

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

Dissertação de Mestrado

**VARIABILIDADE ESPACIAL E PADRÕES DE COEXISTÊNCIA DO
FITOPLÂNCTON EM LAGOAS COSTEIRAS DO SUL DO BRASIL**

KARINE APARECIDA FELIX RIBEIRO

Porto Alegre, fevereiro de 2016

Variabilidade espacial e padrões de coexistência do fitoplâncton em lagoas costeiras do sul do Brasil

Karine Aparecida Felix Ribeiro

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Luciane Oliveira Crossetti

Comissão Examinadora:

Prof^a. Dr^a. Fabiana Schneck

Prof. Dr. Juliano Morales de Oliveira

Prof^a. Dr^a. Sandra Maria Hartz

Porto Alegre, fevereiro de 2016

"We are a way for the cosmos to know itself."

Carl Sagan.

Dedico essa dissertação àquela que
me deu tanto amor e viverá para sempre
em minhas lembranças: Mell.

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora, Prof^a. Luciane Crossetti, pela confiança, ensinamentos, conselhos, incentivo e amizade durante estes dois anos;

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biociências da UFRGS, por fornecer toda a assistência necessária à realização deste trabalho;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pela bolsa de mestrado;

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFRGS, por todos os ensinamentos, incentivos e conselhos, essenciais para o desenvolvimento deste trabalho;

À minha colega do Laboratório de Limnologia, Dani, pelo companheirismo, conselhos e amizade;

Aos amigos que ajudaram nas saídas de campo, Dani, Fernando e Manoel;

Aos colegas da Ecologia, pelas conversas, apoios, e por todos os momentos compartilhados;

À todos os meus queridos amigos, de Porto Alegre, Dani, Thio, Thiago, Maísa, Adriano, João, Lúcio, Vitor, Deboni, Manoel, Luís, Amanda, Jonas, e aos de Criciúma, Renato, Marcos e Roger, pelas conversas, risadas, incentivos, pelo carinho em todas as horas, enfim, por todos os momentos compartilhados;

Ao Anderson, pela companhia, paciência, incentivo, companheirismo, pelos cafés, pelo carinho e amor;

À minha família maravilhosa, por tudo. Aos meus pais, Nena e Sérgio, pela vida, amor, e apoio em todas as minhas decisões. Às minhas irmãs, Karol, Daiane e Daniela, pelo companheirismo e incentivo, nunca medidos. E aos meus cunhados, Cris, Edu e Apolo, pelo apoio e amizade.

À todos vocês, meus sinceros agradecimentos!

RESUMO

Durante décadas, a visão prevalente em ecologia de microrganismos era de que os fatores ambientais locais seriam os únicos agentes estruturantes das comunidades e dos padrões de coexistência das espécies. Entretanto, estudos recentes têm fornecido evidência de que processos ligados a dispersão possam ser tão importantes quanto o ambiente local na estruturação das comunidades, reacendendo o debate em torno da hipótese clássica sobre a ubiquidade dos microrganismos. Neste estudo, nós examinamos os padrões de coexistência do fitoplâncton e os possíveis determinantes da variação espacial na composição das comunidades em 9 lagoas do sul do Brasil. Nós testamos se as espécies fitoplanctônicas apresentam um padrão não aleatório de coexistência através de um modelo nulo e se distância espacial ou a distância ambiental possuem relação com a similaridade na composição das comunidades. Nós também investigamos se as variáveis ambientais locais são bons preditores da abundância das espécies. Na análise de coexistência, nós não observamos um padrão significativo de estruturação dentro das lagoas, mas encontramos um padrão não-aleatório e segregado das espécies ao longo das lagoas, indicando que as espécies coexistem menos do que o esperado ao acaso nesta escala. A similaridade na composição das comunidades mostrou correlação significativa com a distância ambiental, mas não foi correlacionada com a distância geográfica entre os sítios. Além disso, a variação na abundância das espécies apresentou correlação significativa com as variáveis ambientais locais (transparência da água, condutividade, nitrato e ortofosfato). Em conclusão, nossos resultados apoiam a visão de que a variação espacial do fitoplâncton é melhor explicada pelo ambiente local. Nós não testamos a influência de variáveis históricas e filogenéticas sobre esses padrões, que podem ser temas de estudos futuros, a fim de elucidar ainda mais essas questões.

Palavras-chave: padrões de coexistência; distance-decay; preditores ambientais; lagoas subtropicais.

ABSTRACT

For decades, the main hypothesis in microbial ecology was that local environment would be the only mechanism structuring communities and patterns of species coexistence. However, recent studies have provided evidence that processes related to dispersion can be as important as the local environment for shaping biological communities, stimulating new debates on the classical hypothesis about the ubiquity of microorganisms. In this study, we examined the phytoplankton coexistence patterns and possible determinants of spatial variation in community composition in 9 lakes of southern Brazil. First, we use a null model analysis for tested whether the phytoplankton species show a nonrandom pattern of coexistence. We also tested whether spatial distance or environmental distance act as potential factors controlling community composition. Finally, we investigated whether local environmental variables are good predictors of species abundance. We did not observe a significant pattern of coexistence species in the within-lakes analysis, but we found a nonrandom pattern of coexistence and segregation of species across-lakes analysis, indicating that the species coexist less than expected by chance on this scale. Phytoplankton community composition showed a strong positive correlation with the environmental distance but was not correlated with the geographical distance between sites. Moreover, the variation in the abundance of species showed significant correlation with local environmental variables (water transparency, conductivity, nitrate and orthophosphate). In conclusion, our results support the view that the spatial variation of phytoplankton is best explained by the local environmental conditions. We suggest that the influences of historical and phylogenetic variables on these patterns, here not measured, be analyzed in future studies, to further elucidate these questions.

Keywords: coexistence patterns; distance-decay; environmental predictors; subtropical lakes.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	i
LISTA DE TABELAS	ii
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	1
Ecologia de comunidades	1
A coexistência de espécies em comunidades biológicas	2
Ecologia de comunidades de microrganismos	3
Comunidades fitoplanctônicas.....	4
Fatores estruturadores de comunidades fitoplanctônicas	6
ARTIGO	9
Variabilidade espacial e padrões de coexistência do fitoplâncton em comunidades aquáticas: o papel das variáveis ambientais e espaciais	9
Resumo	10
INTRODUÇÃO	11
MÉTODOS	13
Local de estudo	13
Metodologia de amostragem	14
Análises químicas da água.....	14
Estrutura da comunidade fitoplanctônica.....	14
Análises estatísticas.....	15
RESULTADOS	17
Análises de coexistência	17
Similaridade vs distância geográfica e distância ambiental.....	17
Abundância das espécies vs variáveis ambientais.....	18
DISCUSSÃO	18
AGRADECIMENTOS	22
REFERÊNCIAS	22
CONSIDERAÇÕES FINAIS	35
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	36
APÊNDICE 1	40
APÊNDICE 2	42

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa com a localização da área de estudo, situada no Rio Grande do Sul, sul do Brasil, mostrando as 9 lagoas amostradas..... 29
- Figura 2.** Análise de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) mostrando a relação entre os sítios amostrados baseada na composição das comunidades fitoplanctônicas. 30
- Figura 3.** Relação entre a similaridade das comunidades fitoplanctônicas com (a) distância geográfica e (b) distância ambiental entre os sítios..... 31
- Figura 4.** Análise de correspondência canônica (CCA) mostrando a combinação das variáveis ambientais que explicaram parte da variação na abundância das espécies entre os sítios..... 32

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Variação nas características ambientais das lagoas amostradas (n = 5 sítios por lagoa).....	33
Tabela 2. Resultados da análise de coexistência das espécies fitoplanctônicas em cada lagoa e entre as lagoas (BL).....	34
Tabela 3. Resultados dos testes de Mantel acessando a influência da distância geográfica e da distância ambiental sobre a similaridade na composição das comunidades fitoplanctônicas	34

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Ecologia de comunidades

Identificar os fatores que estruturam as comunidades biológicas é uma das principais questões que permeiam os estudos em ecologia de comunidades. Modelos baseados na Teoria de Nicho assumem que a composição das comunidades é determinada pelas diferenças de nicho entre as espécies e heterogeneidade ambiental. Essa hipótese é corroborada quando se encontra relação entre a composição de uma comunidade com as variáveis ambientais locais. Por outro lado, modelos baseados na Teoria Neutra, que ignora as diferenças entre as espécies e suas respostas aos fatores ambientais, frequentemente têm reproduzido com sucesso a abundância de espécies e padrões de distribuição (Drakare & Liess, 2010).

A Teoria de Nicho assume que cada espécie ocupa apenas aqueles locais ao qual está bem adaptada, e a partir do qual ela é capaz de coexistir com as outras espécies. Ou seja, sabendo que espécies diferentes possuem nichos distintos, elas devem possuir diferentes ótimos através dos gradientes ambientais e diferentes tolerâncias a condições ambientais (Gause, 1934; Chesson, 2000). Essa visão é subjacente à abordagem que interpreta a paisagem como um mosaico de habitats distintos ocupados por um conjunto característico de espécies (Leibold *et al.*, 2004).

A Teoria Neutra da Biodiversidade (Hubbell, 2001) assume que todos os indivíduos em uma comunidade têm as mesmas probabilidades de reprodução e morte. Assim, a estocasticidade demográfica e a deriva ecológica seriam os únicos parâmetros envolvidos na variabilidade da abundância relativa das espécies. Os padrões de comunidades encontrados seriam então explicados pela dinâmica da diversidade das espécies derivada das probabilidades básicas de perda de espécies pela extinção e emigração, e ganho de espécies pela especiação e imigração.

A imigração e o limite de dispersão de espécies entre comunidades ou metacomunidades são componentes críticos tanto para a Teoria de Nicho como para a Teoria Neutra. Sem considerar a imigração, a Teoria de Nicho é insuficiente para explicar a riqueza de espécies observadas na natureza. Isso se dá em função de que o número de espécies coexistindo em uma comunidade baseada puramente nos modelos de nicho não seria maior do que o número de recursos limitantes (Snyder & Chesson, 2003; Gilbert & Lechowicz, 2004). Na Teoria Neutra, a ausência de especiação e imigração, que está intimamente associada ao limite de dispersão, levaria ao colapso de uma comunidade a uma única espécie (Hubbell, 2005)

Alguns estudos mostram que o ajuste de modelos neutros é menor quando a variação ambiental é maior, sugerindo que a combinação de ambos processos está por de trás da estruturação de comunidades biológicas. Em geral, fatores bióticos (por exemplo, competição interespecífica), abióticos (por exemplo, heterogeneidade ambiental) e históricos (por exemplo, colonização) são considerados importantes para a estruturação e coexistência das espécies (Gotelli & McCabe, 2002). Entretanto, tradicionalmente, os estudos que analisam fatores estruturadores de comunidades investiga a importância dos fatores ambientais ou dos processos neutros, sendo apenas recentemente investigada a importância de ambos (por exemplo Vergnon, Dulvy & Freckleton, 2009, para o fitoplâncton).

