mesotérmicos de tipo temperado das latitudes intermediárias. O ritmo climático é tipicamente tropical com um verão chuvoso e um inverno seco, entretanto fatores geomorfológicos locais possuem grande influência na determinação da duração e da intensidade dessas duas estações (Cupolillo, Abreu e Vianello, 2008).

Este padrão climático é resultado de uma interação entre diversos fenômenos climatológicos, sendo que o Vale do Médio Rio Doce retrata bem esta complexidade climatológica devido à sua localização central (Figura 1). Seu clima é caracterizado, segundo Köppen, como Quente com chuvas de verão (Aw), com um inverno seco bem marcado entre maio e agosto e um verão chuvoso de outubro a março com uma pluviosidade média de 1200 mm concentrados de dezembro a março, entretanto existe uma alta variabilidade inter-anual resultante do conflito entre os diversos fenômenos climatológicos. Os meses de abril e setembro são considerados transicionais e em fevereiro há uma expressiva diminuição dos totais pluviométricos, gerando um período de pelo menos três dias de estiagem denominado veranico (Minuzzi et al., 2005).

Padrões de Circulações Atmosféricas nos Trópicos

O principal sistema de circulação atmosférica de larga escala que atua sobre o Brasil é a Célula de Hadley (CH). Esta é causada pelo gradiente de temperatura entre o equador, quente, e os pólos, frios. Três componentes principais dessa célula são descritos a seguir (Cavalcanti et al., 2009):

- Zona de Convergência Intertropical (ZCIT): Localizada sobre o equador, é uma zona de baixas pressões, devido às altas temperaturas, gerando uma convergência de ventos de ambos os hemisférios. O ar quente e úmido sobe, resfriando-se rapidamente, gerando tempestades convectivas. Nos altos níveis da troposfera tropical há a divergência desses ventos que seguem rumo aos polos sendo, entretanto, divergidos sentido leste devido ao efeito coriolis.

- Anticiclones Subtropicais: Na altura de 30° N e S, há uma zona de altas pressões, onde o ar afunda numa espiral formando anticiclones. Estas zonas são relativamente calmas e secas. No Brasil, o principal anticiclone é o Subtropical do Atlântico Sul (ASAS).

- Ventos Alísios: Nos baixos níveis da atmosfera, os ventos subsidentes dos anticiclones, principalmente do ASAS, seguem rumo ao equador sendo, entretanto, divergidos sentido oeste pelo efeito coriolis.

Outros fenômenos climatológicos também estão relacionados à CH e possuem grande influência no clima do Brasil, como o Vórtice Anticiclônico de Altos Níveis do Platô Boliviano (Alta da Bolívia), o Vórtice Ciclônico de Altos Níveis do Nordeste (Cavado do Nordeste) e as Frentes Polares Atlânticas (FPA).

Dinâmica sazonal dos fenômenos climatológicos sobre o leste brasileiro

De maneira geral, o mecanismo que gera a dinâmica do clima na região sudeste pode ser descrito da seguinte forma (Cavalcanti et al., 2009):

- No inverno, a Alta da Bolívia (AB) e o Cavado do Nordeste (CN) perdem suas configurações, a Zona de Convergência Intertropical (ZCIT) localiza-se acima da linha do equador e o Anticiclone Subtropical do Atlântico Sul (ASAS) exerce um efeito significativo gerando subsidência do ar, estabilidade atmosférica e conseqüentemente ausência de chuvas. As Frentes Polares Atlânticas (FPA) são frequentes neste período, causando queda da temperatura e da umidade relativa do ar.

- No verão, o ASAS desloca-se para leste, diminuindo sua influência e inicia-se a configuração tanto da AB, no noroeste do país, quanto do CN no Oceano Atlântico Sul próximo ao equador. O interior do continente passa a receber mais energia solar e se aquece gerando torres convectivas conhecidas como Linhas de Instabilidade Tropicais (IT), que promovem a ocorrência de tempestades convectivas. A interação entre a AB, as IT e as FPA configuram a formação da Zona de Convergência do Atlântico Sul (ZCAS), uma zona de nebulosidade orientada no sentido noroeste-sudeste, estendendo-se desde a Amazônia até o Sudeste (Abreu, 2013). A ZCAS funciona como uma calha, trazendo umidade da região Norte para as regiões Centro-Oeste e Sudeste. Esta configuração persiste por quase todo o verão, gerando muita instabilidade atmosférica e altos totais pluviométricos. No mês de fevereiro, há a ocorrência de um bloqueio atmosférico na região do CN, que impede a entrada das FPA causando um curto período de estiagem chamado de veranico (Minuzzi et al., 2005).

El Niño Oscilação Sul (ENOS)

O oceano e a atmosfera formam um sistema dinâmico acoplado, onde ambos se influenciam mutuamente. Outro sistema de circulação atmosférico que ilustra bem esta relação é a Célula de Walker. Ela ocorre no Oceano Pacífico, orientada no sentido leste-oeste e sua força motriz é o gradiente de temperatura do oceano neste mesmo sentido, sendo mais quente a oeste e mais frio a leste, devido a presença da corrente oceânica de Humboldt, trazendo águas geladas da Antártida para a costa pacífica da América do Sul (Enfield, 1989).

Em anos típicos, a costa pacífica sul-americana é fria e seca, ocorrendo subsidência de ar nesta região. Os ventos seguem sentido oeste, rumo à Austrália, onde as águas são mais quentes e as pressões mais baixas, promovendo a ocorrência de fortes chuvas convectivas na Indonésia. Este sistema é retroalimentado positivamente, já que a circulação força a ressurgência de mais água fria no oeste, reforçando o gradiente térmico W-E. Porém, ocasionalmente, ocorre um colapso dos alísios e as águas quentes da zona Oeste do Pacífico invadem a zona Leste, diminuindo o gradiente térmico, enfraquecendo da célula de Walker, ou muitas vezes revertendo-a, causando chuvas convectivas na costa pacífica (Ashok, & Yamagata, 2009). Este evento causa uma reorganização de toda a circulação atmosférica, com consequências globais, sendo este fenômeno denominado de El Niño Oscilação Sul (ENOS ou El Niño Southern Oscillation-ENSO).

Quatro regiões do Pacífico (Niño 1.2, 3, 4 e 3.4) possuem as temperaturas de superfície constantemente monitoradas, e um índice de diferença entre as pressões atmosféricas do Taiti e da cidade de Darwin-Austrália (Southern Oscillation Index-SOI ou Índice de Oscilação Sul-IOS, L'Heureux et al., 2013) fornece indícios quantitativos sobre a intensidade desse gradiente W-E e consequentemente da força do ENOS (Gerten & Adrian, 2002). Normalmente, as pressões no Taiti são maiores que as de Darwin, gerando a Célula de Walker, por isso os valores são padronizados pelas suas respectivas médias, sendo que a diferença para anos típicos fica em torno de zero. Em anos de El Niño a pressão atmosférica no Taiti diminui, devido ao aquecimento do oceano, e o índice aponta valores negativos. Valores positivos apontam para o fenômeno inverso denominado de La Niña, onde o gradiente térmico W-E é reforçado.

Em anos de El Niño, aumentam-se as precipitações na costa do Peru e do Equador, frequentemente seguidas por enchentes, enquanto partes da Austrália e da Indonésia sofrem grandes estiagens (Ropelewski & Halpert, 1987). Altos totais pluviométricos também costumam

atingir o oeste Estados Unidos. No Brasil, os efeitos do El Niño são opostos entre as regiões Norte e Sul, sendo que a primeira apresenta anomalias pluviométricas negativas (falta de chuva) e a segunda, anomalias positivas (excesso de chuva - Ropelewski & Halpert, 1987; Grimm, 2003). Em Minas Gerais os efeitos do El Niño não são claros, pois já foram verificados déficits pluviométricos no nordeste do estado e excessos no sudoeste (Minuzzi et al., 2005). A região do Médio Rio Doce fica numa posição intermediária no estado, sendo esperado que o ENOS tenha um efeito bastante variável na sua pluviosidade. Em relação às temperaturas, espera-se que em anos de El Niño os invernos sejam mais quentes que o normal devido ao bloqueio das frentes frias (Cupolillo e Abreu, 1998).

Aquecimento Global

Além das influências climáticas cíclicas causadas pelo El Niño, o vertiginoso aumento das concentrações de gases de efeito estufa na atmosfera, principalmente dióxido de carbono, metano e óxido nitroso, chamou a atenção de todo o mundo para o problema da elevação sistemática das temperaturas médias no planeta. Este aquecimento da atmosfera é acompanhado pelo aquecimento dos oceanos, com consequente expansão da massa de água e derretimento das calotas polares, resultando numa elevação do nível do mar. Todo o padrão de circulação atmosférica é influenciado, sendo essenciais os estudos de modelagem para previsão, simulação de cenários e avaliação de custos e benefícios de estratégias mitigadoras (IPCC, 2014). Em relação ao fenômeno ENOS, alguns estudos demonstram que o aquecimento do Pacífico levará a uma diminuição do gradiente térmico W-E, levando a uma perda da configuração da Célula de Walker (Deser, Phillips e Alexander, 2010). Os efeitos desse aquecimento na frequência e intensidade do fenômeno ENOS ainda é objeto de ampla discussão (L'Heureux et al., 2013).

Diante do quadro acima, este estudo teve como objetivo atualizar o padrão climático das principais variáveis meteorológicas da região do Vale do Médio Rio Doce utilizando dados mais recentes; avaliar a influência do fenômeno El Niño Oscilação Sul (ENOS) sobre estas principais variáveis meteorológicas e verificar se há alguma tendência de longo prazo no clima desta região.

MATERIAL E MÉTODOS

Estações meteorológicas

Para as análises deste capítulo, foram utilizados dados de três estações meteorológicas pertencentes ao Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) localizadas no entorno do Parque Estadual do Rio Doce - PERD (Tabela 1.1).

Tabela 1.1: Localização das estações meteorológicas utilizadas neste estudo e período de amostragem disponível.

Cidade	Código	Latitude	Longitude	Altitude	Período analisado
Caratinga	83592	-19.8	-42.15	609	1961-2004
Governador Valadares	83543	-18.85	-41.93	148	1961-2004
Ipatinga-Usiminas	83594	-19.48	-42.53	239	1979-2004

A coleta de dados nas estações não foi contínua ao longo de todo período. A disponibilidade de dados pode ser observada no *missing map* abaixo (Figura 1.1).

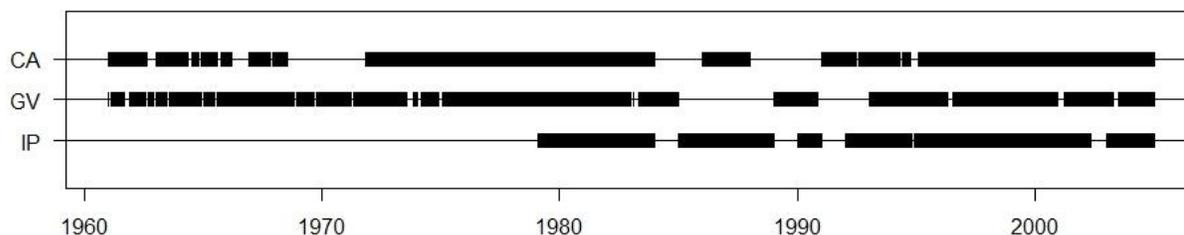


Figura 1.1: *Missing map* mostrando os períodos onde existem dados disponíveis (faixas pretas) das três estações meteorológicas do INMET.

Variáveis e escalas avaliadas

Dois padrões foram avaliados neste estudo, o padrão sazonal (anual), com escalas de dez dias (decêndios – Tabela 1.2) e o padrão de longo prazo, com escala mensal.

Tabela 1.2: Período correspondente a cada um dos 36 decêndios (Dec) do ano.

* Em anos bissextos, o 6º decêndio vai até 29/02

Dec	Período	Dec	Período	Dec	Período	Dec	Período
1	01/01-10/01	10	01/04-10/04	19	01/07-10/07	28	01/10-10/10
2	11/01-20/01	11	11/04-20/04	20	11/07-20/07	29	11/10-20/10
3	21/01-31/01	12	21/04-30/04	21	21/07-31/07	30	21/10-31/10
4	01/02-10/02	13	01/05-10/05	22	01/08-10/08	31	01/11-10/11
5	11/02-20/02	14	11/05-20/05	23	11/08-20/08	32	11/11-20/11
6	21/02-28/02*	15	21/05-31/05	24	21/08-31/08	33	21/11-30/11
7	01/03-10/03	16	01/06-10/06	25	01/09-10/09	34	01/12-10/12
8	11/03-20/03	17	11/06-20/06	26	11/09-20/09	35	11/12-20/12
9	21/03-31/03	18	21/06-30/06	27	21/09-30/09	36	21/12-31/12

Padrão sazonal

As três estações dispunham de valores mensurados em três momentos do dia, às 00h, 12h e 18h. Esses três valores diários foram sumarizados segundo a Tabela 1.3.

Tabela 1.3: Variáveis avaliadas, suas unidades e método de obtenção dos valores diários.

Variável	Unidade	Valores diários
Temperatura média;	°C	
Temperatura máxima;	°C	
Temperatura mínima;	°C	Média de três medidas as 00h, 12h e 18h
Umidade relativa	%	
Pressão atmosférica	mB	
Amplitude térmica	°C	Temp max - Temp min
Precipitação acumulada	Mm	Soma de três medidas as 00h, 12h e 18h
Velocidade do vento	m/s	Utilizou-se os valores horários para construir uma
Direção do vento	Cod	rosa dos ventos

Após a obtenção dos valores diários, foi calculada a média para cada decêndio do ano para todas as variáveis, exceto precipitação acumulada, onde os valores foram somados. Por último, foi calculada a média decencial global, tendo os anos como réplicas. Para as variáveis velocidade e direção do vento, foram utilizados todos os valores disponíveis, mensurados nas três horas do dia para construir uma rosa dos ventos.

Padrão de Longo Prazo

Para o padrão de longo prazo, foram calculadas as médias mensais a partir dos valores diários, exceto pluviosidade acumulada, onde os valores foram somados. A fim de verificar o efeito do fenômeno ENOS nas variáveis meteorológicas, foram utilizados o Índice de Oscilação Sul (Southern Oscillation Index-SOI) e os valores da temperatura do mar nas regiões Niño1.2, Niño3, Niño4 e Niño3.4 (4 regiões do Pacífico), todas em escalas mensais. Estas variáveis foram obtidas do site do Climate Prediction Center (CPC) parte integrante do National Atmospheric and Oceanic Administration (NOAA-US) (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices/>). Antes da análise das correlações cruzadas, todas as séries temporais mensais foram decompostas para a extração de seu componente de longo prazo. Os padrões de longo prazo da velocidade e direção do vento não foram avaliados.

Análises estatísticas

Decomposição das séries temporais de longo prazo

A decomposição de séries temporais é um método estatístico que busca isolar seus componentes formadores latentes, ou seja, não observáveis separadamente. Estes componentes

são a tendência de longo prazo, os ciclos, a sazonalidade, e o ruído aleatório. A tendência de longo prazo são os efeitos sistemáticos persistentes, como, por exemplo, o aumento ou a diminuição dos valores médios durante todo o período observado. Os ciclos são oscilações recorrentes com períodos maiores que um ano (ciclos plurianuais) ou sem periodicidade específica. A sazonalidade é uma oscilação recorrente, normalmente com um período anual, mas outros períodos são possíveis, como semestral, mensal, ou semanal. Os ruídos aleatórios são causados por fatores desconhecidos e supostamente aleatórios.

Existem vários métodos de decomposição de séries temporais (West, 1997) e neste trabalho foi utilizado um método não-paramétrico de decomposição baseado em regressão polinomial local chamado de Seasonal-Trend decomposition based on Loess (STL). Este é um método flexível e robusto adequado para a decomposição de séries temporais não lineares e possibilita a extração de três componentes, sendo eles: tendência + ciclo, sazonalidade e ruído aleatório (Cleveland et al., 1990). Este método ainda permite que a sazonalidade varie suavemente de ano para ano (janela sazonal = 13 meses), tornando possível a avaliação de diferenças em longo prazo nos valores mensais. Nesta parte do estudo, apenas o componente de longo prazo (tendência + ciclo) foi analisado. Este componente foi padronizado diminuindo-se da média geral e dividindo-se pelo desvio padrão da respectiva variável (score padronizado) para facilitar a sua interpretação.

Análise de correlações cruzadas

A correlação é um método quantitativo capaz de mensurar a relação linear entre duas variáveis. Para o caso de se avaliar correlações entre séries temporais, há a necessidade de se calcular as correlações, tanto temporalmente alinhadas (i.e. mês da variável x com o mesmo mês da variável y), quanto temporalmente deslocadas (i.e. mês da variável x com o mês anterior, ou posterior da variável y). Isso é necessário porque causa e consequência podem estar meses distantes uma da outra, principalmente quando se trata de ecossistemas. Para esse tipo de avaliação, são construídas funções de correlações cruzadas (FCC), onde as correlações entre duas variáveis são avaliadas para vários lags ($k = 0, 1, 2, \dots$). Neste trabalho, foram calculadas as FCC entre as variáveis relacionadas ao ENSO e as variáveis meteorológicas, com foco no efeito das primeiras sobre as segundas, ou seja, nas correlações de lags negativos, onde a variável x precede a y (x_{t-k} com y_t).

Software utilizado

Todas as análises foram realizadas através do software estatístico R versão 3.1.0 (R Core Team, 2014). Os seguintes pacotes foram utilizados: “zoo” (Zeileis & Grothendieck, 2005), “forecast” (Hyndman & Khandakar, 2008) e “openair” (Carslaw & Ropkins, 2012). Um nível de significância de 5% foi assumido em todos os testes estatísticos.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Padrão sazonal

Devido à sua elevada altitude, a estação da Caratinga possui as menores temperaturas e pressões atmosféricas (Tabela 1.4). Utilizando um gradiente vertical de pressão adiabático ambiental (*environmental lapse rate*) de $-6.49^{\circ}\text{C}/1000\text{m}$ foi feita uma correção da temperatura média para a altitude de 250 m, representativa da região do sistema lacustre, a fim de gerar valores comparáveis entre as três estações (Tabela 1.5). A partir dos valores corrigidos, nota-se que Ipatinga apresentou o menor valor de temperatura do ar e Caratinga o maior valor. A localização de Ipatinga, adjacente ao Parque Estadual do Rio Doce, é uma explicação para o fato desta região possuir uma menor temperatura, como também uma maior umidade relativa, maior pluviosidade e menor amplitude térmica. A elevada taxa de evapotranspiração do remanescente de Mata Atlântica, aliado ao alto calor específico da água, converte o calor sensível em calor latente diminuindo a temperatura da superfície local devido ao um resfriamento evaporativo (Ban-Weiss et al., 2011). A elevada umidade relativa também possui efeito um tampão, amortecendo variações bruscas de temperatura do ar.

Tabela 1.4: Resumo das principais variáveis meteorológicas das três estações do INMET utilizadas neste estudo.

		Temp. média	Temp. máxima	Temp. mínima	Ampl. térmica	Precipit.	Umid. rel.	Pres. atm.
Gov. Caratín.	Anual	22.7	27.4	16.6	10.7	1108.7	76.2	947.1
	Verão (Out-Mar)	24.2	28.5	18.8	9.8	952.6	76.6	945.1
	Inverno (Mai-Ago)	20.4	25.6	13.4	12.2	56.9	76.4	949.9
Gov. Valada.	Anual	25.4	30.1	18.7	11.4	993.7	73.2	992.0
	Verão (Out-Mar)	27.0	31.5	20.6	10.9	843.1	73.7	989.7
	Inverno (Mai-Ago)	23.0	28.1	15.9	12.2	64.3	73.4	995.0
Gov. Ipating.	Anual	24.4	28.7	19.1	9.6	1372.9	80.3	977.0
	Verão (Out-Mar)	25.9	30.0	21.2	8.8	1180.4	80.2	974.9
	Inverno (Mai-Ago)	21.9	26.7	16.0	10.7	75.7	80.9	979.8
Média	Anual	24.1	28.7	18.1	10.6	1158.4	76.6	972.0
	Verão (Out-Mar)	25.7	30.0	20.2	9.8	992.0	76.8	969.9
	Inverno (Mai-Ago)	21.8	26.8	15.1	11.7	65.7	76.9	974.9

	Temp.média
Caratinga _{250m}	25.0
Gov. Valadares _{250m}	24.7
Ipatinga _{250m}	24.3
Média _{250m}	24.7

Tabela 1.5: Temperaturas médias corrigidas para a altitude de 250 metros, representativas da região do sistema lacustre do Médio Rio Doce. Para esta conversão utilizou-se um gradiente vertical de pressão adiabático ambiental (*environmental lapse rate*) de - 6.49°C/1000m. As altitudes originais das estações podem ser verificadas na tabela 1.1.

O período de veranico pode ser claramente observado entre os meses de fevereiro e março, sendo caracterizado por uma queda na umidade relativa e nos totais pluviométricos, que são consequências do bloqueio atmosférico gerado pelo Cavado no Nordeste gerando subsidência de ar seco na região do Rio Doce (Figura 1.2).

A velocidade do vento apresentou valores muito baixos nas três estações com valores médios de 1,5m/s e raramente maiores que 3m/s. Nota-se uma fraca sazonalidade na velocidade, com valores ligeiramente maiores durante o período de chuvas, mas a direção sempre se manteve constante, com ventos soprando de nor-nordeste (Figura 1.3).

Padrão de longo prazo

Observando as variações de longo prazo, pode-se notar uma ligeira tendência de aumento das temperaturas e de queda da umidade relativa a partir de 1990 (Figuras 1.4, 1.5 e 1.6). Os dados de temperaturas média e mínima a partir do ano de 2000 ficaram acima da média (escores padronizados positivos) e os valores de umidade relativa abaixo da média (escores padronizados negativos), mostrando uma tendência a climas mais secos e quentes durante este período. Entretanto essa tendência é menos clara para a estação de Ipatinga, o que pode ser novamente associado à presença do Parque Estadual do Rio Doce como fator gerador de umidade relativa e conseqüentemente, um tamponador de mudanças climáticas não só sazonais, como também de longo prazo. Para GV houve um período em que a pressão atmosférica ficou dois desvios padrão abaixo da média, sendo possíveis várias explicações para esse fato, indo desde a presença de ciclos plurianuais até a ocorrência de erro sistemático do amostrador.

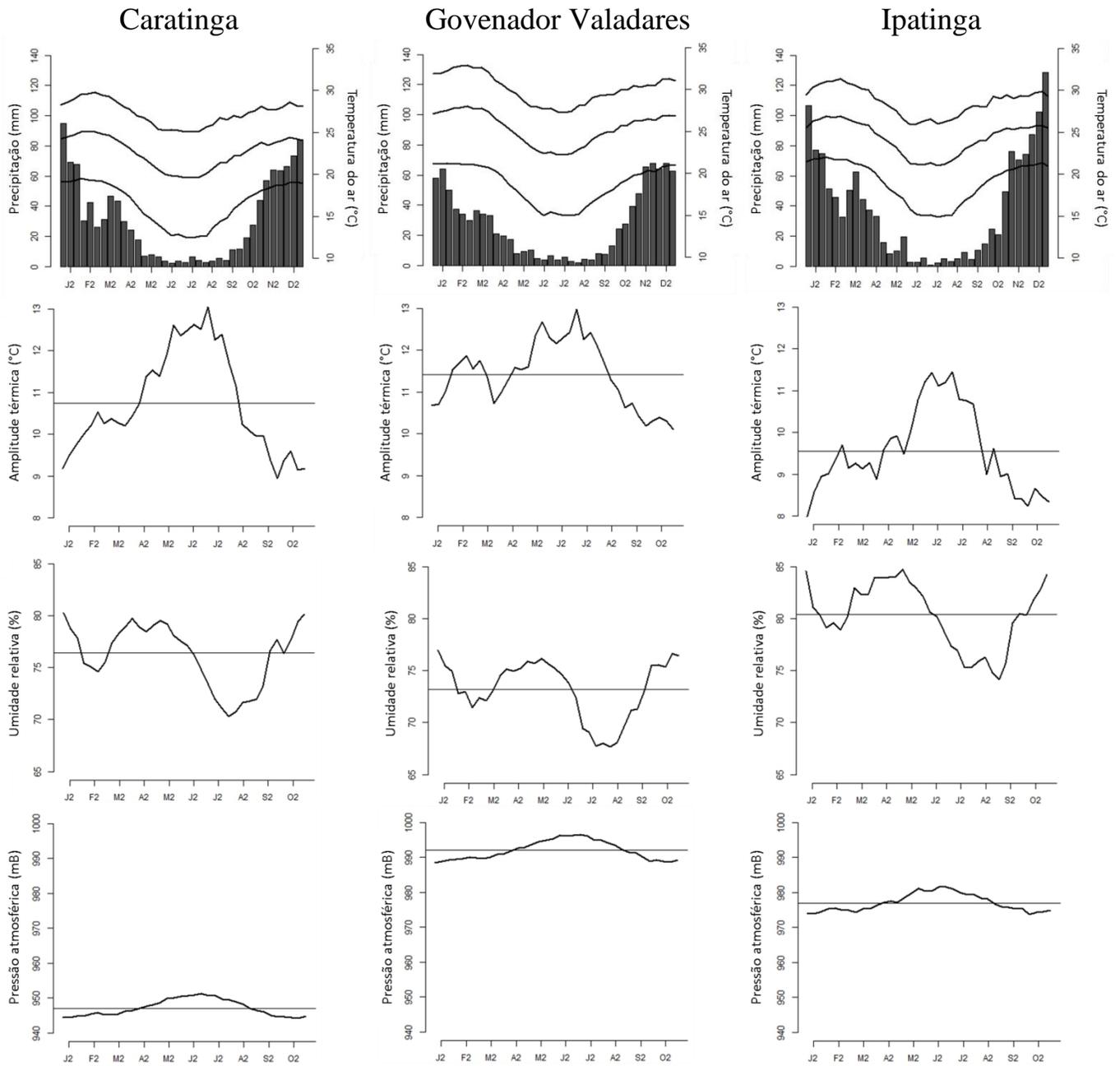


Figura 1.2: Padrão sazonal da temperatura média, máxima e mínima do ar, precipitação acumulada, amplitude térmica, umidade relativa e pressão atmosférica das três estações meteorológicas avaliadas (i.e Caratinga, Governador Valadares e Ipatinga) considerando uma escala decenal e utilizando dados de toda a série temporal disponível (vide figura 1.1). O número 2 logo após a inicial dos meses denota o segundo decêndio deste mês.

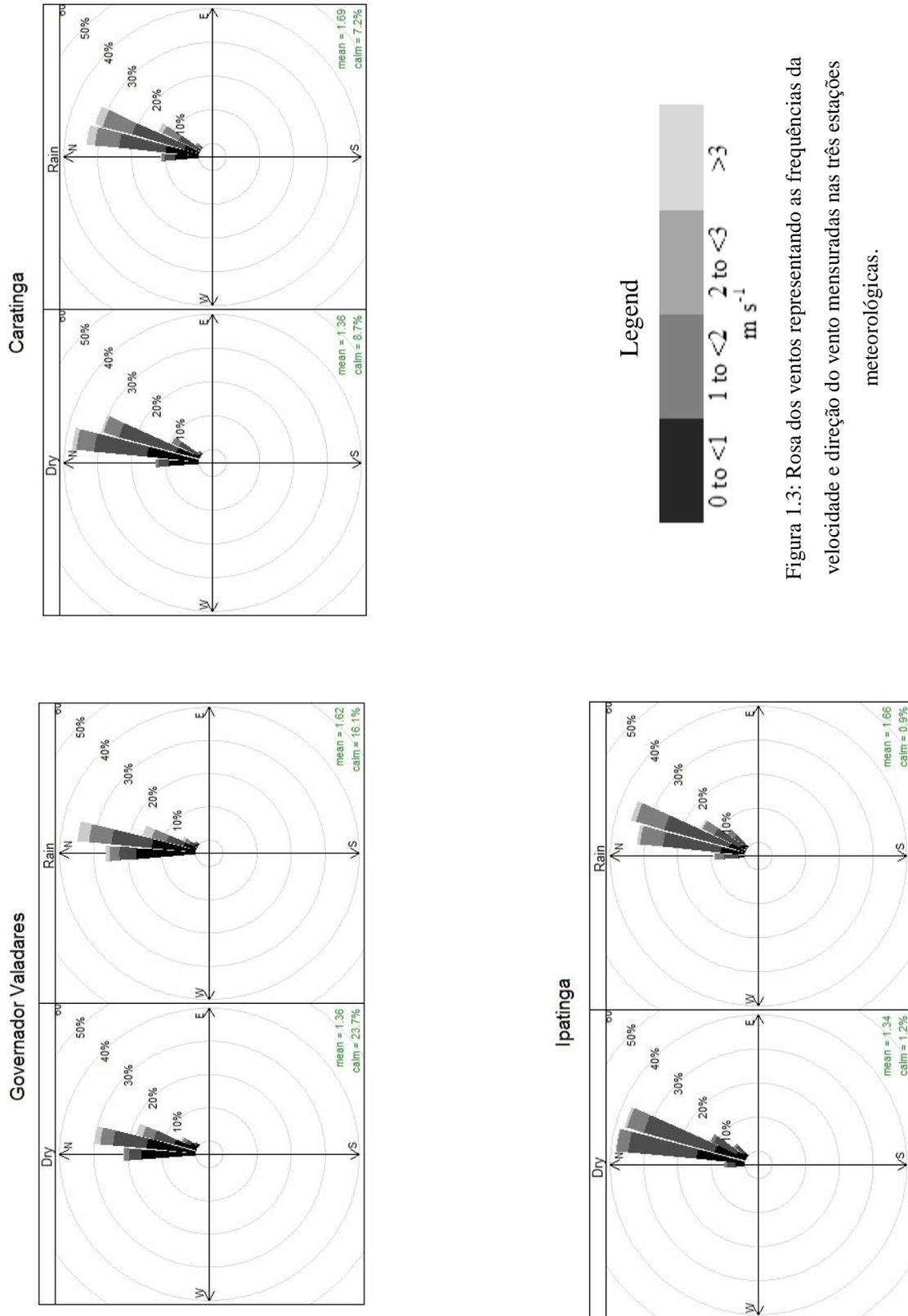


Figura 1.3: Rosa dos ventos representando as frequências da velocidade e direção do vento mensuradas nas três estações meteorológicas.

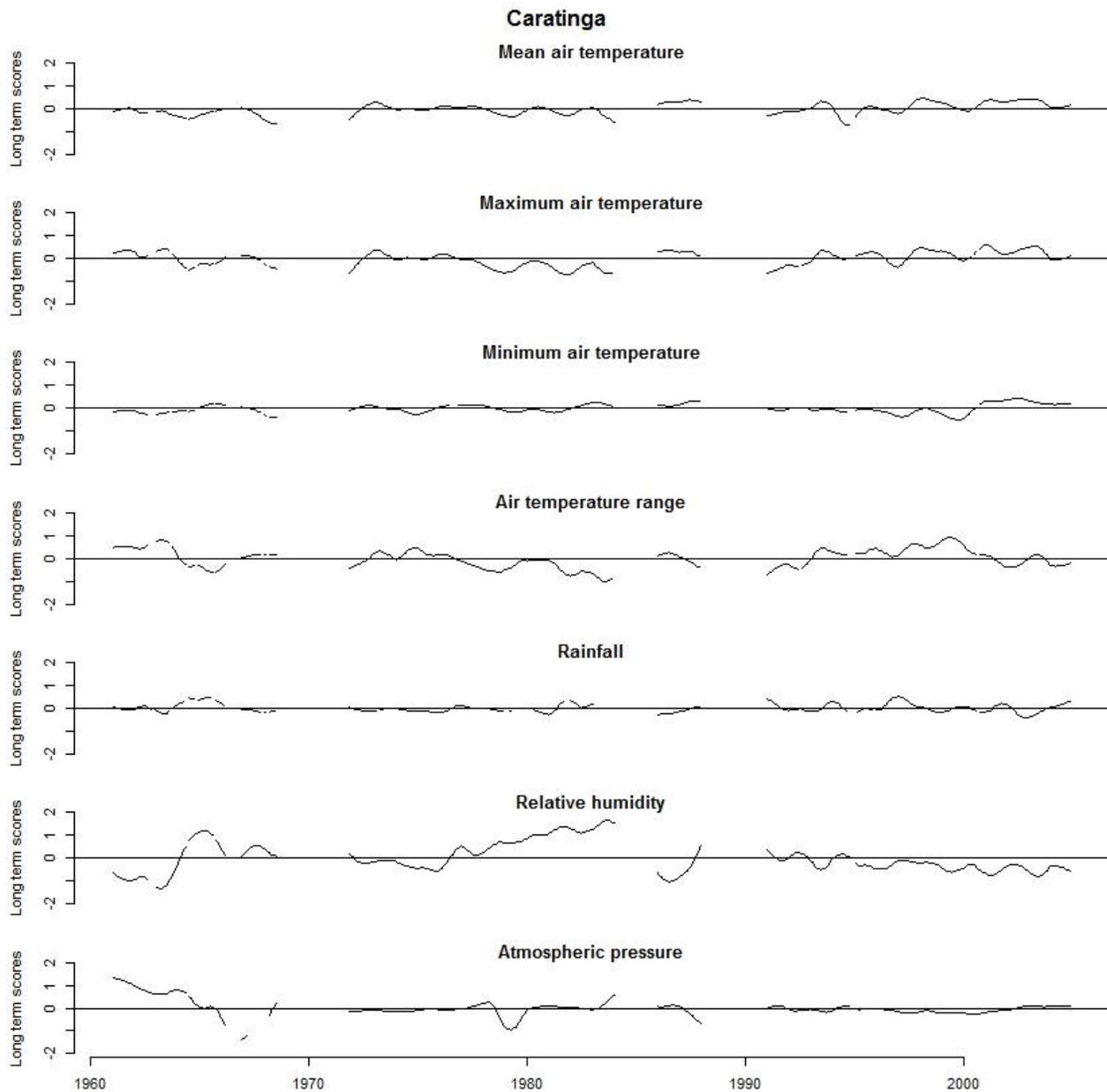


Figura 1.4: Tendência de longo prazo extraída a partir da decomposição das respectivas séries temporais da temperatura média, máxima e mínima do ar, amplitude térmica, pluviosidade acumulada, umidade relativa e pressão atmosférica da estação meteorológica de Caratinga, considerando uma escala mensal e o período de 1961 a 2004.

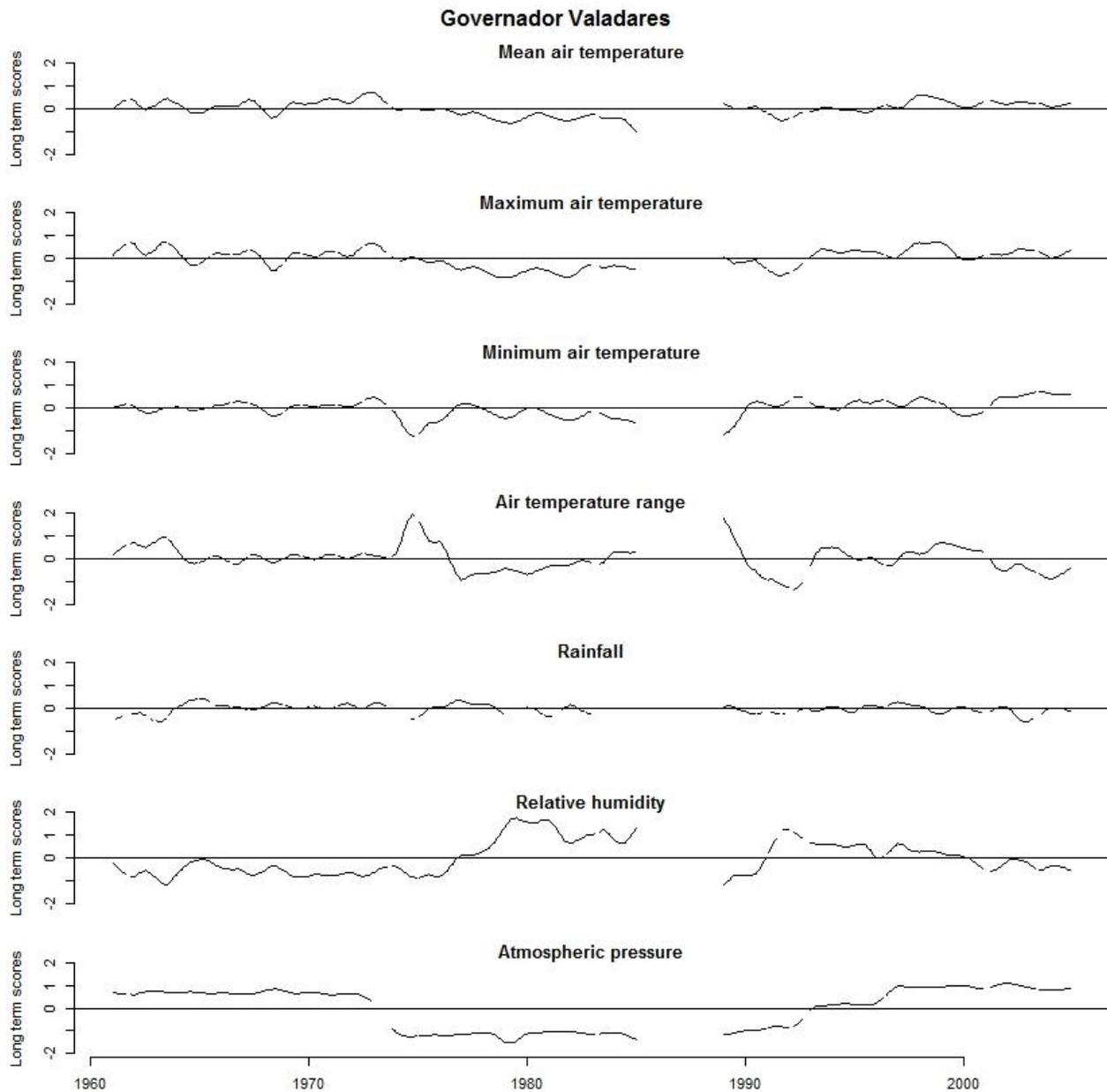


Figura 1.5: Tendência de longo prazo extraída a partir da decomposição das respectivas séries temporais da temperatura média, máxima e mínima do ar, amplitude térmica, pluviosidade acumulada, umidade relativa e pressão atmosférica da estação meteorológica de Governador Valadares, considerando uma escala mensal e o período de 1961 a 2004.

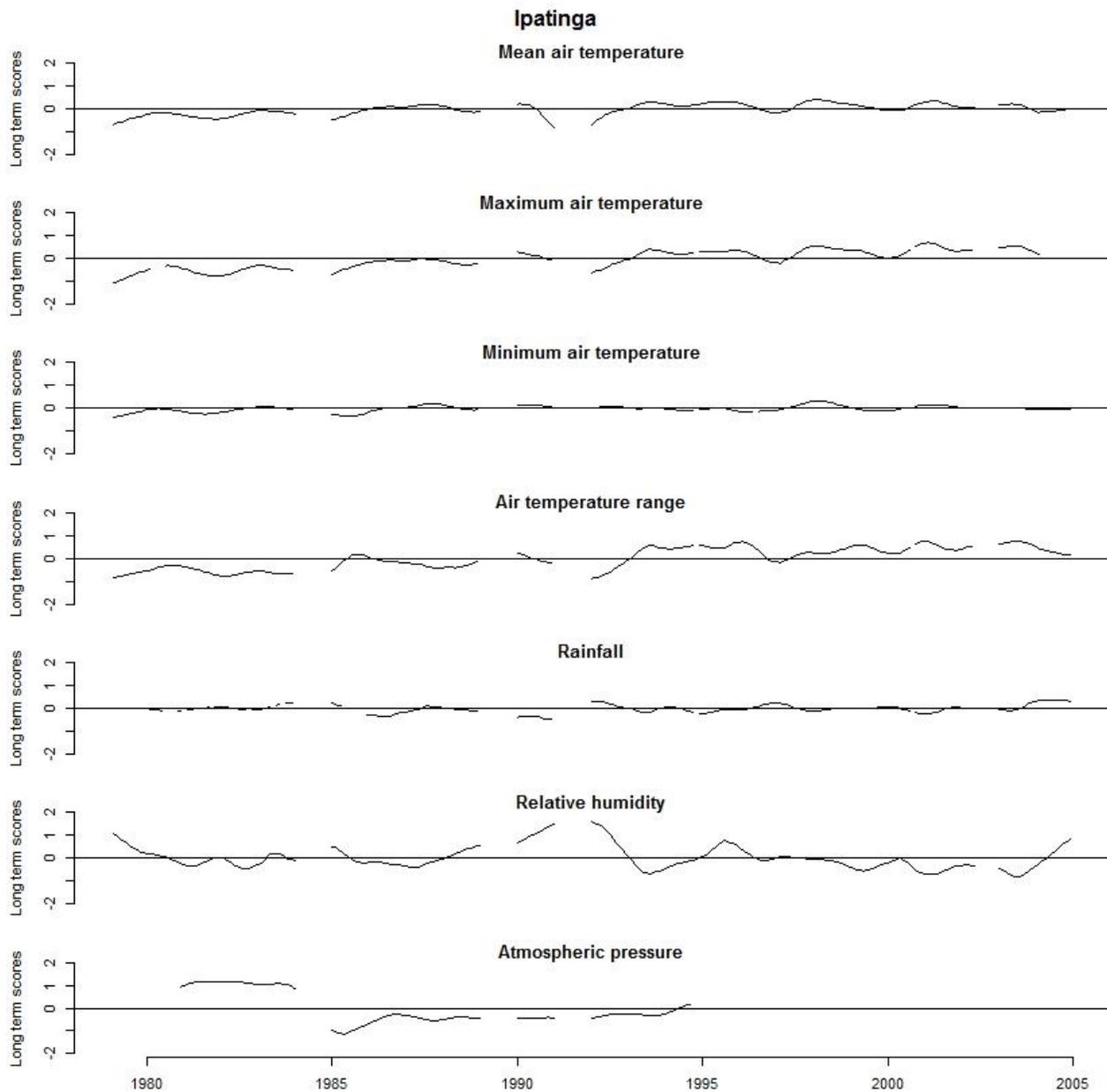


Figura 1.6: Tendência de longo prazo extraída a partir da decomposição das respectivas séries temporais da temperatura média, máxima e mínima do ar, amplitude térmica, pluviosidade acumulada, umidade relativa e pressão atmosférica da estação meteorológica de Ipatinga, considerando uma escala mensal e o período de 1979 a 2004.

Correlações cruzadas

As correlações cruzadas mostraram que existe um efeito sistemático entre as temperaturas mínimas e o fenômeno ENOS (Figuras 1.7, 1.8 e 1.9). Em meses de El Niño, as quatro áreas do Oceano Pacífico se aquecem e o Índice de Oscilação Sul (Southern Oscillation Index-SOI) apresenta valores negativos, resultando em correlações positivas e negativas com as temperaturas mínimas, respectivamente.

Pode-se notar que o efeito ENOS se faz valer desde as correlações temporalmente alinhadas (lag 0), tendo um pico entre um a cinco meses (lags -1 a -5), sendo que seus efeitos ainda podem ser significativos após um ano da sua ocorrência. Como consequência, a amplitude térmica é reduzida durante períodos de El Niño. Os efeitos nas temperaturas máximas foram residuais, sendo que os efeitos na temperatura média são reflexos dos efeitos nas temperaturas mínimas. Em geral, os efeitos na precipitação, pressão atmosférica e umidade relativa foram residuais exceto para umidade relativa de Governador Valadares e a pressão atmosférica de Ipatinga, onde estiveram positivamente correlacionadas com as temperaturas das regiões Niño.

Fazendo uma análise pontual com os anos de El Niño tidos como de forte intensidade, especificamente os eventos de 72/73, 82/83 e 97/98, é possível ver que os valores de temperatura mínima subiram em média 2.9°C, com picos de 5,2°C em Governador Valadares em 97/98 (Tabela 1.6). Novamente a presença da floresta se faz presente em Ipatinga, já que nos períodos de 82/83 e 97/98, as temperaturas mínimas subiram apenas 0.3°C e 0.9°C, respectivamente. Isto evidencia a importância de um ambiente florestado na minimização de alterações climáticas.

Tabela 1.6: Comparação entre as temperaturas mínimas médias durante todo o período disponível (1ª coluna) e as médias dos anos de El Niño tidos como de forte intensidade. O valor entre parênteses mostra a diferença entre o valor médio dos anos de El Niño e o valor médio durante todo o período disponível. Todos os valores estão em °C.

