



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRO-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA



SILVANO LIMA DO NASCIMENTO FILHO

EFEITOS DA ARQUITETURA DAS MACRÓFITAS E DOS MACROINVERTEBRADOS
SOBRE A ESTRUTURA DE ALGAS EPIFÍTICAS EM UM RESERVATÓRIO TROPICAL

RECIFE, PE

2021



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRO-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**



SILVANO LIMA DO NASCIMENTO FILHO

**EFEITOS DA ARQUITETURA DAS MACRÓFITAS E DOS MACROINVERTEBRADOS
SOBRE A ESTRUTURA DE ALGAS EPIFÍTICAS EM UM RESERVATÓRIO TROPICAL**

RECIFE, PE

2021

SILVANO LIMA DO NASCIMENTO FILHO

**EFEITOS DA ARQUITETURA DAS MACRÓFITAS E DOS MACROINVERTEBRADOS
SOBRE A ESTRUTURA DE ALGAS EPIFÍTICAS EM UM RESERVATÓRIO TROPICAL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal Rural de Pernambuco PPGB/UFRPE, como requisito para obtenção do título de Doutor em Botânica.

Orientadora: Ariadne do Nascimento Moura

Coorientador: Watson Arantes Gama Júnior

RECIFE, PE

2021

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal Rural de Pernambuco
Sistema Integrado de Bibliotecas
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- D631e do Nascimento Filho, Silvano Lima
Efeitos da arquitetura das macrófitas e dos macroinvertebrados sobre a estrutura de algas epifíticas em um reservatório tropical / Silvano Lima do Nascimento Filho. - 2021.
142 f. : il.
- Orientadora: Ariadne do Nascimento Moura.
Coorientador: Watson Arantes Gama Junior.
Inclui referências.
- Tese (Doutorado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Recife, 2021.
1. algas perifíticas. 2. heterogeneidade do habitat. 3. macroinvertebrados. 4. peixe. 5. reservatório. I. Moura, Ariadne do Nascimento, orient. II. Junior, Watson Arantes Gama, coorient. III. Título

SILVANO LIMA DO NASCIMENTO FILHO

**EFEITOS DA ARQUITETURA DAS MACRÓFITAS E DOS MACROINVERTEBRADOS
SOBRE A ESTRUTURA DE ALGAS EPIFÍTICAS EM UM RESERVATÓRIO TROPICAL**

Tese defendida e aprovada pela banca examinadora em: 20 de agosto de 2021

Profª. Dra. Ariadne do Nascimento Moura
Universidade Federal Rural de Pernambuco (Presidente, Orientadora)

Prof. Dr. Ênio Wocyli Dantas
Universidade Estadual da Paraíba (Titular)

Prof. Dr. Mauro de Melo Júnior
Universidade Federal Rural de Pernambuco (Titular)

Profª. Dra. Paula Braga Gomes
Universidade Federal Rural de Pernambuco (Titular)

Prof. Dr. William Severi
Universidade Federal Rural de Pernambuco (Titular)

Profª. Dra. Elcida de Lima Araújo
Universidade Federal de Pernambuco (Suplente)

Profª. Dra. Luciana Gomes Barbosa
Universidade Federal da Paraíba (Suplente)

DEDICATÓRIA

Dedico essa tese aos meus pais Silvano Lima e Maria de Fátima Lima e a minha esposa Anamaria do Nascimento pelo amor e apoio irrestrito em todas minhas decisões - mesmo e principalmente por aquelas que me fizeram estar longe deles. Dedico em especial a todas as famílias que direta ou indiretamente perderam algum ente querido em decorrência da COVID-19.

"Combati o bom combate, terminei a corrida, guardei a fé. Agora me está reservada a coroa da justiça, que o Senhor, justo Juiz, me dará naquele dia; e não somente a mim, mas também a todos os que amam a sua vinda".

II Timóteo 4:7-8

AGRADECIMENTOS

A **Deus**, por sempre estar presente em minha vida e guiar os meus caminhos mesmo quando tudo parecia impossível. Obrigado por nunca soltar a minha mão e me guiar em todos os momentos. A **Ele** toda honra e toda glória!

Aos meus pais, **Silvano Lima e Maria de Fátima Lima**, que nunca mediram esforços para me ensinar o caminho do bem, e sempre me apoiaram em todas as etapas da minha vida. Sem vocês, eu não chegaria até aqui. Muito obrigada por tudo! O amor que sinto por vocês é incondicional. Amo vocês!

À minha esposa, **Anamaria do Nascimento**, sinônimo de amor e união. Obrigado por sempre estar ao meu lado nos momentos bons ou ruins da vida pessoal e acadêmica. **Deus** nos uniu profissionalmente no laboratório e firmou nossa união civil (casamento) para o resto de nossas vidas. Te amo minha pequenininha! Ah! Não posso esquecer da nossa filhinha **Nina** (gata) que veio para preencher nosso dia-a-dia e nos unir mais ainda com todo carinho e amor.

À minha **família**, sinônimo de apoio e incentivo. Aos meus tios **Sérgio Lima e Andréa Rezende** e **primas Samara Lima, Samira Lima e Sara Lima** que abriram as portas de sua casa para me receberem nos anos iniciais do doutorado e foram fundamentais para minha permanência em Recife. Aos meus **tios Sinésio Lima e Silvério Lima e tia Sônia Lima** e aos **primos Sérgio Vitor, Sabrina Lima, Silvana Lima e Raissa Lima** que me incentivaram desde o início, meu muito obrigado! Fruto do meu casamento ganhei mais uma família que passou a me apoiar e incentivar ao longo dos anos. **Antônio Barbosa e Dona Ângela Diniz** (sogros), **Abraão Diniz, Carol Diniz, João Brasil, Samara Diniz, Margarida Diniz e Sr. João Diniz**. Obrigado por acreditar no meu sonho e sempre me motivar a seguir em frente. É muito bom saber que posso contar com vocês em todos os momentos. Amo vocês!

À minha orientadora e mãe científica, Professora **Ariadne do Nascimento Moura**, pela oportunidade de realizar este trabalho. Obrigado pela confiança e por me atender com paciência todas as vezes que bati em sua porta, que mandei mensagens e e-mails. Agradeço por todos os ensinamentos compartilhados sejam acadêmicos, ou, pessoais de forma admirável, e por me guiar nos primeiros passos da pós-graduação. Nossa caminhada acadêmica iniciou-se desde a graduação indiretamente na minha participação em projetos com a senhora como Coordenadora. Após isso, nossa caminhada perdurou do mestrado até o doutorado. Isso mostra que nossos caminhos estavam traçados desde a minha iniciação científica até o doutorado. Levarei a senhora em minha vida para sempre! Muito obrigada por tudo!

Ao meu coorientador, professor **Watson Arantes Gama Júnior**, por toda a ajuda durante a realização deste trabalho. Sua contribuição foi muito importante e nossas conversas científicas e sobre experiências de vida nos intervalos de trabalho foram enriquecedoras. Muito obrigado!

A todos os **professores** do Programa de Pós-Graduação em Botânica, **Ana Virgínia, Ariadne Moura, Mutuê Fuji, Teresa Buriel e Ulysses Albuquerque** que contribuíram para minha formação, seja através das aulas ou discussões e avaliações por todo seus conhecimentos.

Ao meu amigo, professor **Elton José de França**, por toda a ajuda durante a realização deste trabalho. Sua contribuição foi importante para a realização das coletas e experimento. Não esquecerei de toda a ajuda e amizade que concretizamos nos últimos anos. Muito obrigado!

Aos amigos que participam ou participaram do laboratório, **Anamaria do Nascimento, Celina Valença, Cihelio Amorim, Fátima Silva, Helenita Nery, Ingrid Fernanda, Jhullyrson Osman, Jonatas Mota, Juliana Santos, Leonardo Messias, Nísia Aragão, Rafael Moura, Samara Rodrigues, Raylane Anunciação e Vitor Ricardo**, nós passamos mais tempo juntos do que em nossa casa, com a nossa família. Conviver com vocês ao longo desses cinco anos e meio foi sensacional. Muito obrigado por toda forma de ajuda, pela companhia durante um café, pelas inúmeras conversas e risadas. Vocês são muito especiais e tornam o trabalho muito mais agradável.

Ao professor **William Severi** e o técnico de laboratório **Marcones Silva** do Departamento de pesca. Meu muito obrigado por toda a contribuição nas análises de nutrientes.

A minha ex-orientadora **Girlene Fábria**, pela oportunidade de estagiar na graduação desenvolvendo pesquisas nos ambientes aquáticos do sertão de Pernambuco. Os milhares de *Melanoides* jamais serão esquecidos. Meu muito obrigado pelos ensinamentos e incentivos.

Aos **funcionários** do PPGB que proporcionaram um ambiente mais leve e harmônico para desenvolver nossos trabalhos diários. Não poderia esquecer de **Cynara Leleu, Elisama, Kênia Muniz, Manassés Silva e Nely**. Em especial agradeço a **Cynara Leleu** por sempre está disponível e esclarecendo diversas dúvidas ao longo desses anos.

Aos membros da banca examinadora **Ariadne Moura, Elcida Araújo, Ênio Wocyli, Luciana Barbosa, Mauro de Melo, Paula Braga e William Severi** e pelas valiosas contribuições a este trabalho.

À coordenação do programa de Pós-Graduação em Botânica na figura da **Dra Maria Teresa Buril** pela oportunidade de ingressar no curso de Doutorado em Botânica.

À **Unidade Acadêmica de Serra Talhada** (UAST/UFRPE), pelo apoio estrutural e disponibilidade de transporte para realização das coletas.

À **Universidade Federal Rural de Pernambuco** (UFRPE/Sede), pela oportunidade da realização do curso de pós-graduação.

À **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior** (CAPES), pelo apoio financeiro para realização da tese.

Enfim, a todos que direta ou indiretamente contribuíram para a concretização deste trabalho.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABELAS	xii
RESUMO	xiv
ABSTRACT	xvi
1 INTRODUÇÃO	18
1.1 Estrutura da tese	21
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	23
2.1 O papel das macrófitas na heterogeneidade dos habitats.....	23
2.2 Comunidades de algas perifíticas e macroinvertebrados associadas às macrófitas.....	24
2.3 Filtros ambientais que afetam as algas perifíticas	25
2.4 Biomanipulação no controle da biomassa dos macroinvertebrados e algas perifíticas.....	28
REFERÊNCIAS	30
3 Artigo 1: Effect of structural complexity of macrophytes on epiphytic algal, macroinvertebrate and interspecific relationships	41
4 Artigo 2: O papel dos fatores ambientais sobre a diversidade beta de algas perifíticas em um reservatório tropical: turnover ou nestedness?	76
5 Artigo 3: Strong top-down effects of omnivorous fish and macroinvertebrates on periphytic algae and macrophytes in a tropical reservoir.....	106
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS	137
7 DIVULGAÇÃO CIENTÍFICA	140
8 NORMAS DE SUBMISSÃO DAS REVISTAS CIENTÍFICAS	143

LISTA DE FIGURAS

Artigo 1: Effect of structural complexity of macrophytes on epiphytic algal, macroinvertebrate and interspecific relationships

Fig. 1 Structural attributes of epiphytic algae in different species of aquatic macrophytes: (a) species richness, (b) equitability, (c) species diversity (bits ind⁻²), and (d) biomass (x10⁵ µg³ cm⁻²). LC - *Cyperus articulatus*, MC - *Nymphaea pulchella*, HC1 - *Eichhornia crassipes*, and HC2 - *Ludwigia helminthorrhiza*. Letters indicate significant differences ($\alpha = 0.05$)

Fig. 2 Relationship between the fractal dimension of the macrophytes and (a) species richness, (b) equitability, (c) species diversity (bits ind⁻²), and (d) biomass (x10⁵ µg³ cm⁻²) of algae

Fig. 3 Relative biomass of the (a) life forms, (b) adherence intensity, and (c) form of adherence of the epiphytic community in the macrophytes throughout the study months (August and November / 2017) and (March and June / 2018). Legend: LC - *Cyperus articulatus*, MC - *Nymphaea pulchella*, HC1 - *Eichhornia crassipes*, and HC2 - *Ludwigia helminthorrhiza*

Fig. 4 RLQ ordering of the distribution of environmental variables (a) and functional traits of algae (b) in the reservoir. Intensity - Luminous intensity (µmol photons m⁻² s⁻¹), Dimens.LC - Low complexity, Dimens.MC - Mean Complexity, Temp - Temperature °C, DIN - Dissolved inorganic nitrogen (µg L⁻¹), and Dimens.HC - High complexity

Fig. 5 Structural attributes of macroinvertebrates in different species of aquatic macrophytes: (a) species richness, (b) equitability, (c) species diversity (bits ind⁻²), and (d) biomass (ind g⁻¹). Letters indicate significant differences ($\alpha = 0.05$)

Fig. 6 Relationship between the structural complexity of macrophytes and (a) species richness, (b) equitability, (c) species diversity (bits ind⁻²), and (d) biomass of macroinvertebrates (ind g⁻¹)

Artigo 2: O papel dos fatores ambientais sobre a diversidade beta de algas perifíticas em um reservatório tropical: turnover ou nestedness?

Fig. 1 Modelo conceitual que ilustra as hipóteses do estudo. As setas cinzas indicam o fluxo dos componentes da diversidade beta das algas perifíticas em relação a complexidade das macrófitas e filtros ambientais

Fig. 2 Localização do reservatório Jazigo no município de Serra Talhada, Pernambuco, Nordeste do Brasil

Fig. 3 Digrama de Venn da riqueza de espécies entre as quatro macrófitas no reservatório Jazigo, PE, Nordeste do Brasil. Intersecções representam o número de espécies compartilhadas pelas macrófitas

Fig. 4 Diversidade alfa (a), diversidade beta (b), turnover (c) e nestedness (d) de algas perifíticas nas quatro macrófitas ao longo do estudo (2017 e 2018) no reservatório Jazigo, PE, Nordeste do Brasil. As abreviações representam as macrófitas: *Cyperus articulatus* (Cy), *Eichhornia crassipes* (Ec), *Ludwigia helminthorrhiza* (Lu) e *Nymphaea pulchella* (Ny)

Fig. 5 Plot da escala multidimensional não paramétrica (NMDS) da presença e ausência das algas perifíticas nas quatro espécies de macrófitas ao longo do estudo (2017 e 2018) no reservatório Jazigo, PE, Nordeste do Brasil

Fig. 6 Análise de Redundância Parcial (pRDA) mostrando a variação parcial (%) da diversidade beta explicada pelo conjunto de variáveis físicas, químicas e macroinvertebrados, no reservatório Jazigo Nordeste do Brasil. As áreas de interseção representam a interação entre os conjuntos de dados. Os asteriscos representam efeitos significativos verificados com a função *anova.cca* (**: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$)

Fig. 7 Análise de redundância (RDA) entre os grupos de algas perifíticas e variáveis ambientais e macroinvertebrados no reservatório Jazigo, Nordeste do Brasil. Os círculos representam as amostras,

NID – nitrogênio inorgânico dissolvido, Intensidade – intensidade luminosa, Complexidade – complexidade morfológica das macrófitas

Artigo 3: Strong top-down effects of omnivorous fish and macroinvertebrates on periphytic algae and macrophytes in a tropical reservoir

Fig. 1 Abundance of macroinvertebrates in different treatments and days throughout the experiment. C (control), F (fish only), M (macroinvertebrates only) and MF (macroinvertebrates + fish). Lower case letters represent significant differences between treatments ($p < 0.05$). **(a)** day 0; **(b)** day 5; **(c)** day 10; **(d)** day 15; **(e)** day 25 and **(f)** day 30. Values represent the mean and vertical lines the standard deviation \pm SD

Fig. 2 Average total biomass ($10^4 \mu\text{g cm}^{-2}$) of the periphytic algae in the different treatments over the days of the experiment. C (control), F (fish only), M (macroinvertebrates only) and MF (macroinvertebrates + fish). Lower case letters represent significant differences ($p < 0.05$). **(a)** day 0; **(b)** day 5; **(c)** day 10; **(d)** day 15; **(e)** day 25 and **(f)** day 30. Values represent the mean and vertical lines the standard deviation \pm SD

Fig. 3 Average biomass ($10^4 \mu\text{g cm}^{-2}$) of the classes of periphytic algae in the different treatments and days of the experiment. C (control), F (fish only), M (macroinvertebrates only) and MF (macroinvertebrates + fish). Lower case letters represent significant differences between treatments and asterisks over the days of the experiment ($p < 0.05$). **(a)** Cyanophyceae; **(b)** Chlorophyceae; **(c)** Bacillariophyceae and **(d)** Zygnematophyceae. Values represent the mean and vertical lines \pm SD

Fig. 4 Average biomass (g) of *Eichhornia crassipes* in different treatments at the beginning and end of the experiment. C (control), F (fish only), M (macroinvertebrates only) and MF (macroinvertebrates + fish). Lower case letters represent significant differences ($p < 0.05$) at the beginning and upper case letters at the end of the experiment. Values represent the mean and vertical lines \pm SD

LISTA DE TABELAS

Artigo 1: Effect of structural complexity of macrophytes on epiphytic algal, macroinvertebrate and interspecific relationships

Table 1 Mean values (\pm standard deviation) of the limnological parameters of the water of the macrophyte beds in the reservoir Jazigo, Pernambuco, Brazil.

Table 2 Multiple regression of the structural attributes of epiphytic algae and macroinvertebrate with the dry weight (g) of aquatic macrophytes. (+) positive relationship.

Artigo 2: O papel dos fatores ambientais sobre a diversidade beta de algas perifíticas em um reservatório tropical: turnover ou nestedness?

Tabela I Diversidade beta (Jaccard) e seus componentes de dissimilaridade de algas perifíticas nas macrófitas aquáticas, no reservatório Jazigo, Nordeste do Brasil

Tabela S1. Média e desvio padrão (\pm DP) das variáveis ambientais do reservatório Jazigo, Pernambuco, Nordeste do Brasil.

Tabela S2. Biomassa média (ind g⁻¹) dos macroinvertebrados nas diferentes espécies de macrófitas aquáticas no reservatório Jazigo, Pernambuco, Nordeste do Brasil.

Artigo 3: Strong top-down effects of omnivorous fish and macroinvertebrates on periphytic algae and macrophytes in a tropical reservoir

Table 1 Summary of the linear mixed effects models of macroinvertebrates, fish and day and their possible interactions on the mean total biomass of the periphytic algae

Table 2 Anova (*one-way*) summarized of the effects of macroinvertebrates, fish and macroinvertebrates * fish interaction on the biomass of the periphytic algal classes during the experiment

Table S1 Abiotic water limnological variables during the experiment in the Jazigo reservoir. NID - Dissolved inorganic nitrogen (\pm standard deviation)

Table S2 Abundance of macroinvertebrates with herbivorous, detritivorous and carnivorous eating habits during the experiment in treatments C (control), F (fish only), M (macroinvertebrates only) and MF (macroinvertebrates + fish)

Nascimento Filho, Silvano Lima. Efeitos da arquitetura das macrófitas e dos macroinvertebrados sobre a estrutura de algas epifíticas em um reservatório tropical. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Pernambuco. 20 de agosto de 2021. Orientadora: Ariadne do Nascimento Moura. Coorientador: Watson Arantes Gama Júnior.

RESUMO

A presente tese visa compreender os fatores que influenciam a estrutura das comunidades de algas perifíticas e macroinvertebrados em um reservatório tropical, considerando as características funcionais e diversidade beta das espécies de algas perifíticas, além de compreender os efeitos top-down exercidos pelos peixes sobre as algas perifíticas e macroinvertebrados nos ecossistemas aquáticos continentais. O estudo foi realizado em cinco diferentes pontos no reservatório Jazigo, Serra Talhada, PE, Brasil. Foi realizado um monitoramento trimestral, entre os anos de 2017 a 2018 ($n = 4$), para entender o papel das variáveis limnológicas e biótica (complexidade estrutural das macrófitas) sobre a estrutura e características funcionais das comunidades das algas perifíticas e estrutura dos macroinvertebrados. Os efeitos dos filtros ambientais sobre a diversidade beta das algas perifíticas, e, um experimento *in situ* para avaliação dos peixes sobre a biomassa das algas perifíticas, macroinvertebrados e macrófitas. Os atributos estruturais (riqueza, biomassa, abundância e diversidade) das algas perifíticas e macroinvertebrados foram direcionados pela complexidade morfológica das macrófitas. A análise RLQ mostrou que as espécies frouxamente aderidas e emaranhadas foram positivamente correlacionadas com a intensidade luminosa e oxigênio dissolvido; as espécies prostradas se correlacionaram positivamente com macrófitas de média complexidade estrutural. As espécies coloniais se correlacionaram positivamente com o nitrato, amônia, nitrogênio inorgânico dissolvido e macrófitas com baixa complexidade; enquanto as espécies unicelulares, os heterotricomas e as filamentosas se correlacionaram positivamente com a condutividade, temperatura e macrófitas com alta complexidade estrutural. Esses efeitos foram observados também sobre a diversidade beta de algas perifíticas. A diversidade alfa e beta foram maiores nas macrófitas com maiores complexidade morfológica. Além disso, a presença de diferentes espécies de macrófitas contribuiu para o aumento da riqueza e da diversidade beta de algas perifíticas. A substituição foi o componente determinante da diversidade beta das algas perifíticas e foi maior nas macrófitas de maior complexidade morfológica *Eichhornia crassipes* e *Ludwigia helminthorrhiza*. Esse componente tem forte relação com habitats complexos. Além disso, a diversidade beta das algas perifíticas foi impulsionada principalmente por variáveis físicas (51,34%) e químicas (31,14%), e pelos

macroinvertebrados (4,21%). A análise de redundância explicou 65% da distribuição das algas perifíticas com os filtros ambientais (físicos, químicos e biológicos) O nitrogênio inorgânico dissolvido, complexidade morfológica das macrófitas, temperatura, a abundância dos macroinvertebrados, intensidade luminosa e oxigênio dissolvido foram importantes para explicar a diversidade beta de algas perifíticas. Portanto, os fatores físicos e químicos funcionam como filtros ambientais sobre as algas perifíticas. Quanto ao efeito top-down exercido pelos peixes sobre os macroinvertebrados mostrou a eficiência da manipulação do peixe onívoro no controle da biomassa dos macroinvertebrados e indiretamente da biomassa das algas perifíticas e das macrófitas em um reservatório tropical. Após 30 dias, todos os tratamentos com adição do peixe onívoro apresentaram uma redução da biomassa dos macroinvertebrados e o aumento da biomassa das algas perifíticas. No tratamento sem a adição do peixe e, apenas na presença dos macroinvertebrados, a biomassa das algas perifíticas reduziu e a biomassa das macrófitas aumentou ao longo do experimento. A presente tese contribui para o entendimento do papel das variáveis limnológicas e macrófitas com diferentes complexidades morfológicas sobre a estrutura da comunidade de algas perifíticas e dos macroinvertebrados. Os filtros ambientais mostraram exercer papel fundamental sobre a diversidade beta de algas perifíticas e a importância da presença das macrófitas para o aumento da heterogeneidade do habitat e consequente disponibilidade de nichos e microhabitats para a biodiversidade aquática. Por fim, observamos que os peixes onívoros podem controlar diretamente a biomassa dos macroinvertebrados e indiretamente a biomassa das algas perifíticas e das macrófitas. Assim, poderão ser elaboradas novas estratégias de controle que possam melhorar a eficiência do funcionamento do ecossistema e conservação da biodiversidade aquática em reservatórios tropicais.

Palavras-chave: algas perifíticas, diversidade, heterogeneidade do habitat, moluscos, peixe onívoro, plantas aquáticas, top-down.

Nascimento Filho, Silvano Lima. Effects of macrophyte architecture and macroinvertebrates on the structure of epiphytic algae in a tropical reservoir. Doctoral Thesis, Graduate Program in Botany, Federal Rural University of Pernambuco, Recife, Pernambuco. August 20th, 2021. Supervisor: Ariadne do Nascimento Moura. Co-supervisor: Watson Arantes Gama Júnior.

ABSTRACT

This thesis aims to understand the factors that influence the structure of periphytic algae and macroinvertebrate communities in a tropical reservoir, considering the functional characteristics and beta diversity of periphytic algae species, in addition to understanding the top-down effects exerted by fish on periphytic algae and macroinvertebrates in continental aquatic ecosystems. The study was carried out at five different points in the Jazigo reservoir, Serra Talhada, PE, Brazil. A quarterly monitoring was carried out, between the years 2017 to 2018 ($n = 4$), to understand the role of limnological and biotic variables (structural complexity of macrophytes) on the structure and functional characteristics of periphytic algae communities and macroinvertebrate structure. The effects of environmental filters on the beta diversity of periphytic algae, and an in situ experiment to evaluate fish on the biomass of periphytic algae, macroinvertebrates and macrophytes. The structural attributes (wealth, biomass, abundance and diversity) of periphytic algae and macroinvertebrates were driven by the morphological complexity of macrophytes. RLQ analysis showed that loosely adhered and entangled species were positively correlated with light intensity and dissolved oxygen; prostrate species correlated positively with macrophytes of medium structural complexity. Colonial species correlated positively with nitrate, ammonia, dissolved inorganic nitrogen and macrophytes with low complexity; while unicellular species, heterotricomas and filamentous ones correlated positively with conductivity, temperature and macrophytes with high structural complexity. These effects were also observed on the beta diversity of periphytic algae. Alpha and beta diversity were higher in macrophytes with greater morphological complexity. Furthermore, the presence of different species of macrophytes contributed to the increase in richness and beta diversity of periphytic algae. Substitution was the determining component of the beta diversity of periphytic algae and was greater in macrophytes of greater morphological complexity, *Eichhornia crassipes* and *Ludwigia helminthorrhiza*. This component has a strong relationship with complex habitats. Furthermore, the beta diversity of periphytic algae was driven mainly by physical (51.34%) and chemical (31.14%) variables, and by macroinvertebrates (4.21%). Redundancy analysis explained 65% of the distribution of periphytic algae with environmental filters (physical, chemical and biological) Dissolved inorganic nitrogen, macrophyte morphological complexity, temperature, macroinvertebrate abundance, light intensity and

dissolved oxygen were important to explain beta diversity of periphytic algae. Therefore, physical and chemical factors act as environmental filters on periphytic algae. The top-down effect exerted by fish on macroinvertebrates showed the efficiency of the manipulation of omnivorous fish in controlling the biomass of macroinvertebrates and indirectly the biomass of periphytic algae and macrophytes in a tropical reservoir. After 30 days, all treatments with the addition of omnivorous fish showed a reduction in macroinvertebrate biomass and an increase in periphytic algae biomass. In the treatment without the addition of fish and only in the presence of macroinvertebrates, the biomass of periphytic algae reduced and the biomass of macrophytes increased throughout the experiment. This thesis contributes to the understanding of the role of limnological and macrophyte variables with different morphological complexities on the structure of the periphytic algae and macroinvertebrate community. Environmental filters have shown to play a fundamental role on the beta diversity of periphytic algae and the importance of the presence of macrophytes for increasing habitat heterogeneity and consequent availability of niches and microhabitats for aquatic biodiversity. Finally, we observed that omnivorous fish can directly control the biomass of macroinvertebrates and indirectly the biomass of periphytic algae and macrophytes. Thus, new control strategies can be developed that can improve the efficiency of ecosystem functioning and conservation of aquatic biodiversity in tropical reservoirs.

Keywords: periphytic algae, diversity, habitat heterogeneity, mollusks, omnivorous fish, aquatic plants, top-down.

1. INTRODUÇÃO

O número de rios que foram represados aumentou devido à maior demanda por energia elétrica e suprimento de água pelo crescimento da população mundial (TUNDISI et al. 1998). O represamento de rios acarreta mudanças drásticas na dinâmica e estrutura das comunidades aquáticas, cujos impactos negativos remetem à eutrofização (CROSSETTI et al. 2008). Nos reservatórios construídos próximos a centros urbanos e influenciados pelas atividades da agricultura, irrigação, captação de água e aquicultura, a qualidade da água desses sistemas passou a ser comprometida favorecendo os processos de eutrofização (TUNDISI; MATSUMURA-TUNDISI; TUNDISI, 2008; JENNY et al. 2020). Os processos de eutrofização têm levado à diminuição da biodiversidade aquática e redução da heterogeneidade do habitat pela diminuição das espécies de macrófitas aquáticas em todo o mundo, mediante aumento da carga de nutrientes e florações de cianobactérias (JEPPESEN et al. 2005; PHILLIPS et al. 2016; WWF, 2020).

A heterogeneidade do habitat é um fator responsável pela estruturação das comunidades e de suas relações tróficas nos ecossistemas aquáticos, pois provoca mudanças na dinâmica, estrutura e interações tróficas (GIANUCA et al. 2017). Um dos componentes fundamentais na manutenção da heterogeneidade de habitats em ambientes aquáticos é a presença de macrófitas aquáticas, pois integram a estruturação do habitat, fornecem abrigo e alimento para outros organismos planctônicos, bentônicos e nectônicos (CHOI et al. 2014; DOS SANTOS et al. 2020) influenciando na estrutura e funcionamento destas comunidades e as interações ecológicas entre elas (TOKESHI; ARAKAKI, 2012; GRUTTERS et al. 2017).

As macrófitas são capazes de proporcionar maior disponibilidade de recursos, condições abióticas específicas e microhabitats favoráveis ao desenvolvimento de algas e macroinvertebrados associados a elas (SILVA; HENRY, 2013). Estudos mostram o papel da arquitetura (complexidade morfológica) das macrófitas sobre os atributos estruturais das comunidades aquáticas (FERREIRO et al. 2013; PETTIT et al. 2016; WOLTERS et al. 2018), e apontam que a arquitetura das macrófitas

pode influenciar na distribuição, abundância e composição de algas perifíticas e de invertebrados que vivem aderidos ou associados às folhas, pecíolos e raízes (LUCENA-MOYA; DUGGAN, 2011; CHOI et al. 2014). As macrófitas são reconhecidas por fornecer substratos para colonização e favorecer o crescimento dos organismos devido à disponibilidade de recursos e nichos (MORMUL et al. 2011; DUNCK et al. 2018). As comunidades aderidas às macrófitas são dependentes de fatores como o tipo de substrato, complexidade estrutural da macrófita, disponibilidade de luz, concentração de nutrientes e pressão de pastoreio (PELLEGRINI; FERRAGUT, 2012; PHILLIPS et al. 2016). As diferentes complexidades morfológicas oferecem uma ampla disponibilidade de nichos e substratos colonizáveis, pois apresentam sistemas complexos de raízes, pecíolos e folhas para os organismos se aderirem (MORMUL et al. 2010; TOKESHI; ARAKAKI, 2012; TOTH et al. 2012).

Em resposta às mudanças na composição ou riqueza de espécies em múltiplas escalas espaciais e temporais, a diversidade beta é uma ferramenta eficiente para mensurar as repostas das comunidades frente aos múltiplos filtros ambientais (SOININEN, 2010). A diversidade beta se refere à diferença ou taxa de substituição (e.g., turnover) na composição de espécies entre duas comunidades no espaço e tempo, e, na perda de espécies (e.g., nestedness) de subgrupos de uma população (SOININEN et al. 2007). A diversidade beta varia em resposta aos diferentes gradientes ambientais (LANGENHEDER et al. 2012), tais como heterogeneidade de habitats (VEECH; CRIST, 2007), heterogeneidade ambiental (FAHR; KALKO, 2011) e distúrbios (VANSCHOENWINKEL; WATERKEYN, 2010). A presença de diferentes espécies de macrófitas aquáticas com uma diversificada morfologia e formas de vida tem um papel fundamental na manutenção da biodiversidade, e, se destacam por interferir nas relações de coexistência, competição e predação dos animais associados às macrófitas causando severas mudanças na diversidade beta (ESTEVEES; CALIMAN, 2011; LANGENHEDER et al. 2012).

Em relação à predação, foi verificado que em lagos rasos, a predação por peixes onívoros é responsável pelas mudanças na dinâmica e estrutura do perifíton, zooplâncton e macroinvertebrados, por meio de efeitos diretos (predação) e indiretos (ressuspensão de sedimentos) (NIEOCZYM;

KLOSKOWSKI 2015; CHIRWA et al. 2019). OLSEN et al. (2015) mostraram que o crescimento excessivo da biomassa do fitoplâncton e do perifíton reduziu a biomassa das macrófitas *Potamogeton lucens* L. e *Cabomba caroliniana* Gray no lago Donghu (China) devido à competição por nutrientes e sombreamento. O estudo realizado por JEPPESEN et al. (2011) observaram que a ausência ou redução de zooplâncton e macroinvertebrados, causada pela forte predação de peixes planctívoros e bentívoros, foi um problema no controle de macrófitas e da qualidade da água.

As algas perifíticas apresentam fisionomias contrastantes na matriz perifítica, devido as suas distintas formas de vida e de adesão aos substratos e por ocuparem diferentes camadas dentro do biofilme (FERNANDES et al. 2020). As algas podem ocorrer próximas ou aderidas firmemente ao substrato (baixo perfil), em regiões intermediárias (médio perfil) ou em camadas mais externas do biofilme (alto perfil) (STEINMAN, 1996; PASSY, 2007). Por essa razão, as formas pelas quais os herbívoros se alimentam também modificam a estrutura e fisionomia da matriz perifítica (YANG & DUDGEON, 2010; DUNCK et al. 2018). Os peixes onívoros podem consumir algas perifíticas de alto perfil, como algas filamentosas e grandes diatomáceas presentes na superfície da matriz perifítica, enquanto as algas de baixo perfil são consumidas pelos invertebrados (DUNCK et al. 2018). Esses diferentes comportamentos alimentares vêm sendo observados com a efetiva redução da biomassa de algas filamentosas e de algas perifíticas pelo efeito de herbivoria dos macroinvertebrados (MORMUL et al. 2018; YANG et al. 2020).

A predação exercida por peixes é mais forte nas teias alimentares em lagos de regiões tropicais do que em regiões temperadas (MEERHOFF et al. 2007; HAVENS et al. 2015). Normalmente, os peixes de clima tropical apresentam alta densidade, maior diversidade taxonômica e trófica, com predominância de onívoros e indivíduos com menor tamanho corporal (LAZZARO et al. 1997). Estudos em campo têm mostrado os efeitos da predação exercida por peixes na estrutura do zooplâncton (SINISTRO et al. 2009; CASTRO et al. 2007). MEERHOFF et al. (2007) e IGLESIAS et al. (2017) observaram uma menor abundância e menor biomassa perifítica aderidas em macrófitas

artificiais em lagos subtropicais do que em lagos temperados, esses pesquisadores comprovaram que isto ocorreu, possivelmente, devido a uma maior abundância de peixes em lagos subtropicais que se alimentam do perifíton, indicando que as teias alimentares são mais complexas em regiões subtropicais.

Com base no exposto, a presente tese visa compreender os fatores que regulam a distribuição e as estruturas das comunidades de algas perifíticas e dos macroinvertebrados, considerando os atributos estruturais e as características funcionais das algas perifíticas em macrófitas (substratos naturais) com diferentes complexidades morfológicas. Entender o papel dos filtros ambientais (físicos, químicos e biológicos) sobre a diversidade beta de algas perifíticas, e, o efeito de predação exercido por peixe onívoro nos níveis tróficos inferiores em um reservatório tropical também foram investigados.

1.1 Estrutura da tese

A tese está dividida em três artigos. No primeiro artigo intitulado **“Effect of structural complexity of macrophytes on epiphytic algal, macroinvertebrate and interspecific relationships”** (NASCIMENTO-FILHO; ARANTES; MOURA, 2021) publicado na **Aquatic Sciences**, regressões e análises multivariadas foram utilizadas para avaliação das influências das variáveis físico-químicas e da complexidade morfológica das macrófitas sobre os atributos estruturais das algas perifíticas e macroinvertebrados em um reservatório tropical. Duas hipóteses principais foram testadas: (1) a complexidade estrutural das macrófitas influencia positivamente a riqueza, diversidade e biomassa de espécies de comunidades de epífitas e macroinvertebrados; (2) a biomassa de macroinvertebrados é positivamente influenciada pela interação entre a disponibilidade de epífitas e o aumento da complexidade das macrófitas; (3) que as características funcionais da comunidade de epífitas estão diretamente relacionadas com a complexidade das macrófitas.

O segundo artigo intitulado **“O papel dos fatores ambientais sobre a diversidade beta de algas perifíticas em um reservatório tropical: turnover ou nestedness?”** (NASCIMENTO-FILHO; MOURA, 2021). Análises de pRDA e RDA foram utilizadas para avaliação das influências dos filtros físicos, químicos e biológicos sobre a riqueza e diversidade beta das algas perifíticas que ocorreram nas diferentes espécies de macrófitas aquáticas durante um ano de monitoramento. Três hipóteses principais foram testadas: (1) as diferentes espécies de macrófitas proporcionam o aumento da diversidade beta de algas perifíticas; (2) em macrófitas com maior complexidade morfológica, a diversidade beta de algas perifíticas é amplamente impulsionada pela rotatividade, enquanto no aninhamento é predominante nas macrófitas com menor complexidade; (3) os filtros ambientais influenciam os diferentes grupos de algas perifíticas.

O terceiro artigo intitulado **“Strong top-down effects of omnivorous fish and macroinvertebrates on periphytic algae and macrophytes in a tropical reservoir”** (NASCIMENTO-FILHO; MOURA, 2021), compreende a realização de um experimento de biomanipulação. A presença de peixes onívoros foi manipulada em quatro tratamentos e 16 unidades experimentais para a verificação dos efeitos de predação sobre algas perifíticas e macroinvertebrados. Neste estudo, foi avaliado o potencial controle da biomassa dos macroinvertebrados através da presença de peixes onívoros. Duas hipóteses principais foram testadas: (1) os peixes nativos reduzem a abundância de macroinvertebrados e aumentam a biomassa de algas perifíticas. O efeito de predação exercida por peixes reduziria a herbivoria dos macroinvertebrados sobre as algas perifíticas no tratamento misto (macroinvertebrados + peixes); (2) a presença de macroinvertebrados diminui a biomassa de algas perifíticas e aumenta a biomassa de macrófitas. Nossa predição foi baseada na literatura, a qual sugere que na ausência de peixe (predador), há um aumento na biomassa de macroinvertebrados e, conseqüentemente, uma redução na biomassa de algas e um aumento na biomassa de macrófitas.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 O papel das macrófitas na heterogeneidade de habitats

A hipótese de heterogeneidade do habitat mostra que um elevado número de habitats leva ao aumento na diversidade de espécies em uma paisagem devido ao aumento no número de nichos (MACARTHUR & MACARTHUR, 1961; GIANUCA et al. 2017). A heterogeneidade do habitat é responsável por influenciar a diversidade de espécies em ambientais perturbados (LEVEY, 1988; BOLLINGER, 1995), latitudinal (WILLING et al. 2003) e em gradientes de umidade (DANIELS et al. 1992). A manutenção da heterogeneidade do habitat foi proposta como um meio para a conservação da riqueza de espécies em ambientes ameaçados por atividades humanas (GREENBERG et al. 1995; TOKESHI; ARAKAKI, 2012). Estudos teóricos sobre a relação da diversidade de espécies com a heterogeneidade do habitat são antigos e importantes na ecologia de comunidades (HUTCHINSON, 1959; MACARTHUR & MACARTHUR, 1961).

Em ecossistemas de água doce, geralmente, as macrófitas são as maiores responsáveis pelo aumento da heterogeneidade do habitat uma vez que servem como substrato para diversos organismos aquáticos (HECK; CROWDER, 1991). As macrófitas são capazes de habitar diferentes tipos de ecossistemas aquáticos, como rios, riachos, lagoas temporárias, lagos e reservatórios (THOMAZ; CUNHA, 2010), e, são capazes de modificar as propriedades físico-químicas da água, pois podem causar mudanças no fluxo da água, e variações nas concentrações de oxigênio, pH e nutrientes (ALAHUHTA, 2015; O'BRIAIN et al. 2017). Além das variáveis físico-químicas, PORST et al. (2019) e PUCHE et al. (2020) apontam que as macrófitas podem modificar a composição e a diversidade de espécies aderidas ou associadas. As modificações causadas por macrófitas foram analisadas em diversas comunidades, por exemplo, em macroinvertebrados (SANTOS et al. 2013), peixes (THEEL et al. 2008), zooplâncton (CHOI et al. 2014) e algas perifíticas (HAO et al. 2017).

