

**Universidade do Minho**  
Escola de Ciências

Rafael Ribeiro Machado

**Dinâmica do zooplâncton em albufeiras do Norte de Portugal:  
papel indicador e regulação da  
transparência**

**Dinâmica do zooplâncton em albufeiras do Norte de Portugal:  
papel indicador e regulação da transparência**

Rafael Ribeiro Machado

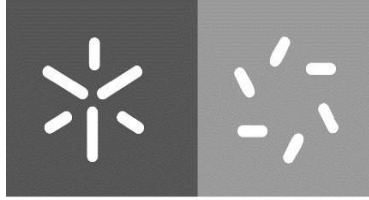
UMinho | 2022

Cofinanciado por:



maio de 2022





**Universidade do Minho**  
Escola de Ciências

Rafael Ribeiro Machado

**Dinâmica do zooplâncton em albufeiras do Norte de Portugal:  
papel indicador e regulação da transparência**

Dissertação de Mestrado

Mestrado em Biodiversidade, Ecologia e Alterações Globais

Trabalho efetuado sob a orientação do

**Doutor Bruno Branco Castro**

e da

**Doutora Sara Cristina Ferreira Marques Antunes**

maio de 2022

## **DIREITOS DE AUTOR E CONDIÇÕES DE UTILIZAÇÃO DO TRABALHO POR TERCEIROS**

Este é um trabalho académico que pode ser utilizado por terceiros desde que respeitadas as regras e boas práticas internacionalmente aceites, no que concerne aos direitos de autor e direitos conexos.

Assim, o presente trabalho pode ser utilizado nos termos previstos na licença abaixo indicada.

Caso o utilizador necessite de permissão para poder fazer um uso do trabalho em condições não previstas no licenciamento indicado, deverá contactar o autor, através do RepositóriUM da Universidade do Minho.



**Atribuição-NãoComercial-SemDerivações**  
**CC BY-NC-ND**

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

## Agradecimentos

Primeiramente, gostaria de agradecer ao Doutor Bruno Castro, orientador científico desta dissertação, o apoio incondicional ao longo destes meses tão adversos. Agradeço sobretudo a presença assídua em todas as vertentes do trabalho, o incitamento constante para me tornar um melhor investigador e toda a confiança e independência que sempre me concedeu. É sem dúvida um exemplo e sempre terá a minha admiração.

À Doutora Sara Antunes, coorientadora científica desta dissertação, agradeço os conselhos e a disponibilidade para que sempre tivesse as melhores condições e meios de trabalho.

A todos os colegas de laboratório, pelo apoio e partilha de conhecimento, mas sobretudo por todos os bons momentos e boa disposição. Deixo um agradecimento especial à Ana Cuco e à Rita que me acolheram de braços abertos e que são um exemplo de competência e ética dentro do laboratório. À Filipa, o meu obrigado por toda a ajuda nas fases mais exigentes e pelo carisma que tanto a caracteriza.

Aos amigos de sempre, Luís, Zé Eduardo, João, Rafael, Diogo, Maria, Inês, Vilaça, Nuno e Carolina. Agradeço o vosso contributo para o meu desenvolvimento pessoal e todo o apoio que tanto facilitou mais uma jornada da minha vida.

Aos amigos desta academia, Mendanha, Leonel, Filipa e Eira. Estou grato por todos os momentos boémios e ajuda ao longo destes anos de formação.

À minha família. Aos meus pais e ao meu irmão, que são os maiores exemplos de vida que poderia ter e que sempre me incentivaram a lutar por um futuro melhor. Obrigado por serem o meu maior suporte, devo-vos tudo.

Esta dissertação enquadra-se no projeto ReDEFine (POCI-01-0145-FEDER-029368), que foi financiado por fundos nacionais (através da Fundação para a Ciência e a Tecnologia) e pelo Fundo Europeu de Desenvolvimento Regional (programas COMPETE2020 e PT2020).

## **DECLARAÇÃO DE INTEGRIDADE**

Declaro ter atuado com integridade na elaboração do presente trabalho académico e confirmo que não recorri à prática de plágio nem a qualquer forma de utilização indevida ou falsificação de informações ou resultados em nenhuma das etapas conducente à sua elaboração.

Mais declaro que conheço e que respeitei o Código de Conduta Ética da Universidade do Minho.

# **Dinâmica do zooplâncton em albufeiras do Norte de Portugal: papel indicador e regulação da transparência**

## **Sumário**

Este trabalho teve como objetivo (i) compreender quais as estratégias e métodos mais adequados à amostragem de zooplâncton em albufeiras, de forma a identificar abordagens padronizadas e lacunas através de um levantamento bibliográfico, e (ii) estudar a variação sazonal e espacial das comunidades de crustáceos zooplanctónicos de quatro albufeiras do norte de Portugal (Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova), que se caracterizam por baixa mineralização, apresentando por isso um contexto menos favorável para o desenvolvimento de alguns táxones e os processos em que estes intervêm (e.g., regulação da transparência). A revisão bibliográfica demonstrou que existe uma carência na clarificação dos métodos de amostragem adotados e que os processos nem sempre se adequam à finalidade do estudo, o que pode enviesar de forma significativa os resultados. O estudo de campo demonstrou diferenças entre albufeiras, alguma variação sazonal (com padrões distintos entre albufeiras), e reduzida variação espacial intra-albufeira no que diz respeito aos parâmetros ambientais, produtividade primária (clorofila *a*) e composição das comunidades de zooplâncton. As comunidades observadas ao longo do ano foram pouco diversificadas, dominadas por cladóceros de pequenas dimensões e copépodes, sendo que sucessão sazonal dos táxones foi distinta entre albufeiras. As albufeiras mais profundas e menos produtivas (Caniçada e Venda Nova) partilharam dinâmicas comuns entre si, mas diferentes das albufeiras menos profundas (Touvedo e nas Andorinhas), sendo estas últimas mais heterogêneas entre si em termos de variação sazonal. O principal determinante das diferenças entre albufeiras foi a profundidade, à qual esteve associada a transparência e produtividade; a transparência também foi importante do ponto de vista sazonal (a par da temperatura e teor em oxigénio dissolvido). A proporção de cladóceros de grandes dimensões foi baixa, em geral, sendo de registar em alguns locais a dominância de *Sida crystallina* em detrimento de *Daphnia* spp. (particularmente notório na albufeira da Caniçada). Uma presença frequente em todos os locais foi a espécie *Holopedium gibberum*, um táxon característico de águas pouco mineralizadas. O zooplâncton não apresentou um controlo significativo sobre as fases de transparência da água e a biomassa fitoplanctónica, sugerindo um papel importante de outros fatores determinantes da produtividade secundária (baixo nível de nutrientes e possível pressão predatória por estádios juvenis de peixes). Os resultados revelaram pressões distintas em cada albufeira ao nível das comunidades aí existentes, da transparência da água, e da produtividade do sistema, o que coloca desafios diferentes na sua gestão.

**Palavras-chave:** massas de água fortemente modificadas, biodiversidade aquática, zooplâncton dulçaquícola, mecanismos de regulação, métodos de amostragem

# **Zooplankton dynamics in reservoirs in Northern Portugal: indicator role and transparency regulation**

## **Abstract**

This work aims to (i) understand which strategies and methods are most suitable for sampling zooplankton in reservoirs, in order to identify standardized approaches and gaps through a bibliographic survey, and (ii) to study the seasonal and spatial variation of zooplankton communities in four reservoirs in northern Portugal (Andorinhas, Caniçada, Touvedo and Venda Nova), that are characterized by low mineralization, thus presenting a less favorable context for the development of some taxa and the processes in which they intervene (e.g., transparency regulation). The bibliographic survey identified gaps in the clarification of sampling methods and that the processes applied do not always accommodate the purpose of the study, which can significantly change the results. The field study showed differences between reservoirs, some seasonal variation (with distinct patterns between reservoirs) and reduced spatial variation within each reservoir regarding environmental parameters, primary productivity (chlorophyll a) and composition of zooplankton communities. The communities observed throughout the year had low diversity and were dominated by small cladocerans and copepods; the seasonal succession of taxa was different between reservoirs. The deeper and less productive reservoirs (Caniçada and Venda Nova) shared common dynamics, but different from the shallower reservoirs (Touvedo and Andorinhas), which were more heterogeneous in terms of seasonal variation. The main determinant of the differences between reservoirs was depth, which was associated with transparency and productivity; transparency was also important from a seasonal point of view (along with temperature and dissolved oxygen content). The proportion of large cladocerans was low, in general, with *Sida crystallina* dominating in some places in detriment of *Daphnia* spp. (particularly notorious in the Caniçada reservoir). A frequent presence in all locations was the species *Holopedium gibberum*, a characteristic taxon of poorly mineralized waters. Zooplankton did not show significant control over water transparency phases and phytoplankton biomass, suggesting an important role for other determinants of secondary productivity (low nutrient levels and potential predatory pressure by juvenile fish). These results reveal distinct pressures across reservoirs, with different levels of influence on the existent communities, water transparency, and system productivity, which raises different challenges in terms of their management.

**Keywords:** highly modified waterbodies, aquatic biodiversity, freshwater zooplankton, regulation mechanisms, sampling methods



# Índice

Agradecimentos .....	iii
Sumário .....	v
Abstract .....	vi
Lista de abreviaturas .....	x
Índice de Figuras.....	xi
Índice de Tabelas .....	xiv
<b>1. Introdução.....</b>	<b>1</b>
<b>1.1. Estado ecológico de albufeiras .....</b>	<b>2</b>
<b>1.2. Interações tróficas e dinâmica do plâncton .....</b>	<b>6</b>
<b>1.3. Papel central do zooplâncton.....</b>	<b>10</b>
<b>1.4. Objetivos e estrutura da dissertação .....</b>	<b>13</b>
<b>1.5. Referências.....</b>	<b>14</b>
<b>2. Revisão bibliográfica sobre estratégias e métodos de amostragem de zooplâncton em albufeiras.....</b>	<b>22</b>
<b>2.1. Introdução.....</b>	<b>22</b>
<b>2.2. Revisão de literatura: metodologia .....</b>	<b>23</b>
<b>2.3. Resultados e discussão .....</b>	<b>24</b>
<b>2.4. Referências.....</b>	<b>28</b>
<b>3. Estudo da variação sazonal e espacial do zooplâncton de albufeiras do Norte de Portugal.....</b>	<b>30</b>
<b>3.1. Introdução.....</b>	<b>30</b>
<b>3.2. Metodologia.....</b>	<b>31</b>
<b>3.2.1. Caracterização das áreas de estudo .....</b>	<b>31</b>
<b>3.2.2. Estratégia de amostragem e procedimentos <i>in situ</i> .....</b>	<b>35</b>
<b>3.2.3. Análise laboratorial – variáveis físico-químicos e clorofila <i>a</i>.....</b>	<b>37</b>

3.2.4.	<b>Análise laboratorial – zooplâncton</b> .....	39
3.2.5.	<b>Métricas da comunidade zooplanctónica</b> .....	40
3.2.6.	<b>Análise estatística</b> .....	41
3.3.	<b>Resultados</b> .....	43
3.3.1.	<b>Parâmetros físico-químicos e clorofila <i>a</i></b> .....	43
3.3.2.	<b>Zooplâncton e métricas da comunidade zooplanctónica</b> .....	51
3.4.	<b>Discussão</b> .....	59
3.5.	<b>Referências</b> .....	65
4.	<b>Considerações finais</b> .....	70
4.1.	<b>Referências</b> .....	71
Apêndice 1	.....	73
A1.1.	<b>Potencial invasor e impactos de <i>A. alburnus</i> em albufeiras do norte de Portugal</b> .....	73
A1.2.	<b>Revisão de literatura</b> .....	74
A1.3.	<b>Resultados e discussão</b> .....	75
A1.4.	<b>Referências</b> .....	78
Apêndice 2	.....	80
A2.	<b>Parâmetros ambientais de albufeiras do Norte de Portugal: variações sazonais/espaciais e associações</b> .....	80
Apêndice 3	.....	82
A3.	<b>Zooplâncton de albufeiras do Norte de Portugal (Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova)</b> .....	82
A3.1.	<b>Copepoda</b> .....	82
A3.2.	<b>Cladocera, Chydoridae</b> .....	82
A3.3.	<b>Cladocera, Bosminidae</b> .....	83
A3.4.	<b>Cladocera, Daphniidae</b> .....	83

<b>A3.5. Cladocera, Holopediidae .....</b>	<b>84</b>
<b>A3.6. Cladocera, Sididae.....</b>	<b>84</b>

## Lista de abreviaturas

<b>Abs</b>	Absorvância
<b>Aloq</b>	<i>Alona quadrangularis</i>
<b>Alos</b>	<i>Alona</i> sp.
<b>Bosm</b>	<i>Bosmina longirostris</i>
<b>Cala</b>	Calanoida
<b>Camp</b>	<i>Camptocercus rectirostris</i>
<b>Ceri</b>	<i>Ceriodaphnia</i> sp.
<b>Chl <math>\alpha</math></b>	Clorofila $\alpha$
<b>Chyd</b>	<i>Chydorus</i> sp.
<b>COD</b>	Carbono orgânico dissolvido
<b>Cond.</b>	Condutividade
<b>Cycl</b>	Cyclopoida
<b>Diap</b>	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>
<b>Disp</b>	<i>Disparalona rostrata</i>
<b>Dlong</b>	<i>Daphnia longispina</i>
<b>Dpar</b>	<i>Daphnia parvula</i>
<b>DQA</b>	Diretiva-Quadro Água
<b>H'</b>	Índice de Shannon
<b>Holo</b>	<i>Holopedium gibberum</i>
<b>INAG</b>	Instituto Nacional da Água
<b>J</b>	Índice de Equitabilidade de Pielou
<b>Máx.</b>	Máximo
<b>Méd.</b>	Média
<b>Mín.</b>	Mínimo
<b>ODmg</b>	Oxigênio dissolvido (mg L <sup>-1</sup> )
<b>ODper</b>	Oxigênio dissolvido (%)
<b>Precip.</b>	Precipitação
<b>Prof.</b>	Profundidade
<b>Sida</b>	<i>Sida crystallina</i>
<b>SNIRH</b>	Sistema Nacional de Informação de Recursos Hídricos
<b>SS</b>	Sólidos em suspensão
<b>Temp.</b>	Temperatura
<b>Transp.</b>	Transparência
<b>TP</b>	Teor em fósforo
<b>Turb.</b>	Turbidez

## Índice de Figuras

<b>Figura 1.1</b> - Aspectos gerais (a) da albufeira da Caniçada (a montante da barragem) e (b) da avaliação da transparência da água com o disco de Secchi. ....	4
<b>Figura 1.2</b> – Modelo conceptual simplificado de uma teia trófica pelágica de um ecossistema lêntico. A espessura das setas representa a intensidade da interação e as setas a tracejado correspondem à reciclagem de nutrientes (retirado de Castro, 2007). ....	7
<b>Figura 1.3</b> – Diagrama conceptual dos mecanismos dominantes que limitam a abundância de zooplâncton herbívoro em (a) lagos temperados do Norte e (b) no lago Oglethorpe – Geórgia (usado como modelo de lagos temperados de latitudes mais quentes). As barras sólidas horizontais abaixo de cada estação do ano representam os mecanismos dominantes (mas não exclusivos) que afetam a abundância de zooplâncton herbívoro durante o período sazonal indicado pelo eixo independente (retirado de Saunders et al., 1999). ....	8
<b>Figura 1.4</b> – Vista lateral de <i>Daphnia longispina</i> (Müller, 1776) (microscopia de campo claro – 40×), à esquerda; e representação esquemática da anatomia interna e externa de uma pulga-de-água ( <i>Daphnia</i> sp.) (retirado de Antunes & Castro, 2017), à direita. 11	
<b>Figura 2.1</b> – Metodologia de amostragem de zooplâncton em sistema lênticos de água doce, com foco nas principais categorias de dispositivos de amostragem (gráfico ao centro) e no volume de água amostrado (gráficos de barras). No caso dos estudos com rede de plâncton, é apresentado o tipo de arrasto efetuado (gráfico à direita). ....	26
<b>Figura 2.2</b> – Estratégia de amostragem de zooplâncton em albufeiras de água doce, com foco particular no tipo de malha utilizada (a) e na representatividade da amostra relativamente à coluna de água (b). ....	27
<b>Figura 3.1</b> – Localização geográfica das albufeiras estudadas, e os pontos de amostragem em cada albufeira, bem com as respetivas bacias hidrográficas. ....	34
<b>Figura 3.2</b> – (a) Sonda multiparamétrica e processo de amostragem <i>in situ</i> com (b) recolha de zooplâncton com rede de plâncton de 153 µm, (c) concentração da amostra com rede de 100 µm e (d) conservação da amostra em álcool a 70%. ....	36
<b>Figura 3.3</b> – (a) Mineralização e (b) quantificação do teor em fósforo das amostras de água. ....	37

<b>Figura 3.4</b> – (a) Processo de filtração em vácuo das amostras de água através de (b) filtros de fibra de vidro com 47 mm de diâmetro e 1.2 $\mu\text{m}$ de porosidade. ....	39
<b>Figura 3.5</b> – Identificação e enumeração dos exemplares de zooplâncton à lupa com auxílio a uma câmara de contagem apropriada.....	40
<b>Figura 3.6</b> – Variação sazonal e espacial da temperatura, transparência e o teor em chl $a$ da água das albufeiras em estudo. ....	46
<b>Figura 3.7</b> – Representação gráfica da ordenação PCA com base nos parâmetros físico-químicos e chl $a$ , mostrando todos os dados (gráfico superior) ou apenas as amostras por albufeira (gráficos inferiores). Cada albufeira está representada com um símbolo e cor diferentes, ao passo que as tonalidades de cor representam os locais de amostragem em cada albufeira, com o tom mais escuro a representar o local de amostragem mais a montante (1), o tom intermédio o local intermédio (2) e o tom mais claro o local mais a jusante (3). A numeração de 1 a 9 nos gráficos de cada albufeira representa o número da campanha (1 – abril 2021; 9 – outubro 2021). ....	48
<b>Figura 3.8</b> – Associação entre a transparência da água e sólidos suspensos tendo em conta todos os pontos amostrados (gráfico à esquerda), e para cada albufeira em separado (gráfico à direita). ....	49
<b>Figura 3.9</b> – Associação entre a transparência da água e chl $a$ tendo em conta todos os pontos amostrados (gráfico à direita), e para cada albufeira em separado (gráfico à esquerda).....	50
<b>Figura 3.10</b> – Associação entre a chl $a$ e o rácio Calanoida/Cyclopoida tendo em conta todas albufeiras estudadas, gráfico à direita, e em cada caso particular, gráfico à esquerda. ....	50
<b>Figura 3.11</b> – Variação da densidade total de zooplâncton (topo), riqueza (segunda fila) e dos Índices de biodiversidade – de Shannon ( $H'$ ) e Equitabilidade de Pielou ( $J$ ) (terceira fila e fundo, respetivamente) – nos diversos pontos de amostragem das albufeiras das Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova, durante 7 meses. Uma escala logarítmica foi utilizada para demonstrar as densidades ( $\text{ind m}^{-3}$ ), de forma a facilitar a comparação das diferentes ordens de magnitude. ....	52
<b>Figura 3.12</b> – Variação da densidade de zooplâncton da ordem Calanoida (topo) e Cyclopoida (centro) e respetivo rácio (fundo) nos diversos pontos de amostragem das albufeiras das Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova durante, 7 meses. Uma	

escala logarítmica foi utilizada para demonstrar as densidades (ind m <sup>-3</sup> ), de forma a facilitar a comparação das diferentes ordens de magnitude. ....	53
<b>Figura 3.13</b> – Variação da densidade de zooplâncton de pequenas dimensões <i>Bosmina longirostris</i> (topo), <i>Ceriodaphnia sp.</i> (segunda linha), <i>Holopedium gibberum</i> (terceira linha) e <i>Diaphanosoma brachyurum</i> (fundo) nos diversos pontos de amostragem das albufeiras das Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova, durante 7 meses. Uma escala logarítmica foi utilizada para demonstrar as densidades (ind m <sup>-3</sup> ), de forma a facilitar a comparação das diferentes ordens de magnitude. ....	54
<b>Figura 3.14</b> – Variação da densidade de cladóceros de grandes dimensões <i>D. longispina</i> (topo) e <i>S. crystallina</i> (centro) e rácio relativamente aos cladóceros totais (fundo) nos diversos pontos de amostragem das albufeiras das Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova, durante 7 meses. Uma escala logarítmica foi utilizada para demonstrar as densidades (ind m <sup>-3</sup> ), de forma a facilitar a comparação das diferentes ordens de magnitude. ....	55
<b>Figura 3.15</b> – Ordenação PCoA com base na densidade e composição das comunidades de zooplâncton, mostrando todos os dados (gráfico superior; variação total = 21.1) ou apenas as amostras por albufeira (gráficos inferiores). Cada albufeira está representada com um símbolo e cor diferentes, ao passo que as tonalidades de cor representam os locais de amostragem em cada albufeira, com o tom mais escuro a representar o local de amostragem mais a montante (1), o tom intermédio o local intermédio (2) e o tom mais claro o local mais a jusante (3). A numeração de 1 a 9 nos gráficos de cada albufeira representa o número da campanha (1 – abril 2021; 9 – outubro 2021). ....	57
<b>Figura 3.16</b> – Análise de redundância db-RDA com base no contexto ambiental (parâmetros físico-químicos e chl <i>a</i> , representadas por setas) e densidade e composição das comunidades de zooplâncton (representadas pelos nomes dos táxones, a azul). Cada albufeira está representada com um símbolo e cor diferentes. ....	59

## Índice de Tabelas

<b>Tabela 3.1</b> – Características minerais das águas das albufeiras em estudo – Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova. ....	31
<b>Tabela 3.2</b> – Valores mínimos (Mín.), máximos (Máx.) e médios (Méd.) das diferentes variáveis quantificadas <i>in situ</i> nos diferentes pontos de amostragem das diferentes albufeiras em estudo: profundidade (Prof.), pH, condutividade elétrica (Cond.) e oxigénio dissolvido (O <sub>2</sub> ).....	44
<b>Tabela 3.3</b> – Valores mínimos (Mín.), máximos (Máx.) e médias (Méd.) das diferentes variáveis quantificadas <i>ex situ</i> nos diferentes pontos de amostragem das diferentes albufeiras em estudo: sólidos em suspensão (SS), teor em fósforo (TP), turbidez (Turb.) e precipitação (Precip.) mensal e acumulada (a 3 meses).....	45



# 1. Introdução

A necessidade de compreender a importância dos ecossistemas de água doce nunca foi tão premente como atualmente. Estes ecossistemas são constituídos pelas águas superficiais (lênticas e lólicas), as águas subterrâneas (hiporreicas e freáticas), os sistemas ribeirinhos (incluindo as zonas de inundação) e os ecótonos entre eles (e.g., nascentes) (Ward & Tockner, 2001). Estima-se que os ecossistemas de água doce contenham aproximadamente 10% do total das espécies animais existentes na Terra (Balian et al., 2008), com grande relevância no que diz respeito aos vertebrados (cerca de 30 a 50% da diversidade total de vertebrados: 25 000 a 40 000 espécies de peixes e ainda mamíferos aquáticos, anfíbios, répteis, etc.) (Geist, 2011). É devido a esta imensa biodiversidade que os ecossistemas de água doce desempenham funções fulcrais para os humanos, sobretudo de aprovisionamento, regulação e cultural (Harrison et al., 2010).

De um ponto de vista económico, a biodiversidade e o ecossistema aquático podem ser avaliados de acordo com diversos critérios (Pagiola et al., 2004): (i) o valor de uso direto (e.g., valor atual dos stocks de peixes); (ii) o valor de uso indireto (e.g., valor económico dos serviços de ecossistema como o aprovisionamento e recreacional que é tanto maior quanto mais elevada for a biodiversidade); (iii) o valor opcional (e.g., valor de futuros benefícios); (iv) o valor de existência (e.g., o valor económico da biodiversidade que as pessoas estariam dispostas a pagar para evitar a sua destruição ou extinção). Ainda assim, e apesar do seu valor ecológico e económico, os ecossistemas de água doce continuam a sofrer constantes pressões por parte dos humanos que levam à contínua perda de biodiversidade e perda de qualidade ambiental. Dentre as diversas pressões, as mais impactantes negativamente são a sobre-exploração da água, a poluição e incorporação de elementos químicos, as alterações de fluxo, a destruição, degradação e fragmentação de habitats e, por fim, a introdução de espécies não nativas (Dudgeon et al., 2005).

Devido à importância da biodiversidade dos ecossistemas de água doce e às crescentes alterações e pressões a que estes estão sujeitos, as massas de águas interiores superficiais tornaram-se uma das prioridades de financiamento de investigação científica (Ormerod et al., 2010). No contexto mundial e europeu, a água enquanto recurso e suporte de ecossistemas tem vindo a adquirir particular importância no discurso político, face às políticas ambiciosas

da União Europeia (Diretiva-Quadro da Água e Pacto Ecológico Europeu) e aos Objetivos de Desenvolvimento Sustentável das Nações Unidas. Na Europa, os Estados Membros (incluindo Portugal) estão comprometidos a aumentar as zonas protegidas e restaurar ecossistemas degradados (estratégia de Biodiversidade para 2030), e – no caso concreto dos ecossistemas aquáticos – manter ou recuperar o estado ecológico das massas de água (Diretiva-Quadro da Água). No entanto, e apesar da crescente atenção, os estudos em ecossistemas de água doce semiartificiais, como as albufeiras, estão aquém daqueles realizados em ecossistemas aquáticos naturais como lagos ou rios.