Estação Meteorológica	Temperatura mínima média durante todo o período disponível	Temperatura mínima média nos anos de 72-73	Temperatura mínima média nos anos de 82-83	Temperatura mínima média nos anos de 97-98
Caratinga	16,6	20,3 (+3,7)	20,2 (+3,6)	19,7 (+3,1)
Governador Valadares	18,7	23,1 (+4,4)	20,7 (+ 2,0)	23,9 (+5,2)
Ipatinga	19,1	-----	19,4 (+0,3)	20,0 (+0,9)

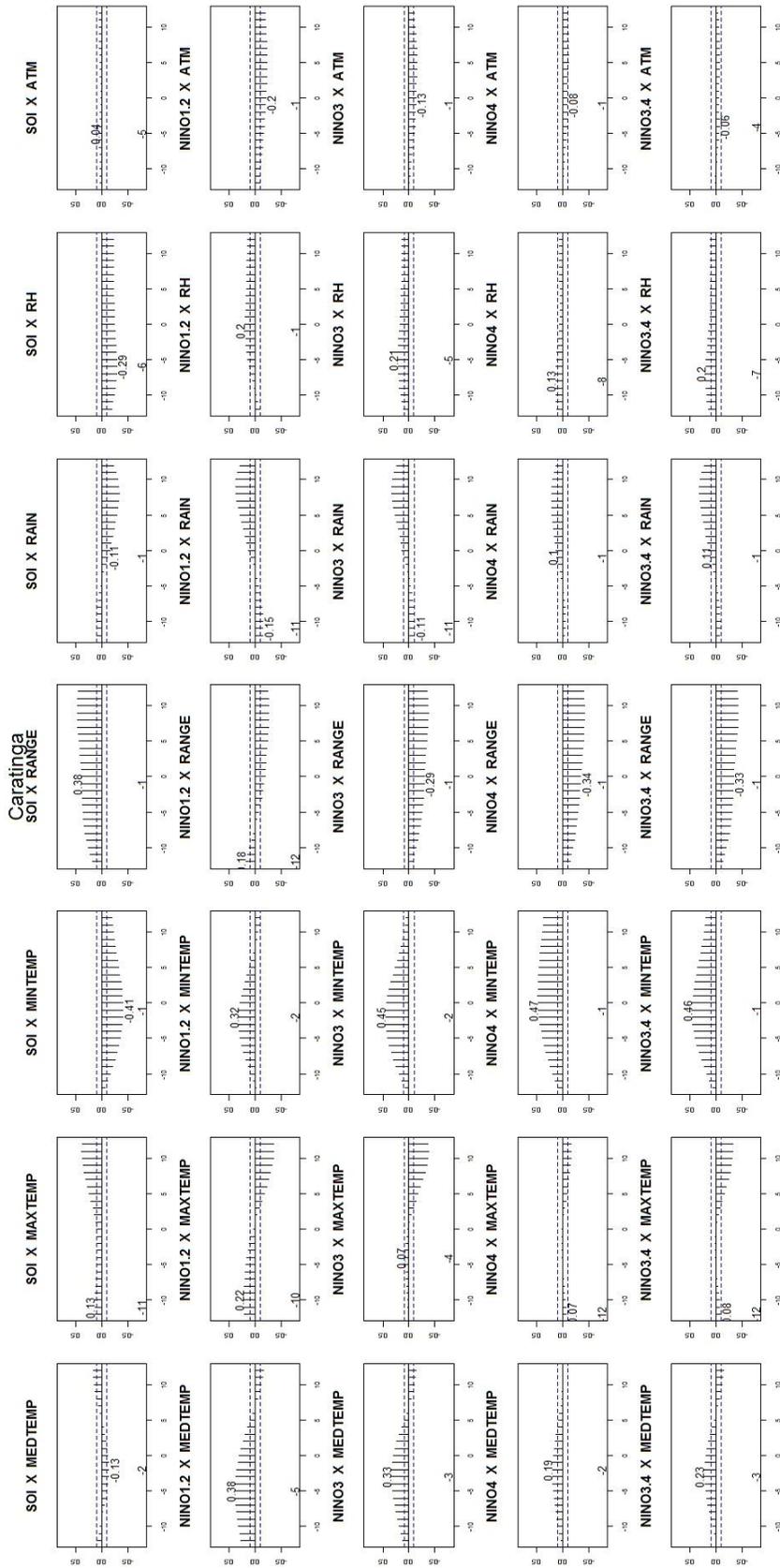


Figura 1.7: Matriz de correlações cruzadas entre as tendências de longo prazo das variáveis de quantificação do fenômeno ENOS (Índice de Oscilação Sul e a temperatura da superfície do Pacífico nas quatro regiões Niño 1.2, Niño 3, Niño 4 e Niño 3.4), nas linhas, e as tendências de longo prazo das variáveis meteorológicas medidas pela estação de Caratinga, nas colunas. Correlações que ultrapassam a área demarcada pelas linhas pontilhadas horizontais são diferentes de zero ao nível de significância de 5%. No eixo x estão os lags entre as duas variáveis, sendo que lags negativos indicam que as variáveis do fenômeno ENOS precedem as variáveis meteorológicas e os lags positivos indicam que as variáveis ENOS sucedem as variáveis meteorológicas. O maior valor de correlação para os lags negativos está assinalado, assim como o lag no qual ele ocorre. SOI – Southern Oscillation Index (Índice de Oscilação Sul-IOS), MEDTEMP – Temperatura média, MAXTEMP – Temperatura máxima, MINTEMP – Temperatura mínima, RANGE – Amplitude térmica, RAIN – Precipitação mensal acumulada, RH – Umidade Relativa, ATM – Pressão Atmosférica.

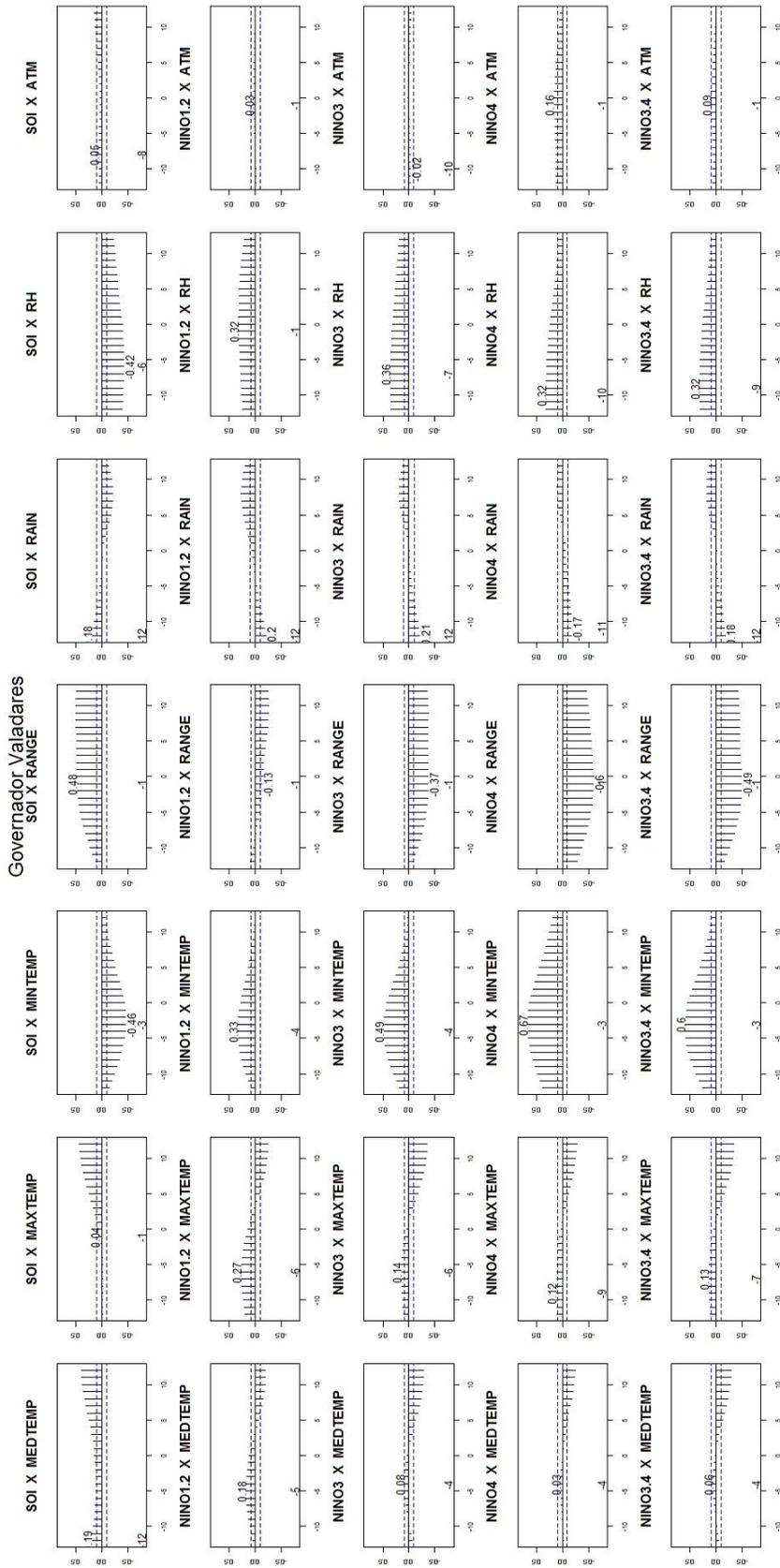


Figura 1.8: Matriz de correlações cruzadas entre as tendências de longo prazo das variáveis de quantificação do fenômeno ENOS (Índice de Oscilação Sul e a temperatura da superfície do Pacífico nas quatro regiões Niño 1.2, Niño 3, Niño 4 e Niño 3.4), nas linhas, e as tendências de longo prazo das variáveis meteorológicas medidas pela estação de Governador Valadares, nas colunas. Correlações que ultrapassam a área demarcada pelas linhas pontilhadas horizontais são diferentes de zero ao nível de significância de 5%. No eixo x estão os lags entre as duas variáveis, sendo que lags negativos indicam que as variáveis do fenômeno ENOS precedem as variáveis meteorológicas e os lags positivos indicam que as variáveis ENOS sucedem as variáveis meteorológicas. O maior valor de correlação para os lags negativos está assinalado, assim como o lag no qual ele ocorre. SOI – Southern Oscillation Index (Índice de Oscilação Sul-IO), MEDTEMP – Temperatura média, MAXTEMP – Temperatura máxima, MINTEMP – Temperatura mínima, RANGE – Amplitude térmica, RAIN – Precipitação mensal acumulada, RH – Umidade Relativa, ATM – Pressão Atmosférica.

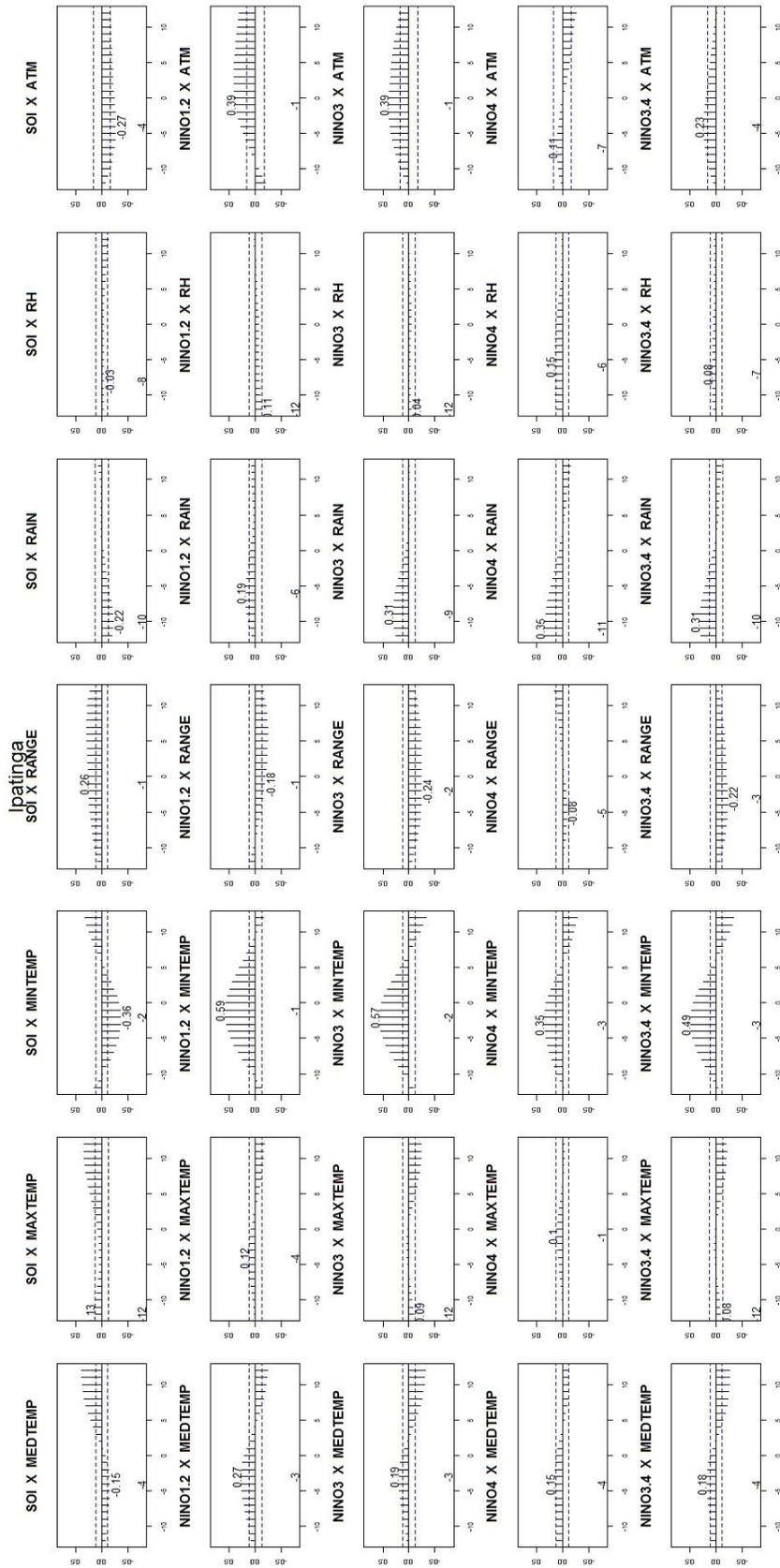


Figura 1-9: Matriz de correlações cruzadas entre as tendências de longo prazo das variáveis de quantificação do fenômeno ENOS (Índice de Oscilação Sul e a temperatura da superfície do Pacífico nas quatro regiões Niño 1.2, Niño 3, Niño 4 e Niño 3.4), nas linhas, e as tendências de longo prazo das variáveis meteorológicas medidas pela estação de Ipatinga, nas colunas. Correlações que ultrapassam a área demarcada pelas linhas pontilhadas horizontais são diferentes de zero ao nível de significância de 5%. No eixo x estão os lags entre as duas variáveis, sendo que lags negativos indicam que as variáveis do fenômeno ENOS precedem as variáveis meteorológicas e os lags positivos indicam que as variáveis ENOS sucedem as variáveis meteorológicas. O maior valor de correlação para os lags negativos está assinalado, assim como o lag no qual ele ocorre. SOI – Southern Oscillation Index (Índice de Oscilação Sul-IOS), MEDTEMP – Temperatura média, MAXTEMP – Temperatura máxima, MINTEMP – Temperatura mínima, RANGE – Amplitude térmica, RAIN – Precipitação mensal acumulada, RH – Umidade Relativa, ATM – Pressão Atmosférica.

Mudanças climáticas e o efeito do El Niño na região do Médio Rio Doce

Em relação à tendência de longo prazo, nota-se que ela não foi constante durante todo o período analisado, entretanto utilizando dados da estação meteorológica da Acesita, em Ipatinga, Lemos et al. (1981), registrou temperaturas médias de 21,9°C e totais pluviométricos de 1480mm para um período anterior à década de 80. Quando comparados estes dados com os valores da estação de Ipatinga utilizados neste estudo, verifica-se um aumento de 2.5°C na temperatura média e uma redução na pluviosidade de 107.4mm. Ou seja, a tendência a climas mais secos e quentes também é verificada numa escala temporal maior que a aqui apresentada. Em consonância aos nossos resultados, Obregón e Marengo (2007) produziram um relatório sobre mudanças climáticas no Brasil e verificaram um aumento sistemático das temperaturas mínimas em todo o país, com conseqüente diminuição da amplitude térmica, sendo resultado da menor frequência de frentes frias na região (Marengo e Camargo, 2008). Dessa forma os nossos resultados, mostram uma tendência a climas mais quentes e secos para a região do Vale do Médio Rio Doce e da mesma forma, mostraram que este cenário é reforçado durante períodos de El Niño, já que os invernos ficam mais quentes e a umidade relativa diminui.

Em relação à pluviosidade, os efeitos não foram claros, em concordância com Obregón e Marengo (2007) e na mesma linha das baixas previsibilidades fornecidas pelos modelos do IPCC-AR4 para a pluviosidade da região sudeste. Entretanto, a falta de correlações significativas não deve ser vista como conclusiva, já que este método estatístico possui um baixo poder para verificar relações não lineares, como é o caso da pluviosidade, que possui um caráter altamente variável espaço-temporalmente e uma distribuição de probabilidade muito assimétrica.

O clima e as comunidades aquáticas do Médio Rio Doce

O padrão de circulação monomítico quente de alguns lagos do Médio Rio Doce é resultado da sazonalidade das variáveis meteorológicas na região. Durante o verão, as altas temperaturas promovem aquecimento da camada superior dos lagos gerando uma estratificação térmica da coluna d'água (*vide* capítulo 4). Concomitantemente, há uma entrada expressiva de água pluvial fria, que alcança o fundo do lago, reduzindo a temperatura das camadas mais profundas, reforçando o gradiente térmico vertical, e conseqüentemente a estabilidade da estratificação (Tundisi & Tundisi, 2008). Durante o inverno as massas de ar frias promovem o resfriamento da superfície, permitindo que toda a coluna d'água fique homogênea termicamente,

diminuindo a estabilidade da coluna d'água o que resulta numa mistura completa entre as camadas profundas e superficiais. A velocidade do vento, em média, é sempre baixa, apesar de algumas rajadas curtas superiores a 10m/s que podem auxiliar a mistura completa da coluna d'água. Entretanto, esta variável não parece ser importante reguladora da variação sazonal observada, já que possui um caráter eventual. A localização das lagoas no Vale, circundado por áreas montanhosas, pode ser uma explicação para a baixa intensidade do vento observada.

Lewis (1983) observando os estudos de Tailling (1969) sugeriu que as temperaturas mínimas são fatores chave na determinação do padrão monomítico quente dos lagos tropicais, já que estas ocorrem no inverno e são as responsáveis pela perda de calor do corpo d'água com conseqüente homogeneização da temperatura da coluna d'água durante este período. Dessa forma, um aumento das temperaturas mínimas tornaria mais lento o resfriamento das camadas superiores da coluna d'água, o que diminuiria os períodos de mistura levando a uma modificação do padrão de circulação dos lagos, com conseqüente modificação de toda estrutura da comunidade aquática. A manutenção de uma estratificação durante todo o ano selecionaria espécies, principalmente os grupos fitoplanctônicos dependentes da atelomixia (Souza et al., 2008), com reflexos sobre todos os outros níveis tróficos. Maia-Barbosa et al. (2010) descreveram que a manutenção da estratificação no lago Dom Helvécio levou a maiores valores de fósforo total neste lago e os dados de longo prazo analisados nesta tese mostraram picos de biomassa da classe Conjugatophyceae (desmidiáceas) neste período, o que será discutido no capítulo 2. Temperaturas mais altas também poderão selecionar espécies mais adaptadas ao aquecimento como as cianobactérias (Kosten et al., 2012), o que seria extremamente nocivo aos lagos. Carpenter et al. (1992) descreveram que um aumento das temperaturas levaria a um aumento desigual nas taxa de fotossíntese e de respiração, causando modificações no metabolismo aquático, mas que em geral haverá uma tendência ao aumento da produtividade do lago em todos os níveis tróficos.

Corpos d'água são essenciais para a sustentabilidade dos ecossistemas e são sensíveis às variações climáticas. Os resultados deste capítulo evidenciaram que climas mais quentes e secos são esperados para a região do Vale do Médio Rio Doce durante a ocorrência de fenômenos do El Niño, mas que o remanescente de Floresta Atlântica possui um efeito expressivo sobre o microclima local, funcionando como uma fonte de umidade relativa, que tampona as variações sazonais da temperatura. Além disso, também foi visto que esta região está passando por uma

modificação lenta e de longo prazo, com aumento das suas temperaturas mínimas e diminuição da umidade relativa do ar. Sabe-se que a floresta funciona como um sistema acoplado ao clima, sendo capaz de absorver estas mudanças, mantendo as condições de temperatura e umidade adequadas para a manutenção da própria floresta. Entretanto esse efeito tampão possui um limite a partir do qual mudanças irreversíveis se iniciam. Entre essas mudanças pode-se citar o aumento da mortalidade de árvores e das queimadas naturais, levando a uma substituição gradativa da floresta por uma vegetação típica do cerrado, desestabilizando o acoplamento entre vegetação e clima (Hutyra et al., 2005). Este desacoplamento influenciará também o balanço hídrico da região, com possíveis alterações nos totais pluviométricos e nas frequências das chuvas, sendo que essas mudanças se refletirão não só na vegetação nativa, como também na quantidade de água e na estrutura térmica das lagoas.

Frente ao aquecimento global e à ocorrência de eventos de El Niño, há pouco que se possa fazer num curto espaço de tempo para evitar seus efeitos adversos. Os esforços de manejo devem priorizar a manutenção da integridade da floresta com o fim do desmatamento e consequente substituição das florestas do entorno por campos, ou zonas urbanas, além da manutenção de uma brigada de incêndio bem equipada e pronta para qualquer momento em que as queimadas se iniciarem. O reflorestamento com espécies nativas é outra prática que deve ser implementada, sendo o atual viveiro de mudas um excelente ponto de partida. Em relação aos lagos, deve-se ter em mente que estas modificações climáticas favorecem a ocorrência de *blooms* de algas, aumento da trofia das lagoas e consequente queda da qualidade de suas águas. As estratégias de manejo devem estar voltadas a evitar o aumento da concentração de nutrientes nos lagos, principalmente de fósforo, já que este é o principal nutriente limitante da biomassa fitoplanctônica. Enquanto a comunidade estiver limitada bottom-up os *blooms* estarão controlados e as exclusões competitivas serão pouco frequentes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu, M. 2013. Climatologia da estação chuvosa de Minas Gerais: de Nimer (1977) à zona de convergência do Atlântico Sul. *Revista Geonomos*, 6(2):17–22.
- Ashok, K & Yamagata, T. 2009. Climate change: The El Niño with a difference. *Nature*, 461(7263):481–484.

- Ban-Weiss, GA; Bala, G; Cao, L; Pongratz, J & Caldeira K. 2011. Climate forcing and response to idealized changes in surface latent and sensible heat. *Environmental Research Letters*, 6(3):034032.
- Carpenter, S; Fisher, S; Grimm, N & Kitchell, J. 1992. Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23:119–139.
- Carslaw, DC & Ropkins, K. 2012. openair an R package for air quality data analysis. *Environmental Modelling & Software*. Volume 27-28, 52-61.
- Cavalcanti, IFA; Ferreira, NJ; Silva, MG AJ; Dias, MAFS (org.). 2009. Tempo e clima no Brasil. Oficina de textos.
- Cleveland, R; Cleveland, W; McRae, J & Terpenning, I. 1990. STL: A seasonal-trend decomposition procedure based on loess. *Journal of Official Statistics*, 6(1):3–73.
- Cupolillo, F; Abreu, M & Vianello, R. 2008. Climatologia da Bacia do Rio Doce e sua relação com a topografia local. *Geografias (UFMG)*, 4(1):45–60.
- Cupolillo, F; Abreu, M. 1998. O El Niño e a estiagem no nordeste de Minas Gerais. Simpósio Brasileiro de Climatologia Geográfica, Salvador.
- Deser, C; Phillips, AS & Alexander, MA. 2010. Twentieth century tropical sea surface temperature trends revisited. *Geophysical Research Letters*, 37:1–6.
- Enfield, DB. 1989. EL Niño, Past and Present. *Reviews of Geophysics*, 27(1):159–187.
- Gerten, D & Adrian R. 2002. Effects of climate warming, North Atlantic Oscillation, and El Niño-Southern Oscillation on thermal conditions and plankton dynamics in northern hemispheric lakes. *The Scientific World Journal*, 2:586–606.
- Grimm, A. 2003. The El Niño impact on the summer monsoon in Brazil: regional processes versus remote influences. *Journal of Climate*, 16:263–280.
- Hutyra, LR; Munger, JW; Nobre, CA; Saleska, SR; Vieira, SU & Wofsy, SC. 2005. Climatic variability and vegetation vulnerability in Amazônia. *Geophysical Research Letters*, 32(24):1–4.
- Hyndman RJ & Khandakar Y. 2008. Automatic time series forecasting: the forecast package for R. *Journal of Statistical Software*, 26(3):1-22.
- IPCC, 2014: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change,

- Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p. 1-32.
- Kosten, S; Huszar, VLM; Bécares, E; Costa, LS; van Donk, E; Hansson, LA; Jeppesen, E; Kruk, C; Lacerot, G; Mazzeo, N; De Meester, L; Moss, B; Lürling, M; Nöges, T; Romo, S; Scheffer, M. 2012. Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology*, 18:118–126.
- L’Heureux, ML; Collins, DC & Hu ZZ. 2013. Linear trends in sea surface temperature of the tropical Pacific Ocean and implications for the El Niño-Southern Oscillation. *Climate Dynamics*, 40:1223–1236.
- Lewis Jr., WM. 1983. A Revised Classification of Lakes Based on Mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40:1779–1787.
- Maia-Barbosa, P; Barbosa, L; Brito, S; Garcia, F; Barros, C; Souza, MBG; Mello, NAST; Guimarães, AS; Barbosa, FAR. 2010. Limnological changes in Dom Helvécio Lake (South-East Brazil): natural and anthropogenic causes. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 70(3), 795–802.
- Marengo, J & Camargo C. 2008. Surface air temperature trends in Southern Brazil for 1960–200. *International Journal of Climatology*, 28:893–904.
- Minuzzi, RB; Sedyama, GC; Ribeiro, A & Costa, JMN. 2005. El Niño: ocorrência e duração dos veranicos do Estado de Minas Gerais. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 9(3):364–371.
- Obregón, G & Marengo, JA. 2007. Caracterização do clima no Século XX no Brasil: Tendências de chuvas e Temperaturas médias e extremas. Relatório n.2, MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE, SECRETARIA DE BODIVERSIDADE E FLORESTAS, DIRETORIA DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ropelewski, CF & Halpert, MS. 1987. Global and Regional Scale Precipitation Patterns Associated with the El Niño/Southern Oscillation. *Monthly Weather Review*, 115:1606-1626.

- Souza, MBG; Barros, CFA; Barbosa, FAR; Hajnal, E & Padisák, J. 2008. Role of atelomixis in replacement of phytoplankton assemblages in Dom Helvécio Lake, South-East Brazil. *Hydrobiologia*, 607(1):211–224.
- Talling, JF. 1969. The incidence of vertical mixing, and some biological and chemical consequences in tropical African lakes. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 17: 988-1012.
- Tundisi, J. G., & Tundisi, T. M. 2008. *Limnologia*. São Paulo, Brazil: Oficina de textos.
- West, M. 1997. Time Series Decomposition. *Biometrika*, 84:489–494.
- Zeileis, A & Grothendieck, G. 2005. zoo: S3 Infrastructure for Regular and Irregular Time Series. *Journal of Statistical Software*, 14(6), 1-27.

CAPÍTULO 2 – PADRÕES TEMPORAIS MULTI-ESCALA DAS COMUNIDADES PLANCTÔNICAS DOS LAGOS DO MÉDIO RIO DOCE

INTRODUÇÃO

Ecosistemas lacustres tropicais apresentam menor amplitude térmica e de intensidade luminosa que seus correspondentes localizados em latitudes mais elevadas, o que levou à suposição de que suas comunidades teriam uma baixa variabilidade intra-anual (May & MacArthur, 1972). Entretanto, a sazonalidade em comunidades planctônicas tropicais está amplamente documentada na literatura científica.

Melack (1979) descreveu três padrões de variação temporal em ecossistemas aquáticos tropicais, sendo eles: o padrão sazonal típico, o padrão quase constante ou sem sazonalidade e o padrão de modificações abruptas e aparentemente aleatórias. A respeito do primeiro padrão, o referido autor reconheceu que a entrada de nutrientes alóctones, trazidos pelas chuvas e rios, juntamente com os períodos de mistura vertical da coluna d'água, são os principais fatores que regem as flutuações intra-anuais das comunidades planctônicas (Kolding & van Zwieten, 2012).

Em lagos sem sazonalidade, outras escalas temporais são mais relevantes que a escala inter-anual como, por exemplo, as escalas diárias, onde a entrada de um rio perene mantém uma circulação constante da coluna d'água, ou ainda escalas interanuais, onde os ciclos plurianuais da precipitação possuem efeito determinante na hidrodinâmica dos lagos (Talling, 1986). Interações biológicas e processos de ciclagens de nutrientes, que não estão necessariamente ligados aos processos físicos sazonais são outros exemplos de processos que podem superpor à variação inter-anual, mascarando uma variação sazonal típica (Richerson et al., 1986).

O terceiro padrão descrito por Melack (1979) pode resultar da presença de múltiplos estados estáveis do sistema ecológico que responde abruptamente a variações ambientais lentas e não sazonais, bastando que estas ultrapassem certo limiar crítico (Scheffer, 2004).

Este capítulo descreve os padrões temporais (i.e. variações diurnas, sazonalidade (intra-anual) e a variação de longo prazo (inter-anual) das comunidades planctônicas dos lagos do Médio Rio Doce e avalia a importância dos mesmos em relação às escalas espaciais. Além disso, relaciona estes padrões temporais a fatores importantes para a sua geração e discute as suas implicações ecológicas.

MATERIAL E MÉTODOS

Banco de dados

Neste capítulo foi utilizado o banco de dados do estudo de longo prazo (10 anos) realizado em sete lagoas do sistema lacustre e do estudo das variações diurnas realizadas no ano de 2000 nas lagoas Carioca e Dom Helvécio (LTER, site 4). Para o fitoplâncton foi utilizado o biovolume total e separado por classes taxonômicas e para o zooplâncton, o biovolume de três grupos: Copepoda, Rotifera e Cladocera. Foram também utilizados os índices de diversidade de Shannon, riqueza de espécies e equitabilidade de Pielou calculados a partir das matrizes de densidades das espécies. As seguintes variáveis ambientais foram consideradas: temperatura média do ar, precipitação mensal acumulada, temperatura da água, clorofila-*a*, profundidade do disco de Secchi, as concentrações de nitrogênio e fósforo totais e o desvio padrão do perfil de temperatura (utilizado como um índice de estratificação). Detalhes sobre a metodologia de coleta e análise podem ser encontrados na literatura (Maia-Barbosa et al., 2010).

Análises estatísticas

Partição da variância

Uma forma de quantificar a importância individual de cada escala é realizar uma regressão múltipla tendo as escalas, como preditoras, e a variável biótica ou abiótica, como resposta. O coeficiente de determinação (R_{adj}^2) obtido é então particionado entre as escalas, sendo possível avaliar aquelas que mais contribuem para a explicação do modelo. Esta técnica estatística é denominada de Partição de Variância e é amplamente utilizada em estudos ecológicos, onde há a necessidade de se quantificar a importância individual de variáveis preditoras (Peres-Neto et al., 2006). Neste estudo, o coeficiente de determinação de cada variável biótica e abiótica foi particionado entre as escalas avaliadas. Isto foi feito para cada um dos dois estudos avaliados: o de longo prazo, onde se avaliaram as escalas ano, mês, profundidade e lagoa (Tabela 2.2) e o estudo de variação diurna, onde se avaliaram as escalas mês, hora, profundidade e lagoa (Tabela 2.3). Todas as escalas foram avaliadas como variáveis categóricas e as interações não foram consideradas. Importante dizer que as frações individuais são calculadas a partir de diferenças e que valores negativos podem aparecer. Isso ocorre devido a multicolinearidade entre variáveis preditoras, sendo que estes valores negativos devem ser interpretados como nulos

(iguais a zero). O termo “Shared” significa a fração do coeficiente de determinação que é explicada conjuntamente por duas ou mais variáveis.

Decomposição de séries temporais

As séries temporais das variáveis bióticas e abióticas foram decompostas utilizando-se um método não-paramétrico de decomposição baseado em regressão polinomial local (Seasonal-Trend decomposition based on Loess-STL, Cleveland et al., 1990). Este é um método flexível, robusto a presença de *outliers* e adequado para a decomposição de séries temporais não lineares. Ele possibilita a extração de três componentes da série temporal, nomeadamente, tendência + ciclo, sazonalidade e ruído. Os componentes sazonais foram utilizados para gerar gráficos sobre a sazonalidade das variáveis abióticas (profundidade do disco de Secchi e concentração de fósforo total) e da biomassa dos principais grupos de fitoplâncton e zooplâncton. Para esta análise, foi utilizada a média das quatro profundidades. Os componentes de longo prazo foram analisados através de uma análise de redundância.

Produção dos gráficos de sazonalidade

Para cada uma das quatro lagoas com frequências de amostragem mensal (Dom Helvécio-DH, Carioca-CA, Gambazinho-GN e Jacaré-JA) foi produzido um gráfico de sazonalidade que é formado por quatro figuras. A primeira figura é um climograma da média mensal da temperatura média do ar e da pluviosidade mensal acumulada obtidas pelas estações de Caratinga e Ipatinga entre os períodos de 1999 a 2010. Foi utilizada a média das duas estações e a figura é a mesma para as quatro lagoas. A segunda figura representa o perfil de temperatura mensal médio mensurado durante os dez anos, onde também se encontra destacada a profundidade da zona fótica, calculada a partir do componente sazonal da profundidade do disco de Secchi multiplicada por 3 (Cole, 1983) e o componente sazonal da concentração de fósforo total. O terceiro e quarto gráficos representam, respectivamente, os componentes sazonais das classes de fitoplâncton e dos três grupos do zooplâncton. O componente sazonal foi estimado para o período de um ano, mas decidiu-se por duplicar o gráfico mostrando dois anos consecutivos idênticos, a fim de facilitar a visualização da mudança de dezembro para janeiro.

Análise de redundância do padrão de longo prazo

Semelhante à Análise de Componentes Principais (ACP), a Análise de Redundância (AR) é um método de ordenação de gradiente multivariado (Legendre & Legendre, 1998). Entretanto,

enquanto a ACP só utiliza uma única matriz de dados, a AR utiliza duas ou mais matrizes, sendo uma a matriz resposta e a(s) outra(s) matriz(es) preditoras. Normalmente na prática ecológica, utiliza-se uma matriz preditora contendo os dados ambientais e uma matriz resposta contendo a abundância das espécies. Inicialmente, é realizada uma transformação dos dados biológicos a fim de adequar sua estrutura para a análise baseada na distância euclidiana, sendo que neste estudo foi utilizada a transformação de Hellinger (Legendre e Gallagher, 2001). Em seguida, foi feita uma regressão multivariada da matriz ambiental sobre a matriz biológica, e os valores preditos foram então calculados. Com esses dados, foi feita uma análise de componentes principais (i.e. decomposição espectral) desta matriz de valores preditos, originando os componentes principais. Dessa forma, os componentes principais gerados são combinações lineares das variáveis ambientais, já que os valores preditos são combinações lineares das variáveis ambientais. Assim como na regressão multivariada, a AR fornece um valor do coeficiente de determinação (R_{adj}^2), utilizado como medida da qualidade do ajuste, além da possibilidade de fazer uma seleção de quais são as variáveis ambientais que geram o melhor modelo de predição.

Foi feita uma análise de redundância para cada um dos componentes de longo prazo das quatro lagoas amostradas mensalmente. Os componentes de longo prazo dos biovolumes de fitoplâncton e zooplâncton foram usados como matriz biótica e os componentes de longo prazo das variáveis ambientais foram usados como matriz ambiental. Como o foco desta parte da análise reside na variação de longo prazo, foram utilizados apenas os valores de janeiro e julho de cada ano, reduzindo a frequência de mensal para semestral e, conseqüentemente, a autocorrelação temporal artificial dos componentes de longo prazo. Uma seleção stepwise foi realizada e gerou-se um gráfico de ordenação (triplot) com as variáveis ambientais selecionadas e os escores das amostras.

Software utilizado

Todas as análises foram realizadas através do software estatístico R versão 3.1.0 (R Core Team, 2014). Os seguintes pacotes foram utilizados: “vegan” (Oksanen et al., 2014), “forecast” (Hyndman & Khandakar, 2008), “zoo” (Zeileis & Grothendieck, 2005) e “reshape” (Wickham 2007). Um nível de significância de 5% foi assumido em todos os testes estatísticos.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Partição de variância

Observando as tabelas 2.1 e 2.2, é possível perceber que, tanto no estudo de longo prazo, quanto no estudo de variação diurna, os resíduos das variáveis biológicas representam a maior fração da variação total. Este era um resultado esperado, já que existem inúmeros outros fatores geradores de variabilidade, além das escalas avaliadas. Entre esses fatores pode-se citar a variabilidade horizontal intra-lagoa da comunidade planctônica, a ocorrência de eventos extremos como chuvas torrenciais, a interação com outros componentes biológicos não considerados, como peixes, além da própria variabilidade inerente à metodologia de amostragem e à quantificação dos indivíduos. Esses fatores desconhecidos são assumidos como aleatórios e não correlacionados a nenhuma das escalas escolhidas como preditoras. Um outro efeito advém da má especificação do modelo estatístico utilizado, que neste caso foi o modelo para distribuições normais. Sabe-se que a maioria das variáveis analisadas não possui distribuição normal, sendo que isto reflete na porcentagem dos resíduos obtidos. Entre as escalas avaliadas, a variação entre lagoas (i.e. fator Lagoa) se destaca como o principal fator gerador de variabilidade das comunidades planctônicas, mostrando que as características intrínsecas de cada lagoa e fixas em longo prazo possuem uma influência maior que as escalas temporais mensais, anuais e horárias e a escala vertical (i.e. profundidade). A escala inter-anual (i.e. fator ano) foi o segundo fator mais importante na determinação da estrutura do plâncton, possuindo um efeito maior que a sazonalidade (i.e. fator mês) e a profundidade. Apenas a classe Conjugatophyceae apresentou uma associação maior com o mês do que com o ano e no estudo de variação diurna, apresentou uma forte relação com a profundidade. Este grupo engloba espécies da família Desmidiaceae, incluindo o grupo funcional N_A , caracterizado como dependente de atelomixia (Barbosa e Padisák, 2003; Souza et al. 2008; Padisák et al., 2009), sendo que só alcançam densidades elevadas durante o verão, quando a coluna d'água se encontra estratificada, apresentando maiores abundâncias nas camadas superficiais, ou seja, no epilímnio (Figura 2.1).

Copepoda apresentou uma distribuição desigual em relação à profundidade, tendendo a se concentrar nas profundidades correspondentes a 10% e 1% da luz incidente na superfície (Figura 2.2). Esses organismos possuem um formato aerodinâmico e são eficientes nadadores, sendo capazes de regular sua profundidade concentrando-se no metalímnio onde encontram melhores condições de desenvolvimento (Maia-Barbosa et al., 2003). Os cladóceros são o grupo

zooplânctônico com a maior explicação do fator lagoa, mostrando sua sensibilidade aos fatores intrínsecos de cada lagoa como seu padrão de mistura e sua estrutura trófica.

Tabela 2.1: Partição da variância total das classes de fitoplâncton, dos grupos de zooplâncton e das variáveis ambientais entre as escalas temporais anual (de 1999 a 2012) e mensal (12 meses) e as escalas espaciais vertical (4 profundidades definidas pelo disco de Secchi) e entre lagoas (7 lagoas)

	Variáveis	Ano	Mês	Prof.	Lago	Shared	Resíduos	TOTAL
Fitoplâncton	Cyanophyceae	3%	1%	1%	22%	-1%	75%	100%
	Trebouxiophyceae	1%	0%	0%	8%	1%	89%	100%
	Conjugatophyceae	4%	6%	2%	3%	1%	84%	100%
	Cryptophyceae	8%	1%	0%	3%	-1%	89%	100%
	Euglenophyceae	4%	2%	0%	1%	-1%	94%	100%
	Dinophyceae	1%	2%	2%	4%	0%	91%	100%
	Chlorophyceae	7%	1%	1%	20%	0%	72%	100%
	Klebsormidiophyceae	1%	1%	0%	13%	0%	85%	100%
	Bacillariophyceae	11%	2%	0%	1%	1%	86%	100%
	Fitoplâncton total	2%	0%	0%	13%	0%	85%	100%
	Shannon	6%	1%	3%	33%	-1%	58%	100%
Riqueza	5%	1%	4%	38%	-3%	55%	100%	
Equitabilidade	7%	1%	1%	21%	1%	68%	100%	
MÉDIA	5%	1%	1%	14%	0%	79%	100%	
Zooplâncton	Copepoda	7%	1%	6%	0%	3%	83%	100%
	Cladocera	0%	5%	1%	10%	0%	85%	100%
	Rotifera	3%	2%	1%	2%	0%	92%	100%
	Shannon	5%	3%	2%	12%	-1%	80%	100%
	Riqueza	9%	1%	0%	32%	4%	54%	100%
	Equitabilidade	7%	3%	3%	1%	0%	87%	100%
	MÉDIA	5%	2%	2%	9%	1%	80%	100%
Físicas e químicas	Temperatura da água	1%	54%	13%	3%	0%	29%	100%
	Clorofila-a	1%	1%	5%	4%	-1%	89%	100%
	Fósforo total	5%	1%	1%	2%	1%	90%	100%
	Nitrogênio total	11%	4%	6%	2%	-1%	78%	100%
	Índice estratificação	1%	46%		23%	1%	29%	100%
	Prof. Secchi	5%	1%		49%	-2%	46%	100%
	MÉDIA	4%	18%	6%	14%	0%	60%	100%

Tabela 2.2: Partição da variância total das classes de fitoplâncton, dos grupos de zooplâncton e das variáveis ambientais entre as escalas temporais mensal (fevereiro e julho) e horária (0, 3, 6, 9, 12, 15, 18 e 21 horas) e as escalas espaciais vertical (4 profundidades definidas pelo disco de Secchi) e entre lagoas (Dom Helvécio e Carioca)

	Variables	Hora	Mês	Prof	Lago	Shared	Resíduos	TOTAL
Fitoplâncton	Cyanophyceae	7%	1%	1%	7%	-5%	90%	100%
	Trebouxiophyceae	6%	-1%	-2%	16%	-1%	81%	100%
	Conjugatophyceae	2%	27%	14%	1%	-3%	59%	100%
	Cryptophyceae	-2%	0%	-1%	0%	0%	103%	100%
	Euglenophyceae	7%	-1%	0%	3%	2%	89%	100%
	Dinophyceae	1%	-1%	3%	28%	1%	69%	100%
	Chlorophyceae	0%	1%	1%	46%	6%	46%	100%
	Klebsormidiophyceae	0%	1%	0%	1%	-1%	100%	100%
	Bacillariophyceae	-1%	0%	1%	0%	1%	100%	100%
	Fitoplâncton total	4%	12%	11%	0%	-7%	79%	100%
	Shannon	3%	-1%	8%	21%	-3%	72%	100%
	Riqueza	12%	-1%	9%	18%	0%	62%	100%
	Equitabilidade	0%	0%	3%	44%	-5%	58%	100%
	MÉDIA	3%	3%	4%	14%	-1%	77%	100%
Zooplâncton	Copepoda	7%	-1%	4%	1%	1%	88%	100%
	Cladocera	-1%	3%	1%	18%	5%	73%	100%
	Rotifera	3%	1%	-2%	17%	-1%	83%	100%
	Shannon	-2%	0%	1%	51%	1%	49%	100%
	Riqueza	4%	3%	-1%	54%	4%	35%	100%
	Equitabilidade	1%	2%	1%	11%	-1%	86%	100%
		MÉDIA	2%	1%	1%	25%	2%	69%
Físicas e químicas	Temperatura da água	-1%	74%	17%	1%	-7%	16%	100%
	Clorofila-a	-2%	7%	5%	42%	-4%	52%	100%
	Fósforo total	-2%	5%	7%	56%	-5%	39%	100%
	Nitrogênio total	1%	1%	33%	7%	-3%	61%	100%
		MÉDIA	-1%	22%	15%	27%	-5%	42%

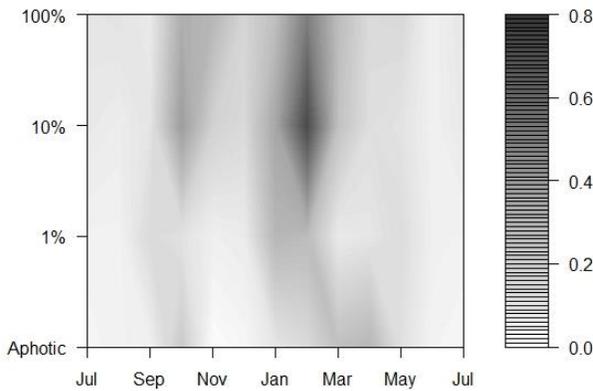


Figura 2.1: Distribuição do biovolume (mm^3/L) da classe Conjugatophyceae ao longo do ano e das profundidades amostradas.