2.2 Comunidade de algas perifíticas e macroinvertebrados associados às macrófitas

Os fatores relacionados à biodiversidade nos ecossistemas vêm sendo estudados por diversos pesquisadores ao redor do mundo. O conhecimento sobre os fatores ambientais que determinam a estrutura das comunidades e os padrões da diversidade de espécies são importantes para a compreensão da dinâmica e funcionamento dos ecossistemas aquáticos (WEIHER et al. 2011). Em reservatórios subtropicais, a disponibilidade de luz e nutrientes são os principais fatores que influenciam a comunidade de algas perifíticas (PELLEGRINI; FERRAGUT, 2012; SOUZA et al. 2015; PHILLIPS et al. 2016). Entretanto, o efeito da complexidade estrutural das macrófitas sobre as algas perifíticas e macroinvertebrados não estão bem compreendidos para regiões tropicais (FERREIRO et al. 2013; CASARTELLI; FERRAGUT, 2015; PETTIT et al. 2016).

As algas perifíticas desempenham um importante papel nas redes alimentares aquáticas devido à sua elevada contribuição para a produtividade primária (LIBORIUSSEN et al. 2005). Ainda assim, a comunidade de algas perifíticas tem recebido pouca atenção em estudos em reservatórios tropicais, principalmente, pela dificuldade na identificação das espécies deste grupo e por serem muitos os fatores que controlam essa comunidade. Dentre os principais estão a interação da comunidade com o substrato, a disponibilidade de nutrientes (N e P), luz e temperatura e/ou pressão de herbivoria (PETITT et al. 2016). JONES et al. (2000) mostraram que as algas perifíticas são influenciadas negativamente ou positivamente pela complexidade do habitat e pelas formas de vidas das macrófitas.

A interação entre algas e macrófitas é complexa por envolver uma série de variáveis físicas, químicas e biológicas (SANTOS et al. 2013). CASARTELLI & FERRAGUT (2018) observaram que a comunidade de algas perifíticas foi influenciada pela estrutura, dimensão e área superficial da macrófita submersa *Utricularia foliosa*, e que os efeitos foram intensificados ou minimizados pelas variações ambientais. Além das algas, a complexidade estrutural das macrófitas influencia os macroinvertebrados associados seja diretamente (aumento da diversidade, refúgio e predação) ou

indiretamente (atenuação de efeitos físicos) (FEIO et al. 2017). FERREIRO et al. (2011) verificaram que em macrófitas submersas, a alta dimensão fractal das macrófitas sustentaram uma elevada densidade de macroinvertebrados, especialmente, os de menor tamanho, entretanto, a mesma não foi correlacionada com a biomassa, riqueza e diversidade de espécies. O estudo desenvolvido por WOLTERS et al. (2018) mostrou que macrófitas com maior complexidade sustentam uma maior riqueza de macroinvertebrados quando comparadas com as menos complexas ressaltando a importância de habitats complexos para o aumento da diversidade nos sistemas aquáticos.

2.3 Filtros ambientais que afetam as algas perifíticas

Os ecossistemas de água doce estão expostos a uma variedade de estressores físicos, químicos, biológicos, antropogênicos e climáticos que causam mudanças em sua estrutura e funcionamento (JENNY et al. 2020; AMORIM et al. 2020). Os filtros ambientais (e.g., temperatura, luz, substrato e nutrientes) agem no processo de montagem da comunidade de algas perifíticas nos ecossistemas aquáticos, pois desempenham um importante papel para o estabelecimento das espécies em escala local (SOININEN et al. 2018; HEINO et al. 2015). Por outro lado, estudos observaram que os principais fatores que influenciam as algas perifíticas são a eutrofização artificial (DUNCK et al. 2019), fatores físicos, como a rugosidade do substrato (PETSCH et al. 2017) e fatores hidrológicos (DUNCK et al. 2016), e, que a maior biomassa e diversidade beta de algas perifíticas ocorrem em substratos mais complexos (PETSCH et al. 2017).

A região litorânea dos reservatórios é uma área com alta penetração de luz e recursos disponíveis (KEIZER et al. 2014) e, portanto, é onde ocorre a maior produção primária pelos organismos aderidos em substratos (STRAYER; FINDLAY, 2010). Essa alta incidência de luz favorece o desenvolvimento das macrófitas aquáticas e, assim a colonização e crescimento de algas perifíticas (JONES et al. 2000). A interação entre macrófitas e algas perifíticas é geralmente considerada importante na estruturação das comunidades aquáticas, pois diversas partes das macrófitas

como raízes e folhas servem de substrato para a colonização de algas, disponibilidade de alimento para os macroinvertebrados e locais de refúgio para pequenos peixes (SILVA; HENRY, 2013; GRUTTERS et al. 2017). HIDDING et al. (2016) observaram que as algas perifíticas beneficiam as macrófitas indiretamente por serem mais palatáveis e de maior facilidade de ingestão para os herbívoros e ao mesmo tempo em que as macrófitas lhes fornecem substrato e nutrientes.

A comunidade de algas perifíticas pode ser limitada por luz (KIFFNEY; BULL, 2000) ou nutrientes (CASCALLAR et al. 2003) ou uma combinação de ambos. O efeito da qualidade e disponibilidade de nutrientes na biomassa de algas perifíticas apresenta variação de diferentes fatores bióticos e abióticos, tais como a concentração de nutrientes, pressão de pastoreio e a composição de algas (AZIM et al. 2002; FERREIRO et al. 2013; PETTIT et al. 2016). As algas perifíticas respondem mais rapidamente ao aumento das concentrações de nutrientes do que o fitoplâncton, mesmo sem adicionar o efeito de alelopatia das macrófitas sobre o fitoplâncton (BLUMENSHINE et al. 1997). Em um estudo de meta-análise de 85 experimentos com o perifíton, HILLEBRAND (2002) verificou que tanto os efeitos da adição de nutrientes como a remoção de herbívoros promoveram o aumento das concentrações da biomassa de algas perifíticas. Além disso, as algas podem provocar efeitos significativos na morfologia das macrófitas uma vez que foram capazes de modificar a morfologia das folhas e assim diminuir as concentrações de clorofila *a* de macrófitas aquáticas submersas (SULTANA et al. 2010).

Os efeitos dos nutrientes são mais conhecidos para o fitoplâncton, principalmente fósforo e nitrogênio, mas também causam mudanças na composição e estrutura da comunidade de algas perifíticas (CASHMAN et al. 2013). O fósforo é responsável por mudanças na dinâmica e estágio de sucessão das algas perifíticas, pois favorece o aumento da biomassa e a substituição de espécies, causando mudanças no tempo de colonização e composição de espécies (FERRAGUT; BICUDO, 2012; SANTOS et al. 2018). O processo de eutrofização nos ecossistemas aquáticos vem chamando a atenção dos pesquisadores, pois afetam principalmente os produtores primários. MCDOWELL et al.

(2020) observaram que o fósforo e nitrogênio são responsáveis pelo crescimento exagerado da biomassa de algas perifíticas nas bacias hidrográficas de todo o mundo e com conseqüente prejuízos econômicos e de saúde pública.

Os filtros ambientais (e.g., físicos, químicos e biológicos) mencionados anteriormente agem no processo de montagem da comunidade de algas perifíticas nos ecossistemas aquáticos, pois esses filtros desempenham um importante papel para o estabelecimento das espécies. Neste sentido, a diversidade beta é reconhecida como fundamental para o entendimento do conceito de metacomunidades e nos padrões de diversidade biológica na escala local e regional, e como a diversidade varia em resposta aos diferentes gradientes ambientais (SOININEN et al. 2007). KAUFMANN et al. (2014) observaram em 1101 lagos e reservatórios que os efeitos da simplificação do habitat pela redução da vegetação ripária foram os responsáveis pela redução da biodiversidade aquática e mudanças nas variáveis abióticas da água.

O principal mecanismo responsável pela maior diversidade beta de algas perifíticas é o aumento da heterogeneidade do habitat, o que promove a coexistência de um maior número de espécies de algas perifíticas (PETTIT et al. 2016; DUNCK et al. 2018). A dissimilaridade entre as comunidades pode ocorrer quando algumas espécies são substituídas por outras (e.g., turnover) e/ou por subconjuntos de espécies (e.g., nestedness) que resulta da perda de espécies (BASELGA; LEPRIEUR, 2015). Neste sentido, habitats complexos apresentam uma maior riqueza e substituição de espécies devido à alta disponibilidade de recursos e microhabitats (CHASE, 2010), enquanto em habitats mais simplificados podem ocorrer um maior aninhamento de espécies uma vez que o meio ambiente exclui espécies raras por não serem tolerantes às condições limitantes de recursos (HEINO et al. 2015; PETSCH et al. 2017).

Recentes estudos verificaram que a morfologia das macrófitas tem forte influência na estrutura da comunidade de algas perifíticas (CASARTELLI; FERRAGUT, 2018; DUNCK et al. 2018), e, que estas podem desenvolver preferências por diferentes tipos de substratos durante o período de

colonização (SCHNECK et al. 2011). SZABÓ et al. (2019) observaram que a riqueza de espécies variou dependendo da especificidade entre as espécies e os tipos de habitats. Isso porque os padrões de ocorrência das espécies também são conhecidos por mudar os componentes de rotatividade e aninhamento das espécies ocasionado pelas diferentes proporções de espécies raras e comuns.

Além da simplicidade do habitat, os fatores físicos e químicos da água também são responsáveis por influenciar a diversidade beta de algas perifíticas (PETSCH et al. 2017; DUNCK et al. 2019). ZHAO et al. (2019) simularam a influência da temperatura sobre o perifíton, em um sistema de mesocosmos, e observaram que o aumento da temperatura favoreceu o desenvolvimento do perifíton dominado por cianobactérias. Além da temperatura, os nutrientes são responsáveis por regular o crescimento e dominância das cianobactérias (QIN et al. 2019). O crescimento do perifíton em muitos sistemas de água doce está associado à eutrofização principalmente pelo aumento das concentrações de nitrogênio e fósforo (TROCHINE et al. 2014; MCDOWELL et al. 2020). CAO et al. (2019) observaram que o epifíton e epipélton mostraram um aumento gradual da biomassa a curto prazo com o aumento das concentrações de nitrogênio, o que pode indicar uma variação sazonal em vez de um efeito direto do aumento do N. Ao contrário, a biomassa do epifíton aumentou rapidamente após o pulso de N, indicando um efeito aditivo do N sobre as algas epifíticas.

2.4 Biomanipulação no controle da biomassa de macroinvertebrados e algas perifíticas

O conhecimento sobre as interações tróficas e efeitos em cascata ganharam destaque como ferramenta eficiente para restauração de ecossistemas aquáticos eutrofizados (CARPENTER; KITCHELL; HODGSON, 1985) há mais de trintas anos, cujo conhecimento das interações tróficas é imprescindível (JEPPESEN et al. 2012). Pesquisas desenvolvidas em países temperados têm sido particularmente focados em entender os processos biológicos que promovam diminuição da biomassa de algas, das concentrações de nutrientes na água e turbidez (JEPPESEN et al. 2014). Iniciativas têm

side conduzidas experimentalmente através da biomanipulação de interações tróficas aquáticas (JEPPESEN et al. 2012).

Os estudos de biomanipulação de cascatas tróficas estão restritos aos ambientes temperados, subtropicais e experimentais em laboratório com a adição ou remoção de peixes onívoros não nativos. Os peixes bentívoros são responsáveis pelas mudanças na dinâmica e estrutura do perifíton, zooplâncton e macroinvertebrados (NIEOCZYM; KLOSKOWSKI 2015; CHIRWA et al. 2019). GABEL et al. (2011) mostraram a eficiente predação de peixes bentívoros sobre anfípoda. O experimento foi realizado em tanques com e sem fluxo de água para maior exposição do anfípoda *Gammarus roeseli* e das espécies de peixes *Abramis brama* e *Leuciscus leuciscus*. Foi mostrado uma maior redução de anfípoda nos tratamentos com fluxo de água contínuo e de ondas, quando comparados ao controle, sugerindo que o efeito *top-down* não é dependente somente da interação presa-predador, mas também de fatores físicos. WINKELMANN et al. (2014) mostraram que a presença das espécies de peixes *Gobio gobio* e *Barbatula barbatula* modificaram a composição de macroinvertebrados e de algas perifíticas tendo também reduzido a biomassa de macroinvertebrados em 87% e incrementado em 25% a biomassa perifítica, sugerindo que o pastoreio exercido pelos peixes causou significativas alterações.

Os peixes são responsáveis pela organização das comunidades aquáticas devido a sua eficiente predação sobre algas e macroinvertebrados. OLSEN et al. (2015) observaram que o crescimento excessivo da biomassa do perifíton reduziu a biomassa das macrófitas *Potamogeton lucens* L. e *Cabomba caroliniana* Gray devido à competição por nutrientes e sombreamento. A ausência ou redução de zooplâncton e macroinvertebrados causadas pela forte predação de peixes planctívoros e bentívoros é um problema considerável para o controle de macrófitas e da qualidade da água (JEPPESEN et al. 2011).

A maioria dos estudos apontam que ambos os efeitos "*bottom-up*" e "*top-down*" podem atuar simultaneamente nas comunidades de algas perifíticas (ROSEMOND et al. 1993). No entanto,

PATRICK et al. (2012) através de experimento em mesocosmos, verificaram que baixos níveis de nutrientes não causam alterações nas algas perifíticas e nas macrófitas *Potamogeton crispus* L. e *Elodea canadenses* Michx. Em laboratório, ROSEMOND et al. (1993) observaram que os macroinvertebrados raspadores diminuíram a biomassa de epífitas e causaram alterações na composição da comunidade, e, que, ocasionalmente, o suprimento de nutrientes aumentou a biomassa das microalgas. Estudos realizados em reservatórios avaliaram o pastoreio de algas por quironomídeos e moluscos na redução da biomassa e/ou peso seco livre de cinzas (HILLEBRAND; KAHLERT, 2001). MAHDY et al. (2014) concluíram que as larvas de quironomídeos são capazes de reduzir a biomassa de algas perifíticas em mais de 50% quando comparada à de algas livre do pastoreio.

Os moluscos são altamente eficientes na remoção do epifíton e ajudam no crescimento das macrófitas (MORMUL et al. 2018; CHEN et al. 2020; LI et al. 2019), visto que o efeito de pastoreio das algas perifíticas por moluscos, camarões e insetos herbívoros reduz o sombreamento das algas perifíticas sobre as macrófitas (YE et al. 2019; YANG et al. 2020). Entretanto, os peixes bentívoros são responsáveis pela redução de invertebrados bentívoros, por sua vez reduzindo o efeito da herbivoria e causando profundas mudanças na composição e estrutura das algas perifíticas (MOULTON et al. 2010). Em experimento de laboratório, CAO et al. (2014) observaram que o gastrópode *Radix swinhoei* reduziu a biomassa do perifíton e aumentou a biomassa da macrófita *Vallisneria spinulosa* S.Z.Yan. Entretanto, os efeitos de cascata trófica e a utilização de peixes onívoros nativos na região tropical sobre a estrutura das comunidades aquáticas e funcionamento dos ecossistemas não estão bem elucidados.

REFERÊNCIAS

ALAHUHTA, J.; RÄÄPYSJÄRVI, J.; HELLSTEN, S.; KUOPPALA, M.; AROVIITA, J. Species sorting drives variation of boreal lake and river macrophyte communities. **Community Ecology**, v. 16, n. 1, p. 76-85, 2015.

AMORIM, C. A.; DANTAS, Ê. W.; DO NASCIMENTO MOURA, A. Modeling cyanobacterial blooms in tropical reservoirs: The role of physicochemical variables and trophic interactions. **Science of The Total Environment**, 744, p.140659, 2020.

AZIM, M. E. et al. The effects of artificial substrates on freshwater pond productivity and water quality and the implications for periphyton-based aquaculture. **Aquatic Living Resources**, v. 15, p. 231-241, 2002.

BASELGA, A.; LEPRIEUR, F. Comparing methods to separate components of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 6, n. 9, p. 1069-1079, 2015.

BLUMENSHINE, S. C. et al. Benthic-pelagic links: responses of benthos to water-column nutrient enrichment. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 16, p. 466-479, 1997.

BOLLINGER, E. K. Successional changes and habitat selection in hayfield bird communities. **The auk**, v. 112, n. 3, p. 720-730, 1995.

CAO, Y.; LI, W.; JEPPESEN, E. The response of two submerged macrophytes and periphyton to elevated temperatures in the presence and absence of snails: a microcosm approach. **Hydrobiologia**, v. 738, p. 49-59, 2014.

CAO, Y.; ZHANG, N.; SUN, J.; LI, W. Responses of periphyton on non-plant substrates to different macrophytes under various nitrogen concentrations: A mesocosm study. **Aquatic Botany**, v. 154, p. 53-59, 2019.

CARPENTER, S.; KITCHELL, J.; HODGSON, J. Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity. **BioScience**, v. 35, n. 10, p. 634–639, 1985.

CASARTELLI, M. R.; FERRAGUT, C. Influence of seasonality and rooted aquatic macrophyte on periphytic algal community on artificial substratum in a shallow tropical reservoir. **International Review of Hydrobiology**, v. 100, n. 5–6, p. 158–168, 2015.

CASARTELLI, M. R.; FERRAGUT, C. The effects of habitat complexity on periphyton biomass accumulation and taxonomic structure during colonization. **Hydrobiologia**, v. 807, n. 1, p. 233-246, 2018.

CASCALLAR, L. et al. Periphytic algae as bioindicators of nitrogen inputs in lakes. **Journal of Phycology**, v. 39, p. 7-8, 2003.

CASHMAN, M. J.; WEHR, J. D.; TRUHN, K. Elevated light and nutrients alter the nutritional quality of stream periphyton. **Freshwater Biology**, v. 58, n. 7, p. 1447-1457, 2013.

CASTRO, B. B.; MARQUES, S. M.; GONÇALVES, F. Habitat selection and diel distribution of the crustacean zooplankton from a shallow mediterranean lake during the turbid and clear water phases. **Freshwater Biology**, v. 52, n. 3, p. 421-433, 2007.

- CHASE, J. M. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. **Science**, v. 328, n. 5984, p. 1388-1391, 2010.
- CHEN, J. et al. Effects of benthivorous fish disturbance and snail herbivory on water quality and two submersed macrophytes. **Science of the Total Environment**, v. 713, p. 136734, 2020.
- CHIRWA, E. R.; MTETHIWA, A.; JERE, W. L.; KASSAM, D. Effects of common carp and African catfish on plankton, periphyton, benthic macroinvertebrates in pond ecosystem. **Aquatic Biology**, v. 28, p. 91-100, 2019.
- CHOI, J. Y. et al. Sustainment of epiphytic microinvertebrate assemblage in relation with different aquatic plant microhabitats in freshwater wetlands (South Korea). **Journal of Limnology**, v. 73, n. 1, p. 197-202, 2014.
- CROSSETTI, L. et al. Phytoplankton biodiversity changes in a shallow tropical reservoir during the hypertrophication process. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 4, p. 1061–1067, 2008.
- DANIELS, R. J.; JOSHI, N. V.; GADGIL, M. On the relationship between bird and woody plant species diversity in the Uttara Kannada district of south India. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 89, n. 12, p. 5311-5315, 1992.
- DOS SANTOS, N. G.; STEPHAN, L. R.; OTERO, A.; IGLESIAS, C.; CASTILHO-NOLL, M. S. M. How free-floating macrophytes influence interactions between planktivorous fish and zooplankton in tropical environments? An in-lake mesocosm approach. **Hydrobiologia**, v. 847, n. 5, p. 1357-1370, 2020.
- DUNCK, B.; SCHNECK, F.; RODRIGUES, L. Patterns in species and functional dissimilarity: insights from periphytic algae in subtropical floodplain lakes. **Hydrobiologia**, v. 763, n. 1, p. 237-247, 2016.
- DUNCK, B.; AMARAL, D. C.; FERNANDES, U. L.; SANTANA, N. F.; LOPES, T. M.; RODRIGUES, L. Herbivory effects on the periphytic algal functional diversity in lake ecosystems: an experimental approach. **Hydrobiologia**, v. 816, n. 1, p. 231-241, 2018.
- DUNCK, B.; FELISBERTO, S. A.; DE SOUZA NOGUEIRA, I. Effects of freshwater eutrophication on species and functional beta diversity of periphytic algae. **Hydrobiologia**, v. 837, n. 1, p. 195-204, 2019.
- ESTEVEZ, F.; CALIMAN, A. Águas continentais: Características do meio, compartimentos e suas comunidades. In: **Fundamentos de Limnologia** (3 ed., pp. 113-118). Rio de Janeiro: Interciência.
- FAHR, J.; KALKO, E. K. Biome transitions as centres of diversity: habitat heterogeneity and diversity patterns of West African bat assemblages across spatial scales. **Ecography**, v. 34, n. 2, pp.177-195, 2011.

- FEIO, M. J.; ALMEIDA, S. F. P.; AGUIAR, F. C. Functional associations between microalgae, macrophytes and invertebrates distinguish river types. **Aquatic Sciences**, v. 79, n. 4, p. 909-923, 2017.
- FERNANDES, U. L.; CASAS, G.; LOPES, T. M.; PALHETA, L.; RODRIGUES, L.; DUNCK, B. Eating at the edges: the feeding mode and the individual-resource networks of a characid fish in the periphyton. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 32, 2020.
- FERRAGUT, C.; BICUDO, D. C. Effect of N and P enrichment on periphytic algal community succession in a tropical oligotrophic reservoir. **Limnology**, v. 13, p. 131-141, 2012.
- FERREIRO, N. et al. Effects of macrophyte heterogeneity and food availability on structural parameters of the macroinvertebrate community in a Pampean stream. **Hydrobiologia**, v. 664, n. 1, p. 199-211, 2011.
- FERREIRO, N.; GIORGI, A.; FEIJOÓ, C. Effects of macrophyte architecture and leaf shape complexity on structural parameters of the epiphytic algal community in a Pampean stream. **Aquatic Ecology**, v. 47, n. 4, p. 389-401, 2013.
- GABEL, F. et al. Waves affect predator-prey interactions between fish and benthic invertebrates. **Oecologia**, v. 165, p. 101-109, 2011.
- GIANUCA, A.T.; DECLERCK, S.A.; LEMMENS, P.; DE MEESTER, L. Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of β -diversity. **Ecology**, v. 98, n. 2, p. 525-533, 2017.
- GREENBERG, C. H.; HARRIS, L. D.; NEARY, D. G. A comparison of bird communities in burned and salvage-logged, clearcut, and forested Florida sand pine scrub. **The Wilson Bulletin**, p. 40-54, 1995.
- GRUTTERS, B. M. C. et al. Periphyton density is similar on native and non-native plant species. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 5, p. 906-915, 2017.
- HAO, B.; WU, H.; CAO, Y.; XING, W.; JEPPESEN, E.; LI, W. Comparison of periphyton communities on natural and artificial macrophytes with contrasting morphological structures. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 10, p. 1783-1793, 2017.
- HAVENS, K. E.; PINTO-COELHO, R. M.; BEKLIOĞLU, M.; CHRISTOFFERSEN, K. S.; JEPPESEN, E.; LAURIDSEN, T. L.; MAZUMDER, A.; MÉTHOT, G.; ALLOUL, B. P.; TAVŞANOĞLU, U.N.; ERDOĞAN, Ş. Temperature effects on body size of freshwater crustacean zooplankton from Greenland to the tropics. **Hydrobiologia**, v. 743, n. 1, p. 27-35, 2015.
- HECK, K. L.; CROWDER, L. B. Habitat structure and predator—prey interactions in vegetated aquatic systems. In: **Habitat Structure**. Springer, Dordrecht, 1991. p. 281-299.

- HEINO, J.; SOININEN, J.; ALAHUHTA, J.; LAPPALAINEN, J.; VIRTANEN, R. A comparative analysis of metacommunity types in the freshwater realm. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 7, p. 1525-1537, 2015.
- HIDDING, B. et al. Synergy between shading and herbivory triggers macrophyte loss and regime shifts in aquatic systems. **Oikos**, v. 125, p. 1489-1495, 2016.
- HILLEBRAND, H. Top-down versus bottom-up control of autotrophic biomass: a meta-analysis on experiments with periphyton. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 21, p. 349–369, 2002.
- HILLEBRAND, H.; KAHLERT, M. Effect of grazing and nutrient supply on periphyton biomass and nutrient stoichiometry in habitats of different productivity. **Limnology and Oceanography**, v. 46, n.8, p. 1881-1898, 2001.
- HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **The American Naturalist**, v. 93, n. 870, p. 145-159, 1959.
- IGLESIAS, C. et al. Stable isotope analysis confirms substantial differences between subtropical and temperate shallow lake food webs. **Hydrobiologia**, v. 784, n. 1, p. 111–123, 2017.
- JENNY, J. P. et al. Scientists' Warning to Humanity: Rapid degradation of the world's large lakes. **Journal of Great Lakes Research**, v. 46, n. 4, p. 686–702, 2020.
- JEPPESEN, E. et al. **Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes**. In: REDDY, M. V. (Ed.). Restoration and Management of Tropical Eutrophic Lakes. [s.l.] Enfield, N.H.: Science Publishers, 2005. p. 341–359.
- JEPPESEN, E.; NÖGES, P.; DAVIDSON, T. A.; HABERMAN, J.; NÖGES, T.; BLANK, K.; LAURIDSEN, T. L.; SØNDERGAARD, M.; SAYER, C.; LAUGASTE, R.; JOHANSSON, L. S. Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). **Hydrobiologia**, v. 676, n. 1, p. 279, 2011.
- JEPPESEN, E. et al. **Biomanipulation as a Restoration Tool to Combat Eutrophication: Recent advances and future challenges**. In: WOODWARD, G.; JACOB, U.; O'GORMAN, E. J. (Eds.). Global change in Multispecies. Part 2. Advances in Ecological Research, v. 47. London: Elsevier, pp. 411–488, 2012.
- JEPPESEN, E.; MEERHOFF, M.; DAVIDSON, T. A.; TROLLE, D.; SONDERGAARD, M.; LAURIDSEN, T. L.; BEKLIOGLU, M.; BRUCET BALMAÑA, S.; VOLTA, P.; GONZÁLEZ-BERGONZONI, I.; NIELSEN, A. **Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes**. 2014.

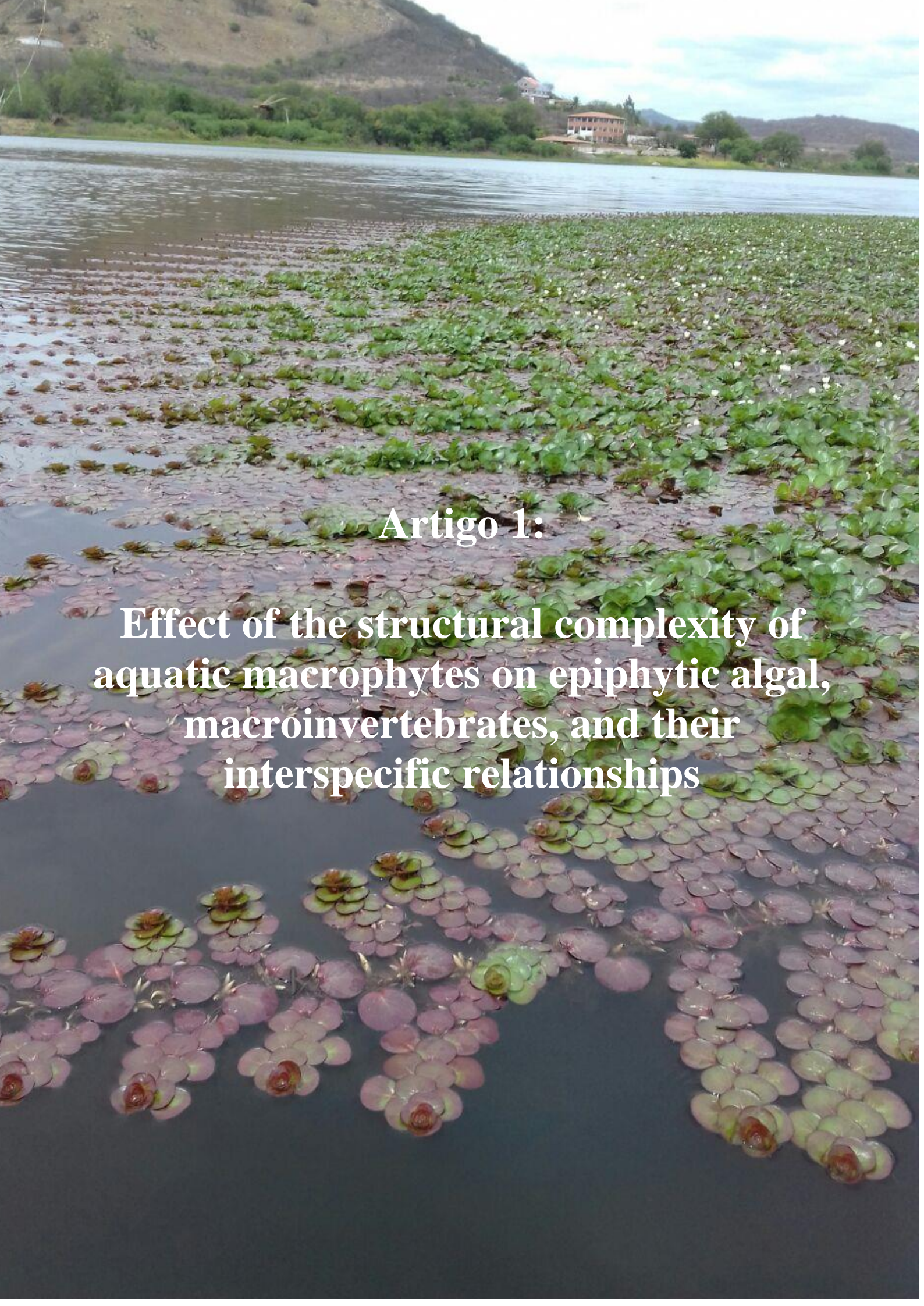
- JONES, J. I. et al. Do submerged aquatic plants influence periphyton community composition for the benefit of invertebrate mutualists? **Freshwater Biology**, v. 43, n. 4, p. 591-604, 2000.
- KAUFMANN, P. R.; PECK, D. V.; PAULSEN, S. G.; SEELIGER, C. W.; HUGHES, R. M.; WHITTIER, T. R.; KAMMAN, N. C. Lakeshore and littoral physical habitat structure in a national lakes assessment. **Lake and Reservoir Management**, v. 30, n. 2, p. 192-215, 2014.
- KEIZER, F. M. et al. A new look at the flood pulse concept: the (ir) relevance of the moving littoral in temperate zone rivers. **Ecological Engineering**, v. 64, p. 85-99, 2014.
- KIFFNEY, P. M.; BULL, J. P. Factors controlling periphyton accrual during summer in headwater streams of Southwestern British Columbia, Canada. **Journal of Freshwater Ecology**, v. 15, p. 339-351, 2000.
- LANGENHEDER, S.; BERGA, M.; ÖSTMAN, Ö.; SZÉKELY, A. J. Temporal variation of β -diversity and assembly mechanisms in a bacterial metacommunity. **The ISME journal**, v. 6, n. 6, p.1107-1114, 2012.
- LAZZARO, X. Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? **Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen**, v. 26, n. 2, p. 719–730, 1997.
- LEVEY, D. J. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. **Ecology**, v. 69, n. 4, p. 1076-1089, 1988.
- LI, W. et al. Effects of nutrient enrichment and *Bellamyia aeruginosa* (Reeve) presence on three submerged macrophytes. **Hydrobiologia**, v. 833, p. 95-105, 2019.
- LIBORIUSSEN, L. et al. Periphyton-macroinvertebrate interactions in light and fish manipulated enclosures in a clear and a turbid shallow lake. **Aquatic Ecology**, v. 39, p. 23-39, 2005.
- LUCENA-MOYA, P.; DUGGAN, I. C. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. **Aquatic Ecology**, v. 45, p. 279-287, 2011.
- MACARTHUR, R. H; MACARTHUR, J. W. On bird species diversity. **Ecology**, v. 42, n. 3, p. 594-598, 1961.
- MAHDY, A. et al. Experimental comparison of periphyton removal by chironomid larvae and *Daphnia magna*. **Inland Waters**, v. 5, p. 81-88, 2014.
- MCDOWELL, R. W.; NOBLE, A.; PLETNYAKOV, P.; HAGGARD, B. E.; MOSLEY, L. M. Global mapping of freshwater nutrient enrichment and periphyton growth potential. **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 1-13, 2020.
- MEERHOFF, M.; CLEMENTE, J. M.; TEIXEIRA DE MELLO, F.; IGLESIAS, C.; PEDERSEN, A. R.; JEPPESEN, E. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes? **Global Change Biology**, v. 13, n. 9, p. 1888–1897, 2007.

- MORMUL, R. P.; THOMAZ, S. M.; SILVEIRA, M. J. D.; RODRIGUES, L. Epiphyton or macrophyte: which primary producer attracts the snail *Hebetancylus moricandi*? **American Malacological Bulletin**, v. 28, n. 2, p. 127-133, 2010.
- MORMUL, R. P.; THOMAZ, S.M.; TAKEDA, A. M.; BEHREND, R. D. Structural complexity and distance from source habitat determine invertebrate abundance and diversity. **Biotropica**, v. 43, n. 6, p. 738-745, 2011.
- MORMUL, R. P.; AHLGREN, J.; BRÖNMARK, C. Snails have stronger indirect positive effects on submerged macrophyte growth attributes than zooplankton. **Hydrobiologia**, v. 807, n. 1, p. 165-173, 2018.
- MOULTON, T. P.; SOUZA, M. L.; SILVEIRA, R. M. L.; KRSULOVIC, F. A. M.; SILVEIRA, M. P.; DE ASSIS, J. C. F.; FRANCISCHETTI, C. N. Patterns of periphyton are determined by cascading trophic relationships in two neotropical streams. **Marine and Freshwater Research**, v. 61, p. 57-64, 2010.
- NIEOCZYM, M.; KLOSKOWSKI, J. Responses of epibenthic and nektonic macroinvertebrate communities to a gradient of fish size in ponds. **Journal of Limnology**, v. 74, n. 1, p. 50-62, 2015.
- O'BRIAIN, R.; SHEPHARD, S.; COGHLAN, B. Pioneer macrophyte species engineer fine-scale physical heterogeneity in a shallow lowland river. **Ecological Engineering**, v. 102, p. 451-458, 2017.
- OLSEN, S.; CHAN, F.; LI, W.; ZHAO, S.; SØNDERGAARD, M.; JEPPESEN, E. Strong impact of nitrogen loading on submerged macrophytes and algae: a long-term mesocosm experiment in a shallow Chinese lake. **Freshwater biology**, v. 60, n. 8, p. 1525-1536, 2015.
- PASSY, S. I. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. **Aquatic Botany**, v. 86, n. 2, p. 171-178, 2007.
- PATRICK, D. A. et al. Effects of climate change on late-season growth and survival of native and nonnative species of water milfoil (*Myriophyllum* spp.): implications for invasive potential and ecosystem change. **Aquatic Botany**, v. 103, p. 83-88, 2012.
- PELLEGRINI, B. G.; FERRAGUT, C. Variação sazonal e sucessional da comunidade de algas perifíticas em substrato natural em um reservatório mesotrófico tropical. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 4, p. 810-821, 2012.
- PETTIT, N. E. et al. Influence of aquatic plant architecture on epiphyte biomass on a tropical river floodplain. **Aquatic Botany**, v. 129, p. 35-43, 2016.
- PETSCH, D. K.; SCHNECK, F.; MELO, A. S. Substratum simplification reduces beta diversity of stream algal communities. **Freshwater Biology**, v. 62, n. 1, p. 205-213, 2017.
- PHILLIPS, G.; WILLBY, N.; MOSS, B. Submerged macrophyte decline in shallow lakes: What have we learnt in the last forty years? **Aquatic Botany**, v. 135, p. 37-45, 2016.

- PORST, G.; BRAUNS, M.; IRVINE, K.; SOLIMINI, A.; SANDIN, L.; PUSCH, M.; MILER, O. Effects of shoreline alteration and habitat heterogeneity on macroinvertebrate community composition across European lakes. **Ecological Indicators**, v. 98, p. 285-296, 2019.
- PUCHE, E.; ROJO, C.; RAMOS-JILIBERTO, R.; RODRIGO, M. A. Structure and vulnerability of the multi-interaction network in macrophyte-dominated lakes. **Oikos**, v. 129, n. 1, p. 35-48, 2020.
- QIN, B.; PAERL, H. W.; BROOKES, J. D.; LIU, J.; JEPPESEN, E.; ZHU, G.; ZHANG, Y.; XU, H.; SHI, K.; DENG, J. Why Lake Taihu continues to be plagued with cyanobacterial blooms through 10 years (2007–2017) efforts. **Science Bulletin**, v. 64, n. 6, p. 354-356, 2019.
- ROSEMOND, A. D.; MULHOLLAND, P. J.; ELWOOD, J. W. Top-down and bottom-up control of stream periphyton: effects of nutrients and herbivores. **Ecology**, v. 74, n. 4, p. 1264-1280, 1993.
- SANTOS, T. R.; FERRAGUT, C.; DE MATTOS BICUDO, C. E. Does macrophyte architecture influence periphyton? Relationships among *Utricularia foliosa*, periphyton assemblage structure and its nutrient (C, N, P) status. **Hydrobiologia**, v. 714, n. 1, p. 71-83, 2013.
- SANTOS, S. A. M.; DOS SANTOS, T. R.; FURTADO, M. S.; HENRY, R.; FERRAGUT, C. Periphyton nutrient content, biomass and algal community on artificial substrate: response to experimental nutrient enrichment and the effect of its interruption in a tropical reservoir. **Limnology**, v. 19, n. 2, p. 209-218, 2018.
- SCHNECK, F.; SCHWARZBOLD, A.; MELO, A. S. Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage composition, and nestedness. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 30, n. 4, p. 1049-1056, 2011.
- SILVA, C. V. DA; HENRY, R. Aquatic macroinvertebrates associated with *Eichhornia azurea* (Swartz) Kunth and relationships with abiotic factors in marginal lentic ecosystems (São Paulo, Brazil). **Brazilian Journal of Biology**, v. 73, n. 1, p. 149–162, 2013.
- SINISTRO, R. Top-down and bottom-up regulation of planktonic communities in a warm temperate wetland. **Journal of Plankton Research**, v. 32, n. 2, p. 209–220, 2009.
- SOININEN, J.; LENNON, J. J.; HILLEBRAND, H. A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. **Ecology**, v. 88, n. 11, p. 2830-2838, 2007.
- SOININEN, J. Species turnover along abiotic and biotic gradients: patterns in space equal patterns in time?. **BioScience**, v. 60, n. 6, p. 433-439, 2010.
- SOININEN, J.; HEINO, J.; WANG, J. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 1, p. 96-109, 2018.

