



PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

DAVI FREIRE DA COSTA

RELAÇÃO PRODUTIVIDADE-DIVERSIDADE EM COMUNIDADE
FITOPLANCTÔNICA DE RESERVATÓRIOS DO SEMIÁRIDO NORDESTINO DO
BRASIL

CAMPINA GRANDE – PB

2014

DAVI FREIRE DA COSTA

RELAÇÃO PRODUTIVIDADE-DIVERSIDADE EM COMUNIDADE
FITOPLANCTÔNICA DE RESERVATÓRIOS DO SEMIÁRIDO NORDESTINO DO
BRASIL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação (PPGEC) da Universidade Estadual da Paraíba (UEPB), como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

ORIENTADOR:

Ênio Woclyli Dantas

CAMPINA GRANDE – PB

2014

É expressamente proibida a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano da dissertação.

C837r Costa, Davi Freire da.
Relação produtividade-diversidade em comunidade fitoplanctônica de reservatórios do semiárido nordestino do Brasil. [manuscrito] / Davi Freire da Costa. - 2014.
90 p. : il.

Digitado.
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação, 2014.
"Orientação: Prof. Dr. Ênio Woclyli Dantas, Departamento de Ciências Biológicas e Sociais Aplicadas".

1. Fitoplâncton. 2. Nutrientes. 3. Biomassa. 4. Ecologia. I. Título.

21. ed. CDD 577

DAVI FREIRE DA COSTA

RELAÇÃO PRODUTIVIDADE-DIVERSIDADE EM COMUNIDADE
FITOPLANCTÔNICA DE RESERVATÓRIOS DO SEMIÁRIDO NORDESTINO DO
BRASIL

Aprovado em 20 de 02 de 2014

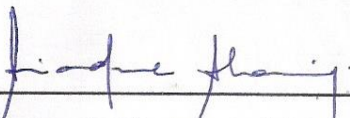
MEMBROS DA BANCA EXAMINADORA

Orientador:



Dr. Ênio Wocylis Dantas – Presidente/ UEPB

Examinadores:



Dra. Ariadne de Nascimento Moura – Titular/ UFRPE



Dr. José Etham de Lucena Barbosa – Titular/ UEPB

Dr. Cleber Ibraim Salimon – Suplente/ UEPB

Dra. Luciana Gomes Barbosa – Suplente/ UFPB

CAMPINA GRANDE – PB

2014

Dedicatória

Aos meus pais, Creusa e Róbério e minha irmã Amanda, que sempre estiveram ao meu lado, incentivando meus estudos e me fortalecendo no amor e na confiança. A todos aqueles que em sinal de amizade contribuíram gentilmente na construção deste trabalho!

Agradecimento

“Gratidão, significa que a energia recebida deve ser devolvida”.

Partindo deste pensamento (a Lei da Gratidão), só posso sentir que o desenvolvimento deste trabalho é parte da devolução de toda energia do amor e do respeito adquirida na vivência com todos os amigos. A fonte desta energia para mim está na natureza e na vontade de conhecê-la, porque mesmo aquilo que é “inventado” do homem tem origem nela e é graças a ela. Retribuo humildemente esta energia com meus estudos. Este trabalho está longe de ser meramente uma realização pessoal, simplesmente porque ele só existe porque amigos o construíram junto a mim!

Meus melhores amigos são minha família... Em especial minha mãe, meu pai e minha irmã que representam uma base sólida na qual sei que posso contar sempre, responsáveis por terem criado um ambiente muito sadio onde pude crescer como indivíduo. Minha família também são meus amigos, aqueles quem escolhi participar da minha vida. Então tanto faz a genética... Assim, não posso deixar de lembrar a ajuda que recebi de muitos camaradas durante o mestrado. Agradeço:

Ao Prof. Dr. José Etham de Lucena Barbosa por ter me acolhido em seu projeto de pesquisa, fornecendo suporte material para execução de meu trabalho de mestrado e a ajuda oferecida pelo pessoal do laboratório de Ecologia Aquática da Universidade Estadual da Paraíba (UEPB) – campus I liderado por Etham.

Ao técnico de laboratório da UEPB Adriano pela gentileza de me ensinar os procedimentos para análises químicas e me acompanhar nas análises que fiz.

À Camila que além de me ajudar em minhas visitas ao campo para coletar dados, junto a Adna me hospedaram várias vezes quando precisei estar em Campina Grande, foram sempre muito gentis comigo! Agradeço ao meu amigo Alcides também pela hospitalidade! Agradeço aos outros companheiros que estiveram em campo comigo: Daianne, Marília, Paulo e Silvana e aos motoristas da UEPB.

À Equipe Jampa: Amanda Mota, Estevam, Jéssica, Leandro e Tainá. Minhas idas e vindas entre João Pessoa/Campina Grande sempre foram muito divertidas na companhia destas pessoas!

A todos do laboratório de botânica da UEPB – campus V, em especial a: Alan, Thainá, e Amanda Coutinho pelo companheirismo durante horas e horas de trabalho no laboratório e pelas boas rizadas.

A todas as pessoas amigas que pude contar para as muitas atividades do mestrado, aos professores e coordenadoras Thelma Lúcia Pereira Dias e Joseline Molozzi!

Por fim, agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Ênio Wocylí Dantas. Este amigo que está comigo desde minha graduação em Ciências Biológicas, me ensinando cada vez mais. Com quem espero compartilhar ainda muitas conquistas. Agradeço Ênio, por acreditar em mim e ter me apoiado seja nos momentos fáceis ou difíceis do meu caminho acadêmico! Obrigado a todos!

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Relação dos reservatórios utilizados para o estudo e seus respectivos, municípios aos quais são pertencentes, rios de origem, coordenadas geográficas, capacidades máximas, volumes médios durante o período de coleta.....	38
Tabela 2: Riqueza local observada (S); riqueza local estimada (Chao2), riqueza regional observada (S_{reg}), dissimilaridade regional (D_{reg}) e biomassa fitoplanctônica ($mg.L^{-1}$).....	39
Tabela 3: Resultado da análise de regressão para função linear e quadrática.....	40
Tabela 4: Modelos mais parcimoniosos descritores dos padrões de riqueza (S, Chao2 e S_{reg}) gerados pela análise de GLM.....	41
Tabela suplementar 1: Composição e ocorrência das espécies nos compartimentos dos reservatórios estudados.....	55
Tabela suplementar 2: O resultado da análise de Modelos Lineares Generalizados (GLM) para o conjunto de dados da riqueza observada (S), da riqueza estimada (Chao2) e da riqueza observada regional (S_{reg}).....	61

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** análise de regressão (escala local): a1- de S e a2- de Chao2 em função da concentração de nitrato; b1 - do log de S e b2- do log de Chao2 em função do log da concentração de fósforo total; e c1- do log de S e c2- do log de Chao2 em função do log da biomassa fitoplanctônica..... 42
- Figura 2:** análise de regressão (escala regional): a- de Sreg em função da concentração de nitrato média; b- do log de Sreg em função do log da concentração de fósforo total média; e c- do log de Sreg em função do log da biomassa fitoplanctônica média..... 43
- Figura 3:** análise de regressão do log da dissimilaridade regional na composição de espécies em função: a- do log da concentração de fósforo total média e b- do log da biomassa fitoplanctônica média..... 44

Resumo: A relação entre a produtividade do ecossistema e diversidade biológica ou PDR (do inglês “*productivity-diversity relationships*”) tornou-se uma área de pesquisa em ecologia que tem contribuído cada vez mais para o conhecimento sobre o funcionamento dos ecossistemas. Os ecologistas têm verificado variações na forma desta PDR, tais como linear positiva ou negativa, unimodal em forma de “corcunda” ou em forma de “U” e sem relação descrita. Existem evidências que a PDR é linear positiva em escala regional e unimodal em escala local quando a dissimilaridade regional na composição de espécies aumenta com a produtividade em sistemas lagunares. No entanto, encontram-se na literatura, variações na forma da PDR em fitoplâncton na escala local, o que permite sugerir que fatores ambientais podem interferir localmente nesta relação. Reservatórios são ecossistemas espacialmente heterogêneos, pois apresentam compartimentos com condições que variam de lântica na barragem até lótica no rio tributário. Este trabalho objetivou: avaliar a forma da PDR em fitoplâncton de reservatórios em escala local (compartimentos) e regional (reservatórios); avaliar a relação entre a dissimilaridade regional na composição de espécies e produtividade média regional; e testar o potencial de fatores ambientais, tais como medidas de produtividade e outros fatores físicos e químicos como descritores da diversidade fitoplanctônica nas escalas espaciais adotadas. Para isto, foram escolhidos 23 pontos de amostragem distribuídos em sete reservatórios localizados na bacia hidrográfica do rio Paraíba, semiárido nordestino do Brasil. Amostras foram coletadas nestes pontos para determinação da disponibilidade de nutrientes (nitrogênio total, amônia, nitrito, nitrato, fósforo total e ortofosfato), biomassa e riqueza fitoplanctônica. Utilizou-se a disponibilidade de nutrientes e biomassa fitoplanctônica como medidas de produtividade e a riqueza de espécies como medida de diversidade. Alguns fatores físicos e químicos da água, tais como temperatura, pH, condutividade elétrica, turbidez, oxigênio dissolvido, sólidos totais dissolvidos e salinidade foram obtidos através de equipamento de campo. Análises de regressão foram feitas para verificar a forma da relação entre as medidas de produtividade e a diversidade, e entre a dissimilaridade regional na composição de espécies e a produtividade média regional. Análises de modelos lineares generalizados foram feitas para testar o potencial de fatores ambientais como descritores da riqueza fitoplanctônica. A forma da PDR não variou com a escala espacial, foram observadas relações lineares negativas e unimodais. A dissimilaridade regional diminuiu com a produtividade média regional. Os modelos indicaram que a riqueza local foi influenciada por fatores físicos e químicos além das medidas de produtividade. Conclui-se que a forma da PDR foi independente da escala espacial utilizando reservatórios como unidades de estudo, situação atribuída ao efeito da eutrofização em reduzir as diferenças entre a composição de

espécies dos compartimentos dentro de cada reservatório, gerando perdas na diversidade destes ecossistemas. Além disso, a análise dos modelos mostraram indícios que a PDR em escala local pode ser influenciada por fatores físicos e químicos do ambiente.

Palavras-chave: fitoplâncton, nutrientes, biomassa, riqueza, escala espacial.

Abstract: The relationship between ecosystem productivity and biological diversity or PDR (English "productivity-diversity relationships") has become a research area in ecology that has contributed to increasing knowledge about the functioning of ecosystems. Ecologists have found variations in the shape of PDR, such as positive or negative linear, unimodal "hump-shaped" or "U-shaped" and unrelated described. There is evidence that PDR is positive linear in regional scale and unimodal in local scale when the regional dissimilarity in species composition increases with productivity in lagoon systems. However, there are in literature, variations in the PDR in phytoplankton on a local scale, which allows us to suggest that environmental factors may affect this relationship locally. Reservoirs are spatially heterogeneous ecosystems, since they have compartments with conditions ranging from lentic in dam until lotic in tributary. This study aimed to: assess the shape of the PDR in phytoplankton reservoirs in local (compartments) and regional (reservoirs) scale; assess the relationship between regional dissimilarity in species composition and regional average productivity; and test the potential of environmental factors such as productivity measures and other physical and chemical factors as descriptors of phytoplankton diversity on scale spatial adopted. For this, were chosen 23 sampling points distributed in seven reservoirs located in the watershed of the river Paraíba, semi-arid northeast of Brazil. Samples were collected at these points to determine the availability of nutrients (total nitrogen, ammonia, nitrite, nitrate, orthophosphate and total phosphorus), phytoplankton biomass and richness. It was used the nutrient availability and phytoplankton biomass as measures of productivity and species richness as a measure of diversity. Some physical and chemical factors of water, such as temperature, pH, conductivity, turbidity, dissolved oxygen, total dissolved solids and salinity were obtained from field equipment. Regression analyses were performed to verify the shape of the relationship between measures of productivity and diversity, and between regional dissimilarity in species composition and the regional average productivity. Generalized linear models analyses were done to test the potential of environmental factors as descriptors of the richness of phytoplankton. The shape of the PDR did not vary with spatial scale, linear

negative and unimodal relationships were observed. The regional dissimilarity decreased with the regional average productivity. The models indicated that local richness was influenced by physical and chemical factors besides productivity measures. It was concluded that the form of PDR was independent of spatial scale using reservoirs as units of study, situation attributed to the effect of eutrophication on reducing the differences between the species composition of the compartments within each reservoir, generating losses in the diversity of these ecosystems. Furthermore, analysis of the models showed indications that the PDR on a local scale can be influenced by physical and chemical environmental factors.

Keywords: phytoplankton, nutrients, biomass, richness, spatial scales

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
1.1. Representações da Produtividade.....	1
1.2. Representações da Diversidade.....	4
1.3. Tipos de relação produtividade-diversidade.....	6
1.4. As bases teóricas utilizadas para a explicação da PDR.....	11
1.5. Estudos com a comunidade fitoplanctônica de reservatórios do semiárido nordestino do Brasil.....	14
2. OBJETIVOS GERAIS E ESPECÍFICOS DA DISSERTAÇÃO.....	16
2.1. Geral.....	16
2.2. Específicos.....	16
3. PERGUNTA E HIPÓTESE DO TEMA GERAL DA DISSERTAÇÃO.....	16
3.1. Pergunta.....	16
3.2. Hipótese.....	16
4. MANUSCRITO DA DISSERTAÇÃO (Relação produtividade-diversidade em comunidade fitoplanctônica de reservatórios do semiárido nordestino do Brasil)	
Resumo.....	17
Abstract.....	18
4.1. Introdução.....	19
4.2. Materiais e Métodos.....	21
4.2.1. Área de Estudo.....	21
4.2.2. Amostragem e Obtenção dos dados.....	22
4.2.3. Tratamento dos Dados.....	23
4.3. Resultados.....	25
4.4. Discussão.....	27
4.5. Referências Bibliográficas.....	32
4.6. Tabelas e Figuras.....	38
5. CONCLUSÃO GERAL DA DISSERTAÇÃO.....	42
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	44
7. ANEXOS.....	55
7.1. Tabela suplementar 1.....	55
7.2. Tabela suplementar 2.....	61
7.3. Normas de Submissão da Revista PLOS ONE.....	63

1. INTRODUÇÃO GERAL

O tema biodiversidade tem deixado de se restringir a descrição de padrões de distribuição e abundância de espécies e abrange cada vez mais uma abordagem funcional (LANARI; COUTINHO, 2010). Um dos desafios atuais nos estudos de Ecologia consiste em entender não apenas os fatores que influenciam a diversidade biológica, mas também o seu papel no funcionamento dos ecossistemas. Estudos com a comunidade do fitoplâncton têm constatado importantes relações entre a diversidade biológica e processos do ecossistema, tais como, distúrbios ambientais, estabilidade e produtividade primária (p.e. DODSON; ARNOTT; COTTINGHAM, 2000; ELLIOTT; IRISH; REYNOLDS, 2001; DUARTE; MACEDO; FONSECA, 2006; CHALAR, 2008; PTACNIK *et al.*, 2008). Uma vez que a produtividade desempenha papel preponderante para a coexistência de espécies, a relação entre a produtividade e diversidade ou PDR (do inglês “*productivity-diversity relationships*”), tornou-se uma área de pesquisa fundamental na Ecologia moderna (KORHONEN; WANG; SOININEN, 2011). As investigações sobre PDR em comunidade fitoplanctônica (DODSON; ARNOTT; COTTINGHAM, 2000; PTACNIK *et al.*, 2008; KORHONEN; WANG; SOININEN, 2011; CORCORAN; BOEING; 2012) têm contribuído para confirmar que a produtividade não apenas influencia, mas também é afetada pela biodiversidade (CARDINALE *et al.*, 2006a; GROSS; CARDINALE, 2007; GAMFELDT; HILLEBRAND, 2008). A maior parte dos sistemas utilizados nestas investigações é lacustre. No entanto, sistemas mais heterogêneos como reservatórios podem torna-se uma interessante área de estudo, diante do reconhecimento de que a heterogeneidade espacial aumenta a importância da biodiversidade nos processos ecossistêmicos (GRIFFIN *et al.*, 2009), tais como a produtividade. Assim, para iniciar qualquer estudo que vise compreender a PDR alguns tópicos precisam ser revisados, tais como: as diferentes formas de representação da produtividade e diversidade; os tipos de relações produtividade-diversidade constatados nos estudos; as bases teóricas utilizadas para a explicação da PDR. Além disso, torna-se importante considerar como a comunidade fitoplanctônica de reservatórios do semiárido nordestino do Brasil tem sido estudada com finalidade compreender padrões e características da comunidade na qual se deseja utilizar no estudo da PDR.

1.1. Representações da Produtividade

A “produtividade” pode ser definida como uma taxa de fluxo de energia para um sistema, que raramente consegue-se medir de forma direta na natureza (MITTELBAACH *et al.*, 2001). Uma forma reconhecida como direta para representar a produtividade é através da

quantidade de carbono fixado entendida como a produção de nova biomassa por unidade de área por unidade de tempo (p.e. DODSON; ARNOTT; COTTINGHAM, 2000; PORTER *et al.*, 2009; KIRSCH *et al.*, 2012). Em alguns casos é possível obter apenas uma aproximação da produtividade bruta, porque uma parte do carbono fixado é rapidamente respirada e desta forma o valor estimado será sempre menor que o real (DODSON; ARNOTT; COTTINGHAM, 2000). Assim, estudos que utilizam medidas diretas de produtividade raramente são utilizados na literatura devido à dificuldade de realização. Portanto, os autores geralmente contam com medidas substitutas para a produtividade (CUSENS *et al.*, 2012).

Estas medidas incluem, geralmente para sistemas terrestres, a atual evapotranspiração (AET), potencial de evapotranspiração (PET), precipitação, índices latitudinais e altitudinais, média anual de temperatura, sensoriamento remoto através de “*Normalized Difference Vegetation Index*” (NDVI) e biomassa (p.e. MITTELBACH *et al.*, 2001; PAUSAS; AUSTIN, 2001; FOX, 2003; GRONER; NOVOPLANSKY, 2003; VENTERINK *et al.*, 2003; BAILEY *et al.*, 2004; GRACE *et al.* 2007; FLOMBAUM; SALA, 2008; OINDO, 2008). Para sistemas aquáticos, medidas de produtividade incluem a biomassa algal calculada através da concentração de clorofia *a* e do biovolume algal, sensoriamento remoto da cor do oceano através do “*Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor*” (SeaWiFS), a concentração de nutrientes na água entendida como disponibilidade de recurso, a eficiência no uso de recursos calculada através da relação entre a biomassa e a disponibilidade de recursos e a evolução da produção de oxigênio em recipientes de cultura (p.e. LEIBOLD, 1999; INTERLANDI; KILHAM, 2001; PTACNIK *et al.*, 2008; 2010; SPATHARIS *et al.*, 2008; WITMAN *et al.*, 2008; CARDINALE *et al.*, 2009a; KORHONEN; WANG; SOININEN, 2011; CORCORAN; BOEING; 2012).

Pesquisadores sugerem que a maioria destas variáveis pode servir igualmente para estudar padrões de diversidade e produtividade em plantas e outros produtores primários. Mas, quando estudadas em comunidades com mais de um nível trófico estas variáveis devem ser interpretadas de forma diferente porque interações complexas são esperadas entre a produtividade e a diversidade (GRONER; NOVOPLANSKY, 2003). Desta forma, em alguns casos as variáveis representantes da produtividade não podem ser equiparadas, nem mesmo mostrar uma relação qualitativa com a diversidade. Uma vez utilizadas sem critério é possível que alguns padrões amplamente citados de PDR, sejam apenas correlações espúrias entre variáveis (GILLMAN; WRIGTH, 2006; CARDINALE *et al.*, 2009a).

Enquanto que a produtividade é entendida como uma taxa de fluxo de matéria e energia através de diferentes partes do ecossistema, a biomassa refere-se a quantidades ou estados

variáveis de acumulação de massa e energia. Embora os conceitos de produtividade e biomassa sejam diferentes, muitas vezes são confundidos, uma vez que a biomassa tem sido amplamente utilizada como forma de estimar a produtividade (SALA; AUSTIN, 2000; SCURLOCK; JOHNSON; OLSON; 2002). Tanto para ecossistemas terrestres como aquáticos existe um consenso de que assim como a produtividade, o acúmulo de biomassa é um processo ecossistêmico relacionado à fonte de energia do ecossistema o qual a diversidade exerce importante influência (TILMAN; LEHMAN; THOMSON; 1997; YACHI; LOREAU, 1999; REICH *et al.*, 2004; CARDINALE *et al.*, 2006b; 2009; GAMFELDT; HILLEBRAND, 2008; CORCORAN; BOEING; 2012).

Muitas vezes a biomassa é compreendida como uma consequência da eficiência na captura de recursos pela comunidade, condição que a torna uma variável intercambiável com a disponibilidade de recursos tais como nutrientes (HILLEBRAND; CARDINALE, 2010). No entanto, a disponibilidade de nutrientes (nitrogênio e fósforo) em sistemas aquáticos pode não fornecer isoladamente uma medida de produtividade primária porque outros fatores limitantes tais como, temperatura e disponibilidade de luz também variam consideravelmente. Neste caso a biomassa de produtores primários ainda é considerada uma melhor opção de medida de produtividade do ecossistema aquático (CHASE; LEIBOLD, 2002).