A coexistência de espécies em comunidades biológicas

Diamond (1975) através da observação de padrões na distribuição de aves no arquipélago de Bismark elaborou algumas regras para o estabelecimento de espécies e estruturação de comunidades, conhecidas como regras de montagem. Entre estas, se destaca a idéia de distribuição em tabuleiro de xadrez ou *checkerboard*, a qual afirma que existem alguns pares de espécies que nunca coexistem. Estas espécies por serem ecologicamente semelhantes formariam pares excludentes apresentando uma distribuição em tabuleiro de xadrez. Dessa forma, Diamond (1975) usou a ausência da

coexistência desses pares de espécies para inferir sobre competição interespecífica.

Não apenas no estudo de Diamond (1975), mas tradicionalmente na ecologia, a competição foi por muito tempo tratada como principal interação negativa atuando na formação e estruturação de comunidades (Giacomini, 2007). Neste âmbito, destacam-se os trabalhos de Volterra (1926) e Gause (1932) como os mais importantes para a consolidação desta idéia. Entretanto, apesar da forte sugestão teórica de que a competição exercia um papel fundamental na estruturação de comunidades, a observação em ecossistemas naturais da coexistência de inúmeras espécies levou ao questionamento da relevância real da competição e suscitou novas considerações acerca dos fatores estruturadores de comunidades (Levin, 1970). Assim, passou-se a questionar como é possível a manutenção de ambientes com alta diversidade de espécies.

Diversas explicações, além da competição, têm surgido na literatura acerca dos padrões de coexistência de espécies que são encontrados nos ecossistemas naturais. Uma das possíveis explicações é que quando a densidade das populações competidoras é constantemente reduzida isso permite que as duas convivam por mais tempo num mesmo sistema (Connell, 1978). Outro fato a ser levado em consideração é que as espécies apresentam mecanismos ou estratégias que lhes permitem coexistir, como diferenças na forma e capacidade de captação de recursos, ou diferenças de nicho (Chesson, 1994). Além disso, conforme McGehee e Armstrong (1977), um ambiente heterogêneo induz a respostas não lineares dos seres vivos, o que permite a coexistência de espécies mesmo que competindo pelo mesmo recurso.

Ecologia de comunidades de microrganismos

Em 1934, Baas Becking (1934) cunhou a frase “*Everything is everywhere, but the environment selects*” enquanto discutia sobre a variação

espacial na composição de comunidades de microrganismos. A primeira metade da afirmação evoca padrões biogeográficos, tema investigado em algumas publicações (ver revisão em Martiny *et al.*, 2006), mas que ainda é bastante debatido. A segunda metade é avaliada quando se relaciona as condições ambientais aos padrões de distribuição de espécies microbianas (ver revisão em Lindstrom & Langenheder, 2011).

Durante décadas, a visão prevalente em ecologia microbiana era de que os fatores ambientais locais são os principais agentes estruturantes das comunidades (ver Finlay, 2002). Microrganismos são numerosos, facilmente dispersos, e sobrevivem às mais diversas condições ambientais, assim alcançando uma distribuição cosmopolita (Green & Bohannan, 2006). Além disso, microrganismos possuem uma rápida dinâmica local, o que diminuiria os efeitos dos processos regionais, como a dispersão. Entretanto, estudos recentes têm fornecido evidência de que os processos ligados a dispersão parecem ser tão importantes quanto o ambiente local para algumas comunidades microbianas (Papke *et al.*, 2003; Whitaker *et al.*, 2003; Bell *et al.*, 2005; Wetzel *et al.*, 2012), reacendendo o debate em torno da hipótese clássica da ecologia microbiana sobre a ubiquidade dos microrganismos.

Sloan e colaboradores (2006), por exemplo, estudaram comunidades de diversos grupos de procariotos e observaram que muitas delas são dominadas por *taxa* muito abundantes e amplamente distribuídos, e argumentam que este padrão é consistente com uma imigração randômica a partir de um *pool* regional de espécies equivalentes. Há, entretanto, outras possíveis explicações para este padrão. Por exemplo, se os ambientes são similares em suas condições ambientais, a dinâmica de “species sorting” também poderia causar uma composição de espécie similar entre os sítios.

Comunidades fitoplanctônicas

Historicamente, a descoberta dos microrganismos e a primeira observação do fitoplâncton são atribuídas a Van Leeuwenhoek (1632-1723),

um comerciante que inventou o microscópio, acelerando grandes avanços na microbiologia (Friendman & Friedland, 2000). É atribuído o primeiro uso do termo 'plâncton' em vários textos a Viktor Hensen, que, na segunda metade do século XIX, começou a aplicar métodos quantitativos para avaliar a distribuição, abundância e a produtividade dos organismos microscópicos de mar aberto (Cadée & Hegeman, 2002).

Comunidade fitoplanctônica é definida como o conjunto dos organismos planctônicos fotoautotróficos, ou seja, que estão em suspensão no corpo d'água e realizam a fotossíntese. Não há apenas um grande número de distintos *taxa* destes microrganismos fotossintéticos nos ambientes aquáticos, mas há também uma ampla variedade de formas, tamanhos, e afinidades filogenéticas (Reynolds, 2006).

As espécies fitoplanctônicas ocorrem abundantemente em diversos ecossistemas aquáticos (Reynolds, 2006), exercendo um papel fundamental na produção primária, processo que está intimamente relacionado ao funcionamento dos ecossistemas. Por constituir um dos principais componentes da base da cadeia alimentar, a estrutura e a distribuição espaço-temporal do fitoplâncton são determinantes para cada ecossistema (Melo & Suzuki, 1998). Além disso, por serem fotossintetizantes, são de forma direta ou indireta, parte da base nutricional e energética dos demais níveis tróficos, sendo responsáveis por pelo menos 60% da produção primária da Terra (Chisti, 2004).

Para comunidades fitoplanctônicas, a compreensão dos fatores estruturadores das comunidades e coexistência de espécies é uma questão discutida desde o paper "O paradoxo do plâncton" (Hutchinson, 1961). Classicamente, a predominância de um ou outro grupo em determinado ecossistema sempre foi associado às características predominantes do meio. Fatores como profundidade, associados à temperatura, vento e radiação são alguns exemplos de variáveis ambientais que são identificadas como agentes estruturadores da comunidade fitoplanctônica e sua dinâmica espaço-temporal (Reynolds, 1984). Recentemente, porém, estudos têm procurado explorar os

padrões de variação das comunidades e relacioná-los também a modelos neutros, comparando a importância da distância geográfica e da heterogeneidade ambiental, por exemplo, na similaridade de comunidades ao longo de gradientes ambientais.

Fatores estruturadores de comunidades fitoplanctônicas

Grenouillet e colaboradores (2008) registraram os padrões espaciais e ambientais de comunidades de diatomáceas de ecossistemas de água doce e mostraram que os padrões refletiram mudanças ao longo do gradiente longitudinal, sugerindo que investigar os efeitos do limite de dispersão é crucial para identificar mecanismos por trás destes padrões e entender melhor os determinantes da biodiversidade em sistemas aquáticos. Similarmente, Vergnon e colaboradores (2009) encontraram padrões de riqueza em comunidades fitoplanctônicas de água salgada consistentes apenas com mecanismos que combinam processos neutros e de nicho.

A combinação de processos neutros e de nicho estruturando o fitoplâncton é evidenciada também em outros estudos. Ostman e colaboradores (2010) observaram que comunidades fitoplanctônicas de sistemas aquáticos de água doce e salobra mostraram um alto grau de similaridade em sua composição, um típico padrão de metacomunidades de macrorganismos. Neste estudo, a abundância regional dos *taxa* explicou 41% da variação na frequência de detecção e 31% da variação nas abundâncias locais das espécies. Entretanto, a abundância regional explicou menos variação na abundância local com o aumento da variação ambiental entre os sítios, indicando que processos regionais e locais podem atuar juntos sobre a composição das comunidades.

Chust e colaboradores (2013) estudaram a a variação espacial do fitoplâncton (restrito as diatomáceas, dinoflagelados e cocolitóforos) ao longo do Atlântico. Eles investigaram se a variação na diversidade do fitoplâncton seria

explicada predominantemente pela limitação a dispersão ou pelas condições ambientais, e se a distribuição da abundância das espécies seria consistente com aqueles esperados pela teoria neutra. Seus resultados mostraram que a estrutura das comunidades foi consistente com a combinação de processos neutros e de nicho. Ou seja, neste estudo o papel da limitação a dispersão foi quase tão importante quanto o filtro ambiental. Ptacnik e colaboradores (2010) encontraram resultados similares analisando uma comunidade fitoplanctônica de um sistema aquático de água doce.

Outros estudos mostram também que mesmo em escalas espaciais pequenas e para organismos pequenos como o fitoplâncton, as comunidades podem ser espacialmente estruturadas. Soininen e colaboradores (2007), neste sentido, examinaram os determinantes da estrutura de uma metacomunidade fitoplanctônica ao longo de 25 lagoas, para observar se as comunidades exibiam uma estrutura espacial (assim sugerindo a neutralidade), ou se são meramente estruturadas pelas variáveis ambientais (sugerindo controle modelo de nicho). Os resultados deste estudo mostraram que a composição da metacomunidade foi controlada tanto por fatores ambientais como espaciais.

Se de um lado estudos mostram uma interação entre processos neutros e de nicho na estruturação de comunidades fitoplanctônicas, outros estudos corroboram com a hipótese clássica de que o ambiente local é o principal agente. Mazaris e colaboradores (2010), por exemplo, investigaram os padrões biogeográficos do fitoplâncton em ecossistemas aquáticos de água doce. Neste estudo, a composição da comunidade fitoplanctônica mostrou forte relação com a heterogeneidade ambiental, mas não com a distância geográfica entre os sítios. De modo similar, Vanormelingn e colaboradores (2008) investigaram a influência relativa de processos locais e regionais em comunidades fitoplanctônicas de um sistema aquático interconectado e encontraram relação significativa entre a variação na composição e na diversidade das comunidades apenas com as variáveis ambientais locais.

Walker & Cy (2007) testaram o ajuste de modelos neutros sobre os padrões de distribuição da abundância do fitoplâncton em 30 lagoas e

observaram que todas as comunidades fitoplanctônicas não tiveram ajuste ao modelo neutro. Similarmente, Drakare & Liess (2010) compararam o ajuste de modelos neutros e de nicho sobre a variabilidade espacial de comunidades fitoplanctônicas (restrito às cianobactérias) em 9 lagoas. Neste estudo, a composição das comunidades apresentou correlação significativa apenas com as variáveis ambientais, não se ajustando ao modelo neutro.

Apesar de crescente, ainda são poucos os estudos que mostram simultaneamente os potenciais efeitos das variáveis ambientais e espaciais sobre os padrões de distribuição do fitoplâncton. Muitos estudos restringiram a comunidade fitoplanctônica a determinados grupos taxonômicos, como cianobactérias ou diatomáceas, sem avaliar os padrões da comunidade fitoplanctônica total. Além disso, esses padrões ainda não foram vislumbrados em uma variedade de regiões e ecossistemas. Neste sentido, estudos que contemplem essa abordagem, analisando a estrutura do fitoplâncton a partir de determinantes ambientais e também espaciais, são importantes para uma melhor compreensão da ecologia desse grupo.