- SOUZA, M. L.; PELLEGRINI, B. G.; FERRAGUT, C. Periphytic algal community structure in relation to seasonal variation and macrophyte richness in a shallow tropical reservoir. **Hydrobiologia**, v. 755, n. 1, p. 183-196, 2015.
- STEINMAN, A. D. Effects of grazers on freshwater benthic algae. In: R.J. STEVENSON, M.L. BOTHWELL and R.L. LOWE, eds. **Algal ecology**. San Diego: Academic Press, pp. 341-373. 1996.
- STRAYER, D. L.; FINDLAY, S. E. G. Ecology of freshwater shore zones. **Aquatic Sciences**, v. 72, p. 127-163, 2010.
- SULTANA, M. et al. Morphological responses of a submerged macrophytes to epiphyton. **Aquatic Ecology**, v. 44, p. 73-81, 2010.
- SZABÓ, B.; LENGYEL, E.; PADISÁK, J.; STENGER-KOVÁCS, C. Benthic diatom metacommunity across small freshwater lakes: driving mechanisms, β -diversity and ecological uniqueness. **Hydrobiologia**, v. 828, n. 1, p. 183-198, 2019.
- THEEL, H. J.; DIBBLE, E. D.; MADSEN, J. D. Differential influence of a monotypic and diverse native aquatic plant bed on a macroinvertebrate assemblage; an experimental implication of exotic plant induced habitat. **Hydrobiologia**, v. 600, n. 1, p. 77-87, 2008.
- THOMAZ, S. M.; CUNHA, E. R. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. **Acta Limnologica Brasiliense**, v. 22, p. 218-236, 2010.
- TOKESHI, M.; ARAKAKI, S. Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. **Hydrobiologia**, v. 685, n. 1, p. 27-47, 2012.
- TOTH, M.; MORA, A.; KISS, B.; DEVAI, G.; SPECZIAR, A. Are macrophyte-dwelling Chironomidae (Diptera) largely opportunistic in selecting plant species? **European Journal of Entomology**, v. 109, n. 2. 2012.
- TROCHINE, C.; GUERRIERI, M. E.; LIBORIUSSEN, L.; LAURIDSEN, T. L.; JEPPESEN, E. Effects of nutrient loading, temperature regime and grazing pressure on nutrient limitation of periphyton in experimental ponds. **Freshwater Biology**, v. 59, n. 5, p. 905-917, 2014.
- TUNDISI, J. G.; ROCHA, O.; MATSUMURA-TUNDISI, T.; BRAGA, B. Reservoir management in South America. **International Journal of Water Resources Development**, v. 14, n. 2, p.141-155, 1998.
- TUNDISI, J.; MATSUMURA-TUNDISI, T.; TUNDISI, J. Reservoirs and human well being: new challenges for evaluating impacts and benefits in the neotropics. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 4, p. 1133–1135, 2008.
- VANSCHOENWINKEL, B.; WATERKEYN, A.; JOCQUÉ, M.; BOVEN, L.; SEAMAN, M.; BRENDONCK, L. Species sorting in space and time—the impact of disturbance regime on community

- assembly in a temporary pool metacommunity. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 29, n. 4, p. 1267-1278, 2010.
- VEECH, J. A.; CRIST, T. O. Habitat and climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 5, p. 650-656, 2007.
- WEIHER, E.; FREUND, D.; BUNTON, T.; STEFANSKI, A.; LEE, T.; BENTIVENGA, S. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2403-2413, 2011.
- WILLIG, M. R.; KAUFMAN, D. M.; STEVENS, R. D. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 34, n. 1, p. 273-309, 2003.
- WINKELMANN, C. et al. Top-down and bottom-up control of periphyton by benthivorous fish and light supply in two streams. **Freshwater Biology**, v. 59, n. 4, p. 803-818, 2014.
- WOLTERS, J. W. et al. The role of macrophyte structural complexity and water flow velocity in determining the epiphytic macroinvertebrate community composition in a lowland stream. **Hydrobiologia**, v. 806, n. 1, p. 157-173, 2018.
- WWF. Living Planet Report 2020: Bending the curve of biodiversity loss. In: ALMOND, R. E. A.; GROOTEN M.; PETERSEN, T. (Eds). Gland, Switzerland: WWF, 2020.
- YANG, G.; DUDGEON, D. Response of grazing impacts of an algivorous fish (*Pseudogastromyzon myersi*: Balitoridae) to seasonal disturbance in Hong Kong streams. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 2, p. 411-423, 2010.
- YANG, Y.; YI, Y.; ZHOU, Y.; WANG, X.; ZHANG, S.; YANG, Z. Spatio-temporal variations of benthic macroinvertebrates and the driving environmental variables in a shallow lake. **Ecological Indicators**, v. 110, p. 105948, 2020.
- YE, J.; TANG, Y.; ZHANG, X.; ZHONG, P.; LIU, Z. Omnivorous shrimp *Neocaridina denticulata sinensis* enhances the growth of submerged macrophyte *Vallisneria denseserrulata*. **Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems**, v. 420, n. 32, p. 32-37, 2019.
- ZHAO, Y.; CHEN, X.; XIONG, X.; WU, C. Capture and release of phosphorus by periphyton in closed water systems influenced by illumination and temperature. **Water**, v. 11, n. 5, p. 1021, 2019.



Artigo 1:

Effect of the structural complexity of aquatic macrophytes on epiphytic algal, macroinvertebrates, and their interspecific relationships

3 ARTIGO 1

Effect of the structural complexity of aquatic macrophytes on epiphytic algal, macroinvertebrates, and their interspecific relationships

Silvano Lima do Nascimento Filho^a, Watson Arantes Gama^a, Ariadne do Nascimento Moura^{a*}

^aPrograma de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua D. Manoel de Medeiros, S/N Dois Irmãos, CEP 52171-030 Recife, PE, Brazil.

E-mail: silvano.biouast@gmail.com

E-mail: watsonarantes@gmail.com

E-mail: ariadne_moura@hotmail.com*

* Corresponding author

Manuscript published in **Aquatic Sciences**, v. 83, p. 1–14, 2021

<https://doi.org/10.1007/s00027-021-00812-9>

Qualis A1; Impact Factor 2.402; CiteScore 4.2



1 **Effect of structural complexity of macrophytes on epiphytic algal, macroinvertebrate and**
 2 **interspecific relationships**

3
 4 Silvano Lima do Nascimento Filho^a, Watson Arantes Gama^a, Ariadne do Nascimento Moura^{a*}

5
 6 ^aPrograma de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua D. Manoel de
 7 Medeiros, S/N Dois Irmãos, CEP 52171-030 Recife, PE, Brazil.

8 E-mail: silvano.biouast@gmail.com

9 E-mail: watsonarantes@gmail.com

10 E-mail: ariadne_moura@hotmail.com*

11 * Corresponding author

12
 13 **Abstract**

14 Aquatic macrophytes may have a significant effect on associated communities such as epiphytes and
 15 macroinvertebrates, which through the structural complexity of habitat, provide shelter, resources, and
 16 interspecific interactions. We tested the hypothesis that the structural complexity of macrophytes positively
 17 modifies epiphytes and macroinvertebrates, and that the interspecific interactions of epiphytes and
 18 macrophytes positively influence macroinvertebrates by synergism of epiphyte availability and increased
 19 habitat complexity. The macrophytes presented different structural complexities, ranging from low
 20 (*Cyperus articulatus*), medium (*Nymphaea pulchella*) to high complexity (*Eichhornia crassipes* and
 21 *Ludwigia helminthorrhiza*). The richness, diversity, and biomass of epiphytes presented a significant
 22 difference and positive relationship with the increase of the structural complexity of the macrophytes. The
 23 synergism between the structural complexity of the macrophytes and the epiphytic biomass ($r^2 = 0.37$; $p =$
 24 0.0002), increased the biomass of macroinvertebrates ($r^2 = 0.47$; $p = 0.003$). The functional traits of the
 25 epiphytes were directly related to the morphology of the macrophytes with the unicellular, pedunculated,
 26 and firmly adhered dominating. The dominance of these traits indicates the absence or low disturbance
 27 (e.g., rain) in the studied site. The responses of the functional characteristics of the epiphytes are important
 28 to understand ecosystem functioning and dynamics. Therefore, we conclude that epiphytes showed a
 29 positive relationship with the structural complexity of the macrophytes. Moreover, macroinvertebrates
 30 showed a positive relationship with the increased macrophyte morphological complexity and increased

31 biomass of epiphytes. The management of macrophytes with different structural complexities can be a
32 strategy to recover the biodiversity in tropical aquatic ecosystems.

33

34 **Keywords:** Aquatic plants, fractal dimension, invertebrates, periphyton, trophic relation

35

36 INTRODUCTION

37 Macrophytes are important components of aquatic ecosystems since they act in nutrient cycling,
38 serve as the substrate for biotic communities, and restore water quality (Choudhury et al. 2018). The
39 structural complexity and diversity of aquatic plants are responsible for the increasing of habitat
40 heterogeneity and consequently increasing the structural attributes (e.g., richness, diversity and biomass)
41 of communities and ecological niches (MacArthur and MacArthur 1961; Ferreiro et al. 2011; Casartelli and
42 Ferragut 2018). With an important role in structuring aquatic communities, macrophytes can also be used
43 to manage and restore biodiversity in aquatic ecosystems (Thomaz and Cunha 2010). Habitat heterogeneity
44 is a determining factor for aquatic systems, as it changes species dynamics and interactions, and influences
45 ecosystem processes (Gianuca et al. 2016). Environmental variability is positively related to species
46 diversity (Munguia et al. 2011) and consequently acts on biodiversity conservation and ecosystem
47 functioning (Schuler et al. 2017).

48 Factors such as age, density, and depth of macrophytes are also responsible for the structure and
49 distribution of epiphyte, macro, and microfauna communities (Lucena-Moya and Duggan 2011;
50 Tarkowska-Kukuryk and Toporowska 2021). However, these factors are dynamic since they change
51 depending on environmental conditions and over time (Grutters et al. 2015). Since macrophyte morphology
52 is constant throughout their life cycles and through the fractal dimension, the effects of morphological
53 complexity on adhered organisms can be measured (Casartelli and Ferragut 2018).

54 Aquatic ecosystems are increasingly going through the process of eutrophication, which is an
55 important factor for aquatic biodiversity loss in temperate and tropical regions (Jeppesen et al. 2005).
56 Located in the tropics, the Brazilian semiarid region usually features aquatic environments with low water
57 levels and high concentrations of nutrients, that are strongly influenced by anthropogenic activities, high
58 temperatures, and reduced rainfall throughout the year (da Costa et al. 2016). These conditions are ideal for
59 cyanobacterial blooms, which decrease and limit light and can lead to the disappearance of submerged

60 aquatic macrophytes, resulting in a change from clear to turbid water state (Seto et al. 2013; Jeppesen et al.
61 2014).

62 Simply controlling the input of allochthonous nutrients is insufficient to restore a clear water state,
63 since the releasing of nutrients from the sediments is an important factor in nutrient cycling that undermines
64 the recovery of water quality (Osgood 2017). Therefore, studies should consider the relationships between
65 macrophytes, epiphytes, phytoplankton, invertebrates, and fish to maintain or restore a clear water state
66 (Mamani et al. 2019). This complex relationship may reduce nutrient concentrations, as well as increase
67 habitat availability and resources for aquatic communities, which are important to maintain clear water
68 states (Scheffer et al. 1993). Aquatic macrophytes are considered biological components in the freshwater
69 ecosystems and have important roles in restoring water quality (Zhu et al. 2011; Li et al. 2015), therefore,
70 they are widely used for ecological remediation of eutrophic lakes, polluted rivers, and other water bodies
71 (Zhou et al. 2017). The increased habitat complexity through the manipulation of macrophytes can have
72 significant effects on aquatic communities and trophic relationships in the ecosystem, maintaining the water
73 quality (Ferreiro et al. 2013; Choi et al. 2014; Hao et al. 2017). Hence, Lv et al. (2019) observed that
74 macrophytes reduced the concentrations of total nitrogen, total organic carbon, dissolved organic carbon,
75 and increased the water transparency and species richness of periphytic algae. The authors suggested that
76 higher diversity of macrophytes and periphytic algae can contribute to reduce nutrient concentrations and
77 improve water quality. Triggering a cascade effect, higher biomass availability and diversity of periphytic
78 algae provide positive conditions for macroinvertebrate establishment (Ferreiro et al. 2013; Wolters et al.
79 2018). In addition to increased food availability for herbivore invertebrates (e.g., periphytic algae) (dos
80 Santos et al. 2013; Casartelli and Ferragut 2018), macrophytes can provide habitats with varying degrees
81 of complexity (Wolters et al. 2018).

82 Studies about the influence of environmental factors and macrophyte complexity on epiphytes and
83 macroinvertebrates are explored in rivers, flood plains, and lagoons (Thomaz et al. 2008; Walker et al.
84 2013; Matsuda et al. 2015). In contrast, few studies have used the functional characteristics of periphytic
85 algae in tropical reservoirs. Studies of functional characteristics of the epiphyte community provide broader
86 ecological generalizations because these organisms respond to the modifications caused by environmental
87 and anthropic disturbances (Heino et al. 2013; Casartelli and Ferragut 2018). The use of epiphytic algae
88 functional characteristics allows a clear assessment of the biotic and abiotic interactions of periphytic algae,
89 which facilitates the understanding of the dynamics and functioning of the ecosystem (Louault et al. 2005).

90 Accordingly, we tested the hypothesis that the structural complexity of macrophytes influences
91 species richness, diversity, and biomass of both epiphyte and macroinvertebrate communities. We further
92 hypothesized that macroinvertebrate biomass is positively influenced by the interaction between epiphyte
93 availability and increased complexity of macrophytes, and that the functional characteristics of the epiphyte
94 community are directly related to macrophyte complexity.

95

96 **MATERIAL AND METHODS**

97 *Study area*

98 The study was conducted in the Jazigo reservoir (8°00'S, 38°12'W), Serra Talhada, Pernambuco,
99 Northeastern Brazil. The reservoir has a water accumulation capacity that exceeds 15 million m³, an average
100 depth of 4 m and is used for fishing and recreational activities. The climate of the region is classified as
101 BSh according to the Köppen system, with average annual rainfall ranging from 600 to 700 mm, average
102 annual temperature of 26° C, and hyperxerophilic caatinga type terrestrial vegetation (Alvares et al. 2013;
103 APAC 2019). The aquatic vegetation is widely distributed in the coastal region and composed of the species
104 *Pistia stratiotes* L., *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, *Cyperus articulatus* L., *Nymphaea pulchella* DC,
105 *Echinodorus palaefolius* (Nees et Mart.) Magbr., *Ludwigia helminthorrhiza* (Mart.) H. Hara and *Lemna*
106 *minor* L. (data from this study).

107

108 *Field and laboratory procedures*

109 The sampling was performed quarterly in 2017 and 2018 in five different macrophytes beds, with
110 four field expeditions (n = 55 samples), to analyze macrophyte, epiphyte, and macroinvertebrate
111 communities. Water temperature (°C), dissolved oxygen (mg L⁻¹), salinity (ppt), pH, total dissolved solids
112 (mg L⁻¹), and electrical conductivity (µS cm⁻¹) were measured *in situ* from the water subsurface in each
113 macrophyte bank using a multiparameter probe (HANNA HI-9829 model). Water transparency was
114 measured using a Secchi disk (m), light intensity (µmol photons m⁻²s⁻¹) with a photometer (model LI-250A;
115 LI-COR, Lincoln, NB, USA) and the depth with an echosounder (HONDEX; model PS7).

116

117 Samples were collected with a *van Dorn* bottle from the water subsurface. Water samples were
118 transferred to the laboratory, where phytoplanktonic chlorophyll *a* (Bartram and Chorus 1999), total
119 phosphorus (Strickland and Parsons 1972) (TP), nitrite (N-NO₂), nitrate (N-NO₃) (Mackereth et al. 1978),
ammoniacal nitrogen (N-NH₃ + N-NH₄⁺) (Koroleff 1976), and dissolved inorganic nitrogen (DIN) were

120 analyzed. Dissolved inorganic nitrogen was measured as the sum of the nitrate, nitrite, and ammoniacal
121 nitrogen concentrations. The trophic state index for Tropical/Subtropical reservoirs was calculated
122 according to Cunha et al. (2013).

123

124 *Determination of fractal dimension and biomass of macrophytes*

125 Macrophytes were collected manually from each sampling point. A total of 55 macrophyte
126 specimens (samples) were collected from four species with the following life forms: a) free-floating:
127 *Eichhornia crassipes* (n = 20) and *Ludwigia helminthorrhiza* (n = 10); b) emergent: *Cyperus articulatus* (n
128 = 15); and c) fixed with floating leaves: *Nymphaea pulchella* (n = 10). At each sampling point, an individual
129 of each macrophyte species was collected to analyze the fractal dimension, macrophyte biomass, and to
130 collect periphytic algae and macroinvertebrates, with a total of 5 individuals per species collected in each
131 sampling month. The individuals of each species were collected according to their presence at the time of
132 collection. Only the floating macrophyte *Eichhornia crassipes* was present in all sampling months.
133 Measurement of the structural complexity of the macrophytes was performed on the 55 specimens. The
134 specimens were placed individually in aquariums with filtered water and photographed with a digital
135 camera to better reflect the distribution and organization of the morphological structures. Images were
136 produced in black and white and converted to JPEG.

137 The fractal dimension (D) was measured according to the Sugihara and May (1990) method, using
138 the ImageJ program (Abràmoff et al. 2004). The fractal dimension was obtained from the slope of the
139 relationship between Log N (number of occupied squares) and log 1/S (length of the side of the squares).
140 This method involves a regular grid of squares with "d" dimension which measures the macrophyte
141 structures (leaves, petioles, and roots) and the number of squares needed to cover the image (Halley et al.
142 2004). Subsequently, the macrophytes were dried in an oven at 60 °C until constant weight to determine
143 their dry weight (DW).

144

145 *Sampling, treatment, identification and quantification of epiphytes*

146 Epiphytes were removed from the leaves, stems, or petioles of the 55 macrophytes specimens (area
147 = 25 cm²) by scraping with a soft bristle brush, scalpel, and jets of distilled water (150 mL), then they were
148 preserved with acetic iodine lugol solution for quantitative and, preserved with 4% formalin solution, for
149 qualitative analysis.

150 Epiphytic algae were identified through observations of morphological characteristics of
151 organisms using specific taxonomic keys, such as: Prescott and Vinyard (1982) for chlorophytes, John et
152 al. (2002), for euglenophytes, Ettl (1978) for the xanthophyceans, Komárek and Anagnostidis (2005),
153 Komárek and Cronberg (2001), and Komarek (2013) for cyanobacteria, Popovsky and Pfiester (1990) for
154 dinoflagellates, Krammer and Lange-Bertalot (1991a, b) for diatoms. Permanent slides were prepared
155 according to Carr et al. (1986) to identify diatoms.

156 Algae quantification was done under the Zeiss Axiovert (400×) inverted microscope, according to
157 Utermöhl (1958). The settling time of the samples followed Lund et al. (1958), which were counted in
158 transects with the count limit set by the species rarefaction curve and a minimum of 400 individuals of the
159 most abundant species (Colwell et al. 2004). The density of species was estimated according to Ros (1979)
160 and the results expressed in individuals per unit area (ind cm⁻²). Biomass (µm³ cm⁻²) was estimated using
161 the average biovolume of species obtained through geometric shapes and equations from Hillebrand et al.
162 (1999) and was then multiplied by the average density of the species. The species richness (S), Shannon
163 diversity index, and Pielou equitability were determined by the number of species and biomass in each
164 sample (Magurran 2004). Filamentous and colonial individuals were counted as a single individual, when
165 present, and the cell volume was calculated to estimate biomass.

166

167 *Functional characteristics of algae*

168 The algal community structure was characterized by 11 functional traits divided into three
169 categories: life form (unicellular, filamentous, colonial and flagellar) (Graham and Wilcox 2000), the
170 intensity of adherence to the substrate (firmly and loosely adhered) (Sládecková and Sládeček 1977) and
171 form of adherence (mobile, entangled, prostrate, stalked and heterotrichous) (Biggs et al. 1998).

172

173 *Sampling of associated macroinvertebrates*

174 In the field, after the sampling of periphytic algae, the macroinvertebrates were removed from the
175 leaves, stems, or petioles of the 55 macrophyte specimens collected using a soft-bristled brush and jets of
176 distilled water from the pre-selected macrophytes from the epiphyte sampling. Subsequently, each sample
177 was filtered in a collecting cup with 0.25 mm mesh opening and stored in flasks with 70% alcohol.

178 The macroinvertebrates were identified using a stereoscopic microscope and optical microscope
179 to the lowest taxonomic level, when possible, using specific bibliographies, such as Pérez (1988) and

180 Trivinho-Strixino (2011). After identification, species abundance, diversity, and richness were calculated
181 as previously mentioned. The biomass was estimated from the number of individuals per dry weight of
182 macrophytes.

183

184 *Data analysis*

185 The permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA; $\alpha = 0.05$) was used to
186 determine possible changes in abiotic variables in different months and macrophyte banks. The normality
187 and homoscedasticity were evaluated using the Kolmogorov-Smirnov and the Bartlett tests, respectively.
188 The one-way factorial analysis of variance (ANOVA) and Tukey's *a posteriori* test were applied to abiotic
189 data. Fractal dimensions of macrophytes and structural attributes of epiphytes and macroinvertebrates were
190 used to detect any significant differences. The normality and homoscedasticity were evaluated using the
191 Kolmogorov-Smirnov method and the Bartlett test, respectively. The Jaccard index (J) was used to calculate
192 the similarity between macrophyte species through a matrix of presence and absence of algae.

193 Linear regressions were to determine the relationship between structural attributes (richness,
194 biomass, equitability, and diversity) of periphytic algae and macroinvertebrates with the fractal dimensions
195 of macrophytes and dry weight. The radio-loud quasars (RLQ) analysis (Dolédec et al. 1996) was used to
196 evaluate the relationship between the environmental variables, fractal dimensions of the macrophytes, and
197 the functional traits of epiphytes. The RLQ is based on the ordering of three separate arrays (species
198 biomass, environmental variables, and functional traits of the species) and it is an extension of co-inertia
199 analysis that searches for a combination of traits and environmental variables of maximal co-variance,
200 which is weighted by the biomass of species epiphytes. We explore the co-variance between environmental
201 variables (R table) and species traits (Q table), constrained by the biomass of each species (L table) as
202 observed in each macrophyte. The Tukey's *a posteriori* test permutation was carried out to verify the
203 significance of relationships (Dray and Legendre 2008).

204 A multiple regression model was used to verify possible relationships between environmental
205 variables (e.g., temperature, salinity, and macrophytes) and epiphytic algae with the macroinvertebrates.
206 All analyses were performed in the R program (R Development Core Team, 2014). The package Ade4
207 (Chessel et al. 2004) was used to construct the functional distance matrix for the RLQ analysis, and the
208 Vegan package (Oksanen 2011) was used for ANOVA and PERMANOVA.

209

210 **RESULTS**211 *Abiotic variables*

212 The water capacity of the reservoir showed low variation (19.86%) with a maximum of 100% and
213 a minimum of 80.14% of the total reservoir accumulation capacity. The mean rainfall was 29.87 mm. The
214 water temperature, pH, conductivity, dissolved oxygen, total dissolved solids, and salinity showed no
215 significant differences between the months (PERMANOVA, $F = 3.41$; $p > 0.05$). Likewise, the nutrients
216 did not present significant variations throughout the studied months. The total phosphorus value was the
217 highest in August 2017 with $51.39 \mu\text{g L}^{-1}$ and the lowest in November 2018 with $33.25 \mu\text{g L}^{-1}$ (Table 1).
218 The trophic state index showed that the reservoir was mesotrophic, with a mean of $54.60 \pm 2.56 \mu\text{g L}^{-1}$.

219

220 *Fractal dimension of macrophytes*

221 The difference in the fractal dimensions between the macrophytes was significant (ANOVA; $F =$
222 105.4 ; $p < 0.002$). *Cyperus articulatus* presented the lowest fractal complexity (LC) ($D = 1.72$), *Nymphaea*
223 *pulchella* (MC) a medium complexity ($D = 1.83$), while *Eichhornia crassipes* (HC1) and *Ludwigia*
224 *helminthorrhiza* showed the highest complexity (HC2) ($D = 1.85$ and $D = 1.91$, respectively). No difference
225 was observed in the fractal dimension between specimens of each macrophyte species ($F = 1.23$; $p = 0.41$)
226 or between months ($F = 1.43$; $p = 0.84$). The Tukey's *a posteriori* test showed that *C. articulatus* (LC) had
227 significant difference between macrophytes with medium (MC) and high complexities (HC1 and HC2),
228 while *L. helminthorrhiza* (HC2) significantly differed from *E. crassipes* ($p = 0.002$, HC1) and *N. pulchella*
229 ($p = 0.002$, MC).

230

231

232

233

234

235

236

237

238

239

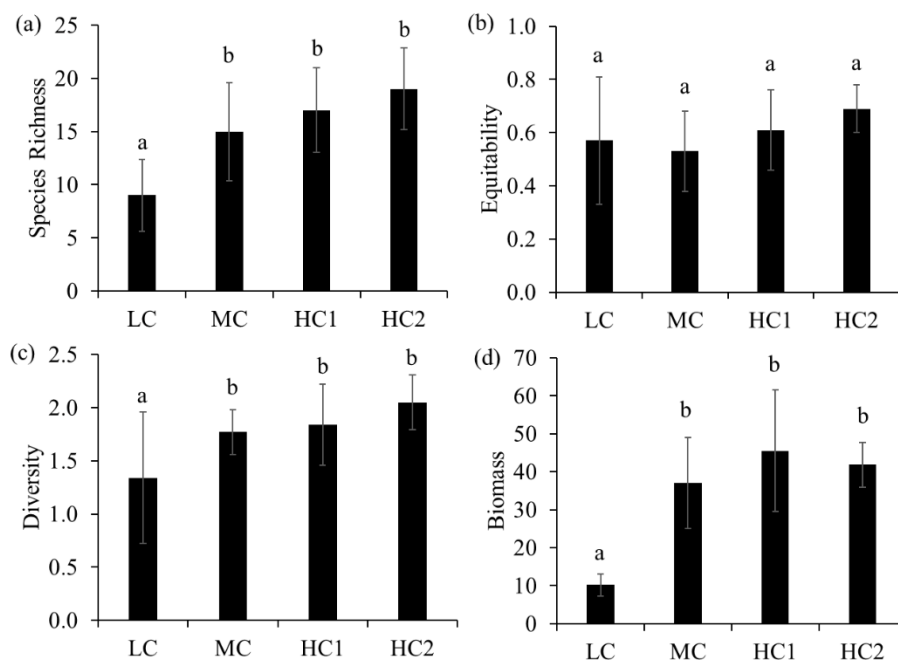
240 **Table 1** Mean values (\pm standard deviation) of the limnological parameters of the water of the macrophyte beds in the reservoir Jazigo, Pernambuco, Brazil.

Abiotic variables	2017		2018	
	August	November	March	June
Precipitation (mm)	0.70	3.60	118	0.80
Water temperature ($^{\circ}\text{C}$)	23.98 \pm 0.44	28.21 \pm 0.68	30.36 \pm 0.19	24.96 \pm 0.11
pH	8.10 \pm 0.51	7.98 \pm 0.12	8.04 \pm 0.06	8.05 \pm 0.10
Conductivity ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	84.71 \pm 40.82	218.14 \pm 1.09	256.63 \pm 19.62	165.00 \pm 4.37
Dissolved oxygen (mg L^{-1})	5.85 \pm 1.46	4.58 \pm 0.24	3.74 \pm 0.56	8.64 \pm 1.11
Total dissolved solids (mg L^{-1})	33.33 \pm 13.11	109.16 \pm 0.75	132.41 \pm 4.27	86.30 \pm 2.51
Salinity (ppt)	0.10	0.10	0.10	0.12
Ligth intensity ($\mu\text{mol fótons m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	748.80 \pm 458.50	548.23 \pm 272.21	426.35 \pm 312.66	1081.61 \pm 415.63
Nitrate ($\mu\text{g L}^{-1}$)	125.49 \pm 16.16	14.09 \pm 4.14	2.60 \pm 1.94	12.22 \pm 2.82
Nitrite ($\mu\text{g L}^{-1}$)	9.66 \pm 1.02	10.96 \pm 1.22	0.43 \pm 0.20	10.43 \pm 1.03
Ammonia ($\mu\text{g L}^{-1}$)	37.66 \pm 8.02	18.06 \pm 0.72	20.12 \pm 0.72	17.81 \pm 0.62
Dissolved inorganic nitrogen ($\mu\text{g L}^{-1}$)	172.82 \pm 9.15	43.11 \pm 6.09	23.16 \pm 1.41	32.76 \pm 4.73
Total phosphorus ($\mu\text{g L}^{-1}$)	51.39 \pm 4.27	33.25 \pm 8.55	46.85 \pm 2.13	38.27 \pm 5.63
Secchi (m)	1.00 \pm 0.36	1.06 \pm 0.30	1.54 \pm 0.65	1.33 \pm 0.60
Depth (m)	1.57 \pm 0.12	1.15 \pm 0.42	2.44 \pm 0.21	1.51 \pm 0.40
Trophic state	56.16 (eutrophic)	55.39 (mesotrophic)	50.78 (ultraoligotrophic)	56.07 (eutrophic)

242 *Structure of the epiphyte community*

243 A total of 82 taxa of periphytic algae were recorded, which were found in *Eichhornia crassipes*
 244 (73 taxa), *Ludwigia helminthorrhiza* (53 taxa), *Nymphaea pulchella* (50 taxa) and *Cyperus articulatus* (39
 245 taxa). The four macrophytes shared the largest number of taxa ($S = 24$), compared to the number of taxa
 246 shared between *E. crassipes*, *N. pulchella*, and *C. articulatus* ($S = 17$), and between *E. crassipes* and *N.*
 247 *pulchella* ($S = 12$), thus reflecting the greater similarity between *E. crassipes* and *L. helminthorrhiza* ($J =$
 248 0.61), and low similarity between *N. pulchella* and *C. articulatus* ($J = 0.45$).

249 The species richness differed significantly between the macrophytes (Fig. 1a). Macrophytes with
 250 low complexity showed lower richness and differed significantly among the other macrophytes, which
 251 showed higher species richness. The equitability did not differ between the macrophytes (Fig. 1b). Species
 252 diversity significantly differed among macrophyte species ($F = 5.64$; $p = 0.002$). Only LC differed from
 253 MC, HC1, and HC2 ($p = 0.01$; $p = 0.003$; $p = 0.02$, respectively), and the most complex species (*L.*
 254 *helminthorrhiza*) showed greater diversity (Fig. 1c), but this trend was not significant. Epiphyte biomass
 255 differed significantly between the macrophyte complexities ($F = 25.78$; $p = 0.007$). Regarding the
 256 differences between macrophytes, only the LC macrophyte differed from MC, HC1, and HC2 ($p < 0.05$,
 257 Fig. 1d).



258

259 **Fig. 1** Structural attributes of epiphytic algae in different species of aquatic macrophytes: (a) species
 260 richness, (b) equitability, (c) species diversity (bits ind⁻²), and (d) biomass ($\times 10^5 \mu\text{g}^3 \text{cm}^{-2}$). LC - *Cyperus*

261 *articulatus*, MC - *Nymphaea pulchella*, HC1 - *Eichhornia crassipes*, and HC2 - *Ludwigia helminthorrhiza*.

262 Letters indicate significant differences ($\alpha = 0.05$)

263

264 Species richness showed a positive relationship with the structural complexity (Fig. 2a).

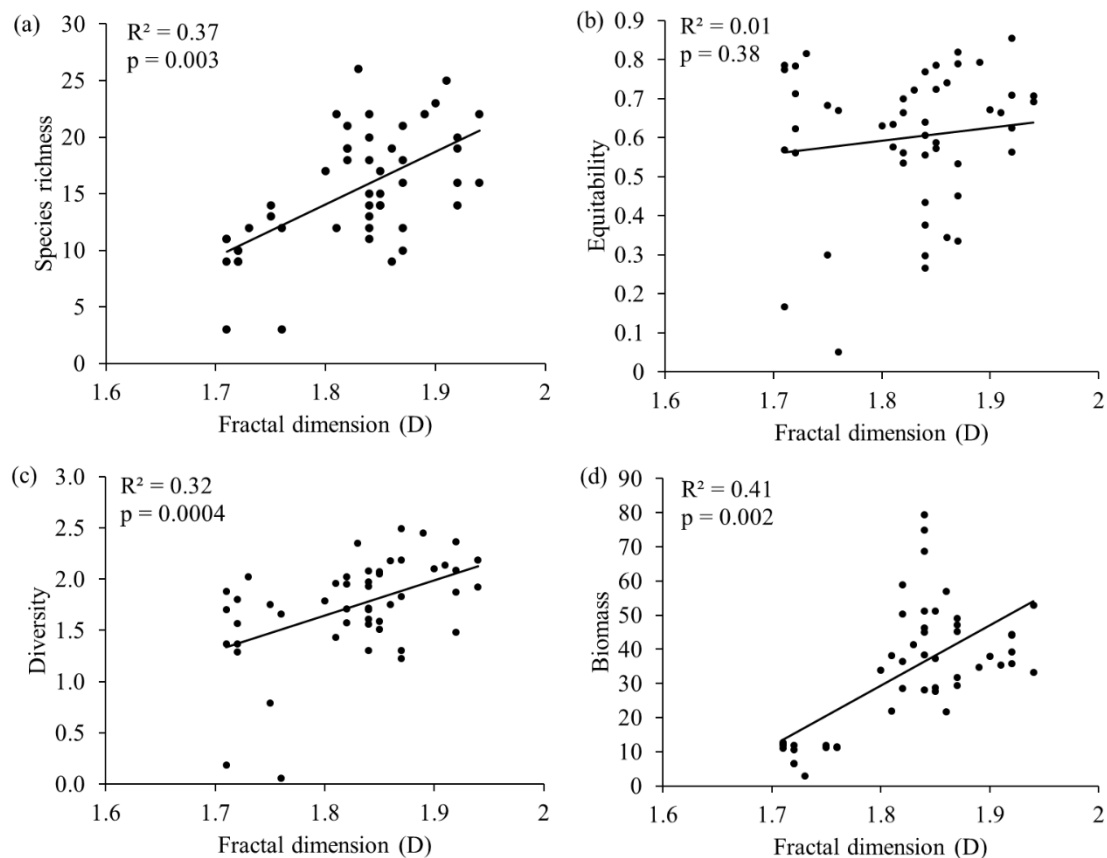
265 Conversely, the equitability did not show a relationship to the fractal dimension (Fig. 2b). Moreover,

266 diversity showed a positive relationship with macrophyte complexity ($r^2 = 0.32$; $p = 0.0004$) (Fig. 2c).

267 Epiphyte biomass showed positive relationship with increased structural complexity ($r^2 = 0.41$; $p = 0.002$;

268 Fig. 2d). Linear regressions showed that only epiphytic algae biomass was positively correlated with the

269 dry weight of macrophytes (Table 2).



270

271 **Fig. 2** Relationship between the fractal dimension of the macrophytes and (a) species richness, (b)

272 equitability, (c) species diversity (bits ind⁻²), and (d) biomass ($\times 10^5 \mu\text{g}^3 \text{cm}^{-2}$) of algae

273

274

275

276 **Table 2** Multiple regression of the structural attributes of epiphytic algae and macroinvertebrate with the
 277 dry weight (g) of aquatic macrophytes. (+) positive relationship

Structural attributes	Epiphytic algae		Macroinvertebrates	
	r ²	p	r ²	p
Richness	0.05	0.09	0.01	0.43
Equitability	0.01	0.49	0.07	0.06
Diversity	0.02	0.84	0.001	0.77
Biomass	0.15	0.07	0.22	0.0006 ⁺

278

279 The dominant life forms of epiphytes in macrophytes were unicellular (60.79%) and filamentous
 280 (31.75%) (Table S1). In August, filamentous algae were dominant with rapid substitution by unicellular
 281 forms throughout the study, except in August (Fig. 3a). Regarding the intensity and form of adherence, the
 282 algae that were firmly adhered and stalked were dominant (Fig. 3b, c). Stalked (44.42%) and entangled
 283 (41.06%) forms of adherence showed higher biomass, followed by prostrated (14.38%).

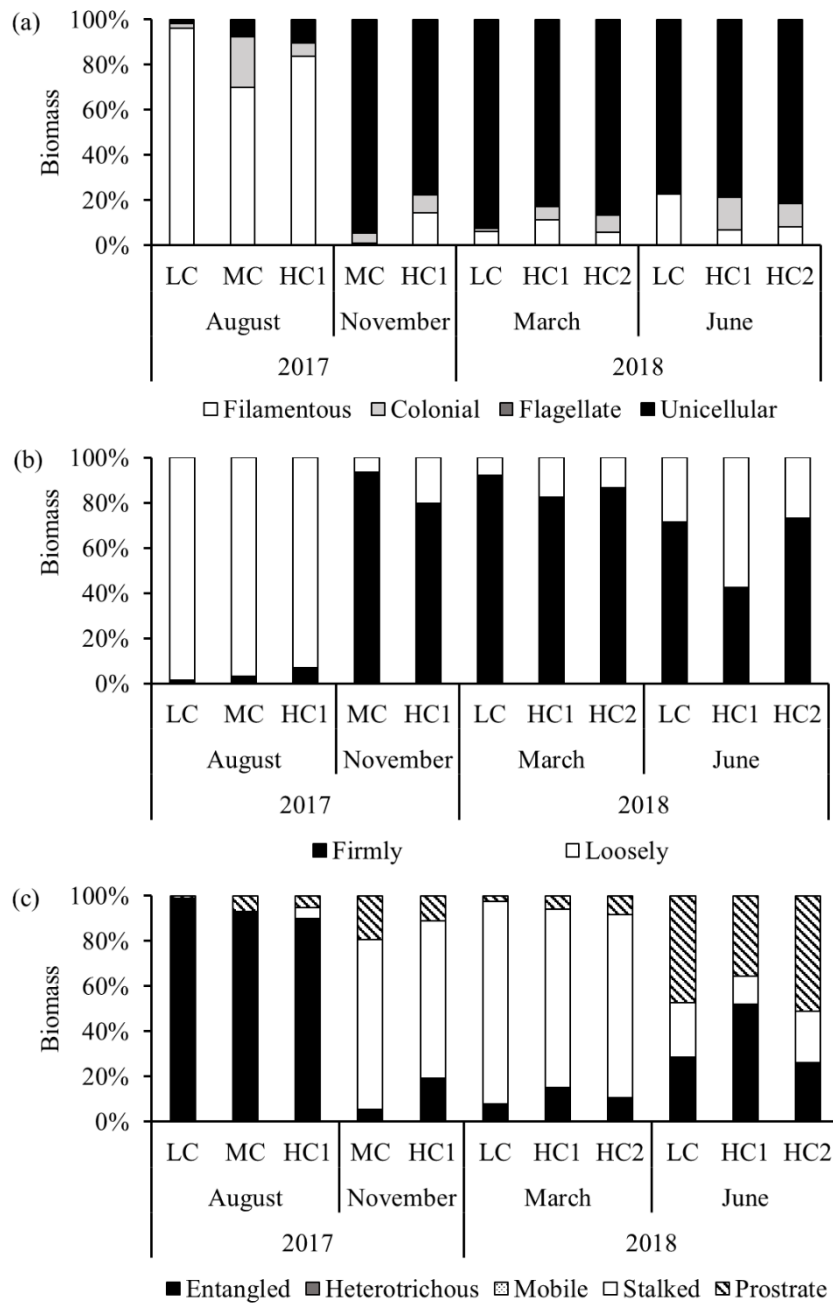
284 The first two axes of RLQ analysis accounted for 96.32% (first axis) and 0.24% (second axis) of
 285 the inertia with the variables (Fig. 4). The first axis was more correlated with temperature, higher
 286 complexity, and conductivity (positively), and the second axis was more correlated with dissolved oxygen
 287 and luminous intensity (positively), besides low complexity and DIN (both negatively) (Fig. 4a). The
 288 relationships of functional traits on the first axis were correlated to the filamentous and heterotrichous forms
 289 (both positively) and the second axis was correlated to colonial (negatively), prostrated, loosely adhered
 290 and entangled species (positively) (Fig. 4b). The loosely adhered and entangled species were positively
 291 correlated to the highest values of luminous intensity and dissolved oxygen; the prostrated species were
 292 correlated to macrophytes with medium structural complexity. The colonial species were related to nitrate,
 293 ammonia, dissolved inorganic nitrogen, and macrophytes with low complexity; while unicellular,
 294 heterotrichous, and filamentous species were related to conductivity, temperature and macrophytes with
 295 high structural complexity (Fig. 4).