O uso da biomassa de plantas como medida de produtividade também não é consenso, por se verificar em alguns casos que os dados de biomassa têm pouca explicação para a variabilidade nos dados de diversidade ou pelo baixo número de relações confiáveis esperadas entre os dados de biomassa e diversidade (GILLMAN; WRIGHT, 2006). No entanto, estas discussões muitas vezes são decorrentes do critério de análise estatística utilizada que impede visualizar o potencial da biomassa como medida de produtividade (MITTELBAACH, 2010).

Outras discussões se apoiam na evidência de que em escala global a produtividade nem sempre se relaciona diretamente com a biomassa, por causa da variabilidade no regime de perturbação exógena que também interfere no acúmulo de biomassa (KEELING; PHILLIPS, 2007). Mas o referido estudo que apresenta esta evidência não descarta que em escalas espaciais menores as relações diretas entre produtividade e biomassa são possíveis. Desta forma a biomassa pode ser uma medida razoável de produtividade em escalas espaciais mais reduzidas.

Estudos que visam compreender a PDR em comunidade fitoplanctônica têm utilizado a biomassa algal, através da clorofila *a* como medida de produtividade (p.e. WEIS; MADRIGAL; CARDINALE, 2008; CARDINALE *et al.*, 2009a; KORHONEN; WANG; SOININEN, 2011). A clorofila *a* é comum a todos os organismos fotossintéticos, além disso,

é o mais abundante pigmento fotossintético. A concentração deste pigmento é utilizada extensivamente para estimar a biomassa fitoplanctônica. Uma importante característica da clorofila *a* é que sua taxa por carbono celular depende de fatores como, temperatura, concentração de nutrientes, intensidade de luz, as condições fisiológicas celulares e a composição taxonômica do fitoplâncton (FELIP; CATALAN, 2000). Por depender de tantos fatores a eficácia da clorofila *a* como medida de produtividade pode ser contestada e exigir métodos muito cuidadosos de aferição.

O biovolume de microalgas é normalmente calculado para avaliar a abundância relativa (como biomassa ou carbono) de algas que co-ocorrem variando em forma e tamanho (HILLEBRAND *et al.* 1999) e assim como a clorofila *a* é uma medida de biomassa utilizada para investigar a PDR no fitoplâncton (e.p. CORCORAN; BOEING; 2012). Tem-se demonstrado que o biovolume e clorofila *a* apresentam relação alométrica, ou seja, a variação no tipo de relação entre estas medidas mostra ser dependente da forma de vida do grupo predominante e do tamanho médio de sua célula (FELIP; CATALAN, 2000). Com isso entende-se que nem sempre ambas as formas de estimar a biomassa algal serão equivalentes e que isto dependerá da diversidade de espécies em suas variedades morfológicas.

1.2. Representações da Diversidade

Assim como a produtividade, a diversidade também assume representações plurais diante de seu conceito muito abrangente. A diversidade biológica representa a complexidade de vida na Terra e tem dimensões fenotípicas, taxonômicas, genotípicas e ecológicas, que podem ser mensuradas no táxon (diversidade genética), através dos táxons (diversidade específica) ou através de ecossistemas (diversidade de paisagens) (WILSEY *et al.*, 2005). Nos estudos de PDR medidas variadas de diversidade são comumente utilizadas tais como, a riqueza de espécies (p.e. BAILEY *et al.*, 2004; SPATHARIS *et al.*, 2008; ŠÍMOVÁ; LI; STORCH, 2013); riqueza de gêneros (p.e. PTACNIK *et al.*, 2008; 2010; KORHONEN; WANG; SOININEN, 2011), índice de equitabilidade de espécies (p.e. WILSEY; POTVIN, 2000; POLLEY; WILSEY; DERNER, 2003; ASSAF; BEYSCHLAG; ISSELSTEIN, 2011); índices de diversidade (Simpson's ou Shannon-Wiener) (p.e. KASSEN *et al.*, 2000; INTERLANDI; KILHAM, 2001; DUARTE; MACEDO; FONSECA, 2006; NI *et al.*, 2007), índice de riqueza específica de Margalef e índice de dominância ecológica (p.e. YONG *et al.*, 2012), diversidade funcional (p.e. LOREAU *et al.*, 2001; FARGIONE *et al.*, 2007; ROSCHER *et al.*, 2012). O conjunto local e regional de espécies (diversidade alfa e gama respectivamente) tem sido abordado como forma de entender como a distribuição da

diversidade em diferentes escalas espaciais pode afetar a PDR (CHASE; LEIBOLD, 2002; CHASE; RYBERG, 2004).

A riqueza de espécies dentre as diferentes formas de medir a diversidade é o foco de muitas teorias em torno da PDR (HILLEBRAND; CARDINALE, 2010). Esta medida leva em consideração que cada espécie contribui igualmente para a diversidade e não considera a abundância ou biomassa dos indivíduos como ocorrem com alguns índices de diversidade e equitabilidade (WILSEY *et al.*, 2005). Uma considerável desvantagem de se utilizar índices de diversidade está no fato de que um mesmo valor pode ser estimado em duas amostras com riquezas totalmente diferentes. Desta forma, o valor obtido para comunidade através do índice de diversidade não permite saber exatamente a natureza da comunidade (MENDES *et al.*, 2008). Além disso, amostras que apresentam elevada riqueza podem conter espécies que estão em dominância na comunidade, ou seja, que são fortemente mais abundantes em relação às outras espécies. Assim, a diversidade será alta quando se considerar a riqueza de espécies, porém baixa quando se considerar um índice de diversidade (MELO, 2008). Neste caso a riqueza de espécie e os índices de diversidade podem ser considerados medidas paradoxais da diversidade e gerar diferentes padrões de PDR.

A riqueza não é o único aspecto da diversidade relacionado com a produtividade, mesmo porque vários mecanismos pelo qual esta relação é possível ocorrem através de mudanças na equitabilidade de espécies, no *turnover* espacial dos táxons (diversidade β) e mudanças no grupo funcional dominante (HILLEBRAND; CARDINALE, 2010). No entanto, é a riqueza de espécies que regula a eficiência pela qual os recursos são capturados e convertidos em tecidos novos para a produção de biomassa (CARDINALE *et al.*, 2006b). Isto explica porque a riqueza não só tem mostrado afetar a biomassa, mas também a equitabilidade de espécies (MULDER *et al.*, 2004).

A riqueza seja de espécies ou de gêneros tem sido utilizada como ferramenta para compreender a PDR em comunidade fitoplanctônica (p.e. DODSON; ARNOTT; COTTINGHAM, 2000; PTACNICK *et al.*, 2008; CARDINALE *et al.*, 2009a; CORCORAN; BOEING, 2012). Entretanto, a identificação de todos os indivíduos para estimar a riqueza torna-se uma tarefa complicada em comunidades preservadas com grande quantidade de microrganismos, por isso é importante padronizar o esforço amostral ao escolher a riqueza de espécie como medida de diversidade (MELO *et al.*, 2008). Além disso, no caso de pequenos organismos com distribuição pouco previsível, fazer uso de estimadores de riqueza é interessante para padronizar a riqueza de espécies esperada num mesmo tamanho amostral (KORHONEN; WANG; SOININEN, 2011).

Contudo, verificamos uma consistente variabilidade nas formas de se mensurar tanto a produtividade como a diversidade. Para se realizar um estudo de PDR, revisar as diferentes formas de medidas de produtividade e da diversidade é importante, pois esta variabilidade pode repercutir na forma como estas medidas se relacionarão. Mesmo porque muitos mecanismos que influenciam a forma da PDR podem estar associados ao tipo de representante utilizado para produtividade e a diversidade.

1.3. Tipos de relação produtividade-diversidade

A forma como a produtividade e a diversidade se relacionam apesar de ser teoricamente importante é muito controversa, isto porque não existe um padrão uniforme de relação. Na tentativa de se sumarizar padrões gerais, ecologistas têm classificado a PDR em cinco formas alternativas: monotônica ou linear positiva, “forma de corcunda” (unimodal), monotônica ou linear negativa, “forma de U” (unimodal) e sem relação descritível (isto é, padrões não significativos) (WHITTAKER, 2010).

Existe pouca compreensão a respeito da causa da variação da forma da PDR. Apesar disso, a pouca controvérsia que a PDR seja geralmente linear positiva em casos de ecossistema de baixo a intermediários níveis de produtividade. Espécies diferem na utilização dos recursos, sendo assim mais espécies podem utilizar um espectro maior de recursos disponíveis e isso leva a uma maior produtividade. No entanto, acima de níveis intermediários de produtividade, as interações fortes e complicadas da competição, do consumo, da perturbação e as escalas espaciais passam a interferir consistentemente na forma da PDR (STRONG, 2010).

Hoffmann e Dodson (2005) verificaram que em lagoas pristinas, tipicamente com baixa produtividade, pode-se registrar uma PDR monotônica positiva, enquanto que lagoas desenvolvidas, tipicamente com alta produtividade, observa-se PDR monotônica negativa pouco significativa. Entretanto, ao reunir os dados obtidos para ambos os tipos de lagoas, pristinas e desenvolvidas, os autores verificaram um padrão unimodal em “forma de corcunda” significativo de PDR. Os autores propõem que o desenvolvimento ou o enriquecimento por nutrientes das lagoas se relaciona de forma unimodal com as espécies devido à interação de duas influências do desenvolvimento: Em baixos níveis, o desenvolvimento beneficia a riqueza por contribuir com nutrientes limitantes para as lagoas; e em níveis altos, o desenvolvimento reduz a riqueza de espécies pela eutrofização e contaminação.

O declínio da diversidade em níveis mais elevados de produtividade é pensado ser devido à exclusão competitiva. A exclusão competitiva pode ser evitada por eventos de mortalidade periódicos, causados por consumidores e por perturbações físicas. Todos estes fatores também geralmente apresentam relação unimodal com a diversidade. No entanto, como os efeitos da produtividade, consumo e perturbação são comumente analisados separadamente, suas interações na natureza parecem indescritíveis (WORM *et al.*, 2002).

Conforme alguns autores, a PDR linear negativa tem sido explicada pela imposição de forças de interações desarmônicas competitivas com o aumento da produtividade (DODSON; ARNOTT; COTTINGHAM, 2000; INTERLANDI; KILHAM, 2001). Para Pärtel, Laanisto e Zobel (2007), a relação negativa da PDR fundiu-se com a relação unimodal em “forma de corcunda”, porque a maioria dos estudos que relatam uma correlação negativa, são focados em ambientes de produtividade de média a alta. Desta maneira, estes autores assumem que toda PDR negativa são meramente PDR em “forma de corcunda” incompletas em que a parte ascendente inicial foi, por desenho amostral ou acidente, não amostradas originalmente (WHITTARKER, 2010).

A PDR unimodal em “forma de U” é teoricamente mais desconhecida. No entanto, o estudo feito por Scheiner e Jones (2002), sobre PDR em plantas vasculares explica a PDR em “forma de U” como resultado da combinação de duas zonas de transição de biomas em extremidades opostas no gradiente de produtividade. Segundo Pärtel, Laanisto e Zobel (2007), por esta forma de PDR ser retratada tão raramente e muitas vezes não haver explicações biológicas viáveis, a PDR “em forma de U” foi fundida com o grupo sem relação descritível. No entanto, Whittarker (2010), entende que a fusão das relações em “forma de U” no grupo sem relação descritível é equivocada, uma vez que a relação em “forma de U” é uma forma da PDR matematicamente equivalente à relação em “forma de corcunda”. Pärtel *et al.*, (2010), apesar de aceitarem que os tipos unimodais em “forma de U” e “forma de corcunda” são matematicamente equivalentes, defendem que não existe uma equivalência ecológica entre estas duas forma da PDR, aceitando que dependendo do tipo do objetivo do estudo diferentes classificações são aceitáveis e válidas.

A diversidade biológica é heterogeneamente distribuída sobre a Terra como consequência da também heterogênea quantidade de energia ou produtividade disponível para a biota. Este princípio tem norteado o entendimento da dependência de escala para forma da PDR (CHASE; LEIBOLD, 2002). Em escalas continentais demonstrou-se que as formas unimodal e monotônica positivas são co-dominantes, enquanto que em escalas regionais

(escalas geográficas menores que os continentes) a forma unimodal tem dominado (MITTELBAACH *et al.*, 2001).

Em ecossistemas aquáticos, dados observados em escala local (entre lagoas) mostram PDR unimodal em “forma de corcunda”, enquanto que em escala regional (entre bacias hidrográficas) pode-se observar uma PDR positiva linear (CHASE; LEIBOLD, 2002). Este padrão dependente da escala ocorre provavelmente conforme é reduzido o nível de dispersão de muitos organismos entre as lagoas. Isto porque se tem registrado que em bacias hidrográficas onde as lagoas encontram-se muito próximas umas das outras, uma maior taxa de dispersão provavelmente anula a dependência de escala, sendo encontrada uma PDR unimodal positiva em ambas as escalas local ou regional (CHASE; RYBERG, 2004).

Venail *et al.*, (2009) demonstraram que a dispersão e a heterogeneidade ambiental podem ser utilizadas para explicar a dependência de escala da relação entre a diversidade funcional e produtividade em microrganismos. Segundo estes autores na escala regional a heterogeneidade ambiental produziu altos níveis de diversidade funcional e foi possível observar uma PDR monotônica positiva. No entanto, eventos de dispersão provocada por efeito de massa aumentou diversidade funcional local, mas resultou em uma não correlação entre a diversidade e produtividade.

Assim, a dispersão de organismos entre comunidades locais torna a composição de espécies destas comunidades mais similares anulando a dependência de escala da forma PDR ou tornando a relação não descritível em escalas mais reduzidas como visto anteriormente. Desta maneira, alguns autores registraram que a dissimilaridade na composição de espécies entre as comunidades locais ou a diversidade beta tende aumentar com a produtividade, tornando mais nítidos os padrões de PDR escala-dependente, observados em seus estudos (STEINER; LEIBOLD, 2004; CHASE; RYBERG, 2004).

Uma alta diversidade beta em altas produtividades tem sido explicada por condições ambientais mais heterogêneas observadas, uma vez que estas condições aumentam a quantidade de estados estáveis alternativos na comunidade, principalmente quando a mudança temporal nas espécies é atribuída na análise (CHASE; LEIBOLD, 2002). Desta forma, uma escala temporal de dependência da PDR também pode ser considerada, quando a mudança temporal das espécies estiver relacionada com a produtividade (CHALCRAFT *et al.*, 2004). Laughlin e Moore (2009), demonstram que o clima pode afetar as interações entre as espécies, tais como a competição entre plantas do semiárido, promovendo variações temporais na forma da PDR. Estes autores encontram uma relação unimodal em anos chuvosos e monotônica positiva em anos secos.

A forma da PDR também tem mostrado diferir entre as zonas temperadas e tropicais do planeta como causa de diferenças na história evolutiva do “*pool*” ou conjunto de espécies. Na zona temperada um pequeno *pool* de espécies para habitats altamente produtivos ocorre devido à raridade dos eventos de especiação e migração, características que estiveram associadas às formas unimodais de PDR. Em contraste, habitats produtivos nos trópicos têm sido relativamente comuns na história evolutiva, resultando em grande conjunto de espécies e em forma monotônica positiva de PDR (PÄRTEL, LAANISTO, ZOBEL, 2007; LAANISTO, URBAS, PÄRTEL, 2008). Experiências de manipulação com micróbios aquáticos mostram evidências de que diferentes estágios da história da assembleia da comunidade destes organismos podem contribuir para a variação na forma da PDR, tais como positivas, em “forma de corcunda”, em “forma de U” ou sem relação descritível (FUKAMI; MORIN, 2003).

Além da dependência de escala, sejam estas nas dimensões espaciais ou temporais, também se tem sugerido que a forma da PDR é táxon-dependente (WHITTAKER; HEEGAARD, 2003), apesar de esta ser pouco evidente, e gerar opiniões conflituosas entre os pesquisadores. Waide *et al.*, (1999) encontrou que a forma unimodal de PDR foi a mais frequente entre os estudos envolvendo plantas e a forma monotônica positiva foi mais frequente entre os estudos envolvendo animais. Mittelbach *et al.*, (2001), verificou que a forma unimodal foi a mais comum para PDR em plantas, mas que nenhuma forma foi predominante para PDR em animais.

Groner e Novoplansky (2003), concluíram que a forma da PDR em animais varia com o tipo de medida de produtividade utilizado, principalmente em comunidades com mais de um nível trófico, por tornar mais complexa as interações entre produtividade e diversidade. No entanto, para plantas e outros produtores primários esses autores concluem que tipo de medida de produtividade não interferiu na forma da PDR visto que os padrões encontrados foram similares. Através da meta-análise realizada por Cusens *et al.*, (2012), se é proposto que as variações na forma da PDR em animais tem sido resultado de métodos inadequados de análise dos dados. A análise do banco de dados por estes autores demonstra que forma monotônica positiva da PDR em animais predominou em todas as escalas espaciais de observação, tanto em ecossistemas terrestres como aquáticos e entre vertebrados, invertebrados, homeotermos e poiquilotermos.

A forma da PDR em produtores primários pode variar com o tipo de medida de diversidade utilizado. Pesquisadores estudando comunidades de plantas (MULDER *et al.*, 2004) e o fitoplâncton (LEWANDOWSKA *et al.*, 2012) encontraram forma monotônica

positiva da PDR utilizando a riqueza como medida de diversidade e monotônica negativa quando a equitabilidade foi utilizada como medida de diversidade.

Experimentos artificiais com comunidades de microrganismos, tais como o fitoplâncton, evidenciam as relações entre os papéis ecológicos realizados pelos micróbios e a diversidade (MCGRADY-STEED; HARRIS; MORIN, 1997; STEINER *et al.*, 2005) e análises em larga escala observacional tem demonstrado que as relações são semelhantes às conhecidas para os organismos macroscópicos (PTACNIK *et al.*, 2008). Stomp *et al.*, (2011), observou em seu estudo que a riqueza de espécies fitoplanctônicas aumentou em função da saturação na concentração de clorofila *a*, da área do hábitat e da temperatura da água, e que efeitos semelhantes da produtividade, área de hábitat e temperatura nos padrões de diversidade são comumente observados para macrorganismos.

Em relação ao funcionamento dos ecossistemas, tem sido proposto que a riqueza local de espécies de microrganismos sempre é o suficiente para conduzir as funções do ecossistema (PTACNIK *et al.*, 2008). Isto porque devido o enorme potencial de dispersão de microrganismos muitas espécies são encontradas em vastas áreas espaciais (FINLAY, 2002; HORNER-DEVINE; CARNEY; BOHANNAN, 2004), o que tem sido base para o consenso de que a distribuição espacial dos micróbios não é limitada e que o número de espécies presentes em uma comunidade com a fitoplanctônica, torna-se apenas uma questão das condições ambientais (PTACNIK *et al.*, 2008). Dodson, Arnott; Cottingham, 2000, demonstraram que uma forma unimodal de PDR para o fitoplâncton mostrou-se dependente da área dos ambientes estudados. Lewandowska *et al.*, (2012), verificou que o impacto positivo da riqueza de espécies fitoplanctônica sobre a produtividade primária dependeu de outros fatores ambientais tais como a limitação de nutrientes e pastagem.

Outros autores evidenciam que distúrbios ambientais e processos estocásticos podem interferir na PDR. Kondoh (2001) conclui em seu estudo que a relação unimodal produtividade-diversidade e distúrbio-diversidade ocorrem por causa do efeito oposto da produtividade e do distúrbio na competição. Assim o autor verifica que enquanto o aumento da produtividade favorece os competidores superiores, o aumento nos níveis de distúrbios favorece os competidores inferiores. Para o estudo de Chase (2010), processos estocásticos eram mais susceptíveis a desempenhar um papel mais forte na estrutura de comunidades altamente produtivas o que facilitou o entendimento de uma PDR local pouco significativa.

Whittaker (2010) sugere que a variação na forma da PDR em finas escalas de análise se deve muito aos artefatos do regime de amostragem adotados. Segundo este autor, um melhor entendimento pode surgir da combinação da teoria da amostragem com uma compreensão dos

fatores que controlam a forma de distribuição da abundância de espécies e das curvas de acumulação de espécies. Conforme Witman, Etter e Smith (2004), um forte efeito da riqueza regional de espécies sobre o conjunto ou *pool* local de espécies, tem sido observado utilizando as curvas de acumulação de espécies como ferramenta, o que contribui para demonstrar que os processos ecossistêmicos, tais como a produtividade, operam em grande escala na determinação da coexistência das espécies.

Assim, o que pode ser verificado até então é que a forma da PDR não é uniforme e as causas para os diferentes padrões encontrados ainda é algo muito debatido na comunidade científica. Seja por equívocos de amostragem ou na análise dos dados, ou por uma condição da própria natureza da PDR, esta variabilidade deve ser mais bem compreendida à medida que se é trabalhada as bases teóricas que possam fundamentar esta relação.