ARTIGO**Variabilidade espacial e padrões de coexistência do fitoplâncton em comunidades aquáticas: o papel das variáveis ambientais e espaciais**

KARINE F. RIBEIRO¹ E LUCIANE O. CROSSETTI¹

¹Laboratório de Limnologia, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.

Correspondência: kafelixribeiro@gmail.com

Artigo nas normas para publicação no periódico Freshwater Biology.

Resumo

Durante décadas, a visão prevalente em ecologia de microrganismos era de que os fatores ambientais locais seriam os únicos agentes estruturantes das comunidades e dos padrões de coexistência das espécies. Entretanto, estudos recentes têm fornecido evidência de que processos ligados a dispersão possam ser tão importantes quanto o ambiente local na estruturação das comunidades, reacendendo o debate em torno da hipótese clássica sobre a ubiquidade dos microrganismos. Neste estudo, nós examinamos os padrões de coexistência do fitoplâncton e os possíveis determinantes da variação espacial na composição das comunidades em 9 lagoas do sul do Brasil. Nós testamos se as espécies fitoplanctônicas apresentam um padrão não aleatório de coexistência através de um modelo nulo e se distância espacial ou a distância ambiental possuem relação com a similaridade na composição das comunidades. Nós também investigamos se as variáveis ambientais locais são bons preditores da abundância das espécies. Na análise de coexistência, nós não observamos um padrão significativo de estruturação dentro das lagoas, mas encontramos um padrão não-aleatório e segregado das espécies ao longo das lagoas, indicando que as espécies coexistem menos do que o esperado ao acaso nesta escala. A similaridade na composição das comunidades mostrou correlação significativa com a distância ambiental, mas não foi correlacionada com a distância geográfica entre os sítios. Além disso, a variação na abundância das espécies apresentou correlação significativa com as variáveis ambientais locais (transparência da água, condutividade, nitrato e ortofosfato). Em conclusão, nossos resultados apoiam a visão de que a variação espacial do fitoplâncton é melhor explicada pelo ambiente local. Nós não testamos a influência de variáveis históricas e filogenéticas sobre esses padrões, que podem ser temas de estudos futuros, a fim de elucidar ainda mais essas questões.

Palavras-chave: padrões de coexistência; distance-decay; preditores ambientais; lagoas subtropicais.

INTRODUÇÃO

Detectar padrões de distribuição espacial e coexistência de espécies em comunidades biológicas é há muito tempo de grande interesse na ecologia, desde a sugestão de Diamond (1975) de que estes padrões podem revelar “regras de montagem” de comunidades (Gotelli & Graves, 1996). Entender os processos que estruturam comunidades biológicas pode fornecer informações sobre os mecanismos responsáveis pela manutenção da complexidade e da diversidade biológica, tão importantes em sistemas naturais (Rosenzweig, 1995; McKnight *et al.*, 2007). Diamond (1975), argumentava que interações competitivas podem resultar em padrões não-aleatórios de co-ocorrência de espécies, de forma que alguns *taxa* podem co-ocorrer menos do que o esperado ao acaso, ou seja, segregados espacialmente.

De fato, Gotelli e McCabe (2002) demonstraram, através de uma meta-análise, que a variação espacial e os padrões de co-ocorrência não-aleatórios e segregados são comuns em macro-organismos, e que outros mecanismos além da competição podem explicar esse padrão, como filtro ambiental e limite de dispersão. Atualmente, as explicações teóricas sobre os padrões de co-ocorrência de espécies observados na natureza variam de mecanismos puramente baseados em nicho (Chesson, 2000), até a completa neutralidade (Hubbell, 2005). Os modelos baseados em nicho assumem que a variação espacial das espécies surge através da diferenciação de nicho e interações biológicas (Gause, 1934; Chesson, 2000), já os modelos neutros ignoram as diferenças entre espécies de uma mesma guilda trófica e suas respostas a fatores ambientais, e assumem que a migração e a especiação em uma escala regional seriam as responsáveis pela manutenção da diversidade, controlada por mecanismos de deriva (Hubbell, 2001).

Em ecologia microbiana, a hipótese clássica é de que em função do seu tamanho, abundância e biologia, as espécies microbianas não seriam limitadas pela dispersão (Finlay, 2002; Green & Bohannan, 2006). Nesse sentido, a variação na composição das comunidades e os padrões de coexistência das espécies seriam influenciados apenas pelo ambiente local. Horner-Devine e colaboradores (2007) analisaram os padrões de coexistência em microrganismos (desde arqueias até fungos) e mostraram que as comunidades

microbianas apresentam padrões não-aleatórios e segregados de co-ocorrência, similar ao encontrado para macro-organismos. Os autores também discutem que esses padrões podem surgir não apenas a partir de interações biológicas, mas também a partir de preferências diferentes e não-sobrepostas de habitat, através de processos históricos e filogenéticos e também a partir de processos neutros.

Outros estudos mostram que, além de apresentarem padrões não aleatórios de coexistência, algumas comunidades microbianas podem exibir um padrão distance-decay, também similar aos macro-organismos (por exemplo Papke *et al.*, 2003; Whitaker *et al.*, 2003; Bell *et al.*, 2005; Wetzel *et al.*, 2012). Hoje, a hipótese que mais tem ganhado força é a de que tanto as variáveis ambientais locais como as variáveis espaciais poderiam estruturar espacialmente as comunidades microbianas (Horner-Devine *et al.*, 2004a,b).

Em relação ao fitoplâncton, a compreensão dos padrões de coexistência de espécies é uma questão discutida desde “O paradoxo do plâncton” (Hutchinson, 1961). Tradicionalmente, assim como com outros microrganismos, estudos com fitoplâncton enfatizavam o papel das variáveis ambientais locais na estruturação das comunidades. Apenas mais recentemente uma maior ênfase têm sido dada sobre a influência de processos regionais e da distância geográfica (como *proxy* de limite a dispersão) sobre a estruturação da comunidade fitoplanctônica (por exemplo Mazaris *et al.*, 2010). De fato, entender os mecanismos que governam a distribuição de espécies fitoplanctônicas é de grande interesse, visto que o fitoplâncton é um importante produtor primário dos ecossistemas aquáticos, participando de processos críticos para a manutenção da vida na Terra (Reynolds, 2006).

A relação entre a composição da comunidade fitoplanctônica tanto por fatores ambientais como espaciais já foi demonstrada por alguns estudos. Soininem e colaboradores (2007), por exemplo, encontraram relação entre a comunidade fitoplanctônica de lagos e a distância geográfica, fornecendo evidência de que mesmo para organismos pequenos como o fitoplâncton, as comunidades podem ser espacialmente estruturadas. Similarmente, Vergnon e colaboradores (2009) e Chust e colaboradores (2013) mostraram que o limite de dispersão pode ser tão importante quanto o filtro ambiental para alguns grupos taxonômicos do fitoplâncton. Entretanto, outros estudos mostram

resultados contrastantes a estes achados. Por exemplo, a relação da composição da comunidade fitoplanctônica apenas com a distância ambiental, mas não com a distância geográfica entre as comunidades, já foi mostrada em alguns estudos (Mazaris *et al.*, 2010; Vanormelingn *et al.*, 2008).

Apesar de crescente, ainda são poucos os estudos que mostram simultaneamente os potenciais efeitos das variáveis ambientais e espaciais sobre os padrões de distribuição do fitoplâncton e seus resultados ainda são muitas vezes contraditórios. Muitos estudos restringiram a comunidade fitoplanctônica a determinados grupos taxonômicos, como cianobactérias ou diatomáceas, sem avaliar os padrões da comunidade fitoplanctônica total. Além disso, esses padrões ainda não foram vislumbrados em uma variedade de regiões e ecossistemas do planeta. Portanto, neste estudo, nós examinamos os possíveis determinantes da variação espacial e dos padrões de coexistência de espécies do fitoplâncton em 9 lagoas do sul do Brasil, que representam um gradiente nas condições ambientais. Primeiramente, (1) nós examinamos se as espécies apresentam um padrão não-aleatório de coexistência. Realizamos essa análise em duas escalas, dentro e entre as lagoas. A fim de explorar também quais os possíveis fatores envolvidos nesses padrões, (2) nós examinamos se a distância geográfica e a distância ambiental têm influência sobre a similaridade na composição das comunidades. Por fim, (3) nós investigamos se as variáveis ambientais locais são bons preditores da abundância das espécies nas comunidades.

MÉTODOS

Local de estudo

Amostramos 9 lagoas subtropicais da região costeira do Rio Grande do Sul, sul do Brasil (Fig. 1; Tabela 1). A idade geológica das lagoas data de aproximadamente 5500 anos, através da deposição de sedimentos oriundos das transgressões e regressões marinhas que originaram barreiras, isolando porções de água (Schwarzbold & Schäfer, 1984).

Metodologia de amostragem

Para analisar os padrões espaciais da composição das comunidades e obter uma maior variabilidade ambiental, nós amostramos o fitoplâncton em cinco pontos distribuídos em cada uma das 9 lagoas, nas regiões central, norte, sul, leste e oeste, totalizando 45 pontos amostrados (apêndice 1). A amostragem foi realizada uma vez, entre os dias 4 e 12 de maio de 2015.

Todas as amostras foram coletadas em frascos de 200 mL na subsuperfície da coluna d'água. Em campo, a transparência (m), pH, condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) e temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$) foram mensuradas com o auxílio de uma sonda multiparâmetros. As amostras para análise química da água foram mantidas congeladas até a chegada ao laboratório e as amostras para a análise do fitoplâncton foram fixadas com Lugol 1% (Ollrik *et al.*, 1998).

Análises químicas da água

Em laboratório, nitrogênio e fósforo totais foram mensurados através da metodologia de colorimetria (NBR 12772/92; NBR 10560/96). Nitrato e ortofosfato foram mensurados através da metodologia de cromatografia.

Estrutura da comunidade fitoplanctônica

A composição e a biomassa (nossa estimativa de abundância) das espécies fitoplanctônicas foram determinadas usando um microscópio óptico invertido (Zeiss Axovert), após sedimentação dos organismos em câmaras de quantificação, seguindo o método de Utermöhl (1958) e Lund e colaboradores (1958). Para o cálculo do biovolume, foram tomados como base os sólidos geométricos que mais se aproximaram da forma celular, isolados ou combinados, segundo Hillebrand e colaboradores (1999), a partir de valores médios das medidas de 20 a 30 indivíduos, quando possível. Os organismos foram identificados em nível de gênero ou espécie quando possível, a partir de bibliografia especializada.

Análises estatísticas

Para as análises dos padrões de coexistência das espécies dentro e entre as lagoas, construímos matrizes de presença e ausência, onde as colunas eram as espécies e as linhas os pontos amostrados. Para a primeira análise, utilizamos os cinco pontos amostrados em cada lagoa, e para a segunda análise nós utilizamos os dados de ocorrência das espécies total, ou seja, todas as ocorrências levando em consideração os cinco pontos coletados em cada lagoa. Para esta análise, utilizamos o índice C-score (Stone & Roberts, 1990), que mede o número médio de '*checkerboard units*' (CU) entre todos os pares de espécies possíveis. Se o C-score é significativamente maior do que o esperado ao acaso, as espécies apresentam um padrão segregado, coexistindo menos do que o esperado ao acaso. Por outro lado, se o C-score é significativamente menor do que o esperado ao acaso, então as espécies apresentam um padrão agregado. Das medidas disponíveis para coexistência de espécies, o C-score mostrou ter um grande poder estatístico para detectar comunidades não-aleatoriamente estruturadas (Gotelli, 2000).