As albufeiras são massas de água lânticas artificiais ou fortemente modificadas pelos humanos (Figura 1.1a). Existem mais de 500 000 albufeiras no mundo que cobrem pelo menos 0.1 km<sup>2</sup> (Downing et al., 2006) e a utilização das mesmas tem sido cada vez mais elevada (Padedda et al., 2017), principalmente em países com períodos de chuva irregulares como é o caso da região do Mediterrâneo (Naselli-Flores & Barone, 2005). As albufeiras apresentam características únicas (García-Chicote et al., 2018), uma vez que resultam da construção de uma barreira física (barragem) num sistema lótico (rio), provocando uma alteração hidrológica, morfológica e ecológica que transforma um sistema de água corrente (lótico) num sistema de água parada (lântico ou quasi-lântico). Esta mudança radical no fluxo e descarga da água causa efeitos adversos na conectividade hidrológica (Van Looy et al., 2014), na regulação do caudal, dinâmica sedimentar, na biodiversidade (Grill et al., 2014) e na integridade do habitat (Žganec et al., 2013), à escala local e regional. Globalmente, os impactos na qualidade da água e na biodiversidade são negativos (Van Looy et al., 2014; Xiaoyan et al., 2010). Como tal, torna-se importante compreender e estudar a dinâmica ecológica das albufeiras no sentido de estabelecer bases científicas sólidas para contribuir para planos de mitigação e minimização dos seus impactos na biodiversidade e promoção da melhoria do estado ecológico destes ecossistemas modificados.

### 1.1. Estado ecológico de albufeiras

A fragmentação e alteração do sistema aquático pelas barragens acarreta um conjunto de ameaças ao sistema ecológico a montante e a jusante, modificando processos ecológicos como a produção de matéria orgânica, reciclagem de nutrientes e retenção de sedimentos (Nogueira, 2017), bem como à estrutura das comunidades, afetando o funcionamento do

ecossistema que existia inicialmente (Simões et al., 2015). A acumulação de água a montante da barragem modifica os ecossistemas terrestres envolventes e compromete a qualidade da água. O aumento da concentração de nutrientes como fósforo e azoto, proveniente dos lixiviados do solo e vegetação adjacente (Bhagowati & Ahamad, 2018), e potenciada pelas atividades antropogénicas, pode levar a um estado de eutrofização.

A eutrofização resulta do aumento significativo da concentração de nutrientes nas massas de água, o que provoca um crescimento anormal de produtores primários (fitoplâncton e plantas aquáticas), que podem comprometer a qualidade da água e o funcionamento do ecossistema (Harper, 1992). Nas albufeiras, tal como em lagos, a diminuição da transparência é comum (Castro & Gonçalves, 2007; Stephens et al., 2015) e acontece geralmente como consequência da eutrofização (Moss, 2011). A transparência da água é inversamente proporcional à quantidade média de material orgânico e inorgânico em suspensão (incluindo o fitoplâncton e cianobactérias) e é também afetada pela matéria orgânica dissolvida, sendo geralmente quantificada utilizando o disco de Secchi (Figura 1.1b). As alterações da transparência e a eutrofização podem acarretar consequências desastrosas para as funções ecológicas destes ecossistemas e respetiva biodiversidade, resultado do desenvolvimento em massa de microalgas e aumento da decomposição. Esta sucessão de eventos leva à diminuição progressiva da concentração de oxigénio dissolvido na água, o que pode conduzir à morte em massa de peixes e outros organismos. Além das consequências para a biodiversidade, a cor e claridade da água são características determinantes na perceção pública da qualidade da água (Keeler et al., 2012), podendo afetar o valor económico dos sistemas de água doce ou até das regiões envolventes (Calderón-Arrieta et al., 2019). Este fenómeno tem consequências negativas, numa perspetiva antrópica, que se fazem sentir sobretudo nos serviços de ecossistema recreacionais e culturais como, por exemplo, a prática de desportos náuticos e pesca desportiva, a utilização e exploração de praias fluviais, entre outros. Em lagos e reservatórios, a transparência pode apresentar sazonalidade, ou seja, pode apresentar um regime anual de mudança de água clara para turva e vice-versa de acordo com as múltiplas interações neles existentes. Um elemento fundamental na transição entre estas fases são as comunidades pelágicas (organismos que habitam a coluna de água), e em particular a interação entre zooplâncton (conjunto de organismos heterotróficos), fitoplâncton (organismos autotróficos) e peixes.



**Figura 1.1** - Aspectos gerais (a) da albufeira da Caniçada (a montante da barragem) e (b) da avaliação da transparência da água com o disco de Secchi.

Para além da artificialidade e impacto humano, as albufeiras são sistemas que favorecem o aparecimento de diversas espécies exóticas (Johnson et al., 2008). A razão para esta facilitação prende-se com a forte presença humana (as atividades humanas, como a navegação e pesca lúdica, são facilitadoras do transporte ou introdução direta de potenciais invasores) e com o facto do ecossistema aquático ter características diferentes do ecossistema original (os sistemas lênticos favorecem espécies melhor adaptadas a águas paradas, muitas delas exóticas). As invasões biológicas são um dos principais fatores de perda de biodiversidade à escala mundial (Butchart et al., 2010). Nos sistemas aquáticos, diversas espécies de peixes têm sido introduzidas globalmente, causando efeitos adversos principalmente em ecossistemas de água doce (Rahel, 2000). Os efeitos negativos por parte de peixes invasores nas espécies nativas resultam sobretudo de mecanismos de hibridação e competição (por alimento e território), bem como pela sua ação como vetores de doenças e predadores de ovos, juvenis ou adultos (Bangs et al., 2018; Ribeiro & Leunda, 2012). Estes efeitos são particularmente preocupantes na Península Ibérica onde há um elevado número de espécies endémicas, sobretudo em ecossistemas de água doce (>50%) (Reyjol et al., 2007), e onde os peixes não nativos representam mais de 30% da ictiofauna (Leunda, 2010), proporção essa com tendência para continuar a aumentar.

A presença de peixes invasores assume contornos particularmente nefastos quando a dinâmica planctónica (ver secção 1.2.) é alterada. Na Península Ibérica, a presença de peixes

autóctones planctívoros era escassa e as comunidades de fito- e zooplâncton estáveis e populosas (Ordóñez et al., 2010). Este paradigma alterou-se após a segunda metade do séc. XX com a introdução de diversas espécies de peixes de forma accidental ou para pesca comercial e recreacional, aquacultura e controlo biológico (Elvira & Almodóvar, 2001; Garcia-Berthou & Moreno-Amich, 2000); onde muitas destas espécies exercem pressão significativa sobre o plâncton em determinadas fases do seu ciclo de vida (Amundsen et al., 2009; Ginter et al., 2018; Mehner, 1996). O efeito da introdução de novos predadores em ecossistemas de água doce tem sido um tema frequente em estudos limnológicos na Península Ibérica (Anastácio et al., 2019; Castro & Gonçalves, 2011; Ordóñez et al., 2010). Em Portugal, são diversas as espécies de peixes não nativos que apresentam algum grau de planctivoria, cuja distribuição tem expandido em sistemas de água doce, sendo as mais recentes: *Ameiurus melas* (Rafinesque, 1820), *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) (planctívoros sobretudo no estado larvar e juvenil) e *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) (planctívoro na maioria do seu ciclo de vida) (Martelo et al., 2021). Este último pode representar uma ameaça particularmente preocupante para os zooplanctontes (ver Apêndice 1), uma vez que se estabelece muito facilmente em albufeiras (e.g., bacia do Cávado e Ave). Foi demonstrado que, na presença de peixes planctívoros, as populações de zooplanctontes filtradores de grandes dimensões (sobretudo *Daphnia* spp.) são eliminadas e substituídas por comunidades de zooplanctontes de pequenas dimensões (e.g., *Bosmina*), incapazes de controlar o crescimento do fitoplâncton (Brooks & Dodson, 1965). As alterações nas dinâmicas tróficas pelágicas trazem mudanças profundas nas propriedades dos ecossistemas, como a duração e intensidade das fases de transparência da água (Luecke et al., 1990). Assim, a pressão causada por peixes não nativos promove efeitos *top-down* nas comunidades de fito- e zooplâncton e na transparência da água (Chang et al., 2004; Steiner, 2004). Este fator é a razão principal para a diminuição das fases de transparência da água em muitas albufeiras (Ordóñez et al., 2010).

Não obstante, também as contínuas flutuações no nível de água das albufeiras contribuem para a instabilidade destes reservatórios de água, incluindo a diminuição das fases de transparência. Estas flutuações são geralmente repentinas e estão associadas com utilizações antrópicas (e.g., produção de energia, controlo de cheias, abastecimento de água, transvase, etc.) e influenciam significativamente as características físicas, químicas e biológicas das albufeiras como, por exemplo, a concentração de nutrientes, clorofila *a* (chl *a*)

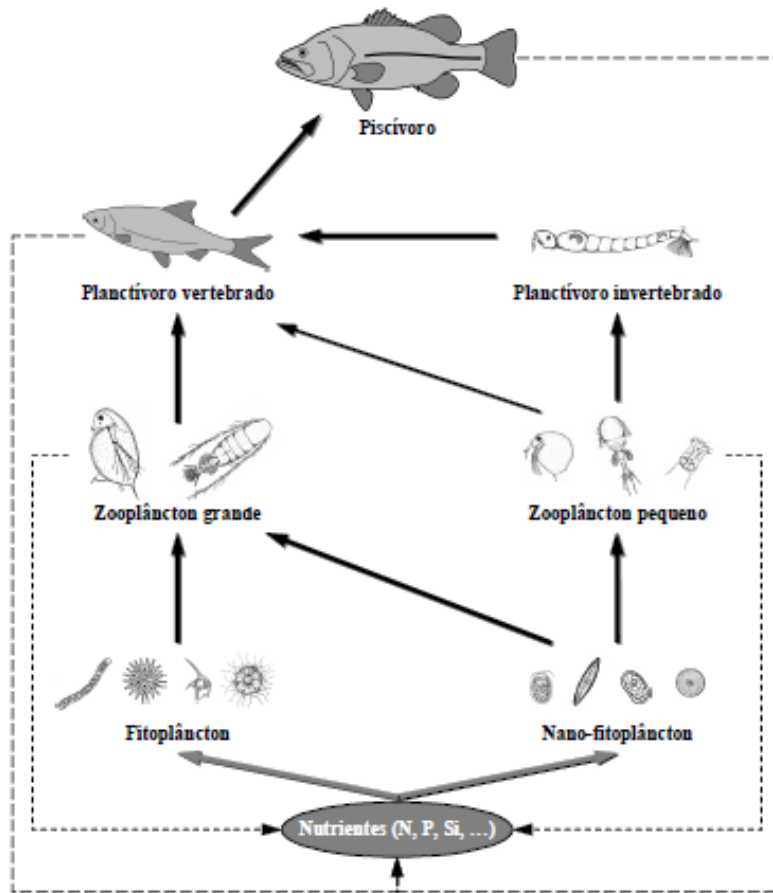
e material em suspensão, a temperatura, cor e ainda as comunidades de fito- e zooplâncton (Geraldes & Boavida, 2005). Em suma, as albufeiras representam sistemas altamente sujeitos a mudança (hidrológica e ecológica), e são – por isso – altamente suscetíveis à degradação da qualidade da água (enquanto suporte de ecossistemas e para uso humano) e perda de biodiversidade. Não obstante o seu valor utilitário (recreação, abastecimento, e aproveitamento energético), é importante almejar a que estes ecossistemas aquáticos possam aproximar-se de uma condição ecológica boa, dentro dos limites da sua artificialidade. Para tal, é preciso definir estratégias assentes no conhecimento das suas dinâmicas ecológicas.

## 1.2. Interações tróficas e dinâmica do plâncton

A transparência da água está geralmente associada com as interações tróficas que decorrem nos ecossistemas lênticos (Stephens et al., 2015) e em grande parte com a sazonalidade das comunidades de zooplâncton. As comunidades de zooplâncton (na vertente da composição e abundância de espécies) têm sido utilizadas como bioindicadores em inúmeros estudos para avaliar mudanças no estado trófico de reservatórios e lagos (Castro & Gonçalves, 2007; Patelli et al., 2020; Perga et al., 2010), para avaliar o sucesso de restauro (Anton-Pardo et al., 2013), recuperação após acidificação (Locke & Sprules, 1994) e ainda de mudanças de longo prazo como é o caso das alterações climáticas (Brucet et al., 2010; Hooff & Peterson, 2006), entre outros. A distribuição e crescimento do zooplâncton é dependente de determinados fatores abióticos (por exemplo, temperatura, salinidade, poluição, etc.) e fatores bióticos (por exemplo, disponibilidade de alimento, predação e competição). Adicionalmente, as comunidades de zooplâncton apresentam uma taxonomia simples (Whitman et al., 2004) e são particularmente importantes, uma vez que são a ponte entre os produtores (fitoplâncton) e os níveis tróficos superiores (peixes), sendo consumidores de produtores primários e presas de peixes planctívoros. Uma larga parte da variação na transparência e qualidade ecológica das albufeiras resulta das interações e dinâmicas sazonais entre estes elos da teia trófica.

Os acontecimentos que regulam a sucessão do plâncton não ocorrem ao acaso e obedecem uma sazonalidade relativamente previsível. Na teia trófica pelágica (Figura 1.2) é comum dividir de forma simplista o plâncton em dois grupos funcionais (produtores –

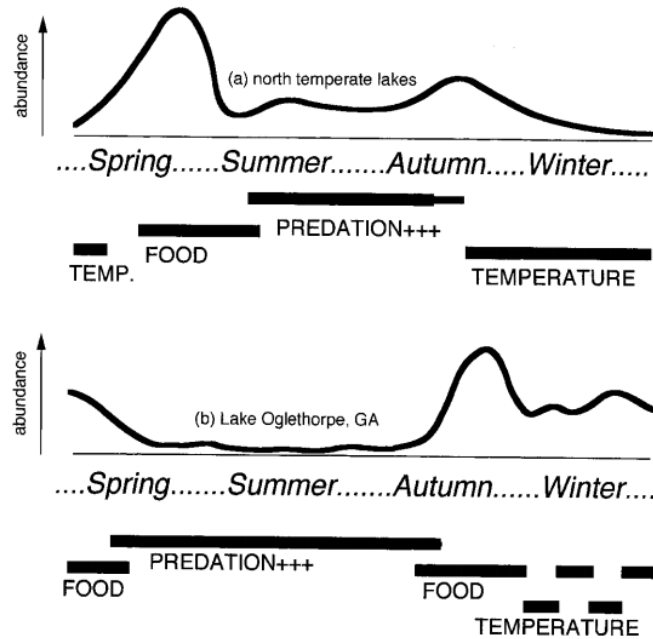
fitoplâncton; herbívoros – zooplâncton), com elevado grau de interdependência, e que sustentam os níveis tróficos superiores (maioritariamente peixes).



**Figura 1.2** – Modelo conceptual simplificado de uma teia trófica pelágica de um ecossistema lântico. A espessura das setas representa a intensidade da interação e as setas a tracejado correspondem à reciclagem de nutrientes (retirado de Castro, 2007).

A dinâmica sazonal do plâncton resulta do conjunto de interações tróficas, como a competição por recursos e predação, e fatores abióticos, como a temperatura (Figura 1.3) (Straile, 2000). No inverno, devido às baixas temperaturas e ao curto período diurno, o fitoplâncton apresenta um crescimento reduzido o que permite uma acumulação de nutrientes dissolvidos ou em suspensão. A carência de alimento (fitoplâncton) compromete a fecundidade do zooplâncton e muitos recorrem a estratégias de diapausa, produzindo estruturas de dormência (Hairston Jr et al., 2000). À medida que o inverno termina, o aumento da intensidade luminosa, juntamente com a disponibilidade de nutrientes, permite um crescimento rápido do fitoplâncton (Sommer et al., 2012). Inicia-se então a fase mais propícia

ao plâncton, a primavera, em que ocorre o desenvolvimento de pequenas algas de crescimento rápido que servem de alimento a diversas espécies zooplânctônicas com ciclos de vida curtos. Posteriormente, surgem espécies zooplânctônicas de crescimento mais lento e maior biomassa, como é o caso de *Daphnia* spp., que apresentam uma herbivoria muito eficiente, sendo capazes de reduzir a biomassa algal a níveis muito baixos e de manter a água transparente (Sommer et al., 1986).



**Figura 1.3** – Diagrama conceptual dos mecanismos dominantes que limitam a abundância de zooplâncton herbívoro em (a) lagos temperados do Norte e (b) no lago Oglethorpe – Geórgia (usado como modelo de lagos temperados de latitudes mais quentes). As barras sólidas horizontais abaixo de cada estação do ano representam os mecanismos dominantes (mas não exclusivos) que afetam a abundância de zooplâncton herbívoro durante o período sazonal indicado pelo eixo independente (retirado de Saunders et al., 1999).

No final da primavera, a supressão do crescimento do fitoplâncton pelos herbívoros origina um declínio das populações de *Daphnia* por escassez de alimento (Hülsmann & Weiler, 2000) e posteriormente, ao longo de todo o verão, é a pressão predatória por parte dos planctívoros que mantém a abundância destes herbívoros de grandes dimensões a níveis baixos (Saunders et al., 1999). Este controlo é particularmente forte na presença de estados larvares e juvenis de peixes. Em alguns ecossistemas dominados por espécies de peixes planctívoros ou omnívoros, a pressão intensa sobre o zooplâncton – ver Figura 1.3b – pode levar a estados de água turva muito prolongados (Castro & Gonçalves, 2007, 2011). É, no



entanto, preciso ter em conta que esta regulação dos peixes planctívoros sobre o zooplâncton depende muito da dinâmica populacional, quer de *Daphnia* quer dos peixes, podendo haver variações interanuais no mesmo sistema aquático (Hülsmann, 2003) e variações entre diferentes sistemas (e.g., lagos mediterrânicos vs. lagos temperados) (Moustaka-Gouni et al., 2014; Sommer et al., 1986).

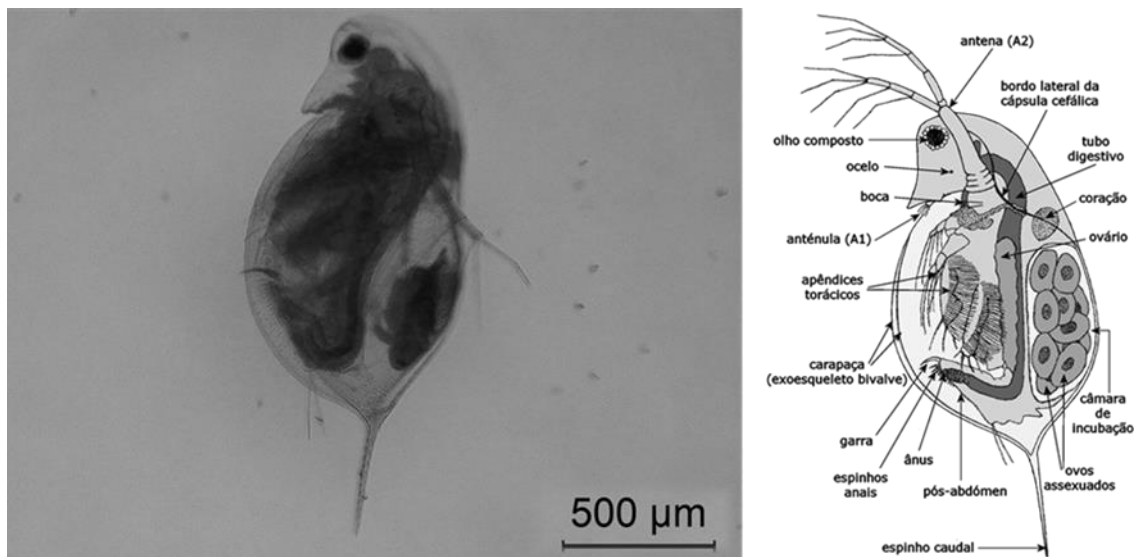
A pressão predatória dos peixes planctívoros sobre o zooplâncton causa uma mudança para uma comunidade zooplanctónica dominada por zooplanctontes de pequenas dimensões que são menos eficientes no controlo da biomassa algal (Tessier et al., 2001). Por esse motivo, no verão há uma diversificação e crescimento da comunidade de fitoplâncton e uma forte redução da transparência da água (Horn, 2003). Adicionalmente, o aumento da turbidez faz com que haja uma diminuição da vegetação subaquática devido à limitação de luz. A diminuição da vegetação aquática interfere na dinâmica planctónica através de diversos mecanismos, na medida em que a sua presença promove a redução da suspensão de material de fundo, providencia refúgio às comunidades de zooplâncton, reduz a disponibilidade de nutrientes no sistema e compete com as algas através da secreção de substâncias tóxicas (Scheffer et al., 1993). Assim, uma vez perdidos estes benefícios, também a redução de transparência é facilitada. Se somarmos a eutrofização (enriquecimento orgânico frequentemente resultado de atividades humanas) a estas dinâmicas naturais, ocorre uma conjugação de fatores promotores de reduzida transparência, elevada produtividade primária, elevada atividade microbiana, reduzido teor de oxigénio, e degradação geral da qualidade da água e da saúde do ecossistema. Estes fenómenos são mais graves no verão, mas podem prolongar-se para além deste período, dependendo também das dinâmicas naturais (Figura 1.3).

As dinâmicas sazonais descritas potenciam o valor do zooplâncton como bioindicador, uma vez que a sua posição central na teia trófica faz com que este forneça informação sobre a importância relativa do controlo *top-down* vs. *bottom-up* e o respetivo impacto na transparência da água. No entanto, a Diretiva-Quadro Água (DQA), instrumento legislativo aprovado em 2000 pela União Europeia para enquadrar a política da água no espaço europeu, assume a visão de que os ecossistemas aquáticos são controlados essencialmente por efeitos *bottom-up*. Nessa perspetiva, o estado ecológico segundo a DQA é avaliado em função da presumível resposta de determinados indicadores biológicos de qualidade (e.g., a composição

e abundância de fitoplâncton, invertebrados bentónicos, etc.) às condicionantes ambientais do sistema (e.g., transparência, nutrientes, salinidade, oxigenação, etc.) (García-Chicote et al., 2018; Jeppesen et al., 2011). Para efeitos da avaliação ecológica das albufeiras, enquanto massas de água fortemente modificadas (INAG, 2009), apenas o fitoplâncton (biomassa, biovolume e abundância) e a ictiofauna são considerados como bioindicadores. Vários autores já manifestaram o seu desacordo com esta realidade, apontando o zooplâncton como um descritor extremamente informativo e com vantagens do ponto de vista prático (Almeida et al., 2020; Caroni & Irvine, 2010; García-Chicote et al., 2018; Jensen et al., 2013; Jeppesen et al., 2011). Métricas como a biomassa zooplanctónica, o rácio biomassa zooplâncton/biomassa fitoplâncton ou biomassa zooplâncton/chl *a*, a proporção de cladóceros de grandes dimensões, o tamanho corporal médio do zooplâncton, a proporção de copépodes calanóides, entre outros, permitem avaliar a qualidade da água (e.g., distinguir albufeiras oligotróficas de mesotróficas) e são indicadores importantes da estrutura e função de sistemas aquáticos lênticos (e.g., lagos e albufeiras) (Davidson et al., 2011; Ejsmont-Karabin, 2012; Jeppesen et al., 2011; Moss, 2007; Muñoz-Colmenares et al., 2021), onde os efeitos reguladores *top-down* podem ser profundos (Brooks & Dodson, 1965; Carpenter et al., 2001).

### 1.3. Papel central do zooplâncton

Além do seu potencial enquanto bioindicador do estado trófico e da qualidade da água (Caramujo & Boavida, 2000), o zooplâncton é o grupo chave no controlo da produção fitoplanctónica nos ecossistemas lênticos (Jeppesen et al., 1999; Scheffer, 1999). A importância do zooplâncton estende-se ainda ao papel central que este possui na transferência de massa e energia ao longo da teia trófica pelágica. Contudo, o controlo efetivo do fitoplâncton, e conseqüente aumento da transparência, só é possível com a presença de cladóceros de grandes dimensões (Pace, 1984) como *Daphnia* (Figura 1.4). De facto, o maior ou menor impacto sobre a biomassa algal está mais relacionado com a presença de *Daphnia* do que com a abundância total de zooplâncton (Scheffer, 1999).



**Figura 1.4** – Vista lateral de *Daphnia longispina* (Müller, 1776) (microscopia de campo claro – 40×), à esquerda; e representação esquemática da anatomia interna e externa de uma pulga-de-água (*Daphnia* sp.) (retirado de Antunes & Castro, 2017), à direita.