1.4. As bases teóricas utilizadas para a explicação da PDR

Em Ecologia ainda se é questionável os mecanismos pelos quais a diversidade de espécies se relaciona com a disponibilidade dos recursos que por sua vez limitam a produtividade do ecossistema. Segundo Cardinale *et al.*, (2009a), dentre as diferentes perspectivas teóricas utilizadas para explicar estes mecanismos, a teoria Espécie-energia (“*Species-energy theory*” ou SET, proposta por Wright, (1983)), a teoria da Proporção de Recursos (“*Resource-ratio theory*” ou RRT proposta por (TILMAN, 1977; 1985)) e o paradigma da Biodiversidade e Funcionamento do Ecossistema (“*Biodiversity and ecosystem functioning*” ou BEF) apesar de não suficientes, podem ser úteis para explicar PDR.

A SET argumenta que a quantidade de todos os recursos influencia a riqueza de espécies, controlando o tamanho da população e a probabilidade de extinção estocástica (EVANS; WARREN; GASTON, 2005; CARRARA; VA'ZQUEZ, 2010). Segundo Cardinale *et al.*, (2009a), esta teoria tem sido citada para explicar porque a riqueza de espécies tende a aumentar com a produtividade do ecossistema, o que se é interpretado tanto nos casos em que a PDR é monotonicamente positiva, bem como na parte crescente da PDR unimodal. De acordo com a SET a produtividade de um ecossistema aumenta, assim como os tamanhos populacionais das espécies residentes. Para as espécies raras um aumento no tamanho da população conduz a uma redução do risco de extinção estocástica, que aumenta o número local de espécies co-ocorrentes em qualquer dada localização (WRIGHT *et al.*, 1983).

A RRT argumenta que a distribuição e abundância das espécies na natureza são explicadas pelas interações interespecíficas baseada na disponibilidade de recursos (TILMAN, 1977). Além disso, esta teoria assume que cada espécie é um competidor superior

para uma determinada proporção dos recursos e prevê que uma mudança na composição da comunidade ocorre sempre que a disponibilidade relativa de dois ou mais recursos limitante mudar (TILMAN, 1985). Portanto, mudanças combinadas na oferta e na proporção de vários recursos limitantes conduz a resposta conjunta da produtividade e diversidade (HARPOLE & TILMAN 2007). Diante disto, conforme Cardinale *et al.*, (2009a) esta teoria além de ser bem estabelecida e amplamente utilizada para explicação de competição e coexistência, é útil para explicar a forma unimodal tipo corcunda da PDR. Isto porque de acordo com esta teoria um aumento monotônico da PDR se torna impossível quando níveis elevados de um recurso (por exemplo, nutrientes), acabam interferindo em outro recurso o tornando limitante (por exemplo, luz).

O paradigma da BEF considera a biodiversidade como uma variável independente que exerce um importante papel na regulação dos processos ecológicos que regem o funcionamento dos ecossistemas (LANARI; COUTINHO, 2010). Segundo Aoki (2003) e Caliman *et al.*, (2010) este paradigma em Ecologia inclui a sugestão de que uma maior diversidade de plantas levaria a uma maior produtividade primária (DARWIN, 1859). De acordo com Cardinale *et al.*, (2009a) o campo da biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas atribuiu uma nova visão aos ecologistas sobre a relação entre a produtividade e a diversidade, perguntando como a diversidade controla ao invés de responder a produção de biomassa. Desta forma, estudos têm demonstrado que a redução experimental da riqueza de espécies pode reduzir a eficiência pela qual a comunidade capta recurso e os convertem em nova biomassa em até 50% (BALVANERA *et al.*, 2006; CARDINALE *et al.*, 2006b; 2007; WORM *et al.*, 2006; STACHOWICZ; BRUNO; DUFFY, 2007).

Os efeitos significativos da diversidade sobre os processos e atributos ecológicos são resultantes dois mecanismos principais: efeitos de complementariedade e efeitos de seleção ou de amostragem (LOREAU; HECTOR, 2001; LOREAU *et al.*, 2001). O efeito de complementariedade ocorre através da coexistência de espécies com distintos requerimentos de recursos e condições ambientais, ou seja, com pouca sobreposição de nichos que culmina em uma aquisição mais eficiente de recursos limitantes e, portanto maior produtividade (FARGIONE *et al.*, 2007). Segundo Cardinale, Palmer e Collins (2002), o efeito de complementariedade ocorre por meio de partilha de recursos ou interações de facilitação entre as espécies, sendo estas interações fundamentais para a eficiência no uso dos recursos e para produtividade do ecossistema. O efeito de seleção ou amostragem ocorre quando uma amostragem aleatória juntamente com o domínio local de espécies altamente produtivas também pode levar a um aumento da produtividade com o aumento da diversidade, porque

uma parcela que contém muitas espécies tem uma maior probabilidade de conter espécies altamente produtivas (LOREAU *et al.*, 2001).

Uma questão que tem sido debatida diante do paradigma da BEF é se a diversidade deve ser entendida como a causa ou a consequência da produtividade do ecossistema (WORM & DUFFY, 2003; GROSS & CARDINALE, 2007). Um ponto importante para se esclarecer esta questão é que tanto na SET como na RRT, a produção de biomassa não é a causa imediata da riqueza de espécies. Neste caso é a razão de fornecimento de diferentes recursos que limita o número de espécies que podem coexistir localmente através da partilha destes recursos (CARDINALE *et al.*, 2009a). Esta conclusão tem sido constatada em modelos que demonstram que o suprimento de recursos pode afetar a riqueza de espécies e que a riqueza de espécie por sua vez pode afetar a produtividade simultaneamente. Mais precisamente entendeu-se que a riqueza de fato pode ser tanto a causa da produção de biomassa e uma consequência do suprimento de recursos que limita o potencial de produtividade do ecossistema (GROSS & CARDINALE, 2007). Com base nestas evidências se criou a hipótese multivariada da PDR (CARDINALE *et al.*, 2009b). Tal hipótese argumenta que enquanto a SET e a RRT prevêem como a riqueza de espécies deve variar com os diferentes aspectos de recursos, o paradigma da BEF prevê como a diversidade deve influenciar a eficiência na utilização de recursos e produção de novos tecidos, estando estas três vias operando simultaneamente para gerar a PDR na natureza.

Contudo, é perceptível que a PDR ainda é um tema em Ecologia muito confuso, primeiro pela fragilidade na definição das medidas de produtividade e diversidade adequadas, segundo pela própria variabilidade conhecida na forma da PDR. Como podemos ver, muitos mecanismos que dirigem a forma desta relação sugerem muitas formas de investigação e diferentes hipóteses. A utilização da comunidade fitoplânctônica para a investigação da PDR pode ser uma boa ferramenta uma vez que neste caso se trabalha apenas com um nível trófico, os produtores primários. Organismos que se alimentam em mais de um nível trófico, tornam mais complexas as interações de competição e coexistência repercutindo em relações também complexas entre a produtividade e a diversidade (GRONER; NOVOPLANSKY, 2003).

O fitoplâncton também é conhecido pelas respostas rápidas às condições e recursos ambientais (REYNOLDS, 1987; HUSZAR; REYNOLDS, 1997). Importantes bases teóricas incluindo a hipótese multivariada da PDR foram formuladas utilizando o fitoplâncton como objeto de estudo (CARDINALE *et al.*, 2009a). A heterogeneidade seja nas condições de recursos, habitats ou características ambientais tem embasado as teorias sobre a forma da PDR, entendendo esta aumentar a importância da riqueza de espécies para os processos

ecossistêmicos (WAIDE *et al.* 1999, DODSON; ARNOTT; COTTINGHAM, 2000; KASSEN *et al.*, 2000; GRIFFIN *et al.*, 2009). Dentre os ambientes aquáticos continentais, os reservatórios são conhecidos quanto seu potencial de heterogeneidade espacial nas condições ambientais, e seu também heterogêneo padrão de produtividade do fitoplâncton (HENRY *et al.*, 1998). Assim torna-se interessante investigar que tipo de relação à produtividade e diversidade fitoplanctônica desempenham em ambientes heterogêneos tais como reservatórios, contribuindo desta forma com o entendimento do papel da diversidade fitoplanctônica no funcionamento dos reservatórios.

1.5. Estudos com a comunidade fitoplanctônica de reservatórios do semiárido nordestino do Brasil

O que se tem pesquisado atualmente no semiárido nordestino brasileiro sobre fitoplâncton de reservatórios fazem parte de um processo de difusão metodológica dos estudos limnológicos implantados inicialmente em represas de outras regiões do Brasil a partir de 1971, a citar como exemplo os trabalhos científicos desenvolvidos na Represa da UHE Carlos Boelho na região Sudeste (TUNDISI; MATSUMURA-TUNDISI, 2008).

A maioria das pesquisas concentram esforços para o entendimento da influência de fatores ambientais na dinâmica espacial e temporal do fitoplâncton (e.p. MOURA *et al.*, 2011; MOURA; NASCIMENTO; DANTAS, 2012; DANTAS; BITTENCOURT-OLIVEIRA; MOURA, 2012) A escala espacial tem sido considerada nestes estudos entre, reservatórios, pontos de amostragem e profundidades, com intuito de avaliar diferenças, ambientais ou climatológicas, entre a zona pelágica e litorânea, e para compreender a distribuição vertical dos grupos fitoplanctônicos respectivamente. A escala temporal dos referidos estudos avaliam as variações do fitoplâncton entre a estação seca e chuvosa do ciclo sazonal, uma vez que no semiárido nordestino a sazonalidade é marcada principalmente pela variação no volume de precipitação pluviométrica. Nestes estudos pode-se verificar a importância destas escalas dimensionais para compreensão de interações entre a heterogeneidade espacial, processos sazonais e a produção de biomassa de grupos do fitoplâncton.

A dinâmica das populações fitoplanctônicas é entendida como resultado da atuação de diversos fatores ambientais no tempo e no espaço (REYNOLDS, 2006). No semiárido nordestino do Brasil fatores ambientais tais como, altas temperaturas, pH alto, baixa relação N:P e ausência de predadores eficientes favorecem o rápido crescimento em biomassa de espécies fitoplanctônicas do grupo cianobactérias (BOUVY *et al.*, 1999; 2000; 2001). Tal

circunstância tem estimulado estudos focados da dinâmica de cianobactérias em reservatórios nas regiões semiáridas do Brasil (p.e COSTA *et al.*, 2006; DANTAS; MOURA; BITTENCOURT-OLIVEIRA, 2011; BITTENCOURT-OLIVEIRA *et al.*, 2012).

O aumento da diversidade com o suprimento de recursos é compreendido uma vez que a o crescimento populacional das espécies ocorre à medida que os recursos estão disponíveis no sistema (WRIGHT, 1983). No semiárido brasileiro o papel do recurso nutrientes na regulação da diversidade da comunidade fitoplanctônica depende das variações sazonais das condições climatológicas e hidrológicas (CHELLAPPA; BORBA; ROCHA, 2008). Uma tendência geral observada nos estudos é que níveis elevados de nitrogênio, fósforo totais e elevada biomassa fitoplanctônica nos sistemas hídricos estão relacionados à dominância de poucas espécies e redução da diversidade da comunidade, o que é comum quando se investiga ecossistemas de produtividade média a alta (e.p. BOUVY *et al.*, 2000; CHELLAPPA; CÂMARA; ROCHA., 2009; MOURA; NASCIMENTO, DANTAS., 2012).

A disponibilidade de nutrientes e a biomassa fitoplanctônica, são fatores ambientais considerados nos estudos de dinâmica espaço-temporal do fitoplâncton e são os mesmo fatores enfatizados como representantes da produtividade em estudos de PDR em ecossistemas aquáticos. A diferença entre as duas abordagens está na forma como os dados são analisados e discutidos. É comum nos estudos de dinâmica espaço-temporal que os dados de biomassa obtida através do biovolume celular sejam utilizados em análises de correspondência canônica (ACC) para relacionar a biomassa de espécies ou grupos funcionais do fitoplâncton com fatores ambientais (e.p. MOURA *et al.*, 2011; MOURA; NASCIMENTO; DANTAS, 2012; DANTAS; BITTENCOURT-OLIVEIRA; MOURA 2012). Enquanto que os estudos de PDR costumam realizar o tratamento dos dados através de análises de regressões e de modelos lineares generalizados ou estruturais (e.p. PTANICK *et al.*, 2008; 2010; KORHONEN; WANG; SOININEN, 2011)

Existem evidências de que a temperatura da água, o pH, condutividade elétrica e turbidez são fatores ambientais conhecidos por apresentarem relação canônica com a densidade ou biomassa das espécies nos reservatórios do semiárido nordestino do Brasil (e.p. CÂMARA *et al.*, 2009; CORDEIRO-ARAÚJO *et al.*, 2010; DANTAS; BITTENCOURT-OLIVEIRA; MOURA 2012). Desta forma, se a biomassa das espécies é influenciada pelos fatores abióticos citados, então é possível que a relação entre produtividade e a diversidade dependa destes fatores ambientais. Alguns autores tem demonstrado que a relação entre a produtividade dos ecossistemas e a diversidade biológica pode depender diversos fatores ambientais (DODSON; ARNOTT; COTTINGHAM, 2000; HOFFMAN; DODSON, 2005).

Assim, toda a abordagem descritiva trazida pelos estudos existente sobre o fitoplâncton do semiárido nordestino tem permitido interpretações sobre o funcionamento dos ecossistemas com base na dinâmica e estrutura da comunidade. O estudo da relação produtividade-diversidade pode representar um novo mecanismo de investigação das interações entre os fatores ambientais e a comunidade fitoplanctônica, contribuindo para a Limnologia Teórica.

2. OBJETIVOS GERAIS E ESPECÍFICOS DA DISSERTAÇÃO

2.1. Geral

- Analisar a forma da relação produtividade-diversidade em comunidade fitoplanctônica de reservatórios do semiárido nordestino do Brasil em escala local e regional.

2.2. Específicos

- Analisar se a forma da relação da dissimilaridade regional na composição de espécies com a produtividade média regional;
- Testar o potencial de alguns fatores ambientais tais como, medidas de produtividade e outros fatores físicos e químicos, como descritores da riqueza de espécies fitoplanctônicas nas diferentes escalas espaciais.

3. PERGUNTA E HIPÓTESE DO TEMA GERAL DA DISSERTAÇÃO

3.1. Pergunta

Qual a forma da PDR em comunidade fitoplanctônica de reservatórios localizados no semiárido nordestino do Brasil?

3.2. Hipótese

Espera-se que em ambientes heterogêneos como reservatórios que a variabilidade de habitats e na disponibilidade de recursos gerem uma PDR unimodal.

4. MANUSCRITO DA DISSERTAÇÃO:

Manuscrito a ser encaminhado para publicação na revista PLOS ONE

1 **Relação Produtividade-diversidade em comunidade fitoplanctônica de reservatórios do**
2 **semiárido nordestino do Brasil**

3
4 (Davi Freire da Costa¹; Ênio Wocyli Dantas^{1,2})

5
6 1. Programa de Pós-graduação em Ecologia e conservação, Universidade Estadual da
7 Paraíba, Campus I. Rua Baraúnas, Bairro Universitário, Campina Grande – PB, Brasil.

8 2. Centro de Ciências Biológicas e Sociais Aplicadas, Universidade Estadual da Paraíba,
9 Campus V. Rua Horácio Trajando de Oliveira, S/N, Cristo Redentor, João Pessoa – PB,
10 Brasil.

11
12 **Resumo:** Existem evidências que a relação produtividade-diversidade ou PDR é linear
13 positiva em escala regional e unimodal em escala local quando a dissimilaridade regional na
14 composição de espécies aumenta com a produtividade em sistemas lagunares. No entanto,
15 encontram-se na literatura, variações na forma da PDR em fitoplâncton na escala local, o que
16 permite sugerir que fatores ambientais podem interferir localmente nesta relação.
17 Reservatórios são ecossistemas espacialmente heterogêneos, pois apresentam compartimentos
18 com condições que variam de lântica na barragem até lótica nos rio tributário. Este trabalho
19 objetivou: avaliar a forma da PDR em fitoplâncton de reservatórios em escala local
20 (compartimentos) e regional (reservatórios); avaliar a relação entre a dissimilaridade regional
21 na composição de espécies e produtividade média regional; e testar o potencial de fatores
22 ambientais, tais como medidas de produtividade e outros fatores físicos e químicos como

23 descritores da diversidade fitoplanctônica nas escalas espaciais adotadas, através de modelos
24 lineares generalizados. Utilizou-se a disponibilidade de nutrientes e biomassa fitoplanctônica
25 como medidas de produtividade e a riqueza de espécies como medida de diversidade. A forma
26 da PDR não variou com a escala espacial, foram observadas relações lineares negativas e
27 unimodais. A dissimilaridade regional diminuiu com a produtividade média regional. Os
28 modelos indicaram que a riqueza local foi influenciada por fatores físicos e químicos além das
29 medidas de produtividade. Conclui-se que a forma da PDR foi independente da escala
30 espacial utilizando reservatórios como unidades de estudo, situação atribuída ao efeito da
31 eutrofização em reduzir as diferenças entre a composição de espécies dos compartimentos
32 dentro de cada reservatório, gerando perdas na diversidade destes ecossistemas. Além disso, a
33 análise dos modelos mostraram indícios que a PDR em escala local pode ser influenciada por
34 fatores físicos e químicos do ambiente.

35

36 Palavras-chave: fitoplâncton, nutrientes, biomassa, riqueza, escala espacial.

37

38 **Abstract:** There is evidence that productivity-diversity relationship or PDR is positive linear
39 in regional scale and unimodal in local scale when the regional dissimilarity in species
40 composition increases with productivity in lagoon systems. However, there are in literature,
41 variations in the PDR in phytoplankton on a local scale, which allows us to suggest that
42 environmental factors may affect this relationship locally. Reservoirs are spatially
43 heterogeneous ecosystems, since they have compartments with conditions ranging from lentic
44 in dam until lotic in tributary. This study aimed to: assess the shape of the PDR in
45 phytoplankton reservoirs in local (compartments) and regional (reservoirs) scale; assess the
46 relationship between regional dissimilarity in species composition and regional average
47 productivity; and test the potential of environmental factors, such as productivity measures

48 and other physical and chemical factors as descriptors of phytoplankton diversity on spatial
49 scales adopted, through generalized linear models. It was used the nutrient availability and
50 phytoplankton biomass as measures of productivity and species richness as a measure of
51 diversity. The shape of the PDR did not vary with spatial scale, linear negative and unimodal
52 relationships were observed. The regional dissimilarity decreased with the regional average
53 productivity. The models indicated that local richness was influenced by physical and
54 chemical factors besides productivity measures. It was concluded that the form of PDR was
55 independent of spatial scale using reservoirs as units of study, situation attributed to the effect
56 of eutrophication on reducing the differences between the species composition of the
57 compartments within each reservoir, generating losses in the diversity of these ecosystems.
58 Furthermore, analysis of the models showed indications that the PDR on a local scale can be
59 influenced by physical and chemical environmental factors.

60

61 **Keywords:** nutrients, biomass, phytoplankton, spatial scale.

62

63 **4.1. Introdução**

64 A disponibilidade de nutrientes e a biomassa fitoplanctônica têm sido enfatizadas como
65 medidas de produtividade em ecossistemas aquáticos continentais e como fatores fortemente
66 relacionados com a diversidade de espécies (Interlandi e Kilham, 2001; Ptacnik et al, 2008;
67 Cardinale et al., 2009). O estudo da relação produtividade-diversidade ou PDR (do inglês
68 “*productivity-diversity relationships*”) tem encontrado nos modelos matemáticos, evidências
69 de que o suprimento de recursos pode afetar a riqueza de espécies e que a riqueza de espécie
70 por sua vez pode afetar a produtividade de biomassa simultaneamente (Gross; Cardinale,
71 2007).

72 Principalmente impulsionado pelo declínio global da biodiversidade causado pelo
73 homem, a PDR têm sido estudada como forma de compreender os fatores que controlam a
74 diversidade de espécies e as relações desta com processos ecossistêmicos, tais como a
75 produtividade, o que é fundamental para gestão e preservação da biodiversidade (Mittelbach
76 et al., 2001; Korhonen et al., 2011). Os ecologistas têm classificado a PDR em cinco formas:
77 linear positiva, em “forma de corcunda” (unimodal), linear negativa, em “forma de U”
78 (unimodal) e sem relação descritível (isto é, padrões não significativos) (Whittaker, 2010).

79 Alguns autores têm demonstrado que a forma da PDR é linear positiva escalas regionais
80 e unimodal em escalas locais quando a dissimilaridade regional na composição de espécies
81 aumenta com a produtividade média regional (Chase e Leibold, 2002). O efeito da dispersão
82 de organismos tem sido considerado no estudo sobre PDR, pois se tem observado que a forma
83 da PDR depende da escala espacial quando a dispersão das espécies entre as comunidades
84 locais é mínima (Chase e Ryberg, 2004).