296

297

298

299



300

301 **Fig. 3** Relative biomass of the (a) life forms, (b) adherence intensity, and (c) form of adherence of the

302 epiphytic community in the macrophytes throughout the study months (August and November / 2017) and

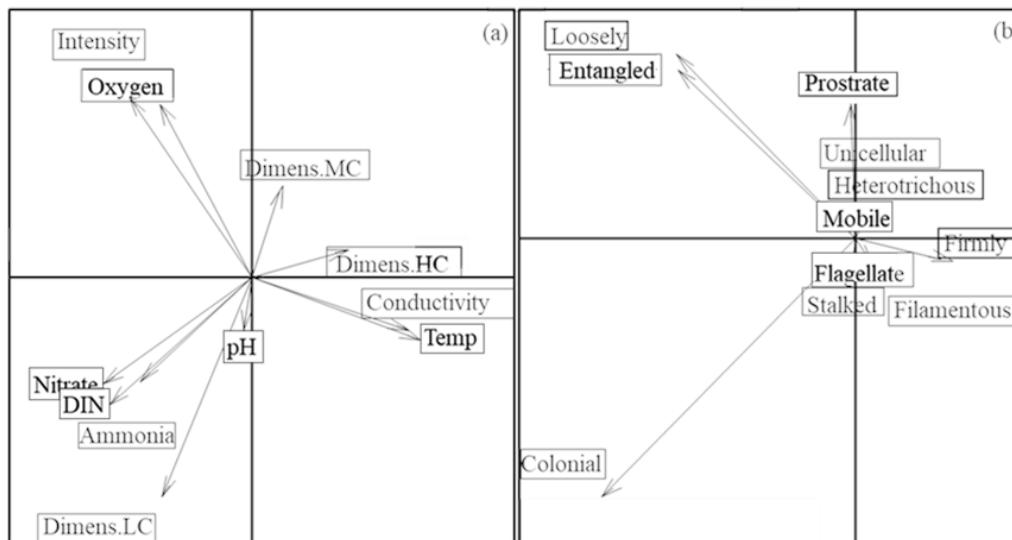
303 (March and June / 2018). Legend: LC - *Cyperus articulatus*, MC - *Nymphaea pulchella*, HC1 - *Eichhornia*304 *crassipes*, and HC2 - *Ludwigia helminthorrhiza*

305

306

307

308



309

310 **Fig. 4** RLQ ordering of the distribution of environmental variables (a) and functional traits of algae (b) in
 311 the reservoir. Intensity - Luminous intensity ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Dimens.LC - Low complexity,
 312 Dimens.MC - Mean Complexity, Temp - Temperature $^{\circ}\text{C}$, DIN - Dissolved inorganic nitrogen ($\mu\text{g L}^{-1}$), and
 313 Dimens.HC - High complexity

314

315 *Macroinvertebrate community structure*

316

317

318

319

320

321

322

323

324

325

326

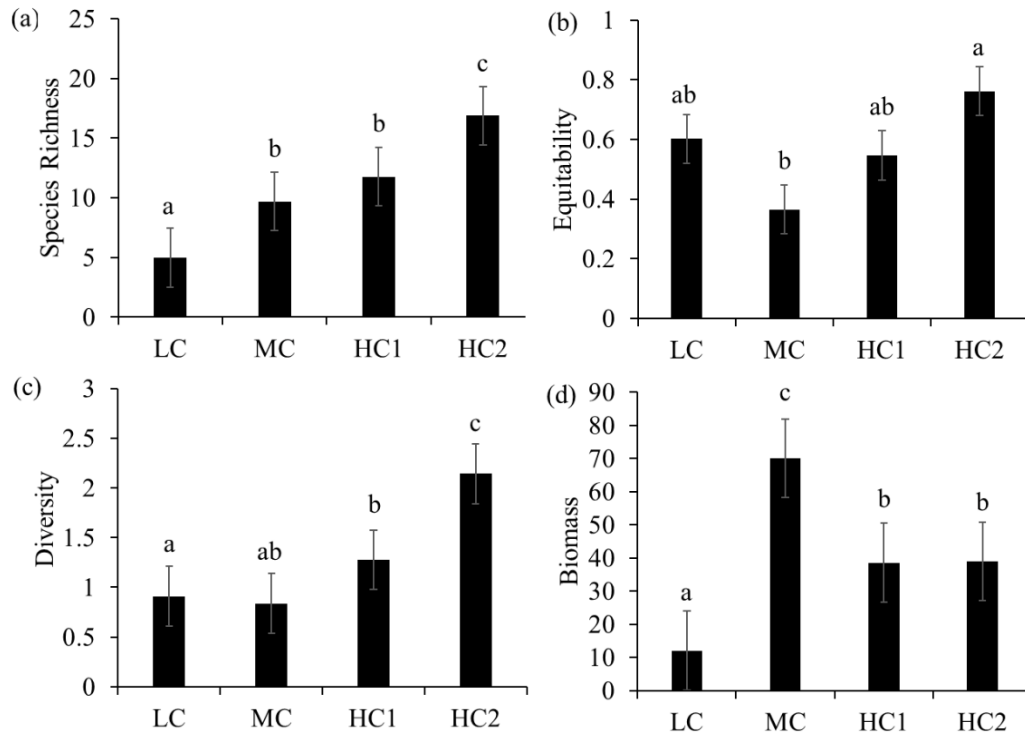
327

328

329

330

A total of 26 taxa were identified and 5,172 individuals were counted, distributed in *E. crassipes* (2,234), *N. pulchella* (1,780), *L. helminthorrhiza* (647), and *C. articulatus* (511) (Table S2). The species of mollusk *Melanoides tuberculatus* (Müller, 1774), *Biomphalaria straminea* (Dunker, 1848), *Gundlachia radiata* (Guilding, 1828), larvae of Chironomidae, and Copepoda Calanoida were the most representative in terms of biomass. The macrophytes with greater morphological complexity shared the largest number of macroinvertebrate species ($S = 26$) and had 11 unique taxa. The highest similarity (Jaccard index) was observed between *E. crassipes* and *L. helminthorrhiza* ($J = 1$) and the lowest similarity between *E. crassipes* and *C. articulatus* ($J = 0.25$). Species richness differed significantly (Fig. 5a, ANOVA; $F = 28.39$; $p = 0.001$) with only LC macrophyte different from MC and HC2 (Fig. 5a). The equitability of macroinvertebrates showed significant differences between HC2 and MC ($F = 85.69$; $p = 0.001$, Fig. 5b), and species diversity in HC2 differed from LC, MC, and HC1 (Fig. 5c). Biomass of MC differed from all macrophytes (Fig. 5d).



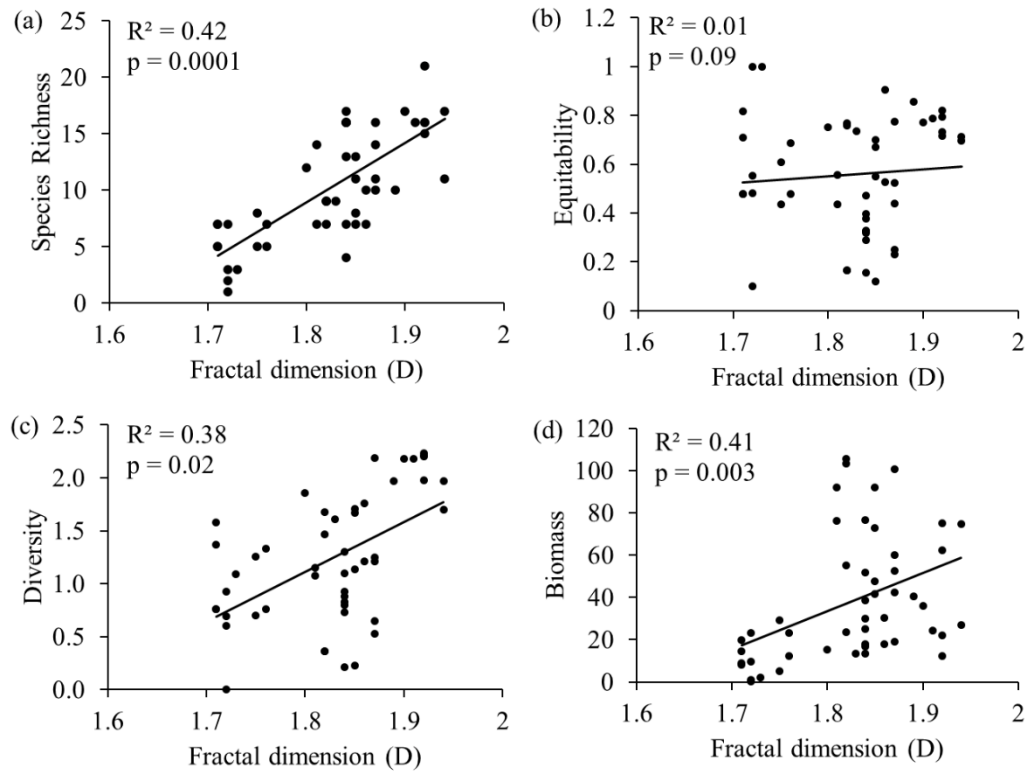
331

332 **Fig. 5** Structural attributes of macroinvertebrates in different species of aquatic macrophytes: (a) species
 333 richness, (b) equitability, (c) species diversity (bits ind⁻²), and (d) biomass (ind g⁻¹). Letters indicate
 334 significant differences ($\alpha = 0.05$)

335

336 The richness of macroinvertebrates showed a positive relationship with macrophyte complexity
 337 ($r^2 = 0.42$, $p = 0.0001$; Fig. 6a), while the LC macrophyte showed lower richness and differed significantly
 338 from the other complexities ($p < 0.05$). In addition, the HC macrophyte differed significantly from MC and
 339 LC. The diversity of macroinvertebrates differed significantly (ANOVA; $F = 17.69$; $p < 0.05$) and showed
 340 a positive relationship with the structural complexity of macrophytes (Fig. 6b). The biomass and equitability
 341 increased significantly with the increased macrophyte complexity ($r^2 = 0.41$; $p = 0.003$) (Fig. 6c, d,
 342 respectively). Linear regressions showed that no structural attributes of macroinvertebrates had a significant
 343 relationship with the dry weight of macrophytes (Table 2). Multiple regression models showed a strong
 344 relationship between macroinvertebrates and the explanatory variables ($r^2 = 0.63$, $p = 0.001$).
 345 Macroinvertebrates showed a positive relationship with diatoms ($r^2 = 0.47$; $p = 0.003$), entangled algae (r^2
 346 $= 0.27$; $p = 0.05$), and fractal dimension of macrophytes ($r^2 = 0.37$; $p = 0.0002$), while it did not show a
 347 significant relationship with the other explanatory variables ($p > 0.05$).

348



349

350 **Fig. 6** Relationship between the structural complexity of macrophytes and (a) species richness, (b)351 equitability, (c) species diversity (bits ind⁻²), and (d) biomass of macroinvertebrates (ind g⁻¹)

352

353 **DISCUSSION**

354 Our study showed that the structural complexity of macrophytes is important in the structuring of

355 the algal and macroinvertebrate communities, with higher values of richness, diversity, and biomass in

356 macrophytes with high morphological complexity. The presence of macrophytes with different

357 morphologies is important for the heterogeneity of habitats in aquatic ecosystems (Thomaz and Cunha

358 2010; Fontanarrosa et al. 2013), creating several microhabitats and interstitial spaces that provide resources

359 and niches that favor the fixation, colonization, and abundance of algae and macroinvertebrates (MacArthur

360 and MacArthur 1961; Matsuda et al. 2015; Pettit et al. 2016). The functional characteristics of the epiphytes

361 showed significant relationships with the morphology of the macrophytes, despite the physicochemical

362 conditions of the water being related to some functional traits.

363 The morphological complexity of macrophytes is determined by the organization of leaves, stems,

364 petioles, and roots, which characterize each macrophyte life form and species. The macrophyte *Cyperus*365 *articulatus* has simple morphology, with petioles below the water surface and inflorescence emerging above

366 the surface, which provides few microhabitats and showed low diversity, richness, and biomass of algae

367 and macroinvertebrates. In other studies, algal biomass was low due to the simple morphology of
368 macrophytes (Gosselain et al. 2005; Pettit et al. 2016). Our results indicate that the richness, diversity, and
369 biomass of algae and macroinvertebrates are influenced by the structural complexity of macrophytes. The
370 floating macrophytes *L. helminthorrhiza* and *E. crassipes*, which have high morphological complexity,
371 favored the increase of richness, diversity, and biomass of periphytic algae and macroinvertebrates. This
372 fact may be related to the greater availability of microhabitats and resources that more complex
373 macrophytes provide for periphytic algae and macroinvertebrates (Bell et al. 2013; Casartelli and Ferragut
374 2018). Macrophytes increase habitat heterogeneity and, consequently, biodiversity of aquatic ecosystems
375 (Alahuhta 2015), while the spatial complexity, promoted by the structural architecture of macrophytes,
376 increases the colonization area and facilitates access to light for periphytic algae (Petit et al. 2016).

377 The morphological complexity of macrophytes plays an important role in the structuring of aquatic
378 communities, promoting changes in the composition and biotic interactions, as observed by Tokeshi and
379 Arakaki (2012) and in the present study. Furthermore, Schneck et al. (2011) and Wolters et al. (2018)
380 observed the same in streams and rivers. The diversity of complex structures is essential for a high variety
381 of niches and increasing species richness (Pierre and Kovalenko 2014). Therefore, habitat complexity is
382 important for maintaining biodiversity because its simplification can result in species losses. Fernandes et
383 al. (2016) observed that the periphytic algae assemblages were different among the macrophytes
384 investigated, even among those occurring in the same sampling sites, thus they believe that the algae
385 developed colonization mechanisms for the different substrates. Therefore, periphytic algae may be related
386 to the morphology and roughness of macrophytes, as suggested by other studies (Thomaz et al. 2008;
387 Sultana et al. 2010).

388 The increased availability of niches promoted by macrophytes with higher morphological
389 complexity was important for increasing the structural attributes of algae and macroinvertebrates. This is
390 because the increase in physical spaces leads to more complex habitats and creates habitable interstitial
391 spaces that provide a greater diversity of niches (Tokeshi and Arakaki 2012). The increased niches,
392 promoted by the morphological complexity of macrophytes, allows different species with diverse
393 requirements to colonize these microhabitats (Osório et al. 2019). Some studies show that the biomass,
394 richness and diversity of algae and macroinvertebrates are higher in macrophytes with higher biomass.
395 However, we did not observe this pattern in our study. In addition, we observed that only the epiphyte
396 biomass positively correlated with the macrophyte biomass (dry weight), since the other structural attributes

397 of algae and macroinvertebrates did not show a significant relationship. Biomass and macrophyte volume
398 can be used to measure habitat availability for aquatic organisms (Rennie and Jackson 2005). However, da
399 Silva and Henry (2020) observed that the abundance and richness of macroinvertebrates were higher in the
400 macrophyte with the lowest root biomass compared to the macrophyte with the highest biomass. Similar
401 results were found in a comparative study of the fauna associated with floating macrophytes, in which
402 *Salvinia molesta* (low biomass) sheltered a higher density of macroinvertebrates than *E. crassipes* (high
403 biomass) (Diarra et al. 2018).

404 The functional groups of periphytic algae based on adaptive strategies were more sensitive to
405 changes in macrophyte complexity. For periphytic algae, the groups defined by the adaptive strategies vary
406 more in relation to the environmental changes when compared to taxonomic groups at the family or class
407 levels (dos Santos et al. 2013; Rangel et al. 2016). Typically, responses at higher taxonomic levels (family
408 or class) occur during strong disturbances (Cottingham and Carpenter 1998). Our results showed that the
409 functional characteristics responded to the complexity of macrophytes and physicochemical variables.
410 Moreover, we did not observe a relationship between functional groups and macrophyte life forms, but we
411 observed a direct relationship with the morphological complexity of macrophytes.

412 Usually, the metaphytic species (entangled) *Aulacoseira granulata* var. *angustissima*,
413 *Phormidium hamelii* and *Pseudanabaena* sp. were predominant and correlated to light intensity and
414 dissolved oxygen. These species have no fixation structures to adhere them to the substrates and are located
415 more superficially in the periphytic matrix, being more susceptible to strong disturbances (Passy and
416 Blanchet 2007; Dunck et al. 2016), which did not occur during the study period. In addition, the stalked
417 algae also presented high biomass throughout the study. The predominance of the stalked functional group
418 occurs in environments without nutrient restriction and is where diatoms typically predominate (Lange et
419 al. 2011). Pedunculated algae are easily consumed by herbivorous macroinvertebrates due to their location
420 and exposure in the periphytic matrix. Pedunculated diatoms grow rapidly in environments with low
421 nutrient availability but are quickly consumed by herbivores (Vadeboncoeur et al. 2017). This may explain
422 the positive relationship between macroinvertebrate biomass and diatoms. In our study, the herbivores,
423 represented by mollusks, Chironomidae, and Copepoda Calanoida were probably responsible for the
424 positive relationship between macroinvertebrates and diatoms.

425 The lack of strong disturbances, with no intense rainfall and stability of water level in the reservoir,
426 promoted the dominance of firmly adhered species, such as *Gomphonema gracile* (stalked) and *Synedra*

427 *ulna* (prostrate). Due to such adhesion, firmly adhere species are more resistant to disturbances and remain
428 in the periphytic matrix, providing substrate for other species to adhere (Tuji 2000; Passy and Blanchet
429 2007). Moreover, the presence of macrophytes with high structural complexity protect the epiphytic algae
430 against disturbances and favor the growth of species with different adaptive strategies (Squires et al. 2009;
431 Casartelli and Ferragut 2015). Our results also demonstrated that macrophyte structural complexity is an
432 important factor influencing the macroinvertebrate community structure. Increased macrophyte complexity
433 provides greater variety, size, and form of epiphytes that can be consumed by herbivorous
434 macroinvertebrates (Taniguchi et al. 2003; Casartelli and Ferragut 2018). Therefore, increased biomass of
435 epiphytes with different life forms and adherence, along with the macrophyte complexity synergistically
436 influenced herbivorous invertebrates.

437 The structural complexity of the macrophytes showed strong positive effects on periphytic algae
438 (Fig. 2) and macroinvertebrate (Fig. 6) community structure. Therefore, we conclude that the heterogeneity
439 of the habitat, promoted by the structural complexity of macrophytes, is fundamental for increasing the
440 richness, biomass, and diversity of epiphytic algae and macroinvertebrates. The functional characteristics
441 of the epiphytic algae were related to some physicochemical variables in the water and the morphology of
442 macrophytes. Macroinvertebrates were positively influenced by the increased algae biomass and
443 macrophyte morphology.

444

445 **ACKNOWLEDGMENTS**

446 We thank the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for a productivity
447 Grant to ANM (Process 304237/2015-9), and the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível
448 Superior - Brazil (CAPES) - Finance Code 001. We also thank Cihelio Alves Amorim from the Federal
449 Rural University of Pernambuco, Brazil, for his significant contribution to the revision of the text.

450

451 **DATA AVAILABILITY STATEMENT**

452 Data, associated metadata, and calculation tools will be made available on request to the corresponding
453 author (ariadne_moura@hotmail.com).

454

455 **CONFLICT OF INTEREST**

456 The authors declare that they have no conflict of interest.

457 **REFERENCES**

- 458 Abràmoff MD, Magalhães PJ, Ram SJ (2004) Image processing with ImageJ *Biophotonics international*
459 11:36-42
- 460 Alahuhta J (2015) Geographic patterns of lake macrophyte communities and species richness at regional
461 scale *Journal of Vegetation Science* 26:564-575
- 462 Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, de Moraes G, Leonardo J, Sparovek G (2013) Köppen's climate
463 classification map for Brazil *Meteorologische Zeitschrift* 22:711-728
- 464 APAC (2019) Agência Pernambucana de Águas e Climas. 2019
- 465 Bartram J, Chorus I (1999) Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences,
466 monitoring and management. CRC Press
- 467 Bell N, Riis T, Suren AM, Baattrup-Pedersen A (2013) Distribution of invertebrates within beds of two
468 morphologically contrasting stream macrophyte species *Fundamental and Applied*
469 *Limnology/Archiv für Hydrobiologie* 183:309-321
- 470 Biggs BJ, Stevenson RJ, Lowe RL (1998) A habitat matrix conceptual model for stream periphyton *Archiv*
471 *fur Hydrobiologie* 143:21-56
- 472 Carr JM, Hergenrader GL, Troelstrup Jr NH (1986) A simple, inexpensive method for cleaning diatoms
473 *Transactions of the American Microscopical Society*:152-157
- 474 Casartelli MR, Ferragut C (2015) Influence of seasonality and rooted aquatic macrophyte on periphytic
475 algal community on artificial substratum in a shallow tropical reservoir *International Review of*
476 *Hydrobiology* 100:158-168
- 477 Casartelli MR, Ferragut C (2018) The effects of habitat complexity on periphyton biomass accumulation
478 and taxonomic structure during colonization *Hydrobiologia* 807:233-246 doi:10.1007/s10750-
479 017-3396-8
- 480 Chessel D, Dufour AB, Thioulouse J (2004) The ade4 package-I-One-table methods *R news* 4:5-10
- 481 Choi J-Y, Jeong K-S, La G-H, Kim S-K, Joo G-J (2014) Sustainment of epiphytic microinvertebrate
482 assemblage in relation with different aquatic plant microhabitats in freshwater wetlands (South
483 Korea) *Journal of Limnology* 73
- 484 Choudhury MI, McKie BG, Hallin S, Ecke F (2018) Mixtures of macrophyte growth forms promote
485 nitrogen cycling in wetlands *Science of The Total Environment* 635:1436-1443
486 doi:<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.193>

- 487 Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin SY, Mao CX, Chazdon R.L, Longino JT (2012) Models and
488 estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison
489 of assemblages *Journal of plant ecology* 5:3-21
- 490 Cottingham KL, Carpenter SR (1998) Population, community, and ecosystem variates as ecological
491 indicators: phytoplankton responses to whole-lake enrichment *Ecological Applications* 8:508-530
- 492 Cunha DGF, do Carmo Calijuri M, Lamparelli MC (2013) A trophic state index for tropical/subtropical
493 reservoirs (TSI_{tsr}) *Ecological Engineering* 60:126-134
- 494 da Costa MRA, Attayde JL, Becker V (2016) Effects of water level reduction on the dynamics of
495 phytoplankton functional groups in tropical semi-arid shallow lakes *Hydrobiologia* 778:75-89
- 496 da Silva CV, Henry R (2020) Aquatic macroinvertebrate assemblages associated with two floating
497 macrophyte species of contrasting root systems in a tropical wetland *Limnology* 21:107-118
- 498 Diarra B, Konan KJ, Yapo LM, Kouassi KP (2018) Aquatic macroinvertebrates associated with free-
499 floating macrophytes in a marginal lentic ecosystem (Ono Lagoon, Côte d'Ivoire) *Journal of*
500 *Entomology and Zoology Studies* 6:1432-1441
- 501 Dolédec S, Chessel D, Ter Braak C, Champely S (1996) Matching species traits to environmental variables:
502 a new three-table ordination method *Environmental and Ecological Statistics* 3:143-166
- 503 dos Santos TR, Ferragut C, de Mattos Bicudo CE (2013) Does macrophyte architecture influence
504 periphyton? Relationships among *Utricularia foliosa*, periphyton assemblage structure and its
505 nutrient (C, N, P) status *Hydrobiologia* 714:71-83 doi:10.1007/s10750-013-1531-8
- 506 Dray S, Legendre P (2008) Testing the species traits–environment relationships: the fourth-corner problem
507 revisited *Ecology* 89:3400-3412
- 508 Dunck B, Algarte VM, Cianciaruso MV, Rodrigues L (2016) Functional diversity and trait–environment
509 relationships of periphytic algae in subtropical floodplain lakes *Ecological indicators* 67:257-266
- 510 Ettl H (1978) Xanthophyceae. 1. Süßwasserflora von Mitteleuropa, 3 Stuttgart & New York
- 511 Fernandes UL, Oliveira ECC, Lacerda SR (2016) Role of macrophyte life forms in driving periphytic
512 microalgal assemblages in a Brazilian reservoir *Journal of Limnology* 75:44-51
- 513 Ferreira N, Feijó C, Giorgi A, Leggieri L (2011) Effects of macrophyte heterogeneity and food availability
514 on structural parameters of the macroinvertebrate community in a Pampean stream *Hydrobiologia*
515 664:199-211

- 516 Ferreiro N, Giorgi A, Feijó C (2013) Effects of macrophyte architecture and leaf shape complexity on
517 structural parameters of the epiphytic algal community in a Pampean stream *Aquatic Ecology*
518 47:389-401
- 519 Fontanarrosa MS, Chaparro GN, O'Farrell I (2013) Temporal and spatial patterns of macroinvertebrates
520 associated with small and medium-sized free-floating plants *Wetlands* 33:47-63
- 521 Gianuca AT, Declerck SAJ, Lemmens P, De Meester L (2017) Effects of dispersal and environmental
522 heterogeneity on the replacement and nestedness components of β -diversity *Ecology* 98:525-533
- 523 Gosselain V, Hudon C, Cattaneo A, Gagnon P, Planas D, Rochefort D (2005) Physical variables driving
524 epiphytic algal biomass in a dense macrophyte bed of the St. Lawrence River (Quebec, Canada)
525 *Hydrobiologia* 534:11-22
- 526 Graham LE, Wilcox LW (2000) *Algae*. Prentice-Hall, Upper Saddle River
- 527 Grutters BM, Pollux BJ, Verberk WC, Bakker ES (2015) Native and non-native plants provide similar
528 refuge to invertebrate prey, but less than artificial plants *PLoS One* 10:e0124455
- 529 Halley J, Hartley S, Kallimanis A, Kunin W, Lennon J, Sgardelis S (2004) Uses and abuses of fractal
530 methodology in ecology *Ecology Letters* 7:254-271
- 531 Hao B, Wu H, Cao Y, Xing W, Jeppesen E, Li W (2017) Comparison of periphyton communities on natural
532 and artificial macrophytes with contrasting morphological structures *Freshwater biology* 62:1783-
533 1793
- 534 Heino J, Schmera D, Erős T (2013) A macroecological perspective of trait patterns in stream communities
535 *Freshwater Biology* 58:1539-1555
- 536 Hillebrand H, Dürselen CD, Kirschtel D, Pollinger U, Zohary T (1999) Biovolume calculation for pelagic
537 and benthic microalgae *Journal of phycology* 35:403-424
- 538 Jeppesen E et al. (2014) Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a
539 multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes *Journal of Limnology* 73:88-111
- 540 Jeppesen E et al. (2005) Lake responses to reduced nutrient loading—an analysis of contemporary long-term
541 data from 35 case studies *Freshwater Biology* 50:1747-1771
- 542 John DM, Whiton BA, Brook AJ (2002) *The freshwater algal flora of the British Isles: an identification*
543 *guide of freshwater and terrestrial algae*. Cambridge, Cambridge University Press
- 544 Komarek J (2013) *Cyanoprokaryota: Heterocytous Genera*. 3rd Part vol 19. Springer Spektrum,

- 545 Komárek J, Anagnostidis K (2005) Cyanoprokaryota 2. Teil/2nd part: oscillatoriales Süßwasserflora von
546 mitteleuropa 19:1-759
- 547 Komárek J, Cronberg G (2001) Some chroococcalean and oscillatoriacean Cyanoprokaryotes from southern
548 African lakes, ponds and pools Nova Hedwigia:129-160
- 549 Koroleff F (1976) Determination of nutrients: in Grasshoff, K.(Eds.), Methods of Seawater 297 Analysis,
550 Verlag Chemie. Weinheim, Germany,
- 551 Krammer K, Lange-Bertalot H (1991a) Bacillariophyceae 3 Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In: Ettl
552 H, Gerloff J, Heynig H, Mollenhauer D (eds) Süßwasser flora von Mitteleuropa, vol 2. Gustav
553 Fischer, Stuttgart, p 576
- 554 Krammer K, Lange-Bertalot H (1991b) Bacillariophyceae. 4. Achnantheaceae; kritische Ergänzungen zu
555 Navicula (Lineolatae) und Gomphonema; Gesamtliteraturverzeichnis Teil 1-4. In: Ettl H, Gerloff
556 J, Heynig H, Mollenhauer D (eds) Süßwasserflora von Mitteleuropa. G. Fischer, Stuttgart, p 437
- 557 Lange K, Liess A, Piggott JJ, Townsend CR, Matthaei CD (2011) Light, nutrients and grazing interact to
558 determine stream diatom community composition and functional group structure Freshwater
559 Biology 56:264-278
- 560 Li J, Yang X, Wang Z, Shan Y, Zheng Z (2015) Comparison of four aquatic plant treatment systems for
561 nutrient removal from eutrophied water Bioresource technology 179:1-7
- 562 Louault F, Pillar V, Aufrère J, Garnier E, Soussana JF (2005) Plant traits and functional types in response
563 to reduced disturbance in a semi-natural grassland Journal of vegetation Science 16:151-160
- 564 Lucena-Moya P, Duggan IC (2011) Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral
565 microfauna Aquatic Ecology 45:279-287
- 566 Lund J, Kipling C, Le Cren E (1958) The inverted microscope method of estimating algal numbers and the
567 statistical basis of estimations by counting Hydrobiologia 11:143-170
- 568 Lv T, He Q, Hong Y, Liu C, Yu D (2019) Effects of water quality adjusted by submerged macrophytes on
569 the richness of the epiphytic algal community Frontiers in plant science 9:1-8
- 570 MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On bird species diversity Ecology 42:594-598
- 571 Mackereth FJH, Heron J, Talling JF (1978) Water analysis: some revised methods for limnologists vol 36.
572 Freshwater Biol. Assoc. Sci. Pub. Scientific Publications,
- 573 Magurran A (2004) Measuring Biological Diversity. Oxford. 260p, England Blackwell Pub

- 574 Mamani A, Koncurat M, Boveri M (2019) Combined effects of fish and macroinvertebrate predation on
575 zooplankton in a littoral mesocosm experiment *Hydrobiologia* 829:19-29
- 576 Matsuda JT, Lansac-Tôha FA, Martens K, Velho LFM, Mormul RP, Higuti J (2015) Association of body
577 size and behavior of freshwater ostracods (Crustacea, Ostracoda) with aquatic macrophytes
578 *Aquatic Ecology* 49:321-331 doi:10.1007/s10452-015-9527-2
- 579 Munguia P, Osman RW, Hamilton J, Whitlatch R, Zajac R (2011) Changes in habitat heterogeneity alter
580 marine sessile benthic communities *Ecological Applications* 21:925-935
- 581 Oksanen J (2011) Vegan : community ecology package. R package version 1.17-9 [http://cranr-](http://cranr-project.org/package=vegan)
582 [project.org/package=vegan](http://cranr-project.org/package=vegan)
- 583 Osgood RA (2017) Inadequacy of best management practices for restoring eutrophic lakes in the United
584 States: guidance for policy and practice *Inland Waters* 7:401-407
585 doi:10.1080/20442041.2017.1368881
- 586 Osório NC, Cunha ER, Tramonte RP, Mormul RP, Rodrigues L (2019) Habitat complexity drives the
587 turnover and nestedness patterns in a periphytic algae community *Limnology* 20:297-307
- 588 Passy SI, Blanchet FG (2007) Algal communities in human-impacted stream ecosystems suffer beta-
589 diversity decline *Diversity and Distributions* 13:670-679 doi:10.1111/j.1472-4642.2007.00361.x
- 590 Pérez GR (1988) Guía para el Estudio de los Macroinvertebrados Acuáticos del Departamento de
591 Antioquia. Fondo Fen Colombia/Colciencias/Universidad de Antioquia. Antioquia
- 592 Pettit NE, Ward DP, Adame MF, Valdez D, Bunn SE (2016) Influence of aquatic plant architecture on
593 epiphyte biomass on a tropical river floodplain *Aquatic Botany* 129:35-43
594 doi:<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2015.12.001>
- 595 Pierre JI, Kovalenko KE (2014) Effect of habitat complexity attributes on species richness *Ecosphere* 5:1-
596 10
- 597 Popovsky JL, Pfiester A (1990) Dinophyceae (Dinoflagellida). In: Mollenhauer (Eds.) *Süßwasser flora*
598 *von Mitteleuropa*, vol 6. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp 1-272
- 599 Prescott GW, Vinyard WC (1982) *A Synopsis of North American Desmids*. University of Nebraska Press,
600 Nebraska
- 601 R Core Team (2014) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for
602 Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>

- 603 Rangel LM, Soares MCS, Paiva R, Silva LHS (2016) Morphology-based functional groups as effective
604 indicators of phytoplankton dynamics in a tropical cyanobacteria-dominated transitional river–
605 reservoir system *Ecological Indicators* 64:217-227
606 doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.041>
- 607 Rennie MD, Jackson LJ (2005) The influence of habitat complexity on littoral invertebrate distributions:
608 patterns differ in shallow prairie lakes with and without fish *Canadian Journal of Fisheries and*
609 *Aquatic Sciences* 62:2088-2099
- 610 Ros J (1979) *Práctica de Ecología*. Omega, Barcelona
- 611 Scheffer M, Hosper SH, Meijer ML, Moss B, Jeppesen E (1993) Alternative equilibria in shallow lakes
612 *Trends in Ecology & Evolution* 8:275-279 doi:[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90254-M](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90254-M)
- 613 Schneck F, Schwarzbald A, Melo AS (2011) Substrate roughness affects stream benthic algal diversity,
614 assemblage composition, and nestedness *Journal of the North American Benthological Society*
615 30:1049-1056
- 616 Schuler MS, Chase JM, Knight TM (2017) Habitat size modulates the influence of heterogeneity on species
617 richness patterns in a model zooplankton community *Ecology* 98:1651-1659
- 618 Seto M, Takamura N, Iwasa Y (2013) Individual and combined suppressive effects of submerged and
619 floating-leaved macrophytes on algal blooms *Journal of Theoretical Biology* 319:122-133
620 doi:<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2012.11.016>
- 621 Sládecková A, Sládeček V (1977) Periphyton as indicator of the reservoir water quality II - pseudo-
622 periphyton *Archiv fur Hydrobiologie* 19:176–191
- 623 Squires MM, Lesack LFW, Hecky RE, Guildford SJ, Ramlal P, Higgins SN (2009) Primary Production and
624 Carbon Dioxide Metabolic Balance of a Lake-Rich Arctic River Floodplain: Partitioning of
625 Phytoplankton, Epipelon, Macrophyte, and Epiphyton Production Among Lakes on the Mackenzie
626 Delta Ecosystems 12:853-872 doi:10.1007/s10021-009-9263-3
- 627 Strickland JDH, Parsons TRA (1972) *A manual of seawater analysis* vol 125. B. Fish. Res. Board Can,
- 628 Sugihara G, May RM (1990) Applications of fractals in ecology *Trends in Ecology & Evolution* 5:79-86
629 doi:[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90235-6](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90235-6)
- 630 Sultana M, Asaeda T, Azim ME, Fujino T (2010) Morphological responses of a submerged macrophyte to
631 epiphyton *Aquatic Ecology* 44:73-81

- 632 Taniguchi H, Nakano S, Tokeshi M (2003) Influences of habitat complexity on the diversity and abundance
633 of epiphytic invertebrates on plants *Freshwater Biology* 48:718-728 doi:10.1046/j.1365-
634 2427.2003.01047.x
- 635 Tarkowska-Kukuryk M, Toporowska M (2020) Long-term responses of epiphytic midges (Diptera,
636 Chironomidae) to emergent macrophytes removal and P concentrations in a shallow hypertrophic
637 lake ecosystem *Science of The Total Environment* 750, 141508
- 638 Thomaz SM, Cunha ERd (2010) The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems:
639 methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and
640 biodiversity *Acta Limnologica Brasiliensia* 22:218-236
- 641 Thomaz SM, Dibble ED, Evangelista LR, Higuti J, Bini LM (2008) Influence of aquatic macrophyte habitat
642 complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons *Freshwater Biology*
643 53:358-367 doi:10.1111/j.1365-2427.2007.01898.x
- 644 Tokeshi M, Arakaki S (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond *Hydrobiologia*
645 685:27-47
- 646 Trivinho-Strixino S (2011) Chironomidae (Insecta, Diptera, Nematocera) do Estado de São Paulo, Sudeste
647 do Brasil *Biota Neotropica* 11:675-684
- 648 Tuji A (2000) Observation of developmental processes in loosely attached diatom (Bacillariophyceae)
649 communities *Phycological Research* 48:75-84 doi:10.1046/j.1440-1835.2000.00188.x
- 650 Utermöhl H (1958) Methods of collecting plankton for various purposes are discussed *SIL*
651 *Communications, 1953-1996* 9:1-38 doi:10.1080/05384680.1958.11904091
- 652 Vadeboncoeur Y, Power ME (2017) Attached algae: the cryptic base of inverted trophic pyramids in
653 freshwaters *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48
- 654 Walker PD, Wijnhoven S, van der Velde G (2013) Macrophyte presence and growth form influence
655 macroinvertebrate community structure *Aquatic Botany* 104:80-87
656 doi:<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.09.003>
- 657 Wolters JW, Verdonschot RCM, Schoelynck J., Verdonschot PFM, Meire P (2018) The role of macrophyte
658 structural complexity and water flow velocity in determining the epiphytic macroinvertebrate
659 community composition in a lowland stream *Hydrobiologia* 806:157-173

660 Zhou X, He Z, Jones KD, Li L, Stoffella PJ (2017) Dominating aquatic macrophytes for the removal of
661 nutrients from waterways of the Indian River Lagoon basin, South Florida, USA Ecological
662 engineering 101:107-119

663 Zhu L, Li Z, Ketola T (2011) Biomass accumulations and nutrient uptake of plants cultivated on artificial
664 floating beds in China's rural area Ecological Engineering 37:1460-1466

665

666

667

668

669

670

671

672

673

674

675

676

677

678

679

680

681

682

683

684

685

686

687

688

689

Supplementary Material

690
691
692
693
694
695
696
697
698
699
700
701
702
703
704
705
706
707
708
709
710
711
712
713
714
715
716
717
718
719

**Effect of the structural complexity of aquatic macrophytes on epiphytic algal, macroinvertebrates,
and their interspecific relationships**

Silvano Lima do Nascimento Filho^a, Watson Arantes Gama^a, Ariadne do Nascimento Moura^{a*}

^aPrograma de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua D. Manoel de
Medeiros, S/N Dois Irmãos, CEP 52171-030 Recife, PE, Brazil.