Diversos estudos descrevem *Daphnia* como um herbívoro não seletivo (Compte et al., 2009; Fryer, 1991) com uma dieta omnívora que lhe permite consumir uma vasta gama de itens alimentares (Jürgens, 1994). É devido à capacidade de explorar um leque mais amplo de células algais (em termos de dimensões), comparativamente às espécies zooplanctónicas mais pequenas (Tessier et al., 2001), que *Daphnia* tem o potencial de modificar a abundância relativa das espécies planctónicas e, assim, afetar as interações tróficas e a estrutura da cadeia alimentar (Zöllner et al., 2003). Este efeito pode ser causado não só pela herbivoria, mas também pelas interações indiretas em cascata caso *Daphnia* remova as espécies zooplanctónicas menores como, por exemplo, os ciliados ou flagelados heterotróficos (Muylaert et al., 2006). O grande impacto sobre o fitoplâncton resulta da eficiência de *Daphnia* enquanto filtrador, que faz com que seja capaz de reduzir a biomassa algal a níveis extremamente reduzidos, dada a sua tolerância para baixos níveis de alimento. Esta tolerância é tanto maior quanto maior o tamanho corporal (Kreutzer & Lampert, 1999), pelo que as espécies de maiores dimensões têm um potencial de filtração e um impacto mais forte na clorofila *a* (medida de produtividade primária e indicador da biomassa fitoplanctónica) e na transparência da água (Tessier et al., 2001).

Apesar das suas vantagens competitivas, os períodos de dominância de *Daphnia* em albufeiras são limitados pela dinâmica sazonal do zooplâncton e interações tróficas anteriormente descritas. São vários os fatores que contribuem para o menor desempenho de *Daphnia* em determinados períodos do ano, mas há dois que se destacam. O primeiro fator diz respeito à fraca qualidade de alimento, como reduzida digestibilidade, deficiência nutritiva, produção de toxinas ou interferência mecânica (Wilson et al., 2006). O segundo fator, e aquele mais preponderante no controlo das populações de *Daphnia*, é a predação. A planctivoria tem um papel fundamental na composição do fitoplâncton e zooplâncton, especialmente nas populações de *Daphnia* por serem um item alimentar de grande importância para os peixes planctívoros (Scheuerell et al., 2005). Assim, o sucesso de *Daphnia* é maior em regimes de predação reduzida e, pelo contrário, menor em sistemas onde a pressão predatória é elevada. Não obstante, a coexistência entre *Daphnia* e elevadas densidades de peixes planctívoros ocorre na natureza; em parte, esta coexistência é possível devido aos mecanismos de defesa que estes cladóceros possuem e que lhes permite contrariar, até um certo nível, o efeito negativo causado pelos predadores. Os mecanismos de defesa são numerosos e incluem alterações comportamentais (evitamento, fototaxia, migração vertical diária, etc.) (Lass & Spaak, 2003; Ringelberg & Gool, 2003), alterações morfológicas (redução do tamanho corporal, etc.) (Weber, 2003) e alterações populacionais (incremento da fecundidade através de maturação precoce ou produção de mais descendência) (Castro & Gonçalves, 2007). Estes mecanismos não são exclusivos e qualquer combinação de respostas é possível de forma a aumentar a efetividade consoante as características de cada sistema. O papel central do zooplâncton no controlo do fitoplâncton e na regulação da transparência, em particular no caso de *Daphnia*, é enfraquecido na presença de peixes com taxas de crescimento populacional elevadas e estratégias flexíveis na utilização de recursos (e.g., itens alimentares) e a efetividade das respostas antipredatórias, anteriormente descritas, pode também ser reduzida. Este é um cenário real nos sistemas populados por peixes não nativos com carácter invasor, um problema muito comum em albufeiras.

Um terceiro fator, ainda que menos preponderante, pode ter um papel significativo no sucesso e dominância de *Daphnia*. Este fator diz respeito ao grau de mineralização ou dureza da água do sistema em que este zooplanctonte está inserido, particularmente o teor em

cálcio, magnésio e bicarbonato. Os cladóceros (como *Daphnia*), à semelhança de todos os crustáceos, possuem uma carapaça formada por quitina com incrustações de carbonato de cálcio. A carapaça tem como função principal a de proteção e é periodicamente substituída para permitir o crescimento destes zooplânctons (Christensen et al., 2018). A extensão e resistência da carapaça é variável dentro dos cladóceros, o que faz com que as necessidades em termos de cálcio e outros minerais não só varie entre diferentes espécies (Rukke, 2002b), mas também entre diferentes populações (Rukke, 2002a) e estágios de vida (Giardini et al., 2015; Hessen et al., 2000). Algumas espécies de cladóceros apresentam respostas defensivas adaptativas que envolvem especificamente a carapaça como, por exemplo, o desenvolvimento de novas características morfológicas quando expostos a químicos provenientes de predadores (Boeing et al., 2006; Dodson, 1974), através do fortalecimento mecânico da carapaça (Laforsch et al., 2004; Rabus et al., 2013) ou modificação do tamanho e forma corporal (Grant & Bayly, 1981; Krueger & Dodson, 1981; Tollrian & Ralph, 1994; Weber, 2003). No caso de *Daphnia* spp., a baixa mineralização representa um desafio adicional face às suas elevadas exigências do ponto de vista da dureza da água, e conhece-se pouco das dinâmicas do plâncton em sistemas de reduzida mineralização, que podem inclusive ser dominados por organismos com diferentes requisitos do ponto de vista de mineralização (e.g., *Holopedium*) (Giardini et al., 2015; Hessen et al., 1995; Wærvågen et al., 2002).

#### 1.4. Objetivos e estrutura da dissertação

Tendo em conta as diversas pressões inerentes às albufeiras e as implicações que estas podem trazer ao estado ecológico das mesmas, esta dissertação pretendeu estudar as dinâmicas das comunidades de zooplâncton de albufeiras de água doce, devido ao papel central do plâncton nas interações tróficas existentes nos ecossistemas lênticos, e consequentes implicações em diversos processos, com particular ênfase na regulação da transparência da água. Os objetivos específicos foram:

1. Compreender quais as estratégias e métodos mais adequados à amostragem de zooplâncton em albufeiras, de forma a identificar abordagens padronizadas e lacunas, bem como suportar a metodologia a empregar na presente dissertação. Para tal, foi realizada uma revisão bibliográfica de artigos científicos publicados em revistas

internacionais com revisão por pares, utilizando a base de dados *Web of Science*, limitada ao período entre 2010 e 2020;

2. Estudar a variação sazonal e espacial do zooplâncton de quatro albufeiras do Norte de Portugal (Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova), que se caracterizam por uma baixa mineralização, apresentando por isso um contexto menos favorável para o desenvolvimento de *Daphnia* spp. Para tal, acompanhou-se a comunidade de zooplâncton nestes sistemas ao longo de 9 campanhas entre abril e outubro de 2021 e recolheu-se informação complementar de diversos parâmetros físico-químicos, tais como o pH, condutividade, temperatura, oxigénio dissolvido, fósforo total, turbidez, sólidos em suspensão, e transparência.

A presente dissertação está dividida em diferentes secções com objetivos próprios, incluídos no contexto geral do trabalho de investigação. A primeira secção (1.) pretende enquadrar o trabalho no contexto mais geral e apresentar os objetivos e estrutura da dissertação; a segunda (2.) e terceira (3.) secções apresentam o trabalho de revisão bibliográfica e experimental, respetivamente, dando resposta aos objetivos específicos apresentados acima; por fim, é feita uma reflexão acerca dos resultados obtidos e sua integração no contexto do tema da dissertação, na secção das Considerações finais (4.). Cada secção é autónoma e possui a sua própria divisão interna (em subsecções) e lista de referências bibliográficas, resultando assim numa dissertação com um formato mais próximo de um artigo, facilitando a compreensão e interpretação da mesma. Adicionalmente, são incluídos dois apêndices, que complementam a informação do corpo principal da dissertação.

## 1.5. Referências

- Almeida, R., Formigo, N., Sousa-Pinto, I., & Antunes, S. (2020). Contribution of zooplankton as a biological element in the assessment of reservoir water quality. *Limnetica*, 39(1), 245–261. <https://doi.org/10.23818/limn.39.16>
- Amundsen, P. A., Siwertsson, A., Primicerio, R., & Bøhn, T. (2009). Long-term responses of zooplankton to invasion by a planktivorous fish in a subarctic watercourse. *Freshwater Biology*, 54(1), 24–34. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2427.2008.02088.x>
- Anastácio, P. M., Ribeiro, F., Capinha, C., Banha, F., Gama, M., Filipe, A. F., Rebelo, R., & Sousa, R. (2019). Non-native freshwater fauna in Portugal: A review. *Science of The Total Environment*, 650(2), 1923–1934. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2018.09.251>

- Anton-Pardo, M., Olmo, C., Soria, J. M., & Armengol, X. (2013). Effect of restoration on zooplankton community in a permanent interdunal pond. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 49(2), 97–106. <https://doi.org/10.1051/limn/2013042>
- Antunes, S. C., & Castro, B. B. (2017). Pulgas-de-água (*Daphnia* spp.). *Revista de Ciência Elementar*, 5(4). <https://doi.org/10.24927/RCE2017.050>
- Balian, E. V., Segers, H., Lévêque, C., & Martens, K. (2008). The Freshwater Animal Diversity Assessment: an overview of the results. In *Freshwater Animal Diversity Assessment* (pp. 627–637). *Springer Netherlands*. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8259-7\\_61](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8259-7_61)
- Bangs, M. R., Oswald, K. J., Greig, T. W., Leitner, J. K., Rankin, D. M., & Quattro, J. M. (2018). Introgressive hybridization and species turnover in reservoirs: a case study involving endemic and invasive basses (Centrarchidae: *Micropterus*) in southeastern North America. *Conservation Genetics*, 19(1), 57–69. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-1018-7>
- Bhagowati, B., & Ahamad, K. U. (2018). A review on lake eutrophication dynamics and recent developments in lake modeling. In *Ecohydrology and Hydrobiology* (Vol. 19, Issue 1, pp. 155–166). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2018.03.002>
- Boeing, W. J., Ramcharan, C. W., & Riessen, H. P. (2006). Multiple predator defence strategies in *Daphnia pulex* and their relation to native habitat. *Journal of Plankton Research*, 28(6), 571–584. <https://doi.org/10.1093/PLANKT/FBI142>
- Brooks, J. L., & Dodson, S. I. (1965). Predation, Body Size, and Composition of Plankton. In *American Association for the Advancement of Science* (Vol. 150, Issue 3692). <https://doi.org/http://www.jstor.org/stable/1717947>
- Brucet, S., Boix, D., Quintana, X. D., Jensen, E., Nathansen, L. W., Trochine, C., Meerhoff, M., Gascó, S., & Jeppesen, E. (2010). Factors influencing zooplankton size structure at contrasting temperatures in coastal shallow lakes: Implications for effects of climate change. *Limnology and Oceanography*, 55(4), 1697–1711. <https://doi.org/10.4319/LO.2010.55.4.1697>
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A., Baillie, J. E. M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K. E., Carr, G. M., Chanson, J., Chenery, A. M., Csirke, J., Davidson, N. C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., ... Watson, R. (2010). Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164–1168. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00654.x>
- Calderón-Arrieta, D., Caudill, S. B., & Mixon, F. G. (2019). Valuing recreational water clarity and quality: evidence from hedonic pricing models of lakeshore properties. *Applied Economics Letters*, 26(3), 237–244. <https://doi.org/10.1080/13504851.2018.1458187>
- Caramujo, M.-J., & Boavida, M.-J. (2000). The crustacean communities of river Tagus reservoirs: Zooplankton structure as reservoir trophic state indicator. *Limnetica*, 18, 37–56. <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/summary?doi=10.1.1.688.9601>
- Caroni, R., & Irvine, K. (2010). The potential of zooplankton communities for ecological assessment of lakes: redundant concept or political oversight? *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 110(1), 35–53. <https://doi.org/10.3318/BIOE.2010.110.1.35>
- Carpenter, S. R., Cole, J. J., Hodgson, J. R., Kitchell, J. F., Pace, M. L., Bade, D., Cottingham, K. L., Essington, T. E., Houser, J. N., & Schindler, D. E. (2001). Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecological Monographs*, 71(2), 163–186. <https://doi.org/10.1890/0012-9615>
- Castro, B. B. (2007). Ecologia e selecção de habitat em crustáceos zooplanctónicos de lagos pouco profundos. Universidade de Aveiro.
- Castro, B. B., & Gonçalves, F. (2007). Seasonal dynamics of the crustacean zooplankton of a shallow eutrophic lake from the Mediterranean region. *Fundamental and Applied Limnology*, 169(3), 189–202. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0169-0189>

- Castro, B. B., & Gonçalves, F. (2011). Planktivory in non-indigenous fish and implications for trophic interactions in a Mediterranean shallow lake. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 47(3), 269–280. <https://doi.org/10.1051/limn/2011039>
- Chang, K. H., Nagata, T., & Hanazato, T. (2004). Direct and indirect impacts of predation by fish on the zooplankton community: An experimental analysis using tanks. *Limnology*, 5(2), 121–124. <https://doi.org/10.1007/s10201-004-0116-7>
- Christensen, A. K., Owusu, N. G., & Jean-Louis, D. (2018). Carapace epithelia are rich in large filamentous actin bundles in *Daphnia magna*, *Daphnia pulex*, and *Sida crystallina* (Crustacea: Cladocera). *Invertebrate Biology*, 137(1), 49–59. <https://doi.org/10.1111/IVB.12204>
- Comissão Europeia. (2000). Diretiva 2000/60/CE de 23 de outubro de 2000. *Jornal Oficial Das Comunidades Europeias*, 7, 327/1-327/72.
- Compte, J., Brucet, S., Gascón, S., Boix, D., Sala, J., López-Flores, R., & Quintana, X. D. (2009). Impact of different developmental stages of *Daphnia magna* (straus) on the plankton community under different trophic conditions. *Hydrobiologia*, 635(1), 45–56. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9860-3>
- Davidson, T. A., Bennion, H., Jeppesen, E., Clarke, G. H., Sayer, C. D., Morley, D., Odgaard, B. V., Rasmussen, P., Rawcliffe, R., Salgado, J., Simpson, G. L., & Amsinck, S. L. (2011). The role of cladocerans in tracking long-term change in shallow lake trophic status. *Hydrobiologia*, 676(1), 299–315. <https://doi.org/10.1007/S10750-011-0851-9/FIGURES/4>
- Dodson, S. I. (1974). Adaptive change in plankton morphology in response to size-selective predation: A new hypothesis of cyclomorphosis. *Limnology and Oceanography*, 19(5), 721–729. <https://doi.org/10.4319/LO.1974.19.5.0721>
- Downing, J. A., Prairie, Y. T., Cole, J. J., Duarte, C. M., Tranvik, L. J., Striegl, R. G., McDowell, W. H., Kortelainen, P., Caraco, N. F., Melack, J. M., & Middelburg, J. J. (2006). The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*, 51(5), 2388–2397. <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.5.2388>
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., & Sullivan, C. A. (2005). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81(2), 163–182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Ejsmont-Karabin, J. (2012). The usefulness of zooplankton as lake ecosystem indicators: Rotifer trophic state index. *Polish Journal Of Ecology*, 60(2), 339–350. <https://www.researchgate.net/publication/279892291>
- Elvira, B., & Almodóvar, A. (2001). Freshwater fish introductions in Spain: facts and figures at the beginning of the 21st century. *Journal of Fish Biology*, 59(sa), 323–331. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8649.2001.TB01393.X>
- Fryer, G. (1991). Functional morphology and the adaptive radiation of the Daphniidae (Branchiopoda: Anomopoda). *Philosophical Transactions - Royal Society of London, B*, 331(1259), 1–99. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0001>
- García-Berthou, E., & Moreno-Amich, R. (2000). Introduction of exoticfish into a Mediterranean lake over a 90-year period. *Archiv Für Hydrobiologie*, 149(2), 271–284. <https://doi.org/10.1127/ARCHIV-HYDROBIOL/149/2000/271>
- García-Chicote, J., Armengol, X., & Rojo, C. (2018). Zooplankton abundance: A neglected key element in the evaluation of reservoir water quality. *Limnologica*, 69, 46–54. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.11.004>
- Geist, J. (2011). Integrative freshwater ecology and biodiversity conservation. In *Ecological Indicators* (Vol. 11, Issue 6, pp. 1507–1516). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.04.002>



- Geraldes, A. M., & Boavida, M.-J. (2005). Seasonal water level fluctuations: Implications for reservoir limnology and management. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 10(1), 59–69. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1440-1770.2005.00257.x>
- Giardini, J. L., Yan, N. D., & Heyland, A. (2015). Consequences of calcium decline on the embryogenesis and life history of *Daphnia magna*. *Journal of Experimental Biology*, 218(13), 2005–2014. <https://doi.org/10.1242/jeb.123513>
- Ginter, K., Blank, K., Haberman, J., Kangur, A., & Kangur, K. (2018). Fish predation pressure on zooplankton in a large northern temperate lake: impact of adult predators versus juvenile predators. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, 67(4), 356–367. <https://doi.org/10.3176/proc.2018.4.07>
- Grant, J. W. G., & Bayly, I. A. E. (1981). Predator induction of crests in morphs of the *Daphnia carinata* King complex. *Limnology and Oceanography*, 26(2), 201–218. <https://doi.org/10.4319/LO.1981.26.2.0201>
- Grill, G., Ouellet Dallaire, C., Fluet Chouinard, E., Sindorf, N., & Lehner, B. (2014). Development of new indicators to evaluate river fragmentation and flow regulation at large scales: A case study for the Mekong River Basin. *Ecological Indicators*, 45, 148–159. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2014.03.026>
- Hairston Jr, N. G., Hansen, A.-M., & Schaffner, W. R. (2000). The effect of diapause emergence on the seasonal dynamics of a zooplankton assemblage. *Freshwater Biology*, 45(2), 133–145. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00386.x>
- Harper, D. (1992). Prediction and modelling of the causes and effects of eutrophication. In *Eutrophication of Freshwaters* (pp. 167–214). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-3082-0\\_6](https://doi.org/10.1007/978-94-011-3082-0_6)
- Harrison, P. A., Vandewalle, M., Sykes, M. T., Berry, P. M., Bugter, R., de Bello, F., Feld, C. K., Grandin, U., Harrington, R., Haslett, J. R., Jongman, R. H. G., Luck, G. W., da Silva, P. M., Moora, M., Settele, J., Sousa, J. P., & Zobel, M. (2010). Identifying and prioritising services in European terrestrial and freshwater ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2791–2821. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9789-x>
- Hessen, D. O., Alstad, N. E. W., & Skardal, L. (2000). Calcium limitation in *Daphnia magna*. *Journal of Plankton Research*, 22(3), 553–568. <https://doi.org/10.1093/PLANKT/22.3.553>
- Hessen, D. O., Faafeng, B. A., & Andersen, T. (1995). Competition or niche segregation between *Holopedium* and *Daphnia*; empirical light on abiotic key parameters. *Hydrobiologia*, 307(1–3), 253–261. <https://doi.org/10.1007/BF00032019>
- Hooff, R. C., & Peterson, W. T. (2006). Copepod biodiversity as an indicator of changes in ocean and climate conditions of the northern California current ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 51(6), 2607–2620. <https://doi.org/10.4319/LO.2006.51.6.2607>
- Horn, W. (2003). Long-term development of the crustacean plankton in the Saldenbach Reservoir (Germany) - Changes, causes, consequences. *Hydrobiologia*, 504(1), 185–192. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008518.30455.5e>
- Hülsmann, S. (2003). Recruitment patterns of *Daphnia*: A key for understanding midsummer declines? *Hydrobiologia*, 491(1), 35–46. <https://doi.org/10.1023/A:1024424513404>
- Hülsmann, S., & Weiler, W. (2000). Adult, not juvenile mortality as a major reason for the midsummer decline of a *Daphnia* population. *Journal of Plankton Research*, 22(1), 151–168. <https://doi.org/10.1093/PLANKT/22.1.151>
- INAG. (2009). Critérios de classificação do estado das massas de água - rios e albufeiras (pp. 2–29).
- Jensen, T. C., Dimante-Deimantovica, I., Schartau, A. K., & Walseng, B. (2013). Cladocerans respond to differences in trophic state in deeper nutrient poor lakes from southern Norway. *Hydrobiologia*, 715(1), 101–112. <https://doi.org/10.1007/S10750-012-1413-5/FIGURES/5>

- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Søndergaard, M., & Lauridsen, T. (1999). Trophic dynamics in turbid and clearwater lakes with special emphasis on the role of zooplankton for water clarity. *Hydrobiologia*, 408–409, 217–231. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-2986-4\\_24](https://doi.org/10.1007/978-94-017-2986-4_24)
- Jeppesen, E., Nöges, P., Davidson, T. A., Haberman, J., Nöges, T., Blank, K., Lauridsen, T. L., Søndergaard, M., Sayer, C., Laugaste, R., Johansson, L. S., Bjerring, R., & Amsinck, S. L. (2011). Zooplankton as indicators in lakes: A scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia*, 676(1), 279–297. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0831-0>
- Johnson, P. T., Olden, J. D., & Vander Zanden, M. J. (2008). Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(7), 357–363. <https://doi.org/10.1890/070156>
- Jürgens, K. (1994). Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs - A review. *Marine Microbial Food Webs*, 8(1–2), 295–324. <https://www.researchgate.net/publication/312458747>
- Keeler, B. L., Polasky, S., Brauman, K. A., Johnson, K. A., Finlay, J. C., O’Neille, A., Kovacs, K., & Dalzell, B. (2012). Linking water quality and well-being for improved assessment and valuation of ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(45), 18619–18624. <https://doi.org/10.1073/pnas.1215991109>
- Kreutzer, C., & Lampert, W. (1999). Exploitative competition in differently sized *Daphnia* species: a mechanistic explanation. In *Ecology* (Vol. 80, Issue 7). John Wiley & Sons, Ltd. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2348:ECIDSD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2348:ECIDSD]2.0.CO;2)
- Krueger, D. A., & Dodson, S. I. (1981). Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography*, 26(2), 219–223. <https://doi.org/10.4319/LO.1981.26.2.0219>
- Laforsch, C., Ngwa, W., Grill, W., & Tollrian, R. (2004). An acoustic microscopy technique reveals hidden morphological defenses in *Daphnia*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(45), 15911–15914. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0404860101>
- Lass, S., & Spaak, P. (2003). Chemically induced anti-predator defences in plankton: A review. *Hydrobiologia*, 491(1), 221–239. <https://doi.org/10.1023/A:1024487804497>
- Leunda, P. M. (2010). Impacts of non-native fishes on Iberian freshwater ichthyofauna: current knowledge and gaps. *Aquatic Invasions*, 5(3), 239–262. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.3.03>
- Locke, A., & Sprules, W. G. (1994). Effects of Lake Acidification and Recovery on the Stability of Zooplankton Food Webs. *Ecology*, 75(2), 498–506. <https://doi.org/10.2307/1939553>
- Luecke, C., Vanni, M. J., Magnuson, J. J., Kitchell, J. F., & Jacobson, P. T. (1990). Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, 35(8), 1718–1733. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.8.1718>
- Martelo, J., Costa, L. M., Ribeiro, D., Gago, J., Magalhães, M. F., Gante, H. F., Alves, M. J., Cheoo, G., Gkenas, C., Banha, F., Gama, M., Anastácio, P. M., Tiago, P. M., & Ribeiro, F. (2021). Evaluating the range expansion of recreational non-native fishes in Portuguese freshwaters using scientific and citizen science data. *BioInvasions Records*, 10(2), 378–389. <https://doi.org/https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.2.16>
- Mehner, T. (1996). Predation impact of age-0 fish on a copepod population in a Baltic Sea inlet as estimated by two bioenergetics models. *Journal of Plankton Research*, 18(8), 1323–1340. <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/plankt/18.8.1323>
- Moss, B. (2007). Shallow lakes, the water framework directive and life. What should it all be about? *Shallow Lakes in a Changing World*, 381–394. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6399-2\\_34](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6399-2_34)
- Moss, B. (2011). Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters*, 1(2), 101–105. <https://doi.org/10.5268/iw-1.2.359>