85 No entanto, estudos com o fitoplâncton demonstram uma variação na forma da PDR em
86 escala local (p.e. Gamfeldt; Hillebrand, 2011; Korhonen et al., 2011). Nestes estudos, pode se
87 verificar formas unimodais, linear positiva e negativa, e sem relação, o que permiti sugerir
88 que fatores ambientais podem interferir localmente na forma desta relação. Dentre estes
89 fatores o tipo de medida de produtividade pode ser uma causa desta variação da forma da
90 PDR. A concentração de nutrientes disponíveis na água (nitrogênio e fósforo totais) (p.e.
91 Leibold, 1999) e a biomassa calculada através do biovolume fitoplanctônico (p.e. Corcoran;
92 Boeing, 2012), têm sido utilizadas como potenciais descritores da riqueza de espécies
93 fitoplanctônicas.

94 Além da produtividade, outros fatores ambientais podem ser descritores da riqueza
95 fitoplanctônica. Alguns autores tem demonstrado que a relação entre a produtividade dos
96 ecossistemas e a diversidade biológica pode ser influenciada por diversos fatores ambientais

97 (Dodson et al., 2000, Hoffman; Dodson, 2005). Altos valores de temperatura da água, pH,
98 condutividade elétrica e turbidez são características ambientais que determinam a dinâmica
99 fitoplanctônicas nos reservatórios do semiárido nordestino do Brasil (Cordeiro-Araújo et al.,
100 2010; Dantas et al., 2012). A variabilidade destes fatores ambientais no espaço reflete a
101 heterogeneidade nas características ambientais, condições que têm sido associadas à forma
102 unimodal da PDR encontrada em ecossistemas aquáticos (Waide et al., 1999).

103 Muitos dos estudos existentes de PDR em comunidade fitoplanctônica foram feitos em
104 lagos (p.e Ptacnik et al., 2008; Korhonen et al., 2011). Reservatórios são ecossistemas
105 conhecidos por sua heterogeneidade longitudinal caracterizada pela presença de
106 compartimentos, lótico próximo aos tributários, lântico próximo à barragem e de transição
107 entre os tributários e a barragem (Dantas et al., 2008; Costa; Dantas, 2011). Estes diferentes
108 compartimentos podem ser observados como uma dimensão local tendo como referência o
109 reservatório como a dimensão regional. Desta forma, reservatórios permitem uma forma
110 diferente de avaliar a escala-dependência da PDR do que se tem visto para sistemas lagunares
111 (Chase e Leibold, 2002; Chase e Ryberg, 2004).

112 A abordagem da PDR traz uma perspectiva moderna para compreensão dos padrões de
113 diversidade fitoplanctônica na região semiárida do Nordeste brasileiro, onde os estudos têm
114 sido focados na dinâmica espaço-temporal do fitoplâncton (p.e Dantas et al., 2012; Moura et
115 al., 2012). Assim, este trabalho foi realizado em reservatórios do semiárido nordestino do
116 Brasil com os seguintes objetivos: analisar a forma da relação da disponibilidade de nutrientes
117 e da biomassa com a diversidade fitoplanctônica em escala local e regional; analisar relação
118 da dissimilaridade regional na composição de espécies com a produtividade média regional; e
119 testar o potencial de alguns fatores ambientais tais como, medidas de produtividade e outros
120 fatores físicos e químicos como descritores da diversidade fitoplanctônicas nas diferentes
121 escalas espaciais adotadas.

122 **4.2. Metodologia**

123 **4.2.1. Área de Estudo**

124 Os reservatórios utilizados no estudo pertencem à bacia hidrográfica do rio Paraíba no
125 Nordeste do Brasil. Esta bacia hidrográfica apresenta uma área de 20.071,83 km² e está
126 localizada entre as latitudes 6°51'31"S e 8°26'21"S e as longitudes 34°48'35"W e
127 37°2'15"W. As áreas que juntas compõem toda a bacia de drenagem são: a sub-bacia do rio
128 Taperoá e regiões do Alto, Médio e Baixo curso do rio Paraíba. O clima da região é do tipo
129 semiárido, com classificação de Köppen A (pseudotropical, quente e úmido), temperaturas
130 médias em torno de 25°C, estação seca prolongada superior a oito meses e uma precipitação
131 média de 300mm.ano⁻¹. Para o presente estudo foram escolhidos sete reservatórios cujos
132 municípios aos quais são pertencentes, coordenadas geográficas, rios de origem, capacidades
133 máximas e volume percentual durante o período de coleta estão na Tabela 1.

134

135 **4.2.2 Amostragem e Obtenção dos dados**

136 Dentro dos sete reservatórios (escala regional) escolhidos para o estudo foram
137 estabelecidos 23 pontos de amostragem na zona pelágica de compartimentos, lânticos
138 próximos à barragem, lóticos próximos à entrada de rios e de transição rio/barragem, e no
139 compartimento litoral (escala local). Em dezembro de 2012 foram amostrados 16 pontos e em
140 fevereiro de 2013 foram amostrados outros sete pontos. Toda amostragem ocorreu na fase
141 seca do mesmo ciclo sazonal para evitar que mudanças nas condições ambientais com a
142 sazonalidade prejudicasse a abordagem espacial de investigação do estudo por atribuir uma
143 variação temporal no conjunto de dados.

144 Em campo foram medidos por meio de uma sonda multiparamétrica, temperatura da
145 água (°C), pH, condutividade elétrica (mS/cm), turbidez (NTU), oxigênio dissolvido (mg.L⁻¹),
146 sólidos totais dissolvidos ou STD (g.L⁻¹) e salinidade (%). Amostras de água foram coletadas

147 para determinação dos teores de nutrientes em laboratório através da concentração ($\mu\text{g.L}^{-1}$) de
148 fósforo (fósforo total e ortofosfato) e nitrogênio (nitrogênio total, amônia, nitrito e nitrato) a
149 partir da metodologia do Standard Methods (Apha, 1992) e Mackereth et al. (1978),
150 respectivamente.

151 O fitoplâncton foi coletado na subsuperfície da coluna d'água nos referidos pontos
152 através de amostras qualitativas para estimação da diversidade e amostras quantitativas para a
153 estimação da biomassa através do biovolume fitoplanctônico. As amostras qualitativas foram
154 obtidas por meio de arrastos horizontais com rede de plâncton de 20 μm de abertura de malha,
155 acondicionadas em frascos de 200 mL e preservadas em formol 3%. As amostras quantitativas
156 foram obtidas diretamente do ecossistema utilizando frascos plásticos de boca larga com
157 capacidade de 100mL e preservadas em Lugol acético (Dantas et al., 2008).

158 Para a diversidade fitoplanctônica foi considerada a riqueza de espécies obtida pela
159 identificação dos táxons até o menor nível hierárquico possível, por meio da consulta de
160 literatura especializada. Foram feitas “n” laminas semipermanentes para determinação da
161 riqueza, finalizando esse procedimento quando por três lâminas consecutivas nenhum
162 acréscimo de novas espécies pode ser observado. Para o conhecimento do biovolume
163 fitoplanctônico ($\text{mm}^3.\text{L}^{-1}$), a densidade (ind.mL^{-1}) de cada espécie foi estimada e multiplicada
164 pelo volume médio de suas células considerando as medidas celulares de até 30 indivíduos de
165 cada espécie quando possível, seguindo metodologia de Hillebrand et al., (1999) e Sun e Liu
166 (2003). O biovolume foi convertido em biomassa considerando a gravidade específica de 1
167 mg.mm^{-3} (Wetzel e Likens, 1991) e expressa em mg.L^{-1} .

168

169 **4.2.3. Tratamento dos Dados**

170 A variabilidade espacial dos fatores ambientais entre os reservatórios foi verificada
171 através de análise de variância ANOVA um critério para o conjunto de dados. Esta análise foi
172 realizada, utilizando o programa BioEstat 5.0.

173 Foram considerados três padrões para riqueza de espécies: o primeiro referente aos
174 valores observados em cada ponto de amostragem ou riqueza local observada (S); o segundo
175 obtido por extrapolação da riqueza local observada, utilizando o estimador de riqueza Chao 2
176 (Chao, 1987), ou riqueza local estimada (Chao2); e o terceiro considerando a riqueza
177 observada total por reservatório, ou riqueza regional observada (S_{reg}). Os estimadores de
178 riqueza são úteis para pequenos organismos com distribuição de ocorrência altamente
179 distorcida (Korhonen et al., 2011). Para este procedimento foi utilizado o programa Primer
180 6.1.6. Foi testado se a diferença entre os padrões de riquezas (S e Chao2) foi estatisticamente
181 confiável através de teste t para amostras relacionadas, utilizando do programa BioEstat 5.0.

182 Foi calculada a dissimilaridade entre a composição de espécies dos compartimentos
183 (local) dentro de cada reservatório (região) ou dissimilaridade regional (D_{reg}) através da
184 fórmula: $1 - \text{Índice de Similaridade de Jaccard}$, conforme a metodologia expressa no trabalho
185 de Chase e Leibold (2002).

186 Análises de regressão foram feitas para verificar a forma da relação da disponibilidade
187 de nutrientes e da biomassa com a diversidade fitoplanctônica, e entre a dissimilaridade
188 regional na composição de espécies e a produtividade média regional. Para cada conjunto de
189 dados foram realizadas regressões lineares e quadráticas. Foram entendidas como regressões
190 significativas aquelas cujos coeficientes de determinação e regressões apresentaram $p < 0,05$. A
191 análise de regressão foi realizada através do programa BioEstat 5.0. Quando efeitos
192 quadráticos foram encontrados, determinou-se se estes foram significativamente unimodal,
193 utilizando um procedimento desenvolvido por Mitchell-Olds e Shaw (1987) conhecido por
194 MOS-test. Este teste calcula a variância na localização do pico em um modelo quadrático em

195 um intervalo de confiança de 95% em torno deste pico. Este procedimento foi realizado
196 através do programa R versão 2.15.3. As variáveis cujos dados não apresentaram distribuição
197 normal tiveram valores transformados pelo logaritmo na base 10 (log), para realização da
198 análise de regressão.

199 Para testar o potencial de fatores ambientais como descritores da riqueza fitoplanctônica
200 foram feitas análises de modelos lineares generalizados ou GLM (do inglês “*generalized*
201 *linear models*”) com distribuição Poisson e correção de “overdispersion”, utilizando um
202 modelo Quase-GLM, quando necessário. Para a seleção do modelo mais parcimonioso
203 descritor da riqueza de espécies fitoplanctônica utilizou-se o Critério de Informação de
204 Akaike ou AIC (do inglês “*Akaike Information Criterion*”), com correção (AIC_c) quando
205 considerado um grande número de parâmetros em relação ao tamanho da amostra. A análise
206 de GLM foi executada através do programa R versão 2.15.3.

207

208 **4.3. Resultados**

209 Dentre os fatores ambientais, apresentaram variabilidade entre os reservatórios,
210 condutividade elétrica (F=142,64; p<0,01), turbidez (F=3,72; p<0,05), STD (F=138,94;
211 p<0,01), salinidade (F=123, 97; p<0,01), nitrito (F=3,24; p<0,05), nitrogênio total (F=5,39;
212 p<0,01), fósforo total (F= 94,53; p<0,01) e biomassa (F=6,06; p<0,05).

213 Foi identificado um total de 123 espécies (Tabela suplementar 1 - Anexo). A riqueza
214 local estimada (Chao2) foi significativamente maior que a riqueza local observada (S)
215 (t=6,35; p<0,05). Os reservatórios que apresentaram maior e menor riqueza regional
216 observada foram Soledade e Poções respectivamente, sendo o último o que apresentou menor
217 dissimilaridade entre a composição de espécies dos compartimentos ou dissimilaridade
218 regional (D_{reg}) e maior biomassa (Tabela 2).

219 Em escala local, a análise de regressão indicou que a função linear ajustou-se melhor à
220 relação da concentração de nitrato com ambas as riquezas S e Chao2 ($R^2=0,22$; $p<0,05$ e
221 $R^2=0,19$; $p<0,05$ respectivamente), sendo a forma destas relações lineares negativas (Tabela 3,
222 Figura 1). Apesar da regressão quadrática entre concentração de nitrato e S, ser significativa
223 ($R^2=0,27$; $p<0,05$), seus coeficientes de regressão não foram significativos, o que indica que a
224 curva para esta regressão apresentou pouco ajustamento (Tabela 3). A função quadrática
225 ajustou-se melhor à relação do fósforo total com ambas as riquezas S e Chao2 ($R^2=0,62$;
226 $p<0,01$ e $R^2=0,39$; $p<0,05$ respectivamente) e da biomassa com ambas as riquezas S e Chao2
227 ($R^2=0,41$; $p<0,05$ e $R^2=0,38$; $p<0,05$ respectivamente), sendo estas relações em “forma de
228 corcunda” (unimodais) (Tabela 3, Figura 1). A aplicação do MOS-test indicou que o pico da
229 função quadrática para ambos os padrões de riqueza S e Chao2 é significativamente maior
230 que o mínimo ($F=19,48$; $p<0,01$ e $F=8,67$; $p<0,01$ respectivamente) e menor que o máximo
231 ($F=33,44$; $p<0,01$ e $F=12,08$; $p<0,01$ respectivamente) nível de concentração de fósforo total;
232 e significativamente maior que o mínimo ($F=8,40$; $p<0,05$ e $F=9,07$; $p<0,05$) e menor que o
233 máximo ($F=13,94$; $p<0,01$ e $F=12,41$; $p<0,01$) nível de biomassa.

234 Em escala regional, a análise de regressão indicou que a função linear ajustou-se melhor
235 à relação da concentração de nitrato média com a S_{reg} ($R^2=0,70$; $p<0,05$), sendo a forma desta
236 relação linear negativa (Tabela 3, Figura 2). A função quadrática ajustou-se melhor à relação
237 da concentração de fósforo total média com a S_{reg} ($R^2=0,86$; $p<0,05$) (Tabela 3, Figura 2),
238 sendo esta relação em “forma de corcunda” (unimodal). A aplicação do MOS-test indicou
239 significância do pico da função quadrática da relação entre fósforo total médio e S_{reg}
240 ($F_{mínimo}=12,07$, $p<0,05$; $F_{máximo}=25,98$; $p<0,01$). Apesar da relação entre biomassa
241 fitoplanctônica e S_{reg} não ser significativa ($p>0,05$), os dados de biomassa explicam mais de
242 50% da riqueza regional observada quando a relação foi considerada através da regressão
243 quadrática, enquanto que foram pouco explicativos quando a relação foi considerada através

244 da regressão linear (Tabela 3). Além disso, houve uma tendência da forma da relação entre a
245 biomassa média regional e S_{reg} ser em “forma de corcunda” (unimodal) (Figura 2). Assim, não
246 houve mudança na forma de relação entre os padrões de riqueza de espécies e as medidas de
247 produtividade nas diferentes escalas espaciais de observação.

248 A dissimilaridade regional (D_{reg}) na composição de espécies diminuiu com a
249 concentração de fósforo total média e biomassa fitoplanctônica (Tabela 3; Figura 3). Os
250 compartimentos de reservatórios com alta concentração média deste nutriente e de biomassa
251 compartilharam a maioria das espécies, enquanto que os compartimentos de reservatórios com
252 concentração média mais baixa de fósforo total e de biomassa apresentaram poucas espécies
253 em comum.

254 Todos os possíveis modelos descritores dos padrões de riqueza local (S e Chao2) e
255 regional (S_{reg}) gerados pela análise de GLM utilizando AIC e AIC_c , estão na Tabela
256 suplementar 2 (Anexo). Os fatores ambientais que compõem o modelo mais parcimonioso
257 descritor de S foram concentração de nitrito, condutividade elétrica e STD ($AIC_c=99,38$;
258 Tabela 4). A regressão para este modelo explica 61% da variação das espécies fitoplactônicas.
259 Os fatores ambientais que compõem o modelo mais parcimonioso descritor de Chao2 foram
260 concentração de nitrato, de nitrogênio total e de fósforo total, pH e turbidez ($R^2=0,75$;
261 $AIC_c=133,90$; Tabela 4). E finalmente, os fatores ambientais que compõem o modelo mais
262 parcimonioso descritor de S_{reg} foram concentração de nitrito e de fósforo total ($R^2=0,87$;
263 $AIC=50,52$; Tabela 4).

264

265 **4.4. Discussão**

266 Os nutrientes que contribuíram com os modelos mais parcimoniosos explicativos dos
267 padrões de riqueza de espécies foram nitrito, nitrato, nitrogênio total e fósforo total. Destes,
268 apenas nitrato não apresentou variabilidade entre os reservatórios. Gross e Cardinale (2007)

269 através de modelos matemáticos demonstraram que a riqueza de espécies responde as variações
270 espaciais no suprimento de recursos disponíveis para produção de biomassa. A forma
271 unimodal da PDR é típica para condições heterogêneas de disponibilidade de recursos (Waide
272 et al., 1999, Dodson et al., 2000, Kassen et al., 2000). Desta forma, neste estudo a relação
273 linear negativa entre as concentrações de nitrato e os padrões de riqueza de espécies e em
274 ambas as escalas espaciais de observação pode ser entendida como resultado da baixa
275 variabilidade espacial deste nutriente.

276 Segundo Cardinale (2011), em ambientes heterogêneos, o aumento na absorção de
277 nitrato pelas algas do fitoplâncton com a riqueza de espécies pode ser explicado pela
278 diferenciação de nicho. Conforme Partel et al. (2007), as relações negativas da PDR são
279 meramente PDR em “forma de corcunda” incompletas cuja parte ascendente inicial não foi
280 amostrada, partindo da ideia de que a maioria dos estudos que relatam uma correlação
281 negativa são focados em ambientes de produtividade de média a alta. Outros autores tem
282 entendido que a redução da biodiversidade em alta concentração de nitrato no ambiente
283 circundante, está associada ao efeito tóxico deste nutriente (Carpenter et al., 1998; Dodds,
284 2006). Para este trabalho, diante da baixa concentração de nitrato verificada nos ecossistemas
285 ($1,96-42,14 \mu\text{g.L}^{-1}$), é provável que a baixa variabilidade espacial deste nutriente tenha
286 refletido em uma relação linear negativa com os padrões de riqueza analisados neste estudo.

287 A heterogeneidade espacial dos recursos entre ambientes tem demonstrado ser
288 determinante para a coexistência de espécies (Cardinale et al., 2004). Neste trabalho, ao
289 considerar o fósforo total podemos verificar que sua variabilidade espacial pode estar
290 associada à relação unimodal deste nutriente com os padrões de riqueza em ambas as escalas
291 de observação. A relação em “forma de corcunda” entre o suprimento de recursos e a riqueza
292 ocorre porque as espécies são capazes de coexistir somente via partição de nicho em níveis
293 intermediários de oferta de recursos (Gross; Cardinale, 2007).

294 A parte crescente da corcunda é entendida como resultado da disponibilidade de
295 nutrientes limitantes ao desenvolvimento populacional das espécies em conformidade com a
296 teoria espécie-energia (Wright, 1983). No entanto, estes recursos não são igualmente exigidos
297 por todas as espécies e também não são igualmente disponíveis dentro dos sistemas
298 (Cardinale et al., 2009). Segundo a teoria da proporção de recursos (Tilman, 1977, 1985), é
299 comum que mudanças na oferta de recursos gerem uma resposta da diversidade, assim o
300 aumento da disponibilidade de um recurso, como os nutrientes pode culminar na alteração de
301 outros fatores ambientais que em conjunto serão determinantes da riqueza de espécies. Tal
302 situação torna teoricamente impossível o crescimento linear da PDR, sendo mais comuns as
303 relações unimodais (Cardinale et al., 2009).

304 Semelhante ao que foi proposto por Hoffman e Dodson (2005), para este trabalho a
305 relação unimodal entre a concentração de fósforo total e a riqueza de espécies ocorre devido à
306 interação de duas influências da disponibilidade de nutrientes: em níveis baixos de
307 disponibilidade, o fósforo total influenciou positivamente a riqueza de espécie, por ser
308 limitante; enquanto que em níveis altos de disponibilidade, o fósforo total afetou
309 negativamente a riqueza de espécies pela eutrofização.

310 O potencial de produção de biomassa de um ecossistema, além de ser limitado pelo
311 suprimento de recurso (Gross e Cardinale, 2007), é compreendido como uma consequência da
312 eficiência na captura de recursos pela comunidade (Hillebrand; Cardinale, 2010). Neste
313 trabalho, tanto o fósforo total como a biomassa calculada através do biovolume
314 fitoplanctônico apresentou relação unimodal com os padrões de riqueza analisados. Assim, o
315 suprimento de fósforo total foi importante para a produção de biomassa nos ecossistemas
316 estudados, o que produziu a semelhança na resposta da diversidade em relação às variações do
317 suprimento de recursos e da biomassa. Além disso, assim como ocorreu com o fósforo total os

318 valores de biomassa apresentaram variabilidade espacial significativa, o que contribui para a
319 explicação da forma unimodal da PDR (Waide et al., 1999; Dodson et al., 2000).

320 O aumento da riqueza com a biomassa deve ser entendido através do próprio efeito da
321 riqueza. Em síntese Strong (2010) verificou que muitos estudos de PDR concordam que mais
322 espécies podem utilizar um espectro maior de recursos disponíveis e convertê-los em
323 biomassa, o que leva a uma maior produtividade. No entanto, também se verifica nestes
324 estudos que acima de níveis intermediários de produtividade, interações da competição, do
325 consumo, da perturbação e escalas espaciais, passam a interferir na forma da PDR e isto
326 contribui para evidenciar padrões unimodais ou não lineares.