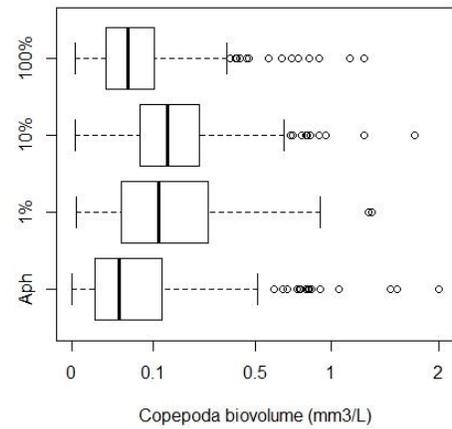


Figura 2.2: Distribuição do biovolume de Copepoda ao nas profundidades amostradas (Kruskal-Wallis p-valor <0,01).

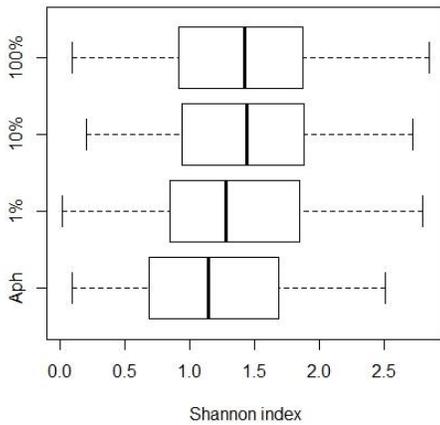


Figura 2.3: Distribuição do índice de diversidade de Shannon para o fitoplâncton nas profundidades amostradas (Kruskal-Wallis p-valor <0,01).

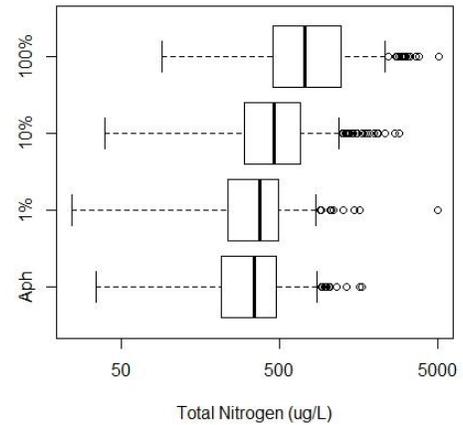


Figura 2.4: Distribuição da concentração de nitrogênio total nas profundidades amostradas (Kruskal-Wallis p-valor <0,01).

Os índices de diversidade da comunidade fitoplanctônica apresentaram-se, em média, mais previsíveis que os biovolumes dos grupos separadamente, já que a fração residual foi menor, além disso, a profundidade foi um fator relativamente importante para diversidade e riqueza de fitoplâncton já que as profundidades de 1% de luz incidente na superfície e zona afótica são sistematicamente menos diversas (Figura 2.3).

Como era de se esperar, a temperatura e o índice de estratificação foram as variáveis ambientais que apresentaram um forte padrão sazonal. A escala mensal foi a mais importante para a temperatura, mas a profundidade também teve um efeito expressivo. Os fatores ano, hora e lagoa foram pouco influentes, com baixas porcentagens de explicação. Para o índice de estratificação, o fator lagoa foi importante devido a diferenças entre as profundidades dos lagos,

já que lagos mais profundos, como Dom Helvécio, tendem a ter uma termoclina mais persistente e um índice de estratificação maior que os lagos mais rasos (Lewis, 1983). No estudo de variação diurna, as concentrações de fósforo e nitrogênio totais tiveram uma forte relação com o fator lago, mas no estudo de longo prazo a escala anual se mostrou mais importante. A escala vertical também foi importante para o nitrogênio, que apresentou uma relação inversa com a profundidade (Figura 3.4). Este padrão pode ser explicado por uma taxa de desnitrificação mais elevada que ocorre no hipolímnio mais anóxico (Knowles, 1982).

O componente sazonal da dinâmica dos lagos

Os padrões sazonais de cada uma das quatro lagoas amostradas mensalmente durante o estudo de longo prazo serão descritos individualmente nesta secção.

A lagoa Dom Helvécio possui uma sazonalidade bem definida, com um período estratificado que se inicia em outubro estendendo-se até maio. No início deste período, a camada de mistura se inicia em torno de seis metros de profundidade e vai se aprofundando ao longo do verão, mas permanece, na maior parte do tempo, dentro da zona fótica, constante em torno de 9 metros (Figura 2.5-B). Só no fim do verão, entre abril e maio, é que a termoclina ultrapassa a zona de mistura, chegando a doze metros de profundidade. Neste período ocorrem dois pulsos de fósforo total, um em novembro e outro menor em fevereiro, resultantes da entrada de material alóctone trazido pela elevada precipitação. Nos meses de junho a agosto a lagoa permanece desestratificada com uma mistura total da coluna d'água, que pode ser inferida a partir da diminuição da zona fótica, que cai bruscamente de 9 para 5 metros de profundidade, e pelo segundo pulso de fósforo total em agosto. A respeito da comunidade de fitoplâncton, apenas a classe Conjugatophyceae apresenta uma sazonalidade clara, devido à dependência da estratificação que algumas espécies dessa classe possuem para se manterem suspensas na coluna d'água (Souza et al., 2008; Barbosa et al., 2013). Apesar dos rotíferos serem mais dominantes numericamente, os copépodes perfazem a maior parte do biovolume do zooplâncton. Juntamente com as conjugatofíceas, os cladóceros apresentam um pico de densidade em março, refletindo a importância que este grupo fitoplanctônico possui para este zooplâncton herbívoro (Coesel, 1997).

A lagoa Carioca possui uma sazonalidade semelhante à lagoa Dom Helvécio (Figura 2.6). Sua termoclina se inicia em outubro por volta dos 4 metros e ultrapassa a zona fótica em dezembro, chegando a oito metros em maio, fim do período estratificado. Há um pulso de fósforo

em fevereiro, também resultante da entrada de material alóctone trazido pela elevada precipitação. A zona fótica cai de cinco para quatro metros durante o período desestratificado, onde também verifica-se um segundo pulso de fósforo total. Novamente, a classe conjugatóficea é a única classe fitoplanctônica que apresenta um comportamento sazonal claro, com um pico no início do verão. Os copépodes apresentam dois picos, um em agosto e outro menor entre janeiro e fevereiro e a elevada biomassa de cladóceros é apenas um artefato estatístico devido a um pico de *Daphnia* sp. registrado nesta lagoa no ano de 2002. Nos outros períodos os cladóceros apresentaram baixa biomassa, ou estiveram completamente ausentes. Interessante ressaltar que por apresentar uma zona fótica menor que a lagoa Dom Helvécio, era de se esperar que lagoa Carioca apresentasse um biovolume de fitoplâncton menor, já que as concentrações de nutrientes são semelhantes entre essas duas lagoas. Entretanto o biovolume fitoplanctônico da Carioca é praticamente o dobro da Lagoa Dom Helvécio, evidenciando que luz não é um fator limitante neste caso e que outros fatores, possivelmente bióticos, são preponderantes como descrito por Pinto-Coelho et al. (2008)

A lagoa Gambazinho possui a menor concentração de fósforo total entre as quatro lagoas e uma zona fótica profunda entre seis metros no inverno e oito metros no verão (Figura 2.7). Dois pulsos discretos de fósforo total podem ser reconhecidos, um em fevereiro e outro em agosto. O comportamento térmico dessa lagoa é muito peculiar e possui um efeito soberano na estrutura da sua comunidade fitoplanctônica. Em outubro a lagoa começa a estratificar, mas como é muito clara, a luz alcança as camadas mais profundas, aquecendo-as. A termoclina inicia a seis metros, enquanto na lagoa Carioca, se inicia aos quatro metros, ultrapassa a zona fótica em novembro e alcança o fundo desta lagoa em janeiro, de forma que ela inicia outro período de desestratificação, mas desta vez no verão. Em maio a lagoa perde calor rapidamente, se resfria e inicia o período de desestratificação de inverno. Devido a esse padrão, ela possui um curto período de estratificação, o que impossibilita o desenvolvimento das conjugatóficeas. Como resultado, a lagoa Gambazinho apresenta uma dominância de apenas duas classes: as cianofíceas (principalmente *Planktolyngbya limnetica* e *Pseudanabaena galeata*) e as trebouxiofíceas (principalmente *Botryococcus braunii*) e o maior biovolume algal entre as quatro lagoas avaliadas, evidenciando um alto *turnover rate*. Interessante notar que a baixa concentração de nutrientes nesta lagoa não é capaz de limitar o crescimento desses grupos fitoplanctônicos e que o padrão polimítico é o processo preponderante que permite a dominância de poucos grupos, principalmente os grupos adaptados a colunas

d'água misturadas. Dessa forma, a existência do padrão monomítico, nas lagoas Dom Helvécio e Carioca, é o fator que promove uma alternância sazonal e permite a coexistência de várias classes de fitoplâncton. Nesses ambientes, o princípio da exclusão competitiva não acontece, já que a variação sazonal da estratificação térmica altera o potencial competitivo das espécies (Hutchinson, 1953), sendo que as conjugatófíceas são favorecidas pela estratificação no verão, mas as cianofíceas e as trebouxiofíceas são favorecidas durante a mistura no inverno. A respeito do zooplâncton, há um pico de copépodes e cladóceros em junho, durante a desestratificação, quando o biovolume de cianofíceas diminui.

A termoclina da lagoa Jacaré também inicia em outubro a seis metros, ultrapassa a zona fótica em novembro e alcança o fundo da lagoa em março (Figura 2.8). Os cinco meses em que permanece estratificada já são suficientes para as conjugatófíceas se desenvolverem, apresentando um aumento de biomassa entre dezembro e março com máximos valores em fevereiro. No restante do período, a lagoa é dominada pelas trebouxiofíceas, com um pico desta classe em agosto, no meio do período de desestratificação. Os cladóceros representam a maior parte do biovolume do zooplâncton e apresentam um crescimento vertiginoso entre abril e maio, no fim do período estratificado, onde triplicam seu biovolume. Este padrão de variação sazonal dos cladóceros nesta lagoa foi relacionado tanto a fatores abióticos, como a temperatura, quanto a fatores bióticos, como a disponibilidade de alimento, presença de predadores e eclosão de ovos de resistência (Brandão et al., 2012).

É possível notar, nas quatro lagoas, um aumento na biomassa de Copepoda durante o inverno, período de desestratificação. Isto pode indicar que a mistura traz consigo uma alta biomassa de bactérias do hipolímnio, que são amplamente utilizadas por estes grupos zooplanctônicos, principalmente as formas larvais, ou náuplios. Estudos sobre a dinâmica da produção do bacterioplâncton nas lagoas mostraram que a produtividade deste grupo é muito inferior à produtividade do fitoplâncton (3 ordens de magnitude menor - Petrucio et al., 2006), mas estimativas da biomassa desse grupo ainda não foram realizadas. É provável que o bacterioplâncton seja um melhor preditor para os biovolumes de Copepoda e Rotifera já que estes grupos são, em sua maioria, reconhecidamente oportunistas e detritívoros (Hisatugo et al., 2014). Isto demonstra a importância do *microbial loop* na manutenção das cadeias tróficas desses lagos tropicais naturais (Kato, 1996; Daniel et al., 2005).

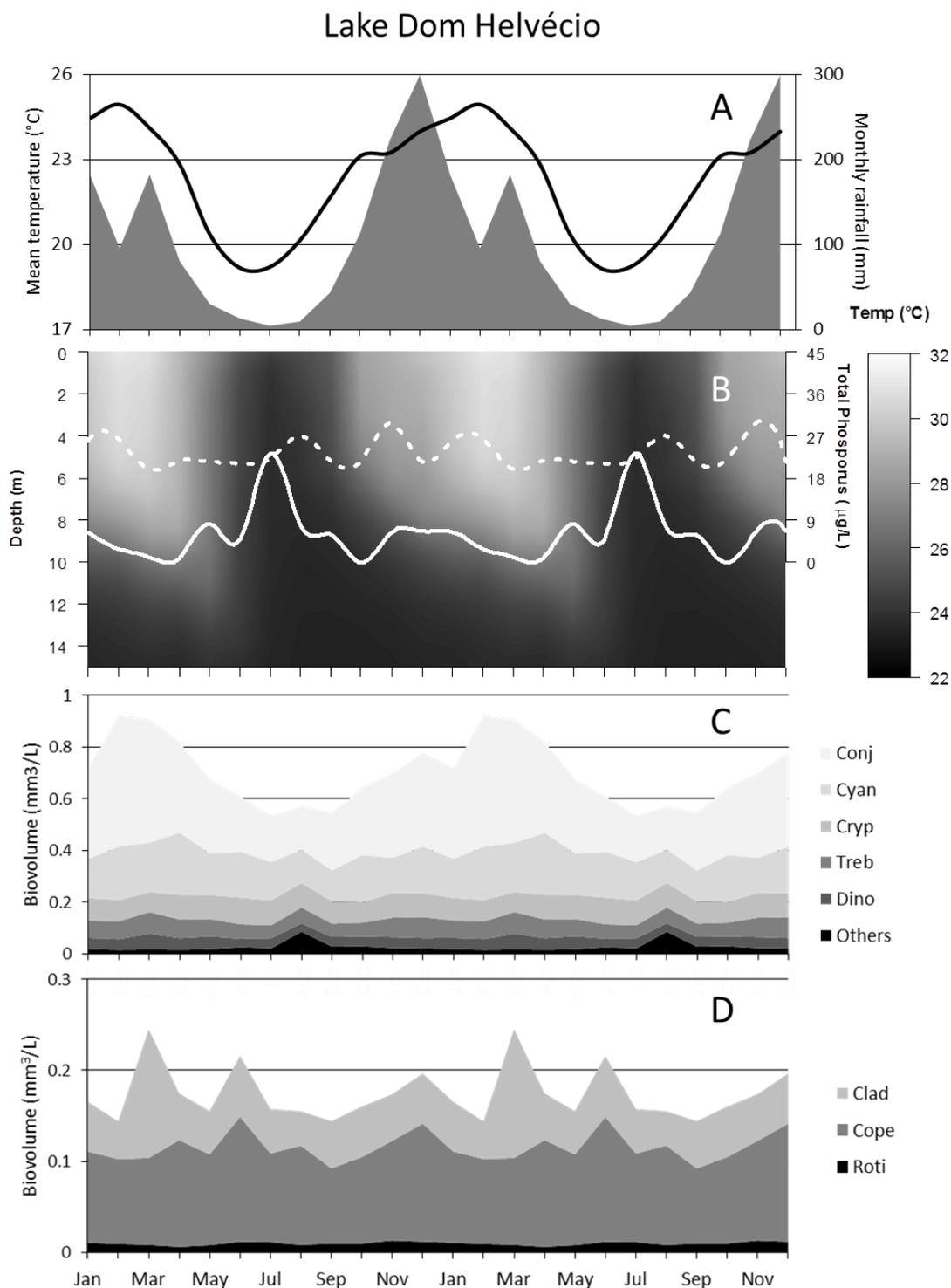


Figura 2.5: Representação dos componentes sazonais, extraídos a partir da decomposição da série temporal, para a lagoa Dom Helvécio. O componente sazonal foi duplicado (2 anos idênticos) a fim de facilitar a visualização da mudança de dezembro para janeiro. No primeiro gráfico a linha contínua marca a temperatura e a área sombreada a pluviosidade. No segundo gráfico, a linha contínua marca o limite da zona fótica (3 x profundidade do disco de Secchi) e a linha pontilhada marca a concentração de fósforo total. Os dois últimos gráficos representam o biovolume dos grupos de fitoplâncton e zooplâncton, respectivamente.

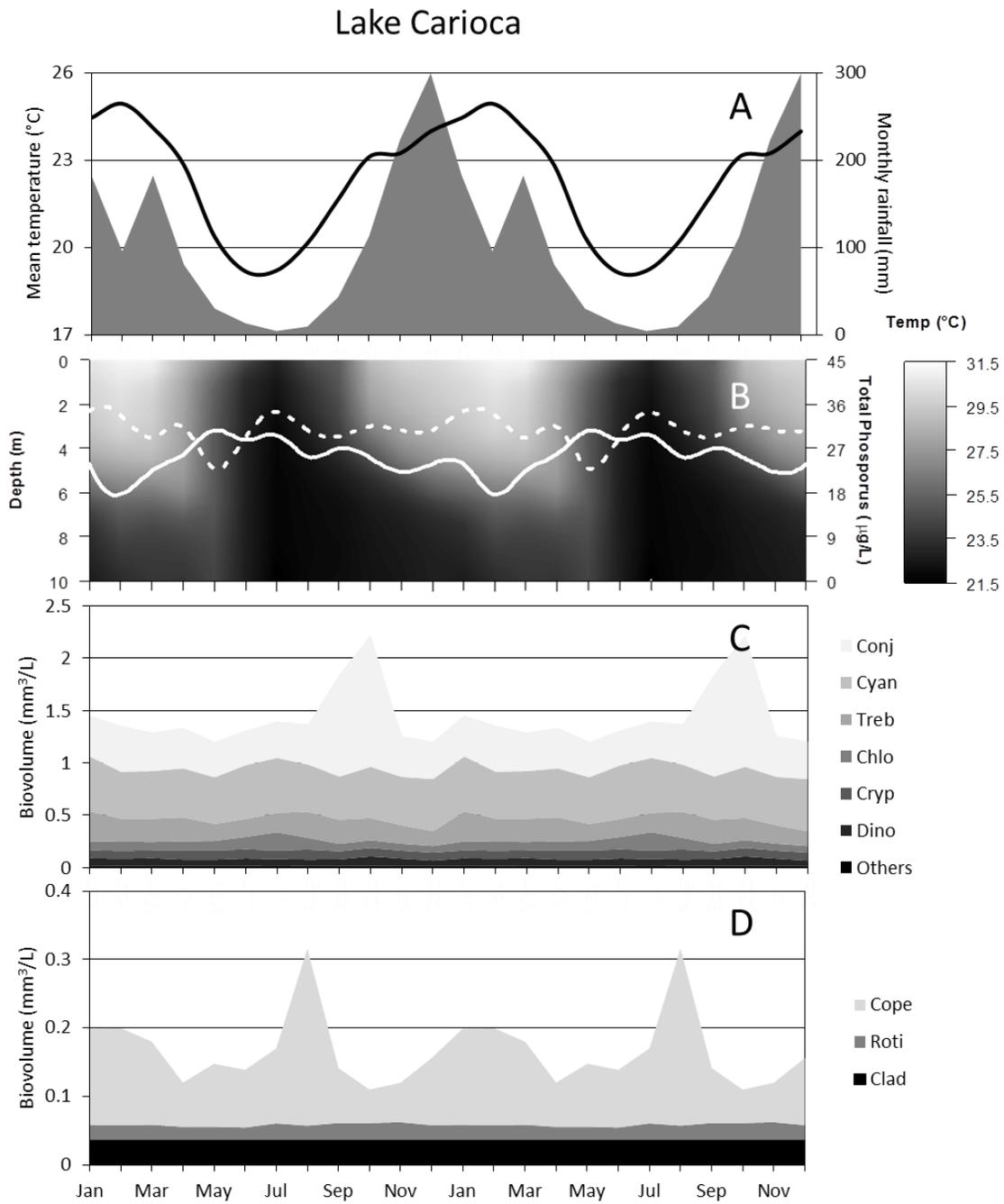


Figura 2.6: Representação dos componentes sazonais, extraídos a partir da decomposição da série temporal, para a lagoa Carioca. O componente sazonal foi duplicado (2 anos idênticos) a fim de facilitar a visualização da mudança de dezembro para janeiro. No primeiro gráfico a linha contínua marca a temperatura e a área sombreada a pluviosidade. No segundo gráfico, a linha contínua marca o limite da zona fótica (3 x profundidade do disco de Secchi) e a linha pontilhada marca a concentração de fósforo total. Os dois últimos gráficos representam o biovolume dos grupos de fitoplâncton e zooplâncton, respectivamente.

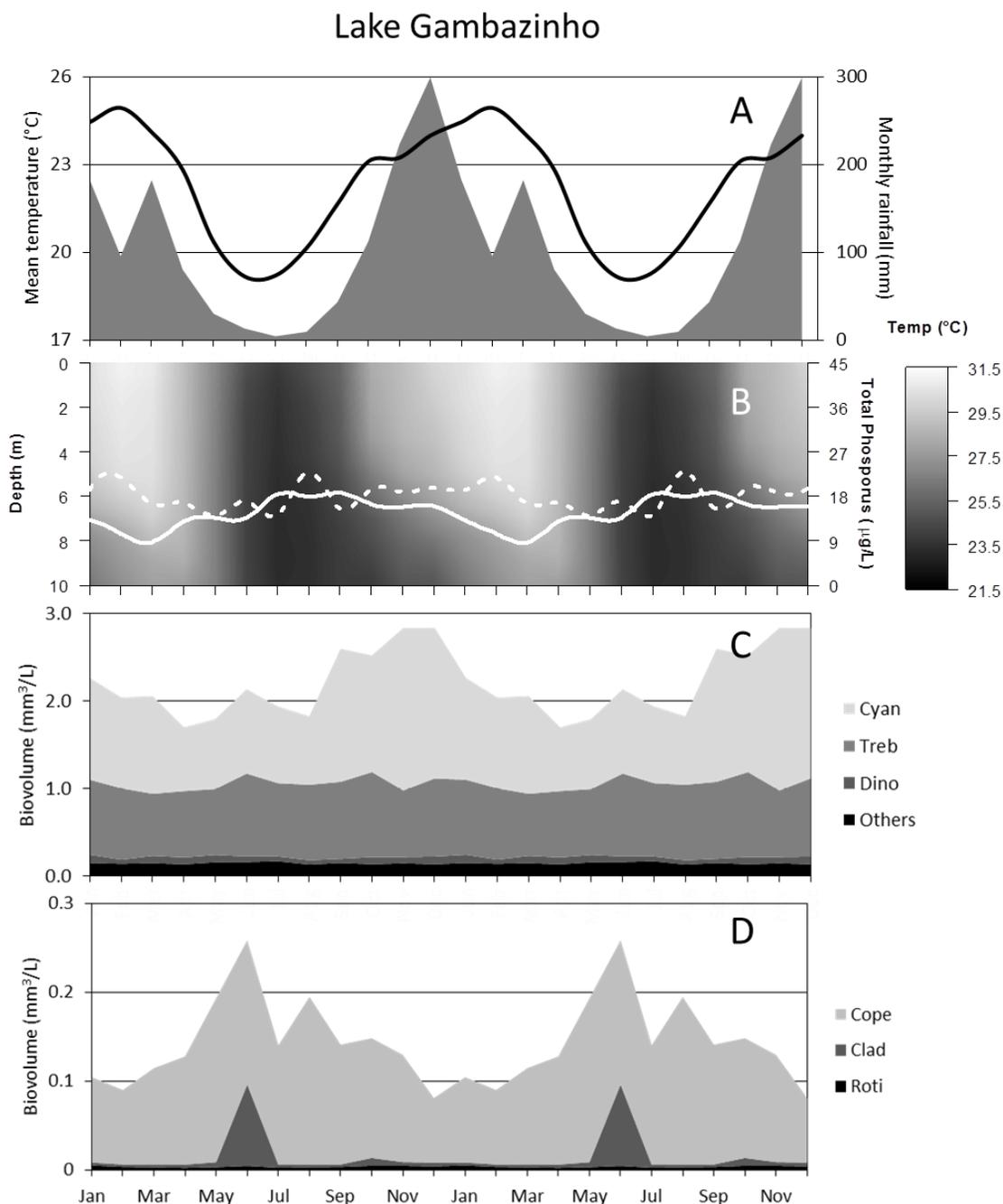


Figura 2.7: Representação dos componentes sazonais, extraídos a partir da decomposição da série temporal, para a lagoa Gambazinho. O componente sazonal foi duplicado (2 anos idênticos) a fim de facilitar a visualização da mudança de dezembro para janeiro. No primeiro gráfico a linha contínua marca a temperatura e a área sombreada a pluviosidade. No segundo gráfico, a linha contínua marca o limite da zona fótica (3 x profundidade do disco de Secchi) e a linha pontilhada marca a concentração de fósforo total. Os dois últimos gráficos representam o biovolume dos grupos de fitoplâncton e zooplâncton, respectivamente.

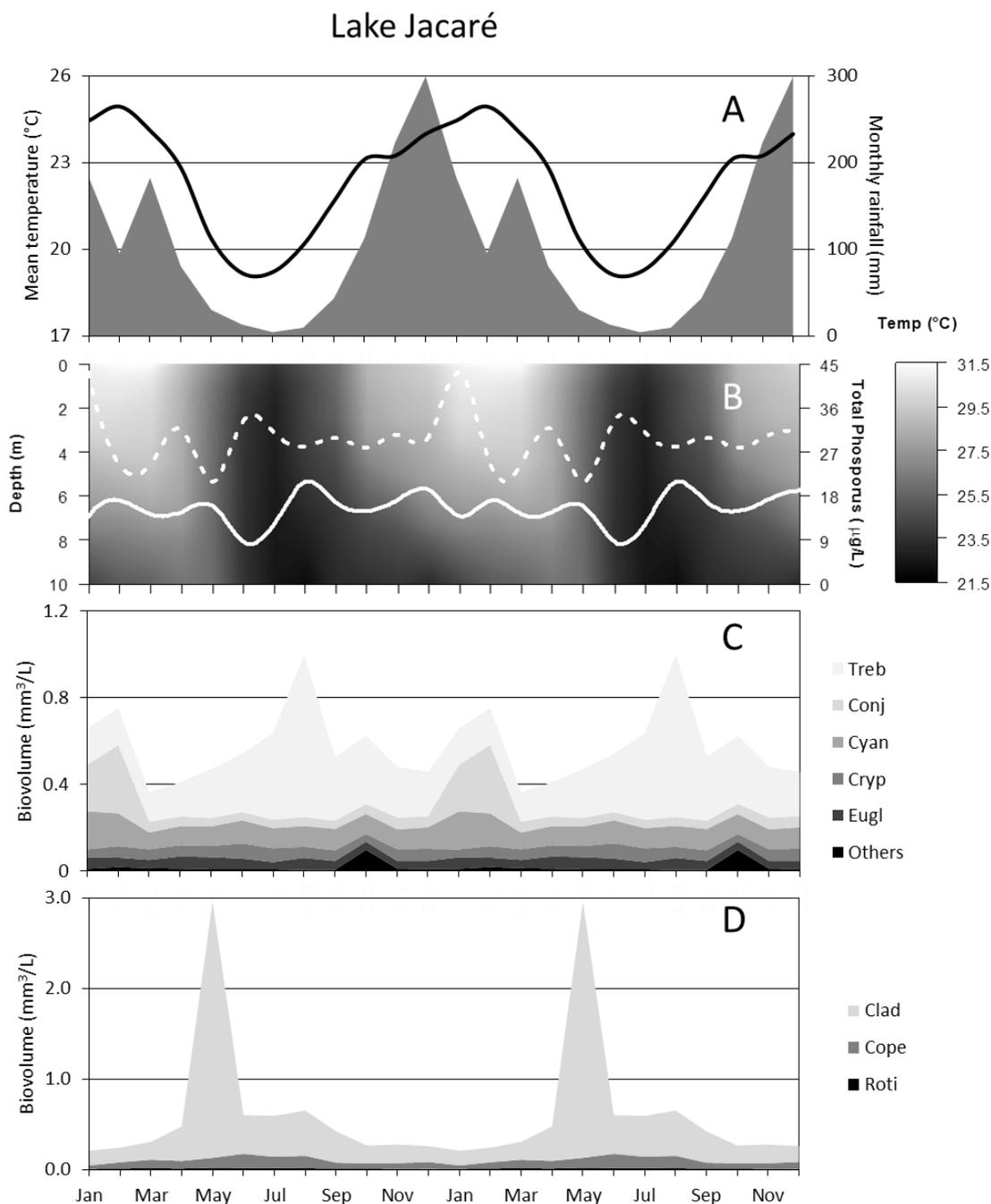


Figura 2.8: Representação dos componentes sazonais, extraídos a partir da decomposição da série temporal, para a lagoa Jacaré. O componente sazonal foi duplicado (2 anos idênticos) a fim de facilitar a visualização da mudança de dezembro para janeiro. No primeiro gráfico a linha contínua marca a temperatura e a área sombreada a pluviosidade. No segundo gráfico, a linha contínua marca o limite da zona fótica (3 x profundidade do disco de Secchi) e a linha pontilhada marca a concentração de fósforo total. Os dois últimos gráficos representam o biovolume dos grupos de fitoplâncton e zooplâncton, respectivamente.

O componente de longo prazo da dinâmica dos lagos

As tendências de longo prazo de cada uma das quatro lagoas amostradas mensalmente durante o estudo de longo prazo serão descritas individualmente nesta secção.

O lago Dom Helvécio vem passando por uma modificação de longo prazo de sua comunidade planctônica (Maia-Barbosa et al. 2010). Esta modificação pode ser evidenciada através da Análise de Redundância, onde percebe-se uma diminuição do biovolume de cladóceros a partir do ano de 2001. Entre os anos de 2002 e 2006 a comunidade mostrou-se relativamente estável, modificando-se novamente a partir de 2007, com um aumento do biovolume das cianofíceas e das criptofíceas. De acordo com as variáveis ambientais selecionadas via stepwise, a força da estratificação e a profundidade do disco de Secchi são variáveis importantes e que vem diminuindo seus valores sistematicamente (Figura 2.9).

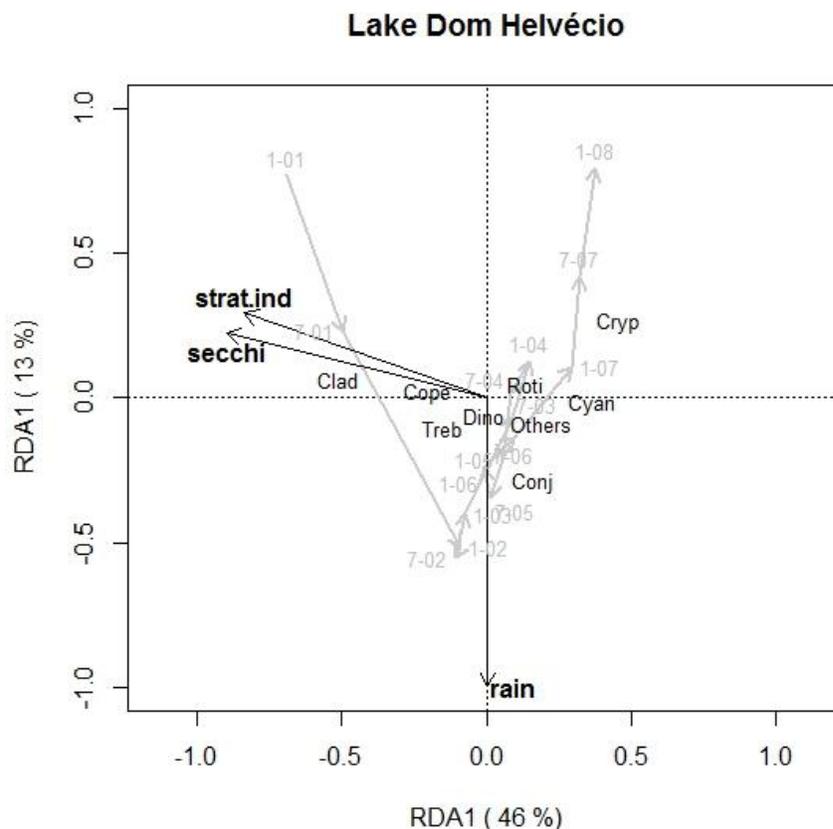


Figura 2.9: Análise de Redundância dos componentes de longo prazo extraídos a partir das séries temporais dos biovolumes de fitoplâncton e zooplâncton e das variáveis ambientais. Apenas as variáveis ambientais selecionadas via stepwise foram utilizadas como preditoras para as variáveis biológicas.

Interessante notar uma associação positiva entre as conjugatófíceas e os maiores totais pluviométricos ocorridos entre os anos de 2002 e 2006. Sabe-se que a pluviosidade nos trópicos é capaz de reforçar o gradiente térmico vertical por introduzir mais água fria no hipolímnio dos lagos (Tundisi & Tundisi, 2008), favorecendo a persistência das conjugatófíceas no epilímnio. Na lagoa Carioca, o aumento da temperatura do ar e da pluviosidade a partir de 2002 até 2006 também favoreceu as conjugatófíceas, provavelmente pelo mesmo mecanismo de reforço do gradiente térmico vertical, mais quente em cima e mais frio embaixo. A partir de 2006, na lagoa Carioca, houve um aumento das dinofíceas e das criptofíceas possivelmente por serem organismos móveis e oportunistas, que ocuparam os nichos deixados pelos outros grupos fitoplanctônicos (Figura 2.10).

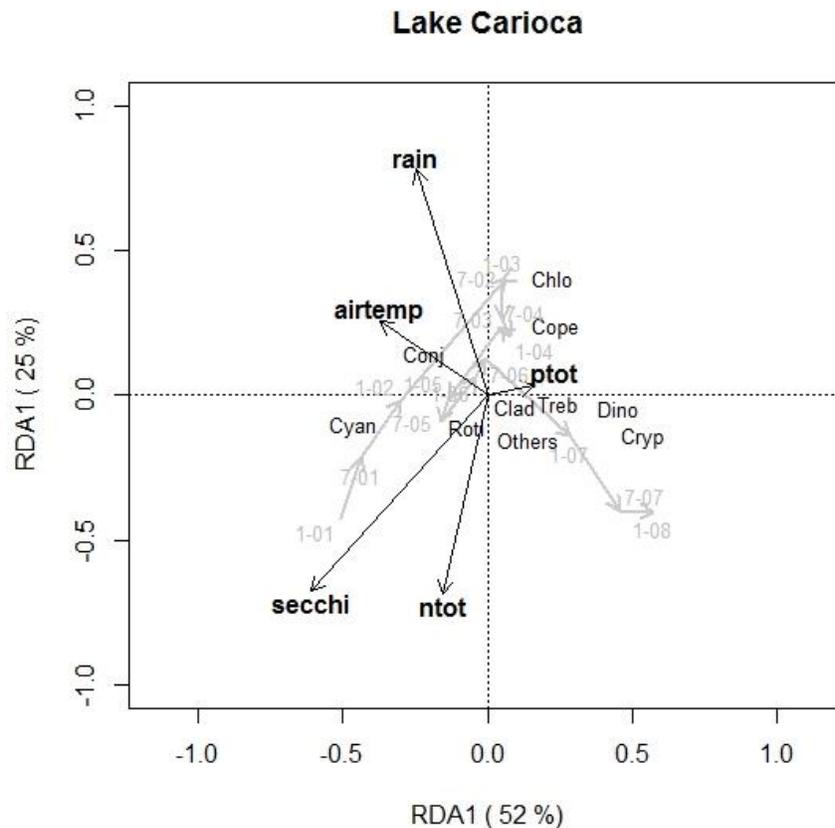


Figura 2.10: Análise de Redundância dos componentes de longo prazo extraídos a partir das séries temporais dos biovolumes de fitoplâncton e zooplâncton e das variáveis ambientais. Apenas as variáveis ambientais selecionadas via stepwise foram utilizadas como preditoras para as variáveis biológicas.

A lagoa Gambazinho também vem passando por uma mudança de longo prazo, com a diminuição do biovolume das cianofíceas e aumento das trebouxiofíceas. A força da estratificação é um fator importante nesta mudança, já que esta vem aumentando sistematicamente, desfavorecendo as cianofíceas, principalmente *Pseudanabaena galeata* e *Planktolyngbya limnetica* que tem preferências por ambientes misturados (Padisák et al., 2009). A concentração de nitrogênio também vem aumentando, mas provavelmente esta variável é mais uma consequência do que uma causa da modificação da estrutura da comunidade planctônica (Figura 2.11).

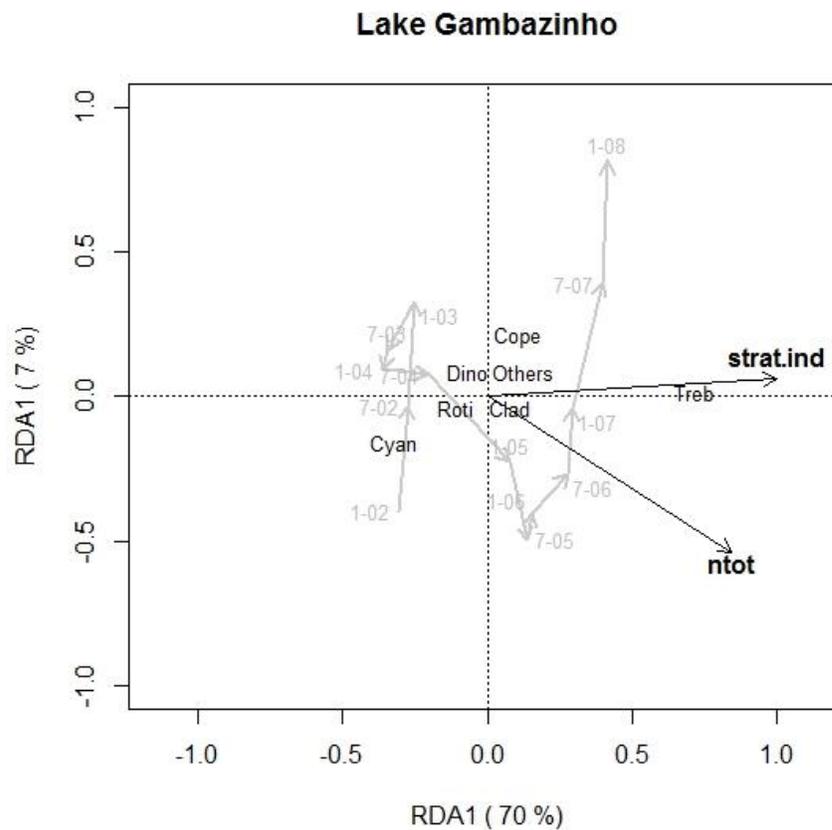


Figura 2.11: Análise de Redundância dos componentes de longo prazo extraídos a partir das séries temporais dos biovolumes de fitoplâncton e zooplâncton e das variáveis ambientais. Apenas as variáveis ambientais selecionadas via stepwise foram utilizadas como predictoras para as variáveis biológicas.

A lagoa Jacaré se manteve mais estável ao longo do período avaliado, apresentando uma baixa dispersão das suas amostras (Figura 2.12). Numa análise geral, as concentrações de fósforo e nitrogênio apresentaram uma queda, com conseqüente aumento da profundidade do disco de Secchi a partir de 2004. As cianofíceas, euglenofíceas, criptofíceas e os rotíferos, considerados grupos oportunistas, aumentaram seu biovolume mais recentemente.

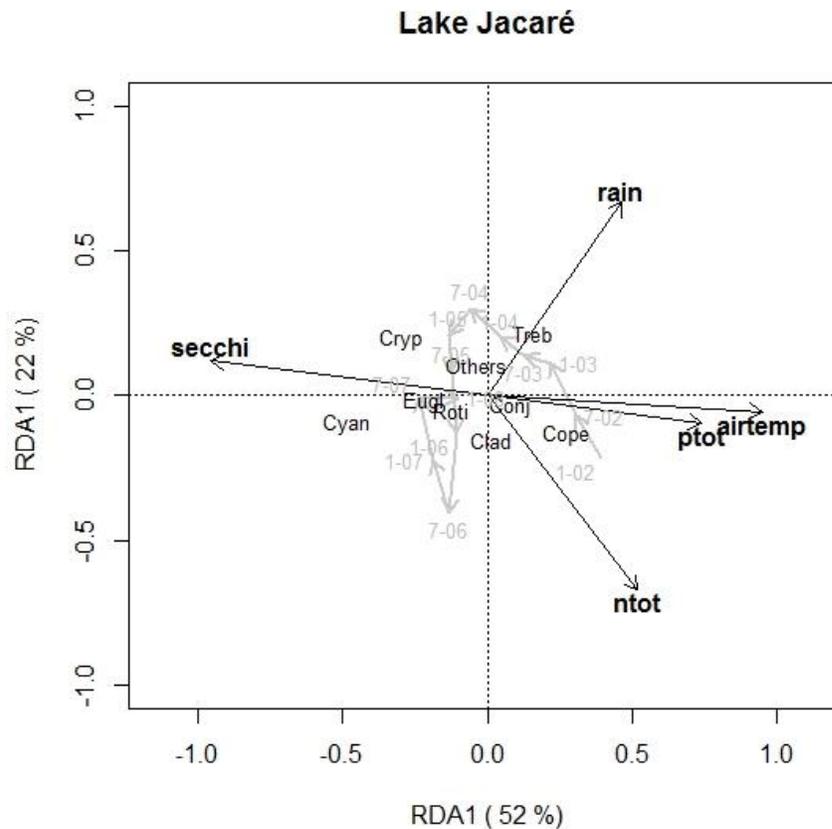


Figura 2.12: Análise de Redundância dos componentes de longo prazo extraídos a partir das séries temporais dos biovolumes de fitoplâncton e zooplâncton e das variáveis ambientais. Apenas as variáveis ambientais selecionadas via stepwise foram utilizadas como predictoras para as variáveis biológicas.

Principais escalas temporais da comunidade planctônica dos lagos do Médio Rio Doce e seus mecanismos geradores

Existe uma sazonalidade na estrutura da comunidade planctônica das lagoas do Médio Rio Doce caracterizada principalmente pelo balanço complementar entre a classe Conjugatophyceae, dominando durante a estratificação, em oposição às classes Cyanophyceae, Trebouxyophyceae e Cryptophyceae, dominando durante o período de mistura. Para lagos africanos, Talling (1986) verificou um balanço complementar entre Cyanophyceae e Chlorophyceae (blue-green algae), dominando no período de estratificação e Bacillariophyceae (diatom), durante a mistura.

Esta variação sazonal é comandada pelo processo de mistura das lagoas, sendo o padrão monomítico uma condição essencial para que não ocorra exclusão competitiva e dominância de poucas espécies. Tal fato pode ser confirmado pela baixa representatividade de conjugatófíceas na lagoa Gambazinho, que é polimítica. Este padrão monomítico é comandado pelo ritmo climático tipicamente tropical, com verões chuvosos e invernos secos, entretanto, como salientado no capítulo 1, esta região é zona de conflito entre diversos fenômenos climáticos, que geram uma elevada variação inter-anual da temperatura e da pluviosidade.

As variações inter-anuais podem apresentar uma amplitude maior que as intra-anuais, silenciando a sazonalidade daquele ano específico, como é o caso da persistência da estratificação durante todo o ano na lagoa Dom Helvécio (Maia-Barbosa et al., 2010). Esta estratificação persistente pode ser resultante de invernos mais quentes, como os que ocorrem durante eventos de El Niño, impedindo que ocorra a desestratificação térmica da lagoa por perda de calor para o meio externo (King et al., 1998), ou devido a elevados totais pluviométricos, principalmente no inverno, que reforçam o gradiente vertical e mantem a coluna d'água estratificada. Talling (1986) relatou que uma estratificação persistente levava a baixos valores de biovolume fitoplanctônico, mas para o caso do lago Dom Helvécio, uma estratificação persistente implica em aumento da biomassa fitoplanctônica, com dominância das conjugatófíceas e redução dos outros grupos e é um dos principais fatores que geram variabilidade inter-anual da comunidade planctônica nesta lagoa.

Entretanto, estas duas fontes de variação (i.e. inter e intra-anual) resultantes de forçantes climáticas são subordinadas às características intrínsecas dos lagos e relativamente estáveis temporalmente, como a sua morfometria e seu coeficiente de atenuação da luz. Este último possui

uma variação sazonal devido à ocorrência dos períodos de mistura das lagoas, entretanto sua variação entre os lagos é maior que sua variação temporal. Estes mecanismos são determinantes do padrão de circulação de lagos, que por sua vez terá um efeito dominante sobre a estrutura da comunidade planctônica.