- Moustaka-Gouni, M., Michaloudi, E., & Sommer, U. (2014). Modifying the PEG model for Mediterranean lakes - no biological winter and strong fish predation. *Freshwater Biology*, 59(6), 1136–1144. <https://doi.org/10.1111/fwb.12335>
- Muñoz-Colmenares, M. E., Sendra, M. D., Sòria-Perpinyà, X., Soria, J. M., & Vicente, E. (2021). The use of zooplankton metrics to determine the trophic status and ecological potential: An approach in a large mediterranean watershed. *Water*, 13(17), 2382. <https://doi.org/10.3390/w13172382>
- Muylaert, K., Leuven, K. U., & Declerck, S. (2006). Trophic coupling in the microbial food web of a eutrophic shallow lake (Lake Visvijver, Belgium) Biofilm interactions-Cross-kingdom talk between benthic diatoms and bacteria View project Nouveaux Matériaux Polymères issus de la Biomasse Microalgue/Nieuwe. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 166(3), 307–324. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2006/0166-0307>
- Naselli-Flores, L., & Barone, R. (2005). Water-level fluctuations in Mediterranean reservoirs: Setting a dewatering threshold as a management tool to improve water quality. *Hydrobiologia*, 548(1), 85–99. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1149-6>
- Nogueira, S. (2017). Avaliação da qualidade da água na Albufeira do Torrão: dinâmica do zooplâncton como bioindicador. Universidade do Porto.
- Ordóñez, J., Armengol, J., Moreno-Ostos, E., Caputo, L., García, J. C., & Marcé, R. (2010). On non-Eltonian methods of hunting Cladocera, or impacts of the introduction of planktivorous fish on zooplankton composition and clear-water phase occurrence in a Mediterranean reservoir. In Fifty years after the “Homage to Santa Rosalia”: Old and new paradigms on biodiversity in *Aquatic Ecosystems* (pp. 119–129). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-9908-2\\_10](https://doi.org/10.1007/978-90-481-9908-2_10)
- Ormerod, S. J., Dobson, M., Hildrew, A. G., & Townsend, C. R. (2010). Multiple stressors in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 55(SUPPL. 1), 1–4. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02395.x>
- Pace, M. L. (1984). Zooplankton community structure, but not biomass, influences the phosphorus- chlorophyll *a* relationship. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(7), 1089–1096. <https://doi.org/10.1139/f84-128>
- Padedda, B. M., Sechi, N., Lai, G. G., Mariani, M. A., Pulina, S., Sarria, M., Satta, C. T., Viridis, T., Buscarinu, P., & Lugliè, A. (2017). Consequences of eutrophication in the management of water resources in Mediterranean reservoirs: A case study of Lake Cedrino (Sardinia, Italy). *Global Ecology and Conservation*, 12, 21–35. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.08.004>
- Pagiola, S., von Ritter, K., & Bishop, J. (2004). Assessing the Economic Value of Ecosystem Conservation. Environment Department Papers. *Environmental Economics*; no. 101. World Bank, Washington, DC. © World Bank. <https://openknowledge.worldbank.org/handle/10986/18391>
- Patelli, M., Leoni, B., & Lepori, F. (2020). Causes of *Daphnia* midsummer decline in two deep meromictic subalpine lakes. *Freshwater Biology*, 65(4), 731–744. <https://doi.org/10.1111/fwb.13462>
- Perga, M.-E., Desmet, M., Enters, D., & Reyss, J.-L. (2010). A century of bottom-up- and top-down driven changes on a lake planktonic food web: A paleoecological and paleoisotopic study of Lake Annecy, France. *Limnology and Oceanography*, 55(2), 803–816. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.2.0803>
- Rabus, M., Söllradl, T., Clausen-Schaumann, H., & Laforsch, C. (2013). Uncovering Ultrastructural Defences in *Daphnia magna* – An Interdisciplinary Approach to Assess the Predator-Induced Fortification of the Carapace. *PLoS ONE*, 8(6), e67856. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0067856>
- Rahel, F. J. (2000). Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288(5467), 854–856. <https://doi.org/10.1126/science.288.5467.854>
- Reyjol, Y., Hugueny, B., Pont, D., Bianco, P. G., Beier, U., Caiola, N., Casals, F., Cowx, I., Economou, A., Ferreira, T., Haidvogel, G., Noble, R., de Sostoa, A., Vigneron, T., & Virbickas, T. (2007). Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 65–75. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00264.x>

- Ribeiro, F., & Leunda, P. M. (2012). Non-native fish impacts on Mediterranean freshwater ecosystems: current knowledge and research needs. *Fisheries Management and Ecology*, 19(2), 142–156. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00842.x>
- Ringelberg, J., & Gool, E. Van. (2003). On the combined analysis of proximate and ultimate aspects in diel vertical migration (DVM) research. *Hydrobiologia*, 491(1), 85–90. <https://doi.org/10.1023/A:1024407021957>
- Rukke, N. A. (2002a). Tolerance to low ambient calcium shows inter-population differences in *Daphnia galeata*. *Journal of Plankton Research*, 24(5), 527–531. <https://doi.org/10.1093/PLANKT/24.5.527>
- Rukke, N. A. (2002b). Effects of low calcium concentrations on two common freshwater crustaceans, *Gammarus lacustris* and *Astacus astacus*. *Functional Ecology*, 16(3), 357–366. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2435.2002.00637.X>
- Saunders, P. A., Porter, K. G., & Taylor, B. E. (1999). Population dynamics of *Daphnia* spp. and implications for trophic interactions in small, monomictic lake. *Journal of Plankton Research*, 21(10), 1823–1845. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.10.1823>
- Scheffer, M., Hosper, S. H., Meijer, M.-L., Moss, B., & Jeppesen, E. (1993). Alternative equilibria in shallow lakes. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 8, Issue 8, pp. 275–279). Elsevier Current Trends. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90254-M](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90254-M)
- Scheffer, Marten. (1999). The effect of aquatic vegetation on turbidity; how important are the filter feeders? In *Shallow Lakes '98 Trophic Interactions in Shallow Freshwater and Brackish Waterbodies*: Vol. 408/409 (pp. 307–316). Springer. <https://doi.org/10.1023/A:1017011320148>
- Scheuerell, J., Schindler, D. E., Profile, S., & Litt, A. (2005). Temporal dynamics in foraging behavior of a pelagic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(11), 2494–2501. <https://doi.org/10.1139/f05-164>
- Simões, N. R., Nunes, A. H., Dias, J. D., Lansac-Tôha, F. A., Velho, L. F. M., & Bonecker, C. C. (2015). Impact of reservoirs on zooplankton diversity and implications for the conservation of natural aquatic environments. *Hydrobiologia* 2015 758:1, 758(1), 3–17. <https://doi.org/10.1007/S10750-015-2260-Y>
- Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., Elser, J. J., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E., Lürling, M., Molinero, J. C., Mooij, W. M., van Donk, E., & Winder, M. (2012). Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model: Mechanisms Driving Plankton Succession. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 43(1), 429–448. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160251>
- Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W., & Duncan, A. (1986). The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv Für Hydrobiologie*, 106(4), 433–471.
- Steiner, C. F. (2004). *Daphnia* dominance and zooplankton community structure in fishless ponds. *Journal of Plankton Research*, 26(7), 799–810. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh067>
- Stephens, D. L. B., Carlson, R. E., Horsburgh, C. A., Hoyer, M. V., Bachmann, R. W., & Canfield, D. E. (2015). Regional distribution of Secchi disk transparency in waters of the United States. *Lake and Reservoir Management*, 31(1), 55–63. <https://doi.org/10.1080/10402381.2014.1001539>
- Straile, D. (2000). Meteorological forcing of plankton dynamics in a large and deep continental European lake. *Oecologia*, 122(1), 44–50. <https://doi.org/10.1007/PL00008834>
- Tessier, A. J., Bizina, E. V., & Geedey, K. C. (2001). Grazer-resource interactions in the plankton: Are all daphniids alike. *Limnology and Oceanography*, 46(7), 1585–1595. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.7.1585>
- Tollrian, & Ralph. (1994). Fish-kairomone induced morphological changes in *Daphnia lumholtzi* (SARS). *Archiv Für Hydrobiologie*, 130(1), 69–75. <https://doi.org/10.1127/ARCHIV-HYDROBIOL/130/1994/69>
- Van Looy, K., Tormos, T., & Souchon, Y. (2014). Disentangling dam impacts in river networks. *Ecological Indicators*, 37(Part A), 10–20. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2013.10.006>

- Wærvågen, S. B., Rukke, N. A., & Hessen, D. O. (2002). Calcium content of crustacean zooplankton and its potential role in species distribution. *Freshwater Biology*, 47(10), 1866–1878. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00934.x>
- Ward, & Tockner. (2001). Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology*, 46(6), 807–819. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00713.x>
- Weber, A. (2003). More than one “fish kairomone”? Perch and stickleback kairomones affect *Daphnia* life history traits differently. *Hydrobiologia*, 498(1), 143–150. <https://doi.org/10.1023/A:1026297106626>
- Whitman, R. L., Nevers, M. B., Goodrich, M. L., Murphy, P. C., & Davis, B. M. (2004). Characterization of Lake Michigan coastal lakes using zooplankton assemblages. *Ecological Indicators*, 4(4), 277–286. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2004.08.001>
- Wilson, A. E., Sarnelle, O., & Tillmanns, A. R. (2006). Effects of cyanobacterial toxicity and morphology on the population growth of freshwater zooplankton: Meta-analyses of laboratory experiments. *Limnology and Oceanography*, 51(4), 1915–1924. <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.4.1915>
- Xiaoyan, L., Shikui, D., Qinghe, Z., & Shiliang, L. (2010). Impacts of Manwan Dam construction on aquatic habitat and community in Middle Reach of Lancang River. *Procedia Environmental Sciences*, 2, 706–712. <https://doi.org/10.1016/J.PROENV.2010.10.080>
- Žganec, K., Durić, P., Hudina, S., & Gottstein, S. (2013). Population and distribution changes of two coexisting river amphipods after the closure of a new large dam. *Limnologica*, 43(6), 460–468. <https://doi.org/10.1016/J.LIMNO.2013.03.001>
- Zöllner, E., Santer, B., Boersma, M., Hoppe, H.-G., & Jürgens, K. (2003). Cascading predation effects of *Daphnia* and copepods on microbial food web components. *Freshwater Biology*, 48(12), 2174–2193. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2426.2003.01158.x>

## 2. Revisão bibliográfica sobre estratégias e métodos de amostragem de zooplâncton em albufeiras

### 2.1. Introdução

As comunidades de zooplâncton são um componente essencial na maioria das teias tróficas de sistemas lênticos de água doce, servindo muitas vezes como bioindicador desses sistemas (Jeppesen et al., 2011; Mills et al., 1987). Além da sazonalidade descrita na secção 1.2, o zooplâncton exibe ainda uma distribuição irregular, tanto horizontal como verticalmente, dependente de diversos fatores abióticos (e.g., temperatura da água, nutrientes, luz, oxigénio saturado, etc.) e bióticos (e.g., disponibilidade de alimento, presença de predadores, etc.) (Enright, 1977; McLaren, 1974; Stich & Lampert, 1981). Este conjunto de fatores constitui ainda a base de um outro fenómeno mais complexo denominado de migração diária vertical ou horizontal (Lass & Spaak, 2003), que tem implicações no momento de amostragem, e que deve por isso ser tido em conta de acordo com o objetivo do estudo.

Os métodos de amostragem de zooplâncton podem ser divididos em três grandes categorias: (1) recolha de água com amostrador (e.g., garrafas, armadilhas de zooplâncton, tubos, etc.) seguida de concentração da amostra por filtração, (2) recolha de água por bombeamento seguida de concentração por filtração e (3) filtração direta da coluna de água com recurso a rede de plâncton. A primeira categoria é apropriada para recolha de zooplâncton de menores dimensões por causar um distúrbio menor na água, prevenindo reações de evitamento por parte dos zooplâncton mais móveis (como algumas espécies de cladóceros, copépodes e rotíferos; Masson et al., 2004), e mais eficaz em sistemas pouco profundos e eutróficos (Levine et al., 2013; Paggi et al., 2001). A segunda e terceira categoria são mais eficazes na recolha de zooplâncton de maiores dimensões e melhor adaptadas a sistemas aquáticos maiores e mais profundos (Caspers, 1972; Macêdo et al., 2019), permitindo a filtração de volumes de água maiores e, por conseguinte, uma maior quantidade de indivíduos por táxon (Masson et al., 2004). Estas vantagens podem, no entanto, ser perdidas no momento da concentração por filtração ou amostragem caso o tamanho de malha utilizado não seja adequado à finalidade do estudo. Malhas de 64 µm são menos eficientes na captura de zooplâncton, mas são as mais adequadas para reter zooplâncton de

pequenas dimensões (e.g., pequenos cladóceros, copépodes, náuplios e rotíferos). Malhas acima dos 110  $\mu\text{m}$  são as mais eficientes na filtração de zooplâncton de maiores dimensões e representam um compromisso entre a representatividade da amostra e eficiência de filtração (Mack et al., 2012). No caso das redes de plâncton, existem diferenças acentuadas na eficiência de filtração (35–60% para malhas de 64  $\mu\text{m}$  e 94–100% para malhas >110  $\mu\text{m}$ ) (Mack et al., 2012), que resultam da ocorrência de efeitos de refluxo causados pela oclusão parcial da porosidade da rede por sedimentos em suspensão e pelo plâncton (zooplâncton e fitoplâncton), o que pode comprometer a exatidão da estimativa de densidade em estudos quantitativos.

De modo a entender qual a abordagem metodológica que permita colmatar os desafios associados às características das comunidades de zooplâncton, foi realizado um trabalho de revisão sobre estudos em zooplâncton em albufeiras de água doce, com foco particular nas estratégias e métodos de amostragem. Pretendeu-se dar resposta às seguintes questões: (1) Quais os principais instrumentos de amostragem de zooplâncton em albufeiras de água doce? (2) Quais os tamanhos de malha utilizados na amostragem e/ou concentração por filtração de zooplâncton? (3) Tendo em conta a heterogeneidade espacial do zooplâncton, quais as estratégias adotadas no processo de amostragem relativamente à representatividade da coluna de água? (4) Qual o volume de água amostrada?

## 2.2. Revisão de literatura: metodologia

Literatura potencialmente relevante foi recolhida através da plataforma Web of Science ([www.webofknowledge.com](http://www.webofknowledge.com)) que permite o acesso integrado a amplas bases de dados referenciais. O critério inicial de pesquisa baseou-se na expressão:

[TS= (sampl\* OR collect\*) AND zooplankton AND reservoir\*],

em que o asterisco permite variações da palavra mãe (e.g., “sampling”, “sample” e “sampler” ou “collecting”, “collection” e “collector”, etc.), obtendo desta forma todos os registos de literatura que conjuguem as palavras-chave “zooplankton” e “reservoir”, cumulativamente com a referência a amostragem ou colheita desses organismos. A pesquisa foi ainda restringida temporalmente aos últimos 10 anos para obter um universo de resultados

trabalhável e o mais atual possível. Resultaram assim 304 referências entre 2010 e 2020 que foram transferidas para uma base de dados em Excel.

A partir da base de dados extraída, procedeu-se a uma análise manual das referências individuais, tendo sido excluídos todos os artigos em que o foco de estudo não fosse o zooplâncton (e.g., fitoplâncton, protozoários, bactérias, peixes, etc.) ou o sistema estudado não tivesse características de um reservatório de água doce (e.g., estudos levados a cabo em rios, estuários, oceanos e pequenas lagoas). Após este processo de refinamento, restaram 165 artigos que foram analisados com o intuito de identificar as estratégias e metodologias de amostragem de zooplâncton em albufeiras. Para tal, foram identificados os diferentes dispositivos de amostragem utilizados, o volume de amostra recolhido, o tamanho de malha utilizado (para a filtração, se aplicável) e a representatividade da amostra relativamente à coluna de água. No que diz respeito aos dispositivos, três grandes categorias foram definidas: arrastos com rede de plâncton (arrasto horizontal, vertical e oblíquo), coletores (e.g. garrafas, baldes, armadilhas de zooplâncton, etc.) e bombas de filtração. Por fim, no que concerne à representatividade da amostra relativamente à coluna de água, três categorias foram definidas: amostragem pontual (apenas uma porção da coluna de água foi amostrada, normalmente a superfície), amostragem estratificada (diferentes estratos – em profundidade – foram amostrados e analisados) e amostragem integrada (toda ou a maioria da coluna de água foi amostrada).

Para cada categoria ou subcategoria, o número de estudos (ou a sua proporção dentro do total ou para cada categoria) foi quantificado.

### 2.3. Resultados e discussão

Os dispositivos de amostragem utilizados em estudos em zooplâncton em albufeiras de água doce e respetivos volumes amostrados estão representados na Figura 2.1. A amostragem por arrasto com rede de plâncton foi o método mais utilizado (65%), seguido dos coletores (27%) e bomba de filtração (8%). A escolha do dispositivo de amostragem depende sobretudo da finalidade do estudo (e.g., estudos quantitativos vs. qualitativos, tipo de zooplâncton em foco, etc.) e do tipo de sistema estudado.

A preferência pela utilização da rede não é surpreendente, dada a simplicidade e logística requerida, bem como a sua flexibilidade. A utilização de arrastos com rede de

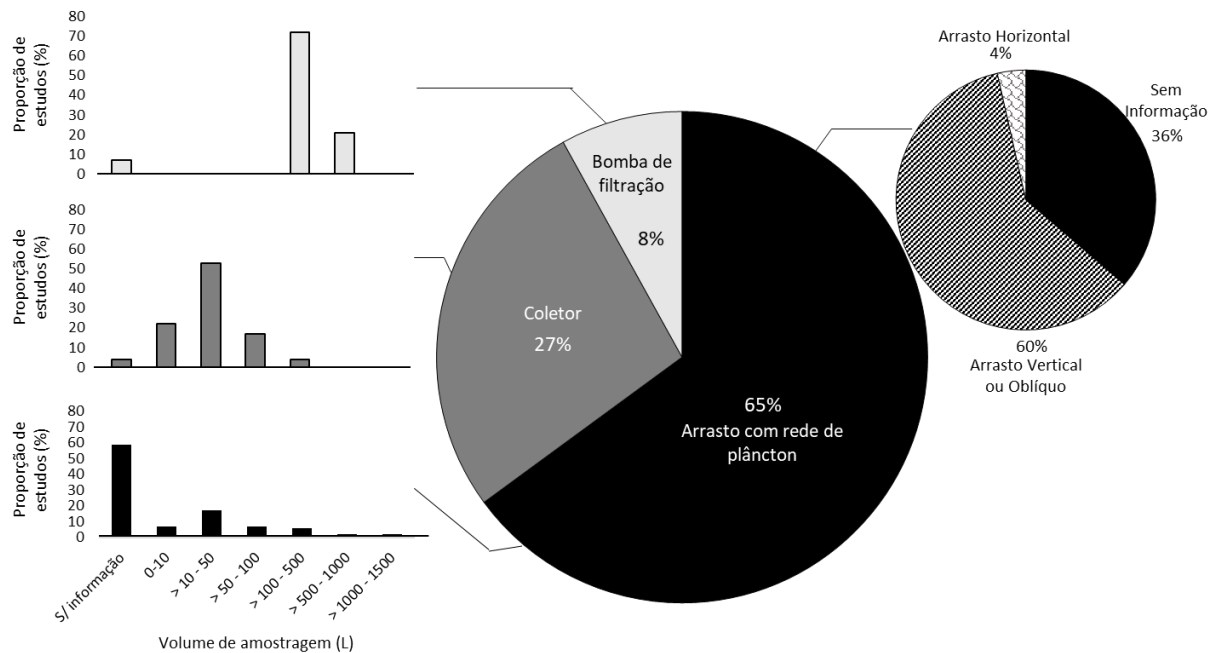


plâncton é o método que melhor representa o zooplâncton total presente na coluna de água, uma vez que permite filtrar maiores volumes de água e a maiores profundidades. É, por isso, adequado a amostragem em sistemas de água maiores como as albufeiras (Caspers, 1972). Apresenta também a vantagem logística de permitir colher e concentrar a amostra ao mesmo tempo, algo que é normalmente feito em duas etapas no caso dos outros dispositivos. Estes fatores podem explicar a utilização preferencial de redes de plâncton comparativamente a outros dispositivos de amostragem. Não obstante, é preciso ter em conta duas fragilidades: primeiro, a possibilidade de colmatção da rede que, devido a efeitos de refluxo, levam à sobrestimação do volume amostrado com perda de material (ver 2.1. Introdução) e, segundo, o comportamento de evitamento de organismos com maior capacidade natatória (alguns cladóceros, rotíferos e copépodes adultos) perante a deteção da rede (aro, corda ou movimento) podendo originar um viés na representatividade dos mesmos (Masson et al., 2004). O efeito de refluxo por colmatção da rede pode ser diminuído em parte ou na sua totalidade pela utilização de malhas um pouco maiores (ver secção 2.1), embora isto acarrete uma menor capacidade de amostragem de organismos de menores dimensões.

Os coletores foram o segundo método mais utilizado e, apesar da distância para a rede de plâncton, são bastante vantajosos em estudos de distribuição espacial de zooplâncton, uma vez que permitem a amostragem diferenciada de várias profundidades (Levine et al., 2013). Adicionalmente, são mais adequados em lagos pouco profundos (< 2 m), minimizam fenómenos de evitamento sobretudo no caso de serem transparentes (acrílico), facilitam a amostragem em locais com vegetação aquática e evitam a ressuspensão dos sedimentos (Levine et al., 2013; Paggi et al., 2001). Contudo, algumas destas vantagens são perdidas em albufeiras por serem sistemas muito profundos, e onde nem todos os coletores permitem representar com exatidão toda a coluna de água (e.g., tubo) e os que permitem (e.g., garrafas, armadilhas) requerem uma maior logística quer no seu transporte quer na sua utilização (e.g., várias repetições).

A bomba de filtração permite a colheita de uma maior quantidade de indivíduos por táxon (Masson et al., 2004), mas o seu menor uso pode ser explicado (i) pelo facto de esta ter limitações na seletividade de táxons, uma vez que há maior probabilidade de amostrar espécies zooplanctónicas com menores capacidades natatórias, (ii) por danificar mais frequentemente os organismos e ainda dificultar a colheita de organismos vivos (Icanberry &

Richardson, 1973). Acresce ainda que requer uma fonte de energia (gerador) no barco ou na margem, e acarreta por isso uma logística mais pesada.

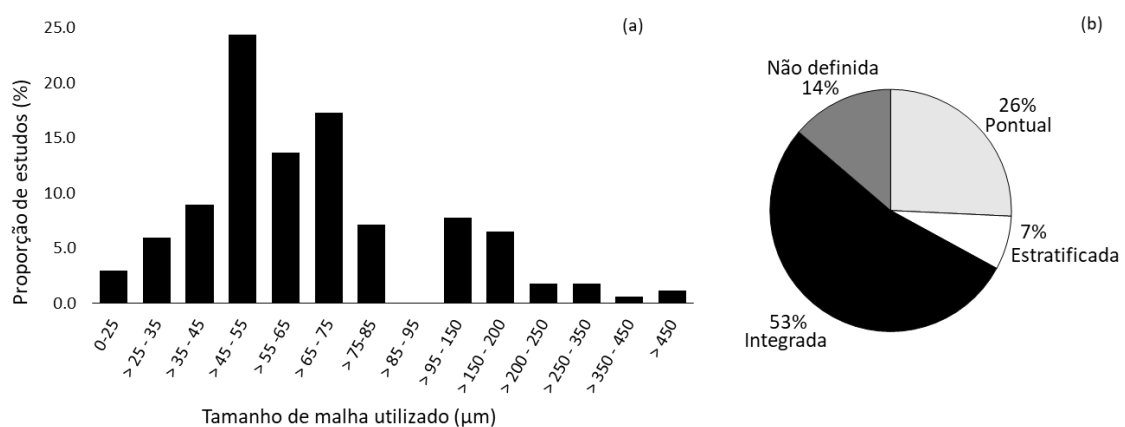


**Figura 2.1** – Metodologia de amostragem de zooplâncton em sistemas lênticos de água doce, com foco nas principais categorias de dispositivos de amostragem (gráfico ao centro) e no volume de água amostrado (gráficos de barras). No caso dos estudos com rede de plâncton, é apresentado o tipo de arrasto efetuado (gráfico à direita).

No caso das redes de plâncton, é comum realizar-se arrastos ao longo da coluna de água (verticais ou oblíquos) ou a uma profundidade fixa (horizontais). A literatura analisada evidenciou uma preferência clara para a amostragem de toda ou grande parte da coluna de água, uma vez que os trabalhos com a realização de arrastos verticais ou oblíquos (60% dos estudos) excedem largamente os trabalhos que recorrem a arrastos horizontais (4% dos estudos) – Figura 2.1. Refira-se ainda que 36% dos estudos não apresentam qualquer informação, o que é uma lacuna importante; idealmente, dever-se-ia reportar sempre o tipo de arrasto efetuado. Atendendo aos padrões heterogêneos de distribuição vertical do zooplâncton (Fernández-Rosado & Lucena, 2001; Hudcovicová & Vranovský, 2006; Lampert et al., 2003; Masson et al., 2001), não é surpreendente as redes de plâncton serem usadas como amostradores que integram a coluna de água.

Os diferentes volumes de amostra estão indicados nos gráficos de barras da Figura 2.1 (à esquerda) e indicam que o volume recolhido é dependente do tipo de dispositivo utilizado na recolha. O uso de bombas de filtração privilegiou volumes grandes (100–1000 L) ao passo que os coletores se situaram na outra ponta do espetro (5–200 L). Os estudos que recorreram a redes de plâncton foram mais heterogêneos, tendo variado entre os 2–1500 L. Estes resultados confirmam a versatilidade das redes de plâncton como amostradores, o que provavelmente contribui para a clara preferência dos investigadores neste tipo de dispositivo. Não obstante, a amostragem com rede de plâncton foi claramente preferencial para volumes intermédios (10–500 L); nos casos em que volumes muito grandes são necessários (ex.: sistemas pouco produtivos), a bombagem pode ser mais vantajosa.

Os diferentes tamanhos de malha utilizados no momento da amostragem e/ou filtração de zooplâncton estão representados na Figura 2.2a. Os artigos revistos demonstram que as malhas variaram entre os 10 e 500  $\mu\text{m}$ , sendo que tamanhos de malha entre os 45–55  $\mu\text{m}$  (24.4% dos estudos) e 65–75  $\mu\text{m}$  (17.3% dos estudos) foram os mais utilizados. De salientar que dos 165 artigos, 27 utilizaram uma malha de 50  $\mu\text{m}$  e 23 uma malha de 68  $\mu\text{m}$ ; adicionalmente, a categoria acima dos 450  $\mu\text{m}$  é unicamente representada por estudos que recorreram a malhas de 500  $\mu\text{m}$ . Não obstante esta preferência por malhas < 100  $\mu\text{m}$ , é premente o problema da eficiência de filtração quando são utilizadas redes de plâncton (Mack et al., 2012; Saunders et al., 1999); talvez por isso, uma parte significativa de estudos (14.2%) recorreram a malhas entre 95–200  $\mu\text{m}$ . Esta tendência mantém-se em estudos onde a amostragem é realizada unicamente com rede de plâncton (19.3% dos estudos).