327 Para Chase e Leibold (2002), a PDR é escala-dependente quando a dissimilaridade
328 regional aumenta com a produtividade. Diferentemente do que foi observado por estes
329 autores, no presente trabalho os compartimentos de reservatórios com altos teores de fósforo
330 total e biomassa fitoplanctônica apresentaram muitas espécies em comum, o que gerou uma
331 baixa riqueza regional. Desta forma, a dissimilaridade regional diminuiu com a produtividade
332 média regional. Nestas condições, forma da PDR foi independente da escala espacial, uma
333 vez que tanto em escala local com em escala regional, a riqueza de espécie diminuiu em
334 relação ao mesmo intervalo de aumento da produtividade em termos de disponibilidade de
335 nutrientes, podendo-se observar a mesma tendência em relação à biomassa fitoplanctônica.

336 No trabalho de Cardinale et al. (2004), a forma PDR não foi dependente da escala
337 detectada, sendo a PDR regional explicada pelo grau de partição de recursos. Desta forma, em
338 escala regional, quando as espécies não apresentam sobreposição no uso dos recursos, a
339 produtividade aumenta com a riqueza. Enquanto que quando houver sobreposição parcial no
340 uso de recursos pelas espécies, a produtividade tende a ser uma função curvilínea da riqueza
341 de espécies. Quando houver completa sobreposição no uso dos recursos, a produtividade é
342 independente da riqueza de espécies.

343 É comum esperar que a heterogeneidade espacial aumente com a ampliação das escalas
344 tornando mais oportuno para as espécies expressarem nichos diferentes (Cardinale, 2011).
345 Entretanto, verificou-se no presente trabalho que reservatórios com altos teores de fósforo e
346 biomassa apresentam possivelmente maior sobreposição no uso dos recursos, uma vez que a
347 relação entre a produtividade média regional (concentração de fósforo total e biomassa) e a
348 riqueza de espécies regional foi unimodal. No caso especial da produção média de biomassa,
349 sua relação com a riqueza de espécies regional não foi estatisticamente significativa o que
350 pode ser consequência de um alto grau de sobreposição no uso dos recursos.

351 A utilização de um estimador de riqueza para o presente estudo foi importante, visto que
352 dentre os modelos mais parcimoniosos descritores da riqueza local, o descritor da riqueza
353 estimada foi mais explicativo e incluiu os nutrientes que isoladamente explicaram a variação
354 da riqueza estimada. Desta forma, como foi sugerido por Korhonen et al. (2011) em seu
355 trabalho utilizando a comunidade do fitoplâncton, deve-se levar em consideração a influência
356 das distorções na distribuição de ocorrência dos organismos fitoplanctônicos quando se deseja
357 utilizar esta comunidade como objeto de estudo da PDR .

358 Além dos nutrientes, os fatores ambientais, condutividade elétrica, sólidos totais
359 dissolvidos, turbidez e pH contribuíram com os modelos mais parcimoniosos descritores dos
360 padrões de riqueza local. As condições de turbidez, pH e condutividade elétrica elevados em
361 reservatórios do semiárido nordestinos estão associadas ao aumento em biomassa de certas
362 associações de espécies, sobretudo de cianobactérias e diatomáceas (Dantas et al., 2012).
363 Processos hidrológicos destes sistemas hídricos exercem controle na sedimentação de sólidos
364 que em conjunto são determinantes da turbidez e assim da dinâmica das espécies. (Cordeiro-
365 Araújo et al. 2010).

366 Contudo podemos concluir com este trabalho que a forma da PDR varia com nível de
367 heterogeneidade espacial da medida de produtividade considerada. Formas lineares da PDR

368 estiveram associadas à condição mais homogênea do nitrato entre os sistemas hídricos (sem
369 variação espacial significativa). Formas unimodais da PDR estiveram associadas a condições
370 mais heterogêneas do fósforo total e da biomassa entre os sistemas hídricos (variação espacial
371 significativa). A dissimilaridade regional diminui com a produtividade média regional quando
372 a forma da PDR é independente da escala espacial. Este resultado indicou que a eutrofização
373 reduz as diferenças entre a composição de espécies dos compartimentos dentro cada
374 reservatório, gerando perdas na diversidade do ecossistema e possivelmente perdas funcionais
375 pelo aumento da sobreposição de nichos. E por fim a relação entre a disponibilidade de
376 nutrientes e a riqueza de espécies é influenciada localmente por fatores físicos e químicos do
377 ambiente aquático no semiárido que atuam simultaneamente.

378

379 **4.5. Referências Bibliográficas**

380 APHA, AWWA, WPCF (1992). Standard methods for the examination of water and waste-
381 water. New York: APHA/AWWA/WPCF.1193p.

382

383 Cardinale BJ, Ives AR, Inchausti P (2004) Effects of species diversity on the primary
384 productivity of ecosystems: extending our spatial and temporal scales of inference. *Oikos* 104:
385 437-350.

386

387 Cardinale BJ, Hillebrand H, Harpole WS, Gross K, Ptacnick R (2009) Separating the
388 influence of resource 'imbalance' on productivity–diversity relationships. *Ecology Letters* 12:
389 475-487.

390

391 Cardinale BJ (2011) Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature*
392 472: 86-89, 2011.

- 393 Carpenter RS, Caraco NF, Correll DL, Howarth RW, Sharpley AN, Smith VH (1998)
394 Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications*
395 8: 559-568.
396
- 397 Chao A (1987) Estimating the population size for capture-recapture data with unequal
398 catchability. *Biometrics* 43: 783-791.
399
- 400 Chase JM, Leibold MA (2002) Spatial scale dictates the productivity–biodiversity
401 relationship. *Nature* 416: 427-430.
402
- 403 Chase JM, Ryberg WA (2004) Connectivity, scale-dependence, and the productivity–diversity
404 relationship. *Ecology Letters* 7: 676-683.
405
- 406 Corcoran AA, Boeing WJ (2012) Biodiversity Increases the Productivity and Stability of
407 Phytoplankton Communities. *PLOS ONE* 7: 1-9.
408
- 409 Cordeiro-Araújo MK, Fuentes EV, Aragão NK, Bittencourt-Oliveira, MC, Moura AN (2010)
410 Dinâmica fitoplanctônica relacionada às condições ambientais em reservatório de
411 abastecimento público do semiárido brasileiro. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias* 5:592-
412 599.
413
- 414 Costa DF; Dantas ÊW (2011) Diversity of phytoplankton community in different urban
415 aquatic ecosystems in metropolitan João Pessoa, state of Paraíba, Brazil. *Acta Limnologica*
416 *Brasiliensia* 23: 394-405.
417

- 418 Cusens J, Wright SD, McBride PD, Gillman LN (2012) What is the form of the productivity–
419 animal-species-richness relationship? A critical review and meta-analysis. *Ecology* 93: 2241–
420 2252.
- 421
- 422 Dantas ÊW, Moura AN, Bittencourt-Oliveira MC, Neto JDTA, Calvacante ADC (2008)
423 Temporal variation of the phytoplankton community at short sampling intervals in the
424 Mundaú reservoir, Northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 22: 970-982.
- 425
- 426 Dantas ÊW, Bittencourt-Oliveira MC, Moura NA (2012) Dynamics of phytoplankton
427 associations in three reservoirs in northeastern Brazil assessed using Reynolds’ theory.
428 *Limnologia* 42: 72-80.
- 429
- 430 Dodds WK (2006) Eutrophication and trophic state in rivers and streams.
431 *Limnology and Oceanography* 51: 671-680.
- 432
- 433 Dodson SI, Arnott SE, Cottingham, KL (2000) The relationship in lake communities between
434 primary productivity and species richness. *Ecology* 81: 2662-2679, 2000.
- 435
- 436 Gamfeldt L, Hillebrand H (2011) Effects of total resources, resource ratios, and species
437 richness on algal productivity and evenness at both metacommunity and local scales. *PLOS*
438 *ONE* 6: 1-10.
- 439
- 440 Gross K, Cardinale BJ (2007) Does Species Richness Drive Community Production or Vice
441 Versa? Reconciling Historical and Contemporary Paradigms in Competitive
442 Communities. *The American Naturalist* 170: 207-220.

443

444 Hillebrand H, Dürselen CD, Kirschtel D, Pollinger U, Zohary T (1999) Biovolume
445 calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-424.

446

447 Hillebrand H, Cardinale BJ (2010) A critique for meta-analyses and the productivity–
448 diversity relationship. *Ecology* 91: 2545-2549.

449

450 Hoffmann MD; Dodson SI (2005) Land use, primary productivity, and lake area as
451 descriptors of zooplankton diversity. *Ecology* 86: 255-261.

452

453 Interlandi SJ, Kilham SS (2001) Limiting resources and the regulation of diversity in
454 phytoplankton communities. *Ecology* 82: 1270-1282.

455

456 Kassen R, Buckling A, Bell G, RAINEY PB (2000) Diversity peaks at intermediate
457 productivity in a laboratory microcosm. *Nature* 406: 508-512.

458

459 Korhonen JJ, Wang J, Soininen J (2011) Productivity-Diversity Relationships in Lake
460 Plankton Communities. *PLOS ONE* 6: 1-11.

461

462 Leibold MA (1999) Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton
463 communities. *Evolutionary Ecology Research* 1: 73-95.

464

465 Mackereth JFH (1978) *Water analysis: some revised methods for limnologists*. Michigan:
466 Freshwater Biological Association. 121p.

467

- 468 Mitchell-olds T, Shaw RG (1987) Regression analysis of natural selection: statistical
469 inference and biological interpretation. *Evolution*, Malden 41: 1149-1161.
470
- 471 Mittelbach GG, Steiner CF, Scheiner SM, Gross KL, Reynolds HL, Waide RB, Willig MR,
472 Dodson SI, Gough L (2001) What is the observed relationship between species richness and
473 productivity? *Ecology* 82: 2381–2396.
474
- 475 Moura NA, Nascimento EC, Dantas ÊW (2012) Temporal and spatial dynamics of
476 phytoplankton near farm fish in eutrophic reservoir in Pernambuco, Brazil. *Revista de*
477 *Biologia Tropical* 60: 581-597.
478
- 479 Partel M, Laanisto L, Zobel M (2007) Contrasting plant productivity–diversity relationships
480 across latitude: the role of evolutionary history. *Ecology* 88: 1091-1097.
481
- 482 Ptacnik R, Solimini AG, Andersen T, Tamminen T, Brettum P, Lepistö L, Wille´n E,
483 Rekolainen S (2008) Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural
484 phytoplankton communities. . *Proceeding of National Academy Science* 105: 5134–5138
485
- 486 Sun J, Liu D (2003) Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for
487 phytoplankton. *Journal Of Plankton Research* 35: 1331-1346.
488
- 489 Strong DJ (2010) Evidence and inference: shapes of species richness–productivity
490 curves. *Ecology* 91: 234-235.
491

- 492 Tilman D (1977) Resource competition between planktonic algae: an experimental and
493 theoretical approach. *Ecology* 58: 338-348.
- 494
- 495 Tilman D (1985) The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *The American*
496 *Naturalist* 125: 827-852.
- 497
- 498 Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter
499 R (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annual Review in*
500 *Ecology, Evolution and Systematics* 30: 257–300.
- 501
- 502 Wetzel RG, Linkens GE (1991) *Limnological Analyses*. New York: Springer-Verlag. 429 p.
- 503
- 504 Whittaker RJ (2010) Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the
505 species richness–productivity relationship. *Ecology* 91: 2522-2533.
- 506
- 507 Wright, DH (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41:
508 496-506.
- 509
- 510
- 511
- 512
- 513
- 514
- 515
- 516
- 517
- 518
- 519

520 **4.6. Tabelas e figuras**

521 **Tabela 1:** Reservatórios utilizados para o estudo e respectivos, municípios aos quais são
 522 pertencentes, rios de origem, coordenadas geográficas, capacidades máximas, volumes
 523 percentual durante o período de coleta.

Reservatório	Município	Rio de origem	Coordenadas geográficas	Capacidade máxima (m ³)	Volume (%)
Camalaú	Camalaú	Rio Monteiro	7°53'S e 36°50'W	48.107.240	31,8
Cordeiro	Congo	Rio Paraíba	7°49'S e 36°41'W	69.965.945	33,7
Epitácio Pessoa	Boqueirão	Rio Paraíba	7°30'S e 36°10'W	411.686.287	58,5
Namorado	São João do Cariri	Riacho Namorado	7°23'S 36°31'W	2.118.980	48,8
Poções	Monteiro	Rio Monteiro	7°53'S e 37°00'W	29.861.562	21,8
Soledade	Soledade	Riacho Macaco	7°03'S e 36°20'W	27.058.000	27,9
Taperoá II	Taperoá	Rio Taperoá	7°12'S e 36°51'W	15.148.900	16,4

524

525 **Tabela 2:** Riqueza local observada (S); riqueza local estimada (Chao2), riqueza regional
 526 observada (S_{reg}), dissimilaridade regional (D_{reg}) e biomassa fitoplanctônica ($mg.L^{-1}$).

Reservatórios	Compartimentos	S	Chao2	S_{reg}	D_{reg}	$mg.L^{-1}$
Camalaú	Lêntico	57	67	65	0.55	3,08
	Transição	33	51			
	Lótico	32	42			
Cordeiro	Lêntico	43	45	57	0.46	2,16
	Transição	37	41			
	Lótico	37	41			
Epitácio Pessoa	Lêntico	35	52	50	0.54	0,24
	Transição	34	40			
	Lótico	26	30			
Namorados	Lêntico	54	59	63	0.5	0,29
	Transição	32	36			
	Lótico	38	49			
Poções	Lêntico	20	28	32	0.36	199,53
	Transição	22	26			
	Lótico	21	53			
Soledade	Lêntico	52	64	82	0.47	12,87
	Transição	51	69			
	Lótico	41	44			
	Litoral	53	59			
Taperoá II	Lêntico	41	57	67	0.57	0,12
	Transição	34	39			
	Lótico	33	42			
	Litoral	33	57			

527

528

529 **Tabela 3:** Resultado da análise de regressão para função linear e quadrática.

Regressão linear: a+bx												
	Nitrato				Fósforo total				Biomassa			
	S	Chao2	Sreg	Dreg	S	Chao2	Sreg	Dreg	S	Chao2	Sreg	Dreg
R ²	0.22	0.19	0.70	0.33	0.11	0.03	0.23	0.71	0.06	0.02	0.23	0.75
a	46.07	56.79	115.95	0.67	1.73	1.72	2.00	-0.09	1.56	1.67	1.78	-0.30
b	-0.45	-0.48	-2.82	-0.01	-0.10	-0.05	-0.14	-0.13	-0.03	-0.02	-0.06	-0.05
Regressão quadrática: a+b1x+b2x ²												
	Nitrato				Fósforo total				Biomassa			
	S	Chao2	Sreg	Dreg	S	Chao2	Sreg	Dreg	S	Chao2	Sreg	Dreg
R ²	0.27	0.22	0.71	0.76	0.62	0.39	0.86	0.79	0.41	0.38	0.61	0.81
a	53.22	62.11	70.53	-0.48	0.30	0.64	0.15	-0.42	1.62	1.72	1.83	-0.28
b1	-1.31	-1.12	1.86	0.11	1.53	1.21	1.92	0.24	0.04	0.05	0.03	-0.03
b2	0.02	0.15	-0.12	-0.003	0.44	-0.34	-0.55	-0.10	-0.06	-0.06	-0.07	-0.01

530 Nota: R² – coeficiente de determinação; a – intercepto; b – coeficiente de regressão linear; b1 e b2 –
531 coeficientes parciais de regressão quadrática. Valores em negrito são significativos (p<0,05).

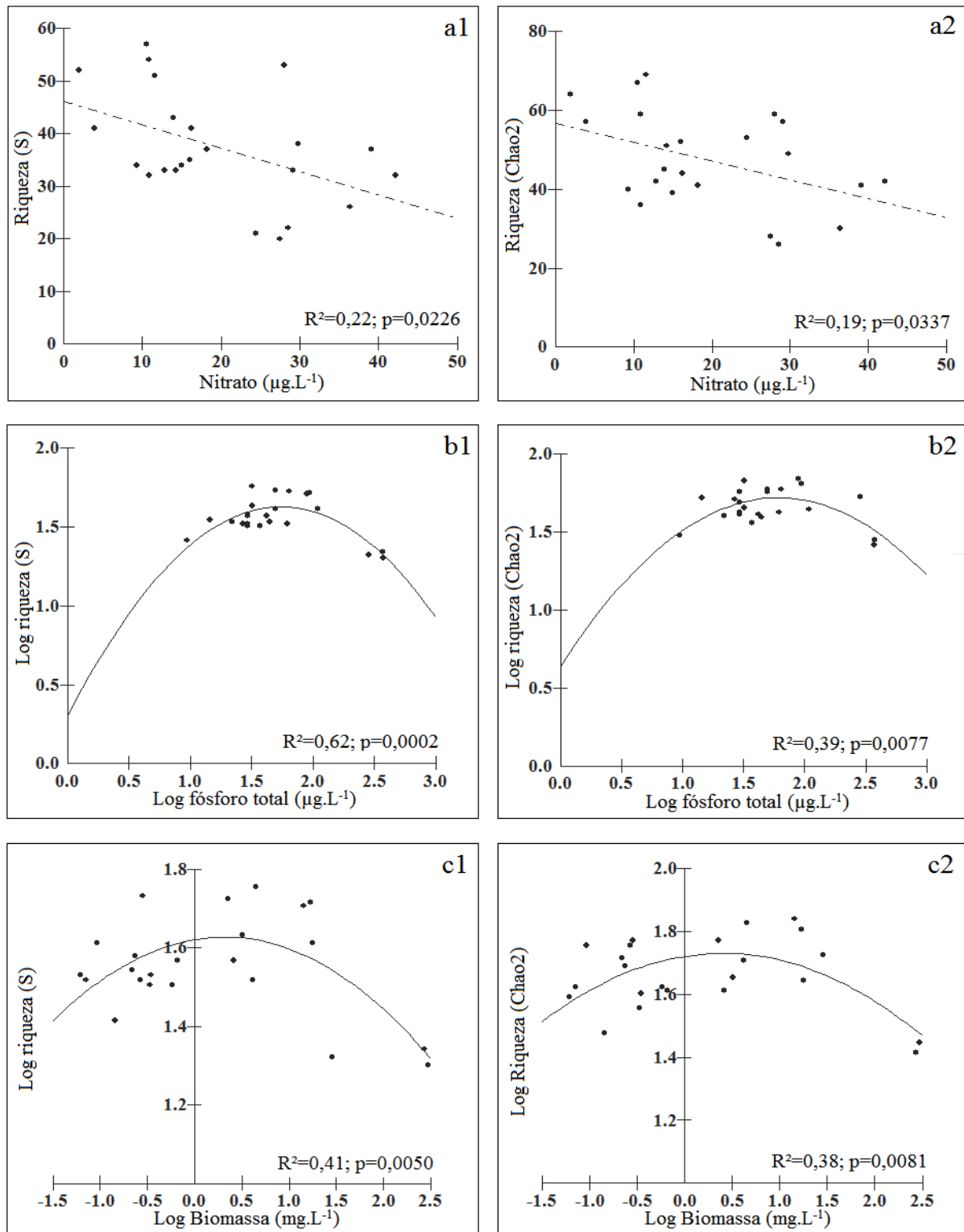
532

533 **Tabela 4:** Modelos mais parcimoniosos descritores dos padrões de riqueza (S, Chao2 e S_{reg})
 534 gerados pela análise de GLM.