E-mail: silvano.biouast@gmail.com

E-mail: watsonarantes@gmail.com

E-mail: ariadne_moura@hotmail.com*

* Corresponding author

Aquatic Sciences

720 **Table S1** Average biomass and functional attributes of the epiphyte species in the Jazigo reservoir, Pernambuco, Brazil. Abbreviations (Life forms – UNI: unicellular, FIL:
 721 filamentous, FLA: flagellate, COL: colonial; Intensity of adherence – FIRM: firmly attached, LOO: loosely attached; Adhesion form - (MOB: mobile, ENT: entangled, PRO:
 722 prostrate, STA: stalked, HET: heterotrichous)

Species	Functional attributes			
	Biomass ($\mu\text{m}^3 \text{cm}^{-2}$) $\times 10^5$	Life forms	Intensity of adherence	Adhesion forms
Cyanophyceae				
<i>Anabaena</i> sp.	0.72	FIL	LOO	ENT
<i>Aphanocapsa</i> sp.	101.30	COL	LOO	ENT
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	23.33	COL	LOO	ENT
<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> (Woloszynska) Seenaya & Subba Raju	21.91	FIL	LOO	ENT
<i>Geitlerinema amphibium</i> (C. Agardh) Anagnostidis	88.27	FIL	LOO	ENT
<i>Geitlerinema splendidum</i> (Greville ex Gomont) Anagnostidis	60.97	FIL	LOO	ENT
<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmermann	19.21	COL	LOO	ENT
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	0.45	COL	LOO	ENT
<i>Oscillatoria limosa</i> C.Agardh ex Gomont	22.37	FIL	LOO	ENT
<i>Phormidium hamelii</i> (Frémy) Anagnostidis & Komárek	141.86	FIL	LOO	ENT
<i>Planktonthrix agardhii</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	0.03	FIL	LOO	ENT
<i>Pseudanabaena</i> sp.	63.05	FIL	LOO	ENT
<i>Spirulina</i> sp.	0.10	FIL	LOO	ENT
Chlorophyceae				
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerheim	8.50	COL	LOO	ENT
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs	26.94	COL	LOO	ENT
<i>Ankistrodesmus fusiformes</i> Corda sensu Korshikov	115.39	COL	LOO	ENT
<i>Ankistrodesmus gracilis</i> (Reinsch) Korshikov	38.33	COL	LOO	ENT
<i>Botryococcus braunii</i> Kützing	0.76	COL	LOO	ENT

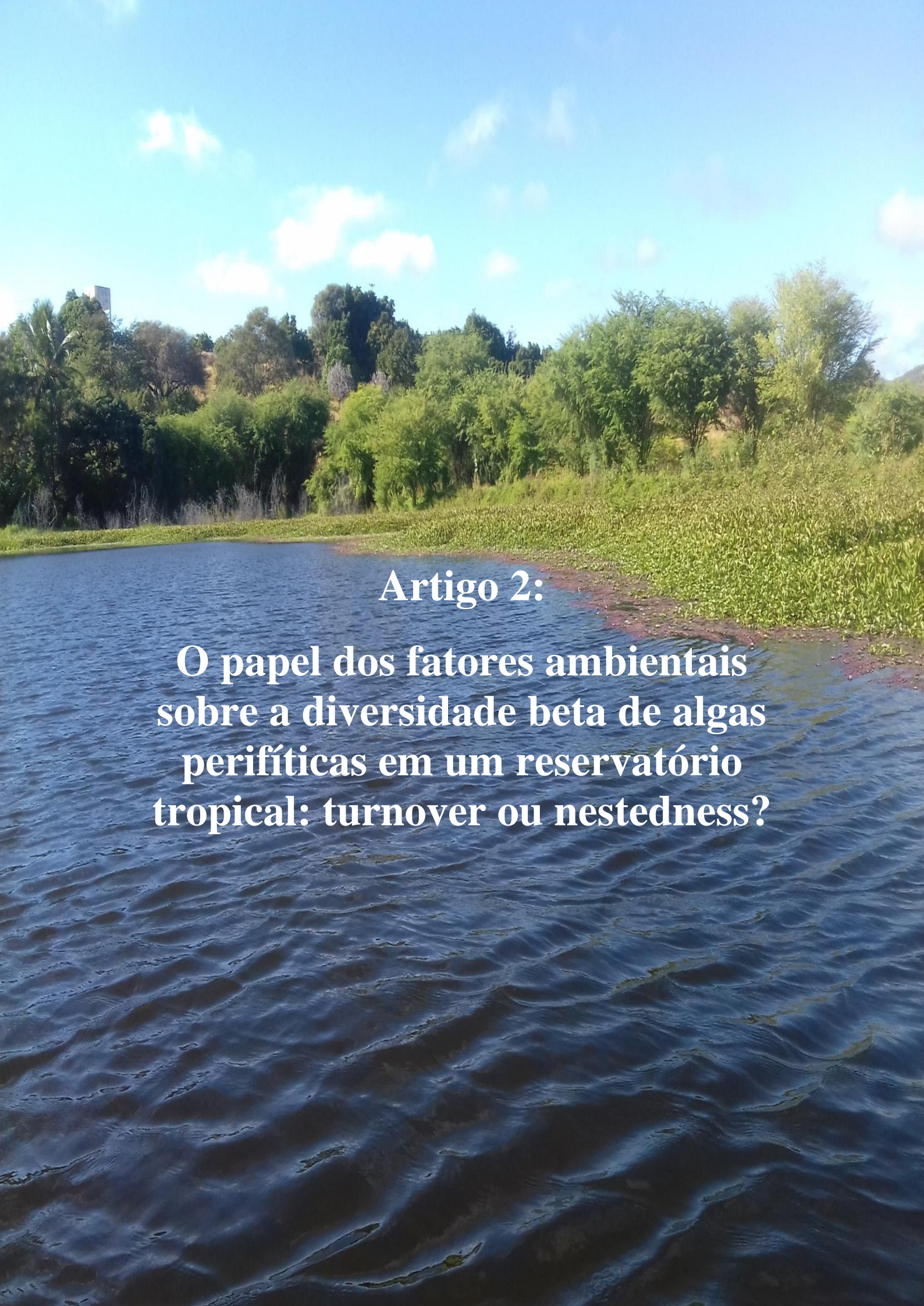
Species	Functional attributes			
	Biomass ($\mu\text{m}^3 \text{cm}^{-2}$) $\times 10^5$	Life forms	Intensity of adhesion	Adhesion forms
<i>Characium angustum</i> A.Braun	55.39	UNI	FIRM	STA
<i>Chlorotetraedron incus</i> (Teiling) Komárek & Kovácik	1.10	UNI	FIRM	PRO
<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli	2.82	COL	LOO	ENT
<i>Crucigenia fenestrata</i> (Schmidle) Schmidle	6.82	COL	FIRM	PRO
<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirchner) Kuntze	69.17	COL	FIRM	PRO
<i>Desmodesmus communis</i> (E.Hegewald) E.Hegewald	29.36	COL	FIRM	PRO
<i>Kirchneriella obesa</i> (West) West & G.S.West	123.46	COL	LOO	PRO
<i>Micractinium pusillum</i> Fresenius	0.01	COL	LOO	PRO
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korshikov) Hindák	51.28	UNI	LOO	PRO
<i>Oedogonium</i> sp.	0.25	FIL	FIRM	HET
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	0.01	COL	LOO	PRO
<i>Pediastrum tetras</i> (Ehrenberg) Ralfs	0.11	COL	LOO	PRO
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat	140.81	COL	LOO	PRO
<i>Scenedesmus acutus</i> Meyen	0.02	COL	LOO	PRO
<i>Scenedesmus bernardii</i> G.M.Smith	14.00	COL	LOO	PRO
<i>Scenedesmus bicaudatus</i> Dedusenko	1.60	COL	LOO	PRO
<i>Scenedesmus ecornis</i> (Ehrenberg) Chodat	31.92	COL	LOO	PRO
<i>Selenastrum gracile</i> Reinsch	64.51	UNI	LOO	ENT
<i>Spirogyra</i> sp.	0.50	FIL	LOO	ENT
<i>Tetraedron trigonum</i> (Nägeli) Hansgirg	0.32	UNI	LOO	ENT
Trebouxiophyceae				
<i>Coccomyxa lacustris</i> (Chodat) Chodat	33.47	COL	FIRM	PRO
<i>Dyctyosphaerium pulchellum</i> H.C.Wood	72.00	COL	LOO	ENT
<i>Oocystis borgei</i> J. W. Snow	0.04	UNI	LOO	ENT

Species	Functional attributes			
	Biomass ($\mu\text{m}^3 \text{cm}^{-2}$) $\times 10^5$	Life forms	Intensity of adhesion	Adhesion forms
Zygnematophyceae				
<i>Closterium arcuatum</i> Brébisson ex Ralfs	3.17	UNI	FIRM	PRO
<i>Closterium closterioides</i> (Ralfs) A.Louis & Peeters	0.09	UNI	FIRM	PRO
<i>Closterium incurvum</i> Brébisson	11.95	UNI	FIRM	PRO
<i>Closterium moniliferum</i> Ehrenberg ex Ralfs	69.47	UNI	FIRM	PRO
<i>Cosmarium circulare</i> Reinsch, nom. illeg.	9.46	UNI	LOO	ENT
<i>Cosmarium moniliforme</i> Ralfs	12.50	UNI	LOO	ENT
<i>Cosmarium punctulatum</i> var. <i>subpunctulatum</i> (Nordstedt) Børgesen	12.28	UNI	LOO	ENT
<i>Cosmarium subcrenatum</i> Hantzsch	66.95	UNI	LOO	ENT
<i>Cosmarium</i> sp.	6.48	UNI	LOO	ENT
<i>Micrasterias laticeps</i> Nordstedt	3.51	UNI	FIRM	PRO
<i>Micrasterias</i> sp.	6.96	UNI	FIRM	PRO
<i>Staurastrum leptocladum</i> var. <i>insigne</i> West & G.S.West	328.08	UNI	LOO	ENT
Xanthophyceae				
<i>Centritractus belenophorus</i> (Schmidle) Lemmermann	0.04	UNI	LOO	ENT
<i>Tribonema viride</i> Pascher	47.50	FIL	LOO	ENT
Bacillariophyceae				
<i>Achnanthydium minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki	8.93	UNI	FIRM	PRO
<i>Amphora</i> sp.	52.85	UNI	FIRM	STA
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	3.12	FIL	LOO	ENT
<i>Aulacoseira granulata</i> var. <i>angustissima</i> (Otto Müller) Simonsen	4570.66	FIL	LOO	ENT
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	0.07	UNI	FIRM	STA
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	7.02	UNI	LOO	ENT
<i>Cymbella</i> sp.	0.01	UNI	LOO	PRO

Species	Functional attributes			
	Biomass ($\mu\text{m}^3 \text{cm}^{-2}$) $\times 10^5$	Life forms	Intensity of adhesion	Adhesion forms
<i>Diatoma</i> sp.	158.40	COL	LOO	ENT
<i>Encyonema</i> sp.	32.85	UNI	FIRM	STA
<i>Epithemia adnata</i> (Kützing) Brébisson	0.01	UNI	LOO	PRO
<i>Eunotia pectinalis</i> (Kützing) Rabenhorst	0.21	UNI	FIRM	PRO
<i>Eunotia soleirolii</i> (Kützing) Rabenhorst	2.02	UNI	FIRM	PRO
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	0.04	UNI	FIRM	PRO
<i>Gomphonema augur</i> Ehrenberg	0.16	UNI	FIRM	STA
<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg	6382.19	UNI	FIRM	STA
<i>Gomphonema lagenula</i> Kützing	1.67	UNI	FIRM	STA
<i>Gomphonema parvulum</i> (Kützing) Kützing	0.05	UNI	FIRM	STA
<i>Gyrosigma balticum</i> (Ehrenberg) Rabenhorst	0.64	UNI	FIRM	STA
<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W.Smith	0.08	UNI	LOO	MOB
<i>Pinnularia major</i> (Kützing) Rabenhorst	0.02	UNI	LOO	ENT
<i>Surirella robusta</i> Ehrenberg	62.50	UNI	LOO	ENT
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehrenberg	1275.31	UNI	FIRM	PRO
Euglenophyceae				
<i>Phacus curvicauda</i> Svirenko	7.74	FLA	LOO	MOB
<i>Phacus longicauda</i> (Ehrenberg) Dujardin	0.01	FLA	LOO	MOB
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) F.Stein	0.05	FLA	LOO	MOB
Dinophyceae				
<i>Ceratium furcoides</i> (Levander) Langhans	3.98	FLA	LOO	MOB
<i>Peridinium gatunense</i> Nygaard	0.78	FLA	LOO	MOB

Table S2 Average biomass (ind g⁻¹) of benthic macroinvertebrates in the different species of aquatic macrophytes in Jazigo Reservoir, Pernambuco, Brazil

Taxa	Aquatic macrophytes			
	<i>C. articulatus</i> (LC)	<i>N. pulchella</i> (MC)	<i>E. crassipes</i> (HC1)	<i>L. helminthorrhiza</i> (HC2)
Diptera				
Chironomidae	5.15	39.30	81.72	13.63
<i>Culex</i> sp.	-	-	0.28	0.38
Ephemeroptera				
<i>Adebrotus</i> sp.	-	0.80	0.61	1.13
<i>Leptophelebia</i> sp.	-	1.00	1.11	1.00
Heteroptera				
<i>Mesovelgia</i> sp.	-	1.40	0.56	0.63
Coleoptera				
<i>Berosus</i> sp.	0.54	1.30	1.11	0.88
Dytiscidae	-	-	0.72	0.88
Curculionidae	-	-	0.17	1.63
Trichoptera				
<i>Hydroptila</i> sp.	-	-	1.22	1.38
Gastropoda				
<i>Melanoides tuberculatus</i>	1.23	0.20	5.56	1.50
<i>Gundlachia radiata</i>	-	1.70	0.11	16.88
<i>Biomphalaria straminea</i>	-	0.60	0.06	18.00
Odonata				
Libellulidae	-	0.10	0.83	1.75
Aeshnidae	-	-	0.39	0.13
Hemiptera				
<i>Sigara striata</i>	-	-	0.44	1.38
<i>Aphis</i> sp.	-	0.20	0.17	1.38
Conchostraca	0.38	-	8.89	10.13
Ostracoda				
	0.46	1.00	6.39	3.00
Copepoda				
Cyclopoida	-	1.30	2.33	0.88
Calanoida	28.15	125.10	1.06	2.00
Arachnida				
<i>Arrenurus</i> sp.	-	1.20	3.56	0.38
Hydrozoa				
<i>Hydra</i> sp.	1.23	0.70	1.22	0.50
Oligochaeta	-	-	0.89	0.75
Collembola	-	-	03.33	0.25



Artigo 2:
**O papel dos fatores ambientais
sobre a diversidade beta de algas
perifíticas em um reservatório
tropical: turnover ou nestedness?**

4 ARTIGO 2

O papel dos fatores ambientais sobre a diversidade beta de algas perifíticas em um reservatório tropical

Silvano Lima do Nascimento Filho¹ & Ariadne do Nascimento Moura^{1*}

¹Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua D. Manoel de Medeiros, S/N Dois Irmãos, CEP 52171-030 Recife, PE, Brasil.

E-mail: silvano.biouast@gmail.com

E-mail: ariadne_moura@hotmail.com*

* Autora para correspondência

SLNF – ORCID 0000-0002-8426-5246

ANM – ORCID 0000-0001-5093-2840

Running title: Os efeitos dos filtros ambientais sobre as algas

Seção: Ecosystems



Manuscrito será submetido na **Anais da Academia Brasileira de Ciências**

Qualis A2; Impact Factor 1.65

1 **Resumo**

2 Compreender os efeitos dos filtros ambientais na diversidade beta de algas perifíticas é fundamental
3 para o funcionamento dos reservatórios tropicais. Hipotetizamos que a presença e complexidade
4 morfológica das macrófitas impulsionam o aumento da diversidade beta de algas perifíticas, e que os
5 filtros ambientais têm efeitos diretos sobre os diferentes grupos de algas perifíticas. Para testar essas
6 hipóteses, nós conduzimos um estudo de campo com coletas trimestrais no reservatório Jazigo,
7 Nordeste do Brasil. A diversidade alfa e beta de algas perifíticas foram maiores nas macrófitas com
8 maior complexidade morfológica. O aninhamento foi maior na macrófita de menor complexidade
9 morfológica (*Cyperus articulatus*) e a substituição foi maior nas macrófitas mais complexas
10 (*Eichhornia crassipes* e *Ludwigia helminthorrhiza*). A diversidade beta foi impulsionada pelas
11 variáveis físicas (51,34%) e químicas (31,14%), seguidos pelos macroinvertebrados (4,21%). Os filtros
12 ambientais explicaram 65% da distribuição das algas perifíticas. O nitrogênio inorgânico dissolvido, a
13 complexidade das macrófitas, temperatura, macroinvertebrados, luz e oxigênio dissolvido explicaram
14 a diversidade beta de algas perifíticas. Concluimos que os filtros ambientais e a complexidade do
15 habitat promovido pelas macrófitas são determinantes sobre a diversidade beta de algas perifíticas, e,
16 que a simplificação do habitat é uma das principais ameaças na redução da biodiversidade e
17 homogeneização das comunidades aquáticas. Similar ao que ocorre em ecossistemas terrestres ao redor
18 do mundo.

19

20 **Palavras-chaves:** aninhamento, biodiversidade, dissimilaridade ambiental, perifíton, rotatividade

21

22

23

24

25

26 **Introdução**

27 Os ecossistemas de água doce estão expostos a uma variedade de estressores físicos, químicos,
28 biológicos, antropogênicos e climáticos que causam mudanças na estrutura e funcionamento dos
29 ecossistemas (Jenny et al. 2020, Amorim et al. 2020). Essas mudanças são responsáveis pelo aumento
30 das taxas de extinção de espécies nativas, simplificação do hábitat e homogeneização das comunidades
31 aquáticas (Pereira et al. 2010, Cardinale et al. 2012). Muitos desses fatores são responsáveis por
32 influenciar a biodiversidade dos ecossistemas aquáticos, incluindo os filtros ambientais e suas relações
33 bióticas (Astorga et al. 2014, Petsch et al. 2017). A redução da biodiversidade causada pela
34 simplificação do habitat é uma preocupação crescente no mundo inteiro por gerar graves mudanças
35 ecológicas em ecossistemas de água doce (Anderson et al. 2011, Viana et al. 2016), portanto, a
36 compreensão dos processos que influenciam a diversidade beta é essencial para o funcionamento
37 desses ecossistemas aquáticos (Rocha et al. 2018).

38 Os filtros físicos, químicos e biológicos agem no processo de montagem da comunidade de
39 algas perifíticas nos ecossistemas aquáticos, pois desempenham um importante papel para o
40 estabelecimento das espécies em escala local (Soininen 2014, Heino et al. 2015a, Do Nascimento-
41 Filho & Moura 2021). Estudos sobre a diversidade beta de algas perifíticas observaram que os
42 principais fatores que influenciam as algas perifíticas são eutrofização artificial (Dunck et al. 2019),
43 fatores físicos, como a rugosidade e complexidade do substrato (Petsch et al. 2017) e fatores
44 hidrológicos (Dunck et al. 2016).

45 Neste contexto, as mudanças na composição das espécies estão relacionadas com a variação
46 das diferentes condições ambientais entre os habitats (Stegen et al. 2013), que agem como filtros e
47 podem restringir o estabelecimento de espécies com diferentes características e podem permitir a
48 persistência apenas de espécies tolerantes ao habitat (Astorga et al. 2014). O crescimento das algas
49 perifíticas depende de vários fatores ambientais, mas a disponibilidade de nutrientes vem se mostrando
50 um dos principais fatores que mais influenciam a sua biomassa (Ferragut & Bicudo 2010). As algas

51 perifíticas respondem a variação das concentrações de nutrientes, tendo nitrogênio e fósforo como
52 principais nutrientes limitantes, que podem interferir na composição e estrutura da comunidade
53 perifítica (Lambrecht et al. 2019). O sombreamento exercido pelo fitoplâncton e/ou macrófitas
54 interfere nas respostas do perifíton às variações da disponibilidade de nutrientes (Zhang et al. 2015,
55 Pellegrini & Ferragut 2018).

56 Nos ecossistemas aquáticos continentais, as macrófitas são consideradas importantes por seus
57 efeitos positivos sobre a riqueza de espécies e na abundância dos organismos, como invertebrados e
58 algas perifíticas e formas jovens de peixes (Pettit et al. 2016, Gallardo et al. 2017). Diferentes
59 morfologias nas macrófitas flutuantes e submersas resultam em complexidades morfológicas diversas
60 que oferecem uma ampla disponibilidade de nichos e substratos colonizáveis para o perifíton,
61 influenciando sua diversidade, biomassa e riqueza (Mormul et al. 2010, Tokeshi & Arakaki 2012),
62 pois apresentam sistemas complexos de raízes e rizomas que fornecem microhabitats para os
63 organismos (Toth et al. 2012).

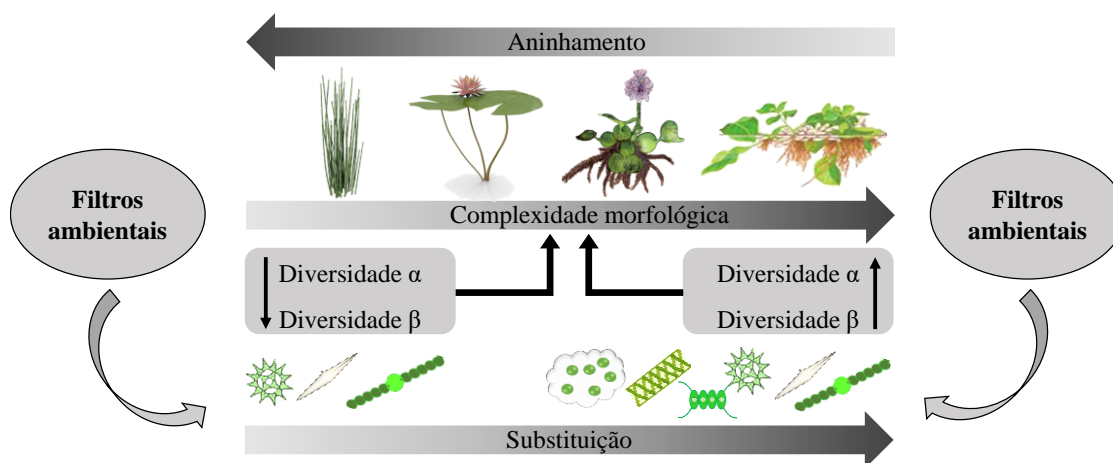
64 Os componentes de dissimilaridade da diversidade beta fornecem informações importantes da
65 dinâmica da metacomunidade e nos processos que mantêm a diversidade de espécies frente às
66 influências dos fatores ambientais (Soininen et al. 2018). As espécies podem ser substituídas por outras
67 (e.g., turnover) e/ou por subconjuntos de espécies (e.g., nestedness) (Baselga & Leprieur 2015). Em
68 ecossistemas com alta heterogeneidade do habitat, ocorre uma maior riqueza e substituição de espécies
69 devido à alta disponibilidade de recursos e microhabitats (Chase 2010), diferentemente, em habitats
70 mais simplificados pode ocorrer um maior aninhamento de espécies uma vez que o meio ambiente
71 exclui espécies raras não tolerantes às condições limitantes de recursos (Weiher et al. 2011, Heino et
72 al. 2015b, Petsch et al. 2017).

73 Em ecossistemas de água doce, a diversidade beta pode ser modificada como resultado da perda
74 da complexidade do habitat (Hewitt et al. 2010). A complexidade proporcionada pela rugosidade da
75 superfície dos substratos desempenha importante papel na estruturação de algas perifíticas que

76 influencia diretamente a diversidade de espécies (Schneck et al. 2011). A dominância monoespecífica
77 de macrófitas reduz a heterogeneidade do habitat e pode modificar a disponibilidade de recursos para
78 os organismos (Theel et al. 2008).

79 Outro fator regulador da composição e biomassa das algas perifíticas é o pastejo dos
80 macroinvertebrados que age como filtro biológico nos ecossistemas aquáticos. Por exemplo, Do
81 Nascimento-Filho & Moura (2021) observaram, através de experimento em mesocosmos, que as
82 diatomáceas, algas verdes e cianobactérias são consumidas e suas biomassas controladas na presença
83 dos macroinvertebrados. Os macroinvertebrados representados pelos moluscos, camarões e insetos
84 herbívoros são altamente eficientes na remoção das algas perifíticas e que podem potencialmente
85 favorecer indiretamente o crescimento das macrófitas aquáticas devido a redução de competição por
86 luz e nutrientes (Chen et al. 2020, Yang et al. 2020).

87 Nós investigamos diversidade beta de algas perifíticas que ocorrem em diferentes espécies de
88 macrófitas aquáticas, bem como determinamos quais filtros ambientais direcionaram a diversidade
89 beta. Foram testadas as hipóteses: (i) a presença de diferentes espécies de macrófitas e complexidades
90 morfológicas proporcionam o aumento da diversidade beta de algas perifíticas; (ii) em macrófitas com
91 maior complexidade morfológica, a diversidade beta de algas perifíticas é impulsionada pela
92 rotatividade, enquanto o aninhamento predomina nas macrófitas com menor complexidade, e, (iii) os
93 filtros físicos e químicos são os principais fatores que influenciam positivamente os grupos de algas
94 perifíticas; (iv) os macroinvertebrados são responsáveis pelo aumento da substituição das espécies de
95 algas perifíticas. Assim, acreditamos que a complexidade do substrato e os filtros ambientais (físicos,
96 químicos e biológicos) atuam como direcionadores da diversidade beta de algas perifíticas (Fig. 1).



97

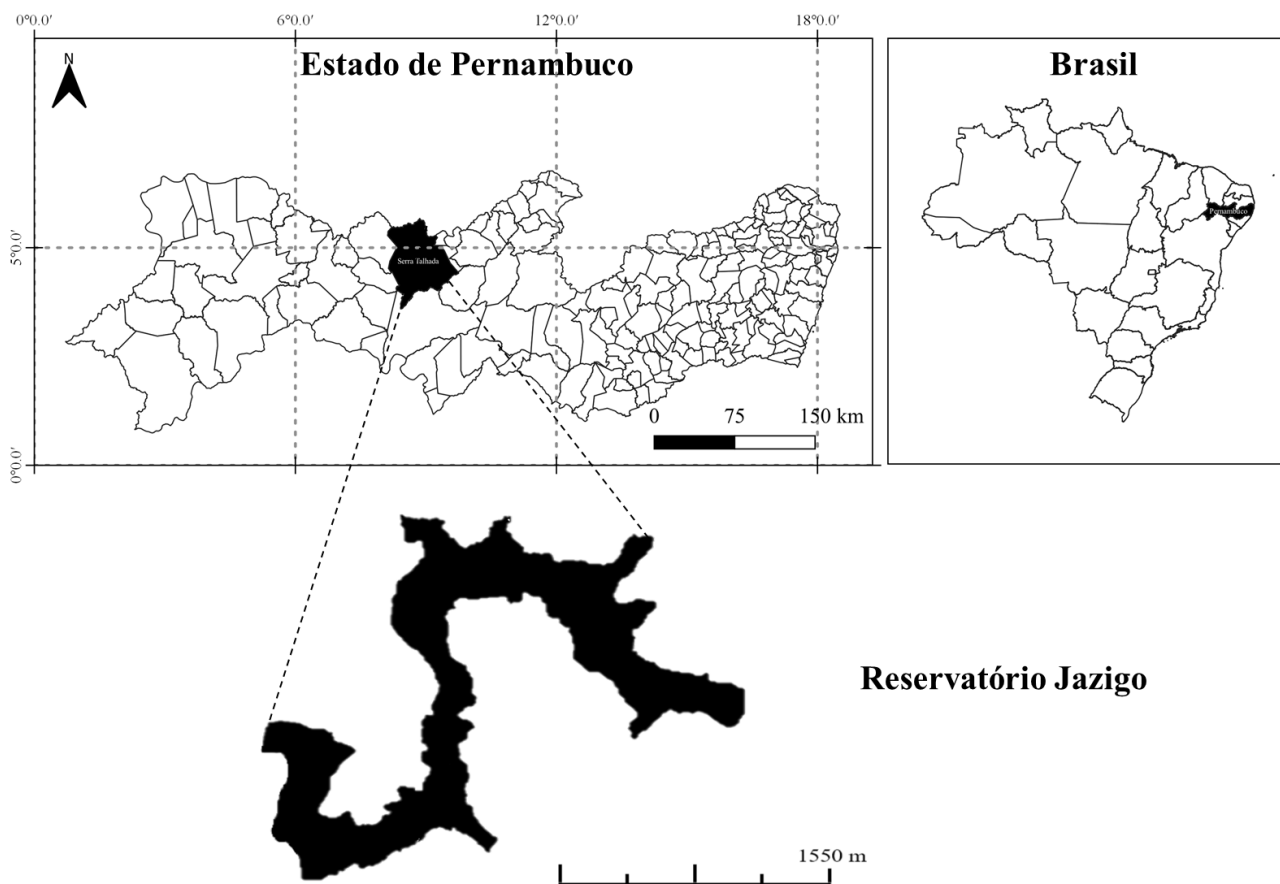
98 **Fig. 1** Modelo conceitual que ilustra as hipóteses do estudo. As setas cinzas indicam o fluxo dos
 99 componentes da diversidade beta das algas perifíticas em relação a complexidade das macrófitas e
 100 filtros ambientais

101

102 Material e Métodos

103 Área de estudo

104 O estudo foi desenvolvido no reservatório Jazigo (07°59'58"S e 38°14'31"W) pertencente à
 105 bacia hidrográfica do rio Pajeú, localizado no município de Serra Talhada, região semiárida do
 106 Nordeste, Brasil (Fig. 2). O reservatório apresenta densos bancos de macrófitas emergentes, flutuantes
 107 com folhas fixas e flutuantes livres, localizados na região litorânea. O local de estudo está inserido na
 108 região semiárida que é caracterizada por irregularidade de chuvas e baixo nível de água nos corpos
 109 hídricos. A precipitação média anual é inferior a 800 mm (Alvares et al. 2013) e durante o período de
 110 estudo, entre agosto de 2017 e julho de 2018, a precipitação média foi de aproximadamente 38,93 mm
 111 na região de estudo.



112

113 **Fig. 2** Localização do reservatório Jazigo no município de Serra Talhada, Pernambuco, Nordeste do
114 Brasil

115

116 Amostragem e análises

117 Amostras de algas perifíticas e para análises físico-químicas foram coletadas trimestralmente
118 entre agosto de 2017 e junho de 2018. As amostras foram coletadas em cinco bancos para cada espécie
119 de macrófita na região litorânea do reservatório. A profundidade foi verificada com um ecobatímetro
120 e a transparência da água com um disco de Secchi. A intensidade luminosa foi verificada com o auxílio
121 de um fotômetro. A temperatura, o oxigênio dissolvido, a condutividade elétrica e o pH da água foram
122 analisados *in situ* com uma sonda multiparamétrica HANNA. As concentrações de nitrogênio
123 inorgânico dissolvido (NID), fósforo total dissolvido (TDP) e fósforo total (TP) foram determinadas

124 com literatura específica (Strickland & Parsons 1972, Golterman et al. 1971, Valderrama 1981),
125 usando o método espectrofotométrico.

126 As algas perifíticas foram coletadas do pecíolo de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, folhas
127 de *Ludwigia helminthorrhiza* (Mart.) H. Hara e *Nymphaea pulchella* DC e caule de *Cyperus articulatus*
128 L. (n = 55). Amostras qualitativas para identificação das algas foram coletadas através de raspagem
129 (área = 25 cm²) dos pecíolos, folhas e caule das macrófitas com uso de escova de cerdas macias e jatos
130 de água destilada e fixadas com solução formol a 4%. As espécies foram identificadas em microscópio
131 óptico através de observações das características morfológicas e com auxílio de bibliografia específica.
132 O critério da estabilização da curva de rarefação de espécies foi levado em consideração para cada
133 amostra.

134 A complexidade morfológica das macrófitas foi estimada pela dimensão fractal (D) de acordo
135 com Sugihara & May (1990) utilizando o programa ImageJ (Abràmoff et al. 2004). As macrófitas
136 *Eichhornia crassipes* e *Ludwigia helminthorrhiza* foram classificadas como de alta complexidade,
137 *Nymphaea pulchella*, de média complexidade, e, *Cyperus articulatus*, de baixa complexidade
138 morfológica.

139 Para identificação e quantificação dos macroinvertebrados, as folhas, pecíolos e raízes das
140 macrófitas foram lavadas e raspadas com auxílio de escova de cerdas macias e jatos de água destilada.
141 As amostras foram fixadas em álcool 70% e analisadas em placas de Petri sob estereomicroscópio
142 óptico. A densidade (ind g⁻¹) de macroinvertebrados foi estimada de acordo com a quantidade de
143 indivíduos por peso de macrófitas. A biomassa das macrófitas foi estimada após a secagem em estufa
144 a 60 °C durante 24 horas ou até manter peso constante.

145

146 Análises de dados

147 Foram calculadas a diversidade alfa e beta de algas perifíticas nas diferentes espécies de
148 macrófitas. A diversidade alfa foi obtida com base na riqueza taxonômica (Magurran 2004). Para a

149 análise de diversidade beta, nós utilizamos uma matriz de presença e ausência de espécies de algas nas
150 55 amostras. Foi estimada a dissimilaridade das algas perifíticas entre as espécies de macrófitas
151 utilizando três diferentes métricas (e.g., Jaccard, componente de rotatividade e aninhamento). O índice
152 de Jaccard foi utilizado para calcular a dissimilaridade entre as espécies de macrófitas (Legendre &
153 Legendre 1998). Os padrões da diversidade beta de algas perifíticas foram avaliados através do
154 particionamento dos componentes de aninhamento e rotatividade, conforme proposto por Baselga
155 (2010). Os componentes da diversidade beta, rotatividade e aninhamento, forneceram a variação total
156 da comunidade de algas perifíticas nas diferentes espécies de macrófitas aquáticas.

157 Para determinar quais os filtros ambientais que conduzem a diversidade beta das algas
158 perifíticas foi realizada uma análise de redundância parcial (pRDA) para verificar a importância
159 relativa e conjunta dos fatores físicos (profundidade, transparência e temperatura da água, intensidade
160 luminosa e complexidade morfológica das macrófitas), fatores químicos (pH, condutividade, oxigênio
161 dissolvido, salinidade, nitrito, nitrato, amônia, nitrogênio inorgânico dissolvido e fósforo total), fator
162 biológico (densidade de macroinvertebrados), e a variável resposta (diversidade beta das algas
163 perifíticas). Para realizar a pRDA, os dados da matriz de presença e ausência foram submetidos à
164 transformação de “Hellinger” (Peres-Neto et al. 2006), pois este método é mais apropriado para
165 matrizes que contêm muitos zeros (Legendre & Gallagher 2001).

166 A correlação de Spearman foi utilizada para verificar a relação entre as variáveis ambientais e
167 os grupos de algas perifíticas e a pRDA para definir a explicação de cada conjunto na variação da
168 diversidade beta das algas perifíticas, considerando que o comprimento do primeiro eixo da Análise
169 de Correspondência Destendenciada (DCA) foi menor que 3. A RDA foi realizada para explorar as
170 relações entre a diversidade beta das algas perifíticas e fatores ambientais, selecionados com a função
171 stepwise, com inflação abaixo de 20 para evitar a colinearidade, verificada com a função vif.cca. A
172 significância dos modelos, bem como as variáveis e eixos, foram testados com a função anova.cca.

173 A ANOVA one-way foi utilizada para verificar diferenças significativas da diversidade alfa,
174 beta e seus componentes das algas perifíticas entre as espécies de macrófitas e o teste de Tukey quando
175 ocorreu diferença entre as macrófitas. A análise de ordenação de escala multidimensional não métrica
176 (NMDS) foi utilizada para analisar a variação da presença e ausência das algas perifíticas nas quatro
177 espécies de macrófitas. Todas as análises foram realizadas no programa R com o uso do pacote vegan
178 (Oksanen et al. 2013).

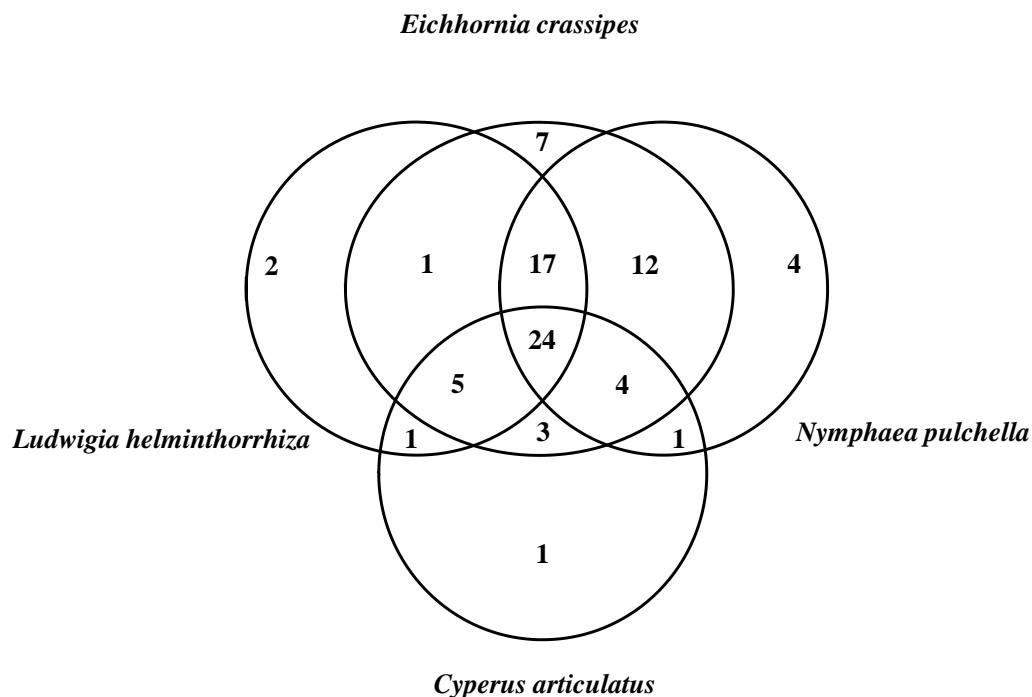
179

180 **Resultados**

181 Em março de 2018, a precipitação foi de 118 mm, enquanto a intensidade luminosa foi de
182 $426,35 \pm 312 \mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A temperatura da água esteve mais elevada ($30,36 \pm 0,19 \text{ }^\circ\text{C}$) em março
183 de 2018, e o pH variou de neutro ($7,98 \pm 0,12$) a alcalino ($8,10 \pm 0,51$). O nitrogênio inorgânico
184 dissolvido e fósforo variaram de $23,16 \pm 1,41$ a $172,82 \pm 9,15$ e $33,25 \pm 8,55$ a $51,39 \pm 4,27 \mu\text{g L}^{-1}$,
185 respectivamente (Tabela SI).

186 A densidade dos macroinvertebrados foi maior na macrófita *Nymphaea pulchella* ($69,69 \pm 29,88$
187 ind g^{-1}), seguido por *Ludwigia helminthorrhiza* ($39,01 \pm 22,04 \text{ ind g}^{-1}$), *Eichhornia crassipes*
188 ($38,58 \pm 25,18 \text{ ind g}^{-1}$) e *Cyperus articulatus* ($12,08 \pm 9,30 \text{ ind g}^{-1}$; consulte Tabela SII). Foram
189 registrados 82 táxons de algas perifíticas, dos quais, 73 aderidas em *Eichhornia crassipes*, 53 em
190 *Ludwigia helminthorrhiza*, 50 em *Nymphaea pulchella* e 39 em *Cyperus articulatus*. As quatro
191 macrófitas compartilharam um total de 24 táxons, *E. crassipes*, *N. pulchella* e *C. articulatus*
192 compartilharam 17 táxons, e *E. crassipes* e *N. pulchella* 12 táxons (Fig. 3). A maior similaridade foi
193 observada entre *E. crassipes* e *L. helminthorrhiza* ($J = 0,61$) e a menor similaridade entre *N. pulchella*
194 e *C. articulatus* ($J = 0,45$). A composição das espécies de algas perifíticas foi diferente entre as
195 macrófitas de alta complexidade morfológica quando comparada com as macrófitas de baixa
196 complexidade morfológica (Pseudo- $F = 2,01$; $p = 0,005$).

197



198

199 **Fig. 3** Digrama de Venn da riqueza de espécies entre as quatro macrófitas no reservatório Jazigo, PE,

200 Nordeste do Brasil. Intersecções representam o número de espécies compartilhadas pelas macrófitas

201

202 Confirmando a primeira hipótese, observamos o aumento da diversidade beta de algas

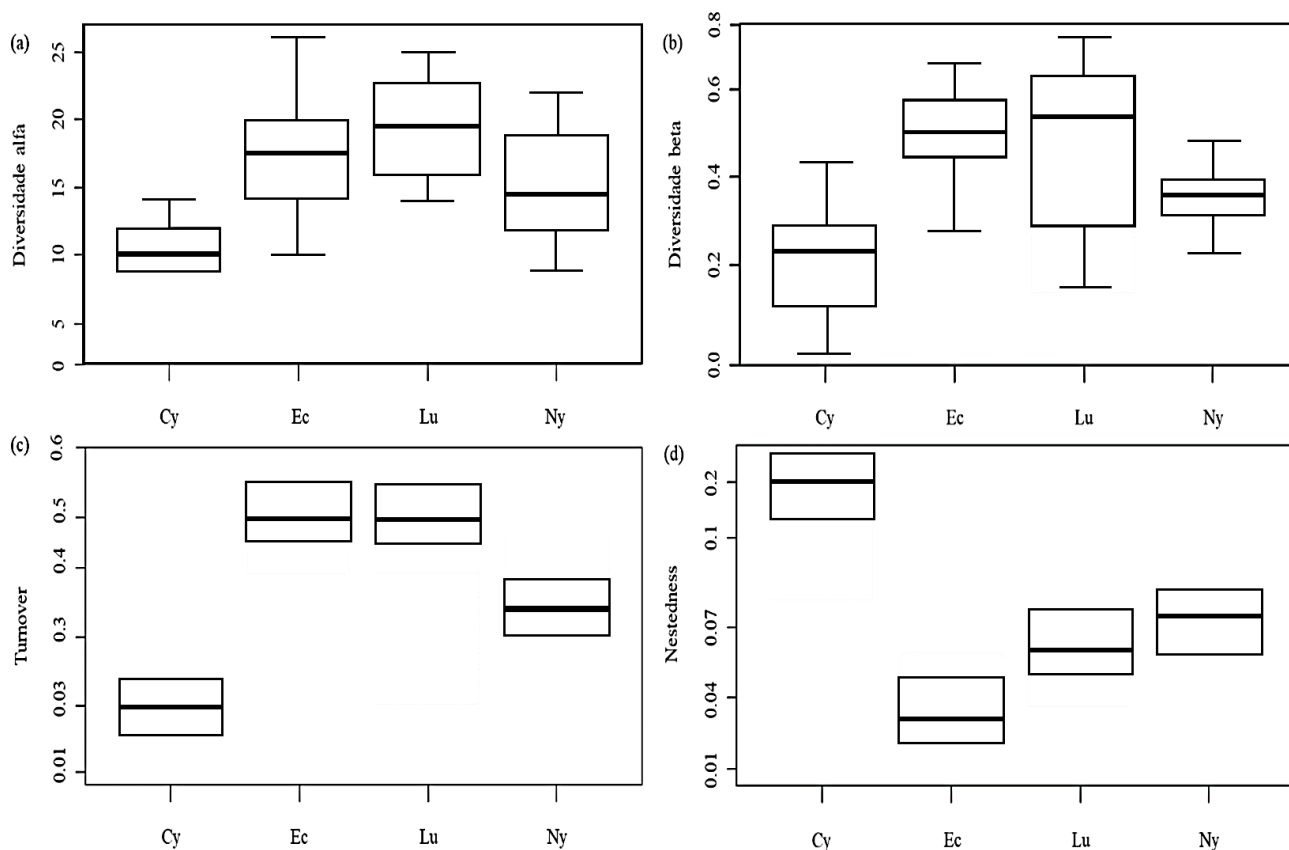
203 perifíticas com a presença das quatro espécies de macrófitas. As diversidades alfa e beta de algas

204 perifíticas foram menores em *C. articulatus* e maiores em *E. crassipes* (Fig. 4a). Diferenças205 significativas foram observadas entre as macrófitas (β_{total} : $F = 10,193$; $p < 0,02$). A segunda hipótese

206 também foi confirmada, pois, a diversidade beta foi mais elevada nas macrófitas com maior

207 complexidade morfológica, *L. helminthorrhiza* e *E. crassipes*, e menor em *Cyperus articulatus* (Fig.