**Figura 2.2** – Estratégia de amostragem de zooplâncton em albufeiras de água doce, com foco particular no tipo de malha utilizada (a) e na representatividade da amostra relativamente à coluna de água (b).

Os tipos de amostragem atendendo à representatividade da amostra relativamente à coluna de água estão indicados na Figura 2.2b. A amostragem foi integrada em 53% dos estudos, pontual em 26% e estratificada em 7%. De notar ainda que 14% dos estudos não expressam qualquer informação. Desta forma, a literatura revista permitiu verificar que a maioria dos estudos tem em conta a distribuição heterogénea das comunidades de zooplâncton bem como as suas migrações diárias verticais, procurando amostrar toda a coluna de água de forma a aumentar a representatividade das comunidades de zooplâncton. Isto é importante quando se pretende ter uma ideia da estrutura e composição da comunidade num sistema específico (ou comparar massas de água). Os poucos estudos que utilizaram uma amostragem do tipo estratificada dedicaram a sua atenção a compreender os padrões de distribuição espaciais ao longo da coluna de água.

## 2.4. Referências

- Caspers, H. (1972). A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie Und Hydrographie*, 57(17), 358. <https://doi.org/10.1002/IROH.19720570426>
- Enright, J. T. (1977). Diurnal vertical migration: Adaptive significance and timing. Selective advantage: A metabolic model. *Limnology and Oceanography*, 22(5), 856–872. <https://doi.org/10.4319/LO.1977.22.5.0856>
- Fernández-Rosado, M. J., & Lucena, J. (2001). Space-time heterogeneities of the zooplankton distribution in La Concepción reservoir (Istán, Málaga; Spain). *Hydrobiologia*, 455(1), 157–170. <https://doi.org/10.1023/A:1011981731119>
- Hudcovicová, M., & Vranovský, M. (2006). Vertical distribution of pelagial zooplankton in a middle-sized dimictic valley reservoir. *Biologia*, 61(2), 171–177. <https://doi.org/10.2478/S11756-006-0028-6/MACHINEREADABLECITATION/RIS>
- Icanberry, J. W., & Richardson, R. W. (1973). Quantitative sampling of live zooplankton with a filter-pump system. *Limnology and Oceanography*, 18(2), 333–335. <https://doi.org/10.4319/LO.1973.18.2.0333>
- Jeppesen, E., Nøges, P., Davidson, T. A., Haberman, J., Nøges, T., Blank, K., Lauridsen, T. L., Søndergaard, M., Sayer, C., Laugaste, R., Johansson, L. S., Bjerring, R., & Amsinck, S. L. (2011). Zooplankton as indicators in lakes: A scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia*, 676(1), 279–297. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0831-0>
- Lampert, W., McCauley, E., & Manly, B. F. J. (2003). Tradeoffs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1516), 765–773. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2002.2291>
- Lass, S., & Spaak, P. (2003). Chemically induced anti-predator defences in plankton: A review. *Hydrobiologia*, 491(1), 221–239. <https://doi.org/10.1023/A:1024487804497>
- Levine, T., White, D., Francisco, L., & Rice, G. (2013). Comparison of Schindler-Patalas Traps and Wisconsin Nets for Monitoring Zooplankton in a Large, Shallow Reservoir. *Journal of the Kentucky Academy of Science*, 74(1–2), 30–36. <https://doi.org/10.3101/1098-7096-74.1.30>

- Macêdo, R. L., Lopes, V. G., Kozłowsky-Suzuki, B., & Branco, C. W. C. (2019). Zooplankton community attributes in an oligo-mesotrophic reservoir: A comparative study of two sampling strategies. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 91(1), 1–17. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201820170807>
- Mack, H. R., Conroy, J. D., Blocksom, K. A., Stein, R. A., & Ludsın, S. A. (2012). A comparative analysis of zooplankton field collection and sample enumeration methods. *Limnology and Oceanography: Methods*, 10(1), 41–53. <https://doi.org/10.4319/lom.2012.10.41>
- Masson, S., Angeli, N., Guillard, J., & Pinel-Alloul, B. (2001). Diel vertical and horizontal distribution of crustacean zooplankton and young of the year fish in a sub-alpine lake: an approach based on high frequency sampling. *Journal of Plankton Research*, 23(10), 1041–1060. <https://doi.org/10.1093/PLANKT/23.10.1041>
- Masson, S., Pinel-Alloul, B., Méthot, G., & Richard, N. (2004). Comparison of nets and pump sampling gears to assess zooplankton vertical distribution in stratified lakes. *Journal of Plankton Research*, 26(10), 1199–1206. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh109>
- McLaren, I. A. (1974). Demographic Strategy of Vertical Migration by a Marine Copepod. *The American Naturalist*, 108(959), 91–102. <https://doi.org/10.1086/282887>
- Mills, E. L., Green, D. M., & Jr, A. S. (1987). Use of Zooplankton Size to Assess the Community Structure of Fish Populations in Freshwater Lakes. *North American Journal of Fisheries Management*, 7(3), 369–378. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1987\)7<369:UOZSTA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1987)7<369:UOZSTA>2.0.CO;2)
- Paggi, J. C., Mendoza, R. O., Debonis, C. J., & Paggi, S. B. (2001). A simple and inexpensive trap-tube sampler for zooplankton collection in shallow waters. *Hydrobiologia*, 464(1), 45–49. <https://doi.org/10.1023/A:1013951431394>
- Saunders, P. A., Porter, K. G., & Taylor, B. E. (1999). Population dynamics of *Daphnia* spp. and implications for trophic interactions in small, monomictic lake. *Journal of Plankton Research*, 21(10), 1823–1845. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.10.1823>
- Stich, H. B., & Lampert, W. (1981). Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature*, 293, 396–398. <https://doi.org/10.1038/293396a0>

### 3. Estudo da variação sazonal e espacial do zooplâncton de albufeiras do Norte de Portugal

#### 3.1. Introdução

O zooplâncton desempenha um papel crucial na transferência de energia dos níveis tróficos inferiores para os superiores, regula o crescimento do fitoplâncton e molda os ecossistemas pelágicos. É sensível a mudanças climáticas (Alric et al., 2013; George & Harris, 1985; Straile, 2000), variações físico-químicas do ecossistema aquático onde está inserido (Dudgeon et al., 2005) e disponibilidade de alimento (Hülsmann & Weiler, 2000). Tipicamente, a dinâmica das comunidades de zooplâncton inclui variações temporais (sazonais) e espaciais (Haberman & Haldna, 2017; Loick-Wilde et al., 2016). Estas variações estão bem explicadas em sistemas aquáticos lênticos naturais como os lagos. No entanto, o estudo da variação temporal e espacial do zooplâncton é igualmente importante em albufeiras, sistemas aquáticos lênticos fortemente modificados de grande importância para as populações humanas. Contudo, o papel importante destes ecossistemas seminaturais na produção de energia e armazenamento de água torna-os sujeitos a pressões extra quando comparados com ecossistemas naturais (e.g., eutrofização, presença de espécies exóticas, contínuas flutuações de água, etc.).

As albufeiras do Norte de Portugal, como é o caso das albufeiras em estudo, são um caso especialmente interessante porque são caracterizadas por águas com baixa mineralização (Tabela 3.1) quando comparado com outros corpos de água doce, quer a nível global (e.g., concentração média global de  $\text{Ca}^{2+} = 4.0 \text{ mg L}^{-1}$ ) (Weyhenmeyer et al., 2019), quer ao nível da Península Ibérica (Salinas et al., 2014; Urrea-Clos et al., 2014). A reduzida quantidade de iões como o cálcio representa um desafio para os crustáceos zooplanctónicos, como os cladóceros ou os copépodes. Em particular, os zooplanctontes de maiores dimensões – como *Daphnia* spp. – precisam de níveis de cálcio mínimos para um crescimento e reprodução normal ( $10 \text{ mg L}^{-1}$  no caso de *D. magna*; Alstad et al., 1999; Hessen et al., 2000). O facto destes cladóceros de grandes dimensões estarem limitados no acesso a iões fundamentais como o cálcio (constituente do seu exosqueleto) neste tipo de ecossistemas provavelmente interfere com o seu crescimento e reprodução, o que pode comprometer a

sua capacidade de regulação da produtividade primária e da transparência. *Daphnia*, em particular, tem uma capacidade de filtração maior e mais eficiente do que outros zooplânctons de pequenas dimensões (Pace, 1984). As dinâmicas do plâncton de ecossistemas com características como as anteriormente descritas ainda são pouco conhecidas, o que torna o foco desta dissertação particularmente interessante.

**Tabela 3.1** – Características minerais das águas das albufeiras em estudo – Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova – em fevereiro de 2022.

Características	Andorinhas	Caniçada	Touvedo	Venda Nova
Dureza total (°F)	1	0.9	0.7	0.6
Cálcio (mg Ca <sup>2+</sup> L <sup>-1</sup> )	3.1	2.7	2	1.6
Magnésio (mg Mg <sup>2+</sup> L <sup>-1</sup> )	0.61	< 0.5	< 0.5	< 0.5
Bicarbonatos (mg HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> L <sup>-1</sup> )	< 6.0	< 6.0	< 6.0	< 6.0

Assim, esta secção da dissertação pretendeu fornecer mais informações sobre as dinâmicas do plâncton de quatro albufeiras do Norte de Portugal (Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova) e consequentes implicações na produtividade primária e na regulação da transparência da água. Para tal, acompanhou-se a comunidade zooplânctónica destes ecossistemas entre abril e outubro de 2021. Os objetivos específicos foram: i) identificar padrões sazonais (ao longo do tempo) e espaciais (entre albufeiras) das comunidades de zooplâncton, ii) identificar variações espaciais dentro de cada albufeira, e iii) avaliar que processos regulam a transparência da água.

## 3.2. Metodologia

### 3.2.1. Caracterização das áreas de estudo

Para o propósito desta dissertação, foram estudadas as albufeiras de Andorinhas (rio Ave), Caniçada (rio Cávado), Touvedo (rio Lima) e Venda Nova (rio Rabagão), cujas características mais relevantes são elencadas na Tabela 3.2 para comparação. Estas massas de

água situam-se no Minho, na região Norte (NUTS II) de Portugal Continental (NUTS I) (Figura 3.1). Em cada albufeira, foram selecionados dois a três pontos de amostragem ao longo da sua extensão (ver secção 3.2.2).

**Tabela 3.2** – Características das albufeiras em estudo – Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova – e respetivas bacias hidrográficas (SNIRH, 2021).

<b>Características</b>	<b>Andorinhas</b>	<b>Caniçada</b>	<b>Touvedo</b>	<b>Venda Nova</b>
<b>Capacidade total (dam<sup>3</sup>)</b>	1 200	159 300	15 500	94 500
<b>Capacidade útil (dam<sup>3</sup>)</b>	Sem Informação	14 7900	4 000	93 000
<b>Volume morto (dam<sup>3</sup>)</b>	Sem Informação	11 400	11 500	1 500
<b>Altura da parede (m)</b>	25	76	52.5	97
<b>Tipo de aproveitamento</b>	Produção de energia Recreação	Produção de energia Recreação	Produção de energia Defesa de cheias Recreação	Produção de energia Recreação
<b>Área da bacia hidrográfica total (km<sup>2</sup>)</b>	148.3	774.66	1 686.48	239.35
<b>Área da bacia hidrográfica própria (km<sup>2</sup>)</b>	25.18	159.61	175.55	136.23
<b>Precipitação média anual (mm)</b>	2 104	2 729	2 466	2 086
<b>Temperatura média anual (°C)</b>	12.6	12.6	11	9.5

A albufeira das Andorinhas localiza-se em Travassos, no concelho de Póvoa de Lanhoso (distrito de Braga), e está incorporada no rio Ave. Com 91 km de comprimento, o rio Ave nasce na Serra da Cabreira, a 1260 m de altitude, e desagua em Vila do Conde no oceano Atlântico. A bacia hidrográfica do Ave, onde está inserida a albufeira das Andorinhas, apresenta uma área total de 148.3 km<sup>2</sup> com uma precipitação média anual de 2104 mm, uma altitude máxima de 877 m e mínima de 189 m e um declive médio de 21.50%.

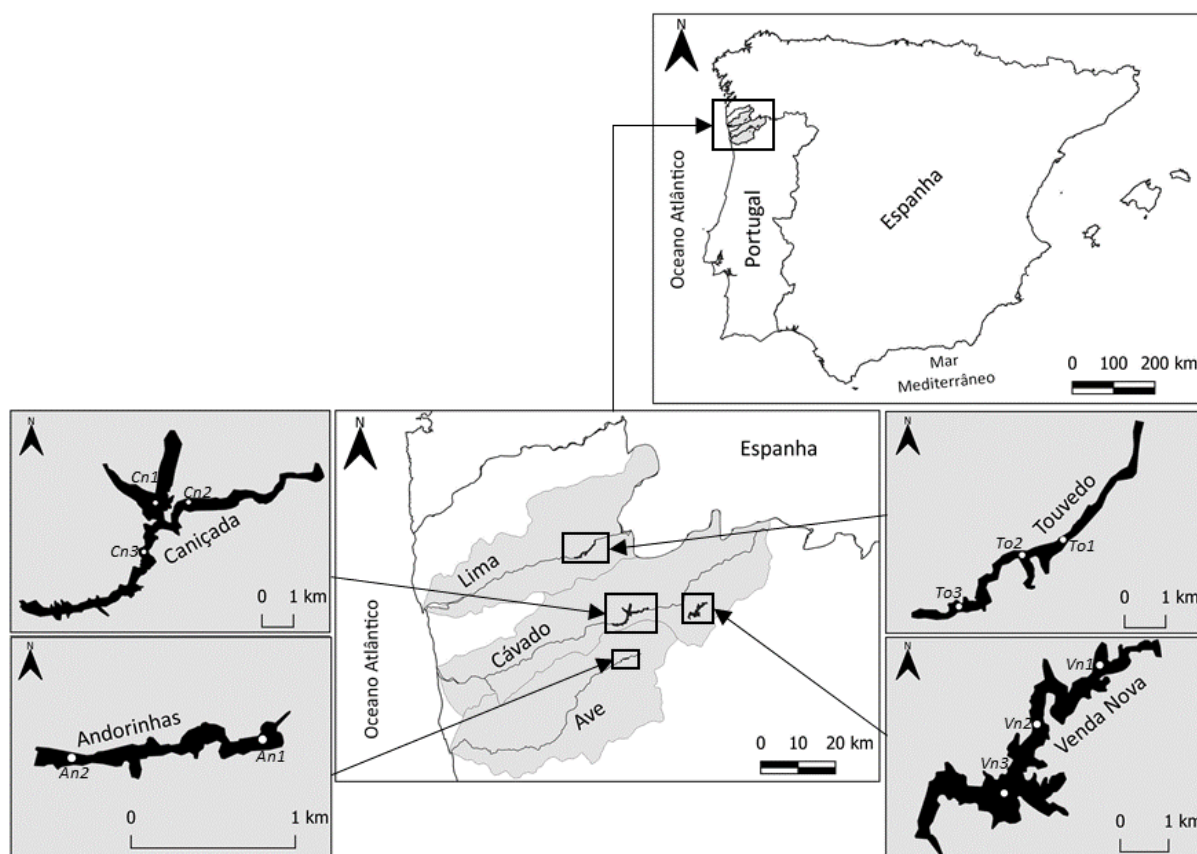
A albufeira da Caniçada está localizada no concelho de Vieira do Minho e Terras de Bouro (distrito de Braga), e integra o rio Cávado, que nasce na Serra do Larouco a 1520 m de



altitude e desagua no oceano Atlântico junto a Esposende após percorrer 135 km. A bacia hidrográfica do Cávado, que providencia a albufeira da Caniçada, tem uma área total de 774.66 km<sup>2</sup>, precipitação média anual de 2729 mm, altitude mínima de 123 m e máxima de 1143 m, com um declive médio de 31.70%.

A albufeira de Touvedo encontra-se na fronteira entre os concelhos de Ponte da Barca e Arcos de Valdevez (distrito de Viana do Castelo) e está inserida no rio Lima, que nasce a uma altitude de 975 m no monte Talariño, na Galiza, Espanha e desagua no oceano Atlântico junto a Viana do Castelo, após percorrer um total de 135 km. A bacia hidrográfica do Lima, que abastece a albufeira de Touvedo, tem uma área total de 1686.48 km<sup>2</sup> com uma precipitação média anual de 1466 mm, uma altitude máxima de 1404 m e altitude mínima de 41 m, com um declive médio de 25.20%.

A albufeira de Venda Nova está localizada no limite do concelho de Vieira do Minho (distrito de Braga) e sobretudo no concelho de Montalegre (distrito de Vila Real), e incorpora o rio Rabagão (afluente do rio Cávado), com 37 km de comprimento e que nasce entre as serras do Barroso e do Larouco. A bacia hidrográfica do Cávado, que providencia a albufeira da Venda Nova, apresenta uma área total de 239.35 km<sup>2</sup>, tem uma altitude máxima de 1269 m e altitude mínima de 606 m com um declive médio de 16.40% e uma precipitação média anual de 2086 mm.



**Figura 3.1** – Localização geográfica das albufeiras estudadas, e os pontos de amostragem em cada albufeira, bem com as respetivas bacias hidrográficas.

**Tabela 3.3** – Coordenadas geográficas e altitude dos pontos de amostragem de cada albufeira em estudo – Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova.

Local de amostragem	Latitude	Longitude	Altitude (m)
Andorinhas 1 (An1)	-8.1802222	41.5704705	188
Andorinhas 2 (An2)	-8.1946498	41.5694077	189
Caniçada 1 (Cn1)	-8.1671595	41.6815235	146
Caniçada 2 (Cn2)	-8.1802964	41.6805356	146
Caniçada 3 (Cn3)	-8.1837399	41.6679931	146
Touvedo 1 (To1)	-8.3099828	41.8289440	50
Touvedo 2 (To2)	-8.3215059	41.8257577	49
Touvedo 3 (To3)	-8.3404054	41.8141995	48
Venda Nova 1 (Vn1)	-7.9412327	41.6996770	691
Venda Nova 2 (Vn2)	-7.9568585	41.6895684	691
Venda Nova 3 (Vn3)	-7.9659660	41.6766019	691

### 3.2.2. Estratégia de amostragem e procedimentos *in situ*

Dada a potencial heterogeneidade espacial deste tipo de ecossistemas, foram definidos dois a três pontos de amostragem ao longo do principal eixo de cada albufeira; a quantidade de pontos a amostrar teve em conta as dimensões de cada albufeira, e estes foram identificados de acordo com a albufeira a que pertencem (abreviaturas An, Cn, To, Vn) e numerados de montante para jusante (Figura 3.1 e Tabela 3.3). Todos os locais estavam sob influência da barragem (ecossistema lêntico), distavam 1 a 2 km entre si e foram selecionados consoante a acessibilidade ao espelho de água. Estes pontos correspondem sempre às zonas mais centrais e profundas de cada albufeira, de forma que haja uma maior representatividade das comunidades pelágicas, uma vez que o zooplâncton tende a evitar as zonas marginais (Castro et al., 2007; Gliwicz & Rykowska, 1992; Romare & Hansson, 2003; Wicklum, 1999).

As amostragens decorreram aproximadamente de três em três semanas, entre abril e outubro de 2021, e foi utilizada uma pequena embarcação sem motor para aceder às zonas centrais das albufeiras (correspondentes aos pontos de amostragem já descritos). Foram medidos *in situ* diversos parâmetros físico-químicos utilizando uma sonda multiparamétrica WTW Multi 3630 IDS (Figura 3.2a): o pH, que controla o estado químico e disponibilidade de componentes inorgânicos; a condutividade ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ ), que é um indicador da quantidade de iões presentes na água; o oxigénio dissolvido (% e  $\text{mg L}^{-1}$ ), que fornece informações acerca das reações bioquímicas e processos biológicos (e.g., oxidações, atividade respiratória e fotossintética, etc.) a decorrer no ecossistema aquático; e a temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), que influencia todas as variáveis físico-químicas descritas e condiciona a distribuição e abundância dos seres vivos.

A profundidade em cada local foi medida com um sonar portátil. A transparência da água foi quantificada utilizando o disco de Secchi (Figura 1.1b) de forma a avaliar a penetração de luz na água, que é um parâmetro essencial à produção fitoplanctónica, ao crescimento e fixação de macrófitas e aos predadores visuais (e.g., peixes). Foi também recolhida água de cada local (4.5 L) para análise laboratorial da produtividade primária (biomassa fitoplanctónica = clorofila *a*), fósforo total, turbidez e sólidos em suspensão (Figura 3.3). Estas amostras foram preservadas numa mala térmica e no escuro durante o transporte para laboratório.

Para a amostragem das comunidades zooplânctônicas, foram realizados diversos arrastos oblíquos (quase verticais) com uma rede de plâncton de 153  $\mu\text{m}$  e 20 cm de diâmetro de boca (Figura 3.2b). Esta porosidade da rede representa um compromisso entre a representatividade da amostra e eficiência de filtração (Mack et al., 2012); apesar da baixa representatividade de alguns organismos de menores dimensões (e.g., náuplios, rotíferos, etc.), este tamanho de malha permite evitar efeitos de refluxo causados pela oclusão parcial da malha da rede (ver capítulo 2). O número de arrastos efetuado em cada local dependeu da densidade zooplânctônica em cada momento de amostragem, ao passo que o comprimento do arrasto foi definido em função da profundidade do local. Tipicamente, foram efetuados um ou dois arrastos de 25 m nos locais mais profundos e múltiplos arrastos de 4-10 m nos locais menos profundos, totalizando um mínimo de 314 L (Touvedo 1, agosto 2021) e um máximo de 1570.8 L (Caniçada e Venda Nova 1, 2 e 3, durante quase todo o período de estudo). As amostras de zooplâncton foram recolhidas para um copo, lavado com água do local para recuperar todos os organismos, e posteriormente concentradas com um pequeno crivo de rede de 100  $\mu\text{m}$  (Figura 3.2c). Deste modo, foi possível obter amostras preservadas concentradas (com um volume reduzido; Figura 3.2d), seguindo um processo de conservação em álcool a 70% após um breve período fixação em álcool a 95% (Black & Dodson, 2003).



**Figura 3.2** – (a) Sonda multiparamétrica e processo de amostragem *in situ* com (b) recolha de zooplâncton com rede de plâncton de 153  $\mu\text{m}$ , (c) concentração da amostra com rede de 100  $\mu\text{m}$  e (d) conservação da amostra em álcool a 70%.

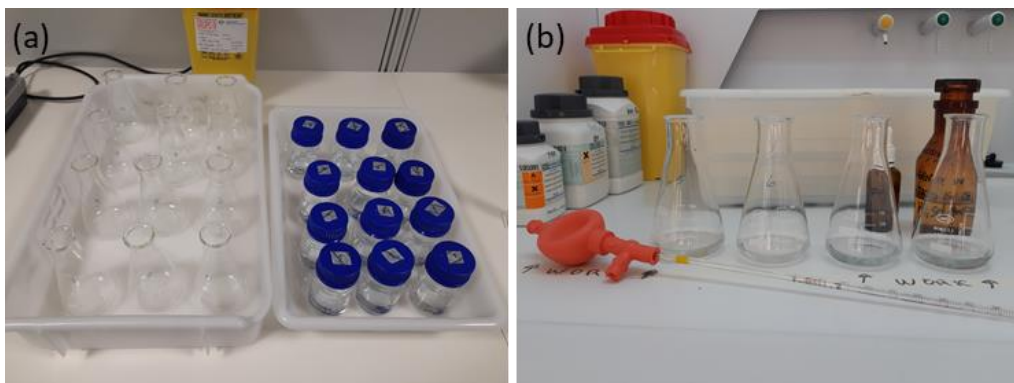
### 3.2.3. Análise laboratorial – variáveis físico-químicos e clorofila *a*

Os seguintes parâmetros foram analisados nas amostras de água trazidas do campo: teor em fósforo, sólidos em suspensão, turbidez e teor em clorofila *a* (chl *a*).

O fósforo ocorre em ecossistema aquáticos naturais sob a forma de fosfatos que se encontram tanto em solução como em partículas, detritos e organismos aquáticos. É essencial para o crescimento de organismos e é um nutriente limitante da produtividade primária de um corpo de água, pelo que a sua quantificação é fundamental para a caracterização funcional dos ecossistemas lênticos. Após mineralização prévia das amostras (Figura 3.3a) com persulfato de potássio,  $K_2S_2O_8$  (Ebina et al., 1983), para oxidar todas as formas de fósforo a ortofosfato, o fosfato das amostras foi quantificado espectrofotometricamente (Figura 3.3b) pelo método do cloreto estanhoso (APHA, 2000). O fósforo total foi calculado por interpolação de uma curva de calibração usando dihidrogenofosfato de potássio ( $KH_2PO_4$ ) como padrão, segundo a expressão:

$$[P] = \frac{Abs_{690}}{0.89}$$

onde  $[P]$  é a concentração em fósforo ( $mg L^{-1}$ ) e  $Abs_{690}$  é a absorvância lida a 690 nm.