Padrão de riqueza	k	R^2	AIC	Δ_i	Fatores descritores	Estimativa	p
S	5	0,61	99,38*	0,00	Intercepto	4,09	<0,01
					Nitrito	-0,35	<0,05
					Condutividade elétrica	12,92	<0,05
					STD	-20,45	<0,05
Chao2	7	0,75	133,90*	0,00	Intercepto	2,24	<0,01
					Nitrato	-0,02	<0,01
					Nitrogênio total	0,002	<0,01
					Fósforo total	-0,002	<0,01
					pH	0,19	<0,01
					Turbidez	0,001	<0,01
S_{reg}	3	0,87	50,52	0,00	Intercepto	3,57	<0,01
					Nitrito	0,77	<0,05
					Fósforo total	-0,003	<0,05

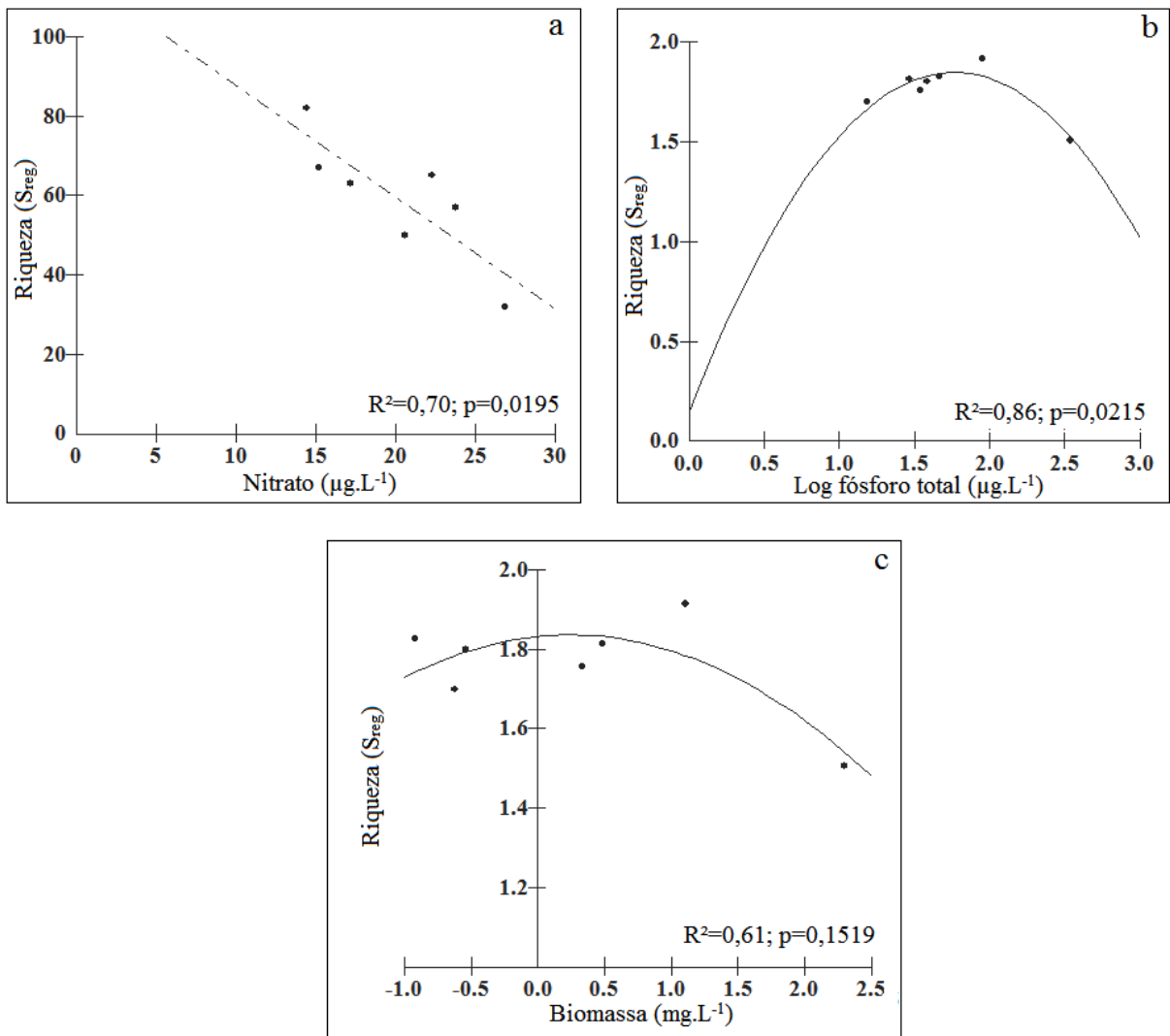
535 Nota: k – o número de parâmetros estimados para cada modelo; R^2 – coeficiente de determinação; AIC
 536 – os critérios de informações associadas para cada modelo (em valores com asterisco foi utilizado
 537 correção: AIC_c); Δ_i – componente Delta dos critérios de informações associados (o melhor modelo
 538 recebe valor zero).

539



540

541 **Figura 1:** análise de regressão (escala local): a1- de S e a2- de Chao2 em função da
 542 concentração de nitrato; b1 - do log de S e b2- do log de Chao2 em função do log da
 543 concentração de fósforo total; e c1- do log de S e c2- do log de Chao2 em função do log da
 544 biomassa fitoplanctônica.



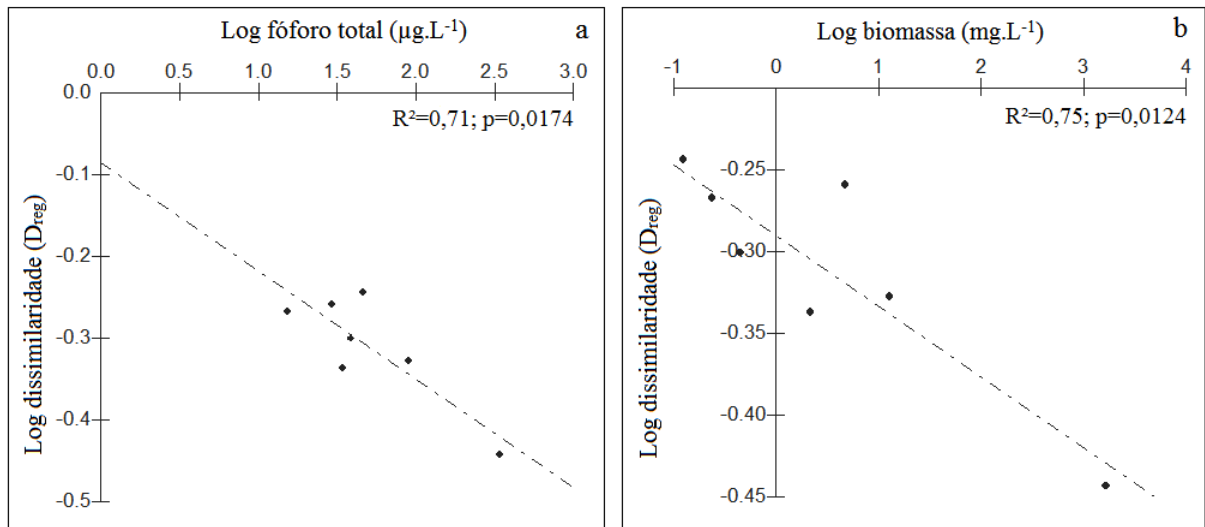
545

546 **Figura 2:** análise de regressão (escala regional): a- de Sreg em função da concentração de

547 nitrato média; b- do log de Sreg em função do log da concentração de fósforo total média; e c-

548 do log de Sreg em função do log da biomassa fitoplanctônica média.

549



550

551 **Figura 3:** análise de regressão do log da dissimilaridade regional na composição de espécies
 552 em função: a- do log da concentração de fósforo total média e b- do log da biomassa
 553 fitoplanctônica média.

5. CONCLUSÃO GERAL DA DISSERTAÇÃO

- Tanto em escala local como regional a forma da PDR demonstra variar com o nível de heterogeneidade espacial do tipo de medida de produtividade considerado. As formas unimodais foram mais comuns em condições heterogêneas de produtividade.
- A dissimilaridade regional diminui com a produtividade média regional quando a forma da PDR é independente da escala espacial.
- Além da produtividade medida através das concentrações de nutrientes, outros fatores ambientais atuam localmente como descritores da riqueza de espécies, em reservatórios do semiárido Nordeste.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AOKI, I. Diversity–productivity–stability relationship in freshwater ecosystems: Whole-systemic view of all trophic levels. **Nature**, Tóquio, v. 18, p.397-404, 2003.

ASSAF, T. A.; BEYSCHLAG, W.; ISSELSTEIN, J. Do species evenness and plant density influence the magnitude of selection and complementarity effects in annual plant species mixtures? **Applied Ecology And Environmental Research**, Budapeste, v. 9, n. 2, p.157-166, 2011.

BAILEY, S.-A. *et al.* Primary productivity and species richness: relationships among functional guilds, residency groups and vagility classes at multiple spatial scales. **Ecography**, Copenhagen, v. 27, p.207-217, 2004.

BALVANERA *et al.* Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. **Ecology Letters**, Oxford, v. 9, p.1146-1156, 2003.

BITTENCOURT-OLIVEIRA, M.C. *et al.* Seasonal dynamics of cyanobacteria in a eutrophic reservoir (Arcoverde) in a semi-arid region of Brazil. **Brazilian Journal Biology**, São Carlos, v. 72, n. 3, p.533-544, 2012.

BOUVY, M. *et al.* Dynamics of a toxic cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) in a shallow reservoir in the semi-arid region of northeast Brazil. **Aquatic Microbial Ecology**, Oldendorf, v. 20, n. 3, p. 285-297, 1999.

BOUVY, M.A. *et al.* Occurrence of *Cylindrospermopsis* (Cyanobacteria) in 39 Brazilian tropical reservoirs during the 1998 drought. **Aquatic Microbial Ecology**, Oldendorf, v. 23, p. 13-27, 2000.

BOUVY, M.A. *et al.* Effects of a cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) on bacteria and zooplankton communities in Ingazeira reservoir (northeast Brazil). **Aquatic Microbial Ecology**, Oldendorf, v. 25, n. 3, p. 215-227, 2001.

CALIMAN, A. *et al.* The prominence of and biases in biodiversity and ecosystem functioning research. **Biodiversity And Conservation**, van Godewijckstraat, v. 19, n. 3, p.651-664, 2010.

CÂMARA, F.R.A. *et al.* The role of nutrient dynamics on the phytoplankton biomass (chlorophyll-a) of a reservoir-channel continuum in a semi-arid tropical region. **Acta Limnologica Brasiliensia**, São Carlos, v. 21, n. 4, p.431-439, 2009.

CARDINALE, B.J.; PALMER, M.A.; COLLINS, S.L. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. **Nature**, Londres, v. 415, p.426-429, 2002.

CARDINALE *et al.* Biodiversity as both a cause and consequence of resource availability: a study of reciprocal causality in a predator–prey system. **Journal Of Animal Ecology**, London, v. 75, p.497-505, 2006a.

CARDINALE, B. J. *et al.* Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. **Nature**, Londres, v. 443, n. 26, p.989-992, 2006b.

CARDINALE, B.J. *et al.* Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. . **Proceeding of National Academy Science**, São Francisco, v. 104, n. 46, p.18123-18128, 2007.

CARDINALE, B.J. *et al.* Separating the influence of resource 'imbalance' on productivity–diversity relationships. **Ecology Letters**, Oxford, v. 12, p.475-487, 2009a.

CARDINALE, B.J. *et al.* Biodiversity, productivity and stability in real food webs. **Ecology**, Davis, v. 90, n. 5, p.1227-1241, 2009b.

CARDINALE, B.J. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. **Nature**, Londres, v. 472, p.86-89, 2011.

CARRARA, R.; VA´ZQUEZ, D.P. The species-energy theory: a role for energy variability. **Ecography**, Davis, v. 33, p.942-948, 2010.

CHALAR, G. The use of phytoplankton patterns of diversity for algal bloom management. **Limnologica**, Berlin, v. 39, p.2000-2008, 2008.

CHALCRAFT, D. R. *et al.* Scale dependence in the species-richness–productivity relationship: the role of species turnover. **Ecology**, Davis, v. 85, n. 10, p.2701-2708, 2004.

CHASE, J.M.; LEIBOLD, M.A. Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. **Nature**, Londres, v. 416, p.427-430, 2002.

CHASE, J.M.; RYBERG, W. A. Connectivity, scale-dependence, and the productivity–diversity relationship. **Ecology Letters**, Oxford, v. 7, p.676-683, 2004.

CHASE, J.M. Stochastic Community Assembly Causes Higher Biodiversity in More Productive Environments. **Science**, Nova York, v. 328, p.1388-1391, 2010.

CHELLAPPA, N.T.; BORBA, J.M.; ROCHA, O. Phytoplankton community and physical-chemical characteristics of water in the public reservoir of Cruzeta, RN, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 68, n. 3, p. 477-494, 2008.

CHELLAPPA, N.T.; CÂMARA, F.R.A.; ROCHA, O. Phytoplankton community: indicator of water quality in the Armando Ribeiro Gonçalves Reservoir and Pataxó Channel, Rio Grande do Norte, Brazil. **Brazilian Journal Biology**, São Carlos, v. 69, n. 2, p.241-251, 2009.

CORCORAN, A. A.; BOEING, W. J. Biodiversity Increases the Productivity and Stability of Phytoplankton Communities. **PLOS ONE**, São Francisco, v. 7, p.1-9, 2012.

CORDEIRO-ARAÚJO, M.K *et al.* Dinâmica fitoplanctônica relacionada às condições ambientais em reservatório de abastecimento público do semiárido brasileiro. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, Recife, v. 5, n. 4, p.592-599, 2010.

COSTA, I.A.S. *et al.* Occurrence of toxin producing cyanobacteria blooms in a Brazilian semiarid reservoir. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 66, p. 211-219, 2006.

CUSENS, J. *et al.* What is the form of the productivity–animal-species-richness relationship? A critical review and meta-analysis. **Ecology**, Davis, v. 93, n. 10, p.2241-2252, 2012.

DANTAS, Ê.W.; MOURA, A.N.; BITTENCOURT-OLIVEIRA, M.C. Cyanobacterial blooms in stratified and destratified eutrophic reservoirs in semi-arid region of Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 83, n. 4, p.1327-1338, 2011.

DANTAS, Ê.W.; BITTENCOURT-OLIVEIRA, M.C; MOURA, A.N. Dynamics of phytoplankton associations in three reservoirs in northeastern Brazil assessed using Reynolds' theory. **Limnologica**, Berlin, v. 42, n. 1, p.72-80, 2012.

DARWIN, C. **On the Origin of Species**, London: John Murray, 1859.

DODSON, S.I.; ARNOTT, S.E.; COTTINGHAM, K.L. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. **Ecology**, Davis, v. 81, n. 10, p.2662-2679, 2000.

DUARTE, P.; MACEDO, M. F.; FONSECA, L. C. The relationship between phytoplankton diversity and community function in a coastal lagoon. **Hydrobiologia**, The Hague, v. 555, p.3-18, 2006.

ELLIOTT, J.A.; IRISH, A.E.; REYNOLDS, C.S. The effects of vertical mixing on a phytoplankton community: a modelling approach to the intermediate disturbance hypothesis. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 46, p.1291-1297, 2001.

EVANS, K.L.; WARREN, P.H.; GASTON, K.J. Species–energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 80, p.1-25, 2005.

FARGIONE, J. *et al.* From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity–productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. **Proceedings Of The Royal Society: Biological science**, Londres, v. 274, p.871-876, 2007.

FELIP, M.; CATALAN, J. The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima. **Journal Of Plankton Research**, Oxford, v. 22, n. 1, p.91-105, 2000.

FINLAY, B.J. Global Dispersal of Free-Living Microbial Eukaryote Species. **Science**, Nova York, v. 296, p.1061-1063, 2002.

FLOMBAUM, P.; SALA, O.E. Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. . **Proceeding of National Academy Science**, Washington, v. 105, n. 16, p.6087-6090, 2008.

FOX, J.W. The long-term relationship between plant diversity and total plant biomass depends on the mechanism maintaining diversity. **Oikos**, Lund, v. 102, p.630-640, 2003.

FUKAMI, T.; MORIN, P.J. Productivity–biodiversity relationships depend on the history of community assembly. **Nature**, Londres, v. 424, p.423-426, 2003.

GAMFELDT, L.; HILLEBRAND, H. Does Species Richness Drive Community Production or Vice Versa? Reconciling Historical and Contemporary Paradigms in Competitive Communities. **International Review Of Hydrobiology**, Germany, v. 93, p.550-564, 2008.

GILLMAN, L.N.; WRIGHT, S.D. The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. **Ecology**, Davis, v. 87, n. 5, p.1234-1243, 2006.

GRACE, J. B. *et al.* Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? **Ecography**, Davis, v. 10, p.680-689, 2007.

GRIFFIN, J. *et al.* Spatial heterogeneity increases the importance of species richness for an ecosystem process. **Oikos**, Lund, v. 118, p.1335-1342, 2009.

GRONER, E.; NOVOPLANSKY, A. Reconsidering diversity–productivity relationships: directness of productivity estimates matters. **Ecology Letters**, Davis, v. 6, p.695-699, 2003.

GROSS, K.; CARDINALE, B.J. Does Species Richness Drive Community Production or Vice Versa? Reconciling Historical and Contemporary Paradigms in Competitive Communities. **The American Naturalist**, Chicago, v. 170, n. 2, p.207-220, 2007.

HARPOLE, W.S.; TILMAN, D. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. **Nature**, Londres, v. 446, p.791-793, 2007.

HENRY, R. *et al.* Variação espacial e temporal da produtividade primária pelo fitoplâncton na Represa de Jurumirim (Rio Paranapanema, SP). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 58, n. 4, p.571-590, 1998.

HILLEBRAND, H. *et al.* Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. **Journal Of Phycology**, Santa Cruz, v. 35, n. 2, p.403-424, 1999.

HILLEBRAND, H.; CARDINALE, B. J. A critique for meta-analyses and the productivity–diversity relationship. **Ecology**, Davis, v. 91, n. 9, p.2545-2549, 2010.

HOFFMANN, M.D.; DODSON, S.I. Land use, primary productivity, and lake area as descriptors of zooplankton diversity. **Ecology**, Davis, v. 86, n. 1, p.255-261, 2005.

HORNER-DEVINE, M.C.; CARNEY, K.M.; BOHANNAN, B.J.M. An ecological perspective on bacterial biodiversity. **Proceedings Of The Royal Society: Biological science**, Londres, v. 271, n. 1535, p.113-122, 2004.

HUSZAR, V.L.M.; REYNOLDS, C.S. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Par´a, Brazil): responses to gradual environmental change. **Hydrobiologia**, The Hague, v. 346, p.169-181, 1997.

INTERLANDI, S.J.; KILHAM, S.S. Limiting resources and the regulation of diversity in phytoplankton communities. **Ecology**, Davis, v. 82, n. 5, p.1270-1282, 2001.

KASSEN, R. *et al.* Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. **Nature**, Londres, v. 406, p.508-512, 2000.

KEELING, H.C.; PHILLIPS, O.L. The global relationship between forest productivity and biomass. **Global Ecology And Biogeography**, Ontario, v. 16, p.618-631, 2007.

KIRSCH, J.L. *et al.* Diversity-Carbon Flux Relationships in a Northwest Forest. **Diversity**, Basileia, v. 4, p.33-58, 2012.

KONDOH, M. Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. **Proceedings Of The Royal Society Of London, Series B**, Londres, v. 268, p.269-271, 2001.

KORHONEN, J.J.; WANG, J.; SOININEN, J. Productivity-Diversity Relationships in Lake Plankton Communities. **PLOS ONE**, São Francisco, v. 6, p.1-11, 2011.

LAANISTO, L.; URBAS, P.; PÄRTEL, M. Climate-induced temporal variation in the productivity. **Global Ecology And Biogeography**, Ontario, v. 17, p.320-326, 2008.

LANARI, M.O.; COUTINHO, R. Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis of a paradigm and its expansion in marine environments. **Oecologia Australis**, Rio de Janeiro, v. 14, n. 4, p.959-988, 2010.

LAUGHLIN, D.C.; MOORE, M.M.. Climate-induced temporal variation in the productivity. **Oikos**, Lund, v. 118, p.897-902, 2009.

LEIBOLD, M.A. Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton communities. **Evolutionary Ecology Research**, Tucson, v. 1, p.73-95, 1999.

LEWANDOWSKA, A.M. *et al.* Responses of primary productivity to increased temperature and phytoplankton diversity. **Journal Of Sea Research**, Den Burg, v. 72, p.87-93, 2012.

LOREAU, M. *et al.* Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. **Science**, Nova York, v. 294, p.804-808, 2001.

LOREAU, M.; HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, Londres, v. 412, p.72-76, 2001.

MCGRADY-STEED, J.; HARRIS, P.M.; MORIN, P.J. Biodiversity regulates ecosystem predictability. **Nature**, Londres, v. 390, p.162-164, 2012.

MELO, A.S. *et al.* O que ganhamos ‘confundindo’ riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade? **Biota Neotropical**, São Paulo, v. 8, n. 3, p.21-27, 2008.

MENDES, R.S. *et al.* A unified index to measure ecological diversity and species rarity. **Ecography**, Davis, v. 31, p.450-456, 2008.

MITTELBACH, G.G. *et al.* What is the observed relationship between species richness and productivity? **Ecology**, Davis, v. 82, n. 9, p.2381-2392, 2001.

MITTELBACH, G.G. Understanding species richness–productivity relationships: the importance of meta-analyses. **Ecology**, Davis, v. 91, n. 9, p.2540-2544, 2010.

MOURA, A.N. *et al.* Vertical and temporal dynamics of cyanobacteria in the Carpina potable water reservoir in northeastern Brazil. **Brazilian Journal Biology**, São Carlos, v. 72, n. 2, p.1-9, 2011.

MOURA, N.A.; NASCIMENTO, E.C.; DANTAS, Ê.W. Temporal and spatial dynamics of phytoplankton near farm fish in eutrophic reservoir in Pernambuco, Brazil. **Revista de Biologia Tropical**, San Pedro, v. 60, n. 2, p.581-597, 2012.

MULDER, C.P.H. *et al.* Species evenness and productivity in experimental plant communities. **Oikos**, Lund, v. 107, p.50-63, 2004.

NI, J. *et al.* Scale-dependent relationships between plant diversity and above-ground biomass in temperate grasslands, south-eastern Mongolia. **Journal Of Arid Environments**, Chubut, v. 68, n. 1, p.132-142, 2007.

OINDO, B. O. Understanding the Relationship Between Environmental Energy Availability and Bird Species Richness in Kenya Using Remote Sensing and Ancillary Data. **The Open Remote Sensing Journal**, Monterey, v. 1, p.1-6, 2008.