A significância do C-score foi testada usando um modelo nulo com matrizes randômicas simuladas, onde os totais das linhas e das colunas da matriz original foram mantidos, conservando o número e frequência das espécies (Gotelli & Ellison, 2002). As matrizes randomizadas foram produzidas através do método 'quasiswap' (vegan package, Oksanen *et al.*, 2011) com 5000 simulações. A significância estatística foi então acessada comparando o valor observado a partir da matriz original com o valor médio derivado das matrizes randômicas (Manly, 1995). Para facilitar a comparação entre as diferentes lagoas, o SES (standardised effect size) que é o C-score observado - média do C-score simulado/desvio padrão dos C-scores simulados (Gotelli & McCabe, 2002), foi utilizado (SES ou z-values no vegan package). As análises foram feitas utilizando as funções 'oecosimu' e 'nestedchecker' no pacote vegan (Oksanen *et al.*, 2011) no ambiente R (R Core Team, 2015).

Para examinar a relação entre a distância geográfica e a distância ambiental sobre a similaridade na composição das comunidades nós realizamos Testes de Mantel padrão, usando o software PCord6 (McCune & Mefford, 2011). Nós utilizamos o índice de Sørensen para produzir as matrizes

de similaridade descrevendo os padrões de ocorrência do fitoplâncton. Tanto a matriz de distância geográfica como a matriz de distância ambiental foram construídas com base nas distâncias Euclidianas entre os pontos amostrados ao longo das lagoas. As variáveis ambientais (transparência, pH, condutividade, temperatura da água, nitrogênio e fósforo totais, nitrato e ortofosfato) foram transformadas por $\text{Log}(x+1)$ antes das análises.

Testes de Mantel parcial também foram realizados, usando o software PCord6 (McCune & Mefford, 2011), para examinar a relação entre duas matrizes de distância eliminando o efeito linear de uma terceira matriz (Smouse *et al.*, 1986). Nós realizamos esses testes para acessar a importância das variáveis ambientais sobre os padrões de composição das comunidades após remover os efeitos da distância geográfica entre os pontos e vice-versa. A significância de todos os testes de Mantel, padrões e parciais, foi determinada a partir do Teste Monte Carlo com 999 aleatorizações.

Para determinar o efeito das variáveis ambientais sobre a abundância das espécies, nós realizamos uma análise de correspondência canônica (CCA), através do software PCord6 (McCune & Mefford, 2011). Em primeiro lugar, realizamos uma PCA para selecionar as variáveis ambientais mais importantes da variação ambiental e para evitar variáveis correlacionadas. Como variável resposta na matriz de espécies, a biomassa de cada espécie foi utilizada. A matriz explanatória continha as variáveis ambientais locais selecionadas a partir da PCA (transparência, condutividade, ortofosfato e nitrato). Todas as variáveis ambientais e os dados de biomassa das espécies foram transformados por $\text{Log}(x+1)$ antes das análises. A significância estatística foi acessada através do Teste Monte Carlo com 999 aleatorizações.

Para comparação da similaridade da composição e abundância das espécies entre as comunidades e representação visual, nós rodamos uma análise de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) através do software PCord6 (McCune & Mefford, 2011). Nesta análise, usamos os dados de biomassa das espécies transformados por $\text{Log}(x+1)$ e o índice Bray-Curtis.

RESULTADOS

Análises de coexistência

Um total de 101 espécies foram identificadas nas 9 lagoas amostradas (apêndice 2). Três espécies (*Synechococcus nidulans*, *Cryptomonas erosa* e *Aphanocapsa delicatissima*) estiveram presentes em todas as lagoas, sendo as espécies mais comuns. Do total de espécies, 56 (49%) ocorreram em apenas uma lagoa. Já em relação à biomassa, observamos que as espécies apresentaram alta similaridade entre os pontos amostrados dentro da mesma lagoa, mas diferiu entre as lagoas (Fig. 2 NMDS).

A análise C-score, para verificar se as espécies apresentaram um padrão não-aleatório de coexistência dentro das lagoas, não mostrou um padrão significativo de estruturação, com valores observados de C-score próximos do valor médio gerado pelas simulações do modelo nulo. (Tabela 2). Entretanto, ao analisarmos na escala entre lagoas, encontramos evidência de segregação significativa das espécies, mostrando que as espécies ao longo das lagoas coexistem menos do que o esperado ao acaso, com o C-score significativamente maior do que o esperado através do modelo nulo. (Tabela 2).

Similaridade das comunidades vs distância geográfica e distância ambiental

O teste de Mantel padrão realizado para avaliar se comunidades próximas umas às outras compartilharam uma composição de espécies significativamente mais similar mostrou que o fitoplâncton não exibiu qualquer padrão de ocorrência espacialmente previsível ($P = 0.295$; Fig. 3a, Tabela 3). Esse resultado se manteve mesmo quando se removeu o efeito da distância ambiental, como mostrou o resultado do teste de Mantel parcial ($P = 0.464$; Tabela 3).

A análise feita para avaliar se os pontos com maior similaridade em suas condições ambientais apresentaram similaridade significativamente maior na composição de espécies mostrou uma relação significativa ($P = 0.015$; Fig. 3b, Tabela 3). O teste de Mantel parcial ainda mostrou mais uma evidência para a relação entre a ocorrência das espécies e as variáveis ambientais, mesmo

retirando o efeito da distância geográfica. Esse resultado indica que os pontos com características ambientais semelhantes sustentam espécies similares, independentemente da distância geográfica ($P = 0.017$; Tabela 3).

Abundância das espécies vs variáveis ambientais

Nossa análise de correspondência canônica para avaliar se existiu uma relação entre a abundância das espécies e as variáveis ambientais locais e espaciais apresentou relação significativa. A correlação de Pearson entre ambiente-espécies (0.801 e 0.739) para os dois primeiros eixos, respectivamente, indicou importante relação entre as variáveis ambientais e a variação na biomassa das espécies. O Teste de Monte Carlo usado para avaliar o nível de significância dos primeiros eixos canônicos demonstrou que a ordenação conforme os eixos 1 e 2 foi, estatisticamente, significativa ($P = 0,043$) e indicou que não ocorreu ordenação ao acaso (Fig. 4). Os coeficientes canônicos da CCA ainda mostraram que a condutividade ($r = -0,929$) foi a variável mais importante na ordenação do eixo 1, ordenando as variáveis amostrais da lagoa Tramandaí, seguida do ortofosfato ($r = 0.481$), que ordenou as unidades amostrais das lagoas Itapeva, Quadros e Passo. Em relação ao eixo 2, os coeficientes canônicos mostraram transparência ($r = 0.553$) e nitrato ($r = -0.495$) como as variáveis de maior peso na ordenação. Aos maiores valores de transparência foram ordenadas as unidades amostrais da lagoa Bacopari, enquanto as unidades amostrais da lagoa Tramandaí foram ordenadas aos maiores valores de nitrato (Fig. 4).

DISCUSSÃO

Nosso resultado sobre o padrão de coexistência mostrou que as espécies fitoplanctônicas exibiram segregação ao longo das lagoas, ou seja, coexistiram menos do que o esperado ao acaso. Outros estudos com microrganismos encontraram este padrão. Uma recente meta análise mostrou padrões similares de coexistência tanto para microrganismos como para macro-organismos, sugerindo que padrões não aleatórios de coexistência em comunidades biológicas pode ser uma característica geral ao longo de todos os domínios da vida (Horner-Devine *et al.*, 2007). Por outro lado, nós não

encontramos padrão significativo de estruturação na análise dentro das lagoas. Este resultado pode indicar que as lagoas sejam homogêneas a ponto de não formar um filtro ambiental forte o suficiente para segregar as espécies. De fato, observamos que a biomassa das espécies é muito similar entre os pontos coletados dentro de uma mesma lagoa mas varia ao longo das lagoas, do mesmo modo que as condições ambientais foram muito similares dentro das lagoas, mas variaram ao longo delas.

A falta de um padrão de coexistência das espécies fitoplanctônicas dentro das lagoas pode ser explicado pela hidrodinâmica de lagoas rasas, que é o caso das lagoas estudadas aqui. Alguns estudos já mostraram que a hidrodinâmica de sistemas aquáticos rasos pode ser responsável por manter padrões de homogeneidade horizontal em função do vento. Cardoso e colaboradores (2012), por exemplo, demonstraram que as correntes induzidas pelo vento podem ser consideradas o fator dominante no transporte de substâncias e do fitoplâncton em uma lagoa rasa do sul do Brasil. Além disso, outros estudos têm atribuído a falta de diferenças significativas nos parâmetros químicos e do fitoplâncton às condições uniformes dos sistemas aquáticos rasos, devido aos grandes movimentos horizontais da água (Leoni *et al.*, 2014).

Embora documentar padrões de coexistência não aleatórios seja muito diferente do que realmente identificar os mecanismos causais que estruturam as comunidades, esses padrões indicam a predominância de processos determinísticos, como interações competitivas, diferenças de nicho ou mesmo efeitos históricos, na formação da composição da comunidade (Horner-Devine *et al.*, 2007). Estes mecanismos que poderiam explicar padrões não aleatórios de coexistência, mais especificamente para a segregação, certamente não se excluem mutuamente, e de fato, provavelmente interagem para o surgimento destes padrões. Por exemplo, interações podem levar à evolução divergente de distintas preferências de habitat e conseqüentemente a uma redução da sobreposição de nicho (Horner-Devine *et al.*, 2007).

Nós não podemos avaliar diretamente todos estes mecanismos aqui, mas os nossos resultados sugerem uma possível explicação. A segregação das espécies ao longo das lagoas, juntamente com a relação significativa da composição das comunidades com fatores ambientais locais, podem indicar que diferentes espécies fitoplanctônicas estejam associadas a distintos sítios.

Esta resposta de espécies com diferentes nichos a diferentes condições ambientais geraria o padrão coexistência menor do que o esperado ao acaso que foi encontrado. Outros estudos observaram essa relação da variação na composição de comunidades fitoplanctônicas com a heterogeneidade ambiental (Mazaris *et al.*, 2010; Ostman *et al.*, 2010; Padial *et al.*, 2014).

Nós também não observamos uma relação da similaridade das comunidades com a distância geográfica, mas sim uma distribuição não-aleatória que foi significativamente correlacionada às variáveis ambientais. Os pontos amostrados compartilhando propriedades ambientais similares mostraram uma similaridade significativamente maior em suas composições, independentemente da distância que os separam. Estes resultados estão de acordo com outros achados (Horner-Devine *et al.*, 2004a; Van der Gucht *et al.*, 2007; Mazaris *et al.*, 2010), onde a distribuição dos microrganismos pareceu não ser limitada pela dispersão. De fato, em relação ao fitoplâncton, a dispersão ocorre passivamente e através de muitos vetores (e.g. água, ar, e outros organismos), em função do seu pequeno tamanho (Kristiansen, 1996). Embora alguns estudos já tenham mostraram que microrganismos em ecossistemas aquáticos podem exibir um padrão distance-decay em escalas menores (<10 km) (Crump *et al.*, 2007; Sommaruga & Casamayor, 2009), nossos resultados mostraram que mesmo em escalas espaciais maiores (até 125 km) algumas espécies do fitoplâncton podem apresentar ampla distribuição.