**Figura 3.3** – (a) Mineralização e (b) quantificação do teor em fósforo das amostras de água.

Os sólidos em suspensão (ou seston) dizem respeito à matéria particulada (material orgânico particulado, argila, plâncton) existente na água e estão relacionados com a turbidez e transparência da mesma. As amostras de água foram filtradas em vácuo através de filtros de fibra de vidro (47 mm de diâmetro e  $1.2 \mu m$ ) pré-pesados de forma a reter a matéria particulada, que foi depois quantificada por gravimetria (APHA, 2000). Assim, a diferença de

peso entre o filtro com resíduo e o filtro pesado previamente à filtração representa a massa de sólidos em suspensão segundo a expressão:

$$SS = \frac{1000 \times (P_{seco} - P_{filtro})}{V}$$

onde SS é o teor em sólidos suspensos ( $\text{mg L}^{-1}$ ),  $P_{seco}$  é o peso do filtro seco com resíduo (g),  $P_{filtro}$  é a tara do filtro (g) e V é o volume de água filtrada (L). O fator 1000 na equação converte os pesos (em g) a mg.

A turbidez é uma propriedade ótica da claridade da água e influencia diretamente a penetração da luz na coluna de água que, por sua vez, condiciona a profundidade à qual é possível ocorrer fotossíntese. Esta propriedade depende sobretudo da concentração de sólidos em suspensão e substâncias químicas dissolvidas, bem como da presença de microrganismos planctónicos (sobretudo organismos fotossintéticos, como as microalgas). Quanto maior for a concentração destes elementos, menor é a transmissão de luz na coluna de água, uma vez que há mais perdas por absorção e dispersão da mesma. A turbidez foi determinada indiretamente através do coeficiente de absorção a 450 nm ( $\epsilon_{450}$ ), por espectrofotometria (Brower et al., 1997):

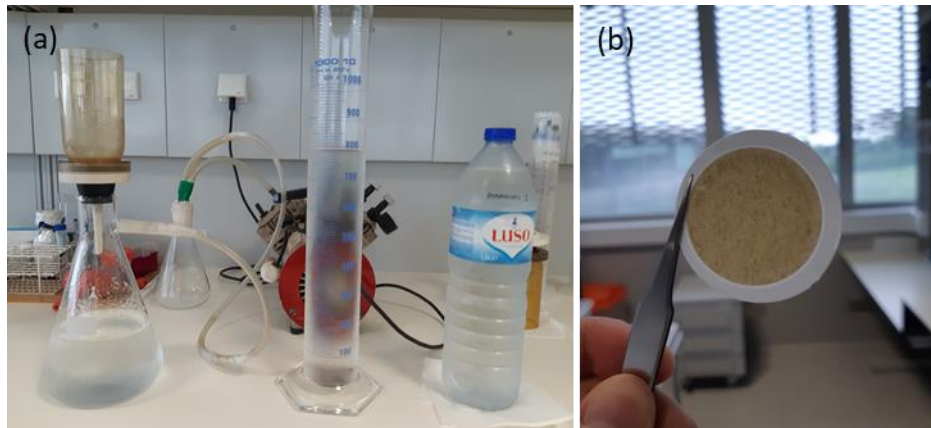
$$\epsilon_{450} = \frac{2.30 \times Abs_{450}}{l}$$

onde  $\epsilon_{450}$  é expresso em  $\text{m}^{-1}$ ,  $Abs_{450}$  é a absorvância lida a 450 nm e  $l$  é o percurso ótico da cuvette (m).

A chl  $a$  é um pigmento fotossintético presente em todas as microalgas e cianobactérias, pelo que a sua quantificação representa uma estimativa aproximada da biomassa algal e da produtividade primária dos ecossistemas aquáticos. Após filtração em vácuo através de filtros de fibra de vidro (47 mm de diâmetro e 1.2  $\mu\text{m}$ ; Figura 3.4) para reter o seston (Strickland & Parsons, 1972), a chl  $a$  foi extraída do resíduo filtrado com acetona a 90% e determinada espectrofotometricamente pela diferença na absorvância dos extratos antes ( $Abs$ ) e após ( $Abs^a$ ) a acidificação com HCl 0.1M, segundo o método monocromático de Lorenzen (1967). O teor em chl  $a$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) foi calculado segundo a equação:

$$\text{Chl } a = \frac{26.7 \times (E_{665_0} - E_{665_a}) \times v}{V \times l}$$

onde  $E_{665_0} = Abs_{665} - Abs_{750}$  e  $E_{665_a} = Abs^a_{665} - Abs^a_{750}$  e onde  $v$  é o volume de acetona utilizado (mL),  $V$  é o volume de água filtrado (L) e  $l$  o percurso ótico da cuvete (cm). O fator 26.7 deriva do coeficiente de absorção da chl  $a$  a 665 nm.



**Figura 3.4** – (a) Processo de filtração em vácuo das amostras de água através de (b) filtros de fibra de vidro com 47 mm de diâmetro e 1.2  $\mu$ m de porosidade.

#### 3.2.4. Análise laboratorial – zooplâncton

As amostras de zooplâncton foram identificadas com uma lupa Leica S APO e, mais pontualmente, com recurso a um microscópio ótico Leica DM500. Previamente ao processo de identificação, cada amostra foi lavada e concentrada com um crivo (para retirar o excesso de etanol), e diluída com água corrente para um volume conhecido, que foi ajustado em função da densidade de organismos. Sempre que necessário, uma gota de sabonete líquido foi adicionada à amostra diluída para quebrar a tensão superficial e evitar a aglomeração de exemplares na superfície da água. A identificação e enumeração dos exemplares foi efetuada numa câmara de contagem apropriada (com capacidade para 5-10 mL e uma grelha para facilitar a contagem), na qual foi colocada uma alíquota de volume conhecido de amostra (Figura 3.5). O esforço de identificação foi ajustado para os diferentes táxones, conforme a sua abundância, tendo sido contado um mínimo de 400 indivíduos (no total) por amostra. Apenas os crustáceos zooplancctónicos juvenis ou adultos foram identificados e enumerados; dado que se optou por uma malha de rede relativamente grande para garantir uma maior eficiência de filtração, considerou-se que a amostra não era representativa dos organismos de pequenas dimensões (rotíferos e os náuplios de copépodes). Os exemplares da subclasse Copepoda foram identificados até à ordem (Calanoida, Cyclopoida e Harpacticoida), ao passo



que os exemplares da ordem Cladocera foram identificados até ao nível taxonómico mais baixo, tipicamente o género, segundo a chave de identificação de Amoros (1984) e Alonso (1996).



**Figura 3.5** – Identificação e enumeração dos exemplares de zooplâncton à lupa com auxílio a uma câmara de contagem apropriada.

A partir da enumeração dos exemplares da amostra, foi estimada a densidade total de cada táxon (em ind/m<sup>3</sup>) com base na relação entre o volume de amostra inspecionado ( $v_i$ , em mL), o volume de amostra total ( $v_a$ , em mL), e o volume de água colhido com a rede de plâncton ( $V$ , em L), de acordo com a seguinte expressão:

$$\text{densidade do táxon A (ind/m}^3\text{)} = \frac{\left( n^{\circ} \text{ indivíduos contados} \times \frac{v_a}{v_i} \right)}{V} \times 1000$$

### 3.2.5. Métricas da comunidade zooplanctónica

Depois de compilada a matriz de dados de densidade por data, albufeira e ponto de amostragem, foram calculadas diversas métricas das comunidades de zooplâncton. O índice de Shannon ( $H'$ ) permitiu calcular a diversidade de cada amostra, segundo a expressão:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln (p_i)$$



onde S representa a riqueza e  $p_i$  a abundância relativa de cada espécie obtida através da expressão  $p_i = \frac{n_i}{N}$ , sendo  $n_i$  o número de indivíduos do táxon i e N o número total de indivíduos na amostra.

O índice de Pielou (J) permitiu determinar a equitabilidade de cada amostra e está compreendido num intervalo entre 0 e 1, onde 1 representa a máxima equitabilidade (J = 1; abundância dos organismos está distribuída equitativamente por todos os táxones presentes na amostra). Este índice foi calculado segundo a expressão:

$$J = \frac{H'}{H'_{\text{máx}}}$$

onde  $H'$  é o índice de Shannon e  $H'_{\text{máx}} = \ln(S)$  que representa a riqueza (S) máxima.

O rácio Calanoida/Cyclopoida foi calculado segundo a expressão:

$$\frac{\text{densidade de Calanoida total (ind/m}^3\text{)}}{\text{densidade de Cyclopoida total (ind/m}^3\text{)}}$$

A proporção de cladóceros de grandes dimensões (*Daphnia longispina* e *Sida crystallina*) foi calculada segundo a expressão:

$$\frac{\text{densidade de grandes cladóceros (ind/m}^3\text{)}}{\text{densidade de cladóceros total (ind/m}^3\text{)}}$$

### 3.2.6. Análise estatística

Os dados ambientais foram analisados com Análise de Componentes Principais (PCA) para ordenar as unidades experimentais. Este tipo de análise permite agrupar os dados em poucas dimensões (vetores únicos), tendo em conta a sua similaridade, preservando a maioria da informação de modo a explicar o máximo de variação possível. Anteriormente a esta análise, as variáveis foram padronizadas e centradas de forma a acomodar as diferentes escalas. A partir desta análise foi possível avaliar as principais variações (temporais e espaciais) dos gradientes ambientais.

As principais fontes de variação da comunidade de zooplâncton (tendo em conta as suas densidades) foram analisadas com Análise de Coordenadas Principais (PCoA). A PCoA é um método de análise multivariada que representa a distância (neste caso, ecológica) entre

amostras num universo espacial reduzido; a sua grande vantagem é a flexibilidade na escolha da medida de distância (Borcard et al., 2011). Anteriormente à análise, as densidades zooplanctónicas foram padronizadas com a transformação raiz quadrado seguida da dupla transformação de Wisconsin (Borcard et al., 2011). Foi utilizada uma matriz de distância ecológica baseada na raiz quadrada da dissimilaridade de Bray-Curtis. Esta métrica é bastante utilizada em ecologia, uma vez que ignora os duplos zeros (ausência compartilhada) dos valores de abundância de espécies entre amostras, não os contabilizando como uma similaridade entre locais e/ou pontos de amostragem (Faith et al., 1987; Legendre & Legendre, 2012).

De forma a avaliar a relação entre os dados ambientais e a comunidade zooplanctónica, utilizou-se a Análise de Redundância baseada na distância ecológica (db-RDA); esta técnica é baseada na PCoA e permite analisar diretamente os gradientes ambientais, sobrepondo-os à matriz de dissimilaridade entre os locais de forma análoga à regressão múltipla (Borcard et al., 2011). Anteriormente à análise, os dados foram preparados de forma análoga à descrita na PCoA (transformação dos dados das comunidades e uso da dissimilaridade de Bray-Curtis) e na PCA (padronização das variáveis ambientais). Adicionalmente, foram selecionadas as variáveis ambientais a incluir no modelo (com a função *ordiR2step* do *package* *vegan*) para evitar incluir variáveis redundantes ou com reduzida contribuição (Borcard et al., 2011); deste modo, obtém-se um modelo mais parcimonioso (bom nível de explicação com o mínimo de preditores possíveis). Foram selecionadas as seguintes variáveis explicativas da dissimilaridade das comunidades zooplanctónicas (gradientes ambientais mais importantes): (i) condutividade elétrica (cond), (ii) oxigénio dissolvido (ODmg), clorofila  $\alpha$  (chl $\alpha$ ), (iv) profundidade (prof), (v) fósforo total (tp), (vi) temperatura (temp).

Foi também utilizada a análise de correlação para procurar associações entre a transparência, a clorofila  $\alpha$  e os restantes dados ambientais e as métricas das comunidades zooplanctónicas.

Todas as análises estatísticas descritas foram efetuadas no software *R*, versão 4.1.2 (R Core Team, 2021), utilizando o ambiente gráfico *RStudio* 2022.2.0.443 (RStudio Team, 2022). Foram utilizados os *packages* “*ggplot2*” (Wickham, 2016), “*ggord*” (Beck, 2021),

“ggpubr” (Kassambara, 2020), “vegan” (Oksanen et al., 2020), “envalysis” (Steinmetz, 2021), “corrplot” (Wei & Simko, 2021) e “egg” (Auguie, 2019).

### 3.3. Resultados

#### 3.3.1. Parâmetros físico-químicos e clorofila *a*

Os parâmetros físico-químicos registados nas albufeiras em estudo estão repartidos em duas tabelas, tendo em conta as suas quantificações *in situ* (Tabela 3.4) e *ex situ* (Tabela 3.5), sendo que as suas variações podem ser observadas com mais detalhe no Apêndice 2. A profundidade (m) manteve-se relativamente constante em todas as albufeiras, mas com uma maior variação em Venda Nova. Registou-se uma profundidade mais elevada nas albufeiras da Caniçada e Venda Nova (> 20 m), seguida de Touvedo (8-23 m), com Andorinhas a registar os valores mais baixos (4.5-12 m). Em todas as albufeiras, a profundidade aumentou para jusante, com o local mais próximo da barragem a registar o valor mais elevado. O pH da água manteve-se sempre circumneutro ou ligeiramente ácido em todas as albufeiras (6.3 em média), aumentando geralmente nos meses mais quentes. A condutividade elétrica manteve-se relativamente constante em cada albufeira ao longo da duração do estudo, sendo maior nas albufeiras menos profundas – Andorinhas e Touvedo com uma média de 33 e 37  $\mu\text{S cm}^{-1}$ , respetivamente – e menor nas albufeiras mais profundas – Caniçada e Venda Nova com média de 20 e 19  $\mu\text{S cm}^{-1}$ , respetivamente. O oxigénio dissolvido apresentou valores próximos da saturação máxima (100%) em todos os locais de amostragem, tendo apresentado valores mais baixos entre setembro e outubro, após o período com a temperatura da água mais elevada.

**Tabela 3.2** – Valores mínimos (Mín.), máximos (Máx.) e médios (Méd.) das diferentes variáveis quantificadas *in situ* nos diferentes pontos de amostragem das diferentes albufeiras em estudo: profundidade (Prof.), temperatura (Temp.), pH, condutividade elétrica (Cond.) e oxigénio dissolvido (O<sub>2</sub>).

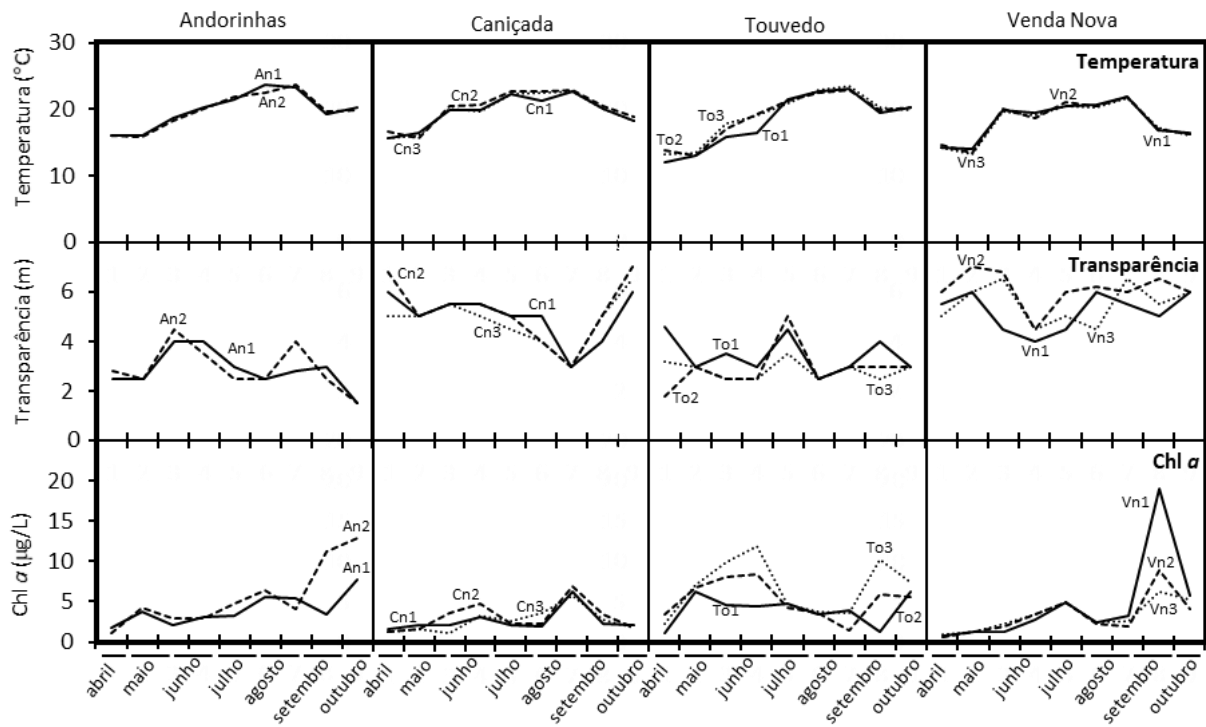
Variável quantificada		An1	An2	Cn1	Cn2	Cn3	To1	To2	To3	Vn1	Vn2	Vn3
Prof. (m)	Mín.	4.50	10.0	34.0	35.0	48.0	8.00	12.0	20.0	27.0	22.0	40.0
	Máx.	8.00	12.0	44.0	41.0	55.0	12.5	15.0	23.0	35.0	35.0	60.0
	Méd.	5.20	11.4	38.8	36.9	50.6	10.7	14.2	21.0	31.7	30.4	48.8
Temp. (°C)	Mín.	16.1	15.9	15.7	15.6	15.7	12.0	13.1	13.3	14.1	13.4	13.2
	Máx.	23.8	23.7	22.8	23.0	22.7	23.1	22.9	23.5	21.9	22.0	21.8
	Méd.	19.9	19.8	19.6	20.1	19.7	18.3	18.9	19.0	18.2	18.2	18.0
pH	Mín.	5.9	5.7	6.1	6.2	5.8	5.7	6.0	6.1	5.8	5.9	5.8
	Máx.	6.7	6.7	6.6	6.7	6.6	6.5	7.1	6.8	6.7	6.7	6.8
	Méd.	6.2	6.3	6.4	6.5	6.4	6.2	6.4	6.4	6.3	6.4	6.3
Cond. (μS cm <sup>-1</sup> )	Mín.	30.0	29.1	18.9	19.0	18.7	32.2	31.7	32.7	18.0	18.1	18.1
	Máx.	37.6	37.0	22.0	21.7	21.9	45.3	40.1	43.9	21.0	22.9	21.9
	Méd.	33.2	32.7	20.0	20.1	20.7	37.4	36.4	37.2	19.3	19.4	19.3
O <sub>2</sub> (mg L <sup>-1</sup> )	Mín.	7.30	6.90	8.40	8.50	8.40	5.70	7.30	7.70	8.10	8.40	8.10
	Máx.	9.60	9.90	10.6	10.6	10.4	10.4	12.8	10.9	10.2	10.2	10.2
	Méd.	8.60	8.70	9.50	9.50	9.40	8.70	9.40	9.50	9.20	9.20	9.10
O <sub>2</sub> (%)	Mín.	80.0	76.0	91.0	92.0	92.0	61.0	79.0	85.0	90.0	93.0	88.0
	Máx.	109	110	110	112	110	104	124	111	119	115	113
	Méd.	96.0	97.0	105	106	104	92.0	101	101	105	105	104

A turbidez da água demonstrou ser maior nos períodos com menor teor em chl *a* mas maior teor em sólidos suspensos, na generalidade dos locais de amostragem. Os sólidos em suspensão não apresentaram um padrão consistente, no entanto as albufeiras com maior transparência – Caniçada e Venda Nova – são também aquelas onde se observaram valores mais baixos de sólidos em suspensão. O teor em fósforo ( $\leq 0.03 \text{ mg L}^{-1}$ ) revelou baixos níveis de nutrientes em todas albufeiras. A precipitação variou sazonalmente e foi maior nas albufeiras mais a norte de Portugal, nomeadamente Touvedo e Venda Nova.

**Tabela 3.3** – Valores mínimos (Mín.), máximos (Máx.) e médias (Méd.) das diferentes variáveis quantificadas *ex situ* nos diferentes pontos de amostragem das diferentes albufeiras em estudo: sólidos em suspensão (SS), teor em fósforo (TP), turbidez (Turb.) e precipitação (Precip.) mensal e acumulada (a 3 meses).

Variável quantificada		An1	An2	Cn1	Cn2	Cn3	To1	To2	To3	Vn1	Vn2	Vn3
SS (mg L <sup>-1</sup> )	Mín.	0.83	0.70	0.20	0.25	0.63	0.92	0.75	0.61	0.29	0.30	0.25
	Máx.	3.63	2.58	2.00	2.20	1.80	2.13	2.40	2.40	1.50	1.00	0.80
	Méd.	1.73	1.66	0.89	0.92	0.87	1.49	1.59	1.55	0.78	0.59	0.60
TP (mg L <sup>-1</sup> )	Mín.	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00
	Máx.	0.02	0.02	0.02	0.01	0.02	0.02	0.03	0.03	0.02	0.01	0.02
	Méd.	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01
Turb. (m <sup>-1</sup> )	Mín.	0.46	0.46	0.46	0.46	0.23	0.92	1.15	0.69	0.46	0.46	0.23
	Máx.	3.22	2.30	3.68	1.84	1.84	3.45	2.30	2.07	5.06	3.68	3.91
	Méd.	1.30	1.25	1.28	0.92	1.00	1.58	1.66	1.66	1.66	1.53	1.58
Precip. mensal (mm)	Mín.	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0
	Máx.	150	150	150	150	150	200	200	200	150	150	150
	Méd.	80.0	80.0	80.0	80.0	80.0	135	135	135	87.0	87.0	87.0
Precip. acumulada (mm)	Mín.	70.0	70.0	70.0	70.0	70.0	120	120	120	70.0	70.0	70.0
	Máx.	400	400	400	400	400	550	550	550	450	450	450
	Méd.	229	229	229	229	229	267	267	267	251	251	251

A variação da temperatura e transparência da água, bem como da chl *a*, está representada na Figura 3.6. A temperatura da água variou entre 12°C e 23.8°C ao longo dos sete meses de amostragem, tendo atingido o seu valor máximo no final de agosto em todas as albufeiras ( $\geq 22^\circ\text{C}$ ). A transparência da água foi maior entre abril e maio em todas as albufeiras, à exceção de Touvedo que apresentou uma maior transparência em julho. As albufeiras mais profundas (Caniçada e Venda Nova) registaram valores de transparência mais elevados (geralmente  $> 4$  m) quando comparado com Andorinhas e Touvedo (geralmente  $< 4$  m). A produção primária aumentou gradualmente ao longo do período de amostragem, em todas as albufeiras, tendo registado picos no início do verão (junho) e – sobretudo – no início do outono (setembro-outubro). Os pontos de amostragem mais próximos das respetivas paredes da barragem (i.e., jusante) registaram valores mais altos de chl *a*, à exceção da Venda Nova onde foi observado um maior teor em chl *a* no ponto de amostragem mais a montante.

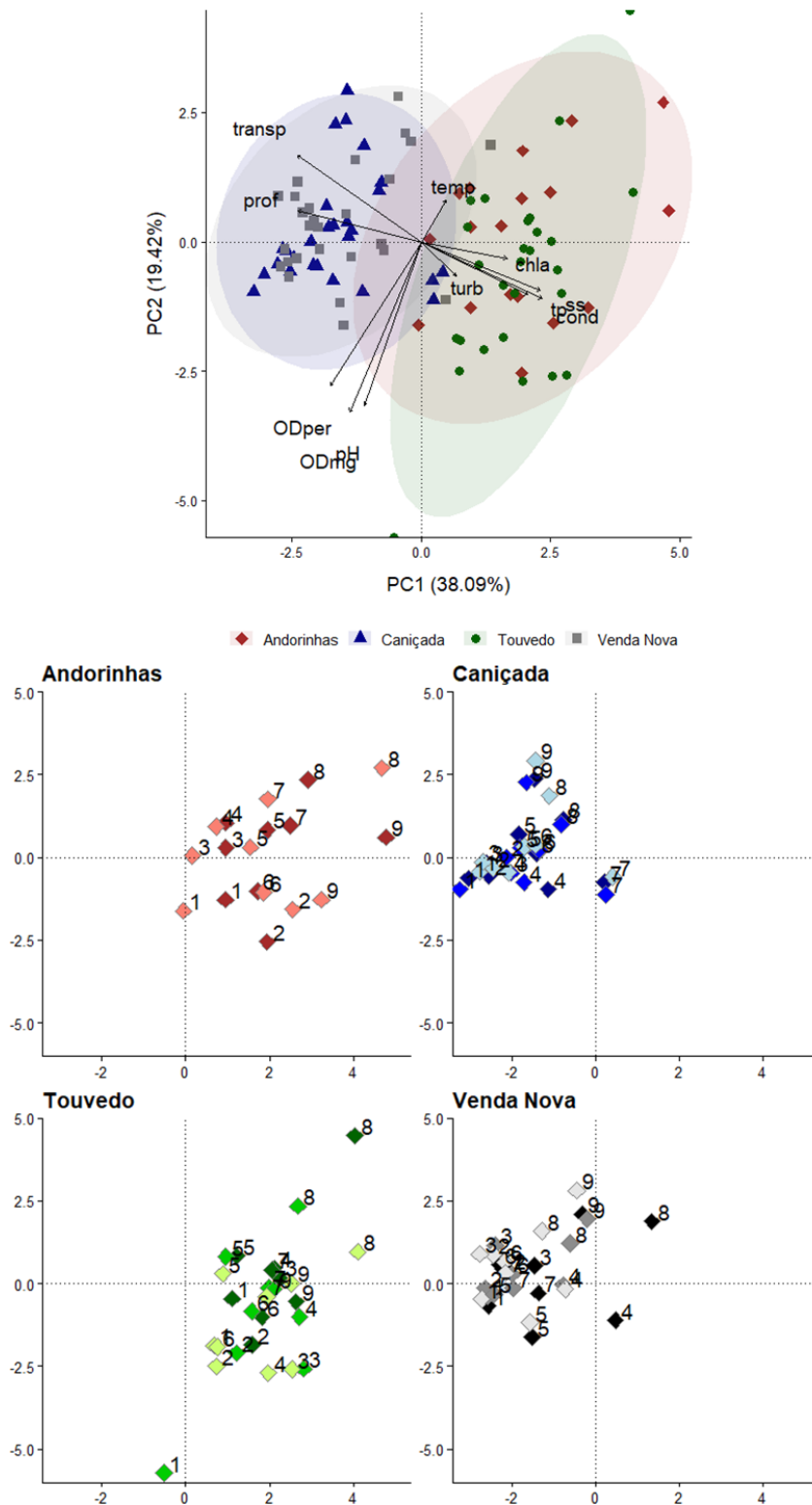


**Figura 3.6** – Variação sazonal e espacial da temperatura, transparência e o teor em chl  $a$  da água das albufeiras em estudo.