A escala horária representou uma fração expressiva da variabilidade apenas para as classes Cyanophyceae, Trebouxiophyceae e Euglenophyceae e para os copépodes. As euglenofíceas são organismos móveis, dotados de flagelos e são capazes de se mover ativamente pela coluna d'água, porém não tão eficientemente quanto os copépodes. Em relação às outras duas classes fitoplanctônicas, os gêneros da classe Cyanophyceae (e.g. *Cylindrospermopsis*, *Limnothrix*, *Pseudanabaena*) são conhecidos por regularem sua posição na coluna d'água através de vacúolos de gás e o gênero *Botryococcus* (Trebouxiophyceae) também possui essa capacidade de regulação através da produção e acumulação de lipídios em seu citoplasma, sendo essas adaptações tão eficientes quanto os movimentos impulsionados por flagelos das euglenofíceas (Reynolds, 2006). Esses atributos funcionais permitem que essas espécies mudem de camada num curto espaço de tempo, buscando condições mais favoráveis, sendo esta variação captada pela partição de variância.

Ainda em relação à escala horária, Lewis (1983) distingue entre os lagos monomíticos temperados e tropicais, já que estes últimos possuem uma grande dinamismo na espessura da sua camada de mistura (epilímnio), com grandes variações dentro de um curto espaço de tempo e sem padrão definido. Segundo o autor, curtos intervalos de ventos frios, podem aumentar a espessura da camada de mistura, contudo sem causar uma mistura completa da coluna d'água. Quando retorna o período de calmaria e sol intenso, há a possibilidade da formação de uma termoclina secundária, restringindo rapidamente o epilímnio a uma camada mais fina. Dessa forma existe certa aleatoriedade na dinâmica diária da termoclina, sendo que os grupos planctônicos menos móveis não mostram padrão definido para essas escalas temporais menores.

A escala inter-anual foi a mais importante escala temporal avaliada. Este resultado nos leva a focar nos processos que agem em escalas plurianuais como os fatores mais importantes que regem a estrutura da comunidade planctônica nesses lagos. Resultado semelhante foi obtido por Talling (1986), onde as variações sazonais dos lagos africanos mostraram-se subordinadas às variações interanuais de processos que agiam em sua hidrodinâmica como as variações interanuais da precipitação. Winder e Cloern (2010) também descreveram que aproximadamente

30% dos 125 lagos analisados mostraram uma irregularidade nos pulsos de biomassa, indicando que condições climáticas de escalas plurianuais eram determinantes da dinâmica do fitoplâncton e que este grupo de microrganismos é um importante indicador de mudanças climáticas. Além dessas variações climáticas interanuais, as relações tróficas entre o fitoplâncton e seus consumidores é outro importante fator citado por esses autores como gerador de variação interanual. Em relação aos lagos do Médio Rio Doce, a introdução de espécies exóticas de peixes piscívoros é uma provável causa da modificação em longo prazo na estrutura da comunidade planctônica (Pinto-Coelho et al., 2010), assunto que será tratado no capítulo 5.

Das quatro lagoas avaliadas, a lagoa Gambazinho apresentou o maior biovolume algal e a menor concentração de fósforo total, evidenciando a dominância do padrão de mistura sobre a limitação *bottom-up* da comunidade fitoplanctônica, ou seja, o principal fator que limita o crescimento e dominância de um grupo não é a concentração de nutrientes, mas a modificação sazonal da estrutura térmica da lagoa: estratificada no verão e misturada no inverno. Comparando-se as lagoas Dom Helvécio e Carioca, ambas monomíticas, percebe-se não existe limitação luminosa nesta dupla, já que Carioca possui uma maior biomassa algal e uma menor zona fótica. A diferença entre as concentrações de nutrientes entre essas duas lagoas não é muito grande, levando-nos a sugerir que outros fatores, provavelmente bióticos, são determinantes neste caso, como a introdução de espécies exóticas (Pinto-Coelho et al., 2008).

Dessa forma, é possível propor uma hierarquia para essas lagoas, com o padrão de mistura em primeiro lugar, as relações bióticas e de nutrientes em segundo e a limitação luminosa em terceiro. Entretanto esses três fatores não são independentes entre si, de forma que a modificação de um, leva necessariamente à modificação no outro. Uma dessas relações será avaliada no capítulo 4.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barbosa, F. & Padisák, J. 2003. The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance. *Internationale Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen*, 28(3):1385–1395.
- Barbosa, LG; Barbosa, FAR; Araujo, GJM & Bicudo, CE. 2013. The dominance of desmids in tropical monomictic lakes (SE Brazil). *Limnetica*, 32(1):71–86.

- Brandão, LPM; Fajardo, T; Eskinazi-Sant'anna, E; Brito, S & Maia-Barbosa, P. 2012. Fluctuations of the population of *Daphnia laevis* Birge 1878: a six-year study in a tropical lake. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 72(3), 479–87.
- Cleveland, R; Cleveland, W; McRae, J & Terpenning, I. 1990. STL: A seasonal-trend decomposition procedure based on loess. *Journal of Official Statistics*, 6(1):3–73.
- Coesel, PFM. 1997. The edibility of *Staurastrum chaetoceras* and *Cosmarium abbreviatum* (desmidiaceae) for *Daphnia galeata/hyalina* and the role of desmids in the aquatic food web. *Archiv für Hydrobiologie*, 31:73–78.
- Cole, GA. 1983. Textbook of Limnology. The C.V. Mosby Company, St. Louis. 401 pp.
- Daniel, C; Gutseit, K; Anesio, AM & Granéli, W. 2005. Microbial food webs in the dark: Independence of lake plankton from recent algal production. *Aquatic Microbial Ecology*, 38(2):113–123.
- Hisatugo, KF; Mansano, AS; Hayashi, LH & Regali-Selegim, MH. 2014. Ingestion of bacteria in a eutrophic subtropical reservoir pond with food web mainly controlled by zooplankton grazing. *Limnologica*, 44:98–106.
- Hutchinson, E. 1953. The Concept of Pattern in Ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 105:1–12.
- Hyndman RJ & Khandakar Y. 2008. Automatic time series forecasting: the forecast package for R. *Journal of Statistical Software*, 26(3):1-22.
- Kato, K. 1996. Bacteria a link among ecosystem constituents. *Researches on Population Ecology*, 38(2):185–190.
- King, JR; Shuter, BJ & Zimmerman, AP. 1998. The response of the thermal stratification of South Bay (Lake Huron) to climatic variability. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(8):1999.
- Knowles, R. 1982. Denitrification. *Microbiological Reviews*, 46(1):43–70.
- Kolding, J & van Zwieten, PAM. 2012. Relative lake level fluctuations and their influence on productivity and resilience in tropical lakes and reservoirs. *Fisheries Research*, 115-116:99–109.
- Legendre, P & Gallagher, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129:271–280.

- Legendre, P & Legendre, L. 1998. Numerical Ecology. Developments in Environmental Modelling, v. 24.
- Lewis Jr, WM. 1983. A Revised Classification of Lakes Based on Mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40:1779–1787.
- Maia-Barbosa, P; Barbosa, L; Brito, S; Garcia, F; Barros, C; Souza, MBG; Mello, NAST; Guimarães, AS; Barbosa, FAR. 2010. Limnological changes in Dom Helvécio Lake (South-East Brazil): natural and anthropogenic causes. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 70(3), 795–802.
- Maia-Barbosa, P; Eskinazi-Sant’Anna, E & Barbosa, FAR. 2003. Zooplankton composition and vertical distribution in a tropical, monomictic lake (Dom Helvécio lake, Southeastern Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 15(1):65–74.
- May, RM & MacArthur, RH. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 69(5):1109–1113.
- Melack, JM. 1979. Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes. *Oecologia*, 44:1–7.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens, H & Wagner H. 2014. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.2-0. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Padisák, J; Crossetti, LO & Naselli-Flores, L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621(1):1–19.
- Peres-Neto, PR; Legendre, P; Dray, S & Borcard, D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87(10):2614–2625.
- Petrucio, MM; Barbosa, FAR & Furtado, ALS. 2006. Bacterioplankton and phytoplankton production in seven lakes in the Middle Rio Doce basin, south-east Brazil. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, 36(3), 192–203.
- Pinto-Coelho, RM; Bezerra-Neto, JF; Miranda, F; Mota, TG; Resck, R; Santos, AM; Maia-Barbosa, PM; Mello, NAST; Marques, MM; Campos, MO; Barbosa, FAR. 2008. The inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 68(4), 1025–37.

- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Richerson, PJ; Neale, PJ; Wurtsbaugh, W; Alfaro, TR & Vincent, W. 1986. Patterns of temporal variation in Lake Titicaca. A high altitude tropical lake. I. Background, physical and chemical processes, and primary production. *Hydrobiologia*, 138(1): 205-220.
- Reynolds, C. 2006. The ecology of phytoplankton. Cambridge University Press.
- Scheffer, M. 2004. Ecology of shallow lakes. Springer Science & Business Media.
- Souza, MBG; Barros, CFA; Barbosa, FAR; Hajnal, E & Padisák, J. 2008. Role of atelomixis in replacement of phytoplankton assemblages in Dom Helvécio Lake, South-East Brazil. *Hydrobiologia*, 607(1):211–224.
- Talling, J. 1986. The seasonality of phytoplankton in African lakes. *Hydrobiologia*, 138:139–160.
- Tundisi, J. G., & Tundisi, T. M. 2008. Limnologia. São Paulo, Brazil: Oficina de textos.
- Wickham H. 2007. Reshaping data with the reshape package. *Journal of Statistical Software*, 21(12):1-20
- Zeileis A & Grothendieck G. 2005. zoo: S3 Infrastructure for Regular and Irregular Time Series. *Journal of Statistical Software*, 14(6):1-27.

CAPÍTULO 3 – PADRÕES ESPACIAIS MULTI-ESCALAS DAS COMUNIDADES PLANCTÔNICAS DOS LAGOS DO MÉDIO RIO DOCE

INTRODUÇÃO

Já é amplamente reconhecido que a comunidade planctônica não se distribui de forma homogênea no espaço (Pinel-Alloul, 1995). Esta distribuição espacial agregada, também chamada de heterogeneidade espacial, é resultado da interação entre fatores físicos, químicos e biológicos. O mecanismo através do qual esses fatores atuam para formar o padrão espacial observado é conhecido como “heterogeneidade funcional” (Pinel-Alloul & Ghadouani, 2007). Estes mecanismos variam hierarquicamente de acordo com as escalas espaciais e o grupo de organismo avaliado e são fundamentais para a dinâmica populacional, bem como para a estruturação ao nível de comunidades (Pinel-Alloul & Ghadouani, 2007).

Em relação às escalas espaciais, Pinel-Alloul (1995) reconheceu quatro classes importantes para o plâncton lacustre, sendo elas: escala larga (>1Km), escala grossa (10m-1Km), escala fina (1m-10m) e escala micro (<1m). A respeito das duas últimas, as espécies com baixa motilidade, como bactérias e algas não flageladas, tendem a se distribuir mais fortemente de acordo com as características físicas e químicas do meio abiótico e, em menor grau, de acordo com os processos ecológicos de interação entre espécies. Em organismos móveis, como o zooplâncton e algumas algas flageladas, um padrão inverso pode ser encontrado, sendo os fatores bióticos, como a disponibilidade de alimento e a presença de predadores, os principais geradores de variabilidade espacial. Aumentando-se a escala (i.e. larga e grossa) os processos que regem a distribuição do plâncton estão relacionados a diferenças entre os lagos, como o sua morfometria, seu grau de trofia, seus processos hidrodinâmicos específicos e o uso e ocupação do solo na bacia, além dos processos biogeográficos, regidos pela dispersão dos organismos (Heino, 2013).

Devido à necessidade de se avaliar a distribuição espacial do plâncton a partir de uma perspectiva funcional e multiescalar, o presente trabalho buscou quantificar a importância das escalas espaciais (i.e. dentro do lago e entre lagos) para as comunidades planctônicas dos lagos do Médio Rio Doce, relacionando-as a fatores que se mostram importantes para a geração do padrão espacial observado.

MATERIAL E MÉTODOS

Banco de dados

Neste capítulo foram utilizados dois bancos de dados: do estudo realizado em dezoito lagoas do Parque Estadual do Rio Doce (PERD) e entorno com coletas nos meses de agosto e novembro de 2007 e fevereiro e maio de 2008 e do estudo de variação horizontal realizado nas lagoas Carioca, Jacaré e Dom Helvécio no ano de 2012. Para o fitoplâncton foi utilizado o biovolume total e por classes e para o zooplâncton, o biovolume dos três grupos: Copepoda, Rotifera e Cladocera. Além disso, para o estudo realizado nas dezoito lagoas, também foram utilizados os índices de diversidade de Shannon, riqueza de espécies e equitabilidade de Pielou calculados a partir das matrizes de densidades das espécies e dados de temperatura da água e as concentrações de nitrogênio e fósforo totais.

Variação horizontal (Intra-lagoa)

Neste estudo foram avaliadas duas escalas espaciais:

- Escala fina: com amostragens entre 1-5 metros;
- Escala grossa: com amostragens de 100-200 metros e entre 900-1000 metros.

Para permitir comparações entre as lagoas Dom Helvécio, Jacaré e Carioca, de diferentes tamanhos, construiu-se uma grade de amostragem circular, onde os pontos distavam entre cem a duzentos metros uns dos outros (Figura 3.1), sendo que esta mesma grade foi utilizada para as três lagoas (Figuras 3.2, 3.3, 3.4) No ponto central da grade foram coletadas três amostras epilimnéticas, em torno do barco, para avaliar a variação na escala fina. Para as lagoas Jacaré e Dom Helvécio, também foi avaliada a escala de 900-1000 metros. Para que as grades fossem alocadas em uma área isenta de efeitos da região litorânea, utilizou-se um mapa georreferenciado do contorno das lagoas, estabelecendo um limite de 30 metros entre a borda e a região limnética. As grades principais foram alocadas na região limnética do ponto de monitoramento mensal do projeto PELD – site 4. Para as lagoas Jacaré e Dom Helvécio, as grades secundárias foram alocadas a aproximadamente 900-1000 metros de distância da grade principal. No local onde as grades foram alocadas, procedeu-se uma seleção aleatória dos quatro pontos externos girando a grade numa angulação aleatória. As coordenadas de todos os pontos foram marcadas previamente em um GPS, sendo que em campo, as amostragens foram realizadas nessas mesmas coordenadas. Em cada ponto foram coletadas amostras epilimnéticas a três metros da superfície e amostras

hipolimnéticas localizadas abaixo da termoclina média de cada lagoa avaliada durante os dez anos. Amostras integrais de fito e zooplâncton foram coletadas durante o período chuvoso (fevereiro de 2012) e o período seco (julho de 2012) com garrafa de van Dorn (250ml para fito e 500ml para zoo).

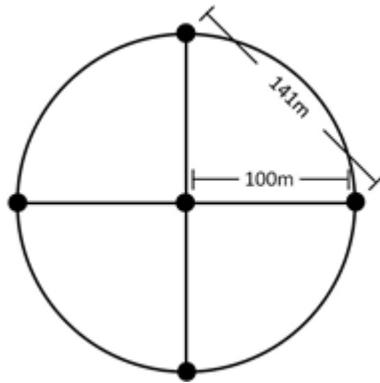


Figura 3.1: Grade de amostragem espacial. Os pontos a serem coletados estão destacados com um círculo preto.

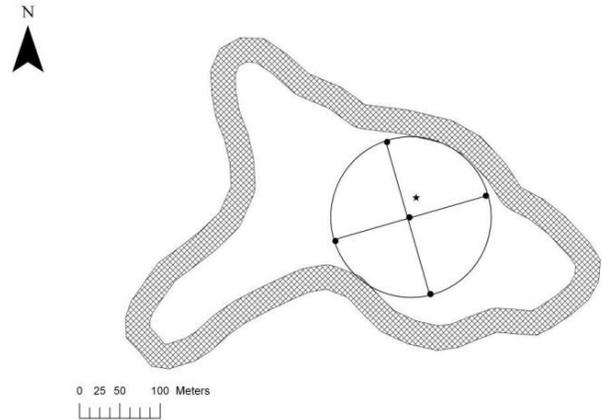


Figura 3.2: Lagoa Carioca com sua grade principal. A estrela marca o ponto de coleta mensal PELD.

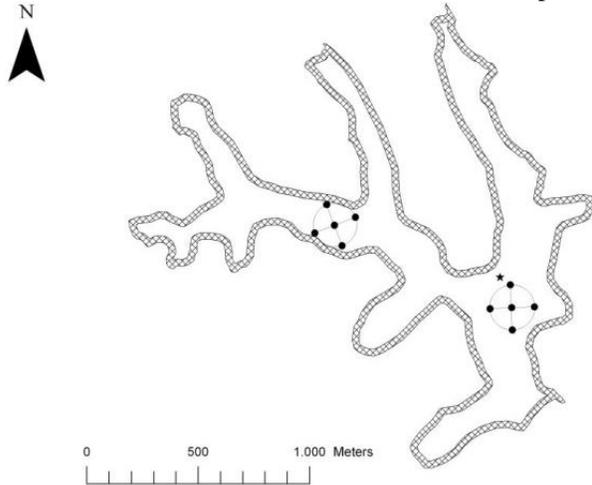


Figura 3.3: Lagoa Jacaré com suas grades principal e secundária. A estrela marca o ponto de coleta mensal PELD.

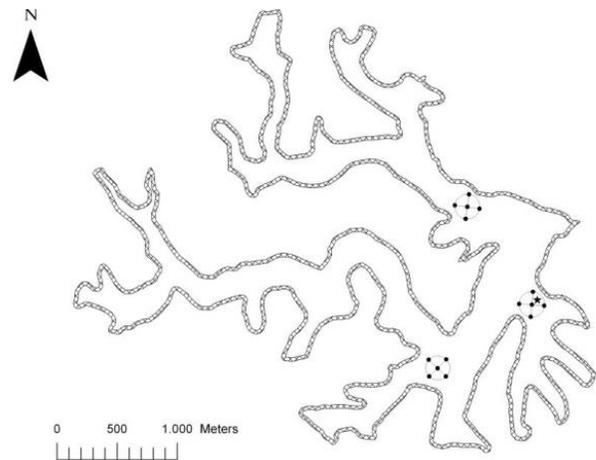


Figura 3.4: Lagoa Dom Helvécio com suas grades principal e secundárias. A estrela marca o ponto de coleta mensal PELD.

Análises estatísticas

Partição de variância

Foi utilizado o mesmo método de partição de variância descrito no capítulo 2.

Análise de componentes principais do estudo Intra-lagoa

A fim de visualizar o padrão de variação das comunidades no estudo intra-lagoa, foi realizada uma análise de componentes principais com a matriz de biovolume das classes fitoplanctônicas e dos três grupos da comunidade zooplanctônica. Antes da análise, os dados foram transformados utilizando-se a raiz quadrada da transformação dupla de Wisconsin, onde cada valor foi primeiramente dividida pelo seu valor máximo da coluna (grupo taxonômico) e depois pelo total linha (local).

Construção de variograma

Para análise do padrão de dispersão intralagoa, construíram-se variogramas amostrais a partir das coordenadas dos pontos e da biomassa do grupo planctônico amostrada naquele ponto para cada lagoa. O perfil de variação é analisado qualitativamente. Para grupos distribuídos homogeneamente, espera-se que a variância seja constante, independente da distância entre os pontos (Figura 3.5 - A), caso estejam dispostos em um gradiente linear, espera-se que a variância aumente monotonicamente com a distância entre os pontos (Figura 3.5 - B), para espécies que formam um único aglomerado (*patch*), espera-se que o padrão do variograma tenha um formato de sino (Figura 3.5 - C) e caso existam vários aglomerados, o variograma possui um comportamento errático (Figura 3.5 - D; Kraan et al., 2009).

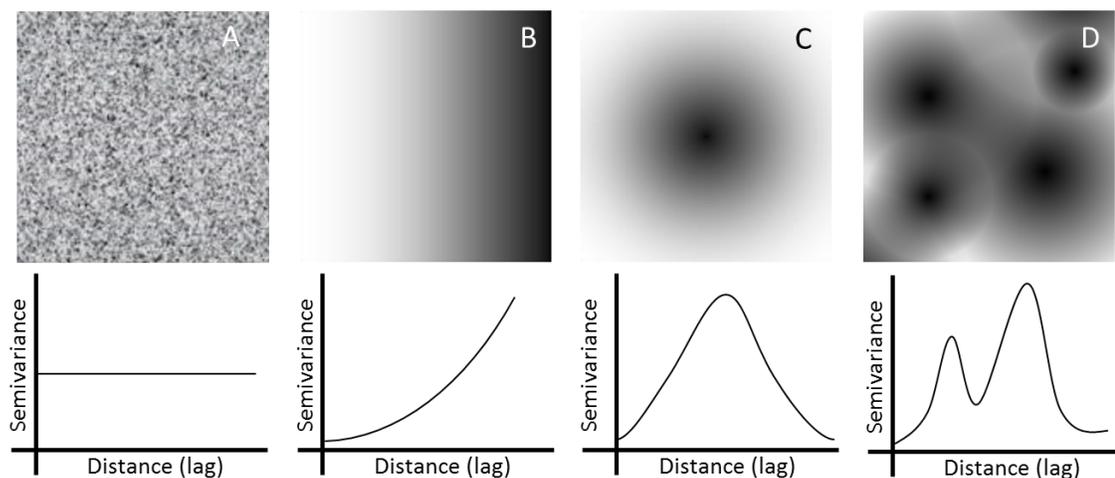


Figura 3.5: Variogramas teóricos para cada tipo de padrão de distribuição espacial. A – Distribuição aleatória; B – gradiente linear; C – um único aglomerado (*one large patch*); D – vários aglomerados aleatórios (*multiple random patches*). Modificado de Kraan et al., 2009.

Software utilizado

Todas as análises foram realizadas através do software estatístico R versão 3.1.0 (R Core Team, 2014). Além dos pacotes utilizados no capítulo 2, foram utilizados os pacotes “fields” (Nychka et al., 2014) e “geoR” (Diggle & Ribeiro, 2007). Um nível de significância de 5% foi assumido em todos os testes estatísticos.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Em ambos os estudos a variabilidade alocada nos resíduos foi grande, evidenciando a existência de vários fatores determinantes do biovolume planctônico não considerados nesta análise (Tabelas 3.1 e 3.2). De uma forma geral, os biovolume dos grupos fito e zooplanctônicos variaram mais entre lagoas (fator lagoa teve 28% de explicação média) e menos entre meses, e entre profundidades. Para a classe Conjugatophyceae, dependentes da estratificação térmica no verão (capítulo 2), o fator mês teve uma alta fração de explicação e para os copépodes, o fator profundidade também apresentou-se com uma importante escala geradora de variabilidade. Além disso, os cladóceros continuaram sendo o grupo zooplanctônico com maior explicação do fator lagoa. Os índices de diversidade da comunidade fitoplanctônica foram mais influenciados pelas diferenças entre as lagoas, que os índices da comunidade zooplanctônica e, como esperado, a temperatura da água apresentou a mais alta explicação pelo fator Mês. Todos estes resultados reproduzem os já observados nos estudos temporais (capítulo 2), evidenciando que estes são os principais padrões espaço-temporais desse sistema.

Sobre o estudo Inter-lagoa, a concentração de nitrogênio total apresentou uma fraca relação com a profundidade, sendo este fato devido à amostragem em várias lagoas rasas e polimíticas. No estudo Intra-lagoa, a variação horizontal está inserida nos resíduos, englobando outras fontes de variação desconhecidas. Isso dificulta a comparação entre a variação dentro da lagoa (escalas grossa e fina) e as variações entre lagoas e ao longo do tempo. Mas é possível perceber que para alguns grupos como as trebouxiofíceas, as clorofíceas e os cladóceros, a variação entre lagoas é igual ou maior que a variação referente aos resíduos (i.e. outros fatores + variação horizontal).

Tabela 3.1: Partição da variância total das classes fitoplanctônicas, dos grupos de zooplânctônicos e das variáveis ambientais entre as escala temporal quadrimestral (agosto, novembro, fevereiro e maio) e as escalas espaciais vertical (3 profundidades definidas pelo disco de Secchi) e entre lagoas (18 lagoas)

	Variáveis	Mês	Prof.	Lago	Shared	Resíduos	TOTAL
Fitoplâncton	Cyanophyceae	0%	3%	52%	3%	43%	100%
	Trebouxiophyceae	1%	0%	42%	-1%	57%	100%
	Conjugatophyceae	7%	-1%	30%	0%	63%	100%
	Cryptophyceae	0%	4%	12%	-1%	84%	100%
	Euglenophyceae	5%	1%	30%	-3%	67%	100%
	Dinophyceae	1%	5%	9%	-1%	87%	100%
	Chlorophyceae	4%	-1%	31%	-1%	67%	100%
	Klebsormidiophyceae	1%	-1%	15%	-1%	85%	100%
	Bacillariophyceae	0%	0%	39%	-1%	62%	100%
	Fitoplâncton total	3%	-1%	44%	1%	53%	100%
	Shannon	3%	0%	50%	-2%	49%	100%
	Riqueza	3%	0%	49%	-2%	50%	100%
	Equitabilidade	3%	0%	49%	-2%	50%	100%
	MÉDIA	2%	1%	35%	-1%	63%	100%
Zooplâncton	Copepoda	3%	10%	15%	-1%	73%	100%
	Cladocera	1%	1%	30%	-1%	69%	100%
	Rotifera	2%	-1%	24%	-1%	75%	100%
	Shannon	3%	3%	22%	1%	71%	100%
	Riqueza	1%	1%	47%	1%	49%	100%
	Equitabilidade	2%	7%	6%	0%	85%	100%
		MÉDIA	2%	4%	24%	0%	70%
Físicas e químicas	Temperatura da água	85%	9%	7%	-10%	9%	100%
	Fósforo total	14%	0%	22%	-3%	67%	100%
	Nitrogênio total	5%	2%	48%	0%	45%	100%
		MÉDIA	35%	4%	25%	-4%	40%

Tabela 3.2: Partição da variância total das classes fitoplanctônicas, dos grupos de zooplânctônicos entre as escalas temporal semestral (fevereiro e julho) e as escalas espaciais vertical (2 profundidades) e entre lagoas (3 lagoas). A variação horizontal intralagoa se encontra diluída nos resíduos.

	Variables	Season	Depth	Lake	Shared	Residuals	TOTAL
Fitoplâncton	Cyanophyceae	1%	7%	3%	1%	88%	100%
	Trebouxiophyceae	2%	1%	50%	-1%	48%	100%
	Conjugatophyceae	20%	4%	2%	1%	73%	100%
	Cryptophyceae	1%	3%	9%	0%	86%	100%
	Euglenophyceae	7%	9%	2%	0%	83%	100%
	Dinophyceae	7%	2%	38%	-3%	56%	100%
	Chlorophyceae	4%	0%	72%	-2%	26%	100%
	Klebsormidiophyceae	1%	1%	2%	0%	96%	100%
	Bacillariophyceae	18%	-1%	23%	2%	59%	100%
	Fitoplâncton total	6%	4%	33%	0%	56%	100%
	MÉDIA	7%	3%	23%	0%	67%	100%
Zooplâncton	Copepoda	7%	0%	10%	0%	83%	100%
	Cladocera	0%	0%	45%	-1%	56%	100%
	Rotifera	6%	0%	34%	-1%	61%	100%
	MÉDIA	4%	0%	30%	0%	67%	100%

O gráfico de componentes principais, com os dados do estudo intra-lagoa, permitiu avaliar o padrão de variação espaço-temporal da estrutura da comunidade planctônica como um todo (Figura 3.6). O primeiro padrão que se destaca é a separação das lagoas entre si, corroborando os altos valores de explicação do fator Lagoa. Observando as amostras de cada lagoa individualmente, percebe-se uma separação sazonal clara entre as coletas de seca e de chuva e a dispersão dos pontos relativos à variação intra-lagoa, tanto horizontal quanto vertical (as profundidades não estão destacadas no gráfico). Ficou claro pela análise que as classes e grupos planctônicos, que apresentaram altos valores residuais, foram aqueles que apresentaram também a menor variação entre as lagoas, estando localizados próximo à interseção dos dois componentes, exceto os copépodes, que apresentaram uma elevada fração residual e se distinguiram muito entre as lagoas. Este resultado pode estar associado à maior capacidade de locomoção deste grupo, permitindo que formem aglomerados (i.e. *patches*), resultando numa maior variação intra, do que inter-lagoas.

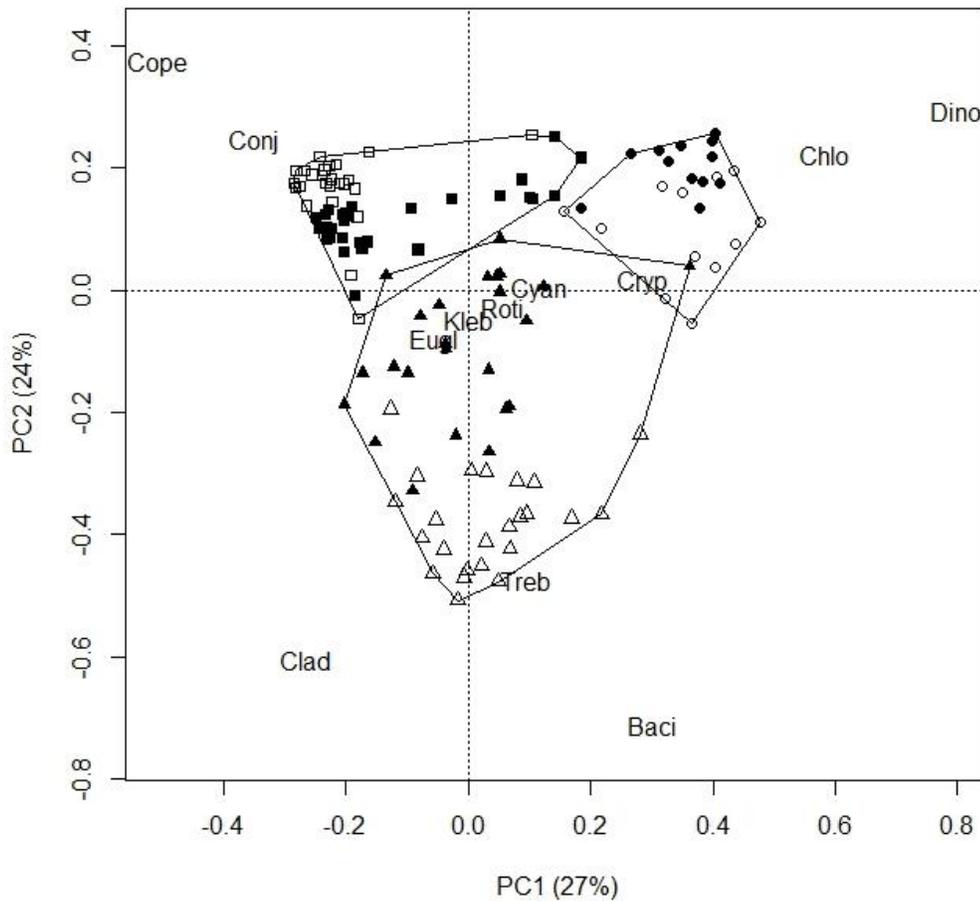


Figura 3.6: Gráfico resultante da análise de componentes principais com as classes de fitoplâncton e os três grupos de zooplâncton. Cyan: Cyanophyceae, Treb: Trebouxioiphyceae, Conj: Conjugatophyceae, Cryp: Cryptophyceae, Eugl: Euglenophyceae, Dino: Dinophyceae, Chlo: Chlorophyceae, Kleb: Klebsormidiophyceae, Baci: Bacillariophyceae, Cope: Copepoda, Clad: Cladocera, Roti: Rotifera.

Como Copepoda foi o grupo com grande variação intra e inter-lagoas, construíram-se variogramas amostrais para a sua biomassa separadamente para cada uma das três lagoas, especificamente com as amostras de epilímnio. Para a lagoa Carioca, a análise do variograma evidenciou a existência de um fraco gradiente linear, tanto na seca quanto na chuva, entretanto o mesmo não ocorreu para as lagoas Jacaré e Dom Helvécio, que são lagoas maiores (Figura 3.7). Nestas duas últimas lagoas existem variações bruscas e erráticas no variograma, evidenciando a existência de vários aglomerados distribuídos de forma aleatória. Também não foi observada uma relação entre área superficial e variância, já que a lagoa Jacaré, de tamanho mediano, apresentou variâncias semelhantes à lagoa Dom Helvécio, a maior lagoa do sistema. Além disso, nenhuma relação entre os períodos amostrados foi verificada, sendo que a lagoa Jacaré apresentou maiores variâncias na chuva e a lagoa Dom Helvécio, na seca.

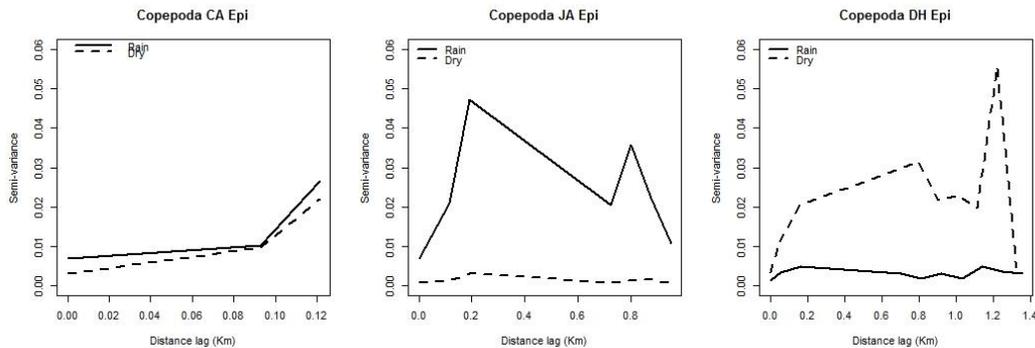


Figura 3.7: Variogramas amostrais da biomassa de Copepoda nas três lagoas amostradas nos períodos de chuva e de seca. CA – Lagoa Carioca, JA – Lagoa Jacaré, DH – Lagoa Dom Helvécio. A análise foi realizada apenas com amostras de epilânio (Epi).

Principais escalas espaciais da comunidade planctônica dos lagos do Médio Rio Doce e seus mecanismos geradores

Os resultados obtidos neste estudo e no capítulo anterior (capítulo 2) mostraram que a variação entre lagoas é a escala que melhor explica a estrutura das comunidades planctônicas, ou seja, as lagoas possuem comunidades distintas entre si e esta diferença, apesar de dinâmica, é constante temporalmente. Em outras palavras, a variabilidade na estrutura da comunidade planctônica para as lagoas do sistema do Médio Rio Doce é maior entre lagoas do que dentro da mesma lagoa, quer seja quando avaliado temporalmente (i.e. variação sazonal), verticalmente (i.e. profundidade), ou horizontalmente. Para explicar este padrão de distribuição espacial observado é necessário investigar quais os fatores responsáveis por estas diferenças e quais os mecanismos pelos quais esses fatores atuam.

Partindo de um olhar macroecológico, cada lagoa sustenta uma comunidade individual que é aberta, ou seja, que troca indivíduos com comunidades de outras lagoas, estabelecendo uma estrutura conhecida como metacomunidade (Liebold et al. 2004). O paradigma atual prediz que o padrão de distribuição espacial em metacomunidades, e conseqüentemente entre as lagoas do Rio Doce, é comandado pelo balanço entre os processos regionais (i.e. dispersão) e os processos locais (i.e. interações bióticas e abióticas) (Logue et al., 2011), ou melhor dizendo, pelo balanço entre a capacidade de se dispersar e a capacidade de se estabelecer. Segundo este paradigma, grupos com altas capacidades dispersiva e de estabelecimento deveriam estar presentes em todas as lagoas, como é o caso do copépode *Thermocyclops minutus*. Entretanto, o fato de que a maioria das espécies não está presente em todas as lagoas, indica que existe certo grau de

limitação dispersiva, ou de estabelecimento, ou de ambos. Este padrão de limitação local/regional é espécie-específico e resultado dos atributos morfológicos, fisiológicos e ecológicos de cada táxon (Litchman & Klausmeier, 2008; Pandit et al., 2009; Padial et al, 2014).

Um esforço grande vem sendo realizado para desenvolver métodos que permitam isolar o padrão de limitação regional/local de uma metacomunidade, sendo que a metodologia mais empregada atualmente é a partição de variância entre os componentes ambientais (i.e. variáveis físicas e químicas) e os componentes espaciais (i.e. distância entre as lagoas) (Diniz-Filho et al., 2012). Está técnica foi aplicada para o banco de dados do estudo Inter-lagoas e os resultados estão descritos no artigo em anexo ao final deste capítulo. De forma geral, os copépodes da ordem Cyclopoida, representados por *Thermocyclops minutus*, não apresentaram limitação nem espacial, nem ambiental. Entretanto os copépodes da ordem Calanoida, mostraram-se limitados espacialmente, provavelmente pelo seu maior tamanho corporal, implicando em uma menor capacidade dispersiva por vias passivas. Os rotíferos, que se reproduzem paternogeneticamente e são considerados generalistas, não apresentaram limitação espacial, mas apresentaram limitação ambiental, provavelmente pela menor capacidade natatória que dificulta a busca por condições mais adequadas na lagoa. Os cladóceros apresentaram limitações tanto espaciais, quanto ambientais, tornando-se um grupo chave, em termos de conservação, dentro da comunidade planctônica. Estes crustáceos representam um elo trófico forte entre as algas e os peixes, mas ao mesmo tempo, é um grupo relativamente sensível que sofre grandes pressões ambientais, tanto bióticas quanto abióticas e ainda apresentam limitações dispersivas (Sommer & Stibor 2002). A comunidade fitoplanctônica, tratada como um grupo único, apresentou-se mais heterogênea que o zooplâncton, com variações grandes nos padrões de limitação até mesmo dentro da mesma ordem, como foi o caso das espécies *Cyanodictyon imperfectum* e *Pseudanabaena galeata*.

Em relação ao padrão de distribuição intra-lagoa, as evidências mostraram que há uma heterogeneidade espacial dentro da lagoa, mas esta escala possui uma baixa importância em relação às outras escalas observadas. As lagoas do Vale do Médio Rio Doce não se conectam permanentemente a nenhum outro sistema aquático, sendo que a formação de gradientes, tanto bióticos quanto abióticos, não é muito comum como observado em reservatórios (Tundisi et al., 1975; Bini et al, 1997). No capítulo 1, viu-se que o vento possui baixa intensidade, sendo que as rajadas capazes de modificar espacialmente a comunidade são raras e erráticas. Além disso, a maioria dos lagos é protegida da ação dos ventos por estarem encaixados e rodeados por colinas,

em sua maior parte cobertas por florestas, nativas ou não. Apesar disso, a existência de estruturação horizontal pelo vento não pode ser descartada, mas apenas considerada como um fator esporádico e residual.

REFERÊNCIAS

- Bini, LM; Tundisi, JG; Matsumura-Tundisi, T & Matheus CE. 1997. Spatial variation of zooplankton groups in a tropical reservoir (Broa Reservoir, Sao Paulo State-Brazil). *Hydrobiologia*, 357:89–98.
- Diggle, PJ & Ribeiro Jr, PJ. 2007. Model Based Geostatistics Springer, New York.
- Diniz-Filho, JAF; Siqueira, T; Padial, AA, Rangel, TF; Landeiro, VL; Bini, LM. 2012. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos*, 121(2):201–210.
- Heino, J. 2013. The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 88(1):166–78.
- Kraan, C; van der Meer, J, Dekinga, A & Piersma, T. 2009. Patchiness of macrobenthic invertebrates in homogenized intertidal habitats: Hidden spatial structure at a landscape scale. *Marine Ecology Progress Series*, 383:211–224.
- 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(7):601–613.
- Litchman, E & Klausmeier, CAC. 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1):615–639.
- Logue, JB; Mouquet, N; Peter, H & Hillebrand H. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution*, 26(9):482–91.
- Matsumura-Tundisi, T; Tundisi, JG & Matheus, CE. 1975. Plankton studies in a lacustrine environment II. Spatial distribution of the zooplankton. *Ciência e Cultura*, 27: 269-271.
- Nychka D, Furrer R & Sain S. 2014. fields: Tools for spatial data. R package version 7.1. <http://CRAN.R-project.org/package=fields>

- 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(10):e111227.
- Pandit, SN; Kolasa, J & Cottenie K. 2009. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology*, 90(8):2253–2262.
- Pinel-alloul, B & Ghadouani, A. 2007. Spatial heterogeneity of planktonic microorganisms in aquatic systems. In: *The spatial distribution of microbes in the environment*. Springer, p. 203–310.
- Sommer, U & Stibor, H. 2002. Copepoda - Cladocera - Tunicata: The role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. *Ecological Research*, 17(2):161–174.

ARTIGO:

Este artigo está formatado de acordo com as diretrizes da Revista The Brazilian Journal of Nature Conservation (Natureza & Conservação).

DISPERSAL ABILITY AND NICHE BREADTH ACT SYNERGISTICALLY IN DETERMINING PLANKTON METACOMMUNITY STRUCTURE.

Authors' name:

Diego Guimarães Florencio Pujoni¹, Cristiane Freitas de Azevedo Barros², Paulina Maria Maia-Barbosa¹, Francisco Antônio Rodrigues Barbosa¹

¹Federal University of Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática, Belo Horizonte, MG, Brazil.

²Universidade do Estado de Minas Gerais, Frutal, MG, Brazil

INTRODUCTION

On the four metacommunity paradigms described by Leibold et al. (2004), pond plankton has been considered to be a good example of species sorting, because local communities compositions show a good correspondence with environmental variables (Cottenie et al. 2003) and also because some are effective dispersers (Cohen & Shurin, 2003). Traditionally, the spatial driver has long been neglected for aquatic microorganisms, since the Becking's assumption in the 30's 'Everything is everywhere, but the environment selects' (Wit & Bouvier 2006). However, in the late 90's and early 00's a boom of studies has defied this assumption, showing the importance of regional processes in structuring microorganisms' community (Martiny et al. 2006). New and robust statistical techniques such as partial Redundancy Analysis (pRDA) has been developed and successfully used to quantify the metacommunity limitation patterns, providing a protocol with which studies can be both analyzed and compared (Diniz-Filho et al. 2012). Pinel-Alloul (1995) was a pioneer on evaluating the purely spatial fraction as a driver for whole zooplankton community structure, concluding that this fraction was small in relation to the environmental one.

However, Pandit et al (2009) did not analyze the zooplankton community as a whole, but divided the species in two groups, the generalists, with wide niche breadth, and the specialists, with a narrow one, showing that the former was best related to spatial variables and the latter with environmental variables. De Bie et al (2012) verified the existence of a tradeoff between spatial and environmental limitation in aquatic microorganisms and showed that body size is a key trait determining the position on this limitation gradient. This result was confirmed by Padial et al. (2014), which showed that body size may be used as a proxy for dispersal ability, which is a strong driving factor that determines metacommunity structure in aquatic systems. These studies have highlighted that aquatic communities encompass distinct species with a wide range of morphological, physiological, behavioral and life history traits, and that those traits may determine the relative role of spatial and environmental constraints (Litchman & Klausmeier 2008; Litchman et al. 2013).

Considering this large range of traits, it might be likely to find species with all possible combinations of body size and niche breadth. For instance, the specialists and generalists selected by Pandit et al. (2009) have a wide range of body sizes within each group. In this way, it would be important to evaluate the relative role of niche and spatial processes along this bivariate gradient. Considering the main plankton groups, namely, phytoplankton, protists, rotifers, copepods, and cladocerans, the first three groups can be assumed to have the highest dispersal ability, mainly due to their smaller body sizes and asexual reproduction which result in high production of propagules with higher probability to passively disperse through long distances (Martiny et al. 2006). Cladocerans and copepods have larger body sizes with longer generation times, having an inferred lower dispersal ability. Additionally, copepods cannot reproduce asexually, and both sexes must be mature in order to mating occurs leading us to assume that copepods have the lowest dispersal ability within the entirely plankton community. In relation to

niche breadth, phytoplankton may be considered the most environmentally driven, because as primary producers, depending directly on abiotic conditions, in addition with its low mobility which prevents them to search for better conditions. Cladocerans may also have narrow niche breadth because they are primarily passive filter feeders with low selectivity, except for some species. On the other hand, copepods can be considered generalists mainly because of their raptorial feeding mode that can be switched or be used along with passive filtration, resulting in wide niche breadth. Rotifers and protists are generalist detritivorous, with r-strategist and opportunistic life history patterns, asexual reproduction and short generation time. We know that this simplistic classification has limitations and many species may diverge from our expectations, but we will use it as our *a priori* hypothesis stated as so: In relation to body size gradient, copepods and cladocerans, will be more spatially restricted due to its inferred lower dispersal ability. In relation to niche breadth the cladocerans and phytoplankton will be more environmentally restricted due to their inferred narrower niche breadth.