Tradicionalmente, espera-se que a importância de processos determinísticos (como o filtro ambiental) e estocásticos (como a dispersão) dependerão da habilidade de dispersão organismos. Estudos recentes compararam grupos de organismos com diferentes habilidades de dispersão em habitats aquáticos para testar a hipótese de que processos relacionados ao nicho são mais importantes na estruturação de comunidades de organismos com grande habilidade de dispersão, enquanto que a estrutura espacial seria um melhor preditor para organismos com baixa habilidade de dispersão (Beisner *et al.*, 2006; Shurin *et al.*, 2009; Mazaris *et al.*, 2010; Padial *et al.*, 2014). Estes estudos mostram que de fato o ambiente local parece ser mais importante para organismos com grande potencial de dispersão, quando comparados aos organismos de baixa capacidade de dispersão. Basicamente,

organismos com alta habilidade de dispersão seriam menos afetados pela estrutura espacial simplesmente porque eles encontram ambientes mais adequados mais frequentemente do que aqueles com baixa habilidade de dispersão.

As variáveis mais importantes para a variação da biomassa das espécies foram a condutividade, transparência, nitrato e o ortofosfato. Diversos estudos mostram principalmente uma relação da abundância das espécies fitoplanctônicas com variáveis ambientais relacionadas a disponibilidade de luz e nutrientes (por exemplo Drakare & Liess, 2010; Ostman *et al.*, 2010; Crossetti *et al.*, 2014). De fato, neste estudo, temos a transparência, que está relacionada a entrada de luz e à capacidade fotossintética dos organismos; a condutividade, que está diretamente relacionada ao gradiente de salinidade das lagoas e sabe-se que diferentes espécies fitoplanctônicas possuem diferentes tolerâncias à salinidade; e finalmente o nitrato e o ortofosfato, que são para o fitoplâncton importantes fontes inorgânicas disponíveis de fósforo e nitrogênio, sendo dois nutrientes reconhecidamente limitantes ao seu crescimento (Reynolds, 2006).

Nós também observamos que as comunidades foram dominadas por poucos *taxa* extremamente abundantes e frequentes, e muitas espécies raras, um padrão frequentemente encontrado em comunidades de macrorganismos. Há muitas maneiras de se explicar porque espécies com alta frequência são localmente abundantes. Estas explicações podem ser divididas em três grupos: (1) algumas espécies são mais abundantes e amplamente distribuídas do que outras porque elas usam recursos igualmente mais abundantes e distribuídos (Hanski *et al.*, 1993) ou possuem uma utilização de recursos maior (por exemplo, generalistas, Brown, 1984); (2) espécies raras sofrem mais provavelmente de efeitos de endogamia, deriva e estocasticidade demográfica, fazendo com que *taxa* localmente abundantes sejam mais frequentes (Hanski & Gyllenberg, 1997); e (3) equivalência ecológica entre as espécies juntamente com a dispersão que resulta em alta frequência de espécies localmente abundantes (Hubbell, 2001).

Embora nós não possamos excluir as demais, uma possível explicação para o padrão encontrado é a característica generalista das espécies mais frequentes. O grupo das *Synechococcus* foi identificado há mais de 30 anos

atrás e é encontrado em uma variedade de ambientes aquáticos, com uma biomassa geralmente muito abundante (Six *et al.*, 2007). A espécie *Aphanocapsa delicatissima* é uma espécie típica de ambientes rasos, sendo sensível a mistura profunda (Reynolds, 2002). O fato de os sistemas aquáticos amostrados neste estudo serem rasos podem justificar sua alta frequência. E finalmente, a terceira espécie mais frequente neste estudo, *Cryptomonas erosa*, é reconhecida como bem adaptada a viver em uma ampla variedade de habitats (Reynolds, 2002).

Em conclusão, nossos resultados apoiam a visão de que a variação espacial do fitoplâncton é melhor explicada pelo ambiente local. Encontramos um padrão segregado de espécies ao longo das lagoas e relação significativa da variação na composição das comunidades com as variáveis ambientais locais, ao mesmo tempo que não observamos uma relação significativa com a distância geográfica. Nossos resultados sugerem a atuação de um filtro ambiental sobre espécies com diferentes preferências de habitat. Nós não testamos a influência de variáveis históricas e filogenéticas sobre esses padrões, que podem ser temas de estudos futuros, a fim de elucidar ainda mais essas questões.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos ao Centro de Estudos Costeiros, Limnológicos e Marinhos (Ceclimar/UFRGS) pelo apoio nos trabalhos de campo e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), fundação do Ministério da Educação (MEC), pela bolsa de mestrado concedida ao primeiro autor.

REFERÊNCIAS

Beisner B.E., Peres P.R., Lindstrom E.S., Barnett A. & Longhi M.L. (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, 87, 2985–2991.

Bell T., Ager D., Song J.I. *et al.* (2005) Larger islands house more bacterial taxa. *Science*, 308, 1884.

Brown J.H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124, 255–279.

Cardoso L.S., Fragoso Jr C.R., Souza R.S. & Motta-Marques D. (2012) Hydrodynamic Control of Plankton Spatial and Temporal Heterogeneity in Subtropical Shallow Lakes. *Hydrodynamics–Natural Water Bodies*, 27-48.

Chesson P. (2000) General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology*, 58, 211-237.

Chust G., Irigoien X., Chave J. & Harris R. (2013) Latitudinal phytoplankton distribution and the neutral theory of biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 531–543.

Crossetti L.O., Schneck F., Freitas-Teixeira L.M. & Motta-Marques D. (2014) The influence of environmental variables on spatial and temporal phytoplankton dissimilarity in a large shallow subtropical lake (Lake Mangueira, southern Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 26, 111-118.

Crump B.C., Adams H.E., Hobbie J.E. & Kling G.W. (2007) Biogeography of bacterioplankton in lakes and streams of an arctic tundra catchment. *Ecology*, 88, 1365-1378.

Diamond J.M. (1975) *Assembly of species communities*. (In: M.L. Cody and J.M. Diamond, editors. *Ecology and evolution of communities*). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

Finlay B.J. (2002) Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296, 1061-1063.

Gause I. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore, MD.

Gotelli N.J. & Ellison A.M. (2002) Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos*, 99, 591–599.

Gotelli N.J. & McCabe D.J. (2002) Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules. *Ecology*, 83, 2091–2096.

Gotelli N.J. (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81, 2606-2621.

Gotelli N.J., & Graves G.R. (1996) *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.

Green J.L. & Bohannan B.J.M. (2006) Spatial scaling of microbial biodiversity in *Scaling Biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge.

Hanski I. & Gyllenberg M. (1997). Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science*, 275, 397–400.

Hanski I., Kouki J. & Halkka A. (1993). *Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species*. (In: Species Diversity in Ecological Communities). University of Chicago Press, Chicago.

Hillebrand H., Dürseken D., Kirschiel D., Pollinger U. & Zohary T. (1999) Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35, 403-424.

Horner-Devine M.C., Carney K.M. & Bohannan B.J.M. (2004a). An ecological perspective on bacterial biodiversity. *Proceedings of the Royal Society*, 271, 113-122.

Horner-Devine M.C., Lage M., Hughes J.B. & Bohannan B.J.M. (2004b) A taxa–area relationship for bacteria. *Nature*, 432, 750-753.

- Horner-Devine M.C., Silver J.M., Leibold M.A. *et al.* (2007) A comparison of taxon co-occurrence patterns for macro- and microorganisms. *Ecology*, 88, 1345–1353.
- Hubbell S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Hubbell S.P. (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19, 166–172.
- Hutchinson G.E. (1961) The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95, 137-145.
- Kristiansen J. (1996) Dispersal of freshwater algae: a review. *Hidrobiologia*, 336, 151-157.
- Leoni B., Marti C.L., Imberger J. & Garibaldi L. (2014) Summer spatial variations in phytoplankton composition and biomass in surface waters of a warm-temperate, deep, oligoholomictic lake: Lake Iseo, Italy. *Inland Waters*, 4, 303-310.
- Lund J.W.G., Kipling C. & LeCren E.D. (1958) The invert microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 11, 143-170.
- Manly B.J.F. (1995) A note on the analysis of species co-occurrences. *Ecology*, 76, 1109-1115.
- Mazaris A.D., Moustaka-Gouni M., Michaloudi E. & Bobori D.C. (2010) Biogeographical patterns of freshwater micro- and macroorganisms: a comparison between phytoplankton, zooplankton and fish in the eastern Mediterranean. *Journal of Biogeography*, 37, 1341-1351.

McCune B. & Mefford M.J. (2011) *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 6.0 MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.

Oksanen J. *et al.* (2011) *Vegan: community ecology package*. R package ver. 2.0-2. <http://CRAN.R-project.org/package>.

Olrik K., Blomqvist P., Brettum P., Cronberg G. & Eloranta P. (1998). *Methods for Quantitative Assessment of Phytoplankton in Freshwaters, Part 1*. Naturvardsverket, Stockholm.

Padial A.A., Ceschin F., Declerck S.A.J. *et al.* (2014) Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. *PLOS ONE*, 9, e111227.

Papke R.T., Ramsing N.B., Bateson M.M. & Ward D.M. (2003) Geographic isolation in hot spring cyanobacteria. *Environmental Microbiology*, 5, 650–659.

R Core Team. (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>

Reynolds C.S. (2006) *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.

Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C. *et al.* (2002) Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24, 417-428.

Rosenzweig M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.

Schwarzbald A., & Schäfer A. (1984) Gênese e morfologia das lagoas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. *Amazoniana*, 9, 87-104.

- Shurin J.B., Cottenie K. & Hillebrand H. (2009) Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. *Oecologia*, 159, 151–159.
- Six C. *et al.* (2007) Diversity and evolution of phycobilisomes in marine *Synechococcus* spp.: a comparative genomics study. *Genetic Biology*, 8, e259.
- Smouse P.E., Long J.C & Sokal R.R. (1986) Multiple Regression and Correlation Extensions of the Mantel Test of Matrix Correspondence. *Systematic Zoology*, 35, 627-632.
- Soininen J., Kokocinski M., Estlander S. *et al.* (2007) Neutrality, niches, and determinants of plankton metacommunity structure across boreal wetland ponds. *Écoscience*, 14, 146-154.
- Sommaruga R. & Casamayor E.O. (2009) Bacterial ‘cosmopolitanism’ and importance of local environmental factors for community composition in remote high-altitude lakes. *Freshwater Biology*, 54, 994-1005.
- Stone L. & Roberts A. (1990) The checkerboard score and species distribution. *Oecologia*, 85, 74–79.
- Ütermöhl H. (1958) *Zur Vervollkommnung der quantitative Phytoplankton: Methodik* Mitteilung Internationale Vereinigung Theoretische und Angewandte Limnologie 9, 1-38.
- Van der Gucht K., Cottenie K., Muylaert K. *et al.* (2007) The power of species sorting: Local factors drive bacterial community composition over a wide range of spatial scales. *PNAS*, 104, 20404-20409.
- Vanormelingen P., Cottenie K., Michels E. *et al.* (2008) The relative importance of dispersal and local processes in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. *Freshwater Biology*, 53, 2170–2183.