A PCA aplicada aos dados ambientais está representada na Figura 3.7. Os dois primeiros eixos da ordenação explicam 57.5 % da variação total. A primeira dimensão da PCA demonstrou estar fortemente relacionada com a transparência, profundidade, condutividade, teor em fósforo, sólidos em suspensão, turbidez e clorofila  $a$ . A transparência e profundidade aumentam do lado direito (positivo) para o esquerdo (negativo) do diagrama, contrariamente ao que acontece com condutividade, teor em fósforo, sólidos em suspensão, turbidez e clorofila  $a$ . Este é um gradiente espacial, relacionado com as diferenças entre as albufeiras mais profundas (Caniçada e Venda Nova, à esquerda) e as albufeiras menos profundas (Andorinhas e Touvedo, à direita). Não obstante, existe também alguma variação sazonal, registada na aparente deslocação dos pontos em cada albufeira da esquerda para a direita entre os primeiros e os últimos momentos de amostragem (i.e., diminuição da profundidade e transparência, acompanhadas do aumento da produtividade, da primavera para o final do verão). A segunda dimensão da PCA, que foi menos importante na ordenação, demonstrou estar relacionada com a temperatura, oxigénio dissolvido e pH. A temperatura aumenta da parte inferior (negativo) para a superior (positivo), em oposição ao que acontece com o

oxigénio dissolvido e pH. Este segundo eixo parece estar relacionado apenas com alguma variação sazonal: efetivamente, as amostras relativas às primeiras campanhas de amostragem (primavera) localizam-se mais abaixo no diagrama em oposição às amostras colhidas no final do verão (água mais quente mas menos oxigenada), de forma consistente para todas as albufeiras. Esta variação sazonal foi mais acentuada nas albufeiras de Touvedo e Andorinhas.

Não foi observada uma variação espacial notória entre os pontos de amostragem da mesma albufeira. Isto reflete-se nos diagramas PCA individuais da Figura 3.7, uma vez que os pontos de amostragem de cada albufeira apresentam uma grande proximidade no decorrer das várias campanhas realizadas. Esta homogeneidade espacial foi notável sobretudo na albufeira da Caniçada. Venda Nova demonstrou pontualmente períodos de heterogeneidade, nomeadamente em junho e setembro, quando se observou menor transparência e maior produtividade e seston no ponto mais a montante (Venda Nova 1). A albufeira das Andorinhas demonstrou alguma heterogeneidade espacial no final do verão. Em setembro, a diferença deveu-se sobretudo ao seston que foi maior no local mais a jusante (Andorinhas 2). Em outubro, a diferença espacial observada foi resultante do maior pH e seston no local mais a montante (Andorinhas 1). No caso de Touvedo, houve pontualmente alguma heterogeneidade: em abril, foram observados valores de oxigénio dissolvido mais elevados no ponto intermédio (124%); em setembro, foi o local mais a montante (Touvedo 1) a apresentar um carácter mais anóxico (61.4%).

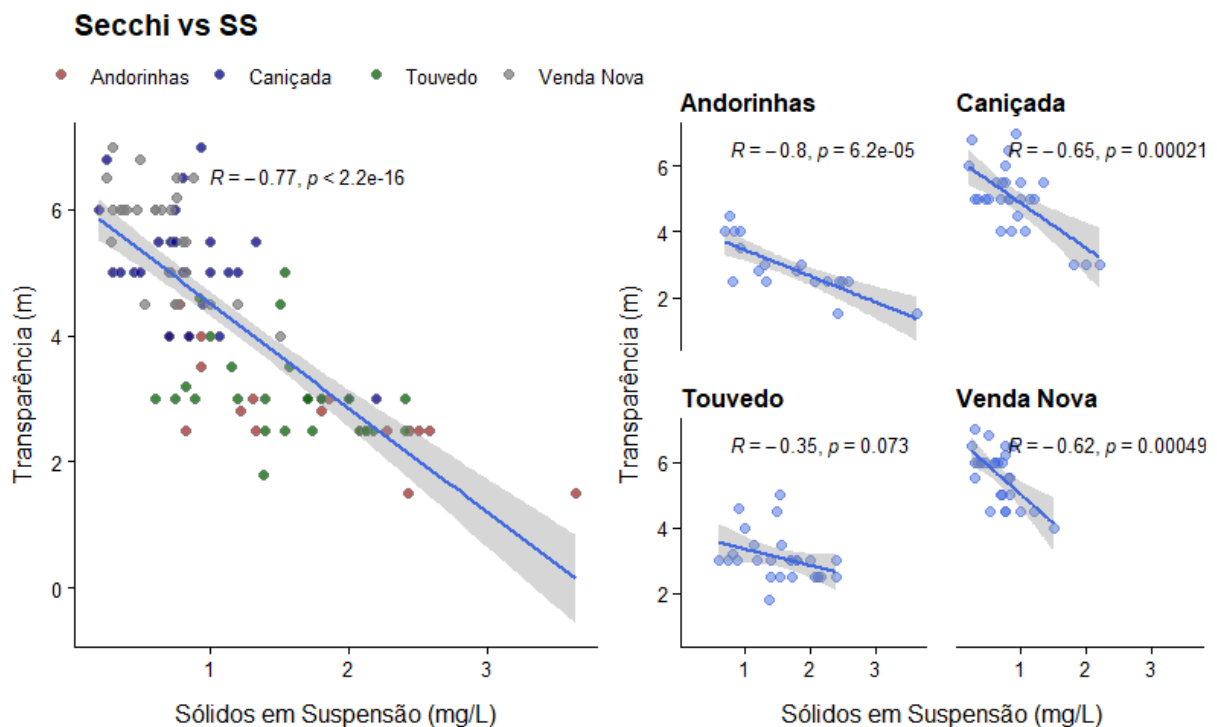


**Figura 3.7** – Representação gráfica da ordenação PCA com base nos parâmetros físico-químicos e chl  $\alpha$ , mostrando todos os dados (gráfico superior) ou apenas as amostras por albufeira (gráficos inferiores). Cada albufeira está representada com um símbolo e cor diferentes, ao passo que as tonalidades de cor representam os locais de amostragem em cada albufeira, com o tom mais escuro a representar o local de amostragem mais a montante (1), o tom intermédio o local intermédio (2) e o tom mais claro o local mais a jusante (3). A numeração de 1 a 9 nos gráficos de cada albufeira representa o número da campanha (1 – abril 2021; 9 – outubro 2021).

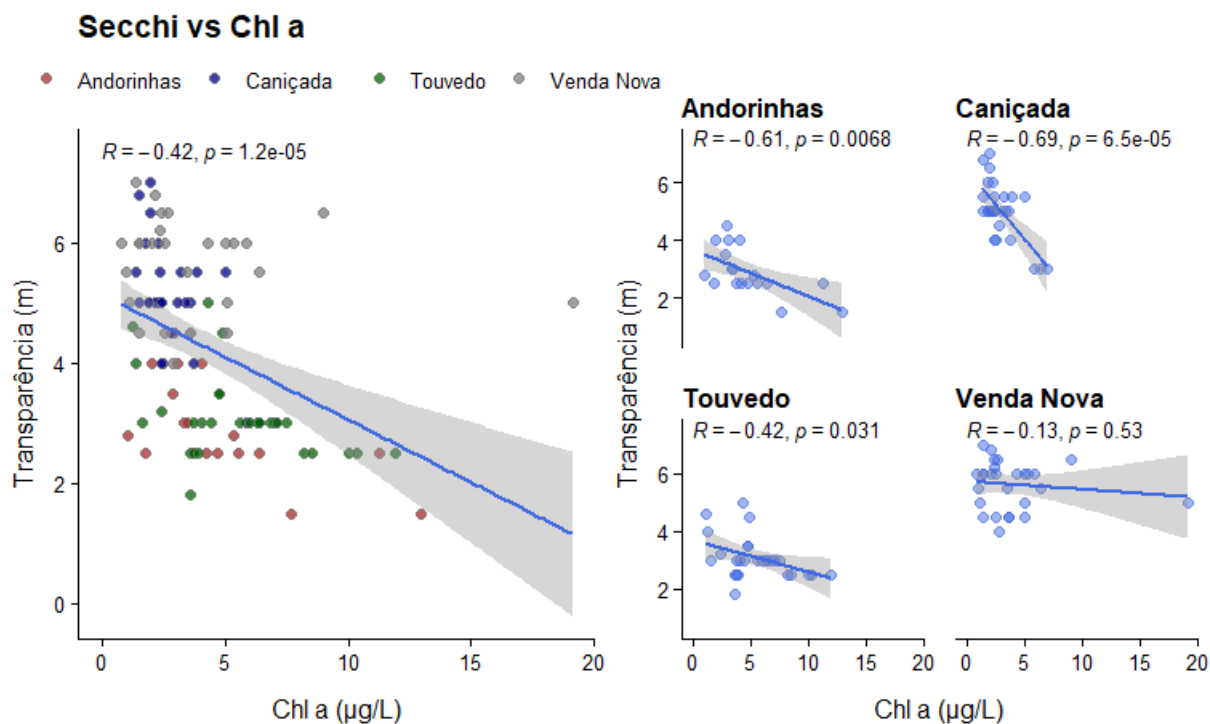


A transparência da água demonstrou estar negativamente correlacionada com os sólidos suspensos e chl  $\alpha$ . Relativamente aos sólidos em suspensão (Figura 3.8), verificou-se uma correlação negativa significativa nas albufeiras das Andorinhas, Caniçada e Venda Nova, contrariamente aquilo que foi observado em Touvedo. No caso da chl  $\alpha$  (Figura 3.9), confirmou-se esta associação negativa com a transparência da água nas albufeiras das Andorinhas, Touvedo e Caniçada, sendo neste caso a exceção a albufeira da Venda Nova.

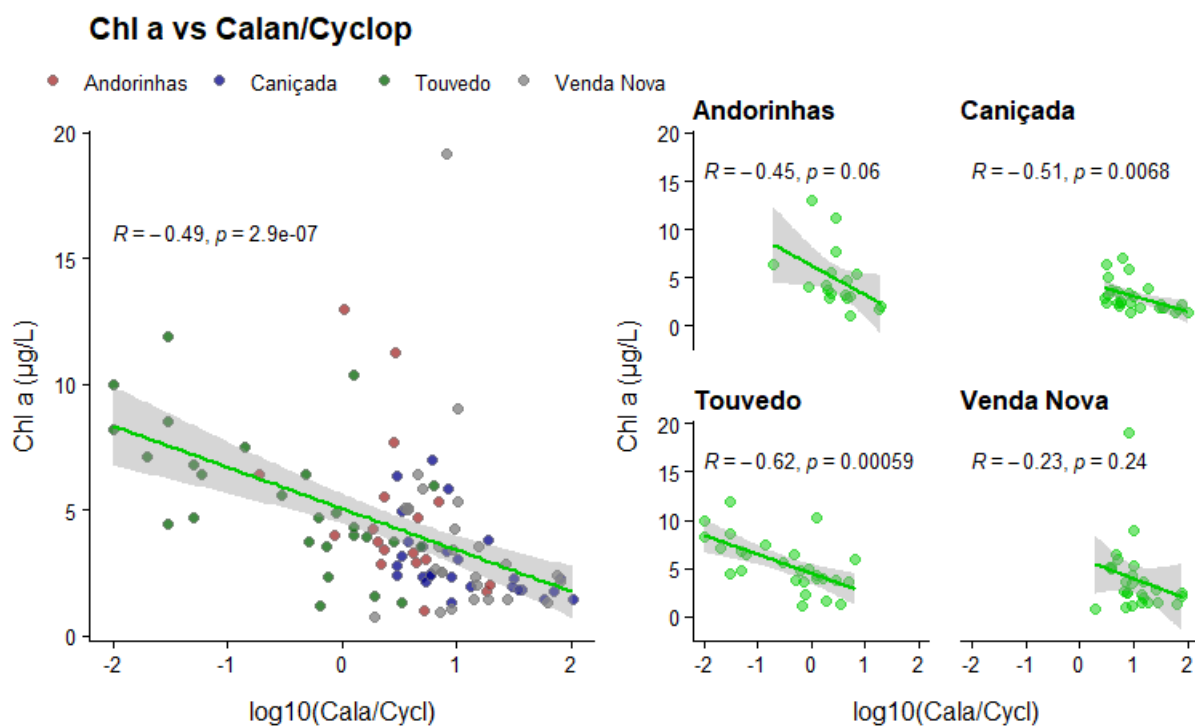
O teor em chl  $\alpha$  demonstrou ter uma correlação negativa significativa com o rácio Calanoida/Cyclopoida (Figura 3.10), mas tal não foi observado para mais nenhuma métrica da comunidade zooplactónica. Esta correlação entre a produtividade primária e o rácio Calanoida/Cyclopoida confirmou-se no caso da Caniçada e Touvedo contrariamente ao observado nas Andorinhas e Venda Nova.



**Figura 3.8** – Associação entre a transparência da água e sólidos suspensos tendo em conta todos os pontos amostrados (gráfico à esquerda), e para cada albufeira em separado (gráfico à direita).



**Figura 3.9** – Associação entre a transparência da água e chl *a* tendo em conta todos os pontos amostrados (gráfico à direita), e para cada albufeira em separado (gráfico à esquerda).

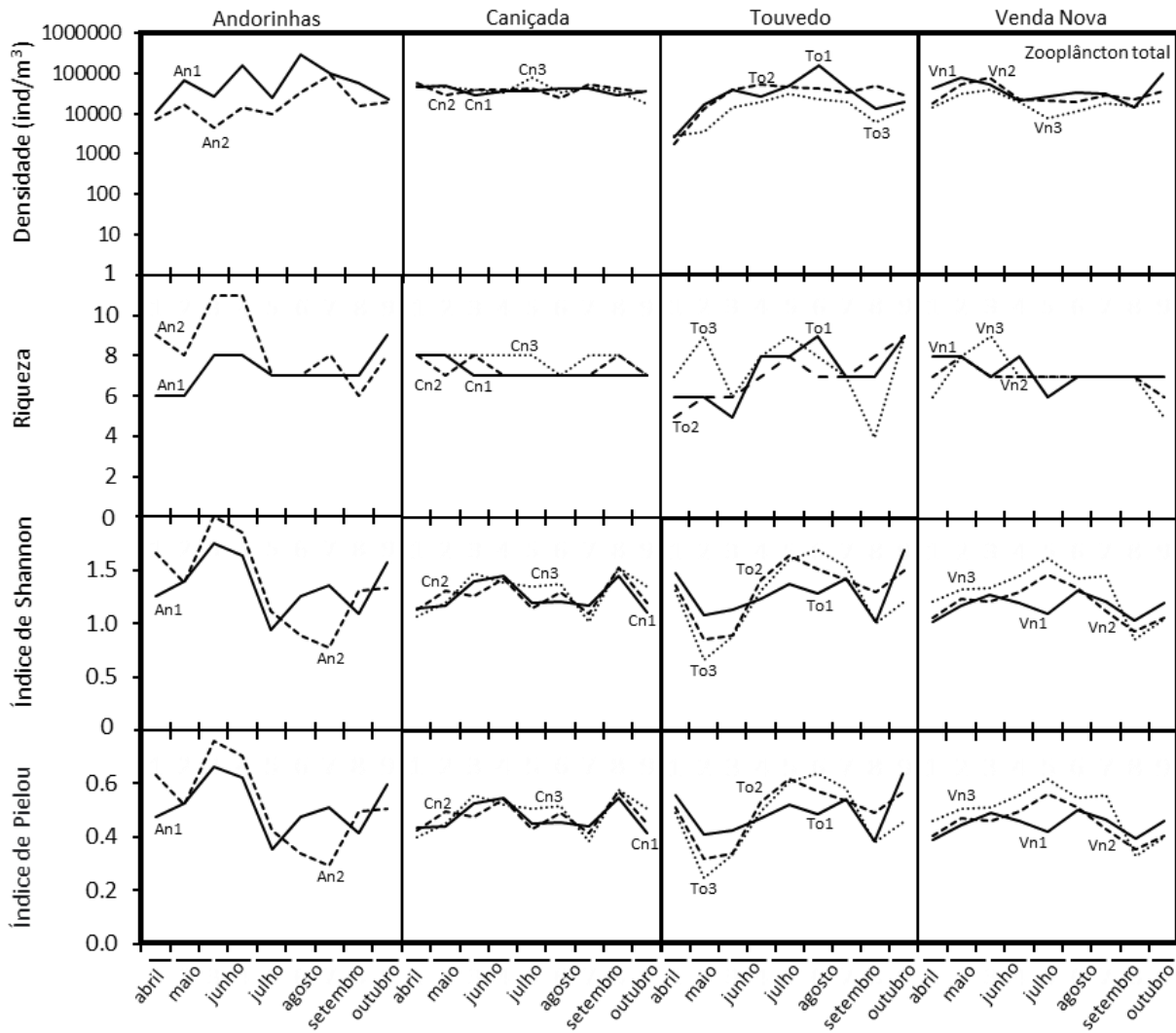


**Figura 3.10** – Associação entre a chl *a* e o rácio Calanoida/Cyclopoida tendo em conta todas albufeiras estudadas, gráfico à direita, e em cada caso particular, gráfico à esquerda.

### 3.3.2. Zooplâncton e métricas da comunidade zooplanctónica

A densidade do zooplâncton (Figura 3.8) variou de forma distinta em cada albufeira. Nas Andorinhas foram observados três picos de densidade (abril, junho e agosto) em que cada um deles foi mais elevado que o anterior. As menores variações de densidade foram observadas na Caniçada, que apresentou valores mais elevados em maio e agosto. Em Touvedo houve um aumento gradual até ao verão. Por fim, o zooplâncton da Venda Nova apresentou uma tendência flutuante, com as maiores densidades a verificarem-se em maio, junho e outubro. Com exceção da albufeira das Andorinhas, onde se verificou maior densidade zooplanctónica no local mais a montante, a densidade foi comparável entre os pontos de um mesmo sistema.

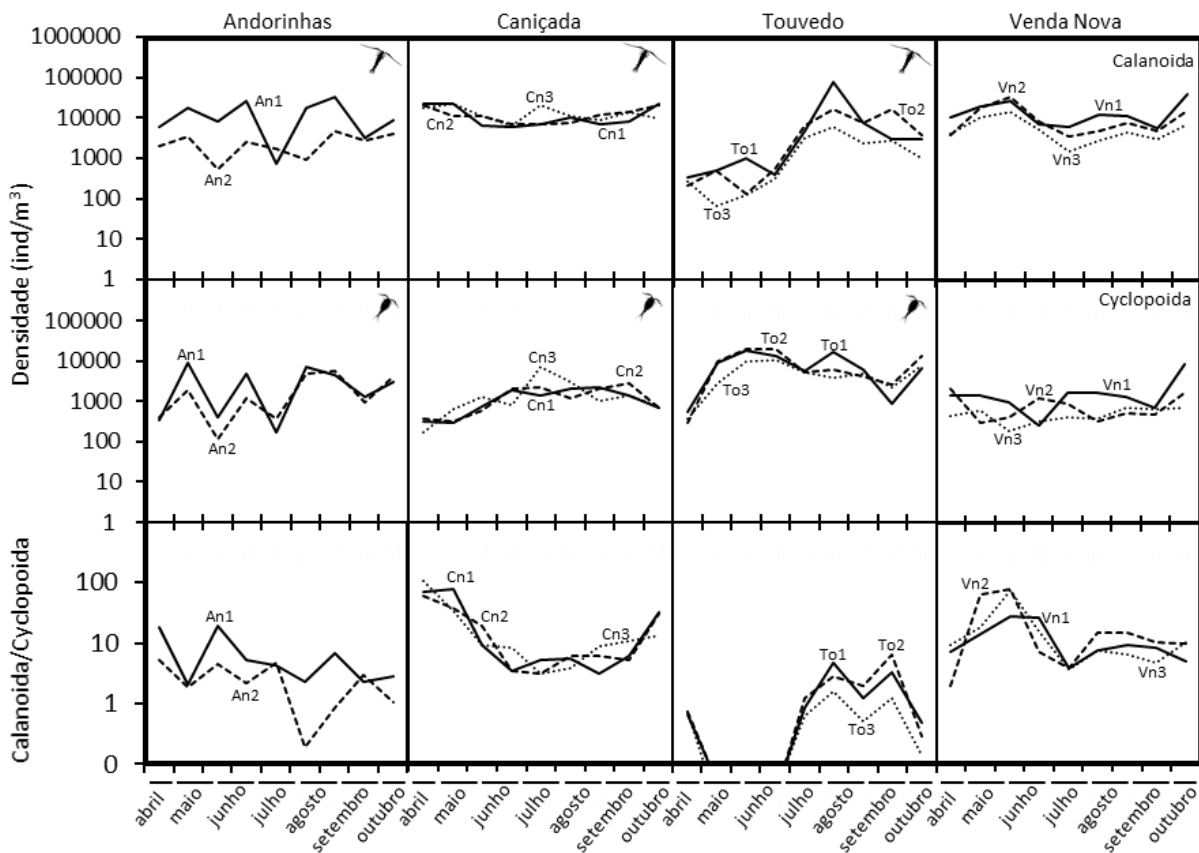
O zooplâncton das albufeiras em estudo não foi muito diversificado ( $H'$  médio = 1.29;  $J$  médio = 0.49), o número de táxones observado foi quase sempre inferior a 10 (Figura 3.11) e as espécies identificadas podem ser observadas com mais detalhe no Apêndice 3. Mais uma vez, Caniçada destacou-se pela sua estabilidade, sendo que os períodos de máxima riqueza de táxones zooplanctónicos foram diferentes em cada albufeira. Foi frequente encontrar copépodes (Figura 3.12) e cladóceros de pequenas dimensões (*Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia* sp., *Diaphanosoma brachyurum* e *Holopedium gibberum*) em todos os locais (Figura 3.13) ao longo de quase todo o ano (80–100% das amostras). Os cladóceros de grandes dimensões (*Daphnia longispina* e *Sida crystallina*) (Figura 3.14) também estiveram bem representados (52-69%) e foram observadas transições entre os períodos de dominância destas duas espécies. *Alona quadrangularis* e *Daphnia parvula* apresentaram frequências mais baixas (27% e 13%, respetivamente), estando confinadas às albufeiras das Andorinhas e Touvedo. Foram ainda identificados outros cladóceros de pequenas dimensões (*Alona* sp., *Camptocercus rectirostris*, *Chydorus* sp. e *Disparalona rostrata*) com muito pouca representação na globalidade das amostras ( $\geq 6\%$ ).



**Figura 3.11** – Variação da densidade total de zooplâncton (topo), riqueza (segunda fila) e dos Índices de biodiversidade – de Shannon (H') e Equitabilidade de Pielou (J) (terceira fila e fundo, respetivamente) – nos diversos pontos de amostragem das albufeiras das Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova, durante 7 meses. Uma escala logarítmica foi utilizada para demonstrar as densidades (ind m<sup>-3</sup>), de forma a facilitar a comparação das diferentes ordens de magnitude.