208 4b).

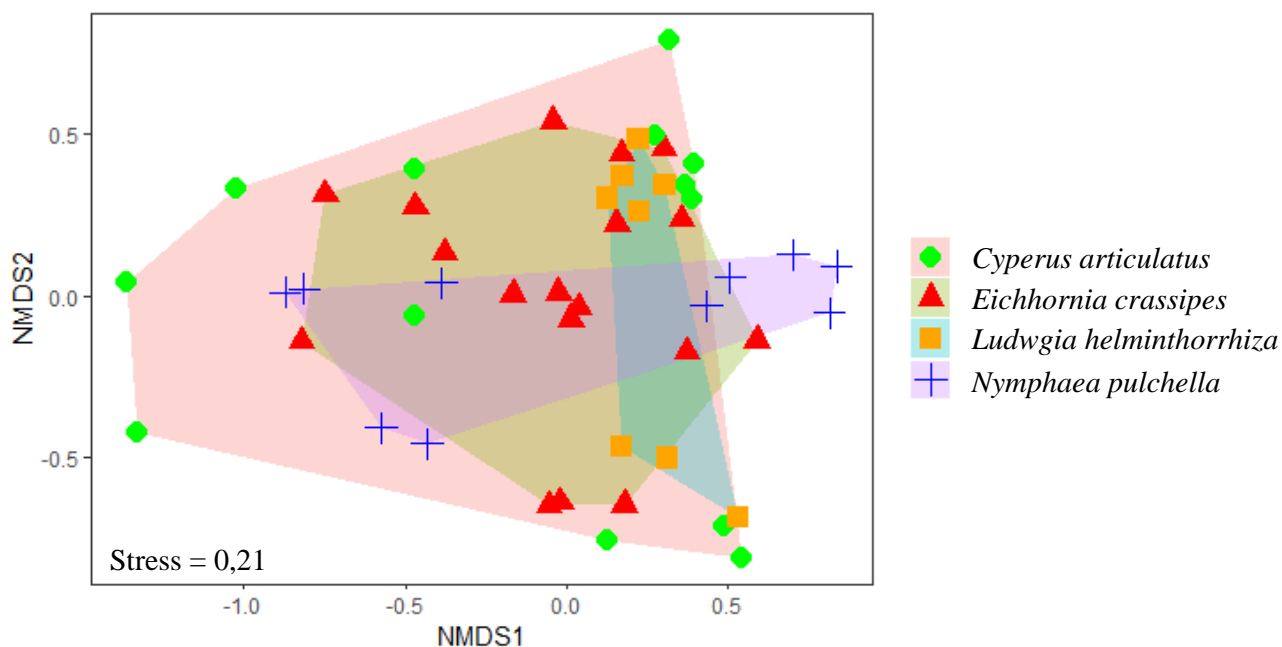


209

210 **Fig. 4** Diversidade alfa (a), diversidade beta (b), turnover (c) e nestedness (d) de algas perifíticas nas
 211 quatro macrófitas ao longo do estudo (2017 e 2018) no reservatório Jazigo, PE, Nordeste do Brasil. As
 212 abreviações representam as macrófitas: *Cyperus articulatus* (Cy), *Eichhornia crassipes* (Ec), *Ludwigia*
 213 *helminthorrhiza* (Lu) e *Nymphaea pulchella* (Ny)

214

215 O componente de rotatividade foi maior nas macrófitas *L. helminthorrhiza* e *E. crassipes* (Fig.
 216 4c), enquanto o componente de aninhamento na macrófita *C. articulatus*, com diferença significativa
 217 entre as macrófitas ($p < 0,05$; Fig. 4d). A ordenação do conjunto de dados de presença e ausência das
 218 espécies de algas perifíticas pela NMDS mostrou a distribuição das espécies entre as quatro espécies
 219 de macrófitas (Fig. 5). O agrupamento de dados mostrou maior similaridade entre *E. crassipes* e *L.*
 220 *helminthorrhiza* e dissimilaridade das outras macrófitas com *C. articulatus*.



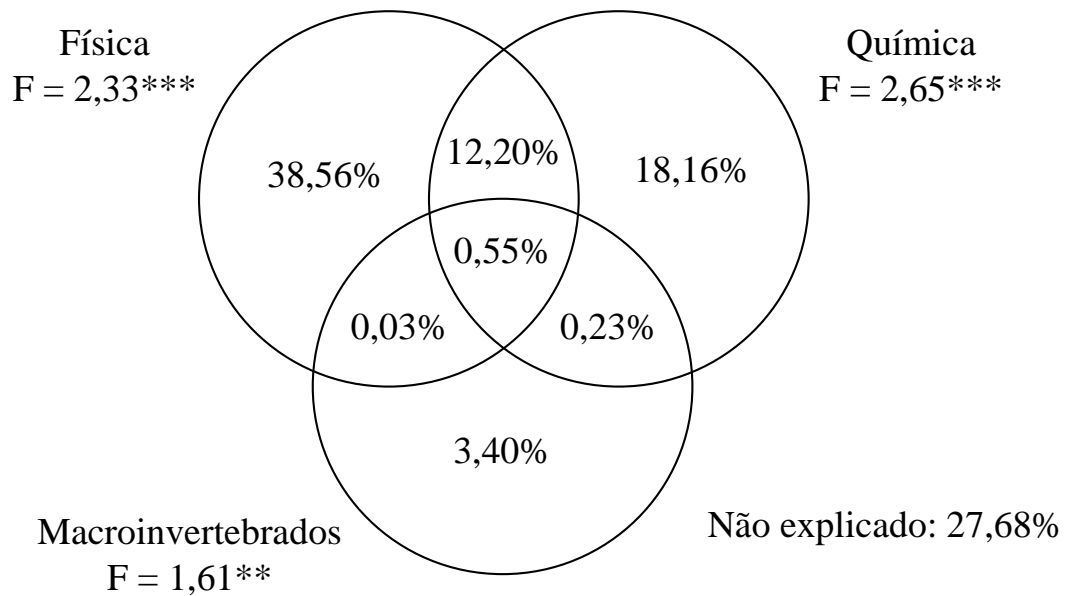
221

222 **Fig. 5** Plot da escala multidimensional não paramétrica (NMDS) da presença e ausência das algas
 223 perifíticas nas quatro espécies de macrófitas ao longo do estudo (2017 e 2018) no reservatório Jazigo,
 224 PE, Nordeste do Brasil

225

226 A análise de redundância parcial revelou que as variáveis físicas (51,34%) explicaram melhor
 227 a diversidade beta de algas perifíticas, seguido pelas químicas (31,14%) e pelos macroinvertebrados
 228 (4,21%). A explicação compartilhada dos três conjuntos de variáveis foi maior do que todas as outras
 229 interações (72,32%) e do que a explicação isolada das variáveis físicas, sugerindo ter havido relações
 230 sinérgicas entre as variáveis. Entre os conjuntos de dados, maiores interações foram observadas entre
 231 as variáveis físicas e químicas, seguidas por variáveis físicas e biológicas (macroinvertebrados) (Fig.
 232 6).

233



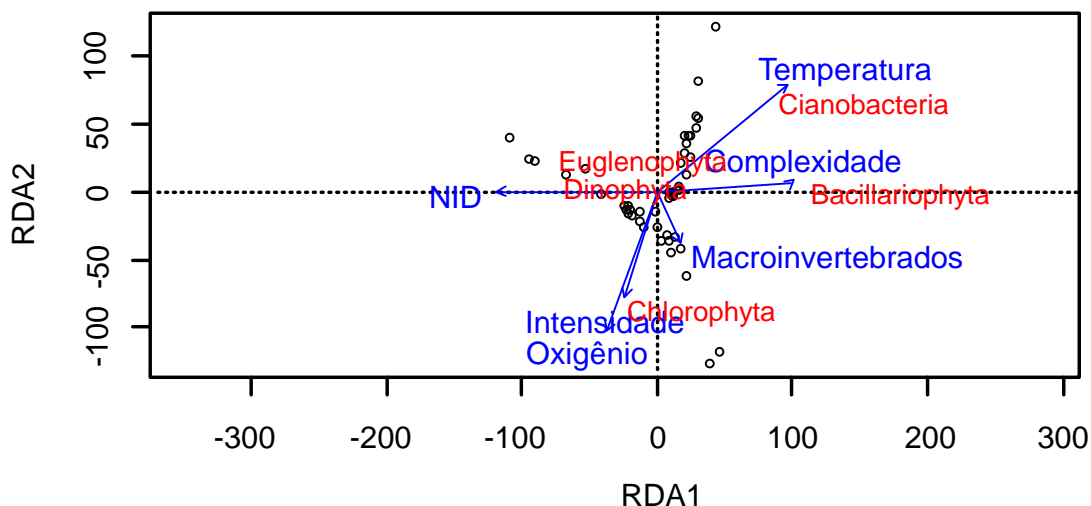
234

235 **Fig. 6** Análise de Redundância Parcial (pRDA) mostrando a variação parcial (%) da diversidade beta
 236 explicada pelo conjunto de variáveis físicas, químicas e macroinvertebrados, no reservatório Jazigo
 237 Nordeste do Brasil. As áreas de interseção representam a interação entre os conjuntos de dados. Os
 238 asteriscos representam efeitos significativos verificados com a função anova.cca (**: $p < 0,01$; ***: p
 239 $< 0,001$)

240

241 A análise de redundância (RDA) gerou um modelo significativo (Inércia = 2,374; $F = 6,28$; p
 242 $< 0,001$) capaz de explicar 65% da distribuição das algas perifíticas. Seis variáveis influenciaram
 243 significativamente as algas perifíticas. No eixo 1, o nitrogênio inorgânico dissolvido ($r = -0,82$)
 244 influenciou as diatomáceas negativamente, enquanto a complexidade morfológica das macrófitas ($r =$
 245 $0,81$) influenciou positivamente as diatomáceas. Para o eixo 2, a temperatura ($r = 0,75$) mostrou uma
 246 correlação positiva com as cianobactérias, enquanto a intensidade luminosa ($r = 0,54$) e oxigênio
 247 dissolvido ($r = 0,55$) uma correlação positiva com as clorofíceas (Fig. 7).

248



249

250 **Fig. 7** Análise de redundância (RDA) entre os grupos de algas perifíticas e variáveis ambientais e
 251 macroinvertebrados no reservatório Jazigo, Nordeste do Brasil. Os círculos representam as amostras,
 252 NID – nitrogênio inorgânico dissolvido, Intensidade – intensidade luminosa, Complexidade –
 253 complexidade morfológica das macrófitas

254

255 Discussão

256 Nossos resultados mostram que os filtros físicos, químicos e biológicos atuam positivamente
 257 sobre a diversidade alfa e beta e os grupos de algas perifíticas em um reservatório tropical. O diagrama
 258 de Venn e NMDS mostram a contribuição de cada macrófita para o aumento da riqueza de espécies,
 259 com a presença de táxons exclusivos de algas perifíticas nas espécies de macrófitas e com o aumento
 260 da diversidade beta de algas perifíticas. As algas perifíticas mostram forte correlação com os filtros
 261 físicos, como a intensidade luminosa, temperatura da água e complexidade morfológica das macrófitas,
 262 e filtros químicos, como o oxigênio dissolvido e nitrogênio inorgânico dissolvido.

263 A primeira hipótese foi confirmada, uma vez que os maiores valores de diversidade beta foram
 264 registrados nas macrófitas com maior complexidade morfológica, sugerindo que a presença e o
 265 aumento da complexidade do habitat, promovido pelas diferentes espécies de macrófitas, tem papel
 266 fundamental na diversidade beta. Em reservatórios, a variação na diversidade de algas perifíticas está
 267 fortemente relacionada com os tipos de vida e arquitetura das macrófitas (Dos Santos et al. 2013,

268 Fernandes et al. 2016). A presença de diversas espécies de macrófitas pode efetivamente fornecer uma
269 maior variedade de recursos e microhabitats quando comparada a uma flora de macrófitas
270 monoespecífica, ou, em ambientes com poucas espécies (Casartelli & Ferragut 2018), o que pode ser
271 explicado pela complementariedade de nichos (Finke & Snyder 2008). De Souza et al. (2015) apontam
272 que a estrutura das macrófitas (complexidade, riqueza e cobertura) é uma forte impulsionadora da
273 estrutura de algas perifíticas.

274 As algas perifíticas podem desenvolver preferências por diferentes tipos de substratos durante
275 o período de colonização (Villeneuve et al. 2010, Schneck et al. 2011). Assim, a ocorrência de espécies
276 de algas perifíticas exclusivas em, pelo menos, uma das macrófitas favoreceu o aumento da diversidade
277 alfa e diversidade beta, destacando a importância de diferentes espécies de macrófitas nos ecossistemas
278 aquáticos. Szabó et al. (2019) observaram que a riqueza de espécies variou dependendo da
279 especificidade entre as espécies e dos tipos de habitats. Isso porque os padrões de ocorrência das
280 espécies também são conhecidos por mudar os componentes de rotatividade e aninhamento das
281 espécies provocados pelas diferentes proporções de espécies raras e comuns.

282 A segunda hipótese também foi confirmada uma vez que observamos que o componente de
283 aninhamento foi maior na macrófita com menor complexidade morfológica (*C. articulatus*) quando
284 comparada com as macrófitas mais complexas, que apresentaram maior rotatividade de espécies de
285 algas perifíticas. Portanto, as espécies que ocorreram em *C. articulatus* são subconjuntos das
286 comunidades de algas que ocorreram nas macrófitas com maior complexidade morfológica. O padrão
287 de aninhamento pode ser resultado de diferentes fatores que levam à perda ou ganho de espécies pela
288 colonização, morfologia do habitat ou tolerância de espécies aos fatores abióticos (Baselga & Orme
289 2012, Dunck et al. 2016). A dissimilaridade da composição das comunidades pode estar relacionada
290 com a distância espacial ou complexidade do habitat (Heino & Soininen 2010). A menor complexidade
291 morfológica representada por *C. articulatus* explicou a menor diversidade alfa e diversidade beta
292 devido provavelmente a redução de recursos e nichos.

293 A substituição reflete a substituição de algumas espécies por outras entre habitats (Qian et al.
294 2005). Estudos que utilizaram o particionamento da diversidade beta mostraram que a rotatividade é o
295 componente dominante, sugerindo que o aninhamento de espécies desempenha menor papel nos
296 padrões de diversidade beta (Tisseuil et al. 2012, Viana et al. 2016). Isso porque a rotatividade de
297 espécies apresenta forte relação com a heterogeneidade do habitat ou com a eficiente dispersão entre
298 locais (Leibold et al. 2004). Portanto, a maior complexidade morfológica, possivelmente proporcionou
299 uma maior diversidade alfa e diversidade beta devido a maior probabilidade das algas perifíticas
300 colonizarem suas raízes, pecíolos e folhas.

301 A presença e a complexidade estrutural das macrófitas influenciam positivamente a estrutura
302 da comunidade de algas perifíticas, zooplâncton e macroinvertebrados nas regiões litorâneas dos lagos
303 (Ferreiro et al. 2014, Brito et al. 2020). O aumento da diversidade e riqueza de espécies de algas
304 perifíticas está diretamente relacionada com a complexidade do habitat, portanto, habitats com maior
305 complexidade (e.g., macrófitas) proporcionam uma maior variedade de nichos e recursos (Stein et al.
306 2014, Hao et al. 2017). Por outro lado, a simplificação do habitat é uma das principais ameaças à
307 biodiversidade, pois reduz a riqueza de espécies de algas perifíticas e homogeniza as comunidades
308 (Petsch et al. 2017). Em 1101 lagos e reservatórios, Kaufmann et al. (2014) observaram que os efeitos
309 da simplificação do habitat foram responsáveis pela redução da riqueza de espécies de macrófitas e
310 mudanças nas variáveis abióticas da água. Assim, os autores ressaltam que mudanças drásticas na
311 estrutura das comunidades e no funcionamento dos ecossistemas são ocasionadas pela simplificação
312 do habitat representada pela complexidade morfológica das macrófitas.

313 A análise de redundância parcial revelou que os fatores físicos e químicos foram os principais
314 responsáveis pelo aumento da diversidade beta de algas perifíticas, confirmando a terceira hipótese.
315 Assim, as interações sinérgicas entre variáveis físicas e químicas (Petsch et al. 2017, Dunck et al. 2019)
316 afetam a riqueza e diversidade beta de algas perifíticas. Com as análises de correlação de Spearman e

317 de redundância, observamos que a complexidade das macrófitas se correlacionou positivamente com
318 as diatomáceas, semelhante ao verificado por Leão et al. (2021).

319 As algas perifíticas responderam às variações nas concentrações de nitrogênio inorgânico
320 dissolvido. O aumento das concentrações de nutrientes é reconhecido como o principal fator regulador
321 do crescimento e dominância de cianobactérias por décadas (Qin et al. 2019). Através da análise de
322 redundância foi observado que o nitrogênio inorgânico dissolvido influenciou as algas perifíticas.
323 Nesse sentido, o nitrogênio desempenha papel importante para a comunidade perifítica (Trochine et
324 al. 2014). Cao et al. (2017) observaram que o epipélon e epifíton aumentaram gradualmente a biomassa
325 com o aumento das concentrações de nitrogênio. Em 23 reservatórios eutrofizados no sudeste do
326 Brasil, a diversidade beta de diatomáceas bentônicas mostrou uma relação negativa com a diminuição
327 da heterogeneidade ambiental e com o aumento da eutrofização (Zorzal-Almeida et al. 2017). Portanto,
328 a eutrofização é responsável pela homogeneização ou simplificação das comunidades aquáticas, pois
329 as condições desfavoráveis levam a uma perda da heterogeneidade ambiental, o que resulta em uma
330 perda significativa na diversidade beta de algas perifíticas (Dunck et al. 2019).

331 A eutrofização e as atividades antrópicas são responsáveis pela redução da heterogeneidade do
332 habitat por reduzir o número de espécies de macrófitas no meio ambiente e conseqüentemente por
333 mudanças na estrutura das comunidades e interações tróficas (Osório et al. 2019, Jenny et al. 2020). A
334 homogeneização do habitat é uma das principais ameaças às comunidades aquáticas, porque não só
335 reduz a riqueza e diversidade de uma comunidade, mas de todo um conjunto de comunidades presentes
336 no ambiente. Assim, o aumento do conhecimento sobre o efeito dos filtros ambientais que incluem a
337 complexidade morfológica das macrófitas sobre a diversidade beta de algas perifíticas é essencial para
338 a elaboração de diagnósticos ambientais em reservatórios tropicais.

339

340 **Conclusão**

341 Nossa primeira hipótese foi confirmada uma vez que vários táxons ocorreram exclusivamente
342 em pelo menos uma espécie de macrófita, o que contribuiu para o aumento da diversidade alfa e beta
343 de algas perifíticas. A segunda hipótese também foi confirmada considerando que a complexidade
344 morfológica das macrófitas foi determinante para a diversidade beta (substituição e aninhamento) da
345 comunidade de algas perifíticas. A terceira hipótese foi confirmada uma vez que a temperatura, NID,
346 intensidade luminosa, oxigênio dissolvido e complexidade morfológica das macrófitas apresentaram
347 efeitos diretos sobre os diferentes grupos de algas perifíticas.

348 Nossos resultados revelaram que diferentes espécies de macrófitas e suas complexidades
349 morfológicas influenciam positivamente para o aumento da diversidade alfa e beta de algas perifíticas.
350 Destacamos que a simplificação do hábitat pela redução de espécies de macrófitas ou apenas pela
351 presença de espécies morfolologicamente simples são as principais ameaças às comunidades aquáticas,
352 podendo não apenas reduzir a diversidade alfa e beta de algas perifíticas, mas também homogeneizar
353 as comunidades associadas ou aderidas causando mudanças drásticas no funcionamento dos
354 ecossistemas.

355

356 **Agradecimentos**

357 Este trabalho foi apoiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico -
358 CNPq, Brasil (bolsa ID 305829/2019-0), e financiado em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento
359 de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código Financeiro 001, para concessão de bolsa ao
360 SLNF.

361

362 **Referências**

363 ABRÀMOFF MD, MAGALHÃES PJ & RAM SJ. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics*
364 international 11: 36-42.

- 365 ALVARES CA, STAPE JL, SENTELHAS PC, DE MORAES GONÇALVES JL & SPAROVEK G.
366 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *MetZe* 22: 711-728.
- 367 AMORIM CA, DANTAS ÊW & MOURA ADN. 2020. Modeling cyanobacterial blooms in tropical
368 reservoirs: The role of physicochemical variables and trophic interactions. *Sci Total Environ*
369 744: 140659.
- 370 ANDERSON MJ ET AL. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the
371 practicing ecologist. *Ecol Lett* 14: 19-28.
- 372 ASTORGA A, DEATH R, DEATH F, PAAVOLA R, CHAKRABORTY M & MUOTKA T. 2014.
373 Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: the case of New
374 Zealand stream invertebrates. *Ecology and Evolution* 4: 2693-2702.
- 375 BASELGA A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global*
376 *Ecol Biogeogr* 19: 134-143.
- 377 BASELGA A & LEPRIEUR F. 2015. Comparing methods to separate components of beta diversity.
378 *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1069-1079.
- 379 BASELGA A & ORME CDL. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods*
380 *in Ecology and Evolution* 3: 808-812.
- 381 BRITO MTDS, HEINO J, POZZOBOM UM & LANDEIRO VL. 2020. Ecological uniqueness and
382 species richness of zooplankton in subtropical floodplain lakes. *Aquat Sci* 82: 43.
- 383 CAO Y, OLSEN S, GUTIERREZ MF, BRUCET S, DAVIDSON TA, LI W, LAURIDSEN TL,
384 SØNDERGAARD M & JEPPESEN E. 2017. Temperature effects on periphyton, epiphyton
385 and epipelon under a nitrogen pulse in low-nutrient experimental freshwater lakes.
386 *Hydrobiologia* 795: 267-279.
- 387 CARDINALE BJ, DUFFY JE, GONZALEZ A, HOOPER DU, PERRINGS C, VENAIL P,
388 NARWANI A, MACE GM, TILMAN D, WARDLE DA & KINZIG AP. 2012. Biodiversity
389 loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59-67.

- 390 CASARTELLI MR & FERRAGUT C. 2018. The effects of habitat complexity on periphyton biomass
391 accumulation and taxonomic structure during colonization. *Hydrobiologia* 807: 233-246.
- 392 CHASE JM. 2010. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive
393 environments. *Sci* 328: 1388-1391.
- 394 CHEN J ET AL. 2020. Effects of benthivorous fish disturbance on chlorophyll a contents in water and
395 the growth of two submersed macrophytes with different growth forms under two light
396 regimes. *Sci Total Environ* 704: 135269.
- 397 DE SOUZA ML, PELLEGRINI BG & FERRAGUT C. 2015. Periphytic algal community structure in
398 relation to seasonal variation and macrophyte richness in a shallow tropical reservoir.
399 *Hydrobiologia* 755: 183-196.
- 400 DO NASCIMENTO FILHO SL & DO NASCIMENTO MOURA A. 2021. Strong top-down effects
401 of omnivorous fish and macroinvertebrates on periphytic algae and macrophytes in a tropical
402 reservoir. *Aquat Ecol* 55: 667-680.
- 403 DOS SANTOS TR, FERRAGUT C & DE MATTOS BICUDO CE. 2013. Does macrophyte
404 architecture influence periphyton? Relationships among *Utricularia foliosa*, periphyton
405 assemblage structure and its nutrient (C, N, P) status. *Hydrobiologia* 714: 71-83.
- 406 DUNCK B, ALGARTE VM, CIANCIARUSO MV & RODRIGUES L. 2016. Functional diversity
407 and trait–environment relationships of periphytic algae in subtropical floodplain lakes. *Ecol*
408 *Indicators* 67: 257-266.
- 409 DUNCK B, AMARAL DC, FERNANDES UL, SANTANA NF, LOPES TM & RODRIGUES L.
410 2018. Herbivory effects on the periphytic algal functional diversity in lake ecosystems: an
411 experimental approach. *Hydrobiologia* 816: 231-241.
- 412 DUNCK B, FELISBERTO SA & DE SOUZA NOGUEIRA I. 2019. Effects of freshwater
413 eutrophication on species and functional beta diversity of periphytic algae. *Hydrobiologia* 837:
414 195-204.

- 415 FERNANDES UL, OLIVEIRA E & LACERDA SR. 2016. Role of macrophyte life forms in driving
416 periphytic microalgal assemblages in a Brazilian reservoir. *J Limnol* 75: 44-51.
- 417 FERRAGUT C & DE CAMPOS BICUDO D. 2010. Periphytic algal community adaptive strategies
418 in N and P enriched experiments in a tropical oligotrophic reservoir. *Hydrobiologia* 646: 295-
419 309.
- 420 FERREIRO N, FEIJOÓ C, GIORGI A & ROSSO J. 2014. Macroinvertebrates select complex
421 macrophytes independently of their body size and fish predation risk in a Pampean stream.
422 *Hydrobiologia* 740: 191-205.
- 423 FINKE DL & SNYDER WE. 2008. Niche partitioning increases resource exploitation by diverse
424 communities. *Sci* 321: 1488-1490.
- 425 GALLARDO LI, CARNEVALI RP, PORCEL EA & POI ASG. 2017. Does the effect of aquatic plant
426 types on invertebrate assemblages change across seasons in a subtropical wetland? *Limnetica*
427 36: 87-98.
- 428 GOLTERMAN HL, CLYMO RS & OHNSTAD MAH. 1971. Chemical analysis of fresh waters. 637
429 Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- 430 HAO B, WU H, CAO Y, XING W, JEPPESEN E & LI W. 2017. Comparison of periphyton
431 communities on natural and artificial macrophytes with contrasting morphological structures.
432 *Freshwat Biol* 62: 1783-1793.
- 433 HEINO J, MELO AS & BINI LM. 2015a. Reconceptualising the beta diversity-environmental
434 heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwat Biol* 60: 223-235.
- 435 HEINO J ET AL. 2015b. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors
436 and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. *Ecology and*
437 *Evolution* 5: 1235-1248.

- 438 HEINO J & SOININEN J. 2010. Are common species sufficient in describing turnover in aquatic
439 metacommunities along environmental and spatial gradients? *Limnol Oceanogr* 55: 2397-
440 2402.
- 441 HEWITT J, THRUSH S, LOHRER A & TOWNSEND M. 2010. A latent threat to biodiversity:
442 consequences of small-scale heterogeneity loss. *Biodivers Conserv* 19: 1315-1323.
- 443 JENNY JP ET AL. 2020. Scientists' Warning to Humanity: Rapid degradation of the world's large
444 lakes. *J Great Lakes Res* 46: 686-702.
- 445 KAUFMANN PR, PECK DV, PAULSEN SG, SEELIGER CW, HUGHES RM, WHITTIER TR &
446 KAMMAN NC. 2014. Lakeshore and littoral physical habitat structure in a national lakes
447 assessment. *Lake Reserv Manage* 30: 192-215.
- 448 LAMBRECHT RW, TAVARES DA, SANTOS TR & FERRAGUT C. 2019. Responses of periphyton
449 biomass and nutrient status to experimental enrichment and its relationships with changes in
450 seston nutrient content and chlorophyll-a. *Hydrobiologia* 836: 141-153.
- 451 LEÃO H, ESDAR LCR & DUNCK B. 2021. The role of macrophyte architecture in driving periphytic
452 algal communities in a lowland river in the Brazilian Amazon. *Brazilian Journal of Botany* 44:
453 263-272.
- 454 LEGENDRE P & GALLAGHER ED. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination
455 of species data. *Oecologia* 129: 271-280.
- 456 LEGENDRE P & LEGENDRE L. 1998. *Numerical ecology* (2nd English edition) Elsevier.
457 Amsterdam, The Netherlands.
- 458 LEIBOLD MA ET AL. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community
459 ecology. *Ecol Lett* 7: 601-613.
- 460 MAGURRAN A. 2004. *Measuring Biological Diversity* Blackwell Publishing. Malden, MA.

- 461 MORMUL RP, THOMAZ SM, SILVEIRA MJD & RODRIGUES L. 2010. Epiphyton or macrophyte:
462 which primary producer attracts the snail *Hebetancylus moricandi*? Am Malacol Bull 28: 127-
463 133.
- 464 OKSANEN A, BLANCHET F & KINDT R 2016. Package “vegan.” R package version 2.4-3.
- 465 OSÓRIO NC, CUNHA ER, TRAMONTE RP, MORMUL RP & RODRIGUES L. 2019. Habitat
466 complexity drives the turnover and nestedness patterns in a periphytic algae community.
467 Limnology 20: 297-307.
- 468 PELLEGRINI BG & FERRAGUT C. 2018. Associations between epiphyton species composition and
469 macrophyte diversity in a shallow tropical reservoir. Fundamental and Applied Limnology 191:
470 111-122.
- 471 PEREIRA HM, LEADLEY PW, PROENÇA V, ALKEMADE R, SCHARLEMANN JP,
472 FERNANDEZ-MANJARRÉS JF, ARAÚJO MB, BALVANERA P, BIGGS R & CHEUNG
473 WW. 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. Sci 330: 1496-1501.
- 474 PERES-NETO PR, LEGENDRE P, DRAY S & BORCARD D. 2006. Variation partitioning of species
475 data matrices: estimation and comparison of fractions. Ecology 87: 2614-2625.
- 476 PETSCH DK, SCHNECK F & MELO AS. 2017. Substratum simplification reduces beta diversity of
477 stream algal communities. Freshwat Biol 62: 205-213.
- 478 PETTIT NE, WARD DP, ADAME MF, VALDEZ D & BUNN SE. 2016. Influence of aquatic plant
479 architecture on epiphyte biomass on a tropical river floodplain. Aquat Bot 129: 35-43.
- 480 QIAN H, RICKLEFS RE & WHITE PS. 2005. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of
481 eastern Asia and eastern North America. Ecol Lett 8: 15-22.
- 482 QIN B, PAERL H, BROOKES J, LIU J, JEPPESEN E, ZHU G, ZHANG Y, XU H, SHI K & DENG
483 J. 2019. Why Lake Taihu continues to be plagued with cyanobacterial blooms through 10 years
484 (2007–2017) efforts. Science Bulletin 64: 354-356.

- 485 ROCHA MP, BINI LM, GRÖNROOS M, HJORT J, LINDHOLM M, KARJALAINEN SM,
486 TOLONEN KE & HEINO J. 2019. Correlates of different facets and components of beta
487 diversity in stream organisms. *Oecologia* 191: 919-929.
- 488 SCHNECK F, SCHWARZBOLD A & MELO AS. 2011. Substrate roughness affects stream benthic
489 algal diversity, assemblage composition, and nestedness. *J N Am Benthol Soc* 30: 1049-1056.
- 490 SOININEN J. 2014. A quantitative analysis of species sorting across organisms and ecosystems.
491 *Ecology* 95: 3284-3292.
- 492 SOININEN J, HEINO J & WANG J. 2018. A meta-analysis of nestedness and turnover components
493 of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecol Biogeogr* 27: 96-109.
- 494 STEGEN JC ET AL. 2013. Stochastic and deterministic drivers of spatial and temporal turnover in
495 breeding bird communities. *Global Ecol Biogeogr* 22: 202-212.
- 496 STEIN A, GERSTNER K & KREFT H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of
497 species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol Lett* 17: 866-880.
- 498 STRICKLAND JDH & PARSONS TR. 1972. A practical handbook of seawater analysis.
- 499 SUGIHARA G & MAY MR. 1990. Applications of fractals in ecology. *Trends Ecol Evol* 5: 79-86.
- 500 SZABÓ B, LENGYEL E, PADISÁK J & STENGER-KOVÁCS C. 2019. Benthic diatom
501 metacommunity across small freshwater lakes: driving mechanisms, β -diversity and ecological
502 uniqueness. *Hydrobiologia* 828: 183-198.
- 503 THEEL HJ, DIBBLE ED & MADSEN JD. 2008. Differential influence of a monotypic and diverse
504 native aquatic plant bed on a macroinvertebrate assemblage; an experimental implication of
505 exotic plant induced habitat. *Hydrobiologia* 600: 77-87.
- 506 TISSEUIL C, LEPRIEUR F, GRENOUILLET G, VRAC M & LEK S. 2012. Projected impacts of
507 climate change on spatio-temporal patterns of freshwater fish beta diversity: a deconstructing
508 approach. *Global Ecol Biogeogr* 21: 1213-1222.

- 509 TOKESHI M & ARAKAKI S. 2012. Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond.
510 *Hydrobiologia* 685: 27-47.
- 511 TOTH M, MORA A, KISS B, DEVAI G & SPECZIAR A. 2012. Are macrophyte-dwelling
512 Chironomidae (Diptera) largely opportunistic in selecting plant species? *Eur J Entomol* 109.
- 513 TROCHINE C, GUERRIERI ME, LIBORIUSSEN L, LAURIDSEN TL & JEPPESEN E. 2014.
514 Effects of nutrient loading, temperature regime and grazing pressure on nutrient limitation of
515 periphyton in experimental ponds. *Freshwat Biol* 59: 905-917.
- 516 VALDERRAMA JC. 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural
517 waters. *Mar Chem* 10: 109-122.
- 518 VIANA DS, FIGUEROLA J, SCHWENK K, MANCA M, HOBÆK A, MJELDE M, PRESTON C,
519 GORNALL R, CROFT J & KING R. 2016. Assembly mechanisms determining high species
520 turnover in aquatic communities over regional and continental scales. *Ecography* 39: 281-288.
- 521 VILLENEUVE A, MONTUELLE B & BOUCHEZ A. 2010. Influence of slight differences in
522 environmental conditions (light, hydrodynamics) on the structure and function of periphyton.
523 *Aquat Sci* 72: 33-44.
- 524 WEIHER E, FREUND D, BUNTON T, STEFANSKI A, LEE T & BENTIVENGA S. 2011.
525 Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory.
526 *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366: 2403-2413.
- 527 YANG L, HE H, GUAN B, YU J, YAO Z, ZHEN W, YIN C, WANG Q, JEPPESEN E & LIU Z.
528 2020. Mesocosm experiment reveals a strong positive effect of snail presence on macrophyte
529 growth, resulting from control of epiphyton and nuisance filamentous algae: Implications for
530 shallow lake management. *Sci Total Environ* 705: 135958.
- 531 ZHANG X, MEI X, GULATI RD & LIU Z. 2015. Effects of N and P enrichment on competition
532 between phytoplankton and benthic algae in shallow lakes: a mesocosm study. *Environmental*
533 *Science and Pollution Research* 22: 4418-4424.

534 ZORZAL-ALMEIDA S, BINI LM & BICUDO DC. 2017. Beta diversity of diatoms is driven by
535 environmental heterogeneity, spatial extent and productivity. *Hydrobiologia* 800: 7-16.

536

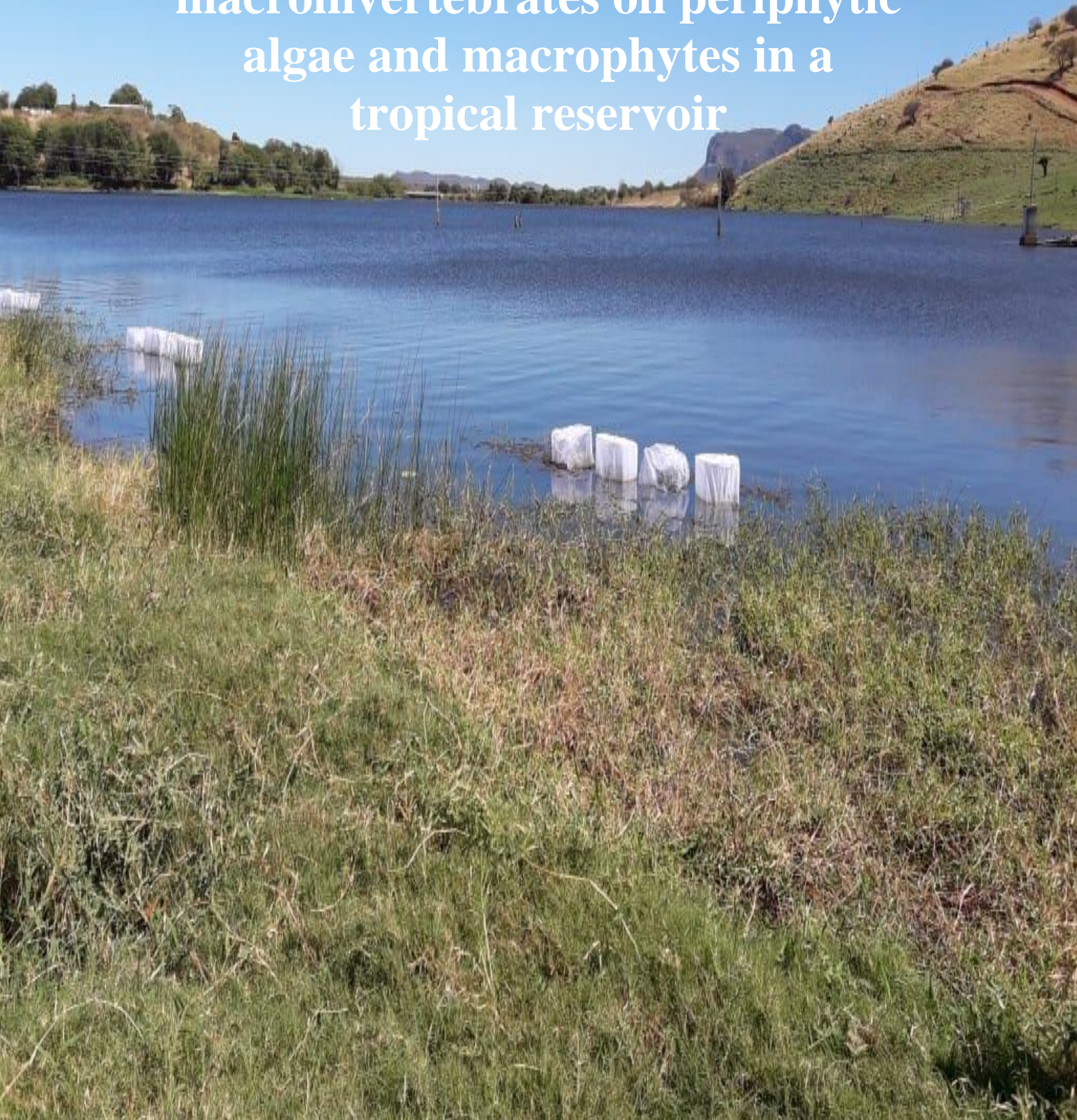
537 **Material Suplementar**538 **Tabela SI.** Média e desvio padrão (\pm DP) das variáveis ambientais do reservatório Jazigo, Pernambuco, Nordeste do Brasil.

Variáveis ambientais	2017		2018	
	Agosto	Novembro	Março	Junho
Precipitação (mm)	0,70	3,60	118	0,80
Temperatura da água (°C)	23,98 \pm 0,44	28,21 \pm 0,68	30,36 \pm 0,19	24,96 \pm 0,11
pH	8,10 \pm 0,51	7,98 \pm 0,12	8,04 \pm 0,06	8,05 \pm 0,10
Condutividade (μ S cm ⁻¹)	84,71 \pm 40,82	218,14 \pm 1,09	256,63 \pm 19,62	165,00 \pm 4,37
Oxigênio dissolvido (mg L ⁻¹)	5,85 \pm 1,46	4,58 \pm 0,24	3,74 \pm 0,56	8,64 \pm 1,11
Sólido totais dissolvidos (mg L ⁻¹)	33,33 \pm 13,11	109,16 \pm 0,75	132,41 \pm 4,27	86,30 \pm 2,51
Salinidade (ppt)	0,10	0,10	0,10	0,12
Intensidade luminosa (μ mol fótons m ⁻² s ⁻¹)	748,80 \pm 458,50	548,23 \pm 272,21	426,35 \pm 312,66	1081,61 \pm 415,63
Nitrato (μ g L ⁻¹)	125,49 \pm 16,16	14,09 \pm 4,14	2,60 \pm 1,94	12,22 \pm 2,82
Nitrito (μ g L ⁻¹)	9,66 \pm 1,02	10,96 \pm 1,22	0,43 \pm 0,20	10,43 \pm 1,03
Amônia (μ g L ⁻¹)	37,66 \pm 8,02	18,06 \pm 0,72	20,12 \pm 0,72	17,81 \pm 0,62
Nitrogênio inorgânico dissolvido (μ g L ⁻¹)	172,82 \pm 9,15	43,11 \pm 6,09	23,16 \pm 1,41	32,76 \pm 4,73
Fósforo total (μ g L ⁻¹)	51,39 \pm 4,27	33,25 \pm 8,55	46,85 \pm 2,13	38,27 \pm 5,63
Secchi (m)	1,00 \pm 0,36	1,06 \pm 0,30	1,54 \pm 0,65	1,33 \pm 0,60

Tabela SII. Densidade média (ind g⁻¹) dos macroinvertebrados nas diferentes espécies de macrófitas aquáticas no reservatório Jazigo, Pernambuco, Nordeste do Brasil.