Vergnon R., Dulvy N.K. & Freckleton R.P. (2009) Niches versus neutrality: uncovering the drivers of diversity in a species-rich community. *Ecology Letters*, 12, 1079–1090.

Wetzel C.E., Bicudo D.C., Ector L. *et al.* (2012) Distance decay of similarity in Neotropical diatom communities. *PLoS One*, 7, e45071.

Whitaker R.J., Grogan D.W. & Taylor J.W. (2003) Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic Archaea. *Science*, 301, 976–978.

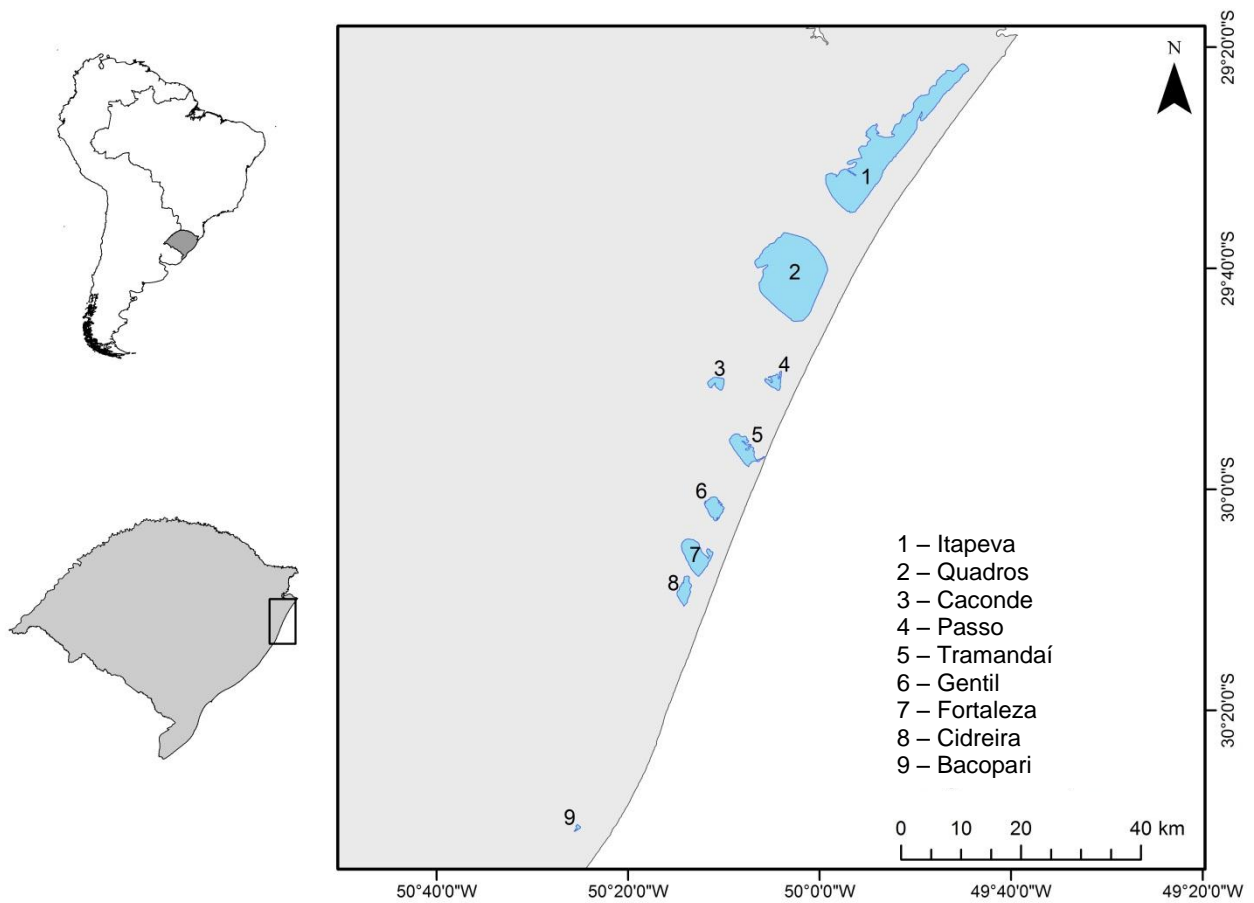


Figura 1. Mapa com a localização da área de estudo, situada no Rio Grande do Sul, sul do Brasil, mostrando as 9 lagoas amostradas neste trabalho.

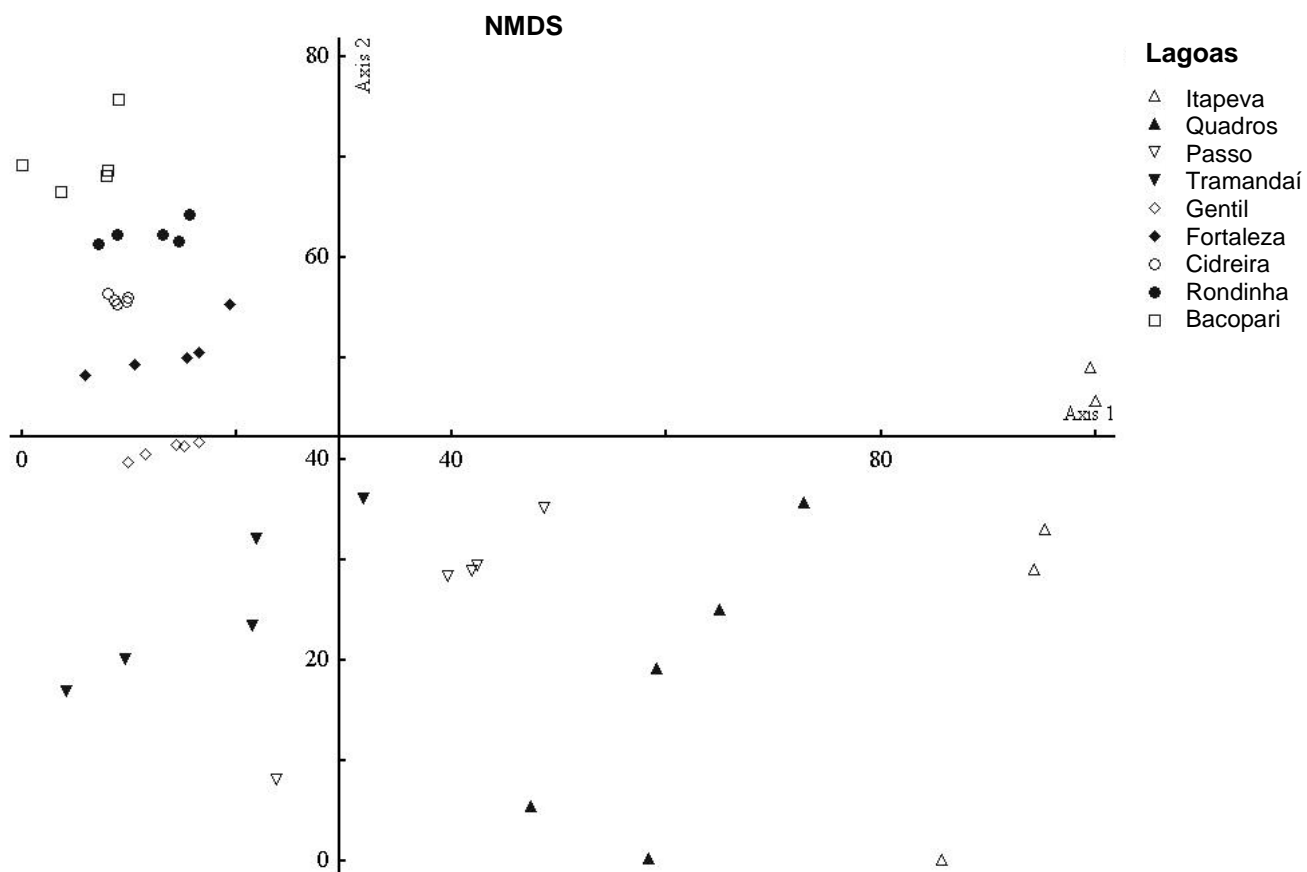


Figura 2. Análise de escalonamento multidimensional não-métrica (NMDS) mostrando a relação entre os sítios amostrados baseada na composição das comunidades fitoplanctônicas.

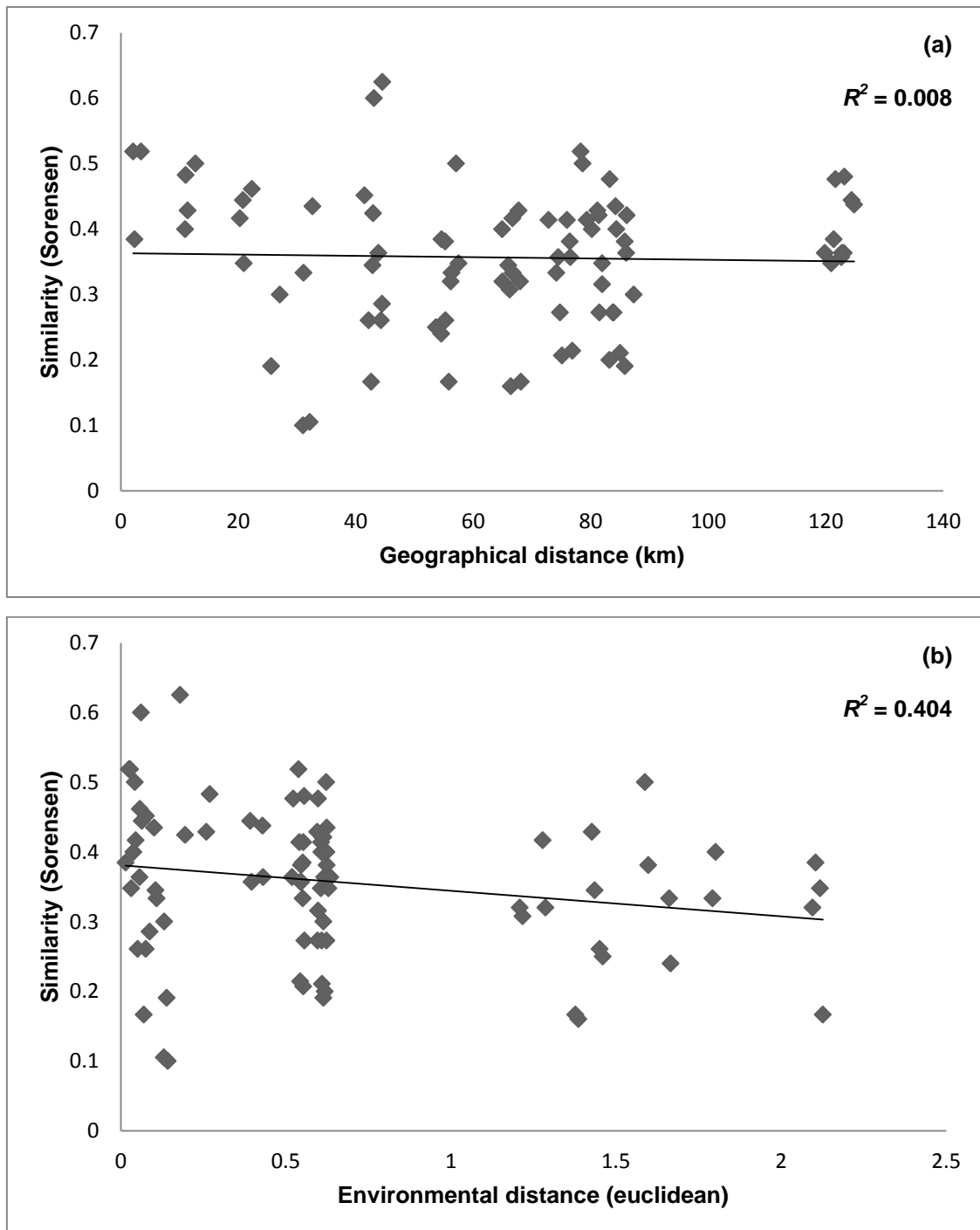


Figura 3. Relação entre a similaridade das comunidades fitoplanctônicas com **(a)** distância geográfica e **(b)** distância ambiental entre os sítios amostrados.