PARTEL, M.; LAANISTO, L.; ZOBEL, M. Contrasting plant productivity–diversity relationships across latitude: the role of evolutionary history. **Ecology**, Davis, v. 88, n. 5, p.1091-1097, 2007.

PÄRTEL, M. *et al.* The productivity–diversity relationship: varying aims and approaches. **Ecology**, Davis, v. 91, n. 9, p.2565-2567, 2010.

PAUSAS, J.G.; AUSTIN, M.G. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. **Journal Of Vegetation Science**, Stillwater, v. 12, n. , p.153-166, 2001.

POLLEY, H.W.; WILSEY, B.J.; DERNER, D. Do species evenness and plant density influence the magnitude of selection and complementarity effects in annual plant species mixtures? **Ecology Letters**, Davis, v. 6, p.248-256, 2003.

PORTER, M.L. *et al.* Productivity-Diversity Relationships from Chemolithoautotrophically Based Sulfidic Karst Systems. **International Journal Of Speleology**, Bologna, v. 38, n. 1, p.27-40, 2009.

PTACNIK, R. *et al.* Diversity predicts stability and resource efficiency in natural phytoplankton communities. **Proceeding of National Academy Science**, Washington, v. 105, n. 13, p.5134-5138, 2008.

REICH *et al.* Species and functional group diversity independently influence biomass accumulation and its response to CO₂ and N. **Proceeding Of National Academy Science**, Washington, v. 101, n. 27, p.10101-10106, 2004.

REYNOLDS, C.S. The response of phytoplankton communities to changing lake environments. **Schweizerische Zeitschrift Für Hydrologie**, Basilea, v. 42, n. 2, p.220-236, 1987.

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

ROSCHER *et al.* Using Plant Functional Traits to Explain Diversity– Productivity Relationships. **PLOS ONE**, São Francisco, v. 7, p.1-11, 2012.

SALA, O.E.; AUSTIN, A.T. Methods of estimating aboveground net primary productivity. In: SALA, O.E.; JACKSON, R.B.; MONEY, H.A; HOWARTH, R.W. **Method in ecosystem science**. Nova York: Springer-verlag, 2000. p. 31-43.

SCHEINER, S.M.; JONES, S. Diversity, productivity and scale in Wisconsin vegetation. **Evolutionary Ecology Research**, Tucson, v. 4, p.1097-1117, 2002.

SCURLOCK, J.M.O.; JOHNSON, K.; OLSON, R.J. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamic measurements. **Global Change Biology**, Chicago, v. 8, p.36-53, 2002.

ŠÍMOVÁ, I.; LI, Y. M.; STORCH, D. Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool. **Journal Of Ecology**, Chicago, v. 101, p.161-170, 2013.

SPATHARIS, S. *et al.* Influence of terrestrial runoff on phytoplankton species richness-biomass relationships: A double stress hypothesis. **Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology**, Groton, v. 362, p.55-62, 2008.

STACHOWICZ, J.J.; BRUNO, J.F.; DUFFY, J.E. Understanding the Effects of Marine Biodiversity on Communities and Ecosystems. **Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics**, Nova York, v. 38, p.739-766, 2007.

STEINER, C.F. *et al.* Temporal stability of aquatic food webs: partitioning the effects of species diversity, species composition and enrichment. **Ecology Letters**, Oxford, v. 8, p.819-828, 2005.

STEINER, C.F.; LEIBOLD, M. Cyclic assembly trajectories and scale-dependent productivity–diversity relationships. **Ecology**, Davis, v. 85, n. 1, p.107-113, 2004.

STOMP, M. *et al.* Large-scale biodiversity patterns in freshwater phytoplankton. **Ecology**, Davis, v. 92, n. 11, p.819-828, 2011.

STRONG, D.J. Evidence and inference: shapes of species richness–productivity curves. **Ecology**, Davis, v. 91, n. 9, p.234-235, 2010.

TILMAN, D. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. **Ecology**, Davis, v. 58, p.338-348, 1977.

TILMAN, D. The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. **The American Naturalist**, Chicago, v. 125, n. 6, p.827-852, 1985.

TILMAN, D.; LEHMAN, C.L.; THOMSON, K.T. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. **Proceeding of National Academy Science**, Whashington, v. 94, p.1857-1861, 1997.

TUNDISI, J.G.; MATSUMURA-TUNDISI, T. **Limnologia**. São Paulo: Oficina de Textos, 2008

VENAIL, P.A. *et al.* Dispersal scales up the biodiversity-productivity relationship in an experimental source-sink metacommunity. **Proceedings Of The Royal Society: Biological science**, Londres, v. 277, p.2339-2345, 2013.

VENTERINK, H.O. *et al.* Species richness–productivity patterns differ between n-, p-, and k-limited wetlands. **Ecology**, Davis, v. 84, n. 8, p.2191-2199, 2003.

WAIDE, R.B. *et al.* The relationship between productivity and species richness. **Annual Review Of Ecology And Systematics**, Palo Alto, v. 30, p.257-300, 1999.

WEIS, J. J.; MADRIGAL, D. S.; CARDINALE, B. J.. Effects of Algal Diversity on the Production of Biomass in Homogeneous and Heterogeneous Nutrient Environments: A Microcosm Experiment. **PLOS ONE**, São Francisco, v. 3, n. 7, p.1-8, 2008.

WHITTAKER, R.J.; HEEGAARD, E. What is the observed relationship between species richness and productivity? Comment. **Ecology**, Davis, v. 84, n. 12, p.3384-3390, 2003.

WHITTAKER, R.J. Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness–productivity relationship. **Ecology**, Davis, v. 91, n. 9, p.2522-2533, 2010.

WILSEY, B.J.; POTVIN, C. Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. **Ecology**, Davis, v. 81, n. 4, p.887-892, 2000.

WILSEY, B.J. *et al.* Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. **Ecology**, Davis, v. 86, n. 5, p.1178-1184, 2005.

WITMAN, J.D.; ETTER, R.J.; SMITH, F. The relationship between regional and local species diversity in marine benthic communities: A global perspective. **Proceeding of National Academy Science**, Washington, v. 101, n. 44, p.15664-15669, 2004.

WITMAN, J. *et al.* The relation between productivity and species diversity in temperate–arctic marine ecosystems. **Ecology**, Davis, v. 89, n. 11, p.66-80, 2008.

WORM, B. *et al.* Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. **Nature**, Londres, v. 417, p.848-851, 2002.

WORM, B.W.; DUFFY, J.E; COLLINS, S.L. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. **Trends In Ecology And Evolution**, Londres, v. 18, n. 12, p.628-632, 2002.

WORM, B. *et al.* Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. **Science**, Nova York, v. 314, p.787-790, 2006.

WRIGHT, D.H. Species-energy theory: an extension of species-area theory. **Oikos**, Lund, v. 41, p.496-506, 1983.

YACHI, S.; LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. **Proceeding of National Academy Science**, Whashington, v. 96, p.1463-1468, 1999.

YONG, Z. *et al.* Do species evenness and plant density influence the magnitude of selection and complementarity effects in annual plant species mixtures? **Science China Earth Sciences**, Wuhan, v. 55, n. 8, p.1248-1254, 2012.

Tabela suplementar 1: Continuação...

Táxons	Cam			Cor			Epi			Nam			Poç			Sol				Tap			
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	4	1	2	3	4
<i>Leptolyngbya</i> sp.	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lyngbya ceylanica</i> Wille	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+
<i>Lyngbya</i> sp.	+	-	-	+	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+
<i>Merismopedia glauca</i> (Ehrenberg) Naegeli	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>M. tenuissima</i> Lemmermann	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-
<i>M. novacekii</i> (Komárek) Compère	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. panniformis</i> J.Komárek, J.Komárková-Legnerová, C.L.Sant'Anna, M.T.P.Azevedo, & P.A.C.Senna	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Microcystis</i> sp.	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+
<i>Nostoc</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oscillatoria princeps</i> Vaucher ex Gomont	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>O. simplicissima</i> Gomont	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Oscillatoria</i> sp.1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Oscillatoria</i> sp2.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Phormidium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Planktolyngbya limnetica</i> (Lemmermann) J.Komárková-Legnerová & G.Cronberg	+	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-
<i>Planktothrix agardhii</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	-	-	+	-	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pseudanabaena catenata</i> Lauterborn	-	-	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. mucicola</i> (Naumann & Huber-Pestalozzi) Schwabe	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>Pseudanabaena</i> sp.	+	+	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>Romeria</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Spirulina major</i> Kützing	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Spirulina</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-

Tabela suplementar 1: Continuação...

Táxons	Cam			Cor			Epi			Nam			Poç			Sol				Tap			
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	4	1	2	3	4
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) F.Stein	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. oblonga</i> Lemmermann	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>T. verrucosa</i> A.Stokes	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-
<i>Trachelomonas volvocinopsis</i> Svirenko	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
CRYPTOPHYTA																							
<i>Criptomonas</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BACILLARIOPHYTA																							
<i>Achnanthes</i> sp.	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Amphora</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	-	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	+	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>Cyclotella</i> sp.	+	-	+	+	+	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>Cymbella gracilis</i> (Rabenhorst) Cleve	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-
<i>C. túmida</i> (Brébisson) van Heurck	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cymbella</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eunotia</i> sp.	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Fragilaria rumpens</i> (Kützing) G.W.F.Carlson	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>Fragilaria</i> sp.	+	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Frustulia vulgaris</i> (Thwaites) De Toni	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Frustulia</i> sp.	+	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-
<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Gyrosigma</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia</i> sp.	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-
<i>Plagiotropis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-

Tabela suplementar 1: Continuação...

Táxons	Cam			Cor			Epi			Nam			Poç			Sol				Tap				
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	4	1	2	3	4	
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenberg) Otto Müller	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>R. gibberula</i> (Ehrenberg) Otto Müller	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Surirella</i> sp.	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Surirella striatula</i> Turpin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Tryblionella</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) P.Compère	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Urosolenia longiseta</i> (O.Zacharias) Edlund & Stoermer	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Urosolenia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
CHRYSOPHYTA																								
<i>Mallomonas</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
XANTOPHYTA																								
<i>Centrtractus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
DINOPHYTA																								
<i>Peridinium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-

7.2. Tabela suplementar 2: O resultado da análise de Modelos Lineares Generalizados (GLM) para o conjunto de dados da riqueza observada (S), da riqueza estimada (Chao2) e da riqueza observada regional (S_{reg}).

Riqueza observada (S); N=23	k	R ²	AIC _c	Δ_i	Ranque
CE	3	0,22	107,77	8,39	6
CE-STD	4	0,43	102,88	3,49	4
-NO2+CE-STD	5	0,61	99,38	0,00	1
-NO2-NO3+CE-STD	6	0,66	101,01	1,63	2
-NO2-NO3+CE-OD-STD	7	0,72	102,52	3,14	3
-NO2-NO3-PT+CE-OD-STD	8	0,73	106,10	6,72	5
NH3-NO2-NO3-PT+CE+OD-STD	9	0,74	111,44	12,06	7
NH3-NO2-NO3-PT+CE-OD-STD+BIOM	10	0,74	117,68	18,30	8
NH3-NO2-NO3-PT+TEMP+CE-OD-STD+BIOM	11	0,75	125,03	25,65	9
NH3-NO2-NO3-PT+TEMP+CE-OD-STD+SAL+BIOM	12	0,76	134,08	32,70	10
NH3-NO2-NO3-PT+TEMP+CE-TURB-OD-STD+SAL+BIOM	13	0,76	145,30	45,92	11
NH3-NO2-NO3-PO4-PT+TEMP+CE-TURB-OD-STD+SAL+BIOM	14	0,76	159,34	59,96	12
NH3-NO2-NO3+NT-PO4-PT+TEMP+CE-TURB-OD-STD+SAL+BIOM	15	0,76	177,41	78,03	13
NH3-NO2-NO3+NT-PO4-PT+TEMP+PH+CE-TURB-OD-STD+SAL+BIOM	16	0,76	201,50	102,12	14
Riqueza estimada (CHAO2); N=23	k	R ²	AIC _c	Δ_i	Ranque
-NO3	3	0,19	150,27	16,37	8
-NO3+NT	4	0,29	148,30	14,40	6
-NO3+NT-PT	5	0,57	137,36	3,46	2
-NO3+NT-PT+PH	6	0,62	137,43	3,53	3
-NO3+NT-PT+PH+TURB	7	0,75	133,90	0,00	1
-NO3+NT-PT+PH+TURB-OD	8	0,75	138,36	4,46	4
-NO3+NT-PT+PH+TURB-OD+BIOM	9	0,78	142,89	8,98	5
-NO3+NT-PT+PH+CE+TURB-OD+BIOM	10	0,79	148,56	14,65	7
-NO3+NT-PT+TEMP+PH+CE+TURB-OD+BIOM	11	0,80	154,90	21,00	9

Tabela suplementar 2: Continuação...

Riqueza estimada (CHAO2); N=23	k	R ²	AIC _c	Δ _i	Ranque
-NO3+NT-PT+TEMP+PH+CE+TURB-OD-STD+BIOM	12	0,81	163,68	29,78	10
-NO3+NT-PT+TEMP+PH+CE+TURB-OD-STD+SAL+BIOM	13	0,82	174,79	40,89	11
-NH3+NO3+NT-PT+TEMP+PH+CE+TURB-OD-STD+SAL+BIOM	14	0,82	188,83	54,93	12
-NH3-NO3+NT-PO4-PT+TEMP+PH+CE+TURB-OD-STD+SAL+BIOM	15	0,82	206,89	72,99	13
-NH3+NO2-NO3+NT-PO4-PT+TEMP+PH+CE+TURB-OD-STD+SAL+BIOM	16	0,82	230,98	97,08	14
Riqueza observada regional (S _{reg}); N=7	k	R ²	AIC	Δ _i	Ranque
-PT	2	0,41	60,10	9,59	14
NO2-PT	3	0,87	50,52	0,00	1
NH3+NO2-PT	4	0,94	50,89	0,37	2
NH3+NO2-PT+PO4	5	0,99	51,31	0,80	3
NH3+NO2-BIOM-PT+PO4	6	0,99	53,29	2,77	10
NH3+NO2+SAL-PT+PO4	6	0,99	53,25	2,74	8
NH3+NO2+STD-PT+PO4	6	0,99	53,25	2,74	6
NH3+NO2+OD-PT+PO4	6	0,99	53,24	2,72	4
NH3+NO2+TURB-PT+PO4	6	0,99	53,26	2,74	9
NH3+NO2+CE-PT+PO4	6	0,99	53,25	2,74	7
NH3+NO2-PH-PT+PO4	6	0,99	53,24	2,73	5
NH3+NO2+TEMP-PT+PO4	6	0,99	53,30	2,79	11
NH3+NO2-NO3-PT+PO4	6	0,99	53,31	2,80	12
NH3-NO2-NO3-NT-PO4	6	0,85	57,74	7,22	13

Nota: Em negrito, os melhores modelos selecionados pelo Critério de Informação de Akaike (AIC_c e AIC); k= o número de parâmetros estimados para cada modelo; R²= coeficiente de regressão; AIC_c e AIC= os critérios de informações associadas para cada modelo; Δ_i= componente Delta AIC_c e AIC apropriado, dependendo do critério de informação selecionado (o melhor modelo recebe valor zero).

7.3. Normas de submissão da revista PLOS ONE

PLOS ONE Manuscript Guidelines

1. Format Requirements

PLOS ONE does **not** consider presubmission inquiries. All submissions should be prepared with the following files:

- Cover letter
- Manuscript, including tables and figure legends
- Figures (guidelines for preparing figures can be found at the [Figure and Table Guidelines](#))

Prior to submission, authors who believe their manuscripts would benefit from professional editing are encouraged to use language-editing and copyediting services. Obtaining this service is the responsibility of the author, and should be done before initial submission. These services can be found on the web using search terms like "scientific editing service" or "manuscript editing service." Submissions are **not** copyedited before publication.

Submissions that do not meet the [PLOS ONE Publication Criterion for language standards](#) may be rejected.

Cover Letter

You should supply an approximately one page cover letter that:

- Concisely summarizes why your paper is a valuable addition to the scientific literature
- Briefly relates your study to previously published work
- Specifies the type of article you are submitting (for example, research article, systematic review, meta-analysis, clinical trial)
- Describes any prior interactions with PLOS regarding the submitted manuscript
- Suggests appropriate *PLOS ONE* Academic Editors to handle your manuscript (view a [complete listing of our academic editors](#))
- Lists any recommended or opposed reviewers

Your cover letter should **not** include requests to reduce or waive publication fees. Should your manuscript be accepted, you will have the opportunity to include your requests at that time. See [PLOS ONE Editorial Policy](#) for more information regarding publication fees.

Manuscript Organization

PLOS ONE considers manuscripts of any length. There are no explicit restrictions for the number of words, figures, or the length of the supporting information, although we encourage a concise and accessible writing style. We will **not** consider monographs.

All manuscripts should be double-spaced and include line numbers and page numbers.

Manuscripts should begin with the ordered sections:

- Title
- Authors
- Affiliations
- Abstract
- Introduction

and end with the sections of:

- Acknowledgments
- References
- Figure Legends
- Tables

Figures should not be included in the main manuscript file. Each figure must be prepared and submitted as an individual file. Find more information about preparing figures [here](#).

The title, authors, and affiliations should all be included on a title page as the first page of the manuscript file.

There are no explicit requirements for section organization between these beginning and ending sections. Articles may be organized in different ways and with different section titles, according to the authors' preference. In most cases, internal sections include:

- Materials and Methods
- Results
- Discussion
- Conclusions (optional)

PLOS ONE has no specific requirements for the order of these sections, and in some cases it may be appropriate to combine sections. Guidelines for individual sections can be found [below](#).

Abbreviations should be kept to a minimum and defined upon first use in the text. Non-standard abbreviations should not be used unless they appear at least three times in the text.

Standardized nomenclature should be used as appropriate, including appropriate usage of species names and SI units.

Manuscript File Type Requirements

Authors may submit their manuscript files in Word (as .doc or .docx), LaTeX (as .pdf), or RTF format. Only RTF and .doc files can be used during the production process. Word files must not be protected.

LaTeX Submissions. If you would like to submit your manuscript using LaTeX, you must author your article using the [PLOS ONE LaTeX template](#) and [BibTeX style sheet](#). Articles prepared in LaTeX may be submitted in PDF format for use during the review process. After

acceptance, however, .tex files and formatting information will be required as a zipped file. Please consult our [LaTeX guidelines](#) for a list of what will be required.

Submissions with equations. If your manuscript is or will be in .docx format and contains equations, you must follow the instructions below to make sure that your equations are editable when the file enters production.

If you have not yet composed your article, you can ensure that the equations in your .docx file remain editable in .doc by enabling "Compatibility Mode" before you begin. To do this, open a new document and save as Word 97-2003 (*.doc). Several features of Word 2007/10 will now be inactive, including the built-in equation editing tool. You can insert equations in one of the two ways listed below.

If you have already composed your article as .docx and used its built-in equation editing tool, your equations will become images when the file is saved down to .doc. To resolve this problem, re-key your equations in one of the two following ways.

1. Use MathType to create the equation (recommended)
2. Go to Insert > Object > Microsoft Equation 3.0 and create the equation

If, when saving your final document, you see a message saying "Equations will be converted to images," your equations are no longer editable and PLoS will not be able to accept your file.

2. Guidelines for Standard Sections

Title

Manuscripts must be submitted with both a full title and a short title, which will appear at the top of the PDF upon publication if accepted. Only the full title should be included in the manuscript file; the short title will be entered during the online submission process.

The full title must be 250 characters or fewer. It should be specific, descriptive, concise, and comprehensible to readers outside the subject field. Avoid abbreviations if possible. Where appropriate, authors should include the species or model system used (for biological papers) or type of study design (for clinical papers).

Examples:

- Impact of Cigarette Smoke Exposure on Innate Immunity: A *Caenorhabditis elegans* Model
- Solar Drinking Water Disinfection (SODIS) to Reduce Childhood Diarrhoea in Rural Bolivia: A Cluster-Randomized, Controlled Trial

The short title must be 50 characters or fewer and should state the topic of the paper.

Authors and Affiliations

All author names should be listed in the following order:

- First names (or initials, if used),
- Middle names (or initials, if used), and
- Last names (surname, family name)

Each author should list an associated department, university, or organizational affiliation and its location, including city, state/province (if applicable), and country. If the article has been submitted on behalf of a consortium, all author names and affiliations should be listed at the end of the article.

This information cannot be changed after initial submission, so please ensure that it is correct.

To qualify for authorship, a researcher should contribute to **all** of the following:

1. Conception and design of the work, acquisition of data, or analysis and interpretation of data
2. Drafting the article or revising it critically for important intellectual content
3. Final approval of the version to be published

All persons designated as authors should qualify for authorship, and all those who qualify should be listed. Each author must have participated sufficiently in the work to take public responsibility for appropriate portions of the content. Those who contributed to the work but do not qualify for authorship should be listed in the acknowledgments.

When a large group or center has conducted the work, the author list should include the individuals whose contributions meet the criteria defined above, as well as the group name.

One author should be designated as the corresponding author, and his or her email address or other contact information should be included on the manuscript cover page. This information will be published with the article if accepted.

See the [*PLOS ONE* Editorial Policy regarding authorship criteria](#) for more information.