<i>Cyperus articulatus</i>	<i>Nymphaea pulchella</i>	<i>Eichhornia crassipes</i>	<i>Ludwigia helminthorrhiza</i>
23,32	76,46	72,76	35,80
14,47	92,07	13,49	24,48
5,22	103,26	24,93	22,17
12,19	105,59	16,64	62,50
8,15	76,26	18,07	27,10
9,64	51,87	59,93	12,38
8,77	92,21	100,65	75,27
29,13	41,69	30,08	52,41
23,01	17,95	19,13	-
19,68	42,33	38,59	-
1,99	-	23,47	-
1,14	-	74,72	-
0,34	-	13,33	-
-	-	15,27	-
-	-	30,37	-
-	-	47,54	-
-	-	55,13	-
-	-	40,49	-
12,08±9,30	69,69±29,88	38,58±25,18	39,01±22,04

Artigo 3:
**Strong top-down effects of
omnivorous fish and
macroinvertebrates on periphytic
algae and macrophytes in a
tropical reservoir**



1 **5 ARTIGO 3**

2

3 **Strong top-down effects of omnivorous fish and macroinvertebrates on periphytic algae and**
4 **macrophytes in a tropical reservoir**

5

6 Silvano Lima do Nascimento Filho¹, Ariadne do Nascimento Moura^{1*}

7

8 ¹Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de
9 Pernambuco - UFRPE, R. Manuel de Medeiros, s/n - Dois Irmãos, Recife, PE 52171-900, Brazil

10

11 SLNF – ORCID 0000-0002-8426-5246, Email: silvano.biouast@gmail.com

12 ANM – ORCID 0000-0001-5093-2840, *Email: ariadne_moura@hotmail.com (Corresponding author).

13

14

15

16

17

Manuscript published in **Aquatic Ecology**, v. 55, p. 667–680, 2021

18

<https://doi.org/10.1007/s10452-021-09853-6>

19

Qualis A3; Impact Factor 1.429; CiteScore 4.8

20

21

22

23

24

25

26

27



28 **Abstract**

29 Top-chain predators play a fundamental role in the functioning of shallow reservoirs. Studies to elucidate the
30 cascade effects produced by fish on macroinvertebrates and periphytic algae are fundamental for understanding
31 the functioning of aquatic ecosystems. We conducted an enclosure experiment to test the isolated and combined
32 effects of macroinvertebrates and *Prochilodus brevis* (omnivorous fish) on periphytic algae and the floating
33 macrophyte *Eichhornia crassipes* for 30 days in the Jazigo reservoir, Brazil. The predation of *P. brevis* on
34 macroinvertebrates increased the biomass of periphytic algae during the experiment, while the effects of isolated
35 macroinvertebrates decreased the biomass of periphytic algae and increased the biomass of *E. crassipes*.
36 Macroinvertebrates (which freely colonized the enclosures) were reduced by fish; however, the biomass of the
37 periphytic algae was not reduced. Our results showed that *P. brevis* has strong effects on the structure of
38 macroinvertebrate and periphytic algae communities, with a visible cascade effect on the abundance of
39 macroinvertebrates. This study contributes to our understanding of the ecology of tropical lakes and the
40 regulation of periphytic algae and macrophyte growth.

41

42 **Keywords:** Aquatic plants; Epiphyton; Fish; Invertebrates; Trophic cascade

43

44

45

46

47

48

49

50

51

52

53

54

55

56 **Introduction**

57 Trophic cascade is a mechanism by which a predator causes indirect effects on one or more of the lower
58 trophic levels in the food chain (Ripple et al. 2016). These effects of predators on prey can modify the
59 abundance, biomass and productivity of population, community, or trophic level (Carpenter et al. 2001). Fish
60 play an important role in the structure and dynamics of the food chain in lakes (Jeppesen et al. 2012), because
61 they are efficient predators that cause strong top-down effects on their prey (Ousterhout et al. 2018), as well as
62 being determinant in variation among zooplankton and phytoplankton (Lemmens et al. 2018).

63 Effects of fish-driven trophic cascade on primary producers can vary strongly (Shurin 2001; Mazzeo et
64 al. 2010; Detmer and Wahl 2019), weakly or without any effect on primary producers (Demi et al. 2012;
65 Stevenson et al. 2016). Factors that weaken the effects of trophic cascade include high habitat complexity
66 (Nagdali and Gupta 2002; Warfe and Barmuta 2006), trophic water conditions (Jeppesen et al. 2000),
67 complexity of the food web (Carey and Wahl 2010) and high temperatures (Symons and Shurin 2016). The
68 conservation of native freshwater fish is becoming an increasingly important amidst anthropogenic pressures,
69 homogenization of communities and threats related to climate change (Cochran-Biederman et al. 2014). The
70 changes in native fish can cause changes in the environment variables (e.g., water quality) and in prey
71 availability (Monnerjahn et al. 2011; Cochran-Biederman et al. 2014). However, the introduction of non-native
72 fish species is the main mechanism that intensifies biotic homogenization, causes the extinction of native species
73 and contributes to the occurrence of cyanobacterial blooms due to the decrease in large zooplankton (Menezes
74 et al. 2012; Bezerra et al. 2018).

75 In shallow lakes, benthivorous fish change the dynamics and structure of periphyton, zooplankton and
76 macroinvertebrates both directly (e.g., predation) and indirectly (e.g., sediment resuspension) (Nieoczym and
77 Kloskowski 2015; Chirwa et al. 2019). The absence or reduction of zooplankton and macroinvertebrates caused
78 by the strong predation of planktivorous and benthivorous fish is a considerable problem for controlling
79 macrophytes and water quality (Jones and Sayer 2003; Jeppesen et al. 2011). Free-floating aquatic macrophytes
80 act as key components in the structuring, distribution, and composition of fish (Teixeira-de Mello et al. 2016),
81 macroinvertebrates (Barker et al. 2014; Coetzee et al. 2014), and periphytic algae (Santos and Ferragut 2018;
82 Gordillo-Guerra et al. 2020).

83 Free-floating macrophyte *Eichhornia crassipes* Mart. (Solms) is widely distributed in tropical regions,
84 and its morphological complexity forms microhabitats and, consequently, which is responsible for the
85 maintaining aquatic biodiversity (Akinbile and Yusoff 2012). The dominance floating macrophytes is associated
86 with low diversity of phytoplankton and submerged macrophyte species (Morris et al. 2003; O'Farrell et al.
87 2009). Resource availability favors the growth of metaphyton and periphyton on the leaves, stems and roots of
88 floating macrophytes (James et al. 2006). The increase in nutrient concentrations stimulates the growth of
89 epiphyton that can inhibit the growth of floating macrophytes by reducing the absorption of nutrients, light, and
90 gases (Smith 2014). However, negative effects of epiphyton on macrophytes can be reduced by herbivory of
91 macroinvertebrates on periphytic algae, favoring the growth of macrophytes.

92 Previous studies have shown that epiphyton grazing by mollusks, shrimps and herbivorous insects
93 reduces shading and increases macrophyte growth (Ye et al. 2019; Yang et al. 2020). Mollusks are highly
94 efficient at removing epiphyton and favor the growth of macrophytes (Mormul et al. 2018; Chen et al. 2020; Li
95 et al. 2019). However, benthivorous fish are responsible for reducing benthic invertebrates, which in turn,
96 reduces the effect of herbivory exerted on epiphyton (Moulton et al. 2010). In a laboratory experiment, Cao et
97 al. (2014) observed that the gastropod *Radix swinhoei* reduced periphyton biomass and increased the biomass
98 of the macrophyte *Vallisneria spirulosa*. The decrease in periphyton biomass caused by macroinvertebrates
99 allows the submerged macrophytes to grow and reduce nutrient concentrations (Ye et al. 2019; Yang et al.
100 2020). Therefore, the biomanipulation of benthivorous fish and macroinvertebrates in phytoplankton and
101 epiphyton control is an important tool for restoring water quality in eutrophic lakes (Aguilera et al. 2015;
102 Groendahl and Fink 2017; Dantas et al. 2019).

103 Effective reduction of periphytic algae biomass often depends on the size of macroinvertebrates (Dunck
104 et al. 2018). In a field experiment, Fang et al. (2010) analyzed the consumption capacity of the mollusk *Pomacea*
105 *canaliculata* (Lamarck, 1822) on large filamentous algae. Macroinvertebrates, like small herbivores, consume
106 smaller algae that are prostrate in the periphytic matrix (Hillebrand 2009). Omnivorous fish can consume high-
107 profile periphytic algae, such as filamentous algae and large diatoms present on the surface of the periphytic
108 matrix (Dunck et al. 2018). Studies have shown that filamentous algae and epiphyton have been effectively
109 reduced by macroinvertebrates, which favored the growth of submerged macrophytes (Li et al. 2009; Mo et al.
110 2017; Mormul et al. 2018).

111 Fish species of the genus *Prochilodus* are considered important ecological components of freshwater
112 and are distributed in the main watersheds of South America (Taylor et al. 2006). *Prochilodus brevis*
113 Steindachner 1875 is a fish species endemic, abundant and regionally known as curimatã in the semiarid region
114 of Brazil (Chellapa et al. 2009; Gurgel et al. 2012). As an adult, *P. brevis* is considered omnivorous, consuming
115 benthic organisms (e.g., insect larvae, mollusks, crustaceans and zooplankton) and organic detritus (e.g.,
116 adhered algae and planktonic residues) (Gurgel et al. 2012).

117 We hypothesized that native fish reduce the abundance of macroinvertebrates and increase the
118 periphytic algae biomass. We predicted that the predation effect exerted by fish would reduce the herbivory
119 pressure of macroinvertebrates on periphytic algae in the mixed treatment (macroinvertebrates + fish). Our
120 second hypothesis is that the presence of macroinvertebrates decreases the biomass of periphytic algae and
121 increases the biomass of macrophytes. Our prediction was based on the literature, which suggests that in the
122 absence of fish (predator) there is an increase in the biomass of macroinvertebrates, and consequently a
123 reduction in the biomass of algae and an increase in the biomass of macrophytes.

124

125 **Material and methods**

126 *Area of study*

127 The experiment was conducted in Jazigo reservoir (7° 59' 58"S and 38° 14' 31"W) located in the
128 municipality of Serra Talhada, Northeastern Brazil. This reservoir has a water accumulation capacity of
129 15,500,000 m³, area of 460 ha, average depth of 4 m, and is used for public supply (Almeida et al. 2009). The
130 climate of the region is classified as BSh according to the Köppen system, with average annual rainfall ranging
131 from 600 to 700 mm, and average annual temperature of 26°C (Alvares et al. 2013; APAC 2019). The littoral
132 region presents aquatic vegetation composed of emerged species, floating with fixed and free-floating leaves,
133 such as *Pistia stratiotes* L., *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, *Cyperus articulatus* L., *Nymphaea pulchella*
134 DC, *Echinodorus palaefolius* (Nees et Mart.) Magbr., *Ludwigia helminthorrhiza* (Mart.) H. Hara and *Lemna*
135 *minor* L.

136

137 *Experimental design*

138 We used 16 cylindrical iron frame open enclosures at the top to atmosphere and at the bottom, with a
139 diameter of 60 cm and a height of 90 cm. The enclosures were randomly arranged in four blocks at 0.80 m depth
140 in the littoral region of the reservoir. A completely randomized, two-factorial experiment was conducted with
141 four treatments: Control (without herbivores), F (fish only), M (macroinvertebrates only) and MF
142 (macroinvertebrates + fish), with four replicates each, totaling 16 sampling units. Treatments C and F were
143 wrapped in 0.20 cm mesh netting to prevent macroinvertebrate colonization on macrophytes, and treatments M
144 and MF were wrapped in 2.0 cm mesh netting to facilitate macroinvertebrate colonization. The experiment was
145 carried out at dry season (July 05 to August 05, 2018) for 30 days in the littoral region of the reservoir.

146 Three *Prochilodus brevis* specimens were added into each enclosure of the F and MF treatments. The
147 density of fish used in each enclosure represented the natural density observed in the Jazigo reservoir. At the
148 end of the experiment, the specimens were recaptured and transported to the laboratory for analysis of
149 morphology, weight and stomach contents. Ninety-six specimens of floating macrophyte *Eichhornia crassipes*
150 were collected and selected for showing a similar size and mean fresh weight (55.95 g). In each enclosure, six
151 individuals of *E. crassipes* were added as the substrate for periphytic algae and macroinvertebrate colonization.
152 The number of macrophytes added was according to the number of sampling days. Sampling with intervals of
153 0, 5, 10, 15, 25 and 30 days were carried out in the 16 units by removing one specimen of macrophytes from
154 each enclosure to collect periphytic algae and macroinvertebrates, without replacement of specimens in the
155 enclosures.

156

157 *Sampling*

158 *Limnological and climatic variables*

159 The temperature ($^{\circ}\text{C}$), dissolved oxygen (mg L^{-1}), salinity (ppt), pH, total dissolved solids (mg L^{-1}) and
160 electrical conductivity ($\mu\text{S cm}^{-1}$) of water were measured at three points (left, middle and right) between the
161 enclosures using a HANNA HI-9829 multiparametric probe. The water transparency was measured with a
162 Secchi disk (m), and light intensity ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was measured outside the enclosures using a
163 photometer (model LI-250A; LI-COR). All variables were measured on days 0, 5, 10, 15, 25 and 30 of the
164 experiment.

165 Water samples were collected from the water subsurface at three sampling points between the
166 enclosures. In the laboratory, the concentrations of total phosphorus (TP; Strickland and Parsons 1972), nitrite
167 (NO_2) and nitrate (NO_3) (Mackereth et al. 1978), ammonia (NH_4) (Koroleff 1976). Dissolved inorganic nitrogen
168 (DIN) was obtained by summing the concentrations of nitrate, nitrite and ammonia. Rainfall data (mm) were
169 obtained from the Agência Pernambucana de Águas e Climas (APAC).

170

171 *Fish*

172 *Prochilodus brevis* is a species fish abundant in the Jazigo reservoir. Thirty-six individuals of *P. brevis*
173 with average weight of 95.86 ± 2.29 g were collected through net (10 cm mesh opening) launches. Fish were
174 transported in 100 L water tanks with water from the environment and eugenol. In the laboratory, fish were
175 placed in aerated water tanks (1,000 L) for 24 hours to remove stomach contents. The mean density of
176 individuals was calculated to determine the number of individuals introduced into each enclosure based on the
177 calculation of the capture effort in accordance with Maunder and Punt (2004). After this period, the fish were
178 weighed with an electronic precision balance (Bel S2202H) and the total length (TL) was measured with an
179 ichthyometer. We selected adult individuals with a total length greater than 14 cm for the predominance of
180 omnivorous feeding habits. The use of fish was authorized by the Animal Use Ethics Committee of the Federal
181 Rural University of Pernambuco (Process 23082.009799/2018-70).

182 At the end of the experiment, fish were recaptured from the enclosures and weighed with an electronic
183 precision balance (Bel S2202H). The stomachs and intestines of the fish were removed and dissected with a
184 scalpel and scissors were stored in amber glass vials preserved in 4% formaldehyde to analyze the composition
185 of algae and macroinvertebrates.

186

187 *Macroinvertebrates*

188 The macroinvertebrates were collected with a soft bristle brush and jets of distilled water that washed
189 the leaves, petioles, and roots, which were later stored in bottles and preserved in 70% alcohol.
190 Macroinvertebrates were identified with a stereoscopic microscope and optical microscope to the lowest
191 possible taxonomic level using specific bibliographies and counted to estimate the abundance of individuals in

192 each macrophyte. Organisms were grouped according to feeding habits into herbivores, detritivores, and
193 carnivores, as proposed by Merrit et al. (2017).

194

195 *Periphytic algae*

196 Samples collected from the petioles of the macrophytes (area = 25 cm²) using a soft bristle brush and
197 jets of distilled water were fixed with 4% formaldehyde, were used for algae species identification following
198 specialized literature and samples preserved with 1% acetic Lugol were analyzed in sedimentation chambers
199 using an inverted microscope according to Utermöhl (1958) for periphytic algae quantification. Periphytic algae
200 community was counted until achieving 400 organisms of the most abundant taxa and until the stabilization of
201 the species curve (i.e., when no species was added) according to Lund et al. (1958). Species density was
202 estimated according to Ros (1979), with the results expressed in individuals per unit area (ind cm⁻²). The species
203 biovolume was determined according to Hillebrand et al. (1999) for later conversion to biomass (µg cm⁻²).

204 The relative effect of herbivory by macroinvertebrates and fish on the periphytic algae was analyzed
205 using the log response ratio (LRR), which is the natural logarithmic ratio of the average algae biomass in the
206 control in relation to herbivory pressure treatments (Hedges et al. 1999). Negative values correspond to a larger
207 fraction of algae biomass consumed.

208

209 *Macrophytes*

210 In the laboratory, specimens of macrophytes were scraped with soft bristle brush and jets of distilled
211 water to remove periphytic algae and macroinvertebrates. Macrophytes were kept in water tanks (1,000 L) with
212 aeration and filtered water until the experiment began. Biomass (fresh weight; g) values on initial and each day
213 of sampling of macrophytes were determined with a with an electronic precision balance (Bel S2202H). After
214 weighing the macrophytes, the specimens did not return to enclosures.

215

216 *Data analysis*

217 A permutational multivariate variance analysis (PERMANOVA; $\alpha = 0.05$) was used to verify possible
218 changes in limnological variables between treatments and experiment days. A one-way ANOVA was used to
219 evaluate the differences in the biomass of periphytic algae and abundance of macroinvertebrates between

220 treatments and days. The normality and homoscedasticity of residuals data for the ANOVA were evaluated
221 using the Kolmogorov-Smirnov method and the Bartlett test, respectively. The effects of treatment, days, and
222 interaction treatment*days on the periphytic algae biomass were tested using mixed linear models with post hoc
223 testing and multcomp (Hothorn et al. 2008) and nlme (Pinheiro et al. 2017) packages by all data. The t-test was
224 used to verify differences in fish biomass and macrophytes at the beginning and end of the experiment. All
225 analyses were performed using the R program.

226

227 **Results**

228 *Limnological and climatic variables*

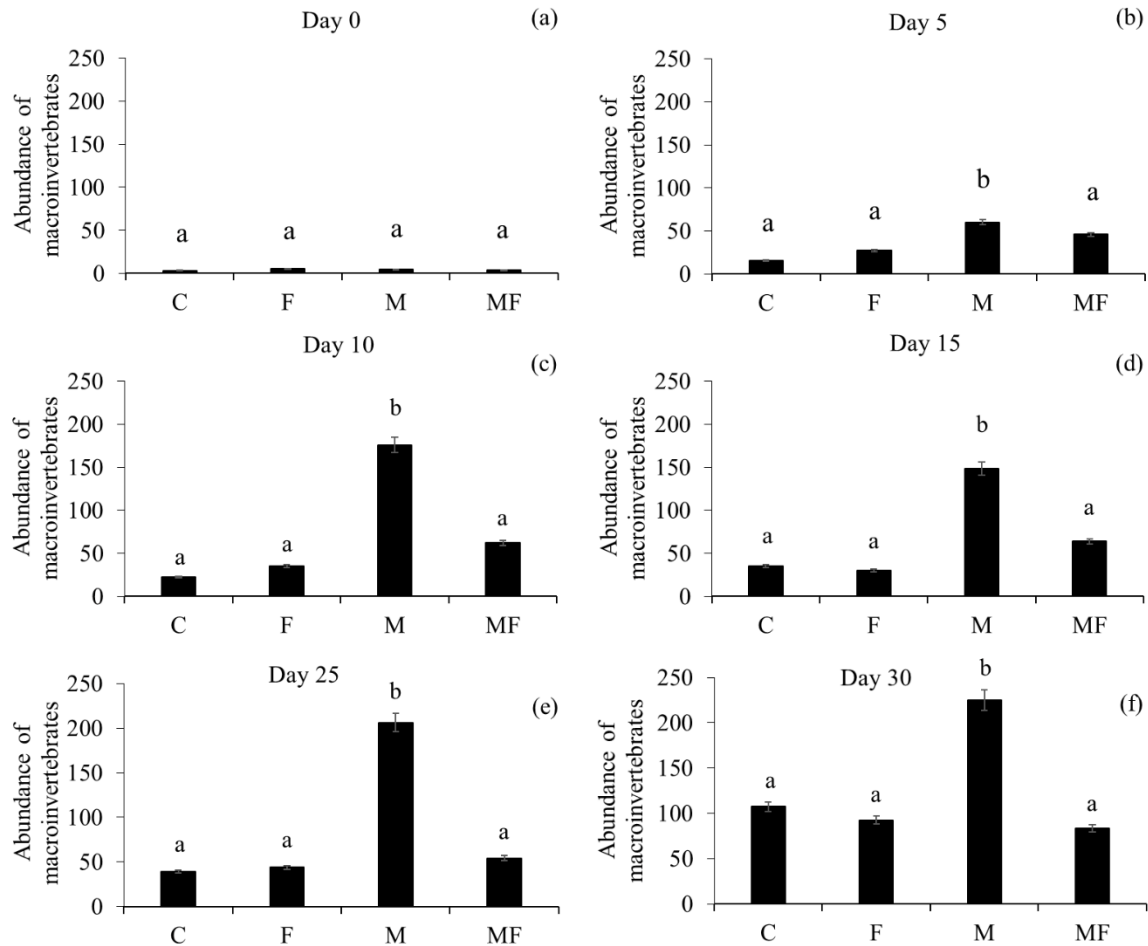
229 Throughout the 30 days of the experiment, rainfall was 0.0 mm. Water pH ranged from neutral 7.49 to
230 alkaline 8.04 and water temperature ranged from 24.36 °C to 26.26 °C. Dissolved inorganic nitrogen
231 concentrations ranged from 5.58 to 43.55 $\mu\text{g L}^{-1}$, and total phosphorus from 39.29 to 54.41 $\mu\text{g L}^{-1}$ (Table S1).
232 This shows that the environment was not limited by nutrients. The abiotic water variables did not present
233 significant differences ($p > 0.05$) between the beginning and end of the experiment.

234

235 *Fish*

236 The biomass of *P. brevis* decreased significantly in the treatment (F) without macroinvertebrates ($t =$
237 8.27, $p = 0.007$) at the end of the experiment, with a 16% reduction from the initial biomass. However, in the
238 presence of macroinvertebrates (MF), there was no significant difference between initial and final biomass ($t =$
239 0.92, $p = 0.38$). Biomass ranged from 95.25 to 79.62 g from the beginning to the end of the experiment in the F
240 treatment and 93.37 to 89.87 g in the MF treatment. The stomach contents of *P. brevis* showed a predominance
241 of Bacillariophyceae, Chlorophyceae and Zygnematophyceae (53.85%), Chironomidae (19.74%), Aeshnidae
242 (14.00%) and mollusks (12.41%) in the treatment without macroinvertebrates (F). In the treatment with
243 macroinvertebrates (MF), the stomach contents of *P. brevis* presented higher representativeness of mollusks
244 (81.16%), Aeshnidae (8.89%), Bacillariophyceae, Chlorophyceae and Zygnematophyceae (6.06%),
245 Hydrophilidae (2.42%) and Ostracoda (1.47%). In the presence of fish, the abundance of macroinvertebrates
246 was reduced (Fig. 1).

247



248

249 **Fig. 1** Abundance of macroinvertebrates in different treatments and days throughout the experiment. C (control),
 250 F (fish only), M (macroinvertebrates only) and MF (macroinvertebrates + fish). Lower case letters represent
 251 significant differences between treatments ($p < 0.05$). (a) day 0; (b) day 5; (c) day 10; (d) day 15; (e) day 25
 252 and (f) day 30. Values represent the mean and vertical lines the standard deviation \pm SD

253

254 *Macroinvertebrates*

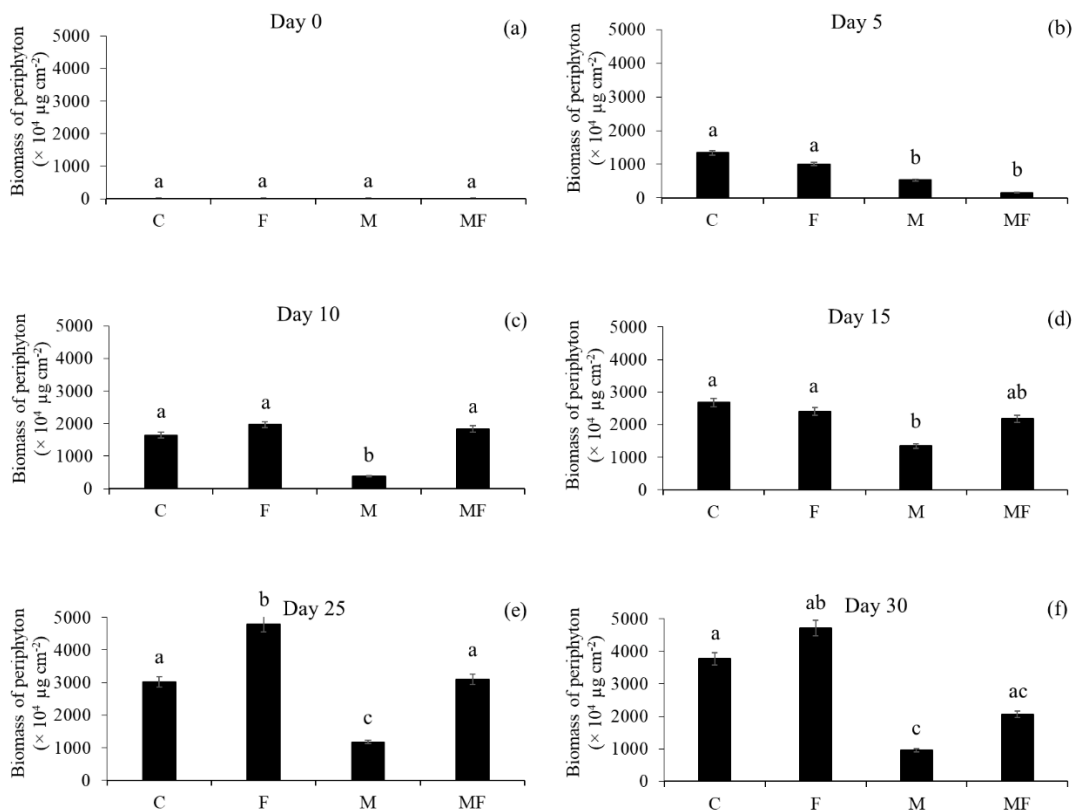
255 The predominant groups of macroinvertebrates were mollusks, Chironomidae larvae, odonates and
 256 ostracods. Abundance of macroinvertebrates ranged from 6 to 226 individuals and differed between treatments
 257 ($F = 30.64$, $p < 0.001$), days ($F = 70.30$, $p < 0.001$) and interaction treatment*days ($F = 8.07$, $p < 0.001$). Higher
 258 abundances were observed in treatment M and differed significantly from treatments C, F and MF ($p < 0.05$;
 259 Fig. 1). During the experiment, herbivores (mollusks) and detritivores (diptera larvae and ostracods) presented
 260 the highest abundances in treatment M (Table S2). Herbivores and carnivores (e.g., odonates) were more

261 abundant in the absence of *P. brevis* (44.18% and 41.14%, respectively), while a reduction in macroinvertebrates
 262 was observed in the presence of *P. brevis* (MF) (Fig. 1).

263

264 *Periphytic algae*

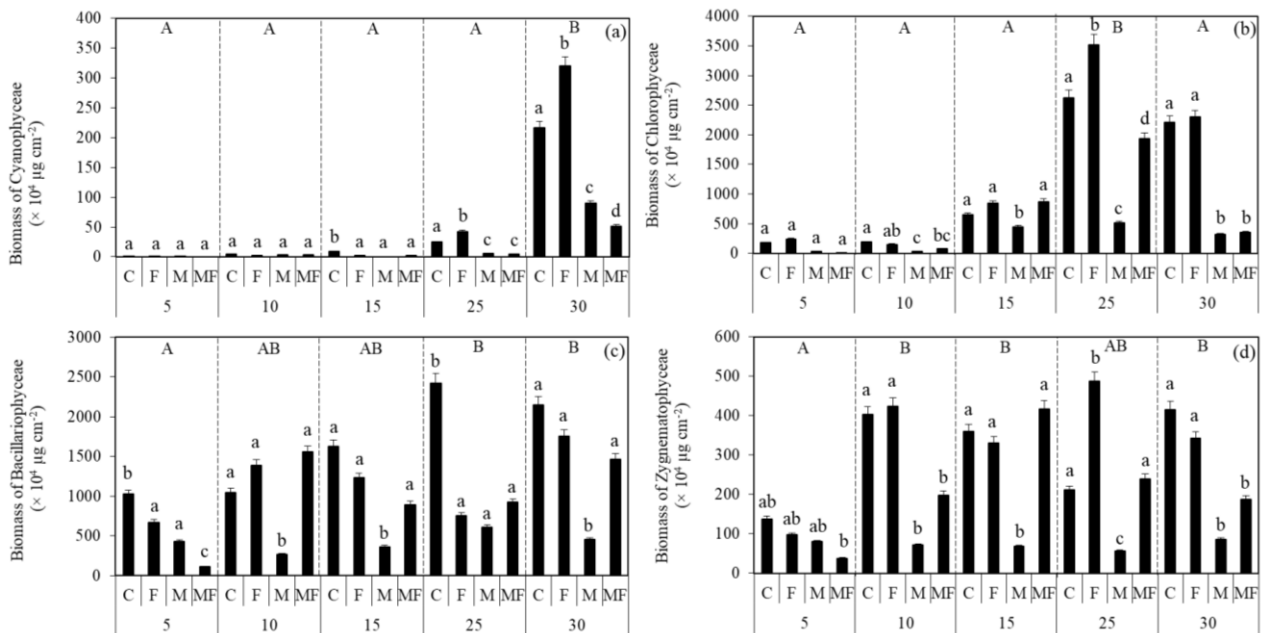
265 Higher total algal biomass was observed in the presence of only fish (F) followed by treatments C, MF
 266 and M, with a variation of 785.67×10^4 to $2,814.36 \times 10^4 \mu\text{g cm}^{-2}$, differing significantly between treatments (F
 267 = 13.76, $p < 0.0001$), days ($F = 103.60$, $p < 0.0001$) and treatment*days interaction ($F = 8.36$, $p < 0.001$) (Fig.
 268 2). In the treatment with macroinvertebrates (M), there were significant reductions in the biomass of periphytic
 269 algae and higher consumption (LRR: -1.09). During the experiment, the macroinvertebrates reduced the biomass
 270 of periphytic algae in the absence of fish. In the treatments without macroinvertebrates (C and F) and in the
 271 interaction between fish and macroinvertebrates (MF), the biomass of the periphytic algae increased (Fig. 2).



272

273 **Fig. 2** Average total biomass ($10^4 \mu\text{g cm}^{-2}$) of the periphytic algae in the different treatments over the days of
 274 the experiment. C (control), F (fish only), M (macroinvertebrates only) and MF (macroinvertebrates + fish).
 275 Lower case letters represent significant differences ($p < 0.05$). (a) day 0; (b) day 5; (c) day 10; (d) day 15; (e)
 276 day 25 and (f) day 30. Values represent the mean and vertical lines the standard deviation \pm SD

277 The predominant groups of periphytic algae were Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Cyanophyceae
 278 and Zygnematophyceae. Cyanophyceae biomass increased significantly in treatments without
 279 macroinvertebrates (C and F) only on days 25 and 30 ($F = 4.76$, $p = 0.0001$; Fig. 3a), differing from treatments
 280 with macroinvertebrates ($F = 3.85$; $p < 0.05$). Chlorophyceae, Bacillariophyceae and Zygnematophyceae
 281 presented the highest biomass in the absence of macroinvertebrates on days 25 and 30 (Fig. 3b, c, d). *P. brevis*
 282 showed a positive effect on the periphytic algae biomass with LRR of 0.18. The factors (treatment and day)
 283 showed significant isolated and interaction effects on the biomass of the periphytic algae (Table 1).



284
 285 **Fig. 3** Average biomass ($10^4 \mu\text{g cm}^{-2}$) of the classes of periphytic algae in the different treatments and days of
 286 the experiment. C (control), F (fish only), M (macroinvertebrates only) and MF (macroinvertebrates + fish).
 287 Lower case letters represent significant differences between treatments and asterisks over the days of the
 288 experiment ($p < 0.05$). (a) Cyanophyceae; (b) Chlorophyceae; (c) Bacillariophyceae and (d)
 289 Zygnematophyceae. Values represent the mean and vertical lines \pm SD

290

291

292

293

294

295 **Table 1** Summary of the linear mixed effects models of macroinvertebrates, fish and day and their possible
 296 interactions on the mean total biomass of the periphytic algae

Factors	F	p
Macroinvertebrates	33.46	0.0001
Fish	7.29	0.008
Day	103.6	0.0002
Macroinvertebrates × Day	19.49	0.0002
Macroinvertebrates × Fish	0.54	0.46
Fish × Day	5.51	0.02
Macroinvertebrates × Fish × Day	0.06	0.79

297

298 The individual and interaction effects of macroinvertebrates and fish showed a significant relationship
 299 with the biomass of periphytic algal classes (Table 2). In treatments without macroinvertebrates, the biomasses
 300 of algal classes were higher. Macroinvertebrates reduced algae biomass and consumed different algal classes
 301 (Fig. 3; Table 2). The total biomass of the algal classes differed between treatments ($F = 20.74$, $p = 0.002$), days
 302 ($F = 23.30$, $p = 0.0001$) and in the interaction treatment*days ($F = 2.57$, $p = 0.007$). Biomass of the algal classes
 303 increased significantly throughout the experiment, except on days 5 and 10 for the classes Cyanophyceae and
 304 Chlorophyceae (Fig. 3a, b).

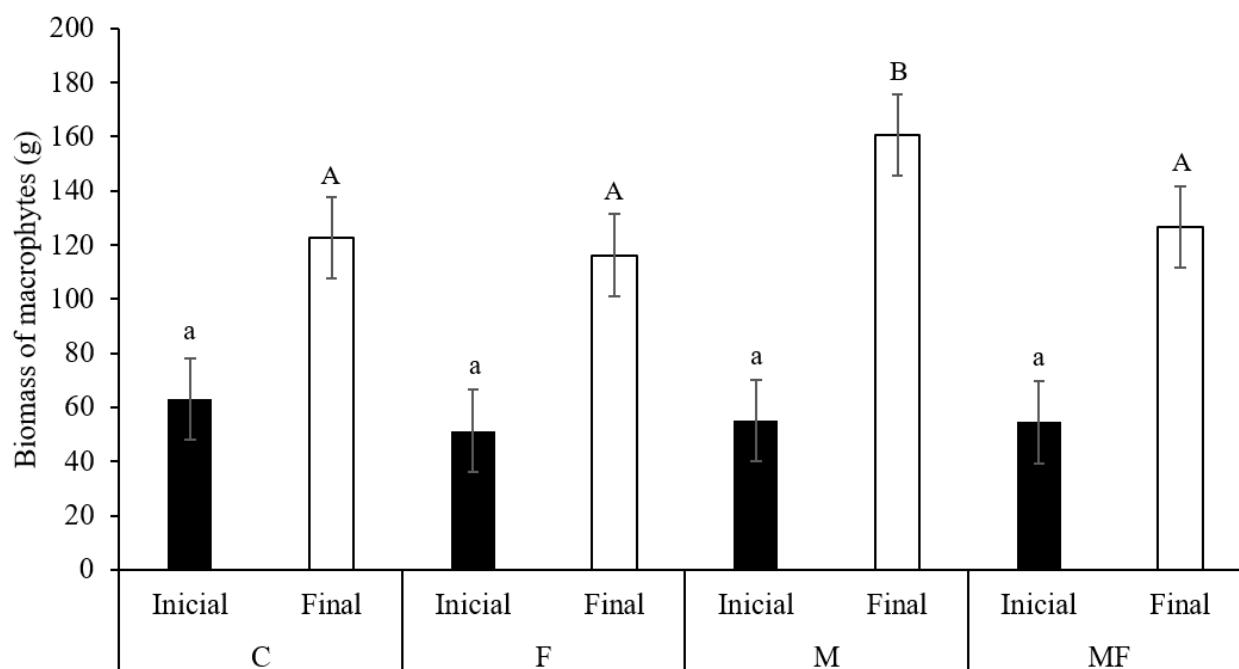
305

306 **Table 2** Anova (*one-way*) summarized of the effects of macroinvertebrates, fish and macroinvertebrates * fish
 307 interaction on the biomass of the periphytic algal classes during the experiment

Class	Macroinvertebrates		Fish		Macroinvertebrates × Fish	
	F	p	F	p	F	p
Bacillariophyceae	18.75	0.0004	0.82	0.04	6.61	0.01
Chlorophyceae	9.66	0.002	3.88	0.05	0.14	0.007
Cyanophyceae	4.45	0.03	0.85	0.03	0.26	0.006
Zygnematophyceae	36.21	0.0005	1.50	0.22	5.15	0.02

308 *Macrophytes*

309 In treatment M, the highest biomass of *E. crassipes* was observed, with 160.25g (Fig. 4). In the presence
 310 of only macroinvertebrates (M), the final biomass of *E. crassipes* increased almost threefold ($\times 2.9$), compared
 311 to the initial biomass and differed significantly from the treatments C, F and MF ($p < 0.05$). The final average
 312 biomass of *E. crassipes* in the treatment MF was not significantly different from the final biomass observed in
 313 the treatments C and F (Fig. 4). Significant differences were observed in *E. crassipes* biomass from the
 314 beginning to the end of the experiment in all treatments.



315

316 **Fig. 4** Average biomass (g) of *Eichhornia crassipes* in different treatments at the beginning and end of the
 317 experiment. C (control), F (fish only), M (macroinvertebrates only) and MF (macroinvertebrates + fish). Lower
 318 case letters represent significant differences ($p < 0.05$) at the beginning and upper case letters at the end of the
 319 experiment. Values represent the mean and vertical lines \pm SD

320

321 **Discussion**

322 During the experiment, we recorded that the structure of the food web was strongly modified by the
 323 native species *P. brevis*. Top-down regulation was decisive for the modifications of the food web communities
 324 in the studied system. The first hypothesis was accepted, since native fish reduced the abundance of
 325 macroinvertebrates through predation and allowed an increase in the biomass of periphytic algae and a reduction

326 in the biomass of *E. crassipes*. The second hypothesis was also accepted, since in the absence of fish, we
327 observed that macroinvertebrates had a strong negative effect on the biomass of periphytic algae and a positive
328 effect on the growth of *E. crassipes*. The decrease in the biomass of periphytic algae by macroinvertebrates
329 contributed to the increase in macrophyte biomass due to reduced competition between primary producers.

330 In treatments with macroinvertebrates, the periphytic algae biomass was reduced with a greater negative
331 effect of macroinvertebrates when compared to the interaction effect with *P. brevis*. In field experiments,
332 Iglesias et al. (2017) observed a decrease in zooplankton and macroinvertebrates and significant increase of
333 phytoplankton in temperate and subtropical lakes with omnivorous fish; however, epiphyton biomass was not
334 reduced by omnivorous fish in either region. Previous studies in temperate and subtropical regions have shown
335 that the biomass of periphytic algae was reduced by herbivorous macroinvertebrates and zooplankton
336 (Hillebrand 2002; Dunck et al. 2018). Yang et al. (2020) verified that the mollusk *Radix swinhoei* Adams, 1866
337 reduced the biomass of epiphyton and large filamentous algae, such as *Spirogyra* spp. and *Oedogonium* spp., in
338 both low and high nutrient concentration conditions.

339 In addition to trophic interactions, the effect of time caused by the succession stage on the periphytic
340 algae was observed throughout the experiment. Changes in the succession pattern of periphytic algae depend
341 on a complex set of interactions between habitat characteristics, environmental conditions, biotic factors and
342 nutrient availability (McCormick and Stevenson 1991; Stevenson 1996; Ferragut and Bicudo 2010).
343 Experimental studies have shown that nutrients and light availability can redirect the trajectory of succession
344 (Sekar et al. 2002; Vercellino and Bicudo 2006; Ferragut and Bicudo 2010). In our study, we observed that the
345 periphytic algae biomass was reduced or inhibited in the presence of macroinvertebrates. Therefore, the effect
346 of macroinvertebrates is another factor that influences the succession of periphytic algae in tropical reservoirs.