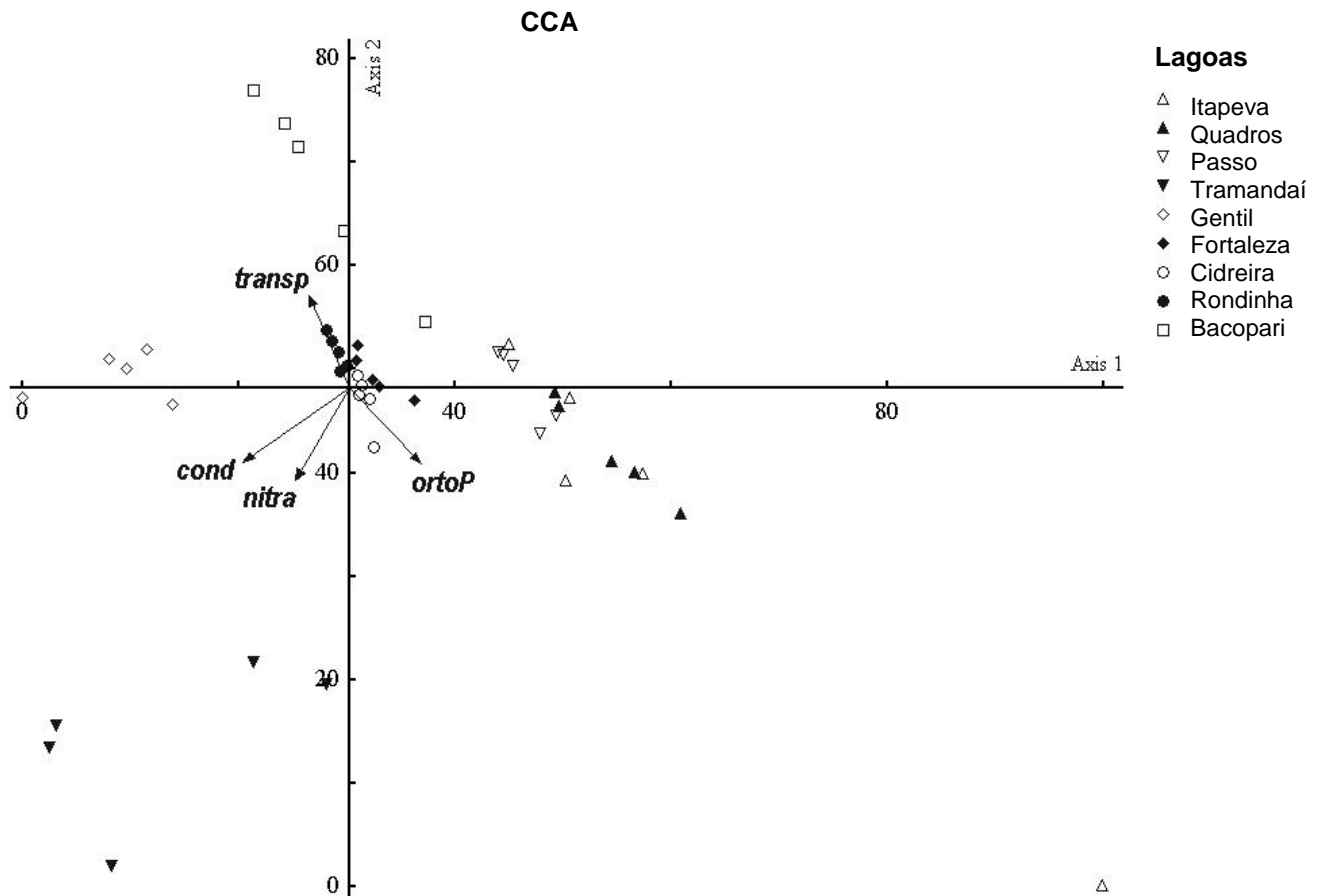


Figura 4. Análise de correspondência canônica (CCA) mostrando a combinação das variáveis ambientais que explicaram parte da variação na abundância das espécies entre os sítios amostrados.

Tabela 1. Variação nas características ambientais das lagoas amostradas (n = 5 sítios por lagoa).

Lagoas	Latitude-longitude		Área (ha)	Prof (m)	Transp (m)	Cond ($\mu\text{S cm}^{-1}$)			Temp ($^{\circ}\text{C}$)			pH		NO ₃ - (mg L ⁻¹)		ortoP (mg L ⁻¹)				
	(ponto central)					min-máx	média	min-máx	média	min-máx	média	min-máx	média	min-máx	média	min-máx	média			
Itapeva	29°31'55.1"	49°56'18.2"	12422	2.81	0.48	39	77	48	19.07	19.67	19.316	7.60	7.80	7.678	0,001	0.047	0.033	0.0001	0.0010	0.0004
Quadros	29°45'34.3"	50°04'45.9"	11959	3.34	0.50	42	48	46	20.18	22.89	21.458	7.46	9.74	8.674	0,001	0.052	0.043	0.0001	0.0003	0.0002
Passo	29°51'36.2"	50°12'14.6"	334	1.50	0.42	46	63	51	19.70	20.56	20.214	7.48	7.73	7.574	0,001	0.011	0.011	ND	0.0001	0.0001
Tramandaí	29°58'33.0"	50°08'47.5"	394	1.00	0.90	1201	5424	2996	19.00	19.66	19.3	7.78	8.79	8.346	0.213	2.932	0.984	0.0001	0.0003	0.0002
Gentil	30°03'19.6"	50°11'38.7"	1888	1.27	1.00	681	2639	1248	19.38	19.84	19.596	8.42	9.91	9.02	0,001	0.143	0.143	ND	ND	ND
Fortaleza	30°09'11.7"	50°13'50.7"	700	2.30	0.65	146	150	148	18.51	19.86	19.268	8.02	8.08	8.05	0,001	0.044	0.026	ND	0.0001	0.0001
Cidreira	30°10'32.8"	50°14'49.0"	1840	1.53	0.48	168	173	169	19.24	20.68	19.75	7.55	7.66	7.624	0,001	0.115	0.080	ND	ND	ND
Rondinha	30°13'11.0"	50°15'04.9"	1538	2.05	0.80	171	175	173	20.09	20.95	20.48	7.54	7.80	7.62	0,001	0.058	0.026	ND	ND	ND
Bacopari	30°32'02.8"	50°24'43.9"	859	5.98	3.80	95	96	95	19.72	20.32	20.104	7.50	8.17	7.724	0,001	0.059	0.059	ND	0.0001	0.0001

ND = não detectado

Tabela 2. Resultados da análise de coexistência das espécies fitoplanctônicas em cada lagoa e entre as lagoas (BL). Resultado significativo está em negrito. SES = standardised effect size (ver métodos).

Lakes	C-score	P-value	SES
Itapeva	471	0.189	-1.168
Quadros	408	0.505	-0.781
Passo	768	0.291	-1.004
Tramandaí	404	0.935	-0.292
Gentil	603	0.461	-0.859
Fortaleza	581	0.357	0.795
Cidreira	294	0.459	-0.856
Rondinha	166	0.867	-0.458
Bacopari	441	0.371	-0.920
BL	11239	0.033	2.720

Tabela 3. Resultados dos testes de Mantel acessando a influência da distância geográfica e da distância ambiental sobre a similaridade na composição das comunidades fitoplanctônicas nas lagoas amostradas. Relações significativas estão em negrito.

	Sorensen Index	
	r	P-value
Geographical distance (GD)	0.035	0.295
Environmental distance (ED)	0.170	0.015
Controlling for GD	0.166	0.017
Controlling for ED	0.003	0.464

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Durante muito tempo os microrganismos foram desconsiderados em estudos ecológicos. Isso aconteceu em função das inúmeras dificuldades de quantificação e cultivo destes organismos, levando ao pouco entendimento da sua ecologia, como suas interações com o ambiente e com os macro-organismos.

Este cenário vêm mudando recentemente, com o desenvolvimento de novas técnicas para o acesso a informações como riqueza e abundância de microrganismos em ambientes naturais, essenciais para estudos em ecologia microbiana. Com o desenvolvimento recente dessa área, muitas questões como o papel do ambiente local a do limite de dispersão começaram a ser reanalisados com mais clareza.

Este trabalho surgiu neste contexto e no sentido de contribuir ainda mais para o entendimento da ecologia de microrganismos em ambientes aquáticos, aqui restritos à comunidade fitoplanctônica em lagoas costeiras subtropicais do sul do Brasil.

Além de contribuir para o entendimento sobre os microrganismos como ciência básica, os estudos em ecologia microbiana também podem fornecer informações importantes para o manejo e o gerenciamento dos ecossistemas e de recursos naturais fundamentais para a população humana, por exemplo a água – no caso de estudos com a comunidade fitoplanctônica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Baas-Becking L. G. M. (1934) *Geobiologie of Inleiding Tot de Milieukunde* (Van Stockkum & Zoon, The Hague.

Bell T., Ager D., Song J.I. *et al.* (2005) Larger islands house more bacterial taxa. *Science*, 308, 1884.

Cadée G.C. & Hegeman J. (2002) Phytoplankton in the 20th century; 30 years monitoring biomass, primary production and Phaeocystis blooms. *Journal of Sea Research*, 97-110.

Chesson P. (2000) General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology*, 58, 211-237.

Chisti Y. (2004) *Microalgae: our marine forests*. In: Richmond, A. (ed.). *Handbook of microalgal culture: biotechnology and applied phycology*. Oxford, Blackwell Science.

Chust G., Irigoien X., Chave J. & Harris R. (2013) Latitudinal phytoplankton distribution and the neutral theory of biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 531–543.