MATERIAL AND METHODS

Study area and sampling design

The lacustrine system of Middle Rio Doce Valley is located in the east part of Minas Gerais state (Fig 1). The limnetic plankton community of eighteen perennial lakes of this system was sampled in four periods corresponding to the rainy summer (February-2008), the dry winter (August-2007) and the transitions between both periods (November-2007 and May-2008). Details of sampling could be found in Barros et al. (2013) and Maia-Barbosa et al. (2014). The following environmental variables were measured: total phosphorus, orthophosphate, total nitrogen, dissolved inorganic nitrogen, pH, dissolved oxygen, depth at sampling point, vertical attenuation coefficient of photosynthetic active radiation, chromophoric dissolved organic matter, Brunt-

Väisälä buoyancy frequency at sampling point, logarithm of lake's surface area, and macrophyte coverage (Table S1, supplementary material online).

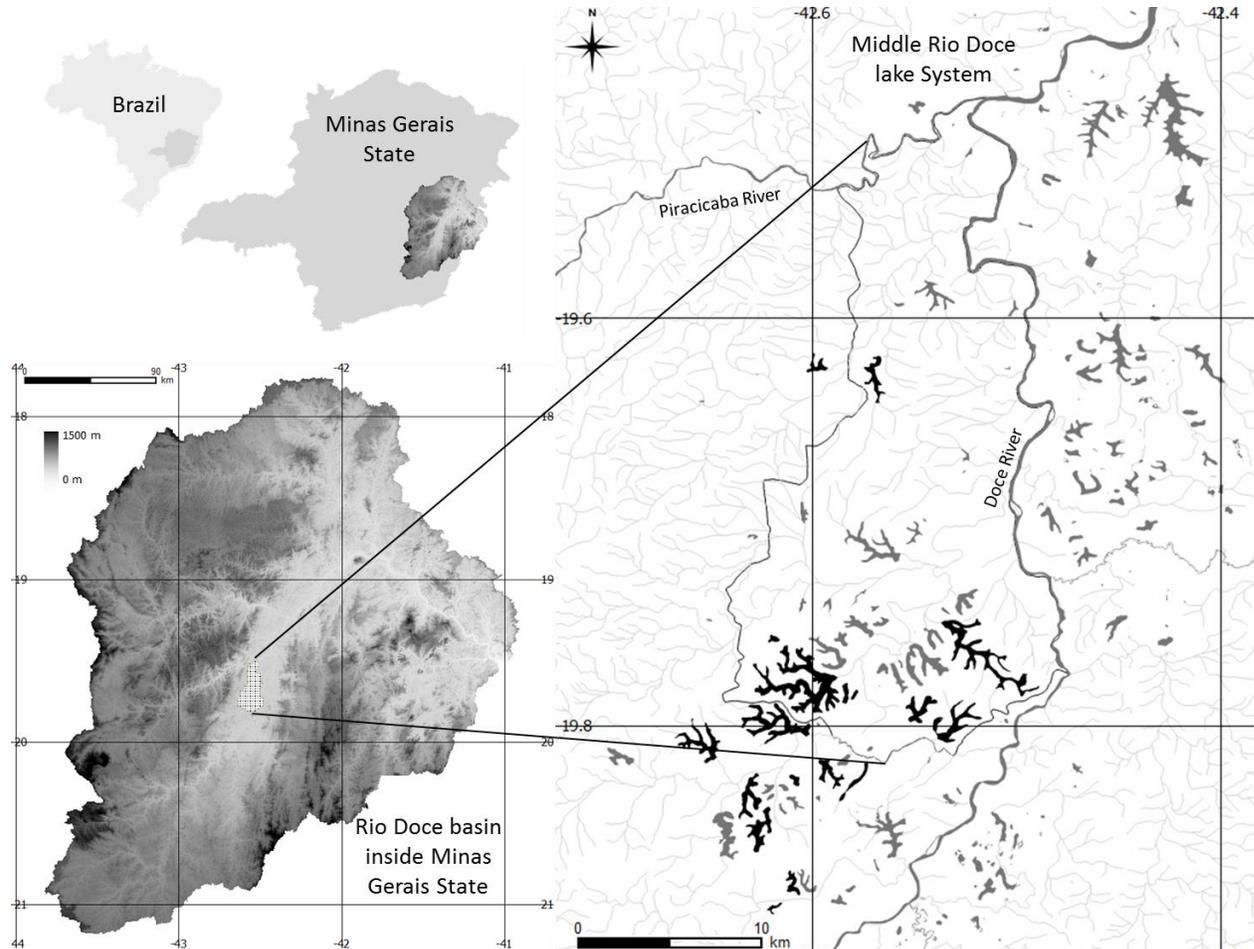


Figure 1: Map of Middle Rio Doce Valley with the sampled lakes highlighted.

Data Analysis

Biological data: We selected only the most abundant species that summed up to 95% of the total abundance in each group: Phytoplankton, Copepoda, Rotifera and Cladocera (Protozoa was not evaluated). The analysis was carried out with the overall community and separately for each group. For the overall community analysis, we made a double Winsconsin standardization of the overall community matrix, where species were first standardized by their maxima and then

sites by its totals, and then we took the squared root of the values. The Hellinger transformation was used when the plankton groups were analyzed separately.

Environmental data: We used a multivariate imputation technique in order to fill missing values in the environmental matrix (van Buuren & Groothuis-Oudshoorn 2011), and the variables were standardized to zero mean and unit variance.

Spatial data: The spatial predictors were generated from the matrix of geographical distances between sampling points by a distance-based Eigenvector Maps (MEM) analysis, called principal coordinates of neighbour matrices (PCNM: Dray et al. 2006). This decomposition can be applied on both regular and irregular spatial sampling designs, although for the latter there is a loss of both interpretation and finest spatial structures. In our case, where lakes were irregularly distributed, we had a larger truncation value, which was circumvented by the inclusion of two supplementary points (Fig. 1) as suggested by Borcard & Legendre (2002). From the PCNM vectors produced we retained only those with positive spatial correlation.

Statistical analysis: Both subsets of environmental and spatial variables were subjected to independent forward selection procedures in each set. With the retained variables, we performed a partial redundancy analysis (pRDA) and extracted the adjusted estimates of explained variation for each fraction (i.e. purely environmental (E|S), spatially structured environmental variation ($E \cap S$), purely spatial (S|E) and unexplained variation, or residuals (R)). We tested the difference between the spatial and environmental fractions according Peres-Neto et al. (2006). After the analysis for each plankton group, we also performed a pRDA for each species individually with the same set of variables selected for its respective group. The four sampling periods were used as independent samples ($18 \times 4 = 72$ samples) and a threshold significance level of 5% was considered. All the statistical analyses were performed with software R (R Core Team, 2013).

RESULTS

We selected 27 phytoplankton species, 4 copepod taxa (nauplius, and copepodite stages of Cyclopoida and Calanoida were considered different taxa), 12 Rotifera species and 7 Cladocera species (Table S2, supplementary material online). Even with the inclusion of two supplementary points, we had a large truncation value (6,2Km) and only eight PCNM variables had positive spatial correlations. After the PCNM variables were computed, the supplementary points were excluded and the correlation matrix showed that the departure from orthogonality was small (mean correlation of 3% and maximum correlation of 15% between PCNM3 and PCNM8, all VIF's less than 2).

For the overall plankton community, and for phytoplankton and Cladocera groups, the spatial component explained a larger fraction, when compared to the environmental component. The difference was significant for the overall plankton community, and not significant for phytoplankton and cladocera (Table 1). For the overall plankton community, all the eight PCNM variables were retained and the environmental variables related to lake size, light availability and the influence of littoral region, measured as percentage of macrophyte cover. The same variables were retained for phytoplankton community plus the environmental variables related to stability of water column, and nitrogen concentration. None of the environmental variables were retained for the copepod community, thus only the spatial component explained a significant fraction of the variation, and was composed by the PCNM's 2, 4, 7, and 8. For the rotifers, the environmental component explained a larger fraction than the spatial component, although the difference was not significant. The retained environmental variables were those related to lake size, light availability, dissolved oxygen, nitrogen and phosphorus concentration and the influence of littoral region, and the retained PCNM's were 2, 3, 5, 7, and 8. The shared fraction between environmental and spatial components was substantial only for phytoplankton and

rotifers (Table 1). When we look at the species individually, we can see a wide variation in terms of percentage of explanation inside the same group (Fig. 2 - C and D)

Table 1: Total variation partitioning of plankton community structure among the four components, namely purely environmental (E|S), spatially structured environmental variation (E∩S), purely spatial (S|E) and unexplained variation, or residuals (R). Only the E|S and S|E fractions could be subjected to significance tests (1000 permutations), the other two fractions are marked with NT = non testable. macro – macrophyte coverage, logarea – logarithm of lake’s surface area, kd – vertical attenuation coefficient, proftot – total depth at sampling point, cdom – colored dissolved organic matter, Secchi – Secchi depth, bruvai - Brunt-Väisälä frequency, ntot – Total nitrogen, din – dissolved inorganic nitrogen, od – dissolved oxygen, po4 – orthophosphate.

Assemblage	Fraction	Variables selected	Relative contributions (Adjusted R ²)	P value
Overall plankton community	E S	macro + logarea + kd + proftot + cdom + secchi	12%	>0.001
	E∩S	---	2%	NT
	S E	All 8 MEM’s	20%	>0.001
	R	---	65%	NT
Phytoplankton	E S	macro + logarea + cdom + bruvai + secchi + kd + ntot + din	16%	>0.001
	E∩S	---	14%	NT
	S E	All 8 MEM’s	20%	>0.001
	R	---	50%	NT
Copepoda	E S	None	0%	---
	E∩S	---	0%	NT
	S E	MEM’s 2, 4, 7, and 8	22%	>0.001
	R	---	78%	NT
Rotifera	E S	logarea + kd + din + proftot + macro + od + po4	10%	>0.001
	E∩S	---	10%	NT
	S E	MEM’s 2, 3, 5, 7, and 8	6%	>0.001
	R	---	74%	NT
Cladocera	E S	macro + logarea + ntot	12%	>0.001
	E∩S	---	-1%	NT
	S E	MEM’s 2, 3, 4, 5, and 6	16%	>0.001
	R	---	73%	NT

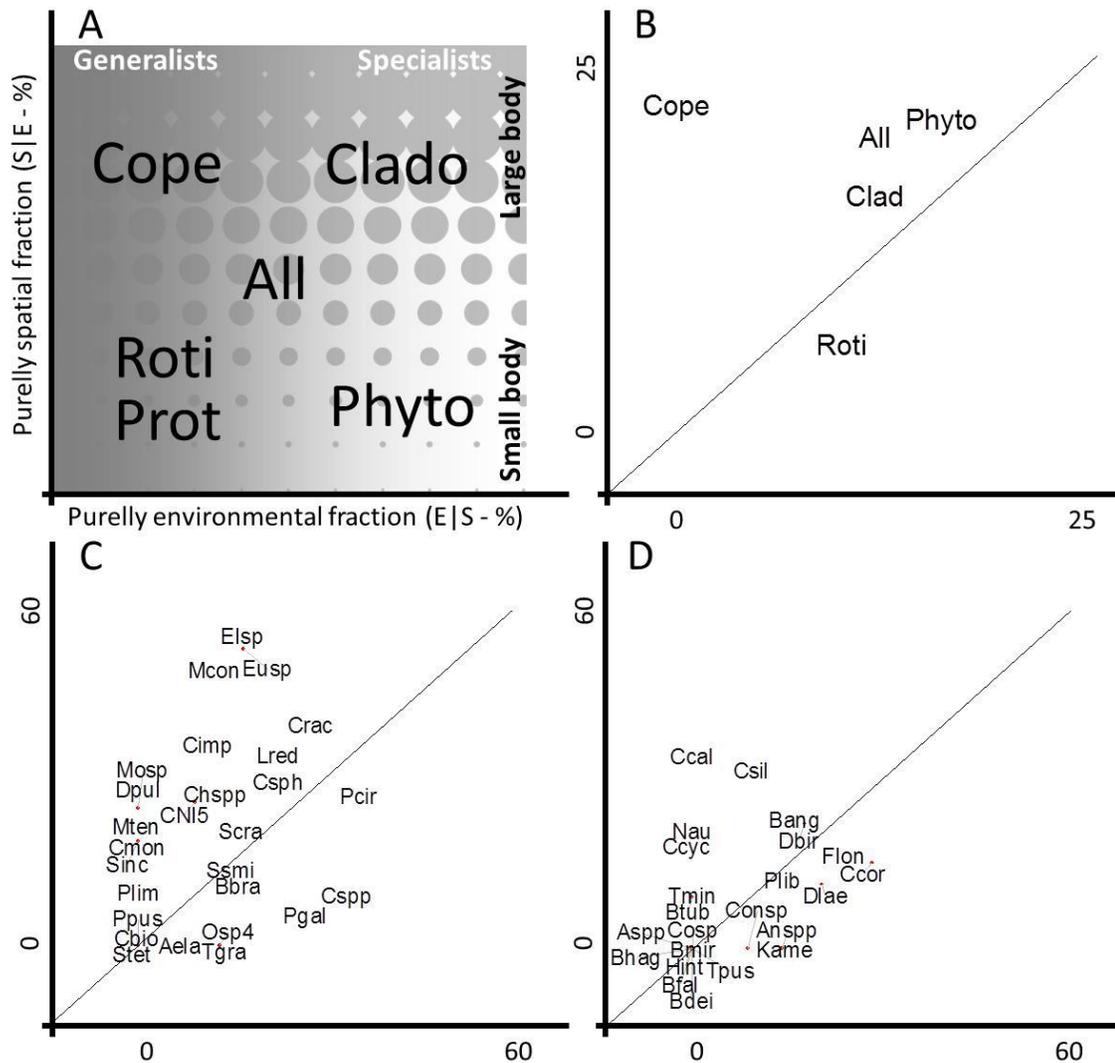


Figure 2: Purely environmental (x axis) versus purely spatial (y axis) fractions. Expected location of the groups according to our *a priori* hypothesis (A). Observed location of the groups, protists were not evaluated (B). Observed location for phytoplankton taxa analyzed individually (C). Observed location for zooplankton taxa analyzed individually (D). For graphs C and D the names are arranged in a way to avoid overlap, so the location of the taxa may not be exact, but an approximation. The diagonal line is the 1:1 ratio. The x and y axis of B, C and D are the same as in A. The species abbreviations are in the supplementary material.

DISCUSSION

In our study we found that plankton community of a system of natural lakes has a significant amount of spatial limitation, reinforcing the assumption that aquatic microorganisms are both environmentally and spatially driven. However there was a wide variation of limitation pattern among the plankton taxa, which is in line with the idea that one unique metacommunity

paradigm may not be sufficient to describe the complex dynamics of plankton metacommunity. Lake size and macrophyte coverage was the environmental variables selected in all groups, except the Copepoda. These two environmental variables act together in order to increase environmental heterogeneity, thus promoting coexistence and high diversity.

Our hypothesis that body size and niche breadth act in a synergistic way, thus explaining the local and regional limitation pattern of species, was supported only for the zooplankton groups. Copepods, was only influenced by spatial variables and showed no significant relation to any of the environmental variables measured. *Thermocyclops minutus* (Lowndes, 1934) is the dominant taxa in the community of the analysed lakes, which is an omnivorous and raptorial species with a high degree of generality (Maia-Barbosa et al., 2003). The significant spatial fraction in this group is due to the copepodite of Calanoida, because they are the only copepod taxon that has not been found in all samples. This may be explained by the fact that Calanoida species (genus *Notodiaptomus*) are bigger than the Cyclopoid species with lower dispersal ability due to its larger generation time and lower reproduction rate.

The Cladocera was moderately limited both spatially and environmentally, but looking individually we see that this limitation was due to bigger species like *Daphnia*, *Ceriodaphnia* and *Diaphanosoma* (Fig. 2 - D). Species like *Bosmina* and *Bosminopsis* showed lower or no spatial and environmental limitation due to its small body sizes and its generalist behavior. DeMott (1986) showed that bosminids have a wider niche breadth, because they are known to distinguish better between particles with high and low nutritional quality than the daphnids and sidids. In relation to rotifers, *Filinia longiseta* and *Ptygura libera* were the only species that showed an expressive amount of spatial and environmental limitation, the other taxa had the lowest percentage of explanation for both spatial and environmental fractions, which is a result of its high dispersal ability and opportunistic behavior.

The phytoplankton community, however, clearly diverged from our expectations, because it had an expressive amount of spatial limitation. This result evidenced that body sizes can be used as proxies for dispersal ability only for zooplankton species, but not for phytoplankton. Heino et al. (2010) also verified that the spatial component was higher than the environmental one for diatoms in Finland, however Algarte et al. (2013) found the opposite result for floodplain periphyton. In our study we analyzed only limnetic species and excluded the diatoms and periphytic species, thus impeding comparison with these two studies. Looking at the species individually we can see the wide range of variation and that not all species had spatial or environmental limitation (Fig. 2 - C).

It is important to note that some biological interactions were not included in this study and may be causing a spurious spatial fraction. For instance, the introduction of exotic fish species in this system was known to cause a significant alteration in the trophic food web that cascaded down to the lower trophic levels (Pinto-Coelho et al. 2008). The herbivorous cladocerans are key species linking the producers to higher trophic levels, in our study we have shown that they might be highly endangered species because they are spatially, environmentally and biologically restricted.

In this study we confirmed that plankton community may be limited both locally, by environmental variables, and regionally, by dispersal limitation. All plankton groups, whether analyzed together or separately, showed a substantial amount of spatial structure, which was related to some life history traits. For the zooplankton community, Rotifers was the group with the smallest spatial and environmental fractions, which should be related to its r-strategist life history with large niche breadth and high reproduction rate. Cladocera were moderately limited by both fractions, as result from its narrower niche breadth and larger body sizes, and Copepoda, specifically the Calanoida, was related only to the spatial fraction, which is a result of its

obligatory sexual reproduction, large body sizes and its omnivorous feeding habit. Most interesting, our result showed that there is a huge variation among species within the same group, and those species-specific traits may be also important in determining species distribution. Some of these traits are in accordance with the body size and niche breadth hypothesis like the zooplankton community, but for phytoplankton this hypothesis does not hold and other traits may play a leading role in determining the species distribution pattern.

CONCLUSION

In accordance with Padial et al. (2014) we conclude that natural communities are a complex sorting of species where a unique limitation pattern could not be assigned to. Some zooplankton species traits as body size and niche breadth are good proxies for dispersal ability, and may be used to infer the main limitation of species, however this may not be true for phytoplankton and other species-specific traits may be the leading role in how species are limited. The tradeoff between environmental and spatial constraints, formerly seen as mutually exclusive, may now be seen as an important feature of natural communities, capable of determining local diversity through the promotion of coexistence.

REFERENCES

- Stef van Buuren, Karin Groothuis-Oudshoorn (2011). mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. *Journal of Statistical Software*, 45(3), 1-67. URL <http://www.jstatsoft.org/v45/i03/>.
- De Wit R & Bouvier T, 2006. “Everything is everywhere, but, the environment selects”; what did Baas Becking and Beijerinck really say? *Environmental microbiology*, 8(4):755–8.

- Cottenie K, Michels E, Nuytten N & De Meester L, 2003. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology*, 84(4):991–1000.
- Martiny JBH, Bohannan BJM, Brown JH, et al., 2006. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature reviews. Microbiology*, 4(2):102–12.
- Litchman E, Ohman MD & Kiorboe T, 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 35(3):473–484.
- Litchman E & Klausmeier C a., 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1):615–639.
- Bilton DT, Freeland JR & Okamura B, 2001. Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1859):159–181.
- Cohen GM & Shurin JB, 2003. Scale-dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zooplankton. *Oikos*, 103:603–617.
- Diniz-Filho JAF, Siqueira T, Padial AA, et al., 2012. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos*, 121(2):201–210.
- Algate VM, Rodrigues L, Landeiro VL, Siqueira T & Bini LM, 2013. Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter? *Hydrobiologia*, 722(1):279–290.
- Heino J, Bini LM, Karjalainen SM, et al., 2010. Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos*, 119(1):129–137.
- DeMott WR, 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia*, 69(3):334–340.

Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S & Borcard D, 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87(10):2614–2625.

Pinto-Coelho RM, Bezerra-Neto JF, Miranda F, et al., 2008. The inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia*, 68(4 Suppl):1025–37.

Maia-Barbosa, P. M., Eskinazi-Sant'Anna, E. M., & Barbosa, F. A. R. (2003). Zooplankton composition and vertical distribution in a tropical, monomictic lake (Dom Helvécio lake, Southeastern Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 15(1):65-74

Supplementary material

Table S1: Species selected for the analysis.

Taxa	Group	Abbreviation
<i>Monoraphidium contortum</i> cf.	Fito	Mcon
<i>Aphanocapsa elachista</i>	Fito	Aela
<i>Pseudanabaena galeata</i>	Fito	Pgal
<i>Cosmarium bioculatum</i>	Fito	Cbio
<i>Planktolyngbya limnética</i>	Fito	Plim
<i>Planktolyngbya circuncreta</i> cf.	Fito	Pcir
<i>Chlorella</i> spp.	Fito	Chspp
<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	Fito	Crac
<i>Cryptomonas</i> spp.	Fito	Cspp
<i>Staurastrum tetracerum</i>	Fito	Stet
<i>Staurodesmus crassus</i>	Fito	Sera
<i>Cosmarium moniliferum</i>	Fito	Cmon
<i>Limnothrix redekei</i>	Fito	Lred
<i>Cyanodictyon imperfectum</i>	Fito	Cimp
<i>Elakatothrix</i> sp.	Fito	Elspp
Chroococcales NI5	Fito	CNI5
<i>Teilingia granulate</i>	Fito	Tgra
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	Fito	Dpul
<i>Merismopedia tenuissima</i>	Fito	Mten
<i>Staurastrum smithii</i>	Fito	Ssmi
<i>Staurodesmus incus</i>	Fito	Sinc
<i>Monoraphidium</i> sp.	Fito	Mosp
<i>Eutetramorus</i> sp.	Fito	Eusp

Peridinium pusillum	Fito	Ppus
Botryococcus braunii	Fito	Bbra
Coelastrum sphaericum	Fito	Csph
Oocystis sp.4	Fito	Osp4
Nauplius	Cope	Nau
Copepodite Cyclopoida	Cope	Ccyc
Thermocyclops minutus	Cope	Tmin
Copepodite Calanoida	Cope	Ccal
Brachionus mirus	Roti	Bmir
Keratella Americana	Roti	Kame
Ptygura libera	Roti	Plib
Hexarthra intermedia	Roti	Hint
Brachionus angularis	Roti	Bang
Collotheca sp.	Roti	Cosp
Anuraeopsis spp.	Roti	Anspp
Brachionus falcatus	Roti	Bfal
Trichocerca pusilla	Roti	Tpus
Filinia longiseta	Roti	Flon
Ascomorpha spp.	Roti	Aspp
Conochilus sp.	Roti	Consp
Ceriodaphnia cornuta	Clad	Ccor
Ceriodaphnia silvestrii	Clad	Csil
Diaphanosoma birgei	Clad	Dbir
Bosmina tubicen	Clad	Btub
Daphnia laevis	Clad	Dlae
Bosminopsis deitersi	Clad	Bdei
Bosmina hagmanni	Clad	Bhag

CAPÍTULO 4 – EFEITO DO COEFICIENTE DE ATENUAÇÃO VERTICAL DA LUZ (K_d -PAR) NO PADRÃO DE CIRCULAÇÃO DOS LAGOS

INTRODUÇÃO

O padrão de circulação vertical de lagos é resultado da dinâmica da densidade da água, que, por sua vez, é determinada pela sua temperatura e pela concentração de solutos. Para lagos de água doce de baixa trofia, como os lagos do Médio Rio Doce, a concentração de solutos é pequena, sendo que a densidade da água é determinada, quase que exclusivamente, pela sua temperatura. A temperatura da água é determinada pela diferença entre a energia absorvida e emitida pelo sistema, o que é denominado de balanço de calor. Para a estimativa do balanço de calor, são levadas em consideração as principais fontes de troca de calor entre o ecossistema aquático e o seu entorno, sendo elas:

- Absorção de radiação solar de onda curta (0,3-3 μ m);
- Absorção de radiação atmosférica de onda longa (>3 μ m);
- Emissão de radiação de onda longa;
- Troca de calor entre o lago e a atmosfera via evaporação e condensação;
- Troca de calor entre o lago e a atmosfera via condução e convecção;
- Entradas de volumes de água via rios afluentes e precipitação e saídas de volumes de água via rios efluentes.

A troca de calor entre a água e o sedimento do lago, assim como a absorção de radiação de onda longa refletida por corpos na vizinhança do lago também são citadas, mas geralmente consideradas negligenciáveis (Livingstone & Imboden, 1989).

A absorção de radiação pelo corpo d'água aumenta a energia cinética das moléculas e consequentemente a temperatura do sistema. Entretanto esta absorção não é homogênea ao longo de toda a profundidade da coluna d'água, sendo que os comprimentos de onda que possuem menor interação com as moléculas e, portanto, maior penetração, são as radiações de ondas curtas entre 200nm e 1000nm, com um pico entre 400 e 500nm correspondendo à faixa da cor azul (Morel, 1974). A radiação de onda longa é completamente absorvida pela camada superficial do corpo d'água. Dessa forma, existe um aquecimento desigual das camadas, resultando numa estratificação térmica vertical do lago devido à diferença de densidade entre as camadas superficiais, mais quentes e menos densas, e as camadas mais profundas, mais frias e mais

densas. Esta estratificação gera compartimentos verticais nos lagos (i.e. epilímnio, metalímnio e hipolímnio), que são determinantes da dinâmica da comunidade planctônica. Diversos fatores afetam a penetração de luz na coluna d'água, sendo os sólidos em suspensão, o fitoplâncton e as substâncias coloridas dissolvidas, as mais importantes (Kirk, 1994).

Entre os ambientes estudados pelo programa PELD (site 4), as lagoas Carioca e Gambazinho possuem características morfométricas semelhantes (Tabela 4.1), mas comunidades planctônicas bastante diferenciadas. Como visto no capítulo 2, esta diferença é resultado do padrão de mistura das duas lagoas, sendo que a lagoa Carioca apresenta uma estratificação longa de aproximadamente oito meses e apenas um período de mistura, durante o inverno e a lagoa Gambazinho, um período de estratificação curto, com dois períodos de mistura, um no verão e outro no inverno. Observando-se os valores dos coeficientes de atenuação (K_d PAR) médios para estas duas lagoas, nota-se que lagoa Carioca é a mais escura apresentando uma média no seu K_d PAR de 1.2m^{-1} , enquanto a lagoa Gambazinho apresenta valores fluando em torno de 0.8m^{-1} (Figura 4.1 - A). Além das diferenças entre os valores de K_d PAR, Gambazinho apresenta um índice de estratificação (desvio padrão do perfil de temperatura, desde a superfície até o fundo) mais fraco que a lagoa Carioca, uma coluna d'água mais quente e uma termoclina mais profunda (Figura 4.1 - B, C e D). Todas essas diferenças são resultado da maior quantidade de energia absorvida nas camadas mais profundas da lagoa Gambazinho.

Houser (2006) mostrou que a cor da água explicou 91% da variação da profundidade da termoclina e influenciou a dinâmica térmica de um grupo de lagos temperados canadenses, evidenciando a importância de se considerar o regime de luz nos estudos hidrodinâmicos. As diferenças entre Carioca e Gambazinho nos levou a formular a hipótese de que as variações no coeficiente de atenuação seriam determinantes das diferenças de estrutura de comunidades planctônicas entre essas duas lagoas. Com isso em mente, o presente capítulo teve como objetivo modelar o efeito do coeficiente de atenuação na dinâmica térmica de um lago tropical a fim de explicar a diferença entre as estruturas de comunidade planctônica para esses dois ambientes do sistema lacustre do Vale do Rio Doce.

Tabela 4.1: Comparação entre os parâmetros morfométricos das lagoas Carioca e Gambazinho.

PARÂMETROS MORFOMÉTRICOS	Gambazinho	Carioca
Área (ha)	11.1	14.1
Volume (10^4 m ³)	50.8	67.1
Perímetro (m)	1528	1718
Comprimento máximo efetivo (m)	620	572.8
Largura máxima efetiva (m)	185	350.7
Profundidade máxima (m)	10.3	11.8
Profundidade média (m)	4.56	4.76
Prof Med : Prof Max (%)	44%	40%
Profundidade relativa (%)	2.73%	2.78%
Largura média (m)	179.7	246.2
Índice de desenvolvimento de volume	1.33	1.21
Índice de desenvolvimento de perímetro	1.28	1.28
Declividade média	5.47%	5.57%

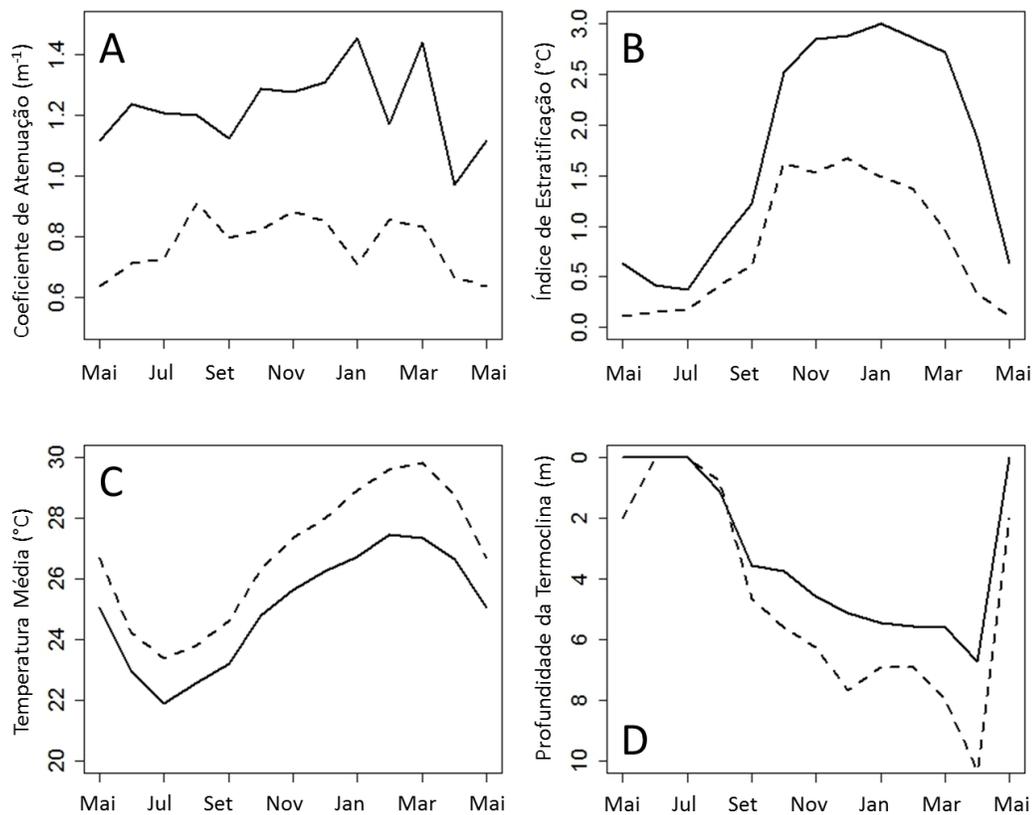


Figura 4.1: Comparação entre os valores do coeficiente de atenuação vertical da luz (A), do índice de estratificação (desvio padrão do perfil de temperatura-B), da temperatura média da coluna d'água (C) e da profundidade da termoclina (D) das lagoas Carioca (linha contínua) e Gambazinho (linha pontilhada).

MATERIAL E MÉTODOS

Modelagem matemática

Para esta simulação foi utilizado o modelo General Lake Model (GLM - Hipsey et al., 2014) desenvolvido pelo grupo *Aquatic EcoDynamics Research* da Universidade da Austrália Ocidental (*University of Western Australia*) em colaboração com o grupo *Lake Ecosystem Restoration* da Universidade de Waikato (*University of Waikato*). Este é um modelo unidimensional de código aberto voltado para a modelagem de processos físicos, principalmente a circulação e estratificação vertical de lagos e seus efeitos nas concentrações de nutrientes e na comunidade biológica. Para esta simulação foi utilizado apenas o componente físico do modelo GLM. Juntamente ao modelo GLM utilizamos os pacotes do software estatístico R versão 3.1.0 (R Core Team, 2014) “rLakeAnalyzer” (Winslow et al., 2014), “GLMr” (Hipsey et al., 2013) e “glmtools” (Read et al., 2014).

Para a calibração foram utilizados dados de sensores de alta frequência instalados na lagoa Carioca nas profundidades de 0,5m; 2,5m; 3,5m; 4,5m; 5,5m e 7m. Estes sensores mediram a temperatura da água com uma frequência de 15 minutos entre maio de 2011 e dezembro de 2012. A lagoa Gambazinho não foi amostrada e será utilizada apenas como referência do comportamento térmico de uma lagoa clara. Os dados meteorológicos para a modelagem foram fornecidos pela estação meteorológica de Timóteo, na mesma data, com uma frequência horária. Esta estação não dispunha de medições de radiação de onda longa, de forma que esta foi estimada a partir dos valores de temperatura do ar e pressão de vapor utilizando-se a fórmula fornecida por Abramowitz et al., (2012). Como os valores de onda longa foram estimados, estes foram utilizados no ajuste manual do modelo aos dados de campo.

Após a calibração, cenários foram simulados diminuindo-se apenas os valores do coeficiente de atenuação vertical, simulando um “clareamento” da lagoa Carioca. Ao longo desse gradiente o comportamento térmico das lagoas foi sendo mensurado através das três métricas nomeadamente: índice de estratificação, profundidade da termoclina e temperatura média da coluna d’água. Todas as simulações iniciaram com os mesmos valores de temperatura da água, ou seja, o mesmo perfil de temperatura independentemente do valor de Kw escolhido *a priori*. Dessa forma, as simulações iniciais foram descartadas. Para a análise foram utilizados os valores a partir do mês de setembro de 2011.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Calibração

Foi obtida uma boa calibração para o modelo (Figura 4.2 e 4.3), variando-se não mais que 10% para mais ou para menos os valores de onda longa estimados. O valor do parâmetro K_w no modelo é o equivalente ao K_d PAR mensurado em campo. Entretanto para a calibração, o valor de K_w ficou com um valor de 0.8, em relação ao valor de 1.2 para o K_d PAR mensurado. Isso mostra um desnível entre o parâmetro no modelo e o parâmetro real. Mas como os dados serão tratados de forma relativa, essa diferença não irá alterar as conclusões.

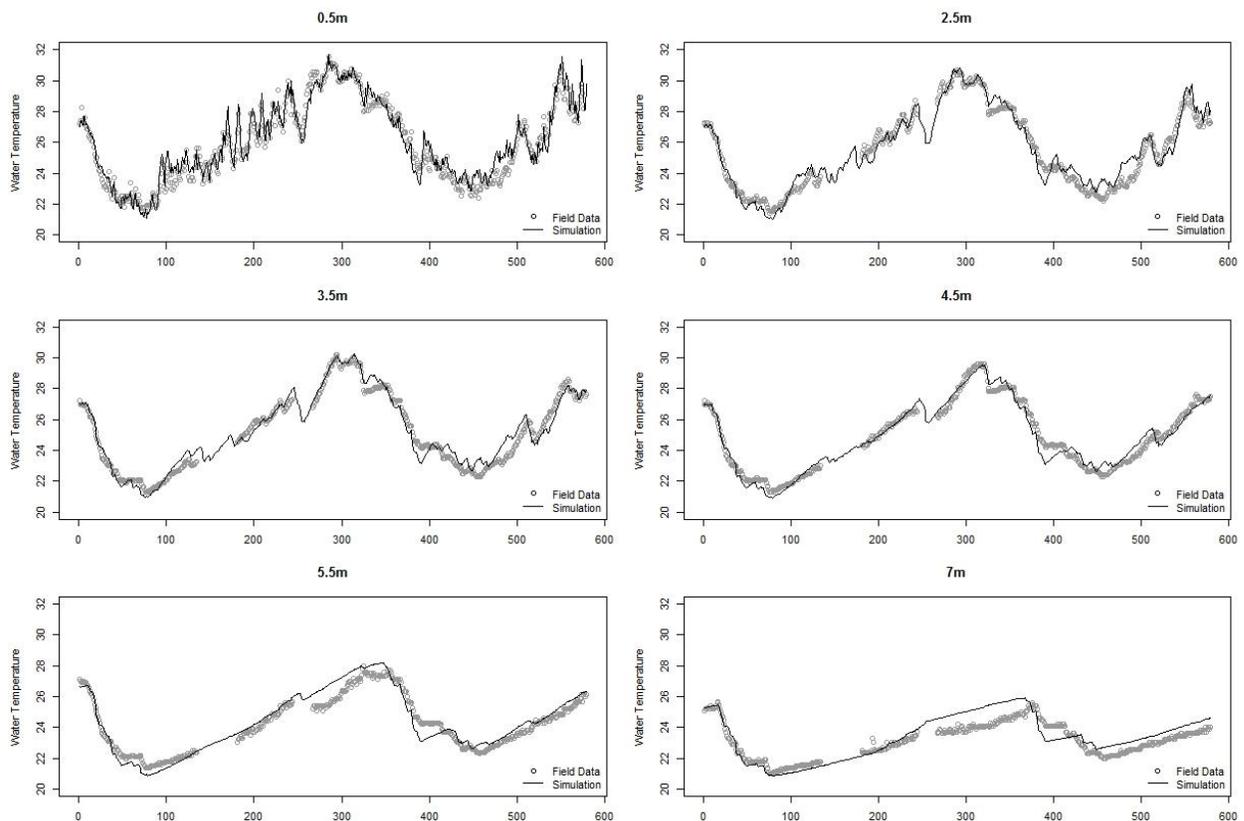


Figura 4.2: Calibração obtida para os dados de temperatura da água medida em campo e os dados simulados pelo modelo GLM.

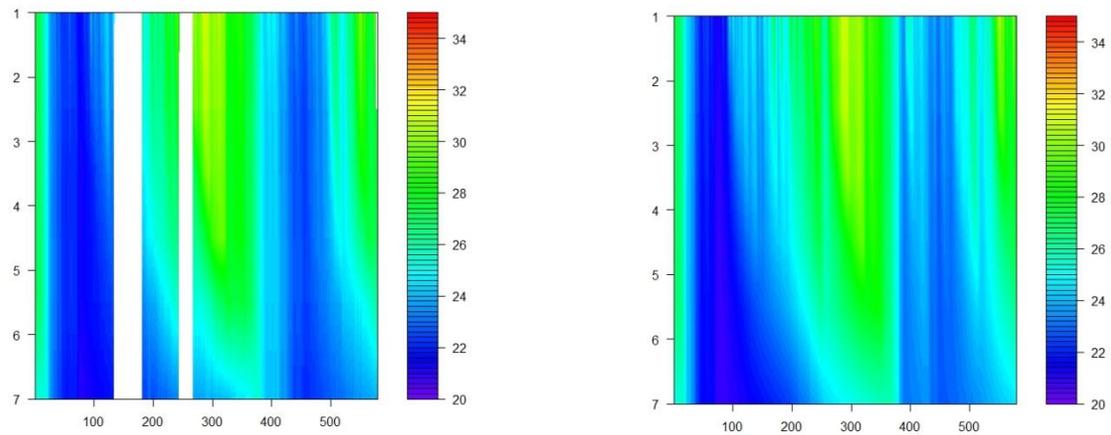


Figura 4.3: Comparação entre os perfis de temperatura dos dados observados em campo (gráfico da esquerda) e os dados simulados pelo modelo GLM (gráfico da direita).

Efeito do K_w na circulação do lago

Corroborando a hipótese proposta, lagoas com maiores valores do parâmetro K_w apresentaram uma termoclina mais superficial e mais persistente ao longo do ano (Figura 4.4). A partir de setembro de 2011 a termoclina nas lagoas escuras ($K_w > 0,8 \text{ m}^{-1}$) se inicia acima de cinco metros, enquanto a termoclina nas lagoas mais claras (K_w entre $0,4$ e $0,6 \text{ m}^{-1}$), abaixo dos cinco metros. Mudanças bruscas e erráticas na profundidade da termoclina representam o período de mistura, evidenciando que lagoas mais claras iniciam seu período de desestratificação entre abril e maio, mas as lagoas mais escuras permanecem estratificadas além de maio, sendo que algumas lagoas ($K_w > 1,0 \text{ m}^{-1}$) permanecem estratificadas durante todo o ano. O modelo mostrou um limite entre $0,2 \text{ m}^{-1}$ e $0,4 \text{ m}^{-1}$ que distinguiu lagoas que desenvolvem estratificação pelo menos uma vez no ano e lagoas que não estratificam.

Como resultado de uma termoclina mais superficial, o índice de estratificação em lagoas mais escuras é maior que em lagoas mais claras, já que a luz é completamente absorvida pelas camadas superficiais e quase nenhuma energia radiante chega às camadas mais profundas, que permanecem frias. É importante salientar que o índice de estratificação para lagoas muito claras é extremamente baixo, ficando entre 0°C e $0,5^\circ\text{C}$. Esse fato mostra que tanto as camadas superficiais, quanto as profundas possuem uma dinâmica térmica semelhante e a lagoa se encontra homogênea termicamente durante todo o ano (Figura 4.5).

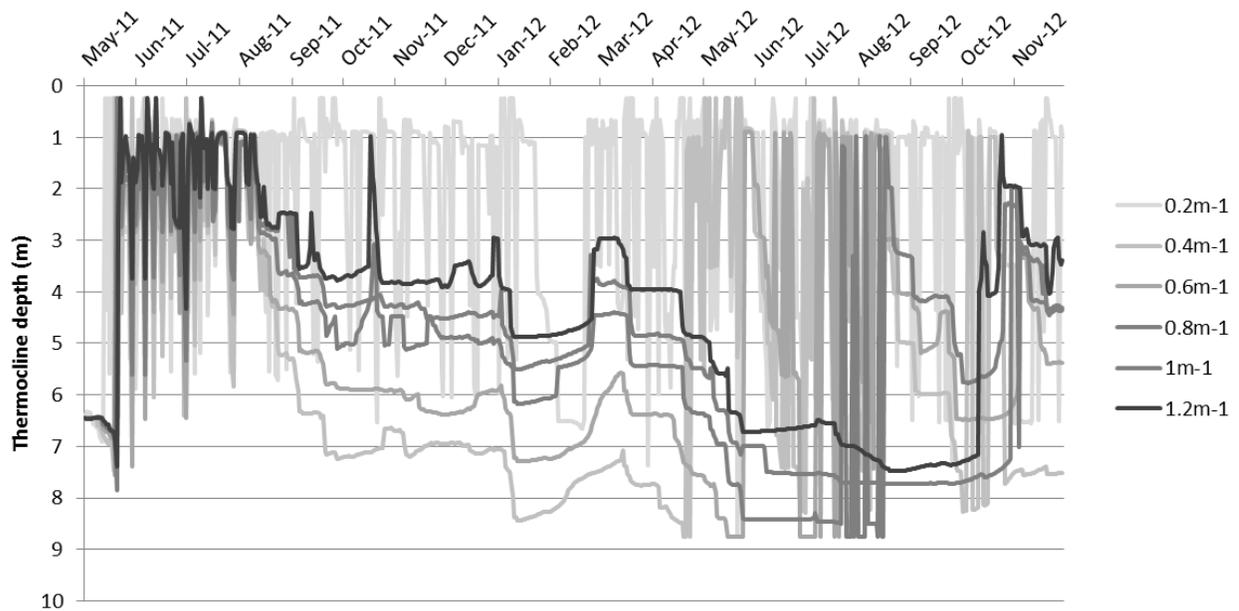


Figura 4.4: Valores da profundidade da termoclina obtidos a partir das simulações do modelo GLM com distintos valores de K_d -PAR. A profundidade da termoclina foi calculada a partir da metodologia descrita por Read et al. (2011) utilizando o pacote ‘rLakeAnalyzer’ (Winslow et al., 2014) do software R (R Core Team, 2014).