Abstract

The abstract should:

- Describe the main objective(s) of the study
- Explain how the study was done, including any model organisms used, without methodological detail
- Summarize the most important results and their significance
- Not exceed 300 words

Abstracts should **not** include:

- Citations
- Abbreviations, if possible

Introduction

The introduction should:

- Provide background that puts the manuscript into context and allows readers outside the field to understand the purpose and significance of the study
- Define the problem addressed and why it is important
- Include a brief review of the key literature
- Note any relevant controversies or disagreements in the field
- Conclude with a brief statement of the overall aim of the work and a comment about whether that aim was achieved

Materials and Methods

This section should provide enough detail to allow suitably skilled investigators to fully replicate your study. Specific information and/or protocols for new methods should be included in detail. If materials, methods, and protocols are well established, authors may cite articles where those protocols are described in detail, but the submission should include sufficient information to be understood independent of these references.

We encourage authors to submit detailed protocols for newer or less well-established methods as Supporting Information. Further information about formatting Supporting Information files, can be found [here](#).

Methods sections of papers on research using **human or animal subjects and/or tissue or field sampling** must include required ethics statements. See the [Reporting Guidelines for human research](#), [clinical trials](#), [animal research](#), and [observational and field studies](#) for more information.

Methods sections of papers with **data that should be deposited in a publicly available database** should specify where the data have been deposited and provide the relevant accession numbers and version numbers, if appropriate. Accession numbers should be provided in parentheses after the entity on first use. If the accession numbers have not yet been obtained at the time of submission, please state that they will be provided during review. They must be provided prior to publication. A list of recommended repositories for different types of data can be found [here](#).

Methods sections of papers using **cell lines** must state the origin of the cell lines used. See the [Reporting Guidelines for cell line research](#) for more information.

Methods sections of papers adding **new taxon names** to the literature must follow the Reporting Guidelines below for a new [zoological taxon](#), [botanical taxon](#), or [fungal taxon](#).

Results, Discussion, and Conclusions

These sections may all be separate, or may be combined to create a mixed Results/Discussion section (commonly labeled "Results and Discussion") or a mixed Discussion/Conclusions

section (commonly labeled "Discussion"). These sections may be further divided into subsections, each with a concise subheading, as appropriate. These sections have no word limit, but the language should be clear and concise.

Together, these sections should describe the results of the experiments, the interpretation of these results, and the conclusions that can be drawn. Authors should explain how the results relate to the hypothesis presented as the basis of the study and provide a succinct explanation of the implications of the findings, particularly in relation to previous related studies and potential future directions for research.

PLOS ONE editorial decisions do not rely on perceived significance or impact, so authors should avoid overstating their conclusions. See the *PLOS ONE* [Publication Criteria](#) for more information.

Acknowledgments

People who contributed to the work but do not fit the *PLOS ONE* [authorship criteria](#) should be listed in the acknowledgments, along with their contributions. You must ensure that anyone named in the acknowledgments agrees to being so named.

Funding sources should **not** be included in the acknowledgments, or anywhere in the manuscript file. You will provide this information during the manuscript submission process.

References

Only published or accepted manuscripts should be included in the reference list. Manuscripts that have been submitted but not yet accepted should not be cited. Limited citation of unpublished work should be included in the body of the text only as “unpublished data.”

References must be listed at the end of the manuscript and numbered in the order that they appear in the text. In the text, citations should be indicated by the reference number in brackets. Journal name abbreviations should be those found in the [NCBI databases](#). A number of reference software companies supply PLOS style files (e.g., [Reference Manager](#), [EndNote](#)).

References should be formatted as follows:

- **Published papers.** Hou WR, Hou YL, Wu GF, Song Y, Su XL, et al. (2011) cDNA, genomic sequence cloning and overexpression of ribosomal protein gene L9 (rpL9) of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *Genet Mol Res* 10: 1576-1588.
Note: Use of a DOI number for the full-text article is acceptable as an alternative to or in addition to traditional volume and page numbers.
- **Accepted, unpublished papers.** Same as above, but “In press” appears instead of the page numbers.

- **Electronic journal articles.** Huynen MMTE, Martens P, Hilderink HBM (2005) The health impacts of globalisation: a conceptual framework. *Global Health* 1: 14. Available: <http://www.globalizationandhealth.com/content/1/1/14>. Accessed 25 January 2012.
- **Books.** Bates B (1992) *Bargaining for life: A social history of tuberculosis*. Philadelphia: University of Pennsylvania Press. 435 p.
- **Book chapters** Hansen B (1991) New York City epidemics and history for the public. In: Harden VA, Risse GB, editors. *AIDS and the historian*. Bethesda: National Institutes of Health. pp. 21-28.

Tables

Tables should be included at the end of the manuscript. All tables should have a concise title. Footnotes can be used to explain abbreviations. Citations should be indicated using the same style as outlined above. Tables occupying more than one printed page should be avoided, if possible. Larger tables can be published as Supporting Information. Please ensure that table formatting conforms to our Guidelines for table preparation.

Figure Legends

Figures should **not** be included in the manuscript file, but figure legends should be. Guidelines for preparing figures can be found here.

Figure legends should describe the key messages of a figure. Legends should have a short title of 15 words or less. The full legend should have a description of the figure and allow readers to understand the figure without referring to the text. The legend itself should be succinct, avoid lengthy descriptions of methods, and define all non-standard symbols and abbreviations.

Further information about figure legends can be found in the Figure Guidelines.

Striking Images

Authors are encouraged to upload a "striking image" that may be used to represent their paper online in places like the journal homepage or in search results. The striking image must be derived from a figure or supporting information file from the paper, ie. a cropped portion of an image or the entire image. Striking images should ideally be high resolution, eye-catching, single panel images, and should ideally avoid containing added details such as text, scale bars, and arrows. If no striking image is uploaded, a figure from the paper will be designated as the striking image.

Please keep in mind that PLOS's Creative Commons Attribution License applies to striking images. As such, do not submit any figures or photos that have been previously copyrighted unless you have express written permission from the copyright holder to publish under the

CCAL license. Note that all published materials in PLOS ONE are freely available online, and any third party is permitted to read, download, copy, distribute, and use these materials in any way, even commercially, with proper attribution.

Care should be taken with the following image types in particular:

1. PLOS ONE is unable to publish any images generated by Google software (Google Maps, Street View, and Earth)
2. Maps in general are usually copyrighted, especially satellite maps
3. Photographs
4. Commercial or government images, slogans, or logos
5. Images from Facebook or Twitter

Authors must also take special care when submitting manuscripts that contain potentially identifying images of people. Identifying information should not be included in the manuscript unless the information is crucial and the individual has provided written consent by completing the [Consent Form for Publication in a PLOS Journal](#) (PDF).

For license inquiries, e-mail license [at] plos.org.

3. Specific Reporting Guidelines

Human Subject Research

Methods sections of papers on research using human subject or samples must include ethics statements that specify:

- The name of the approving institutional review board or equivalent committee(s). If approval was not obtained, the authors must provide a detailed statement explaining why it was not needed
- Whether informed consent was written or oral. If informed consent was oral, it must be stated in the manuscript:
 - Why written consent could not be obtained
 - That the Institutional Review Board (IRB) approved use of oral consent
 - How oral consent was documented

For studies involving humans categorized by race/ethnicity, age, disease/disabilities, religion, sex/gender, sexual orientation, or other socially constructed groupings, authors should:

- Explicitly describe their methods of categorizing human populations
- Define categories in as much detail as the study protocol allows
- Justify their choices of definitions and categories, including for example whether any rules of human categorization were required by their funding agency
- Explain whether (and if so, how) they controlled for confounding variables such as socioeconomic status, nutrition, environmental exposures, or similar factors in their analysis

In addition, outmoded terms and potentially stigmatizing labels should be changed to more current, acceptable terminology. Examples: "Caucasian" should be changed to "white" or "of [Western] European descent" (as appropriate); "cancer victims" should be changed to "patients with cancer."

For papers that include identifying, or potentially identifying, information, authors must download the [Consent Form for Publication in a PLOS Journal](#) (PDF), which the individual, parent, or guardian must sign once they have read the paper and been informed about the terms of PLOS open-access license. The signed consent form should not be submitted with the manuscript, but authors should securely file it in the individual's case notes and the methods section of the manuscript should explicitly state that consent authorization for publication is on file, using wording like:

The individual in this manuscript has given written informed consent (as outlined in PLOS consent form) to publish these case details.

For more information about *PLOS ONE* policies regarding human subject research, see the [Publication Criteria](#) and [Editorial Policies](#).

Clinical Trials

Authors of manuscripts describing the results of clinical trials must adhere to the [CONSORT](#) reporting guidelines appropriate to their trial design, available on the [CONSORT Statement website](#). Before the paper can enter peer review, authors must:

1. Provide the registry name and number in the methods section of the manuscript
2. Provide a copy of the trial protocol as approved by the ethics committee and a completed [CONSORT checklist](#) as Supporting Information (which will be published alongside the paper, if accepted)
3. Include the [CONSORT flow diagram](#) as the manuscript's "Figure 1"
Any deviation from the trial protocol must be explained in the paper. Authors must explicitly discuss informed consent in their paper, and we reserve the right to ask for a copy of the patient consent form.

The methods section must include the name of the registry, the registry number, and the URL of your trial in the registry database for each location in which the trial is registered.

For more information about *PLOS ONE* policies regarding clinical trials, see the [Editorial Policies](#).

Animal Research

Methods sections of manuscripts reporting results of animal research must include required ethics statements that specify:

- The full name of the relevant ethics committee that approved the work, and the associated permit number(s) (where ethical approval is not required, the manuscript should include a clear statement of this and the reason why)

- Relevant details for efforts taken to ameliorate animal suffering
For example:

This study was carried out in strict accordance with the recommendations in the Guide for the Care and Use of Laboratory Animals of the National Institutes of Health. The protocol was approved by the Committee on the Ethics of Animal Experiments of the University of Minnesota (Permit Number: 27-2956). All surgery was performed under sodium pentobarbital anesthesia, and all efforts were made to minimize suffering.

The organism(s) studied should always be stated in the abstract. Where research may be confused as pertaining to clinical research, the animal model should also be stated in the title.

We ask authors to follow the [ARRIVE \(Animal Research: Reporting of *In Vivo* Experiments\) guidelines](#) for all submissions describing laboratory-based animal research and to upload a completed [ARRIVE Guidelines Checklist](#) to be published as supporting information. Please note that inclusion of a completed ARRIVE Checklist will be a formal requirement for publication at a later date.

For more information about *PLOS ONE* policies regarding animal research, see the [Publication Criteria](#) and [Editorial Policies](#).

Observational and Field Studies

Methods sections for submissions reporting on any type of field study must include ethics statements that specify:

- Permits and approvals obtained for the work, including the full name of the authority that approved the study; if none were required, authors should explain why
 - Whether the land accessed is privately owned or protected
 - Whether any protected species were sampled
 - Full details of animal husbandry, experimentation, and care/welfare, where relevant
- For more information about *PLOS ONE* policies regarding observational and field studies, see the [Publication Criteria](#) and [Editorial Policies](#).

Cell Line Research

Methods sections for submissions reporting on research with cell lines should state the origin of any cell lines. For established cell lines the provenance should be stated and references must also be given to either a published paper or to a commercial source. If previously unpublished *de novo* cell lines were used, including those gifted from another laboratory, details of institutional review board or ethics committee approval must be given, and confirmation of written informed consent must be provided if the line is of human origin.

Systematic Review/Meta-Analysis

A systematic review paper, as defined by [The Cochrane Collaboration](#), is a review of a clearly formulated question that uses explicit, systematic methods to identify, select, and critically appraise relevant research, and to collect and analyze data from the studies that are included in the review. These reviews differ substantially from narrative-based reviews or synthesis

articles. Statistical methods (meta-analysis) may or may not be used to analyze and summarize the results of the included studies.

Reports of systematic reviews and meta-analyses must include a completed PRISMA (Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses) checklist and flow diagram to accompany the main text. Blank templates are available here:

- Checklist: [PDF](#) or [Word document](#)
- Flow diagram: [PDF](#) or [Word document](#)

Authors must also state in their "Methods" section whether a protocol exists for their systematic review, and if so, provide a copy of the protocol as Supporting Information and provide the registry number in the abstract.

If your article is a Systematic Review or a Meta-Analysis you should:

- State this in your cover letter
- Select "Research Article" as your article type when submitting
- Include the PRISMA flowchart as Figure 1 (required where applicable)
- Include the PRISMA checklist as Supporting Information

Paleontology and Archaeology Research

Manuscripts reporting paleontology and archaeology research must include descriptions of methods and specimens in sufficient detail to allow the work to be reproduced. Data sets supporting statistical and phylogenetic analyses should be provided, preferably in a format that allows easy re-use.

Specimen numbers and complete repository information, including museum name and geographic location, are required for publication. Locality information should be provided in the manuscript as legally allowable, or a statement should be included giving details of the availability of such information to qualified researchers.

If permits were required for any aspect of the work, details should be given of all permits that were obtained, including the full name of the issuing authority. This should be accompanied by the following statement:

All necessary permits were obtained for the described study, which complied with all relevant regulations.

If no permits were required, please include the following statement:

No permits were required for the described study, which complied with all relevant regulations.

See the [PLOS ONE Editorial Policies](#) for more information regarding manuscripts describing paleontology and archaeology research.

Software Papers

Manuscripts describing software should provide full details of the algorithms designed. Describe any dependencies on commercial products or operating system. Include details of the supplied test data and explain how to install and run the software. A brief description of enhancements made in the major releases of the software may also be given. Authors should provide a direct link to the deposited software from within the paper.

See the [PLOS ONE Editorial Policies](#) for more information about submitting manuscripts.

Database Papers

For descriptions of databases, provide details about how the data were curated, as well as plans for long-term database maintenance, growth, and stability. Authors should provide a direct link to the database hosting site from within the paper.

See the [PLOS ONE Editorial Policies](#) for more information about submitting manuscripts describing databases.

New Zoological Taxon

For proper registration of a new zoological taxon, we require two specific statements to be included in your manuscript.

In the **Results** section, the globally unique identifier (GUID), currently in the form of a Life Science Identifier (LSID), should be listed under the new species name, for example:

Anochetus boltoni Fisher *sp. nov.* urn:lsid:zoobank.org:act:B6C072CF-1CA6-40C7-8396-534E91EF7FBB

You will need to contact [Zoobank](#) to obtain a GUID (LSID). Please do this as early as possible to avoid delay of publication upon acceptance of your manuscript. It is your responsibility to provide us with this information so we can include it in the final published paper.

Please also insert the following text into the **Methods** section, in a sub-section to be called "Nomenclatural Acts":

The electronic edition of this article conforms to the requirements of the amended International Code of Zoological Nomenclature, and hence the new names contained herein are available under that Code from the electronic edition of this article. This published work and the nomenclatural acts it contains have been registered in ZooBank, the online registration system for the ICZN. The ZooBank LSIDs (Life Science Identifiers) can be resolved and the associated information viewed through any standard web browser by appending the LSID to the prefix "http://zoobank.org/". The LSID for this publication is: urn:lsid:zoobank.org:pub: XXXXXXXX. The electronic edition of this work was published in a journal with an ISSN, and has been archived and is available from the following digital repositories: PubMed Central, LOCKSS [author to insert any additional repositories].

All *PLOS ONE* articles are deposited in [PubMed Central](#) and [LOCKSS](#). If your institute, or those of your co-authors, has its own repository, we recommend that you also deposit the published online article there and include the name in your article.

New Botanical Taxon

When publishing papers that describe a new botanical taxon, PLOS aims to comply with the requirements of the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (ICN). In association with the [International Plant Names Index](#) (IPNI), the following guidelines for publication in an online-only journal have been agreed such that any scientific botanical name published by us is considered effectively published under the rules of the Code. Please note that these guidelines differ from those for zoological nomenclature, and apply only to seed plants, ferns, and lycophytes.

Effective January 2012, "the description or diagnosis required for valid publication of the name of a new taxon" can be in either Latin or English. This does not affect the requirements for scientific names, which are still to be Latin.

Also effective January 2012, the electronic PDF represents a published work according to the ICN for algae, fungi, and plants. Therefore the new names contained in the electronic publication of a *PLOS ONE* article are effectively published under that Code from the electronic edition alone, so there is no longer any need to provide printed copies.

Additional information describing recent changes to the Code can be found [here](#).

For proper registration of the new taxon, we require two specific statements to be included in your manuscript.

In the **Results** section, the globally unique identifier (GUID), currently in the form of a Life Science Identifier (LSID), should be listed under the new species name, for example:

Solanum aspersum S.Knapp, sp. nov. [urn:lsid:ipni.org:names:77103633-1] Type: Colombia. Putumayo: vertiente oriental de la Cordillera, entre Sachamates y San Francisco de Sibundoy, 1600-1750 m, 30 Dec 1940, J. Cuatrecasas 11471 (holotype, COL; isotypes, F [F-1335119], US [US-1799731]).

PLOS ONE staff will contact IPNI to obtain the GUID (LSID) after your manuscript is accepted for publication, and this information will then be added to the manuscript during the production phase

In the **Methods** section, include a sub-section called "Nomenclature" using the following wording:

The electronic version of this article in Portable Document Format (PDF) in a work with an ISSN or ISBN will represent a published work according to the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants, and hence the new names contained in the electronic publication of a PLOS ONE article are effectively published under that Code from the electronic edition alone, so there is no longer any need to provide printed copies. In addition, new names contained in this work have been submitted to IPNI, from where they will be made available to the Global Names Index. The IPNI LSIDs can be resolved and the associated information viewed through any standard web browser by appending the

LSID contained in this publication to the prefix <http://ipni.org/>. The online version of this work is archived and available from the following digital repositories: [INSERT NAMES OF DIGITAL REPOSITORIES WHERE ACCEPTED MANUSCRIPT WILL BE SUBMITTED (PubMed Central, LOCKSS etc)].

All *PLOS ONE* articles are deposited in [PubMed Central](#) and [LOCKSS](#). If your institute, or those of your co-authors, has its own repository, we recommend that you also deposit the published online article there and include the name in your article.

New Fungal Taxon

When publishing papers that describe a new fungal taxon name, PLOS aims to comply with the requirements of the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (ICN). The following guidelines for publication in an online-only journal have been agreed such that any scientific fungal name published by us is considered effectively published under the rules of the Code. Please note that these guidelines differ from those for zoological nomenclature.

Effective January 2012, "the description or diagnosis required for valid publication of the name of a new taxon" can be in either Latin or English. This does not affect the requirements for scientific names, which are still to be Latin.

Also effective January 2012, the electronic PDF represents a published work according to the ICN for algae, fungi, and plants. Therefore the new names contained in the electronic publication of a *PLOS ONE* article are effectively published under that Code from the electronic edition alone, so there is no longer any need to provide printed copies.

Additional information describing recent changes to the Code can be found [here](#).

For proper registration of the new taxon, we require two specific statements to be included in your manuscript.

In the **Results** section, the globally unique identifier (GUID), currently in the form of a Life Science Identifier (LSID), should be listed under the new species name, for example:

Hymenogaster huthii. Stielow et al. 2010, sp. nov.
[urn:lsid:indexfungorum.org:names:518624]

You will need to contact either [Mycobank](#) or [Index Fungorum](#) to obtain the GUID (LSID). Please do this as early as possible to avoid delay of publication upon acceptance of your manuscript. It is your responsibility to provide us with this information so we can include it in the final published paper. Effective January 2013, all papers describing new fungal species must reference the identifier issued by a recognized repository in the protologue in order to be considered effectively published.

In the **Methods** section, include a sub-section called "Nomenclature" using the following wording (this example is for taxon names submitted to MycoBank; please substitute appropriately if you have submitted to Index Fungorum):

The electronic version of this article in Portable Document Format (PDF) in a work with an ISSN or ISBN will represent a published work according to the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants, and hence the new names contained in the

electronic publication of a PLOS ONE article are effectively published under that Code from the electronic edition alone, so there is no longer any need to provide printed copies. In addition, new names contained in this work have been submitted to MycoBank from where they will be made available to the Global Names Index. The unique MycoBank number can be resolved and the associated information viewed through any standard web browser by appending the MycoBank number contained in this publication to the prefix <http://www.mycobank.org/MB/>. The online version of this work is archived and available from the following digital repositories: [INSERT NAMES OF DIGITAL REPOSITORIES WHERE ACCEPTED MANUSCRIPT WILL BE SUBMITTED (PubMed Central, LOCKSS etc)].

All PLOS ONE articles are deposited in [PubMed Central](#) and [LOCKSS](#). If your institute, or those of your co-authors, has its own repository, we recommend that you also deposit the published online article there and include the name in your article.

Qualitative Research

Qualitative research studies use non-quantitative methods to address a defined research question that may not be accessible by quantitative methods, such as people's interpretations, experiences, and perspectives. The analysis methods are explicit, systematic, and reproducible, but the results do not involve numerical values or use statistics. Examples of qualitative data sources include, but are not limited to, interviews, text documents, audio/video recordings, and free-form answers to questionnaires and surveys.

Qualitative research studies should be reported in accordance to the [Consolidated criteria for reporting qualitative research \(COREQ\) checklist](#). Further reporting guidelines can be found in the Equator Network's [Guidelines for reporting qualitative research](#).