Drakare S. & Liess A. (2010) Local factors control the community composition of cyanobacteria in lakes while heterotrophic bacteria follow a neutral model. *Freshwater Biology*, 55, 2447–2457.

Finlay B.J. (2002) Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296, 1061-1063.

Friedman M. & Friedland G.W. (2000) *As dez maiores descobertas da medicina*. Tradução: José Rubens Siqueira. Revisão técnica Drauzio Varella. São Paulo, Companhia das Letras.

Gause I. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore, MD.
Gilbert B. & Lechowicz M.J. (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *PNAS*, 101, 7651–7656.

Gotelli N.J. & McCabe D.J. (2002) Species co-occurrence: A meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83, 2091–2096.

Green J.L. & Bohannan B.J.M. (2006) Spatial scaling of microbial biodiversity in *Scaling Biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge.

Grenouillet G., Brosse S., Tudesque L. *et al.* (2007) Concordance among stream assemblages and spatial autocorrelation along a fragmented gradient. *Diversity and Distributions*.

Hubbell S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Hubbell S.P. (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19, 166–172.

Hutchinson G.E. (1961) The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95, 137–145.

Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N. *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.

Lindstrom E.S. & Langenheder S. (2011) Local and regional factors influencing bacterial community assembly. *Environmental Microbiology Reports*, 4, 1–9.

Martiny J.B.H. Bohannan B.J.N., Brown J.H. *et al.* (2006) Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews*, 4, 102–112.

- Mazaris A.D., Moustaka-Gouni M., Michaloudi E. & Bobori D.C. (2010) Biogeographical patterns of freshwater micro- and macroorganisms: a comparison between phytoplankton, zooplankton and fish in the eastern Mediterranean. *Journal of Biogeography*, 37, 1341–1351.
- McKnight, M.W. et al. (2007) Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS Biology*, 5, e272.
- Melo S. & Suzuki M.S. (1998) *Variações temporais e espaciais do fitoplâncton das lagoas Imboassica, Cabiúnas e Comprida*. (In: Esteves, FA. (ed.). *Ecologia das lagoas costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé (RJ)*). NUPEM-UFRJ, Rio de Janeiro, 177-203.
- Ostman O., Drakare S., Kritzberg E.S. et al. (2010) Regional invariance among microbial communities. *Ecology Letters*, 13, 118–127.
- Papke R.T., Ramsing N.B., Bateson M.M. & Ward D.M. (2003) Geographic isolation in hot spring cyanobacteria. *Environmental Microbiology*, 5, 650–659.
- Ptácnik R., Andersen T., Brettum P. et al. (2010) Regional species pools control community saturation in lake phytoplankton. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 3755–3764.
- Reynolds C.S. (1984) *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds C.S. (2006) *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sloan W.T., Lunn M., Woodcock S. et al. (2006) The roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure. *Environmental Microbiology*, 8, 732–740.

- Snyder R.E. & Chesson P. (2004) How the spatial scales of dispersal, competition, and environmental heterogeneity interact to affect coexistence. *The American Naturalist*, 164, 633-650.
- Soininen J., Kokocinski M., Estlander S. *et al.* (2007) Neutrality, niches, and determinants of plankton metacommunity structure across boreal wetland ponds. *Écoscience*, 14, 146-154.
- Vanormelingen P., Cottenie K., Michels E. *et al.* (2008) The relative importance of dispersal and local processes in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. *Freshwater Biology*, 53, 2170–2183.
- Vergnon R., Dulvy N.K. & Freckleton R.P. (2009) Niches versus neutrality: uncovering the drivers of diversity in a species-rich community. *Ecology Letters*, 12, 1079–1090.
- Walker S.C. & Cyr H. (2007) Testing the standard neutral model of biodiversity in lake communities. *Oikos*, 116, 143–155.
- Wetzel C.E., Bicudo D.C., Ector L. *et al.* (2012) Distance decay of similarity in Neotropical diatom communities. *PLoS One*, 7, e45071.
- Whitaker R.J., Grogan D.W. & Taylor J.W. (2003) Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic Archaea. *Science*, 301, 976–978.

APÊNDICE 1

Coordenadas geográficas de todos os sítios amostrados.

Lagoa	Ponto	S	W
Itapeva	P1.1	29°31.012'	049°55.227'
Itapeva	P1.2	29°29.504'	049°56.407'
Itapeva	P1.3	29°30.754'	049°56.497'
Itapeva	P1.4	29°34.106'	050°01.111'
Itapeva	P1.5	29°35.815'	049°59.285'
Quadros	P2.1	29°38.836'	050°03.779'
Quadros	P2.2	29°40.561'	050°01.825'
Quadros	P2.3	29°42.514'	050°04.054'
Quadros	P2.4	29°44.524'	050°06.721'
Quadros	P2.5	29°45.708'	050°04.648'
Passo	P3.1	29°51.267'	050°06.283'
Passo	P3.2	29°51.867'	050°06.467'
Passo	P3.3	29°51.839'	050°07.011'
Passo	P3.4	29°52.054'	050°06.341'
Passo	P3.5	29°51.791'	050°06.052'
Tramandaí	P4.1	30°02.816'	050°12.379'
Tramandaí	P4.2	30°02.816'	050°12.379'
Tramandaí	P4.3	29°57.304'	050°10.641'
Tramandaí	P4.4	29°56.993'	050°10.017'
Tramandaí	P4.5	29°58.604'	050°08.355'
Gentil	P5.1	30°03.175'	050°11.397'
Gentil	P5.2	30°03.773'	050°11.836'
Gentil	P5.3	30°03.431'	050°12.337'
Gentil	P5.4	30°03.469'	050°12.839'
Gentil	P5.5	30°02.815'	050°12.379'
Fortaleza	P6.1	30°08.229'	050°13.922'
Fortaleza	P6.2	30°07.4921	050°15.219'
Fortaleza	P6.3	30°06.880'	050°13.908'
Fortaleza	P6.4	30°08.103'	050°12.735'
Fortaleza	P6.5	30°09.264'	050°13.405'
Cidreira	P7.1	30°11.914'	050°14.862'
Cidreira	P7.2	30°11.335'	050°15.650'
Cidreira	P7.3	30°10.788'	050°15.042'
Cidreira	P7.4	30°10.500'	050°14.543'
Cidreira	P7.5	30°09.936'	050°14.886'
Rondinha	P8.1	30°13.855'	050°15.254'

Rondinha	P8.2	30°13.129'	050°15.329'
Rondinha	P8.3	30°12.770'	050°16.180'
Rondinha	P8.4	30°12.235'	050°15.972'
Rondinha	P8.5	30°13.171'	050°14.829'
Bacopari	P9.1	30°31.503'	050°23.871'
Bacopari	P9.2	30°30.676'	050°24.431'
Bacopari	P9.3	30°31.455'	050°24.757'
Bacopari	P9.4	30°31.936'	050°25.443'
Bacopari	P9.5	30°32.318'	050°24.984'

APÊNDICE 2

Espécies fitoplanctônicas identificadas nas 9 lagoas amostradas.

Lista das espécies.

Achnantheidium minutissimum (Kützing)
Amphora sp.
Aphanizomenon gracile (Lemmermann)
Aphanocapsa conferta (West & G.S.West)
Aphanocapsa delicatissima (West & G.S.West)
Aphanocapsa incerta (Lemmermann)
Aphanothece smithii (Komárková-Legnerová & G.Cronberg)
Aulacoseira granulata (Ehrenberg)
Aulacoseira granulata var. angustissima (O.F.Müller)
Centritractus belonophorus (Schmidle)
Ceratium furcoides (Levander)
Ceratium hirundinella (O.F.Müller)
Chlamydomonas globosa (J.W.Snow)
Chlamydomonas planctogloea (Skuja)
Chlamydomonas sordida (Ettl)
Chlamydomonas sp.
Chlorella vulgaris (Beyerinck)
Chroococcus dispersus (Keissler)
Chroococcus limneticus (Lemmermann)
Chroococcus turgidus (Kützing)
Closterium setaceum (Ehrenberg ex Ralfs)
Coelastrum pulchellum (Schmidle)
Coelastrum reticulatum (P.A.Dangeard)
Coelastrum sphaericum (Nägeli)
Cosmarium sp.
Cosmarium sp. 2
Cosmarium sp. 3
Crisocromulina sp.
Cryptomonas curvata (Ehrenberg)
Cryptomonas erosa (Ehrenberg)
Cryptomonas marssonii (Skuja)
Cryptomonas obovata (Czosnowski)
Cryptomonas phaseolus (Skuja)
Cyclotella sp.
Cyclotella sp. 2
Cyclotella sp. 3
Cylindrospermopsis raciborskii (Woloszynska)
Dictyosphaerium pulchellum (H.C.Wood)
Dinobryon divergens (O.E.Imhof)
Dinobryon sp.
Dolichospermum cf. crassum
Dolichospermum cf. spiroides (Klebhan)

Dolichospermum circinale (Rabenhorst ex Bornet & Flahault)
Dolichospermum sp.
Euglena splendens (P.A.Dangeard)
Eutetramorus fottii (Hindák)
Geitlerinema unigranulatum (R.N.Singh)
Gomphonema sp.
Gymnodinium sp.
Gyrosigma sp.
Gyrosigma sp. 2
Katablepharis sp.
Mallomonas sp.
Mallomonas sp. 2
Mallomonas sp. 3
Merismopedia tenuissima (Lemmermann)
Microcystis aeruginosa (Kützing)
Monoraphidium arcuatum (Korshikov)
Monoraphidium circinalis
Monoraphidium contortum (Thuret)
Monoraphidium griffithii (Berkeley)
Monoraphidium indicum (Hindák)
Monoraphidium irregulare (G.M. Smith)
Monoraphidium minutum (Nägeli)
Monoraphidium nanum (Ettl)
Monoraphidium sp.
Monoraphidium tortile (West & G.S.West)
Navicula sp.
Navicula sp. 2
Nitzschia sp.
Nitzschia sp. 2
Nitzschia sp. 3
Oocystis borgei (J.W.Snow)
Oocystis solitaria (Wittrock)
Pediastrum tetras (Ehrenberg)
Penales sp.
Peridinium sp.
Peridinium sp. 2
Planktolyngbya limnetica (Lemmermann)
Pleurotaenium sp.
Pseudanabaena catenata (Lauterborn)
Pseudanabaena limnetica (Lemmermann)
Pseudanabaena mucicola (Naumann & Huber-Pestalozzi)
Rhabdoderma sp.
Rhodomonas lacustris (Pascher & Ruttner)
Scenedesmus ecornis (Ehrenberg)
Scenedesmus maximus (West & G.S.West)
Scenedesmus obtusus (Meyen)

Scenedesmus quadricauda (Turpin)
Staurastrum sp.
Staurastrum sp. 2
Staurastrum sp. 3
Synechococcus nidulans (Pringsheim)
Synedra acus (Kützing)
Tetraëdron caudatum (Corda)
Tetraëdron minimum (A.Braun)
Trachelomonas planctonica (Svirenko)
Trachelomonas scabra (Playfair)
Trachelomonas volvocina (Ehrenberg)
Trachelomonas volvocinopsis (Svirenko)
Xanthidium sp.