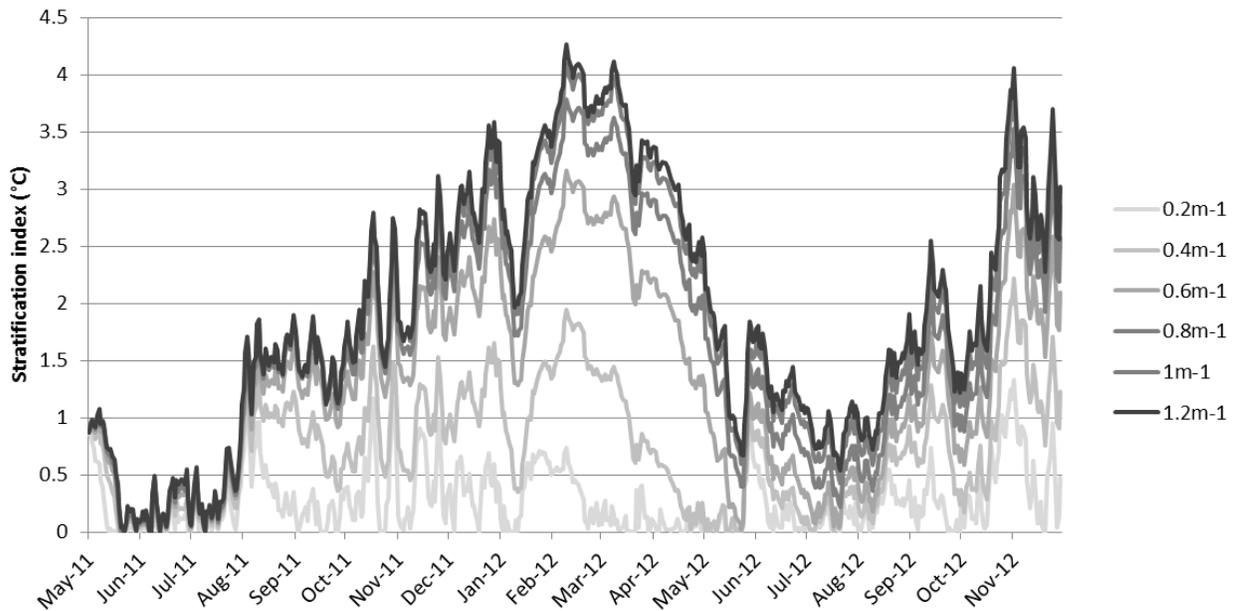


Figura 4.5: Valores do índice de estratificação (desvio padrão do perfil de temperatura) obtidos a partir das simulações do modelo GLM com distintos valores de K_d -PAR.

Quanto à temperatura média da coluna d’água, foi possível perceber que o coeficiente de atenuação age como um tampão, diminuindo a amplitude de variação da temperatura entre o verão e o inverno. Lagoas mais escuras são mais frias no verão porque o hipolímnio não recebe fontes energéticas radiantes, já que estas são absorvidas nas camadas superficiais e não possui

troca por convecção ou condução com a atmosfera, já que se encontra isolado pela estratificação constante. Nas lagoas muito claras e polimíticas, ocorre uma mistura constante e todo o sistema troca energia com o meio externo e, portanto, sua temperatura possui uma maior amplitude anual (Figura 4.6).

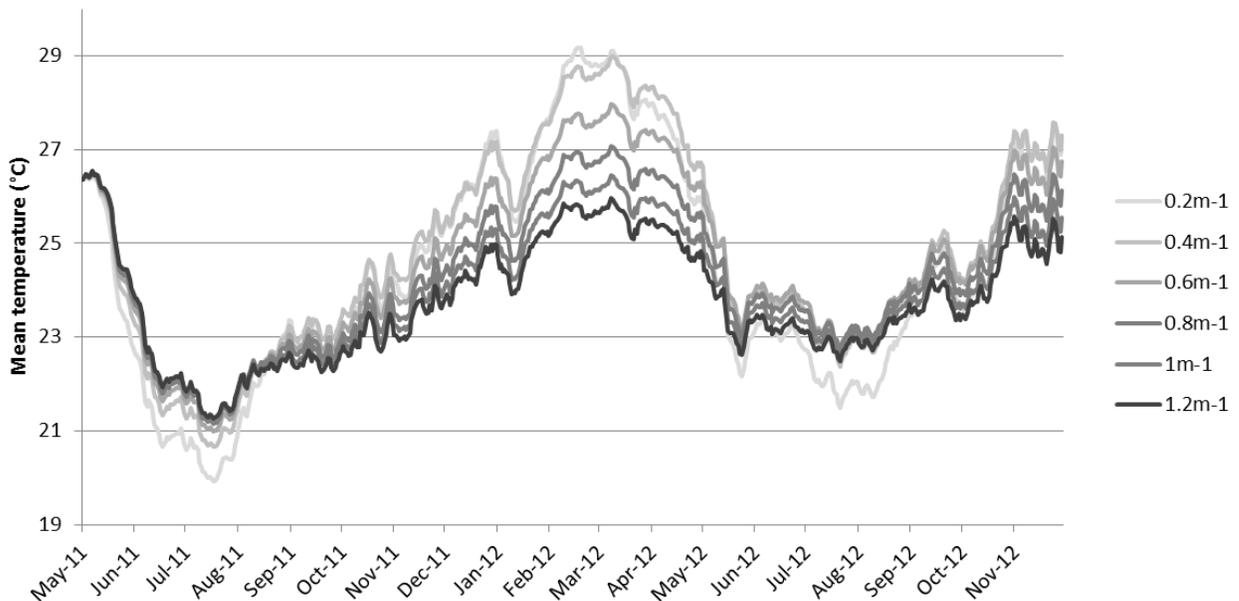


Figura 4.6: Valores da temperatura média da coluna d'água obtidos a partir das simulações do modelo GLM com distintos valores de K_d PAR.

Lewis (1983) revisou a classificação baseada no padrão de mistura de lagos dada por Hutchinson e Löffler e produziu um gráfico contendo a distribuição dos tipos de lagos tendo como base a profundidade do lago, seu fetch (como indicador de sensibilidade do lago à mistura pelo vento) e a sua posição latitudinal ajustada pela altitude (como *proxy* da sazonalidade, da temperatura e da insolação). Segundo o gráfico do autor, tanto as lagoas Gambazinho quanto Carioca deveriam ser classificadas como continuamente polimíticas quentes, estratificando durante o dia e misturando durante a noite (Figura 4.7). Entretanto, de acordo com as simulações, notou-se que lagoas com as mesmas características morfométricas e mesma posição geográfica tiveram padrões de mistura que variaram desde continuamente polimíticas, até meromíticas (i.e. constantemente estratificadas), bastando, para isso, apenas apresentarem diferenças nos seus valores do coeficiente de atenuação vertical da luz. Lewis (1983) reconheceu que os limites de seu gráfico não deveriam ser aceitos literalmente, já que outros fatores não considerados também tinham influência no padrão de circulação vertical, mas é essencial que uma nova classificação

seja proposta e que inclua o coeficiente de atenuação com uma variável preditora, principalmente para lagos tropicais.

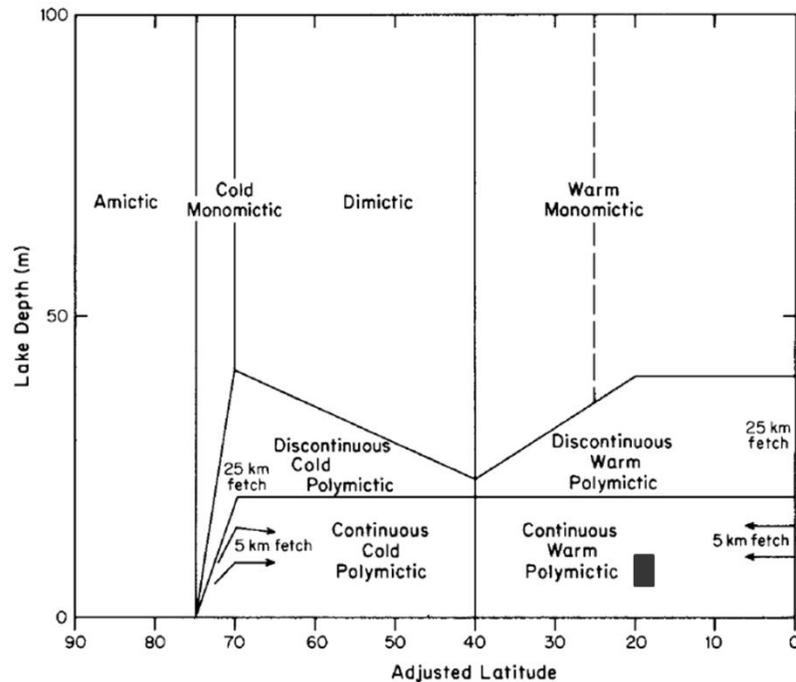


Figura 4.7: Posição (retângulo cinza) das lagoas Gambazinho e Carioca no gráfico de Lewis (1983).

Resposta das comunidades fitoplanctônicas

Em relação ao padrão de mistura, as Conjugatofíceas, principalmente as espécies do grupo funcional N_A são dependentes da presença da estratificação vertical para se desenvolverem. Já as cianobactérias, geralmente, possuem preferências por ambientes constantemente misturados (Padisák et al, 2008). Em relação à limitação luminosa, as Conjugatofíceas e as Clorofíceas são, em geral, tolerantes à fotonibição, sendo mais frequentes em ambientes claros, enquanto às cianobactérias são, em geral, pouco tolerantes à fotoinibição, preferindo ambientes com maiores valores do coeficiente de atenuação vertical da luz (Schwaderer et al., 2011). Essa característica geraria uma suposta instabilidade, já que estes dois fatores estão relacionados entre si. Assim, aumentando-se os valores do coeficiente de atenuação, a presença de Cianobactérias seria favorecida, mas ao mesmo tempo a estabilidade da coluna d'água seria elevada, favorecendo as Conjugatofíceas. De forma oposta, lagos claros deveriam apresentar baixas abundâncias de Cianobactérias, mas por serem polimíticos apresentariam uma característica que as favorece. No caso das lagoas Carioca e Gambazinho, o fator determinante foi o padrão de mistura, já que a

lagoa Gambazinho apresentou dominância de Cianobactérias, mesmo sendo clara e a lagoa Carioca apresentou dominância das Conjugatofíceas no verão, durante a estratificação térmica, mesmo sendo uma lagoa considerada escura. Dessa forma, nesse lagos de baixa trofia a quantidade disponível de luz não é, diretamente, um fator limitante para a comunidade fitoplanctônica, mas age de forma indireta comandando o padrão de mistura das lagoas e consequentemente sua estrutura de comunidade.

Novo método para avaliar a profundidade da termoclina

Uma importante característica avaliada neste capítulo foi a profundidade da termoclina. Esta pode ser realizada visualmente, por um profissional treinado, entretanto um método mais objetivo seria de grande interesse a fim de padronizar a metodologia e permitir comparações. Read et al. (2011) desenvolveu um método automático baseado na taxa de mudança da densidade entre camadas a fim de encontrar o pico de mudança na densidade, onde então se marcaria a termoclina. Este método foi implementado como uma das funções do pacote rLakeAnalyzer (Winslow et al., 2014) do software R (R Core Team, 2014) e é amplamente utilizado em estudos, principalmente sobre metabolismo aquático. Entretanto este método produz valores, nem sempre concordantes com a análise visual, já que é um método sensível a picos de temperatura fora da termoclina. Sendo assim, buscou-se a aplicação de um modelo paramétrico que representasse bem o gradiente térmico vertical e que fosse capaz de fornecer melhores estimativas da profundidade da termoclina. Escolheu-se o modelo logístico de quatro parâmetros e para a estimativa dos parâmetros utilizou-se uma estimação bayesiana via modelos autorregressivos condicionais (MAC). A metodologia está descrita em detalhes no artigo anexo no fim deste capítulo, mas um dos resultados já pode ser verificado (Figura 4.8). A estimativa da profundidade da termoclina via MAC apresenta uma menor variabilidade devido à presença da autocorrelação temporal, ou seja, a profundidade da termoclina atual estimada está correlacionada à profundidade anterior e posterior e isso evita que ela fique variando abruptamente como pode ser visto nas estimativas via metodologia rLakeAnalyzer.

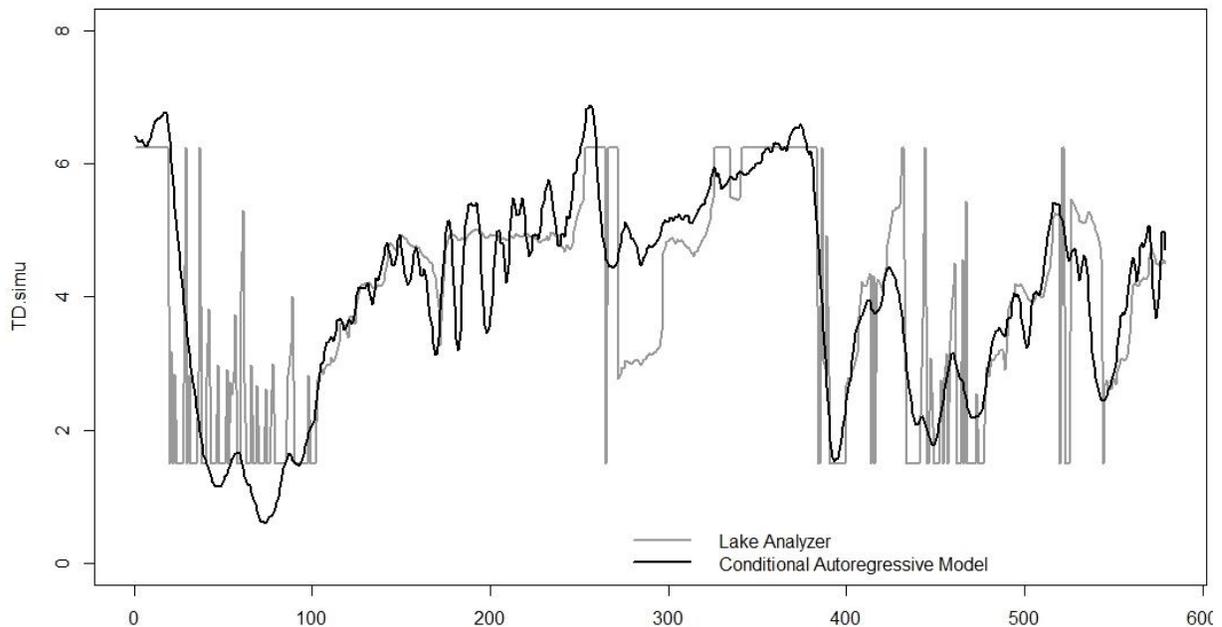


Figura 6: Estimativa da profundidade da termoclina utilizando dois métodos distintos. Um pela função do pacote rLake Analyzer e outro via modelos autorregressivos condicionais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abramowitz, G; Pouyanné, L & Ajami, H. 2012. On the information content of surface meteorology for downward atmospheric long-wave radiation synthesis. *Geophysical Research Letters*, 39(4): L04808.
- Hipsey, MR; Bruce, LC; Hamilton, DP. 2014. GLM - General Lake Model: Model overview and user information. AED Report #26, The University of Western Australia, Perth, Australia. 22pp.
- Houser, JN. 2006. Water color affects the stratification, surface temperature, heat content, and mean epilimnetic irradiance of small lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(11):2447–2455.
- Kirk, JTO. 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystem, Cambridge University Press, Cambridge.
- Lewis Jr., WM. 1983. A Revised Classification of Lakes Based on Mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40:1779–1787.
- Livingstone, DM & Imboden, DM. 1989. Annual heat balance and equilibrium temperature of Lake Aegeri, Switzerland. *Aquatic Sciences*, 51(4):351–369.

- Morel, A. 1974. Optical properties of pure water and pure sea water. *Optical aspects of Oceanography*, vol. 1, 1-24.
- Padisák, J; Crossetti, LO & Naselli-Flores, L. 2008. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621(1):1–19.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Read, JS; Hamilton, DP; Jones, ID, Muraoka, K; Winslow, LA; Kroiss, R; Wu, CH; Gaiser, E. 2011. Derivation of lake mixing and stratification indices from high-resolution lake buoy data. *Environmental Modelling & Software*, 26(11):1325–1336.
- Read, JS; Winslow, LA; Hansen, GJA; Van Den Hoek, J; Hanson, PC; Bruce, LC & Markfort, CD. 2014. Simulating 2368 temperate lakes reveals weak coherence in stratification phenology. *Ecological Modelling* 291 (2014): 142-150.
- Schwaderer, AS; Yoshiyama, K; Pinto PT, Swenson, NG; Klausmeier, CA; Litchman, E. 2011. Eco-evolutionary differences in light utilization traits and distributions of freshwater phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 56(2):589–598.
- Winslow, L; Read, J; Woolway, R; Brentrup, J; Leach, T & Zwart, J. 2014. rLakeAnalyzer: Package for the analysis of lake physics. R package version 1.4.

ARTIGO:

Manuscrito a ser submetido para a revista *Environmental Modelling & Software*

MODELING VERTICAL GRADIENTS IN WATER COLUMN: A PARAMETRIC APPROACH

Diego GF Pujoni, Paulina M Maia-Barbosa, Ludmila S Brighenti, José F Bezerra-Neto, Francisco AR Barbosa, Renato Martins Assunção

Introduction

Importance of lakes: Ecosystems services, drinking water and food, transportation and recreation Hot spots for biogeochemical cycling, lakes are very productive but also very sensitive to changes in their catchments. Thermal gradient in lakes necessarily implies a density gradient and divides the lake in 3 compartments: Epilimnion, Metalimnion, Hypolimnion.

Role of thermal gradient:

- Physical processes: Water column mixing; Turbidity
- Chemical processes: Oxygen gradient; Methane production;
- Biological processes: Plankton community structure; Plankton diel vertical migration

Methods to estimate cline depth

- Visual: Define the cline visually, through the water temperature or water density profile. Is conviniente, is subjective, specialized people are required, cannot be implemented with large data sets;
- Measuring the rate of temperature (T) or density (ρ) change: Define the cline by the highest derivative of water temperature or density in relation to depth (z) (e.g. $\delta\rho/\delta z$). Is not subjective and can be implemented with large data sets, but the rate of change estimations are made locally without using information from the whole profile thus been sensitive to the resolution of the profile.
- Our proposal: Model the cline profile using a 4 parameter logistic function and estimate the parameters through nonlinear bayesian regression. Is not subjective, can be implemented with large data sets, uses information from the whole profile, can handle parameter autocorrelation, but specialized people are required.

Objectives

Compare the rate of change and the logistic function methods in relation to: The correspondence of cline depth estimated and the performance on low resolution profiles;

Material and Methods

High resolution profile

We performed an upward and a downward high resolution temperature profile in lake Dom Helvécio each month using a Hydrolab® probe provided with depth sensor. Temperature and depth values were collected automatically at 3 seconds intervals while the probe was moving through the water column at constant velocity. The profiles were smoothed by a local polynomial regression (loess) and the fitted values of an 10cm equally spaced profile were extracted. The upward and the downward profiles were averaged, thus producing one unique profile per month. From the high resolution 10cm profile we created six downsampled profiles with distances between samples equal to 20, 50, 100, 150, 200 and 400cm. The depths of the thermocline in each month were estimated using two distinct methods, one method using the Lake analyzer (LA) software following Read et al. (2011) and the other a conditional autoregressive (CAR) logistic model estimated through a bayesian nonlinear estimation using software WinBUGS 1.4.3.

Conditional Autoregressive Logistic Model

We assumed that the temperature T in depth x in the month t has a normal distribution.

$$(T|x, t) \underset{iid}{\sim} N(\mu_{x,t}, \sigma^2)$$

With constant σ^2 and

$$\mu_{x,t} = T_{min_t} + \frac{T_{max_t} - T_{min_t}}{1 + e^{[-\beta_t(x-\tau_t)']}}$$

Where T_{min_t} and T_{max_t} are, respectively, the temperatures of the bottom and the top of the lake in month t , τ_t is the depth of thermocline, and β_t is the derivative of temperature change in relation to depth at the thermocline depth (Figure 1).

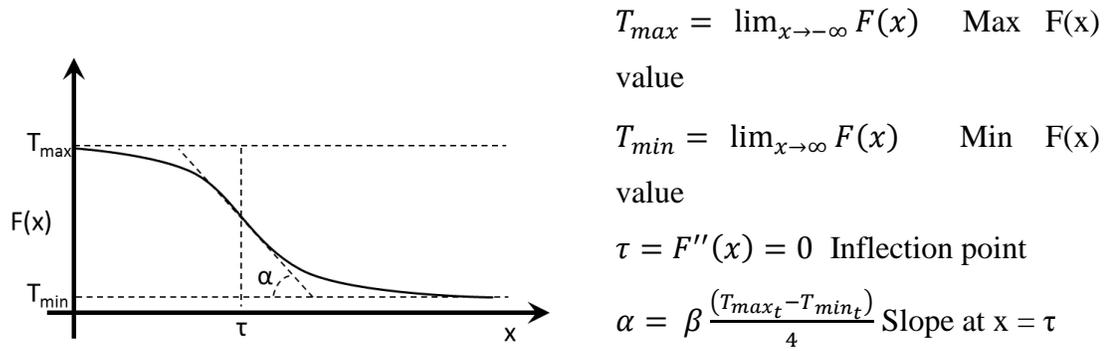


Figure 1: The four-parameter logistic function and the interpretation of its parameters

We included a temporal autocorrelation for each parameter (P) with lag equal to 1 and -1. The parameters had a unique mean (α) with a random error correlated with adjacent months (ε_i).

$$P = \alpha + \varepsilon_i$$

$$f(\varepsilon_1, \dots, \varepsilon_{60} | \lambda) \propto \exp\left(-\frac{\lambda}{2} \sum_{i \sim j} (\varepsilon_i - \varepsilon_j)^2\right)$$

Where $i \sim j$ are two adjacent months. We used flat improper priors for the mean of each one of the four parameters

$$f(\alpha_k) \propto 1 \quad k = 1 \dots 4$$

The variance was modeled as the reciprocal of the precision and we used a Gamma (0,01;0,01) distribution. The same Gamma distribution was used as a priori distribution of hyperparameters. Estimations were made using software WinBUGS 1.4.3 together with R package “R2WinBUGS” (Sturtz et al., 2005). We simulated 10000 samples and discharged the first 5000.

The cline depth from the high resolution profiles estimated using both methods were compared. The performance of each method to downsampling were measured by the Root-mean-square deviation (RMSD) between the cline depth estimated through the high resolution profile and the cline depth estimated through the downsampled profiles.

$$RMSD_i = \sqrt{\frac{\sum_{t_i=1}^{n_i} (TD_{t_i} - HRTD_{t_i})^2}{n_i}}$$

Where TD is the thermocline depth based on the downsampled profiles, $HRTD$ is the thermocline depth based on the high resolution profiles, t is the month and i is each downsampled profile (20cm, 50cm, 100cm, 150cm, 200cm and 400cm).

Results and Discussion

Comparing the thermocline depth (TD) estimated through the high resolution profile. The LA method estimations are correlated although there are some outliers in August and September (Figure 1). The CAR method systematically underestimate the TD of the LA method by 1.6 meters, but the correspondence in scale is nearly 1 (Figure 2).

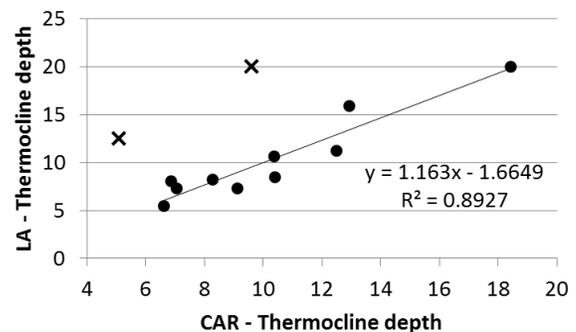
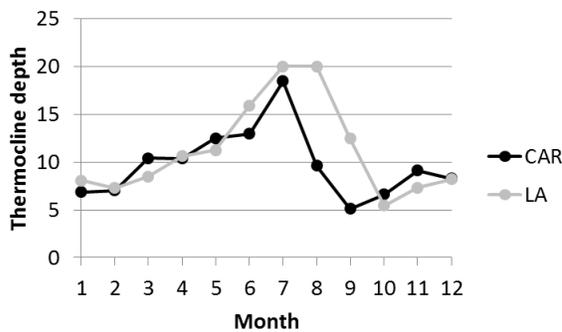


Figure 1: Comparison between thermocline depth estimated by both methods.

Figure 2: Agreement between thermocline depth estimated by both methods. The values for August and September are marked with an X and were not used in the regression.

The methods disagreed in August because the water column temperature was uniform and in September because the LA method made a poor estimation of the thermocline (Figure 3).

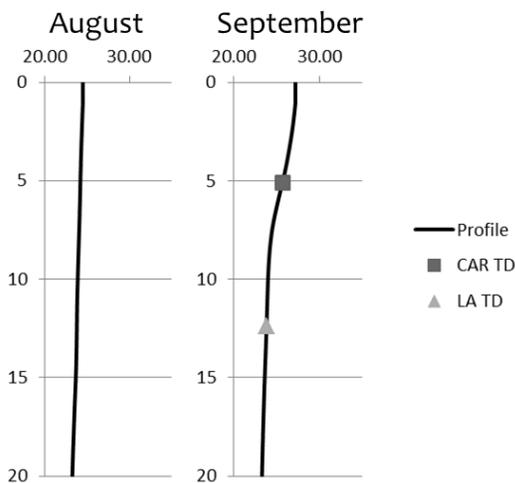


Figure 3: Months where the two methods disagreed for the estimations of thermocline

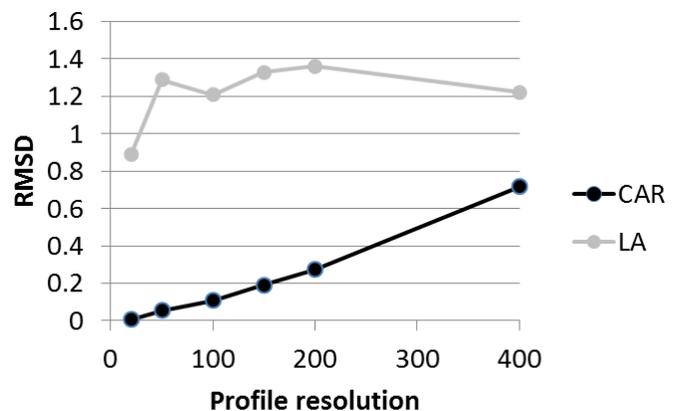


Figure 4: Root-mean-square deviation (RMSD) for each method for each downsampled profile.

The CAR method had the lowest Root-mean-square deviation (RMSD) and is more robust to downsampling (Figure 4). The method used by the Lake Analyzer (LA) software has also a good performance. The temporal autocorrelation in the parameters used by CAR method improve its estimations of the thermocline depth.

Perspectives

$$F(x) = A + \frac{(B - A)}{1 + e^{-\beta(x-\tau)}} + \frac{(C - B)}{1 + e^{-\xi(x-\gamma)}}$$

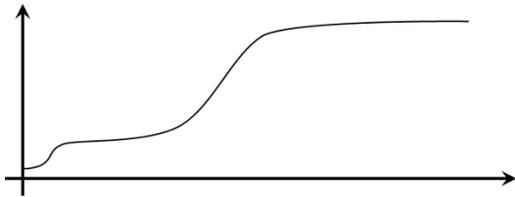


Figure 5: The graph for the 7 parameter double sigmoid function

Modeling both the parent (primary) and the secondary thermoclines using a 7 parameter double sigmoid function (Lipovetsky, 2010 – Figure 5).

Apply to a time series of 11 thermistors located in Dom Helvécio lake during 20 months collecting temperature measurements every 15 minutes.

References

- Lipovetsky, S. (2010). Double logistic curve in regression modeling. *Journal of Applied Statistics*, 37(11), 1785–1793.
- Read, J. S., Hamilton, D. P., Jones, I. D., Muraoka, K., Winslow, L. a., Kroiss, R., ... Gaiser, E. (2011). Derivation of lake mixing and stratification indices from high-resolution lake buoy data. *Environmental Modelling & Software*, 26(11), 1325–1336.
- Sturtz, S; Ligges, U & Gelman, A. 2005. R2WinBUGS: A Package for Running WinBUGS from R. *Journal of Statistical Software*, 12(3), 1-16.

CAPÍTULO 5 – MODELAGEM MATEMÁTICA DO IMPACTO DA INTRODUÇÃO DE PEIXES PISCÍVOROS NA COMUNIDADE PLANCTÔNICA DOS LAGOS DO MÉDIO RIO DOCE

INTRODUÇÃO

As relações tróficas entre espécies são importantes reguladoras da biomassa em comunidades biológicas, sendo que a modificação de qualquer nível de uma teia trófica gera impactos, em maior ou menor grau, nos níveis tróficos adjacentes e subsequentes. A estes efeitos diretos e indiretos que se propagam na teia trófica dá-se o nome de cascata trófica (Paine, 1980).

O efeito indireto de predadores sobre a biomassa de produtores vem sendo sugerido desde a década de 60 (Hodgson, 2005), mas somente a partir da década de 80 que experimentos foram realizados para provar a existência de cascatas tróficas (Carpenter et al, 1985; Carpenter and Kitchell, 1993; Carpenter et al., 1995). Cascatas tróficas já foram comprovadas experimentalmente tanto em ecossistemas aquáticos quanto terrestres (Shurin et al., 2002), entretanto ecossistemas aquáticos são mais propícios a desenvolverem cascatas tróficas em nível de comunidade porque (i) são ecossistemas discretos e homogêneos (Polis et al., 2000), (ii) a razão produção:biomassa (taxa de regeneração) das presas é mais alta que a de seus predadores (Polis et al., 2000; Shurin and Seabloom, 2005), (iii) os herbívoros possuem altas taxas de ingestão, assim como alta eficiência metabólica (Polis and Strong, 1996; Borer et al., 2005), (iv) estes sistemas recebem uma grande quantidade de material alóctone (Leroux and Loreau, 2008), (v) os produtores primários são igualmente palatáveis, vulneráveis ao pastoreio e com alta qualidade nutricional (Polis and Strong, 1996; Polis et al., 2000; Borer et al., 2005) e (vi) estes sistemas são relativamente simples e estratificados troficamente, com fortes interações entre espécies (Polis et al., 2000).

Evidentemente, nem todas estas características se aplicam a todos os ecossistemas aquáticos (Chase, 2000), especialmente as duas últimas, já que grande parte das espécies de cianobactérias são impalatáveis para o zooplâncton herbívoro (Carpenter et al., 1995) e a presença de espécies onívoras diminuem a força de interação entre espécies, estabilizando a dinâmica da teia trófica (Fagan, 1997; Attayde et al, 2010).

Atualmente, o termo cascata trófica é quase que exclusivamente associado a ecossistemas aquáticos, referindo-se ao efeito que predadores de topo exercem sobre a produtividade primária local através do controle *top-down* de suas presas herbívoras. Carpenter et al. (1985) desenvolveram a “Hipótese da Cascata Trófica” (HCT) predizendo que o aumento da biomassa de predadores de topo, especificamente peixes piscívoros, diminui a biomassa de peixes planctívoros devido ao aumento da taxa de predação. A queda da biomassa de peixes planctívoros leva a uma liberação ecológica do zooplâncton, principalmente os cladóceros herbívoros de maior tamanho corporal, que são presas vulneráveis e altamente preferidas pelos peixes. O aumento da biomassa do zooplâncton herbívoro leva a um aumento nas taxas de ingestão de algas, diminuindo sua biomassa e, conseqüentemente, a produtividade primária do sistema (Figura 1).

Neste processo em cascata, a regeneração de nutrientes pelo zooplâncton possui fundamental importância para a produtividade do fitoplâncton, produzindo uma relação unimodal entre a biomassa de zooplâncton herbívoro e a produtividade primária (Carpenter and Kitchell, 1984). Predadores intermediários com as larvas do díptero *Chaoborus* sp. e camarões da ordem Mysida podem exercer um efeito significativo sobre o zooplâncton herbívoro. Entretanto esses predadores se concentram nas presas de menor tamanho corporal, permitindo que as de maior tamanho corporal se reproduzam e controlem a biomassa do fitoplâncton (Carpenter et al, 1985). As evidências para a existência da cascata trófica em lagos foi suportada por vários experimentos e atualmente recomenda-se o uso dessa técnica de biomanipulação, conjuntamente com a redução da entrada de nutrientes, para manejo de lagos rasos temperados (Hodgson, 2005).

Entretanto, as teias tróficas de ecossistemas aquáticos são mais complexas do que a forma como são colocadas pela HCT, sendo que outros mecanismos podem ter efeito determinante sobre o controle indireto que predadores de topo exercem sobre os produtores (DeMelo, et al. 1992; Drenner & Hambright, 2002). Um grande exemplo são os lagos tropicais, onde as técnicas de biomanipulação, utilizadas para lagos temperados, não poderiam ser diretamente aplicadas, já que estes dois tipos de ecossistemas possuem características diferentes e são regidos por processos ecológicos distintos (Jeppensen et al., 2005). Ecossistemas tropicais reúnem várias características consideradas como atenuantes da cascata trófica, em especial, o baixo tamanho corporal das espécies de cladóceros e sua hábito alimentar detritívoro, alimentando-se de matéria orgânica e bactérias aderidas (Dumont, 1994; Eskinazi-Sant’Anna et al., 2002). Lagos tropicais

possuem um elevado número de espécies onívoras, principalmente de peixes, e poucas espécies nativas são exclusivamente piscívoras (Jeppensen et al., 2005). Além disso, predadores invertebrados como as larvas de *Chaoborus* sp. estão presentes em grande densidade e se reproduzem continuamente ao longo do ano, resultando numa alta taxa de predação sobre o zooplâncton herbívoro.

A presença dos predadores invertebrados é conhecida não somente por impedir a ocorrência de cascatas tróficas, mas também por inverter suas predições (Hart, 2002). Pinto-Coelho et al. (2010) usaram o termo “Cascata trófica invertida” para descrever o processo onde a introdução de espécies exóticas de peixes piscívoros, nos lagos do Médio Rio Doce, causou um aumento e não uma diminuição da biomassa de produtores nesses lagos (Figura 1). Um padrão semelhante foi descrito para um lago glacial nos Estados Unidos, onde a introdução do camarão *Mysis diluviana* modificou a estrutura da teia trófica desse lago e promoveu um aumento da biomassa de cianobactérias (Ellis et al., 2011). Estes resultados mostram que outras vias dentro da teia trófica são importantes para prever o efeito do controle *top-down* em lagos (Ramcharan et al., 2001). Carpenter & Kitchell (1992) estavam atentos a esses mecanismos e defenderam a ideia de uma teoria mais geral capaz de prever com mais precisão o resultado de cascatas tróficas. O atual desafio é elucidar os mecanismos que influenciam a força da cascata trófica e entender porque a resposta dos produtores frente à biomassa dos predadores de topo é tão variável (Shurin et al., 2002; Borer et al., 2005).

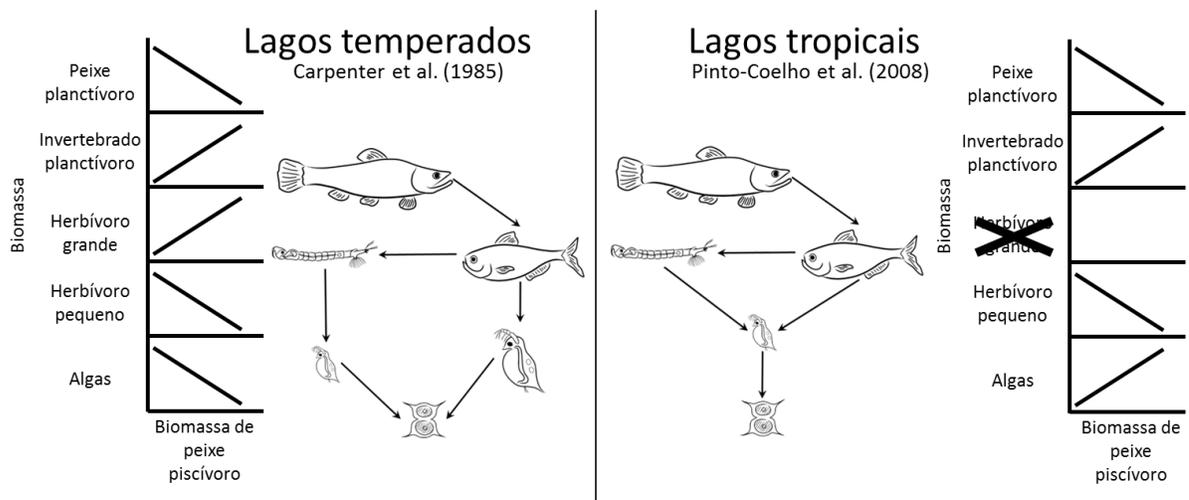


Figura 1: Modelos esquemáticos hipotéticos de uma teia trófica de lagos temperados e tropicais. Os gráficos ao lado representam as predições dos efeitos em cascata da biomassa de peixes piscívoros na biomassa dos níveis tróficos inferiores.

A área do estudo de cascatas tróficas em lagos é muito promissora e se encontra extremamente ativa (Daewel et al., 2013; Novak, 2013; Heath et al., 2014). É muito importante que uma teoria mais geral seja proposta, já que esta é uma técnica barata e ecologicamente correta de se manejar lagos, principalmente em regiões tropicais, onde se encontram concentrados os países mais carentes de recursos humanos e financeiros. Além do enfoque no manejo da produtividade primária de lagos, esta nova teoria auxiliaria na previsão mais precisa sobre o efeito de introduções de espécies exóticas em lagos (Ellis et al., 2011). Neste capítulo será apresentado um estudo de modelagem matemática que objetivou verificar os efeitos de três características das teias tróficas que influenciam a força da cascata trófica: a presença de predadores intermediários, de cladóceros de grande tamanho corporal e de onivoria.

ARTIGO

Este artigo está formatado segundo as normas do periódico *Ecological Modelling* e foi submetido no dia 17 de março de 2015

Title

Effects of food web complexity on top-down control in tropical lakes

Author names and affiliations

Diego Guimarães Florencio Pujoni^{1*}, Paulina Maria Maia-Barbosa¹, Francisco Antônio Rodrigues Barbosa¹, Carlos Ruberto Fragoso Jr.², Egbert H. van Nes³

¹Federal University of Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática. Av. Antônio Carlos, 6627. CEP. 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brazil.

²Federal University of Alagoas, Center for Technology, 57072-970, Maceio, AL, Brazil.

³Department of Aquatic Ecology & Water Quality Management, Wageningen University, PO Box 47, 6700AA Wageningen, The Netherlands.

* Corresponding author. E-mail: diegopujoni@gmail.com (phone: +55 31 88665113)

Keywords: Intraguild predation; omnivory; trophic cascade; tropical lakes; sensitivity analysis

Abstract

Top-down control in ecosystems is dependent on food web structure. In this study we developed 126 models describing different trophic links combinations in order to verify the effects of food web structure in the top-down response of shallow tropical lakes. We evaluated the effects of the presence of invertebrate predators, large-bodied herbivorous zooplankton and the degree of omnivory. The results showed that the presence of invertebrate predators and large herbivores can invert the relation between planktivorous/omnivorous fish and producers (algae). In tropical lakes, where large herbivores are absent and invertebrate predators reproduce continuously, this can result in a positive effect of piscivorous fish on algae biomass, contradicting the classical top-down response described for temperate lakes. We show that omnivory should not be analyzed as a feeding strategy in itself because it affects many food web processes and its effects are dependent on the trophic level. In our models, omnivory in intermediate trophic levels dampened the top-down control by fish, but omnivory in top trophic levels has a similar effect as apparent competition: it increased the fish carrying capacity and also the strength of the top-down trophic cascade, while simultaneously decreasing the shortest trophic level, thus reversing the relation between fish and algae.

Epigraph

As stated by Hairston and Hairston (1997) complemented by Polis and Strong (1996): “Any attempt to understand broad ecological patterns will be challenged by the complexity of nature”. “Our task as community ecologists is [...] to continue to rethink, quantify, model, and test the interplay between complexity and dynamics. Only when we embrace complexity and variability will we truly understand natural systems”.

1. Introduction

Top-down control in trophic cascades has been shown to occur in both aquatic and terrestrial environments (Shurin et al., 2002). However aquatic environments are more likely dominated by top-down control (Polis and Strong, 1996; Polis et al., 2000; Borer et al., 2005). The indirect effects of top predators on producers’ biomass in aquatic environments was suggested since the 1960’s (Hodgson, 2005) but only in the 1980’s experiments were performed to prove the existence of top-down trophic cascade in lakes (Carpenter et al, 1985; Carpenter and Kitchell, 1993; Carpenter et al., 1995; Carpenter et al., 2001). These studies led to the trophic cascade hypothesis (TCH), which states that an increase of piscivorous fish biomass reduces the population of planktivorous fish, lowering the consumption of large-bodied herbivorous zooplankton, which increases the grazing under the phytoplankton community, thus decreasing the primary production of the ecosystem. The TCH has received much evidence from enclosures (e.g. Brett and Goldman, 1996), whole-lake studies (Meijer et al., 1999) and long-term experiments (e.g. Mittelbach et al., 1995), showing that biotic interactions within the lake (i.e. differences in food web structure and composition) could explain the deviations from the classical relationships between phosphorus and chlorophyll-a or primary production (Vollenweider, 1976; Schindler, 1978; Carpenter et al., 1987).

On the other hand, not all experiments could demonstrate the existence of top-down trophic cascade in lakes, indicating that real food webs are far more complex than the food web assumed by the TCH and other compensatory and antagonistic mechanisms may play a role (DeMelo, et al. 1992; Drenner and Hambright, 2002). Among the buffering mechanisms that can be found are stochastic climatic variations (Carpenter et al. 1987), increase in water nutrient concentration by both fish and zooplankton excretion (Vanni and Findlay, 1990), macrophyte shading, competition and allelopathy (McQueen, 1990) and the presence of inedible algae (Meijer et al., 1999)

In particular, tropical and subtropical lakes have many buffering mechanism that may suppress the occurrence of top-down trophic cascades (Drenner and Hambright, 2002; Jeppesen et al., 2005). For instance, the mortality of planktivorous fish due to predation in the tropics is lower when compared to temperate regions because few tropical species are true piscivorous, and many of them have body sizes smaller than their potential prey species (Jeppesen et al., 2005). The top-down control on primary producers are also less pronounced in the tropics because large-bodied cladocerans are considered a key factor for the control of algae biomass (Dawidowicz, 1990), and tropical zooplankton species are generally smaller than the temperate ones (Gillooly and Dodson, 2000). Moreover, juvenile fish and invertebrate predators, like *Chaoborus* larvae, are dominant and reproduce throughout the year, resulting in a high predation pressure on zooplankton, particularly more vulnerable ones like cladocerans (van Leeuwen et al., 2007).

The difference in food chain length is another factor that affects the top-down response in the tropics. The presence of intermediate predators, like *Chaoborus* larvae, implies shifting from the classical three-level chain (i.e. Fish – *Daphnia* – algae) to four-level chain (i.e. Fish – *Chaoborus* – *Daphnia* – algae), and therefore we can expect a reversed correlation sign between

fish and algae. This inverted top-down response due to the presence of intermediate predators was already described from both modeling (Hart, 2002) and field studies (Pinto-Coelho et al., 2008) and has important implications for the use of biomanipulation in the tropics. Omnivory is another process also capable of changing the food chain length. Tropical fish, specially the juveniles, can also feed on zooplankton and algae (Lazzaro, 1997), introducing an intraguild predation structure in the food web, making the top-down response less predictable. These results demonstrate that other pathways within the food web may be important in describing the effects of biomanipulation (Ramcharan et al, 2001).

It is clear that trophic dynamics are directly influenced by trophic structure (Ings et al., 2009), but it is still uncertain how the complexity of the trophic structure influences top-down control, especially in lake ecosystems of warmer regions. Our aim is to analyze the role of food web structure on top-down effects of fish on producers (strength and sign of the relation), evaluating three characteristics of food web structure: the presence of omnivory, the presence of intermediate predators like *Chaoborus* larvae and the presence of large-bodied cladocera species.

2. Materials and Methods

2.1. Design of the model

We based our most complex model on the conceptual model described by Carpenter et al. (1985) with some modifications. We considered the following state variables: planktivorous fish (F), *Chaoborus* larvae (C) small-bodied cladocera (D_1), large-bodied cladocera (D_2), nanoplankton (A_1) and edible phytoplankton (A_2). Piscivorous fish were considered to be constant and included as a mortality term of planktivorous fish (m_F). We first developed a full

model including all biologically meaningful interactions between all these species (Fig. 1). From the full model we derived 125 simpler models by systematically leaving out all possible combinations of interactions and state variables except planktivorous fish, small cladocera and nanoplankton which were always present (Table A.1 online appendix). The resulted food web structures included any combination of invertebrate predator (e.g. *Chaoborus* larvae), large-bodied cladocera and edible algae and varying omnivory degree in each consumer trophic level.