347 In the treatment with macroinvertebrates only (M), Chlorophyceae, Zygnematophyceae and
348 Bacillariophyceae showed the lowest biomass when compared to C, F and MF. These algae are rich in starches,
349 lipids and unsaturated fatty acids and are important energy sources for fish and macroinvertebrates
350 (Vadeboncoeur and Power 2017). Invertebrates with reduced mobility (e.g., chironomids and snails) have low
351 caloric demands and consume low-profile algae (e.g., prostrate, such as small diatoms), while active
352 invertebrates (e.g., odonates and coleopterans) require higher amounts of calories and consume high-profile
353 algae (e.g., filamentous algae) (Vadeboncoeur and Power 2017; Dunck et al. 2018).

354 In the absence of *P. brevis*, the reduced periphytic algae biomass caused by macroinvertebrates favored
355 an increase in the biomass of *E. crassipes*. The control of periphyton biomass by herbivores has been observed
356 in experimental laboratory studies (Dunck et al. 2018; Chirwa et al. 2019). Yang et al. (2020) found that the
357 reduction of epiphyton biomass by herbivores favored the increase in biomass of the submerged macrophyte
358 *Vallisneria denseserrulata* (Makino), due to less shading on the macrophyte's surface caused by algae and
359 competition for nutrients. Several herbivorous species can remove periphytic algae from the surface of
360 macrophytes, inducing the growth and increased biomass of submerged macrophytes (Mormul et al. 2018; Ye
361 et al. 2019) and floating macrophytes, as seen in this study. Smith (2014) observed a reduction in the floating
362 macrophyte biomass caused by competition for nutrients with filamentous algae, metaphyton and periphyton.
363 The author points out that periphytic algae colonize the roots, stems and leaves of floating macrophytes and that
364 competition for nutrients and light determine the reduction of aquatic macrophytes. In our experiment, the
365 biomass of *E. crassipes* decreased in high periphytic algae biomass, probably due to competition for nutrients.

366 Biomass of the native species *P. brevis* was higher in the treatment with macroinvertebrates compared
367 to the treatment without them. Therefore, the individual and interaction effect of *P. brevis* showed greater food
368 preference for macroinvertebrates. Benthivorous fish select larger and more nutritious foods, such as
369 macroinvertebrates (Vander Zanden and Vadeboncoeur 2002), and like omnivorous fish, their sense of smell
370 and vision is adapted to selecting large food items (McCollum et al. 1998). Liboriussen et al. (2005) found that
371 omnivorous fish exert a strong predatory effect on macroinvertebrates compared to periphyton in lakes with
372 clear and cloudy waters, since the fish consumed larvae of Chironomidae and mollusks due to their larger body
373 sizes. Our results showed the important role that *P. brevis* plays in structuring the macroinvertebrate and
374 periphytic algae communities in tropical regions.

375 Omnivorous fish prefer to eat diatoms, which are rich in unsaturated fatty acids (e.g., eicosapentaenoic
376 acid) that help their metabolism, and avoid ingesting cyanobacteria, which are rich in saturated fatty acids
377 (Strandberg et al. 2015; Munubi et al. 2018). Cyanobacteria are considered nutritionally poor food items and
378 can produce cyanotoxins that are harmful to aquatic biota (Hilborn and Beasley 2015). In addition, the
379 morphology of cyanobacteria prevents smaller-sized herbivores, such as cladocerans, from consuming them
380 because cyanobacteria can clog their filtering apparatuses and kill them (DeMott et al. 2001). Another important

381 feature is the presence of mucilaginous sheaths that make it difficult to ingest large filaments and colonies and
382 make cyanobacteria unpalatable (Ger et al. 2016).

383 The absence of unsaturated fatty acids and sterols in cyanobacteria are responsible for reducing the
384 growth of invertebrates (Basen et al. 2011). However, Groendahl and Fink (2017) found that the growth rates
385 of the mollusk *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) were greater or equal when submitted to filamentous
386 cyanobacteria (*Cylindrospermum* sp. and *Lyngbya halophila* Hansgirg 1893) and eukaryotic algae, so that
387 gastropods were less susceptible to the limitation of polyunsaturated fatty acids than other freshwater
388 invertebrates. Our results show that macroinvertebrates can consume and inhibited the growth of cyanobacteria.
389 Thus, the top-down control exerted by macroinvertebrates during the experiment significantly reduced the
390 cyanobacterial biomass. These results highlight the important effects macroinvertebrate herbivory has on
391 cyanobacteria, possibly due to their low food selectivity.

392

393 **Conclusions**

394 In this study, the abundance of macroinvertebrates and the biomass of periphytic algae and macrophyte
395 was principally determined by top-down forces. These results helped to understanding of the ecology of tropical
396 lakes and the regulation of periphytic algae and macrophyte growth. Our results support the view that the native
397 species *P. brevis* has a strong predatory role affecting macroinvertebrates, caused the reduction of the periphytic
398 algae biomass. Macroinvertebrates efficiently reduced the biomass of different periphytic algal classes,
399 especially in the absence of *P. brevis*. The reduction of the periphytic algae biomass favored increase the
400 biomass of the free floating macrophyte *Eichhornia crassipes*. Thus, the addition of fish with predation potential
401 on macroinvertebrates proved to be an efficient method to increase biomass of periphytic algae in tropical
402 reservoirs.

403

404 **Acknowledgment**

405 This work was supported by the Brazilian National Council of Technological and Scientific Development -
406 CNPq, Brazil (grant ID 305829/ 2019-0), and financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de
407 Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001, for granting a scholarship to SLNF. We also
408 thank the anonymous reviewers for their valuable comments and suggestions on our article.

409 **Authors' contributions**

410 Silvano Lima Nascimento Filho: Conceptualization, Methodology, Validation, Data curation, Formal analysis,
411 Writing - original draft, Writing - review & editing. Ariadne do Nascimento Moura: Conceptualization,
412 Supervision, Methodology, Writing - review & editing.

413

414 **Availability of data and material**

415 Data, associated metadata, and calculation tools will be made available on request to the corresponding
416 author (ariadne_moura@hotmail.com).

417

418 **Declarations:**

419

420 **Conflict of interest**

421 The authors declare that they have no conflict of interest.

422

423 **Ethics approval**

424 The use of fish was authorized by the Animal Use Ethics Committee of the Federal Rural University of
425 Pernambuco (Process 23082.009799/2018-70).

426

427 **Research involving Human Participants and/or Animals**

428 The use of fish was authorized by the Animal Use Ethics Committee of the Federal Rural University of
429 Pernambuco (Process 23082.009799/2018-70).

430

431 **References**

432 Agência Pernambucana de Águas e Climas – APAC (2019). <http://www.apac.pe.gov.br>. Acessado em 20 de
433 março de 2019

- 434 Aguilera MA, Valdivia N, Broitman BR (2015) Herbivore-alga interaction strength influences spatial
435 heterogeneity in a kelp-dominated intertidal community. PloS one 10:e0137287-e0137287.
436 <https://doi:10.1371/journal.pone.0137287>
- 437 Akinbile CO, Yusoff MS (2012) Assessing water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) and lettuce (*Pistia stratiotes*)
438 effectiveness in aquaculture wastewater treatment. Int. J. Phytoremediation 14:201-211.
439 <https://doi:10.1080/15226514.2011.587482>
- 440 Almeida V, Dantas Ê, Melo-Júnior M, Bittencourt-Oliveira M, Moura A (2009) Zooplanktonic community of
441 six reservoirs in northeast Brazil. Braz J Biol 69:57-65. [https://doi.org/10.1590/S1519-
442 69842009000100007](https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000100007)
- 443 Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, de Moraes Gonçalves JL, Sparovek G (2013) Köppen's climate
444 classification map for Brazil. Meteorol Z 22:711-728. <https://doi:10.1127/0941-2948/2013/0507>
- 445 Barker JE, Hutchens Jr. JJ, Luken JO (2014) Macroinvertebrates associated with water hyacinth roots and a root
446 analog. Freshw Sci 33:159-167. <https://doi:10.1086/674173>
- 447 Basen T, Martin-Creuzburg D, Rothhaupt K-O (2011) Role of essential lipids in determining food quality for
448 the invasive freshwater clam *Corbicula fluminea*. J N AM BENTHOL SOC 30:653-664.
449 <https://doi:10.1899/10-087.1>
- 450 Bezerra LAV, Angelini R, Vitule JRS, Coll M, Sánchez-Botero JI (2018) Food web changes associated with
451 drought and invasive species in a tropical semiarid reservoir. Hydrobiologia 817:475-489.
452 <https://doi:10.1007/s10750-017-3432-8>
- 453 Cao Y, Li W, Jeppesen E (2014) The response of two submerged macrophytes and periphyton to elevated
454 temperatures in the presence and absence of snails: a microcosm approach. Hydrobiologia 738:49-59.
455 <https://doi:10.1007/s10750-014-1914-5>
- 456 Carey MP, Wahl DH (2010) Native fish diversity alters the effects of an invasive species on food webs. Ecology
457 91:2965-2974. <https://doi.org/10.1890/09-1213.1>
- 458 Carpenter SR, Cole JJ, Hodgson JR, Kitchell JF, Pace ML, Bade D, Cottingham KL, Essington TE, Houser JN,
459 Schindler DE (2001) Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. Ecol
460 Monogr 71:163–186. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2001\)071\[0163:TCNALP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2001)071[0163:TCNALP]2.0.CO;2)

- 461 Chellappa S, Bueno RM, Chellappa T, Chellappa NT, Val VMF (2009) Reproductive seasonality of the fish
462 fauna and limnoecology of semi-arid Brazilian reservoirs. *Limnologica* 39:325-329.
463 <https://doi.org/10.1016/j.limno.2009.06.003>
- 464 Chen J et al (2020) Effects of benthivorous fish disturbance and snail herbivory on water quality and two
465 submersed macrophytes. *Sci Total Environ* 713:136734.
466 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136734>
- 467 Chirwa ER, Mtethiwa A, Jere WL, Kassam D (2019) Effects of common carp and African catfish on plankton,
468 periphyton, benthic macroinvertebrates in pond ecosystem. *Aquat Biol* 28:91-100.
469 <https://doi.org/10.3354/ab00713>
- 470 Cochran-Biederman, JL, Wyman, KE, French, WE, Loppnow, GL (2015) Identifying correlates of success and
471 failure of native freshwater fish reintroductions. *Conserv Biol* 29:175-186.
472 <https://doi.org/10.1111/cobi.12374>
- 473 Coetzee JA, Jones RW, Hill MP (2014) Water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae), reduces benthic
474 macroinvertebrate diversity in a protected subtropical lake in South Africa. *Biodivers Conserv* 23:1319-
475 1330. <https://doi:10.1007/s10531-014-0667-9>
- 476 Dantas DDF, Rubim PL, de Oliveira FA, da Costa MRA, de Moura CGB, Teixeira LH, Attayde JL (2019)
477 Effects of benthivorous and planktivorous fish on phosphorus cycling, phytoplankton biomass and
478 water transparency of a tropical shallow lake. *Hydrobiologia* 829:31-41. [https://doi:10.1007/s10750-](https://doi:10.1007/s10750-018-3613-0)
479 [018-3613-0](https://doi:10.1007/s10750-018-3613-0)
- 480 Demi LM, Simon KS, Stephen M. Coghlan J, Saunders R, Anderson D (2012) *Anadromous alewives* in linked
481 lake–stream ecosystems: do trophic interactions in lakes influence stream invertebrate communities?
482 *Freshw Sci* 31:973-985. <https://doi:10.1899/11-124.1>
- 483 DeMott WR, Gulati RD, Van Donk E (2001) *Daphnia* food limitation in three hypereutrophic Dutch lakes:
484 Evidence for exclusion of large-bodied species by interfering filaments of cyanobacteria. *Limnol*
485 *Oceanog* 46:2054-2060. <https://doi:10.4319/lo.2001.46.8.2054>
- 486 Detmer TM, Wahl DH (2019) Trophic cascade strength is influenced by size frequency distribution of primary
487 consumers and size-selective predation: examined with mesocosms and modeling. *Aquat Sci* 81:52.
488 <https://doi:10.1007/s00027-019-0648-x>

- 489 Dunck B, Amaral DC, Fernandes UL, Santana NF, Lopes TM, Rodrigues L (2018) Herbivory effects on the
490 periphytic algal functional diversity in lake ecosystems: an experimental approach. *Hydrobiologia*
491 816:231-241. <https://doi:10.1007/s10750-018-3587-y>
- 492 Fang L, Wong PK, Lin L, Lan C, Qiu JW (2010) Impact of invasive apple snails in Hong Kong on wetland
493 macrophytes, nutrients, phytoplankton and filamentous algae. *Freshw Biol* 55:1191-1204.
494 <https://doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02343.x>
- 495 Ferragut C, de Campos Bicudo D (2010) Periphytic algal community adaptive strategies in N and P enriched
496 experiments in a tropical oligotrophic reservoir. *Hydrobiologia* 646:295-309.
497 <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0168-0>
- 498 Ger KA, Urrutia-Cordero P, Frost PC, Hansson L-A, Sarnelle O, Wilson AE, Lürling M (2016) The interaction
499 between cyanobacteria and zooplankton in a more eutrophic world. *Harmful Algae* 54:128-144.
500 <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.12.005>
- 501 Gordillo-Guerra JG, Guevara G, Reinoso-Flórez G (2020) A practical device for evaluating periphyton
502 colonization dynamics in tropical shallow wetlands. *Limnologica* 81:125755.
503 <https://doi.org/10.1016/j.limno.2020.125755>
- 504 Groendahl S, Fink P (2017) High dietary quality of non-toxic cyanobacteria for a benthic grazer and its
505 implications for the control of cyanobacterial biofilms. *BMC Ecology* 17:1-17.
506 <https://doi:10.1186/s12898-017-0130-3>
- 507 Gurgel LdL, Verani JR, Chellappa S (2012) Reproductive ecology of *Prochilodus brevis* an endemic fish from
508 the semiarid region of Brazil. *Sci World J* <https://doi.org/10.1100/2012/810532>
- 509 Hedges LV, Gurevitch J, Curtis PS (1999) The meta-analysis of response ratios in experimental ecology.
510 *Ecology* 80:1150-1156. [https://doi:10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1150:tmaorr\]2.0.co;2](https://doi:10.1890/0012-9658(1999)080[1150:tmaorr]2.0.co;2)
- 511 Hilborn ED, Beasley VR (2015) One health and cyanobacteria in freshwater systems: animal illnesses and
512 deaths are sentinel events for human health risks. *Toxins* 7:1374-1395.
513 <https://doi.org/10.3390/toxins7041374>
- 514 Hillebrand H (2009) Meta-analysis of grazer control of periphyton biomass across aquatic ecosystems. *J Phycol*
515 45:798-806. <https://doi:10.1111/j.1529-8817.2009.00702.x>

- 516 Hillebrand H, Dürselen CD, Kirschtel D, Pollinger U, Zohary T (1999) Biovolume calculation for pelagic and
517 benthic microalgae. *J Phycol* 35:403-424. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x>
- 518 Hillebrand H, Kahlert M, Haglund A-L, Berninger U-G, Nagel S, Wickham S (2002) Control of microbenthic
519 communities by grazing and nutrient supply. *Ecology* 83:2205-2219. [https://doi:10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2205:comcbg\]2.0.co;2](https://doi:10.1890/0012-9658(2002)083[2205:comcbg]2.0.co;2)
- 520
- 521 Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical*
522 *Journal: Journal of Mathematical Methods in Biosciences* 50:346-363.
523 <https://doi:10.1002/bimj.200810425>
- 524 Iglesias C et al (2017) Fish but not macroinvertebrates promote trophic cascading effects in high density
525 submersed plant experimental lake food webs in two contrasting climate regions. *Water* 9:1-17.
526 <https://doi.org/10.3390/w9070514>
- 527 James CS, Eaton JW, Hardwick K (2006) Responses of three invasive aquatic macrophytes to nutrient
528 enrichment do not explain their observed field displacements. *Aquat Bot* 84:347-353.
529 <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.01.002>
- 530 Jeppesen E, Mehner T, Winfield IJ, Kangur K, Sarvala J, Gerdeaux D, Rask M, Malmquist HJ, Holmgren K,
531 Volta P, Romo S (2012) Impacts of climate warming on the long-term dynamics of key fish species in
532 24 European lakes. *Hydrobiologia* 694:1-39. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1182-1>
- 533 Jeppesen E et al (2011) Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in
534 the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive
535 (WFD). *Hydrobiologia* 676:279-297. <https://doi:10.1007/s10750-011-0831-0>
- 536 Jeppesen E, Lauridsen TL, Mitchell SF, Christoffersen K, Burns CW (2000) Trophic structure in the pelagial
537 of 25 shallow New Zealand lakes: changes along nutrient and fish gradients. *J Plankton Res* 22:951-
538 968. <https://doi:10.1093/plankt/22.5.951>
- 539 Jones JI, Sayer CD (2003) Does the fish–invertebrate–periphyton cascade precipitate plant loss in shallow lakes?
540 *Ecology* 84:2155-2167. <https://doi.org/10.1890/02-0422>
- 541 Koroleff F (1976) Determination of nutrients: In: Grasshoff K (ed) *Methods of Seawater Analysis*, Verlag
542 Chemie, Weinheim, Germany, pp 117-187

- 543 Lemmens P, Declerck SA, Tuytens K, Vanderstukken M, De Meester L (2018) Bottom-up effects on biomass
544 versus top-down effects on identity: a multiple-lake fish community manipulation experiment.
545 Ecosystems 21:166-177. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0144-x>
- 546 Li KY, Liu ZW, Hu YH, Yang HW (2009) Snail herbivory on submerged macrophytes and nutrient release:
547 Implications for macrophyte management. Ecol Eng 35:1664-1667.
548 <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2008.05.009>
- 549 Li W et al (2019) Effects of nutrient enrichment and *Bellamya aeruginosa* (Reeve) presence on three submerged
550 macrophytes. Hydrobiologia 833:95-105. <https://doi:10.1007/s10750-019-3884-0>
- 551 Liboriussen L, Jeppesen E, Bramm ME, Lassen MF (2005) Periphyton-macroinvertebrate interactions in light
552 and fish manipulated enclosures in a clear and a turbid shallow lake. Aquat Ecol 39:23-39.
553 <https://doi:10.1007/s10452-004-3039-9>
- 554 Lund J, Kipling C, Le Cren E (1958) The inverted microscope method of estimating algal numbers and the
555 statistical basis of estimations by counting. Hydrobiologia 11:143-170.
556 <https://doi.org/10.1007/BF00007865>
- 557 Mackereth FJH, Heron J, Talling JF (1978) Water analysis: some revised methods for limnologists. Scientific
558 Publications
- 559 Maunder MN, Punt AE (2004) Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches. Fish Res
560 70:141-159. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.08.002>
- 561 Mazzeo N et al. (2010) Trophic cascade effects of *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) in
562 subtropical lakes food webs: a mesocosm approach. Hydrobiologia 644:325-335.
563 <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0197-8>
- 564 McCollum EW, Crowder LB, McCollum SA (1998) Complex interactions of fish, snails, and littoral zone
565 periphyton. Ecology 79:1980-1994. [https://doi:10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1980:ciofsa\]2.0.co;2](https://doi:10.1890/0012-9658(1998)079[1980:ciofsa]2.0.co;2)
- 566 McCormick PV, Stevenson RJ (1991) Mechanisms of Benthic Algal Succession in Lotic Environments.
567 Ecology 72:1835-1848. <https://doi.org/10.2307/1940982>
- 568 Menezes RF, Attayde JL, Lacerot G, Kosten S, Souza LC, Costa LS, Van Nes EH, Jeppesen E (2012) Lower
569 biodiversity of native fish but only marginally altered plankton biomass in tropical lakes hosting

- 570 introduced piscivorous *Cichla* cf. *ocellaris*. Biol Invasions 14:1353-1363.
571 <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0159-8>
- 572 Merritt RW, Cummins KW, Berg MB (2017) Trophic relationships of macroinvertebrates. In: Hauer FR,
573 Lamberti GA (ed) Methods in Stream Ecology, 3^a edn. Academic Press, Boston, pp 413-433
- 574 Mo S, Zhang X, Tang Y, Liu Z, Kettridge N (2017) Effects of snails, submerged plants and their coexistence
575 on eutrophication in aquatic ecosystems. Knowl Manag Aquat Ecosyst 418:44-50.
576 <https://doi.org/10.1051/kmae/2017034>
- 577 Monnerjahn U (2011) Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) re-introduction in Germany: a status report on national
578 programmes and activities. J Appl Ichthyol 27:33-40. [https://doi.org/10.1111/j.1439-](https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01849.x)
579 [0426.2011.01849.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01849.x)
- 580 Mormul RP, Ahlgren J, Brönmark C (2018) Snails have stronger indirect positive effects on submerged
581 macrophyte growth attributes than zooplankton. Hydrobiologia 807:165-173.
582 <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3391-0>
- 583 Morris K, Bailey PC, Boon PI, Hughes L (2003) Alternative stable states in the aquatic vegetation of shallow
584 urban lakes. II. Catastrophic loss of aquatic plants consequent to nutrient enrichment. Mar Freshw Res
585 54:201-215. <https://doi.org/10.1071/MF02003>
- 586 Moulton TP, Souza ML, Silveira RML, Krsulovic FAM, Silveira MP, de Assis JCF, Francischetti CN (2010)
587 Patterns of periphyton are determined by cascading trophic relationships in two neotropical streams.
588 Mar Freshw Res 61:57-64. <https://doi.org/10.1071/MF08326>
- 589 Munubi RN, McIntyre PB, Vadeboncoeur Y (2018) Do grazers respond to or control food quality? Cross-scale
590 analysis of algivorous fish in littoral Lake Tanganyika. Oecologia 188:889-900.
591 <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4240-1>
- 592 Nagdali SS, Gupta PK (2002) Impact of mass mortality of a mosquito fish, *Gambusia affinis* on the ecology of
593 a fresh water eutrophic lake (Lake Naini Tal, India). Hydrobiologia 468:45-51.
594 <https://doi.org/10.1023/A:1015270206187>
- 595 Nieoczym M, Kloskowski J (2015) Responses of epibenthic and nektonic macroinvertebrate communities to a
596 gradient of fish size in ponds. J Limnol 74:50-62. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.981>

- 597 O'Farrell I, De Tezanos Pinto P, Rodríguez PL, Chaparro G, Pizarro HN (2009) Experimental evidence of the
598 dynamic effect of free-floating plants on phytoplankton ecology. *Freshw Biol* 54:363-375.
599 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02117.x>
- 600 Ousterhout BH, Graham SR, Hasik AZ, Serrano M, Siepielski AM (2018) Past selection impacts the strength
601 of an aquatic trophic cascade. *Functional Ecology* 32:1554-1562. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13102>
- 602
- 603 Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, Heisterkamp S, Van Willigen B, Maintainer R (2017) Package 'nlme'
604 Linear and nonlinear mixed effects models, version 3
- 605 Ripple WJ, Estes JA, Schmitz OJ, Constant V, Kaylor MJ, Lenz A, Motley JL, Self KE, Taylor DS, Wolf C
606 (2016) What is a trophic cascade?. *Trends Ecol Evol* 31:842-849.
607 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.08.010>
- 608 Ros, J (1979) *Práctica de Ecología*. Barcelona, Omega
- 609 Santos TRd, Ferragut C (2018) Changes in the taxonomic structure of periphytic algae on a free-floating
610 macrophyte (*Utricularia foliosa* L.) in relation to macrophyte richness over seasons. *Acta Bot Brasilica*
611 32:595-601. <http://dx.doi.org/10.1590/0102-33062018abb0031>
- 612 Sekar R, Nair KVK, Rao VNR, Venugopalan VP (2002) Nutrient dynamics and successional changes in a lentic
613 freshwater biofilm. *Freshw Biol* 47:1893-1907. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00936.x>
- 614 Shurin JB (2001) Interactive effects of predation and dispersal on zooplankton communities. *Ecology* 82:3404-
615 3416. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3404:IEOPAD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3404:IEOPAD]2.0.CO;2)
- 616 Smith SDP (2014) The roles of nitrogen and phosphorus in regulating the dominance of floating and submerged
617 aquatic plants in a field mesocosm experiment. *Aquat Bot* 112:1-9.
618 <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.07.001>
- 619 Stevenson CF, Demes KW, Salomon AK (2016) Accounting for size-specific predation improves our ability to
620 predict the strength of a trophic cascade. *Ecol Evol* 6:1041-1053. <https://doi.org/10.1002/ece3.1870>
- 621 Stevenson RJ (1996) An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats. *Algal ecology. Freshw*
622 *Benth Ecosystems* 2:3-30.

- 623 Strandberg U, Taipale SJ, Hiltunen M, Galloway AWE, Brett MT, Kankaala P (2015) Inferring phytoplankton
624 community composition with a fatty acid mixing model. *Ecosphere* 6:1-18.
625 <https://doi.org/10.1890/ES14-00382.1>
- 626 Strickland, JDH, Parsons, TRA (1972) A practical handbook of seawater analysis. B Fish Res Board Can
- 627 Symons CC, Shurin JB (2016) Climate constrains lake community and ecosystem responses to introduced
628 predators. *Proceedings of the Royal Society B: Biol Sci* 283:20160825.
629 <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0825>
- 630 Taylor BW, Flecker AS, Hall RO (2006) Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse
631 tropical river. *Science* 313:833-836. <https://doi:10.1126/science.1128223>
- 632 Teixeira-de Mello F, Meerhoff M, Pekcan-Hekim Z, Jeppesen E (2009) Substantial differences in littoral fish
633 community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshw Biol* 54:1202-
634 1215. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02167.x>
- 635 Utermöhl H (1958) Zur Vervollkommnung der quantitative Phytoplankton-Methodik. *Mitt Int Ver Theor Angew*
636 *Limnol* 9:1-38. <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>
- 637 Vadeboncoeur Y, Power ME (2017) Attached algae: the cryptic base of inverted trophic pyramids in
638 freshwaters. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 48:255-279. [https://doi:10.1146/annurev-ecolsys-121415-
639 032340](https://doi:10.1146/annurev-ecolsys-121415-032340)
- 640 Vander Zanden MJ, Vadeboncoeur Y (2002) Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes.
641 *Ecology* 83:2152-2161. [https://doi:10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2152:faioaba\]2.0.co;2](https://doi:10.1890/0012-9658(2002)083[2152:faioaba]2.0.co;2)
- 642 Vercellino IS, Bicudo DdC (2006) Sucessão da comunidade de algas perifíticas em reservatório oligotrófico
643 tropical (São Paulo, Brasil): comparação entre período seco e chuvoso. *Braz J Bot* 29:363-377.
644 <https://doi.org/10.1590/S0100-84042006000300004>
- 645 Warfe DM, Barmuta LA (2006) Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater
646 macrophyte community. *Oecologia* 150:141-154. [https://doi: 10.1007/s00442-006-0505-1](https://doi:10.1007/s00442-006-0505-1)
- 647 Yang L et al (2020) Mesocosm experiment reveals a strong positive effect of snail presence on macrophyte
648 growth, resulting from control of epiphyton and nuisance filamentous algae: Implications for shallow
649 lake management. *Sci Total Environ* 705:135958. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135958>

650 Ye J, Tang Y, Zhang X, Zhong P, Liu Z (2019) Omnivorous shrimp *Neocaridina denticulata* sinensis enhances
651 the growth of submerged macrophyte *Vallisneria denseserrulata*. *Knowl Manag Aquat Ecosyst* 420:32-
652 37. <https://doi.org/10.1051/kmae/2019025>

653

654

655

656

657

658

659

660

661

662

663

664

665

666

667

668

669

670

671

672

673

674

675

676

677

678
679
680
681
682
683
684
685
686
687
688
689
690
691
692
693
694
695
696
697
698
699

Supplementary Material

Journal: Aquatic Ecology

Article title: Strong top-down effects of omnivorous fish and macroinvertebrates on periphytic algae and macrophytes in a tropical reservoir

Authors: Silvano Lima do Nascimento Filho¹, Ariadne do Nascimento Moura^{1*}

¹Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE, R. Manuel de Medeiros, s/n - Dois Irmãos, Recife - PE, 52171-900, Brazil.

*email: ariadne_moura@hotmail.com

700 **Table S1** Abiotic water limnological variables during the experiment in the Jazigo reservoir. DIN - Dissolved inorganic nitrogen (\pm standard deviation)

Abiotic limnological variables from water	Day of experiment					
	0	5	10	15	25	30
Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	24.36 (± 0.06)	25.13 (± 0.15)	25.83 (± 0.12)	25.03 (± 0.06)	26.26 (± 0.06)	25.20 (± 0.1)
Salinity (ppt)	0.12	0.12	0.12	0.12	0.12	0.12
pH	7.98 (± 0.09)	8.00 (± 0.05)	8.04 (± 0.1)	7.49 (± 0.1)	7.56 (± 0.59)	7.81 (± 0.14)
Electric conductivity ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	246.10 (± 0.36)	250.33 (± 1.72)	256.00 (± 0.96)	252.10 (± 3.25)	263.21 (± 0.87)	261.82 (± 1.65)
Dissolved oxygen (mg L^{-1})	5.23 (± 0.51)	5.74 (± 0.34)	5.98 (± 0.09)	6.19 (± 0.38)	6.63 (± 0.23)	6.23 (± 0.53)
Light intensity ($\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	1081.63 (± 4.63)	548.22 (± 27.12)	731.95 (± 147.33)	913.25 (± 0.21)	1002.00 (± 0.57)	821.21 (± 0.11)
Total dissolved solids (mg L^{-1})	161.75 (± 0.17)	162.76 (± 0.72)	163.56 (± 0.4)	583.46 (± 144)	166.8 (± 0.35)	169.43 (± 0.38)
Nitrate ($\mu\text{g L}^{-1}$)	12.22 (± 0.06)	5.27 (± 0.11)	1.41 (± 0.17)	15.07 (± 1.06)	3.97 (± 0.35)	1.88 (± 0.11)
Nitrite ($\mu\text{g L}^{-1}$)	1.44 (± 0.02)	0.86 (± 0.13)	0.86 (± 0.12)	0.86 (± 0.09)	0.57 (± 0.03)	1.15 (± 0.01)
Ammonia ($\mu\text{g L}^{-1}$)	3.09 (± 0.01)	14.44 (± 1.2)	41.28 (± 3.4)	27.86 (± 0.1)	1.03 (± 0.04)	10.32 (± 1.56)
DIN ($\mu\text{g L}^{-1}$)	16.76 (± 1.24)	20.52 (± 2.01)	43.55 (± 0.06)	43.80 (± 0.05)	5.58 (± 0.01)	13.35 (± 1.01)
Total phosphorus ($\mu\text{g L}^{-1}$)	51.39 (± 0.14)	54.41 (± 0.11)	39.29 (± 0.05)	39.29 (± 0.49)	48.36 (± 4.5)	45.34 (± 2.36)

Table S2 Abundance of macroinvertebrates with herbivorous, detritivorous and carnivorous eating habits during the experiment in treatments C (control), F (fish only), M (macroinvertebrates only) and MF (macroinvertebrates + fish)

Day	Treatment	Herbivorous	Detritivorous	Carnivorous
0	C	2.00	0.50	0.75
	F	7.25	0.00	1.00
	M	4.50	0.25	0.75
	MF	1.75	3.25	1.00
5	C	6.50	6.00	3.25
	F	14.00	8.00	5.25
	M	17.00	15.00	24.50
	MF	6.00	12.25	17.50
10	C	11.75	14.75	12.50
	F	10.25	9.75	15.00
	M	73.00	37.25	40.25
	MF	27.00	25.75	13.75
15	C	15.75	15.50	3.25
	F	10.75	14.50	4.75
	M	67.00	61.75	18.75
	MF	28.75	23.25	11.25
25	C	15.75	14.00	9.25
	F	9.00	28.25	6.50
	M	144.00	50.75	10.50
	MF	14.00	37.00	2.75
30	C	57.00	44.00	6.25
	F	29.00	61.00	2.00
	M	121.00	88.75	10.75
	MF	27.00	54.25	1.75

Considerações finais



1 6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

2 Nossos resultados mostram os atributos estruturais das algas perifíticas e macroinvertebrados
3 em um reservatório tropical foram direcionados principalmente pela complexidade morfológica das
4 macrófitas e por variáveis físico-químicas da água. Destacamos a importância da manutenção de
5 diferentes espécies de macrófitas para o aumento da diversidade de algas perifíticas e
6 macroinvertebrados, e, possivelmente, para um melhor funcionamento do ecossistema aquático
7 tropical.

8 Os filtros ambientais (físicos, químicos e biológicos) atuaram positivamente sobre a
9 diversidade beta de algas perifíticas. As diferentes espécies e complexidades morfológicas de
10 macrófitas favoreceram o aumento da riqueza e diversidade beta de algas perifíticas. Nas macrófitas
11 mais complexas, a diversidade beta e a rotatividade de espécies foram maiores, enquanto, nas
12 macrófitas menos complexas, o componente de aninhamento foi maior. Portanto, a complexidade do
13 habitat promovido pelas macrófitas e os filtros ambientais são importantes na determinação da
14 diversidade beta de algas perifíticas. A diversidade beta e seus componentes são ferramentas eficientes
15 para estabelecer estratégias de conservação e manutenção do funcionamento dos ecossistemas
16 aquáticos.

17 Considerando as repostas das algas perifíticas e macroinvertebrados às diferentes
18 complexidades morfológicas das macrófitas realizamos um experimento *in situ* em mesocosmos para
19 entender os efeitos da biomanipulação de espécies topo de cadeia na estrutura das comunidades
20 aquáticas. Nós manipulamos a presença de uma espécie de peixe onívoro para controlar a biomassa
21 dos macroinvertebrados e algas perifíticas. A introdução do peixe onívoro reduziu significativamente
22 a biomassa dos macroinvertebrados e favoreceu indiretamente o aumento da biomassa das algas
23 perifíticas e redução da biomassa das macrófitas.

24 Na ausência do peixe onívoro, verificamos um aumento da biomassa dos macroinvertebrados
25 e conseqüentemente a redução das algas perifíticas e aumento da biomassa das macrófitas, indicando

26 o efeito de herbivoria realizado pelos macroinvertebrados sobre as algas perifíticas. Os
27 macroinvertebrados foram eficientes no controle das cianobactérias perifíticas, uma vez que foram
28 capazes de reduzir a biomassa das algas verdes, diatomáceas e cianobactérias. Com isso, os peixes
29 onívoros são predadores eficientes no controle da biomassa das algas perifíticas e dos
30 macroinvertebrados em reservatórios tropicais.

31 Os resultados contribuíram para o aumento do conhecimento dos fatores ambientais que
32 impulsionam as algas perifíticas e macroinvertebrados em regiões tropicais. Outras pesquisas são
33 necessárias devido à escassez de estudos a longo prazo com algas perifíticas e macrófitas em
34 reservatórios tropicais. Essa escassez de estudos é maior quando visa avaliar os efeitos de espécies
35 nativas topo de cadeia na estrutura das comunidades e funcionamento dos ecossistemas aquáticos
36 tropicais.

Divulgação científica



7 DIVULGAÇÃO CIENTÍFICA, ATIVIDADES E PUBLICAÇÕES

Cartaz de divulgação científica: MOURA, A.N.; AMORIM, C.A.; CARNEIRO, C.R.V.; DINIZ, A.S.; NASCIMENTO FILHO, S.L. **Animais invisíveis no Açude de Apipucos: Zooplâncton como indicador da qualidade da água**. Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2017.

Cartaz de divulgação científica: MOURA, A.N.; DINIZ, A.S.; NASCIMENTO FILHO, S.L.; CARNEIRO, C.R.V. **Cianobactérias tóxicas do açude de Apipucos**. Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2017.

Organização e participação da **Semana C da Ciência do Programa de Pós-Graduação em Botânica - PPGB**. Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE. 17 a 25 de outubro de 2018. Atividades de Divulgação Científica em espaços públicos da cidade do Recife: Parque da Jaqueira, Praia de Boa Viagem e Espaço Ciência – Museu Interativo de Ciência de Pernambuco. Público-alvo: sociedade em geral, estudantes e professores do ensino fundamental e médio. Disponível em: <https://www.instagram.com/semanadaciencia/> (Instagram @semanadaciencia).

Minicurso ministrado na **XIII Semana de Biologia: Ciência e Tecnologia na Formação dos Profissionais das Ciências Biológicas**. Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco. Título: **Introdução à Limnologia**. 16 a 18 de outubro de 2018. Carga horária: 12h.

Trabalho apresentado no **XVII Congresso Brasileiro de Ficologia**. Título: **Efeitos da complexidade estrutural de macrófitas sobre a comunidade de epífitas em um reservatório tropical**. 26 à 30 de novembro de 2018.

Orientação da aluna de graduação em Licenciatura em Ciências Biológicas Helenita Vitória Nery Farias. Título do projeto: **Diatomáceas estuarinas de Pernambuco**. Início: 2021. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco. (Co-orientador).

Participação no projeto de pesquisa **“Avaliação dos efeitos do petróleo (hidrocarbonetos e derivados) sobre as comunidades fitoplanctônica e fitobentônica em estuários pernambucanos”**.

Agência de fomento financiadora do projeto de pesquisa: Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE).

Cartaz de divulgação científica: AMORIM, C.A.; DINIZ, A.S.; NASCIMENTO FILHO, S.L.; MOURA, A.N. **Cianobactérias da Barragem do Tapacurá: Consequências e Controle**. Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2021.

Cartaz de divulgação científica: DINIZ, A.S.; AMORIM, C.A.; NASCIMENTO FILHO, S.L.; MOURA, A.N. **Macrófitas Aquáticas: o que sabemos sobre elas?** Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2021.

Cartaz de divulgação científica: NASCIMENTO FILHO, S.L.; DINIZ, A.S.; AMORIM, C.A.; MOURA, A.N. **Comunidades Aquáticas do reservatório Jazigo, Serra Talhada, região Nordeste do Brasil**. Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2021. Divulgação em faculdades e escolas do município de Serra Talhada, PE.

Carta de divulgação científica: NASCIMENTO FILHO, S.L.; MOURA, A.N. **Fortes efeitos top-down do peixe onívoro e macroinvertebrados sobre algas perifíticas e macrófitas em um reservatório tropical**. Público-alvo: sociedade em geral, estudantes e professores do ensino fundamental e médio. Divulgação por meio do site do PPGB e do Laboratório de Ficologia (LABFIC), Associação Brasileira de Limnologia e no Instagram e Facebook.

Comunidades aquáticas do reservatório Jazigo, Serra Talhada, região Nordeste do Brasil

Qual a importância das macrófitas ou plantas aquáticas?



As macrófitas servem como importante fonte de alimento para peixes, aves e mamíferos, além de fornecer abrigo para peixes e camarão recém nascidos e pequenos animais.

A presença dessas plantas favorece o crescimento de muitas espécies de animais e algas que são fundamentais para a boa qualidade da água.

Peixe nativo e algas presentes no reservatório Jazigo



Prochilodus brevis Steindachner, 1875 conhecida popularmente por curimatã é uma espécie nativa da região Nordeste. Esse peixe se alimenta de matéria orgânica, pequenos animais e algas. Além disso é bastante explorada na pesca predatória, sendo uma das espécies nativas mais utilizada como fonte de proteína.

As algas são organismos microscópicos, ou seja, invisível a olho nu e que são responsáveis pela produção de oxigênio. Um estudo publicado em 2021 mostrou que a curimatã pode reduzir a quantidade de animais aquáticos e aumentar a densidade de algas. <https://doi.org/10.1007/s10452-021-09853-6>

A presença das macrófitas é importante para aumentar a quantidade de animais e algas que servem de alimento para a curimatã. Essa interação entre os organismos é fundamental para manter a boa qualidade da água e alta diversidade de espécies de animais e algas.

Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade - PPGBio/UFRPE
Equipe Técnica: Silvano Lima do Nascimento Filho, Anamaria Silva Diniz, Cihelio Alves Amorim & Ariadne do Nascimento Moura.
Laboratório de Ficologia - Taxonomia e Ecologia de Microalgas - LABFIC
<http://labficologia.ufrpe.br/>

Tiragem: 100 cópias

Fotos: Silvano Lima

Apoio



8 NORMAS DE SUBMISSÃO DAS REVISTAS CIENTÍFICAS

1 Aquatic Sciences

<https://www.springer.com/journal/27/submission-guidelines>

2 Anais da Academia Brasileira de Ciências

<https://www.scielo.br/journal/aabc/about/#instructions>

3 Aquatic Ecology

<https://www.springer.com/journal/10452/submission-guidelines>