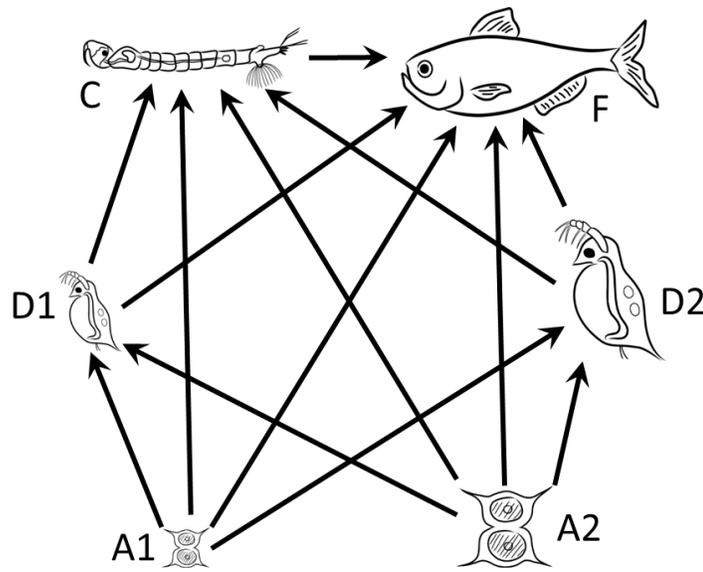


Fig. 1: The conceptual scheme of the full model.

We assumed interactions of the Lotka-Volterra type among the state variables and included a density-dependent stabilizing term in all trophic levels simulating a predation-free compartment where species density is always at its carrying capacity (Scheffer and Boer, 1995). The producers were assumed to grow logistically and the equation has the following form:

$$\frac{dD_j}{dt} = \left(r_j \left(1 - \frac{D_j}{K_j} \right) - \sum_{i=1}^M I_{ij}(D_{1...R}) D_i \right) D_j + f_j (K_j - D_j) \quad (1)$$

where D_j , r_j , K_j and f_i , are respectively the density, the growth rate, the carrying capacity and the stabilizing flux rate of producer j , and D_i is the density of consumer i . $I_{ij}(D_{1...R})$ is the ingestion rate of consumer i on food resource j , M is the number of consumers of the producer j and R is the number of food resources of consumer i . The equation for the consumers (i.e. herbivores and predators) has the following form:

$$\frac{dD_i}{dt} = \left(\sum_{j=1}^R e_{ij} I_{ij}(D_{1...R}) D_j - \sum_{l=1}^P I_{li}(D_{1...S}) D_l - m_i \right) D_i + f_i (K_i - D_i) \quad (2)$$

where e_{ij} is the efficiency conversion of consumer i on food resource j . D_i , K_i , m_i and f_i , are respectively the density, the carrying capacity, the mortality rate and the stabilizing flux rate of consumer i and D_l is the density of the predator of consumer i . $I_{li}(D_{1...S})$, is the ingestion rate of predator l on consumer i , P is the number of predators of consumer i and S is the number of food resources of predator l . The ingestion rate of the consumers was assumed to follow a Holling type II functional response generalized for R food resources:

$$I_{ij}(D_{1...R}) = \frac{p'_{ij}(D_{1...R}) a_{ij} D_j}{1 + \sum_{l=1}^R p'_{il}(D_{1...R}) a_{il} h_{il} D_l} \quad (3)$$

where, $p'_{ij}(D_{1...R})$, a_{ij} and h_{ij} are respectively the “realized” preference, attack rate and handling time parameters of consumer i on food resource j . The “realized” preference $p'_{ij}(D_{1...R})$ was assumed to have a proportion-based variation depending on the relative contribution of D_j to a total food resource density (Fasham et al. 1990):

$$p'_{ij}(D_{1...R}) = \frac{p_{ij} D_j}{\sum_{l=1}^R p_{il} D_l} \quad (4)$$

where p_{ij} is the “fundamental” preference of the consumer i on food resource j , note, by (4), that $0 \leq p'_{ij} \leq 1$ and $\sum p'_{ij} = 1$. It is important to highlight that the Holling type-II function

with density-dependent prey preferences results in a Holling type-III functional response known to stabilize food webs models (Gismervik and Andersen, 1997; Gentleman, et al. 2003).

The nutrient concentrations were not modelled explicitly but included implicitly in the primary producers' carrying capacity parameter. We didn't include an equation for the nutrient regeneration by fish and zooplankton because we focused to represent only the foraging effects of trophic interaction and also to have the producers carrying capacity as independent parameter for the calculation of the sensitivities in relation to this parameter.

The density-dependent stabilizing term was included in order to simulate natural buffering mechanisms present in real food webs (Scheffer and De Boer, 1995). When the density in the grazed compartment is below the carrying capacity the term is positive and there is an inflow of biomass to the system. This process can be interpreted biologically as the existence of refuges due to environmental heterogeneity (e.g. macrophytes) (Diehl, 1988), diel vertical and horizontal migrations by zooplankton (Dini and Carpenter, 1992), and immigration from neighboring populations (Hassell et al., 1994). When the density in the grazed compartment is above the carrying capacity the term is negative and there is a biomass outflow which can be interpreted as intratrophic predation, cannibalism, intraspecific competition and emigration (McCann et al., 1998). The stabilizing flux rate parameter (f) determines the velocity of biomass interchange between compartments.

The full model was parametrized in order to have all state variables with biomasses values greater than zero using parameters ranges found in the literature (Table A.2 online appendix). Although there are several examples of lakes with inverted biomass pyramid, the carrying capacities of the state variables were assumed to decrease with trophic level, following an

ordinary biomass pyramid which is normally found in meso-eutrophic lakes (Giorgio and Gasol, 1995).

2.2. Metrics for strength of top-down trophic cascade

We defined the strength of top-down response as the direct and indirect effects of the piscivorous biomass on the primary producers, or more precisely, the derivative (or sensitivity) of algae equilibrium biomass to a parameter that determines the piscivorous equilibrium biomass (Stone and Roberts, 1991). We used Monte Carlo sensitivity analysis to determine the average sensitivities in a wide range of parameters space. For this, each model was run 10,000 times selecting a random parameter combination uniformly distributed within a range of uncertainty in each parameter (Table A.2 online appendix). The range chosen in this study was $\pm 50\%$ of the parameter value. In each run we first stabilized the model for 1,000 time steps and then collected 11 equally spaced values of each state variable in the next 1,000 time steps. The sensitivity coefficients were then calculated as the slope between the values of parameter and the values of each state variable values at the 11 selected time steps (i.e. 1000, 1100, 1200,..., 1900, 2000). Based on these eleven slopes we could calculate two summarizing quantities. (a) the Sum of the Squared Sensitivities of all state variables according to the target parameter, and (b) the Mean of the Sensitivities calculated for each state variable according to the same target parameter. The first quantity measures how important the target parameter is for the whole model disregarding the direction (i.e. represented by the sign of the quantity) of the relation, and it was used as a proxy for the overall sensitivity of the target parameter, considering the variation in all other parameters. The second quantity conserves the direction (i.e. positive or negative) of the relation

between the state variable and the target parameter. The models didn't include the piscivorous fish explicitly and then the Mean of the Sensitivities between the mortality parameter of the planktivorous fish (m_F) and its food resources (i.e. C, D_1, D_2, A_1, A_2) were used as a proxy for the strength of top-down response as recommended in Hart (2002). Focusing on fish-algae interaction, which is the focus on trophic cascade responses, when the sensitivity of algae to fish mortality is negative, then the food web develops a classical top-down response, as expected by the TCH. Conversely, when the sensitivity of algae to fish mortality is positive, the food web develops an inverted top-down response. When the sensitivity is near zero the food web does not develop a top-down trophic cascade. The terms sensitivity of the food resource ($FR = \{C, D_1, D_2, A_1, A_2\}$) to planktivorous fish mortality (m_F), dFR/dm_F and strength of top-down response will be used interchangeably throughout the paper.

2.3. Metrics of trophic level

We used trophic level of species as a measure of its function in the food web. However, accurate measure of a species trophic level requires a detailed description of the food web energy flow, with information about the direction and the magnitude of links for all species. Such description is extremely difficult to obtain in real experiments and approximations would be useful that could be applied to binary food webs, where links are described as present or absent. Williams and Martinez (2004) compared six trophic level metrics based in binary food webs and found that the shortest trophic level (STL), defined as the shortest chain length from a consumer to a basal species plus one, gives the closest approximation to the trophic level calculated with information on the magnitude of the energy flow. In this work we evaluate the STL as a possible descriptor for the strength and direction of top-down response.

2.4. Statistical Analysis

In order to test the effect of *Chaoborus* larvae (C) and large-bodied cladocera (D_2) on trophic cascade strength we performed a linear regression with two categorical predictors plus its interactions (i.e. presence and absence). We also used an ANOVA test to evaluate the effect of the number of food resources and the effect of the shortest trophic level on top-down response. All statistical analyses were performed with software R (R Core Team, 2013) and a threshold significant level of 5% was considered.

2.5. Model simulations

The analyses were performed with the software GRIND for MATLAB which is available for free download at <http://www.sparcs-center.org/grind>.

3. Results

3.1. Overall sensitivities

Considering all the 126 models, seven of the ten most sensitive parameters were related to planktivorous fish as its stabilizing flux (f_F), mortality rate (m_F), efficiency of conversion of both *Daphnia* species and *Chaoborus* larvae (e_{FD2} , e_{FD1} , e_{FC}) and the handling time on small-bodied *Daphnia* (h_{FD1}) (Fig. A.1 online appendix). The carrying capacity of both type of algae (K_{A1} , K_{A2}) were also within the ten most sensitive parameters.

3.2. Effect of omnivory on top-down response

Focusing on the relation between fish and *Chaoborus* larvae, we can observe that the effects of omnivory are dependent on the trophic level. If we increase the number of planktivorous fish food resources we will also increase the sensitivity of *Chaoborus* larvae to fish mortality (m_F), or more precisely, increase the top-down control of fish on *Chaoborus* larvae (Fig. 2). This is the same mechanism as apparent competition, where omnivorous fish, with a prey switching mechanism among two or more preys, have higher carrying capacities and are less bottom-up controlled, thus exerting a bigger effect under its preys. On the other hand, when we increase the number of *Chaoborus* larvae food resources, it becomes less sensitive to fish top-down control because the alternation between different food resources leads to stabilization of the predator-prey cycles (Fig. 2).

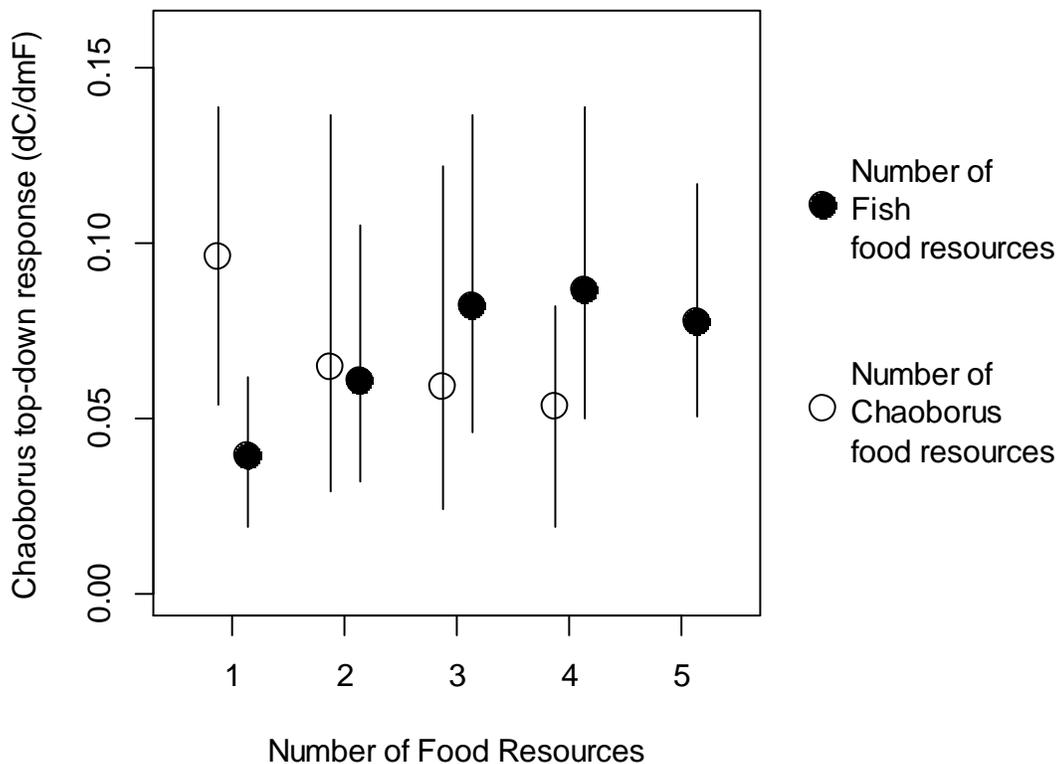


Fig. 2: Sensitivity of *Chaoborus* (C) population to fish mortality (m_F) (i.e. *Chaoborus* top-down control) in relation to both the number of planktivorous fish (F) and *Chaoborus* food resources.

The effect of omnivory on the top-down response at lower trophic levels (i.e. D_1 , D_2 , A_1 , A_2) has a more complex pattern because it is dependent on whether fish and *Chaoborus* larvae are omnivorous or not. An overall picture can be seen in Figs. A.2 and A.3 in the online appendix.

3.3. Shortest trophic chain and the top-down response

The shortest trophic level (STL) was evaluated as a categorical variable and explained 24.2% of the variability in the sensitivity of nanoplankton (A_1) to fish mortality (m_F) and 40.1% of the variability in sensitivity of edible phytoplankton (A_2) to the same parameter. Even links (2 and 4 STL) yielded low negative to high positive sensitivities (inverted top-down response) and odd links (3 STL) yielded from low positive to high negative sensitivities values (classical top-down response) (Fig. 3). Linear food chains (4 STL), where both fish and *Chaoborus* larvae were specialist with only one food resource, developed relatively weak top-down response, because the planktivorous fish was mostly bottom-up controlled.

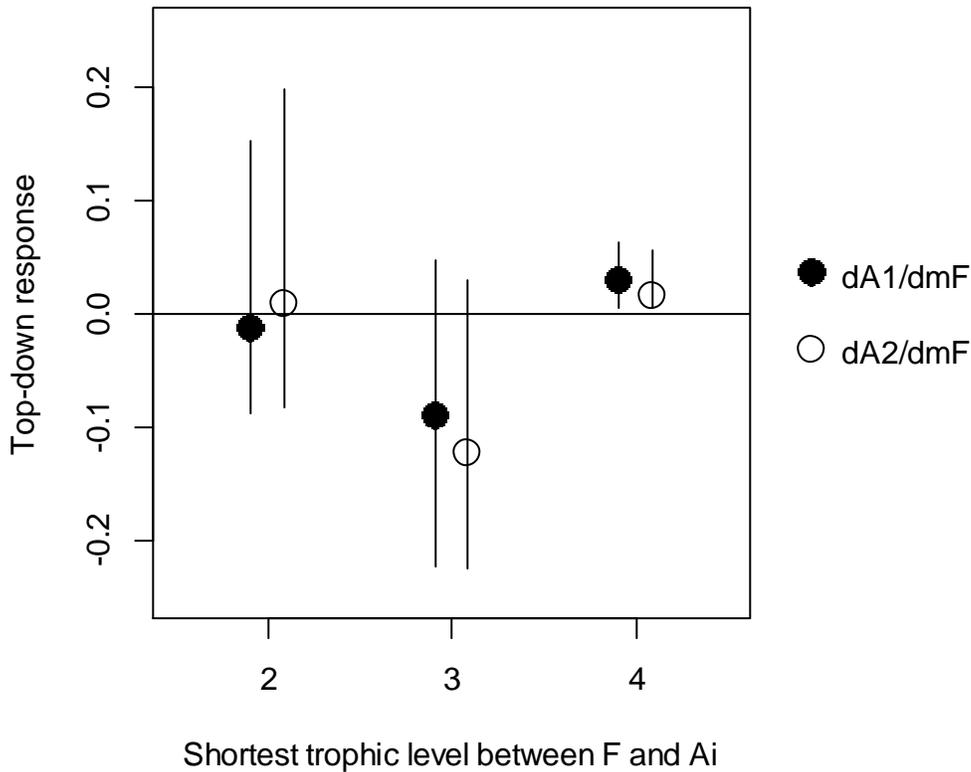


Fig. 3: Sensitivity of nanoplankton (A_1) and edible phytoplankton (A_2) to fish mortality (m_F) (i.e. top-down response) in relation to the shortest trophic level. Positive values indicate an inverted top-down response and negative values indicate classical top-down response.

3.4. *Chaoborus* and large-bodied *Daphnia* presence and top-down response

The inclusion of intermediate predator adds one more trophic level between fish and the primary producers, which reverse the direction of the relation between these two trophic levels. The presence of *Chaoborus* larvae (C) affected only the top-down response in relation to nanoplankton (A_1), because the former feeds more efficiently on small-bodied cladocera (D_1), which feeds more efficiently on A_1 . In the same line, the presence of large-bodied cladocera (D_2) affected only the top-down response in relation to edible phytoplankton (A_2), because D_2 feeds more efficiently on A_2 . The concomitant presence of large-bodied cladocera (D_2), and absence of *Chaoborus* larvae produced classical top-down responses for both algae types (A_1 and A_2). And the absence of D_2 creates the highest mean values for the sensitivities between algae and fish mortality (m_F), or in other terms, a higher probability of inverted top-down response (Fig. 4).

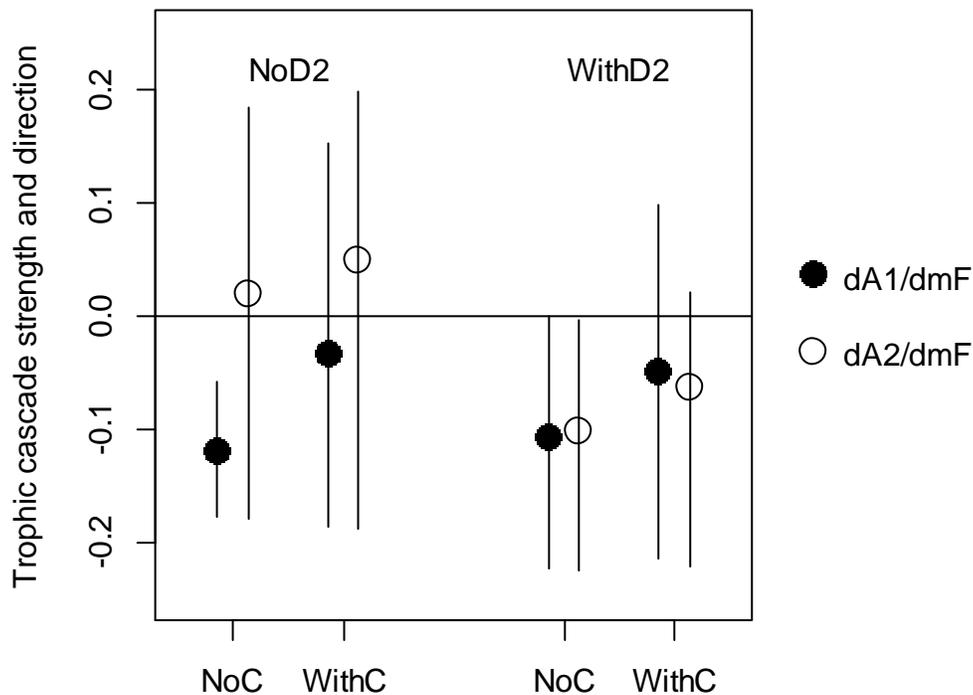


Fig. 4: Sensitivity of nanoplankton (A_1) and edible phytoplankton (A_2) to fish mortality (m_F) (i.e. top-down response) in relation to the presence and absence of *Chaoborus* (WithC/NoC) and large-bodied *Daphnia* (WithD₂/NoD₂).

4. Discussion

Our models show that the effects of omnivory on trophic cascades are hard to predict as it affects many food web processes. Some of these processes have antagonistic effects on both strength and direction of top-down response and their effects are dependent on trophic level. The overall effect of omnivory will be resulted in the sum of these effects and will be determined by the relative strength of each one. Omnivory could either increase or decrease the top-down control of prey, depending on the trophic level where it occurs. If omnivory is present in the planktivorous fish trophic level it creates a similar pattern as apparent competition (Holt, 1984; Polis and Strong, 1996), increasing the predation pressure at trophic levels lower than the prey and thus its top-down response. This apparent competition was clearly seen in our models, since *Chaoborus* larvae biomass was negatively related to large-bodied cladocera when fish was

feeding on both (results not shown). However, omnivory in the intermediate predator decreased its sensitivity to top-down control, thus dampening the top-down control.

Interestingly, linear food chains were also unlikely to result in strong top-down trophic cascades because the planktivorous fish received too little energy and were more bottom-up controlled. When the predator is omnivorous, it has a higher carrying capacity and the top-down control seems more likely to occur. This pattern was observed by Namba et al. (2008) where the addition of a predator in the fourth trophic level didn't impact the dynamics of the food web because this third consumer depends on the efficiency of the trophic links below. Hart (2002) also observed that the linear food chain model had only a modest effect of fish on phytoplankton. The author explained that dramatic changes seen in a minority of trophic cascade experiments may be due to a more complex mechanism than the conventional food chain cascade usually considered. A good example of an omnivorous predator that produces top-down trophic cascades is the sea otter that controls the herbivorous urchins (Estes and Palmisano, 1974). Another study showed that omnivory is not impeditive for a classic top-down trophic cascade to occur (Okun, et al., 2007). Polis and Strong (1996) reasoned that the alternative resources and pathways, such as detrital and other allochthonous inputs, result in donor-controlled "multichannel" omnivory, which plays a central role in consumer-resource interactions and food web dynamics. They suggested that multichannel omnivory can either dampen or facilitate the top-down control.

In tropical lakes, the top-down response of fish on algae is more likely to be inverted because both the lack of large-bodied cladocerans and the presence of *Chaoborus* larvae in high abundances. Classical top-down response were already reported for tropical lakes, however it is unknown whether invertebrate predators were present (Mazzeo et al., 2010). When planktivorous fish are present, the populations of this invertebrate planktivores are typically suppressed or

spatially restricted in some habitats. Decreasing the abundance of planktivorous fish, releases these invertebrate planktivores from predation, increasing their density and thus the predation over the herbivorous zooplankton. Such a response to increased piscivory was documented in some experimental studies of trophic cascade, where increased planktivory by *Chaoborus* cancelled the effects of decreased planktivory by fish (Drenner and Hambright, 2002). Hart (2002) proposes that a trophic cascade is stronger in *Daphnia* dominated lakes because the invertebrate predators cannot eat them. So in lakes where the zooplankton body size is small (i.e. small cladocerans and rotifers), like tropical lakes, the effect of invertebrate predators is significant and the top-down response is generally weak or inverted. Hart (2002) also predicted that increasing the rate of fish planktivory will decrease zooplankton sizes, enhance invertebrate predation on zooplankton and increase phytoplankton:zooplankton ratio, but this prediction may not hold for tropical lakes because cladocerans are small and always vulnerable to *Chaoborus* predation, and *Chaoborus* themselves are susceptible to fish predation. So increasing fish planktivory will probably decrease invertebrate predation biomass increasing the small-bodied cladocerans biomass which would control phytoplankton population, and then the relation between planktivorous fish mortality and algae biomass would be positive.

The inclusion of density-dependent stabilizing term was essential to stabilize the predator-prey dynamics, so that none of the species became extinct, making the calculation of sensitivities possible through Monte Carlo iteration. This term acted both as a buffer supplanting noisy relations, mainly due to choices of parameters values, while highlighting the most important pathways inside the complex food web structure. Scheffer and De Boer (1995), using minimal Lotka-Volterra type model, interpreted this stabilizing term as spatial heterogeneity distribution and suggested that the patchy distribution of plankton could be an explanation why natural

systems oscillate less than predicted by models. Hart (2002) called attention for the role of limitation among the intraguild predation in determining the direction and strength of the top-down response, and McCann et al., (1998) also highlighted the importance of including interference terms for the prediction of the strength of top-down trophic cascade, because these mechanisms may dampen the top-down control at the zooplankton level. In this study we confirmed the importance of the stabilizing parameter, especially for the planktivorous fish, because these parameters had high sensitivity values, being very important for the model outcomes. On the other hand, the inclusion of the stabilizing term make our conclusions restricted to environments where these stabilizing factors may play an important role in determining the equilibrium biomass for all trophic levels, a function normally related to macrophyte beds, however the structure of the food web (i.e. who eats who) is of paramount importance in determining the results

It is important to note that our models are simplifications of real food webs and the results should not be directly applied to real systems. For instance we didn't include important biotic and abiotic drivers as seasonal variations explicitly (Van Leeuwen et al., 2007), nor regeneration of nutrients by both fish and zooplankton, light limitation of primary production and all variables that influences it like macrophyte community, wind resuspension, depth, thermal stratification and the presence of bentivorous fish. Futhermore we didn't considered the ontological diet shift due to fish growth and all possible ecological interactions resulting from it, which are one of the main factors underling the middle-out control, where omnivorous fish are neither top-down, nor bottom-up controlled, but regulate the composition of upper and lower trophic levels instead (Stein et al., 1995). We also didn't include the piscivorous fish as a state variable, but analyzed only the relation between the mortality of planktivorous fish and algae biomass, which can be

interpreted as the effect of fishing or biomanipulation. If we model piscivorous fish dynamically we would probably have different results due to ecological feedbacks. The results presented here merely show that the modification of food web structure alone can generate a great complexity of outcomes.

We should continue to study the application of biomanipulation in aquatic environments, especially for warm lakes, because this is a relatively cheap and ecological friendly management tool and therefore important for many tropical and poor countries. Another important application would be the prediction of exotic piscivorous fish introduction, which we already know to be one of the great causes of biodiversity loss in aquatic ecosystems around the world.

5. Conclusion

Our results show that only the modification of food web structure (i.e. omnivory degree) may have a profound effect in top-down response. In our models, linear food chains are unlikely to be top-down controlled because predators have low energy available and are mostly bottom-up controlled. When fish is omnivorous, it has a similar effect as apparent competition promoting the predator's top-down control and, therefore, the trophic cascade strength. However, omnivory in intermediate predators' trophic levels has an opposite effect as it implies alternative trophic pathways thus dampening top-down response. Omnivory has also the property of decreasing the chain length between the predator and the producers, thus reversing the correlation between these two. As a conclusion, omnivory is not a single feature of natural communities but it encompasses many ecological processes, some of them with antagonistic effects, and dependent on trophic level position. Top-down response in tropical lakes, if not buffered by its high degree of omnivory, are more likely to be inverted, due to the absence of large-bodied herbivorous

zooplankton and the expressive presence of invertebrate predators, like *Chaoborus* larvae, which have a high impact in the energy transfer. Finally, we have to recognize that community trophic dynamics are not simple top-down or bottom-up mechanisms, but it is resulted from a combination of biotic and abiotic factors, however the role of top-down control is undeniable whether the trophic web is complex or not.

Acknowledgments

We thank Mohammad Shojaei and Deborah Hart for their valuable suggestions and comments. DGFP also thanks The Brazilian National Council for Scientific and Technological Development (CNPq, grant number: 160576/2011-3) for the PhD scholarship, The Brazilian Federal Agency for Support and Evaluation of Graduate Education (CAPES-PDSE, grant number: 19197-12-8) for the PhD sandwich scholarship at Wageningen University, the U.S. Fish and Wildlife Service and the Department of Aquatic Ecology & Water Quality Management at Wageningen University for their financial and infrastructure support.

References

- Borer, E., Seabloom, E., Shurin, J., 2005. What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology*, 86(2), 528–537. <http://dx.doi.org/10.1890/03-0816>
- Brett, M., Goldman, C., 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(15), 7723-7726.
- Carpenter, S., Kitchell, J., Hodgson, J., 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35(10), 634–639.
- Carpenter, S., Kitchell, J., Hodgson, J., Cochran, P., Elser, J., Elser, M., Lodge, D.M., Kretchmer, D., He, X., von Ende, C.N., 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology*, 68(6), 1863–1876. <http://dx.doi.org/10.2307/1939878>

- Carpenter, S.R., and J.F. Kitchell, eds. 1993. The trophic cascade in lakes. Cambridge University Press
- Carpenter, S.R., Christensen, D.L., Cole, J.J., Cottingham, K.L., He, X., Hodgson, J.R, Kitchell, J.F., Knight, S.E., Pace, M.L., Post, D.M., Schindler, D.E., Voichick, N., 1995. Biological control of eutrophication in lakes. *Environmental Science & Technology*, 29(3), 784–786.
- Carpenter, S.R., Cole, J.J., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F., Pace, M.L., Bade, D., Cottingham, K.L., Essington, T.E., Houser, J.N., Schindler, D.E., 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecological Monographs*, 71(2), 163–186.
[http://dx.doi.org/10.1890/0012-9615\(2001\)071\[0163:TCNALP\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9615(2001)071[0163:TCNALP]2.0.CO;2)
- Dawidowicz, P., 1990. Effectiveness of phytoplankton control by large-bodied and small-bodied zooplankton. *Hydrobiologia*, 200/201, 43–47. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02530327>
- DeMelo, R., France, R., McQueen, D., 1992. Biomanipulation: hit or myth? *Limnology and Oceanography*, 37(1), 192–207. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.1992.37.1.0192>
- Diehl, S., 1988. Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos*, 53, 207–214. <http://www.jstor.org/stable/3566064>
- Dini, M.L. and Carpenter, S.R., 1992. Fish predators, food availability, and diel vertical migration in *Daphnia*. *Journal of Plankton Research*, 14(3), 359–378.
<http://dx.doi.org/10.1093/plankt/14.3.359>
- Drenner, R., Hambright, K., 2002. Piscivores, trophic cascades, and lake management. *The Scientific World Journal*, 2, 284–307. <http://dx.doi.org/10.1100/tsw.2002.138>
- Estes, J., Palmisano, J., 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science*, 185, 1058–1060.

- Fasham, M.J.R., Ducklow, H.W., McKelvie, S.M., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research*, 48(3), 591–639. <http://dx.doi.org/10.1357/002224090784984678>
- Gentleman, W., Leising, A., Frost, B., Strom, S., Murray, J., 2003. Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50(22), 2847–2875. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2003.07.001>
- Gillooly, J.F., Dodson, S.I., 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. *Limnology and Oceanography*, 45(1), 22–30. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2000.45.1.0022>
- Giorgio, P. Del, Gasol, J., 1995. Biomass Distribution in Freshwater Plankton Communities. *The American Naturalist*, 146(1), 135–152. <http://www.jstor.org/stable/2463040>
- Gismervik, I., Andersen, T., 1997. Prey switching by *Acartia clausi*: experimental evidence and implications of intraguild predation assessed by a model. *Marine Ecology Progress Series*, 157, 247–259.
- Hairston, N.J., Hairston, N.S., 1997. Does food web complexity eliminate trophic-level dynamics? *The American Naturalist*, 149(5), 1001-1007. <http://www.jstor.org/stable/10.1086/286035>
- Hart, D., 2002. Intraguild predation, invertebrate predators, and trophic cascades in lake food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 218(1), 111–128. <http://dx.doi.org/10.1006/jtbi.2002.3053>
- Hassell M.P., Comins, H.N., May, R.M., 1994. Species coexistence and self-organizing spatial dynamics. *Nature*, 370, 290-292. <http://dx.doi.org/10.1038/370290a0>

- Hodgson, J., 2005. The Biologists' Forum: A trophic cascade synthesis: review of top-down mechanisms regulating lake ecosystems. *Bios*, 76(3), 137–144. [http://dx.doi.org/10.1893/0005-3155\(2005\)076\[0137:TBFATC\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1893/0005-3155(2005)076[0137:TBFATC]2.0.CO;2)
- Holt, R., 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist*, 124(3), 377–406. <http://www.jstor.org/stable/2461465>
- Ings, T.C., Montoya, J.M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C.F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J.I., Lauridsen, R.B., Ledger, M.E., Lewis, H.M., Olesen, J.M., van Veen, F.J.F., Warren, P.H., Woodward, G., 2009. Ecological networks – beyond food webs. *The Journal of Animal Ecology*, 78(1), 253–269. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x>
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Branco, C., Huszar, V., Scasso, F., 2005. Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. *Restoration and Management of Tropical Eutrophic Lakes*, 341-359.
- Lazzaro, X., 1997. Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? *Verhandlungen-Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 26, 719-730.
- Mazzeo, N., Iglesias, C., Teixeira-de Mello, F., Borthagaray, A., Fosalba, C., Ballabio, R., Larrea, D, Vilches, J, García, S, Pacheco, J.P., Jeppesen, E., 2010. Trophic cascade effects of *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) in subtropical lakes food webs: a mesocosm approach. *Hydrobiologia*, 644(1), 325–335. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-010-0197-8>

- McCann, K., Hastings, A., Strong, D., 1998. Trophic cascades and trophic trickles in pelagic food webs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1392), 205-209. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.1998.0283>
- Mcqueen, D.J., 1990: Manipulating lake community structure where do we go from here? *Freshwater Biology*. 23(3), 613-620. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.1990.tb00299.x>
- Meijer, M., Boois, I. De, Scheffer, M., Portielje, R., Hoesper, H., 1999. Biomanipulation in shallow lakes in The Netherlands: an evaluation of 18 case studies. In *Shallow Lakes '98. Developments in Hydrobiology*, 143, 13-30. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-017-2986-4_2
- Mittelbach, G.G., A.M. Turner, D.J. Hall, J.E. Rettig, and C.W. Osenberg, 1995. Perturbation and resilience: a long-term, whole-lake study of predator extinction and reintroduction. *Ecology*, 76(8), 2347-2360. <http://dx.doi.org/10.2307/2265812>
- Namba, T., Tanabe, K., Maeda, N., 2008. Omnivory and stability of food webs. *Ecological Complexity*, 5(2), 73–85. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2008.02.001>
- Okun, N., Brasil, J., Attayde, J.L., Costa, I.A.S., 2007. Omnivory does not prevent trophic cascades in pelagic food webs. *Freshwater Biology*, 53(1), 129-138. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01872.x>
- Pinto-Coelho, R.M., Bezerra-Neto, J.F., Miranda, F., Mota, T.G., Resck, R., Santos, A.M., Maia-Barbosa, P.M., Mello, N.A.S.T., Marques, M.M, Campos, M.O., Barbosa, F.A.R., 2008. The inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian journal of biology* =

- Revista brasileira de biologia, 68(4), 1025–1037. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842008000500010>
- Polis, G., Strong, D., 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, 147(5), 813–846. <http://www.jstor.org/stable/2463091>
- Polis, G., Sears, A., Huxel, G., Strong, D., Maron, J., 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(11), 473–475.
- R Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Ramcharan, C.W., McQueen, D.J., Perez-Fuentetaja, A., Yan, N.D., Demers, E., Rusak, J., 2001. Analyses of lake food webs using individual-based models to estimate *Chaoborus* production and consumption. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie. Special Issues in Advances in Limnology*, 56, 101-126.
- Scheffer, M., De Boer, R., 1995. Implications of spatial heterogeneity for the paradox of enrichment. *Ecology*, 76(7), 2270–2277. <http://dx.doi.org/10.2307/1941701>
- Schindler, D.W., 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's lakes. *Limnology and Oceanography*, 23(3), 478-486. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.1978.23.3.0478>
- Shurin, J., Borer, E., Seabloom, E. Anderson, K, Blanchette, C.A., Broitman, B., Cooper, S.D., Halpern, B.S., 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters*, 5, 785–791. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00381.x>
- Stein, R. A., DeVries, D. R., Dettmers, J. M., 1995. Food-web regulation by a planktivore: exploring the generality of the trophic cascade hypothesis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(11), 2518–2526. <http://dx.doi.org/10.1139/f95-842>

- Stone, L. Roberts, A., 1991. Conditions for a species to gain advantage from the presence of competitors. *Ecology*, 72(6), 1964-1972. <http://dx.doi.org/10.2307/1941551>
- Van Leeuwen, E., Lacerot, G., van Nes, E. H., Hemerik, L., Scheffer, M., 2007. Reduced top-down control of phytoplankton in warmer climates can be explained by continuous fish reproduction. *Ecological Modelling*, 206(1-2), 205–212. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.03.039>
- Vanni, M., Findlay, D., 1990. Trophic cascades and phytoplankton community structure. *Ecology*, 71(3), 921–937. <http://dx.doi.org/10.2307/1937363>
- Vollenweider, R.A., 1976. Advances in defining critical loading levels for P in lake eutrophication. *Memorie dell'Instituto Italiano di Idrobiologia* 33:53-83.
- Williams, R.J., Martinez, N.D., 2004. Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data. *The American Naturalist*, 163(3), 458–468. <http://dx.doi.org/10.1086/381964>

Online Appendix

Table A.1: Food resources of each state variable in each model. The state variables are planktivorous fish (F), *Chaoborus* larvae (C) small-bodied cladocera (D_1), large-bodied cladocera (D_2), nanoplankton (A_1) and edible phytoplankton (A_2)

Model	F food resources	C food resources	D1 food resources	D2 food resources
1	D1	-	A1	-
2	D1	-	A1-A2	-
3	D1-A2	-	A1	-
4	D1-A2	-	A1-A2	-
5	D1-A2-A1	-	A1	-
6	D1-A2-A1	-	A1-A2	-
7	C	D1	A1	-
8	C	D1	A1-A2	-
9	C	D1-A1	A1	-
10	C	D1-A1	A1-A2	-
11	C	D1-A1-A2	A1	-
12	C	D1-A1-A2	A1-A2	-
13	C-D1	D1	A1	-
14	C-D1	D1	A1-A2	-

15	C-D1	D1-A1	A1	-
16	C-D1	D1-A1	A1-A2	-
17	C-D1	D1-A1-A2	A1	-
18	C-D1	D1-A1-A2	A1-A2	-
19	C-D1-A2	D1	A1	-
20	C-D1-A2	D1	A1-A2	-
21	C-D1-A2	D1-A1	A1	-
22	C-D1-A2	D1-A1	A1-A2	-
23	C-D1-A2	D1-A1-A2	A1	-
24	C-D1-A2	D1-A1-A2	A1-A2	-
25	C-D1-A2-A1	D1	A1	-
26	C-D1-A2-A1	D1	A1-A2	-
27	C-D1-A2-A1	D1-A1	A1	-
28	C-D1-A2-A1	D1-A1	A1-A2	-
29	C-D1-A2-A1	D1-A1-A2	A1	-
30	C-D1-A2-A1	D1-A1-A2	A1-A2	-
31	D2	-	A1	A2
32	D2	-	A1-A2	A2
33	D2-D1	-	A1	A2
34	D2-D1	-	A1-A2	A2
35	D2-D1-A2	-	A1	A2
36	D2-D1-A2	-	A1-A2	A2
37	D2-D1-A2-A1	-	A1	A2
38	D2-D1-A2-A1	-	A1-A2	A2
39	C	D1	A1	A2
40	C	D1	A1-A2	A2
41	C	D1-D2	A1	A2
42	C	D1-D2	A1-A2	A2
43	C	D1-D2-A1	A1	A2
44	C	D1-D2-A1	A1-A2	A2
45	C	D1-D2-A1-A2	A1	A2
46	C	D1-D2-A1-A2	A1-A2	A2
47	C-D2	D1	A1	A2
48	C-D2	D1	A1-A2	A2
49	C-D2	D1-D2	A1	A2
50	C-D2	D1-D2	A1-A2	A2
51	C-D2	D1-D2-A1	A1	A2
52	C-D2	D1-D2-A1	A1-A2	A2
53	C-D2	D1-D2-A1-A2	A1	A2
54	C-D2	D1-D2-A1-A2	A1-A2	A2
55	C-D2-D1	D1	A1	A2
56	C-D2-D1	D1	A1-A2	A2
57	C-D2-D1	D1-D2	A1	A2
58	C-D2-D1	D1-D2	A1-A2	A2
59	C-D2-D1	D1-D2-A1	A1	A2
60	C-D2-D1	D1-D2-A1	A1-A2	A2
61	C-D2-D1	D1-D2-A1-A2	A1	A2
62	C-D2-D1	D1-D2-A1-A2	A1-A2	A2
63	C-D2-D1-A2	D1	A1	A2
64	C-D2-D1-A2	D1	A1-A2	A2
65	C-D2-D1-A2	D1-D2	A1	A2
66	C-D2-D1-A2	D1-D2	A1-A2	A2
67	C-D2-D1-A2	D1-D2-A1	A1	A2
68	C-D2-D1-A2	D1-D2-A1	A1-A2	A2
69	C-D2-D1-A2	D1-D2-A1-A2	A1	A2
70	C-D2-D1-A2	D1-D2-A1-A2	A1-A2	A2
71	C-D2-D1-A2-A1	D1	A1	A2
72	C-D2-D1-A2-A1	D1	A1-A2	A2
73	C-D2-D1-A2-A1	D1-D2	A1	A2
74	C-D2-D1-A2-A1	D1-D2	A1-A2	A2
75	C-D2-D1-A2-A1	D1-D2-A1	A1	A2

76	C-D2-D1-A2-A1	D1-D2-A1	A1-A2	A2
77	C-D2-D1-A2-A1	D1-D2-A1-A2	A1	A2
78	C-D2-D1-A2-A1	D1-D2-A1-A2	A1-A2	A2
79	D2	-	A1	A2-A1
80	D2	-	A1-A2	A2-A1
81	D2-D1	-	A1	A2-A1
82	D2-D1	-	A1-A2	A2-A1
83	D2-D1-A2	-	A1	A2-A1
84	D2-D1-A2	-	A1-A2	A2-A1
85	D2-D1-A2-A1	-	A1	A2-A1
86	D2-D1-A2-A1	-	A1-A2	A2-A1
87	C	D1	A1	A2-A1
88	C	D1	A1-A2	A2-A1
89	C	D1-D2	A1	A2-A1
90	C	D1-D2	A1-A2	A2-A1
91	C	D1-D2-A1	A1	A2-A1
92	C	D1-D2-A1	A1-A2	A2-A1
93	C	D1-D2-A1-A2	A1	A2-A1
94	C	D1-D2-A1-A2	A1-A2	A2-A1
95	C-D2	D1	A1	A2-A1
96	C-D2	D1	A1-A2	A2-A1
97	C-D2	D1-D2	A1	A2-A1
98	C-D2	D1-D2	A1-A2	A2-A1
99	C-D2	D1-D2-A1	A1	A2-A1
100	C-D2	D1-D2-A1	A1-A2	A2-A1
101	C-D2	D1-D2-A1-A2	A1	A2-A1
102	C-D2	D1-D2-A1-A2	A1-A2	A2-A1
103	C-D2-D1	D1	A1	A2-A1
104	C-D2-D1	D1	A1-A2	A2-A1
105	C-D2-D1	D1-D2	A1	A2-A1
106	C-D2-D1	D1-D2	A1-A2	A2-A1
107	C-D2-D1	D1-D2-A1	A1	A2-A1
108	C-D2-D1	D1-D2-A1	A1-A2	A2-A1
109	C-D2-D1	D1-D2-A1-A2	A1	A2-A1
110	C-D2-D1	D1-D2-A1-A2	A1-A2	A2-A1
111	C-D2-D1-A2	D1	A1	A2-A1
112	C-D2-D1-A2	D1	A1-A2	A2-A1
113	C-D2-D1-A2	D1-D2	A1	A2-A1
114	C-D2-D1-A2	D1-D2	A1-A2	A2-A1
115	C-D2-D1-A2	D1-D2-A1	A1	A2-A1
116	C-D2-D1-A2	D1-D2-A1	A1-A2	A2-A1
117	C-D2-D1-A2	D1-D2-A1-A2	A1	A2-A1
118	C-D2-D1-A2	D1-D2-A1-A2	A1-A2	A2-A1
119	C-D2-D1-A2-A1	D1	A1	A2-A1
120	C-D2-D1-A2-A1	D1	A1-A2	A2-A1
121	C-D2-D1-A2-A1	D1-D2	A1	A2-A1
122	C-D2-D1-A2-A1	D1-D2	A1-A2	A2-A1
123	C-D2-D1-A2-A1	D1-D2-A1	A1	A2-A1
124	C-D2-D1-A2-A1	D1-D2-A1	A1-A2	A2-A1
125	C-D2-D1-A2-A1	D1-D2-A1-A2	A1	A2-A1
126	C-D2-D1-A2-A1	D1-D2-A1-A2	A1-A2	A2-A1

Table A.2: Values of the parameters and the range of values used in the Monte Carlo Analysis with references.

Parameter	Definition	Value	50% Lmin	50% Lmax	References
aD1A1	Attack rate of D1 on A1	1.8	0.9	2.7	McMahon (1965); McMahon & Rigler (1965)
aD1A2	Attack rate of D1 on A2	1.4	0.7	2.1	McMahon (1965); McMahon & Rigler (1965)
aD2A1	Attack rate of D2 on A1	0.9	0.45	1.35	McMahon (1965); McMahon & Rigler (1965)
aD2A2	Attack rate of D2 on A2	1.3	0.65	1.95	McMahon (1965); McMahon & Rigler (1965)
aCA1	Attack rate of C on A1	1	0.5	1.5	Vinyard & Menger (1980); Spitze (1985)
aCA2	Attack rate of C on A2	1	0.5	1.5	Vinyard & Menger (1980); Spitze (1985)
aCD1	Attack rate of C on D1	1	0.5	1.5	Vinyard & Menger (1980); Spitze (1985)
aCD2	Attack rate of C on D2	0.5	0.25	0.75	Vinyard & Menger (1980); Spitze (1985)
aFA1	Attack rate of F on A1	0.5	0.25	0.75	Hjelm J & Persson L, 2001
aFA2	Attack rate of F on A2	0.5	0.25	0.75	Hjelm J & Persson L, 2001
aFD1	Attack rate of D on D1	0.8	0.4	1.2	Hjelm J & Persson L, 2001
aFD2	Attack rate of D on D2	0.9	0.45	1.35	Hjelm J & Persson L, 2001
aFC	Attack rate of F on C	0.8	0.4	1.2	Hjelm J & Persson L, 2001
eD1A1	Efficiency of conversion of ingested A1 in D1 biomass	0.6	0.3	0.9	Jørgensen, et al. 1991
eD1A2	Efficiency of conversion of ingested A2 in D1 biomass	0.6	0.3	0.9	Jørgensen, et al. 1991
eD2A1	Efficiency of conversion of ingested A1 in D2 biomass	0.6	0.3	0.9	Jørgensen, et al. 1991
eD2A2	Efficiency of conversion of ingested A2 in D2 biomass	0.6	0.3	0.9	Jørgensen, et al. 1991
eCA1	Efficiency of conversion of ingested A1 in C biomass	0.3	0.15	0.45	Jørgensen, et al. 1991
eCA2	Efficiency of conversion of ingested A2 in C biomass	0.3	0.15	0.45	Jørgensen, et al. 1991
eCD1	Efficiency of conversion of ingested D1 in C biomass	0.6	0.3	0.9	Jørgensen, et al. 1991
eCD2	Efficiency of conversion of ingested D2 in C biomass	0.6	0.3	0.9	Jørgensen, et al. 1991
eFA1	Efficiency of conversion of ingested A1 in F biomass	0.3	0.15	0.45	Jørgensen, et al. 1991
eFA2	Efficiency of conversion of ingested A2 in F biomass	0.3	0.15	0.45	Jørgensen, et al. 1991
eFD1	Efficiency of conversion of ingested D1 in F biomass	0.6	0.3	0.9	Jørgensen, et al. 1991
eFD2	Efficiency of conversion of ingested D2 in F biomass	0.6	0.3	0.9	Jørgensen, et al. 1991
eFC	Efficiency of conversion of ingested C in F biomass	0.6	0.3	0.9	Jørgensen, et al. 1991
hD1A1	Handling time of D1 on A1	0.5	0.25	0.75	McMahon (1965); McMahon & Rigler (1965)
hD1A2	Handling time of D1 on A2	1	0.5	1.5	McMahon (1965); McMahon & Rigler (1965)
hD2A1	Handling time of D2 on A1	0.8	0.4	1.2	McMahon (1965); McMahon & Rigler (1965)
hD2A2	Handling time of D2 on A2	0.5	0.25	0.75	McMahon (1965); McMahon & Rigler (1965)
hCA1	Handling time of C on A1	2	1	3	Vinyard & Menger (1980); Spitze (1985)
hCA2	Handling time of C on A2	2	1	3	Vinyard & Menger (1980); Spitze (1985)
hCD1	Handling time of C on D1	2	1	3	Vinyard & Menger (1980); Spitze (1985)
hCD2	Handling time of C on D2	4	2	6	Vinyard & Menger (1980); Spitze (1985)
hFA1	Handling time of F on A1	3	1.5	4.5	Hjelm J & Persson L, 2001
hFA2	Handling time of F on A2	3	1.5	4.5	Hjelm J & Persson L, 2001
hFD1	Handling time of F on D1	3.5	1.75	5.25	Hjelm J & Persson L, 2001
hFD2	Handling time of F on D2	2.5	1.25	3.75	Hjelm J & Persson L, 2001
hFC	Handling time of F on C	2.5	1.25	3.75	Hjelm J & Persson L, 2001
iA1	Flow rate of A1	0.1	0.05	0.15	Chosen by calibration
iA2	Flow rate of A2	0.1	0.05	0.15	Chosen by calibration
iD1	Flow rate of D1	0.1	0.05	0.15	Chosen by calibration
iD2	Flow rate of D2	0.1	0.05	0.15	Chosen by calibration
iC	Flow rate of C	0.1	0.05	0.15	Chosen by calibration
iF	Flow rate of F	0.1	0.05	0.15	Chosen by calibration
KA1	Carrying capacity of A1	5	2.5	7.5	Value for mesotrophic lake
KA2	Carrying capacity of A2	5	2.5	7.5	Value for mesotrophic lake

KD1	Carrying capacity of D1	3	1.5	4.5	Decreasing biomass pyramid
KD2	Carrying capacity of D2	3	1.5	4.5	Decreasing biomass pyramid
KC	Carrying capacity of C	2	1	3	Decreasing biomass pyramid
KF	Carrying capacity of F	1	0.5	1.5	Decreasing biomass pyramid
mD1	Mortality rate of D1	0.28	0.14	0.42	We chose a value of 0.1 in relation to Scheffer & Boer (1995) for D2. D1 have higher mortality due to high metabolic demand. The higher mortality rate of Fish is due to piscivory.
mD2	Mortality rate of D2	0.1	0.05	0.15	
mC	Mortality rate of C	0.05	0.025	0.075	
mF	Mortality rate of F	0.15	0.075	0.225	
pD1A1	Fundamental preference of D1 on A1	0.5	0.25	0.75	Assumed no fundamental differences between food resources
pD1A2	Fundamental preference of D1 on A2	0.5	0.25	0.75	
pD2A1	Fundamental preference of D2 on A1	0.5	0.25	0.75	
pD2A2	Fundamental preference of D2 on A2	0.5	0.25	0.75	
pCA1	Fundamental preference of C on A1	0.25	0.125	0.375	
pCA2	Fundamental preference of C on A2	0.25	0.125	0.375	
pCD1	Fundamental preference of C on D1	0.25	0.125	0.375	
pCD2	Fundamental preference of C on D2	0.25	0.125	0.375	
pFA1	Fundamental preference of F on A1	0.2	0.1	0.3	
pFA2	Fundamental preference of F on A2	0.2	0.1	0.3	
pFD1	Fundamental preference of F on D1	0.2	0.1	0.3	
pFD2	Fundamental preference of F on D2	0.2	0.1	0.3	
pFC	Fundamental preference of F on C	0.2	0.1	0.3	
rA1	Maximum growth rate of A1	0.5	0.25	0.75	Scheffer & Boer (1995)
rA2	Maximum growth rate of A2	0.5	0.25	0.75	Scheffer & Boer (1995)

References:

- Hjelm J & Persson L, 2001. Size-dependent attack rate and handling capacity: inter-cohort competition in a zooplanktivorous fish. *Oikos*, 95:520–532.
- Jørgensen, SE; Nielsen, SN and Jørgensen, LA. 1991. Handbook of Ecological Parameters and Ecotoxicology. Elsevier Science Limited. Amsterdam. 1263p.
- McMahon J & Rigler F, 1965. Feeding rate of *Daphnia magna* Straus in different foods labeled with radioactive phosphorus. *Limnology and Oceanography*, 10(1):105–113.
- McMahon, J. W. (1965). Some Physical Factors Influencing the Feeding Behavior of *Daphnia Magna* Straus. *Canadian Journal of Zoology*, 43(4), 603–611. doi:10.1139/z65-060
- Scheffer M & Boer R De, 1995. Implications of spatial heterogeneity for the paradox of enrichment. *Ecology*, 76(7):2270–2277.
- Spitze, K. (1985). Functional response of an ambush predator: *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. *Ecology*, 66(3), 938–949.
- Vinyard, G., & Menger, R. (1980). *Chaoborus americanus* predation on various zooplankters; functional response and behavioral observations. *Oecologia*, 45(1), 90–93.

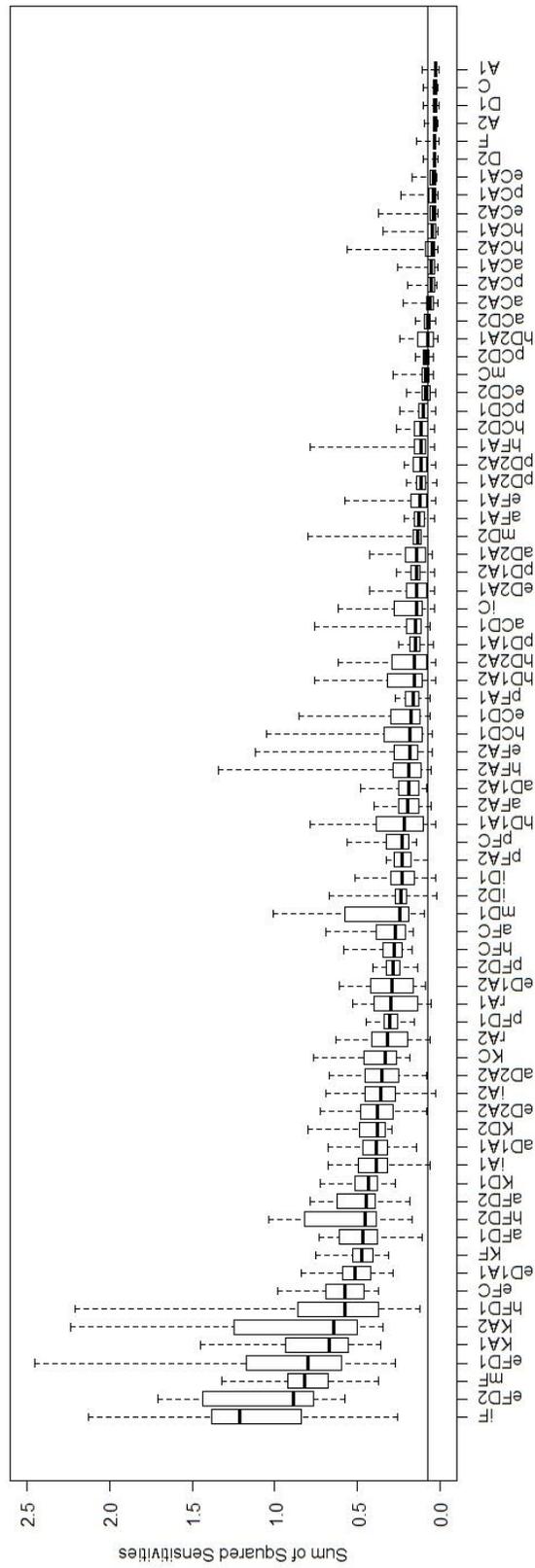


Fig. A.1: Boxplot (maximum, percentile 75, 50, 25 and minimum values) of overall sensitivities of all models (Sum of Squared Sensitivities).

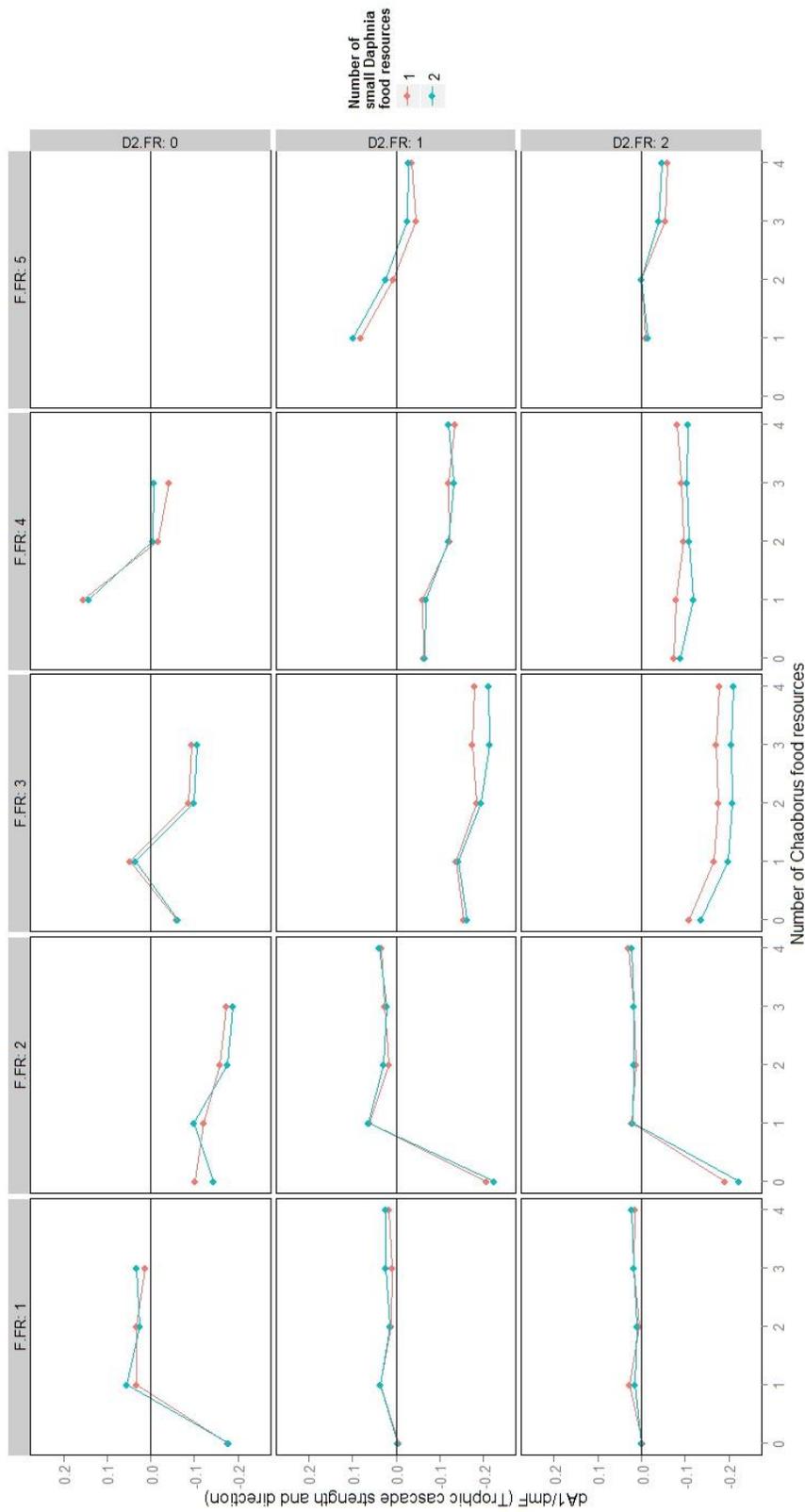


Fig. A.2: Sensitivities of nanoplankton (A1) to fish mortality (mF) along all combinations of fish (F), *Chaoborus* (C), large-bodied *Daphnia* (D2) and small-bodied *Daphnia* (D1) food resources (FR). X.FR:*i* indicates that the state variable X has *i* food resources.

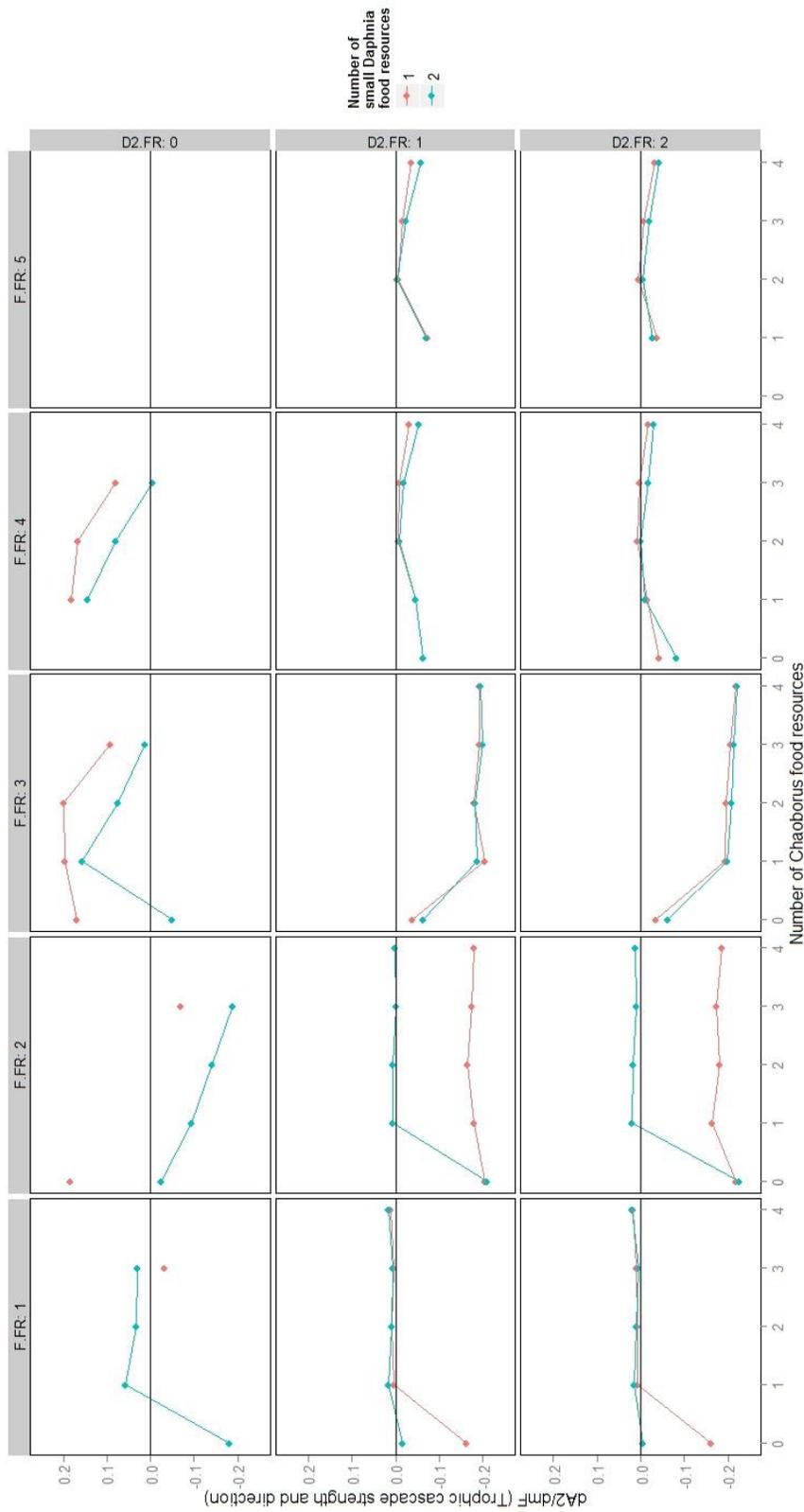


Fig. A.3: Sensitivities of edible phytoplankton (A2) to fish mortality (mF) along all combinations of fish (F), *Chaoborus* (C), large-bodied *Daphnia* (D2) and small-bodied *Daphnia* (D1) food resources (FR). X.FR:*i* indicates that the state variable X has *i* food resources.

A TEORIA DA CASCATA TRÓFICA INVERTIDA INSERIDA NO CONTEXTO DO SISTEMA LACUSTRE DO MÉDIO RIO DOCE

Experimentos *in situ* estão sendo realizados, pelo grupo do LIMNEA, a fim de verificar experimentalmente a ocorrência da cascata trófica invertida nos lagos do Médio Rio Doce. Assumindo que a cascata trófica é uma realidade, como descrita em Pinto-Coelho et al. (2010), os modelos que mais apresentaram o resultado esperado (i.e. sensibilidade positiva da mortalidade de peixes planctívoros e a biomassa de algas) foram os de número 19, 20, 25 e 26 (Figura 2). Em todos estes modelos os cladóceros de grande tamanho corporal estão ausentes, o peixe planctívoro possui mais de um recurso alimentar (i.e. onívoro), e as larvas de *Chaoborus* são especialistas, alimentando-se exclusivamente de cladóceros.

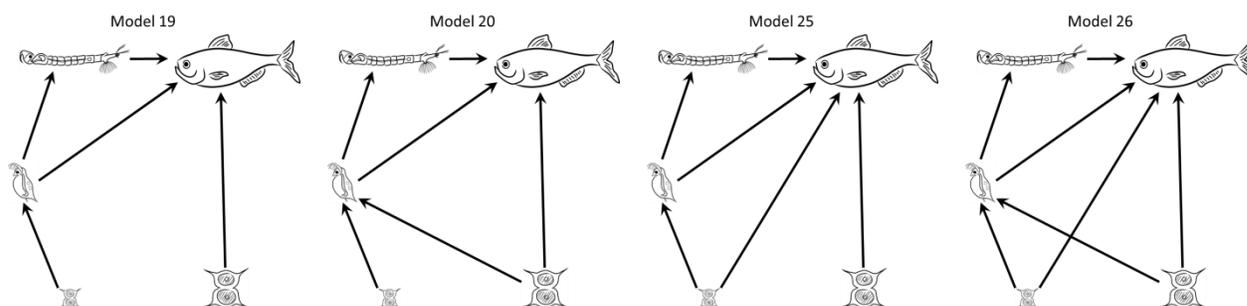


Figura 2: Modelos esquemáticos das teias que apresentaram uma forte sensibilidade positiva entre a mortalidade de peixe planctívoro e a biomassa dos dois tipos de alga, nanoplâncton e fitoplâncton palatável. Para uma descrição de todos os modelos avaliados *vide* artigo “Effects of food web complexity on top-down control in tropical aquatic ecosystems”.

Dados de um estudo, realizado por nosso grupo, com o conteúdo estomacal de peixes mostram que, na lagoa Gambazinho, onde não houve a introdução de espécies exóticas de peixes, as espécies, *Astyanax intermedius* e *Moenkhausia doceana* são onívoras alimentando-se principalmente de matéria orgânica e insetos. As larvas de *Chaoborus* constituem uma pequena fração da dieta dessas espécies (menos de 4% do volume ingerido). Na lagoa Carioca, onde os efeitos da introdução já são evidentes e estáveis, a biomassa de larvas de *Chaoborus* é grande, mas isso não levou a uma maior ingestão de larvas pelas espécies *Astyanax* aff. *bimaculatus* e *Hasemania* sp. Somente indivíduos jovens de *Hoplias* gr. *malabaricus*, uma espécie nativa piscívora, e de *Cichla kelberi*, uma espécie exótica, apresentaram grandes quantidades de larvas em seus estômagos. Este resultado contradiz o nosso modelo, onde o peixe planctívoro possuía uma grande preferência pelas larvas de *Chaoborus*. Ficou evidente no estudo de conteúdo estomacal, que a população de peixes “planctívoros” na lagoa Gambazinho é maior que na lagoa

Carioca, e sabe-se que a biomassa de larvas de *Chaoborus* é maior na lagoa Carioca, que na lagoa Gambazinho. Entretanto novos estudos serão necessários a fim de verificar se esta correlação é resultado de uma relação causal, ou apenas espúria. Mudanças ontológicas na dieta dos peixes parece ser um importante processo a ser averiguado e incluído no modelo.

Em relação à dieta das larvas de *Chaoborus*, sabe-se que estas são onívoras, alimentando-se tanto de matéria orgânica, quanto de fito e zooplâncton (Arcifa, 2000). As larvas de quarto instar possuem uma alta preferência por cladóceros pequenos, principalmente do gênero *Bosmina* e só ingerem outros itens quando a abundância dessa presa diminui. Tendo estes fatos, percebe-se que os principais mecanismos que comandam a dinâmica da teia trófica nos lagos do Médio Rio Doce ainda estão por serem descobertos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arcifa, MS. 2000. Feeding habits of Chaoboridae larvae in a tropical Brazilian reservoir. *Brazilian journal of biology = Revista Brasileira de Biologia*, 60(4):591–7.
- Attayde, JL; van Nes EH; Araujo, AIL; Corso, G & Scheffer M. 2010. Omnivory by Planktivores Stabilizes Plankton Dynamics, but May Either Promote or Reduce Algal Biomass. *Ecosystems*, 13(3):410–420.
- Borer, E; Seabloom, E & Shurin, J. 2005. What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology*, 86(2):528–537.
- Carpenter, S & Kitchell, J. 1984. Plankton community structure and limnetic primary production. *The American Naturalist*, 124(2):159–172.
- Carpenter, S & Kitchell, J. 1992. Trophic cascade and biomanipulation: Interface of research and management - a reply to the comment by DeMelo et al. *Limnology and Oceanography*, 37(1):208–213.
- Carpenter, SR & Kitchell JF, eds. 1993. The trophic cascade in lakes. Cambridge University Press
- Carpenter, S; Kitchell, J & Hodgson, J. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35(10), 634–639.
- Carpenter, S; Christensen, D; Cole, J, Cottingham, KL; He, X; Hodgson, JR; Kitchell, JF; Knight, SE; Pace, ML; Post, DM; Schindler, DE; Voichick, N. 1995. Biological control of eutrophication in lakes. *Environmental Science & Technology*, 29(3):784–786.

- Carpenter, S; Kitchell, J & Hodgson, J. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35(10), 634–639.
- Chase, J. 2000. Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(10):408–412.
- Daewel, U; Hjøllø, SS; Huret, M; Ji, R; Maar, M; Niiranen, S; Travers-Trolet, M; Peck, MA; van de Wolfshaar, KE. 2013. Predation control of zooplankton dynamics: a review of observations and models. *ICES Journal of Marine Science*, doi:10.1093/icesjms/fst125.
- DeMelo, R; France, R & McQueen, D. 1992. Biomanipulation: hit or myth? *Limnology and Oceanography*, 37(1):192–207.
- Drenner, R & Hambright, K. 2002. Piscivores, trophic cascades, and lake management. *The Scientific World Journal*, 2:284–307.
- Dumont, HJ. 1994. On the diversity of the Cladocera in the tropics. *Hydrobiologia*, 272(1-3):27–38.
- Ellis, BK; Stanford, JA; Goodman, D, Stafford, CP; Gustafson, DL; Beauchamp, DA; Chess, DW; Craft, JA; Deleray, MA; Hansen, BS. 2011. Long-term effects of a trophic cascade in a large lake ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(3):1070–5.
- Eskinazi-Sant’Anna, E; Maia-Barbosa, PM. & Barbosa, FAR. 2002. On the natural diet of *Daphnia laevis* in the eutrophic Pampulha Reservoir. *Brazilian journal of biology = Revista Brasileira de Biologia*, 62(3):445–452.
- Fagan, W. 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *The American Naturalist*, 150(5):554–567.
- Hart, D. 2002. Intraguild predation, invertebrate predators, and trophic cascades in lake food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 218:111–128.
- Heath, MR; Speirs, DC & Steele, JH. 2014. Understanding patterns and processes in models of trophic cascades. *Ecology letters*, 17(1):101–14.
- Hodgson, J. 2005. The Biologists’ Forum: A trophic cascade synthesis: review of top-down mechanisms regulating lake ecosystems. *Bios*, 76(3):137–144.
- Jeppesen, E; Søndergaard, M; Mazzeo N, Meerhoff, M; Branco, CC; Huszar, V; Scasso, F. 2005. Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. *Tropical eutrophic lakes: their restoration and management*, p. 1–12.

- Leroux, SJ & Loreau, M. 2008. Subsidy hypothesis and strength of trophic cascades across ecosystems. *Ecology letters*, 11(11):1147–56.
- Novak, M. 2013. Trophic omnivory across a productivity gradient: intraguild predation theory and the structure and strength of species interactions. Proceedings. *Biological Sciences - The Royal Society*, 280(1766):20131415.
- Paine, R. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *The Journal of Animal Ecology*, 49(3):666–685.
- Pinto-Coelho, RM; Bezerra-Neto, JF; Miranda, F; Mota, TG; Resck, R; Santos, AM; Maia-Barbosa, PM; Mello, NAST; Marques, MM; Campos, MO; Barbosa, FAR. 2008. The inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 68(4), 1025–37.
- Polis, G & Strong, D. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, 147(5):813–846.
- Polis, G; Sears, A; Huxel, G; Strong, D & Maron, J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(11):473–475.
- Ramcharan, CW; McQueen, DJ; Perez-Fuentetaja, A; Yan, ND; Demers, E & Rusak, J. 2001. Analyses of lake food webs using individual-based models to estimate *Chaoborus* production and consumption. *Ergebnisse der Limnologie*, 56, 101-126.
- Shurin, J; Borer, E & Seabloom, E. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters*, 5:785–791.
- Shurin, JB & Seabloom, EW. 2005. The strength of trophic cascades across ecosystems: predictions from allometry and energetics. *Journal of Animal Ecology*, 74(6):1029–1038.

DISCUSSÃO GERAL

Sistemas localizados em diferentes latitudes estão sujeitos a distintos padrões de variações climáticas, que determinam a dinâmica de suas respectivas comunidades biológicas (Domis et al., 2013). Sendo assim, as importâncias relativas das escalas de variação entre sistemas tropicais, temperados e polares são distintas entre si e influenciam a diversidade tanto local quanto regional. Utilizando os resultados dos quatro estudos realizados no sistema lacustre do Médio Rio Doce, e recalculando as importâncias relativas, tendo a variação entre lagoas como referência, foi possível estimar a importância relativa média de cada escala (Figura 6.1). A variação entre lagoas é a principal escala geradora de variabilidade, seguida pelas variações interanuais, sazonais e por último as variações dentro de cada lagoa.

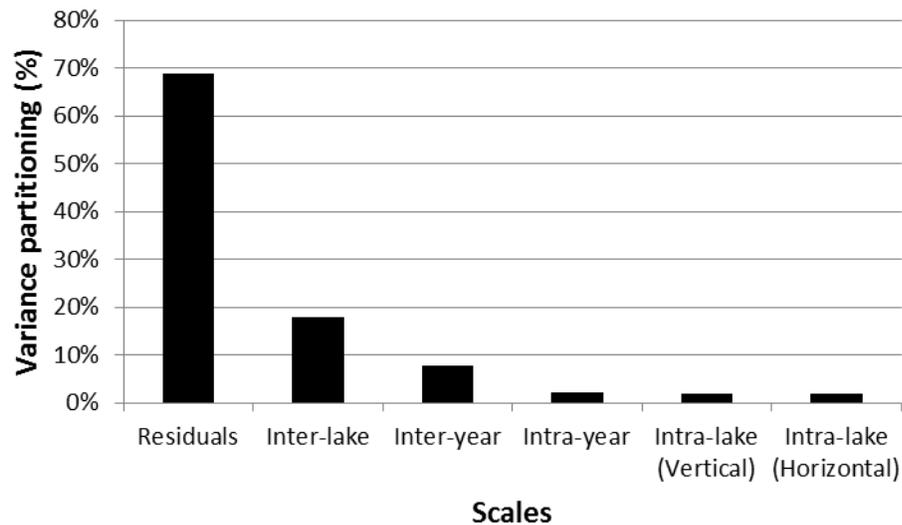


Figura 6.1: Importâncias relativas das escalas avaliadas neste estudo.

Considerando todas essas escalas, o padrão de mistura vertical é o mecanismo preponderante que determina a estrutura da comunidade planctônica, entretanto os processos que atuam para determiná-lo variam segundo as escalas avaliadas. De forma geral, as variações tanto inter quanto intra- anuais das variáveis meteorológicas, especificamente da temperatura do ar, da intensidade luminosa e da pluviosidade, são os principais mecanismos que geram a variabilidade inter e intra- anual do padrão de mistura. O padrão de mistura monomítico quente, verificado em algumas lagoas, é fruto da variação sazonal dessas variáveis, sendo que as baixas temperaturas que ocorrem no inverno são de especial importância, pois é neste período que ocorre a perda de calor do lago para a atmosfera homogeneizando toda a coluna d'água e permitindo que a mistura

ocorra (Lewis, 1983). Entretanto, essas variáveis meteorológicas não atuam para gerar variabilidade entre lagoas, já que todas se encontram sob o mesmo regime climático. Sendo assim, as características próprias e intrínsecas de cada lagoa são os fatores primordiais de geração de variabilidade neste sistema. Entre esses fatores, pode-se citar o coeficiente de atenuação vertical da luz (Kd-PAR) que age em conjunto com a profundidade, determinando a profundidade da termoclina, a temperatura média e a estabilidade da coluna d'água. Além do fator abiótico, há evidências de que as interações entre espécies também representam um forte mecanismo que determina a estrutura da comunidade planctônica (Pinto-Coelho et al., 2008). Entretanto o mecanismo exato pelo qual esta interação acontece ainda permanece desconhecido, já que apesar dos modelos estudados mostrarem que pode ocorrer uma inversão da cascata trófica como descrita por (Pinto-Coelho et al., 2008), a estrutura trófica real dos lagos é bem mais complexa, possuindo vários outros links tróficos não considerados. Simulações posteriores utilizando modelos mais complexos devem ser realizadas incluindo a sazonalidade das comunidades, refinando os compartimentos biológicos, incluindo classes de idade para os peixes e trabalhando com distintas classes fitoplanctônicas e grupos zooplanctônicos.

A grande variação inter-anual observada levanta uma importante questão sobre o conceito de equilíbrio e estabilidade de ecossistemas, principalmente tropicais. Classicamente, equilíbrio é definido como uma persistência temporal da estrutura de uma comunidade e foi inicialmente utilizado em estudos com comunidades fitoplanctônicas que focavam nos efeitos de distúrbios sobre a diversidade biológica (Naselli-Flores et al., 2003). Um conceito mais atual, amplamente utilizado em modelagem matemática, é chamado “estado estacionário” (*steady-state* - Scheffer, 2004). Entretanto essa ideia de equilíbrio vem sendo fortemente contrastada com a grande variação espaço-temporal observada em ecossistemas naturais, que são a explicação para o “paradoxo do plâncton” de Hutchinson (Scheffer et al., 2003). Modelos matemáticos simples de interações entre várias espécies tem demonstrado que as comunidades planctônicas são sistemas complexos que apresentam dinâmicas caóticas, mesmo em ambientes estáveis, sendo que o observado na natureza é o comportamento de um sistema intrinsecamente caótico imerso em um ambiente variável (Huisman & Weissing, 1999; Scheffer et al., 2003). Para os sistemas temperados, as variações sazonais se sobrepõem a essas variações caóticas e o sistema apresenta um comportamento sazonal claro, mas para ecossistemas tropicais, onde as variações sazonais são menores, estes comportamentos caóticos não são suprimidos, de forma que incluem mais uma

fonte de variação a ser avaliada, alimentando a fração incluída nos resíduos. Além disso, as comunidades desses lagos oligotróficos são muito especiosas, possuindo várias espécies com capacidades competitivas semelhantes, fazendo com que o sistema como um todo apresente vários pontos de equilíbrio, mas nenhum deles estável, podendo mudar de um para o outro com a menor variação ambiental, tornando praticamente impossível prever qual será a espécie dominante no próximo ano, mês, ou até semana seguinte. Além das variações inter e intra-anuais e dos mecanismos internos da própria comunidade gerarem uma grande variação temporal, tem-se a elevada heterogeneidade espacial verificada inter-lagoas que possui grande influência nesta dinâmica.

Neste trabalho ficou evidente a importância de modelos matemáticos para estudos sobre mecanismos estruturantes da biodiversidade (Jørgensen, 2010). Modelos são capazes de simular os principais mecanismos de causa e consequência existentes naturalmente, e principalmente os *loops* de retroalimentação (feedback) que são características fundamentais dos sistemas dinâmicos. Tanto modelos simples, como os utilizados no capítulo 5, quanto modelos mais complexos, como o General Lake Model (GLM) utilizado no capítulo 4, foram importantes para que os objetivos propostos fossem alcançados, simulando alguns dos principais mecanismos geradores de variabilidade observados nos estudos. Entretanto modelos não devem ser vistos como uma solução perfeita, já que eles estão sempre limitados em termos de complexidade do sistema modelado, sendo que o sucesso de uma modelagem reside na capacidade do modelo, mesmo que simplificado, de reproduzir de forma satisfatória o sistema real (Aumann, 2007).

A análise aqui realizada considerou apenas os biovolume das classes de fitoplâncton e dos três grandes grupos de zooplâncton. Apesar das características taxonômicas comuns que as espécies filogeneticamente aparentadas compartilham, sabe-se que existe ainda uma grande variabilidade morfológica, fisiológica e ecológica dentro desses grupos (Kruk et al, 2011), o que inclui uma fonte de variação a mais no nosso resultado. Esta grande variabilidade pode ser observada no manuscrito “Dispersal ability and niche breadth act synergistically in determining plankton metacommunity structure”, onde viu-se que espécies pertencentes a um mesmo grupo taxonômico possuíam graus de limitação ambiental e espacial bem contrastantes. Isso ficou claro, por exemplo, para cladóceros, que mostraram uma distinção entre espécies da família Bosminidae, com baixas limitações ambientais e espaciais e espécies das famílias Daphnidae e Sididae, com maiores restrições nestas duas escalas. Para o fitoplâncton a variabilidade foi ainda

maior, onde indivíduos de uma mesma classe, como as cianofíceas tiveram padrões de limitação opostos como *Cyanodictyon imperfectum* e *Pseudanabaena galeata*, mesmo sendo espécies pertencentes à mesma ordem. Este resultado indica a necessidade de refinar a análise, considerando níveis taxonômicos mais específicos, ou ainda a análise baseada em assembleias ou grupos funcionais (Litchman & Klausmeier, 2008; Padisák et al., 2009). Mas espera-se que, quanto mais refinadas sejam as análises, os padrões se tornem muito mais complexos de se descrever (Scheffer et al., 2003).

A respeito da inclusão de informações para melhoria da gestão e manejo do Parque Estadual do Rio Doce, atualmente o plano e manejo engloba vários programas. O programa de pesquisa e monitoramento ambiental, que deve ser continuado, a fim de manter os registros sistemáticos das mudanças ambientais neste sistema, caso ocorram, seja por ações antrópicas, seja por forçantes climáticas de escala global. A respeito desse programa é necessário reconhecer que as comunidades possuem uma grande variação inter-anual, sendo que padrões temporais só podem ser identificados através de estudos de longo prazo. Os programas de proteção, manejo das espécies exóticas de peixes devem reconhecer que as lagoas não são isoladas, mas que estão em constante interação umas com as outras, formando uma rede de dispersão, sendo que a manutenção de todo o sistema é essencial para a integridade ambiental das lagoas individualmente. Os programas de interação com a área de influência e de educação ambiental são muito importantes para divulgar as funções ecológicas que esta reserva possui, podendo incluir e destacar o efeito que o PERD tem sobre o clima de Ipatinga e, por conseguinte, das cidades localizadas no entorno do parque. É necessário divulgar também que o desmatamento levará a um inevitável aumento das temperaturas e diminuição da umidade relativa, ocasionando queda da qualidade de vida e aumento com gastos de energia elétrica para resfriamento de ambientes, além da provável queda da disponibilidade de água. Sugere-se a implementação de um programa sobre efeito de mudanças climáticas, já que há evidências da tendência de climas mais quentes e secos futuramente. Se possível aumentar o número de estações meteorológicas na região, principalmente de pluviômetros, para que o efeito na pluviosidade seja captado de forma mais sensível.

Algumas diretrizes também podem ser propostas para a continuidade do programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) que tem como um principal objetivo a catalogação e o monitoramento da biodiversidade do sistema lacustre do Médio Rio Doce.

Inicialmente, é extremamente importante que as quatro lagoas monitoradas mensalmente, continuem a ser amostradas com uma frequência, no mínimo, semestral. Assim as alterações lentas e de longo prazo ainda poderão ser detectadas. Como a maior escala de variação é a diferença entre lagos, sugere-se que novos lagos sejam amostrados, já que é muito provável que a biodiversidade desse sistema ainda esteja subestimada. Em relação à variação dentro de cada lagoa, não há a necessidade de amostrar mais de um ponto, além do ponto mais profundo, e da mesma forma não há a necessidade de fazer uma amostragem específica por profundidade. No máximo recomenda-se amostrar o epilímnio e o hipolímnio para o fitoplâncton, ou apenas um arrasto vertical para o caso do zooplâncton. Essas recomendações valem apenas para o monitoramento, sendo que o desenvolvimento de experimentos visando conhecer melhor a distribuição espacial dentro da lagoa é extremamente encorajado.

Por fim, há a necessidade de destacar que estudos que avaliem tanto as escalas temporais e espaciais são escassos principalmente na região tropical. A análise dos resultados desses estudos é bem complexa, sendo que os padrões nem sempre ficam claramente explícitos, exatamente porque estes estudos englobam muitas variáveis ao mesmo tempo, que geram uma alta fração residual nas análises. Entretanto, estes ruídos, considerados aleatórios, se diluem dentro da imensa quantidade de informações geradas por esses programas de longa duração, sendo que os padrões mais fortes sobressaem após as análises. É importante também ressaltar que estes percalços não devem desestimular a proposição de novos estudos de longa duração, já que estes são essenciais para a descrição de padrões em ecossistemas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Kruk, C; Peeters, ETHM; van Nes EH, Huszar, VLM; Costa, LS; Scheffer, M. 2011. Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology and Oceanography*, 56(1):110–118.
- Aumann, CA. 2007. A methodology for developing simulation models of complex systems. *Ecological Modelling*, 202(3-4):385–396.
- Jørgensen, SE. 2010. A review of recent developments in lake modelling. *Ecological Modelling*, 221(4):689–692.
- Naselli-Flores, L; Padisák, J; Dokulil, M & Chorus, I; 2003. Equilibrium/steady-state concept in phytoplankton ecology. *Hydrobiologia*, 502:395–403.

- Pinto-Coelho, RM; Bezerra-Neto, JF; Miranda, F; Mota, TG; Resck, R; Santos, AM; Maia-Barbosa, PM; Mello, NAST; Marques, MM; Campos, MO; Barbosa, FAR. 2008. The inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 68(4), 1025–37.
- Domis, LNS; Elser, JJ; Gsell, AS; Huszar, VLM; Ibelings, BW; Jeppesen, E; Kosten, S; Mooij, WM; Roland, F; Sommer, U; nan Donk, Ellen; Winder, M; Lürling, M. 2013. Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time. *Freshwater Biology*, 58:463–482.
- Bloch, I & Weyhenmeyer, GA. 2012. Long-term changes in physical and chemical conditions of nutrient-poor lakes along a latitudinal gradient: Is there a coherent phytoplankton community response? *Aquatic Sciences*, 74:77–85.
- Huisman, J & Weissing, FJ. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, 402(6760):407–410.
- Litchman, E & Klausmeier, CA. 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1):615–639.
- Padisák, J; Crossetti, LO & Naselli-Flores, L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621(1):1–19.
- Scheffer, M; Rinaldi, S; Huisman, J & Weissing, FJ. 2003. Why plankton communities have no equilibrium: Solutions to the paradox. *Hydrobiologia*, 491:9–18.
- Butterwick C, Heany SI, Talling JF. 2005. Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance. *Freshwater Biology* 50:291–300
- Lewis Jr. WM. 1983. A Revised Classification of Lakes Based on Mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40:1779–1787.
- Scheffer, M. 2004. Ecology of shallow lakes. Springer Science & Business Media.

PRINCIPAIS CONCLUSÕES

- As comunidades planctônicas das lagoas do sistema lacustre do Médio Rio Doce possuem uma variação sazonal, que é comandada pelo padrão de mistura vertical de cada lagoa, entretanto a maior diferença entre estruturas de comunidade ocorre entre lagoas e entre anos;
- As diferenças entre lagoas são influenciadas por fatores abióticos, como as concentrações de nutrientes, mas o coeficiente de atenuação vertical da luz age em conjunto com a profundidade para determinar o comportamento térmico específico de cada lagoa e, conseqüentemente, sua estrutura de comunidade planctônica;
- As diferenças entre anos são comandadas pelas variações inter-anuais das variáveis meteorológicas como a temperatura do ar e a pluviosidade, sendo que o fenômeno El Niño possui um efeito sistemático gerando invernos mais quentes;
- A introdução de espécies exóticas de peixes piscívoros pode ser considerada outra fonte de variação entre lagoas e entre anos, já que pode levar a uma modificação lenta na estrutura da comunidade planctônica, entretanto o mecanismo pelo qual esta cascata trófica se dá ainda permanece desconhecido.