A densidade de copépodes calanóides (Figura 3.12) foi geralmente mais estável nas albufeiras mais profundas (Caniçada e Venda Nova). Pelo contrário, as albufeiras menos profundas demonstraram uma densidade ligeiramente maior de Cyclopoida. O rácio entre Calanoida e Cyclopoida foi por isso mais elevado nas albufeiras mais profundas, e menos sujeito a flutuações. Na albufeira das Andorinhas e Touvedo ocorreram períodos de inversão de dominância entre os dois grupos de copépodes na passagem da primavera para o verão; curiosamente, nas Andorinhas a dominância de Calanoida ocorreu na primavera (à

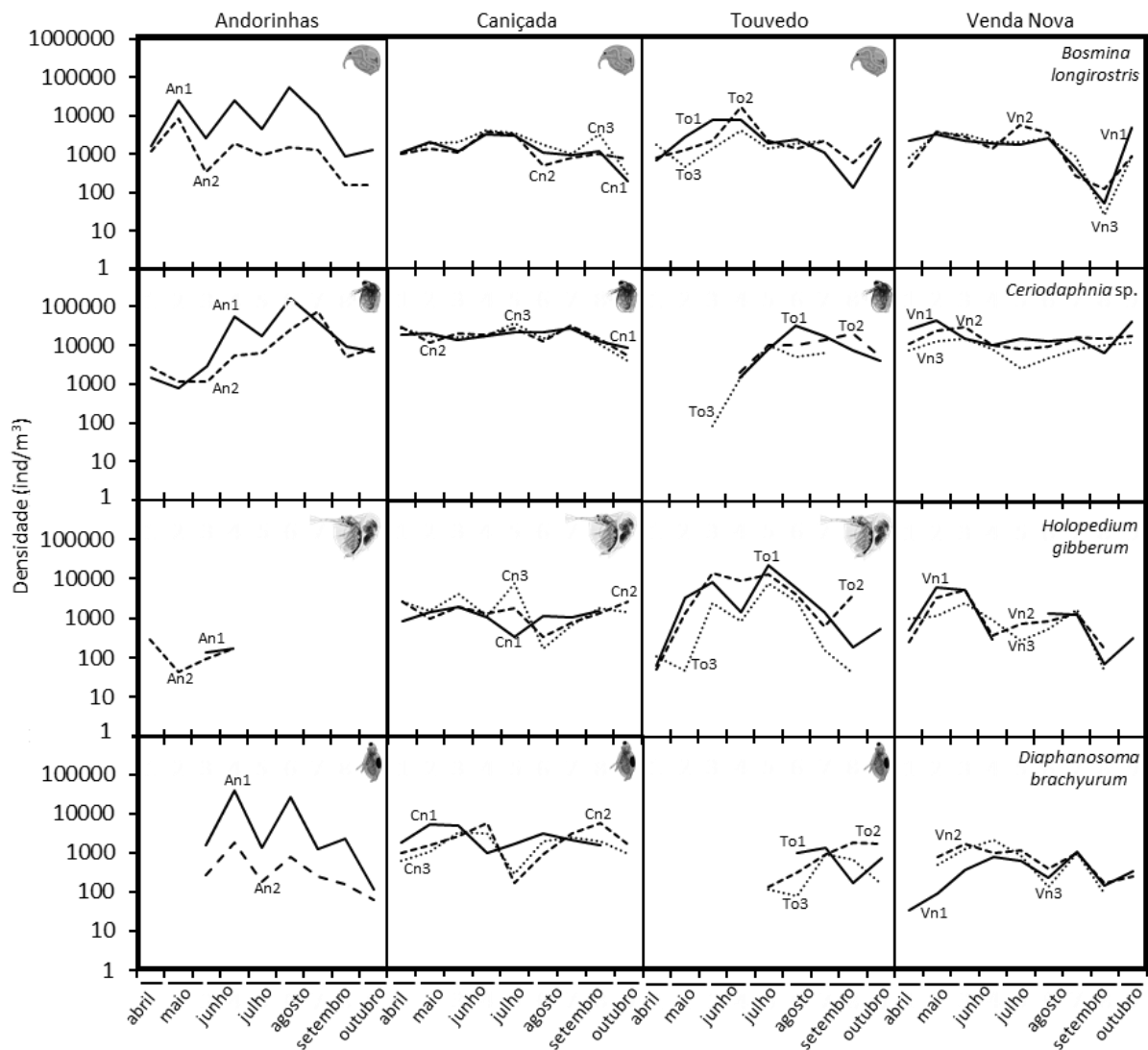
semelhança do verificado na Caniçada e Venda Nova), ao passo que em Touvedo os Calanoida foram muitíssimo menos abundantes na primavera.



**Figura 3.12** – Variação da densidade de zooplâncton da ordem Calanoida (topo) e Cyclopoida (centro) e respetivo rácio (fundo) nos diversos pontos de amostragem das albufeiras das Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova durante, 7 meses. Uma escala logarítmica foi utilizada para demonstrar as densidades ( $\text{ind m}^{-3}$ ), de forma a facilitar a comparação das diferentes ordens de magnitude.

Quanto aos cladóceros de pequenas dimensões (Figura 3.13), *B. longirostris* manteve sempre uma densidade relativamente elevada ao longo dos meses decrescendo mais significativamente no início do outono em todas as albufeiras. *Ceriodaphnia* sp. apresentou os valores de densidade mais elevados de todas as espécies nas Andorinhas, Caniçada e Venda Nova ( $> 15\,000 \text{ ind.m}^{-3}$ , em média), mas em Touvedo surgiu apenas no início do verão e com densidades mais baixas. A espécie *H. gibberum* demonstrou uma forte presença em todos os locais, exceto na albufeira das Andorinhas, e foi presença constante na Caniçada. Também *D. brachyurum* apresentou um perfil heterogéneo, tendo sido comum nas albufeiras mais

profundas, mas ausente durante a primavera e verão nas albufeiras das Andorinhas (só primavera) e Touvedo.

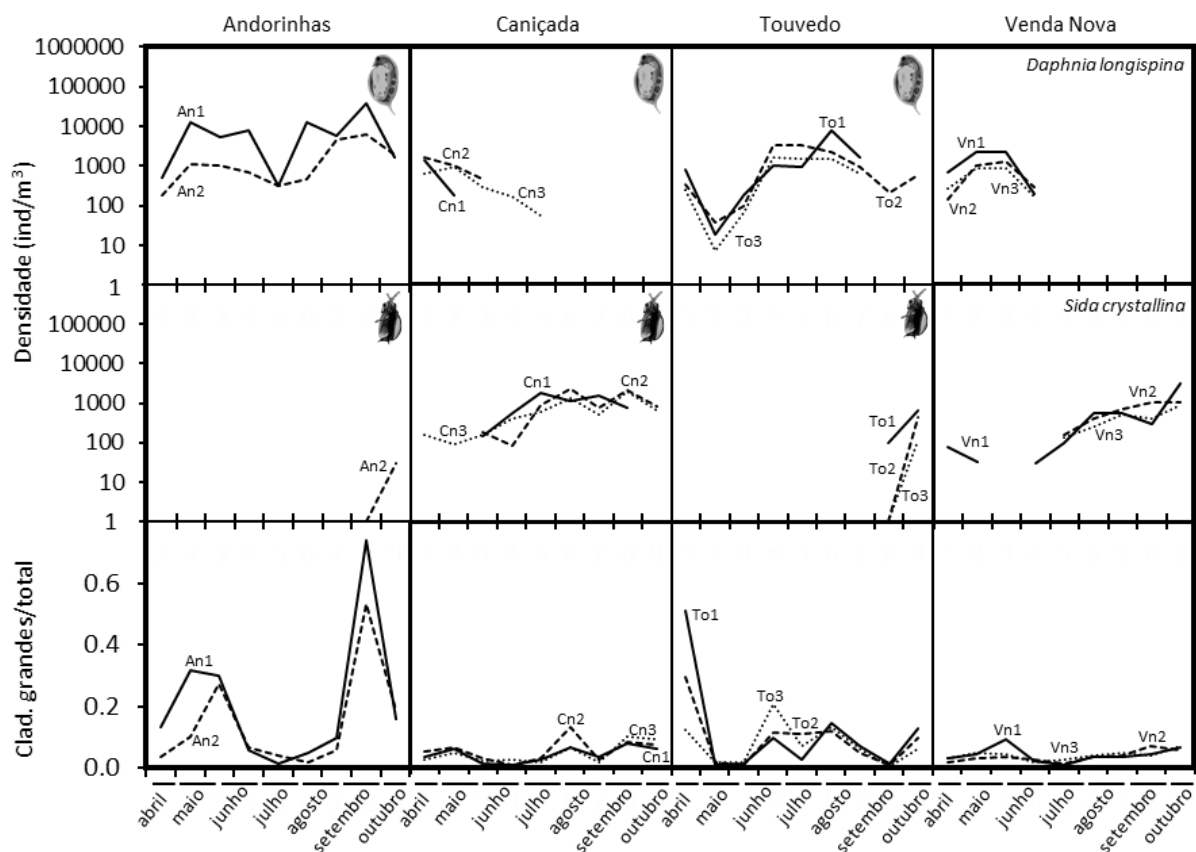


**Figura 3.13** – Variação da densidade de zooplâncton de pequenas dimensões *Bosmina longirostris* (topo), *Ceriodaphnia* sp. (segunda linha), *Holopedium gibberum* (terceira linha) e *Diaphanosoma brachyurum* (fundo) nos diversos pontos de amostragem das albufeiras das Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova, durante 7 meses. Uma escala logarítmica foi utilizada para demonstrar as densidades ( $\text{ind m}^{-3}$ ), de forma a facilitar a comparação das diferentes ordens de magnitude.

Os cladóceros de grandes dimensões (Figura 3.14), representados por *D. longispina* e *S. crystallina*, demonstraram uma alternância clara, sobretudo nas albufeiras da Caniçada e Venda Nova. As albufeiras das Andorinhas e Touvedo foram dominadas por *D. longispina* durante a maior parte do tempo, com *S. crystallina* a surgir muito tardiamente no decorrer do

outono. Na Caniçada e Venda Nova, *S. crystallina* sucedeu a um curto período de dominância de *D. longispina* (abril a junho), tendo a sua densidade aumentado progressivamente até ao final do estudo.

A proporção de cladóceros de grandes dimensões foi baixa (< 10-20%) em todas as albufeiras, durante a maior parte do tempo (Fig. 3.14, painel de baixo). A exceção foram alguns picos nas Andorinhas e Touvedo, sendo que Caniçada e Venda Nova se caracterizaram por uma clara e constante dominância (em número) de cladóceros de pequenas dimensões. Consequentemente, o potencial filtrador destas comunidades aparenta ser baixo, salvo algumas exceções (que corresponderam a picos primaveris ou de final do verão de *D. longispina* em Touvedo e Andorinhas).

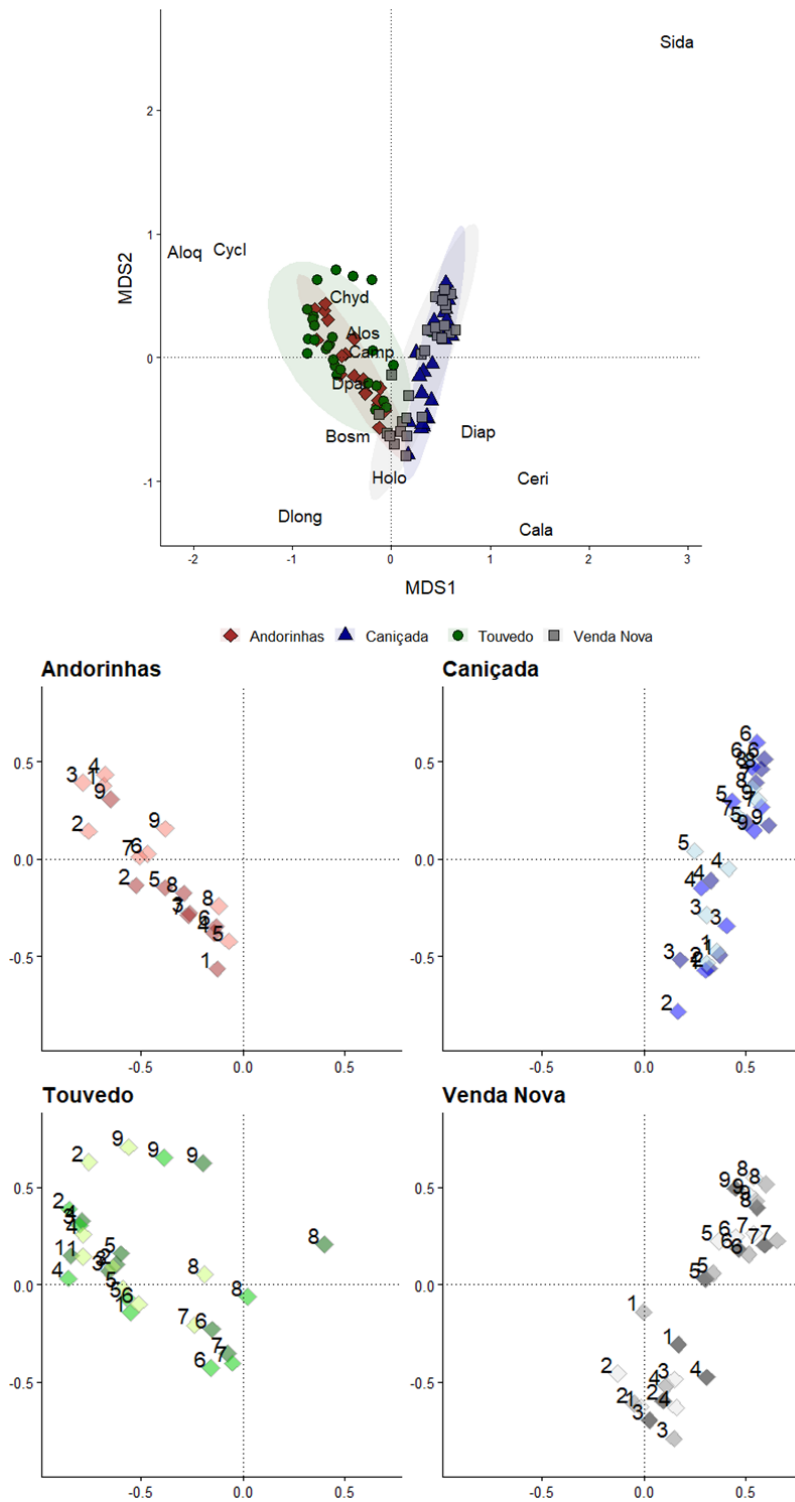


**Figura 3.14** – Variação da densidade de cladóceros de grandes dimensões *D. longispina* (topo) e *S. crystallina* (centro) e rácio relativamente aos cladóceros totais (fundo) nos diversos pontos de amostragem das albufeiras das Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova, durante 7 meses. Uma escala logarítmica foi utilizada para demonstrar as densidades (ind m<sup>-3</sup>), de forma a facilitar a comparação das diferentes ordens de magnitude.

A composição das comunidades de zooplâncton foi avaliada através de uma análise PCoA representada globalmente e por albufeira na Figura 3.15. Os dois primeiros eixos apresentaram valores próprios ( $\lambda$ ) elevados (4.9 e 2.1, respetivamente) e explicaram 34 % da variação de zooplâncton. A primeira dimensão do PCoA está fortemente relacionada com a densidade de *A. quadrangularis*, *Ceriodaphnia* sp., *S. crystallina* e copépodes calanóides. A densidade de *A. quadrangularis* e Cyclopoida aumenta do lado direito (positivo) para o esquerdo (negativo) do diagrama, contrariamente ao que acontece com *Ceriodaphnia* sp., *S. crystallina* e Calanoida. A segunda dimensão do PCoA, com menos importância na ordenação, demonstrou uma maior relação com a densidade de *D. longispina*, *S. crystallina* (acaba por ter influência em ambos os eixos) e *H. gibberum*. A densidade de *D. longispina* e *H. gibberum* aumenta da parte superior (positivo) para a parte inferior (negativo) do diagrama, em oposição a *S. crystallina*. Desta forma, as albufeiras da Caniçada e Venda Nova demonstraram uma composição das comunidades de zooplâncton semelhante, com presença frequente de *Ceriodaphnia*, Calanoida e *Diaphanosoma* (ver também Figuras 3.12 e 3.13). Por sua vez, as albufeiras das Andorinhas e Touvedo estiveram associadas a maiores densidades de Cyclopoida e cladóceros de pequenas dimensões como *Alona* spp., *Chydorus* sp. e *B. longirostris*. Apesar destas semelhanças, Touvedo demonstrou a maior variabilidade quanto à composição das comunidades de zooplâncton.

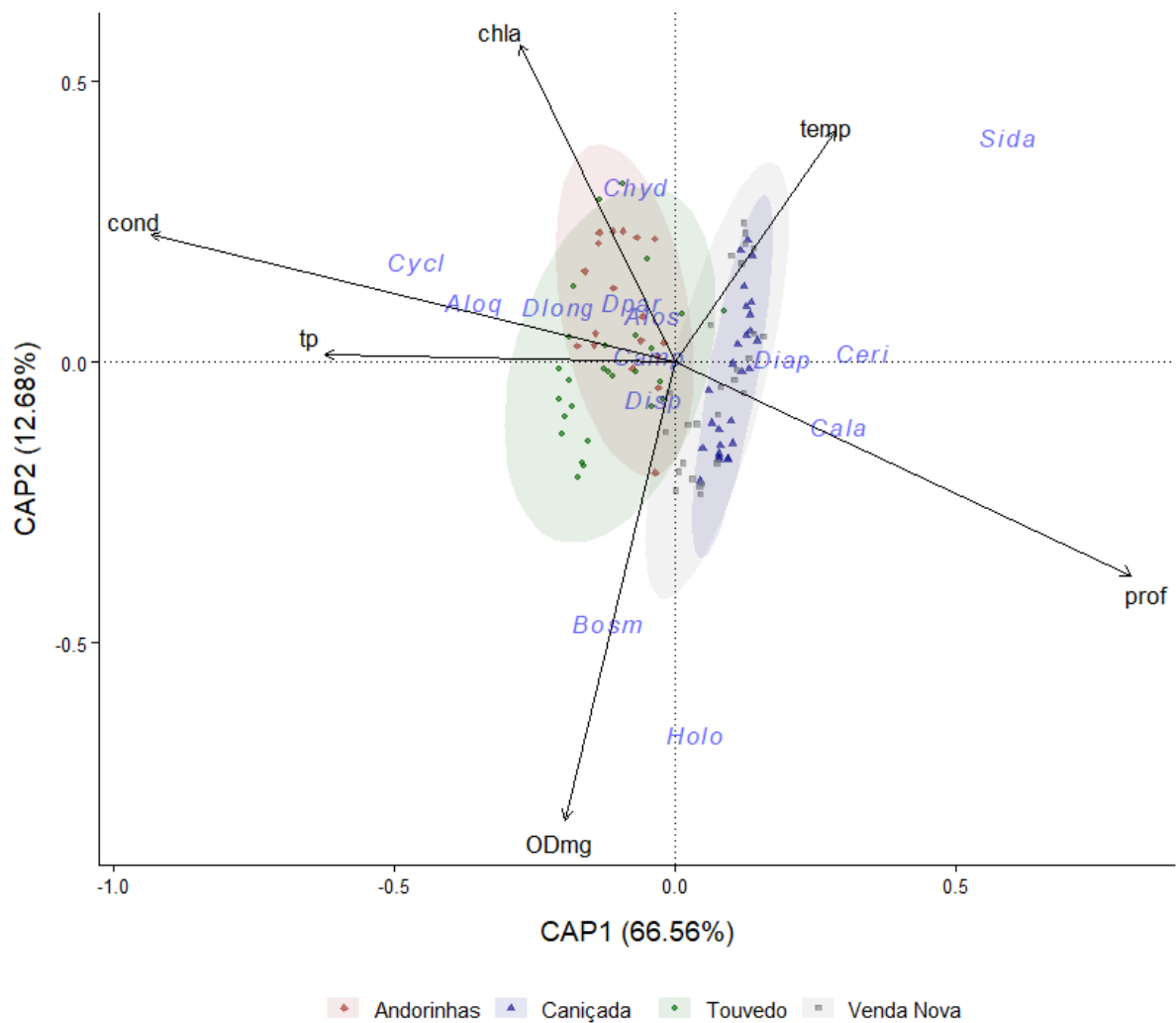
Foi possível observar uma variação sazonal das comunidades zooplânctónicas nas diversas albufeiras, mas sem diferenças espaciais (intra-albufeira) muito notórias (Figura 3.15). Foi notória a proximidade das amostras dos vários pontos de amostragem em cada período amostrado. Na Caniçada e Venda Nova, a variação sazonal deu-se sobretudo pela clara alternância de dominância entre *Daphnia* e *Sida* (ver também Figura 3.14). Nas Andorinhas, a variação sazonal caracterizou-se pelo aumento gradual de alguns táxones em detrimento de outros. Por sua vez, a variação sazonal em Touvedo foi elevada, o que contribuiu também para uma variação espacial no final do Verão. O perfil de variação sazonal foi similar para a Caniçada e Venda Nova; Andorinhas e Touvedo apresentaram dinâmicas próprias e a sucessão sazonal dos táxones nem sempre foi concordante (conforme referido anteriormente, ex.: padrão inverso observado para os Calanoida).





**Figura 3.15** – Ordenação PCoA com base na densidade e composição das comunidades de zooplâncton, mostrando todos os dados (gráfico superior; variação total = 21.1) ou apenas as amostras por albufeira (gráficos inferiores). Cada albufeira está representada com um símbolo e cor diferentes, ao passo que as tonalidades de cor representam os locais de amostragem em cada albufeira, com o tom mais escuro a representar o local de amostragem mais a montante (1), o tom intermédio o local intermédio (2) e o tom mais claro o local mais a jusante (3). A numeração de 1 a 9 nos gráficos de cada albufeira representa o número da campanha (1 – abril 2021; 9 – outubro 2021).

A composição das comunidades de zooplâncton foi também avaliada através de uma análise de redundância (db-RDA) representada globalmente na Figura 3.16. Os dois primeiros eixos apresentaram valores próprios ( $\lambda$ ) de 3.9 e 0.7 respetivamente e explicaram 18.6 % da variação da similaridade entre as comunidades de zooplâncton em função das variáveis ambientais e chl  $a$  (de um total de 23% explicado por todos os eixos). A primeira dimensão do db-RDA está fortemente relacionada com condutividade, teor em fósforo, profundidade, temperatura, estando associada a maiores densidades de *A. quadrangularis*, *Ceriodaphnia* sp., *S. crystallina* e copépodes calanóides. A condutividade, teor em fósforo e densidade de *A. quadrangularis* e Cyclopoida aumentam do lado direito (positivo) para o esquerdo (negativo) do diagrama, contrariamente ao que acontece com a profundidade, temperatura e densidade de *Ceriodaphnia* sp., *S. crystallina* e Calanoida. A segunda dimensão do db-RDA, com menos importância, demonstrou uma associação com chl  $a$ , oxigénio dissolvido e densidade de *Chydorus* sp., *S. crystallina* (acaba por ter influência em ambos os eixos), *H. gibberum* e *B. longirostris*. O oxigénio dissolvido e densidade de *B. longirostris* e *H. gibberum* aumenta da parte superior (positivo) para a parte inferior (negativo) do diagrama, em oposição a chl  $a$  e densidade de *Chydorus* sp. e *S. crystallina*. Confirmando o observado na PCA e PCoA, as albufeiras mais profundas (Caniçada e Venda Nova) partilharam dinâmicas comuns entre si, mas diferentes das albufeiras menos profundas (Touvedo e nas Andorinhas), sendo estas últimas mais heterogéneas entre si ao longo do tempo. Cladóceros de menores dimensões (*Chydoridae*), Cyclopoida e *Daphnia* spp. demonstraram estar associados a albufeiras com mais nutrientes e maior produtividade. Já os táxones *D. brachyurum*, *Ceriodaphnia* sp. e Calanoida apresentaram associações às albufeiras mais profundas e menos produtivas. A densidade de *Sida* demonstrou depender sobretudo da temperatura da água, ao passo que *B. longirostris* e *Holopedium* aparentaram estar associados a temperaturas mais baixas e teor de oxigénio dissolvido mais elevado.



**Figura 3.16** – Análise de redundância db-RDA com base no contexto ambiental (parâmetros físico-químicos e chl  $a$ , representadas por setas) e densidade e composição das comunidades de zooplâncton (representadas pelos nomes dos táxones, a azul). Cada albufeira está representada com um símbolo e cor diferentes.

### 3.4. Discussão

As dinâmicas do plâncton e os processos em que estes intervêm em albufeiras pouco mineralizadas ainda são pouco conhecidas. A presente dissertação providencia informações sobre as condições abióticas e dinâmicas das comunidades zooplanctónicas de albufeiras do Norte de Portugal (Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova) caracterizadas por apresentarem uma baixa mineralização da água. Segundo a OECD (1982), as albufeiras estudadas são consideradas oligo-mesotróficas tendo em conta o TP ( $\leq 0.02 \text{ mg L}^{-1}$ , em média), a chl  $a$  ( $2.8 - 6.9 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ , em média) e transparência (3 – 6 m, em média).

No que diz respeito às variáveis físico-químicas e clorofila  $a$ , ficou claro que existe: (i) variação entre albufeiras, (ii) alguma variação sazonal e (iii) reduzida variação dentro de cada albufeira. A profundidade foi o principal fator a diferenciar as albufeiras da Caniçada (média = 42 m) e Venda Nova (37 m) das albufeiras de Touvedo (15 m) e Andorinhas (8 m). A profundidade pode ser também a principal razão para as diferenças observadas na produtividade, uma vez que a baixa profundidade de albufeiras como Touvedo e Andorinhas facilita a ressuspensão dos nutrientes presentes no sedimento (efetivamente, estes ecossistemas foram mais turvos e mais produtivos que as albufeiras mais profundas); os nutrientes disponibilizados permitem o crescimento do fitoplâncton, mas também de macrófitas, em grande parte do corpo de água uma vez que a luz chega com mais facilidade ao fundo da albufeira nos períodos de menor turbidez. De facto, a profundidade do Secchi representa, em média, 20 a 35% de toda a coluna de água nas albufeiras mais pequenas e apenas 12 a 15% nas albufeiras mais profundas. A presença de macrófitas foi de resto observada nas albufeiras menos profundas, sobretudo em Touvedo, aumentando à medida que os dias iam ficando mais compridos (solstício de verão). Outros estudos confirmam a importância da profundidade como um vetor diferencial na produtividade e nas características físico-químicas de albufeiras da Península Ibérica (Becker et al., 2010; Matias & Boavida, 2005).

A influência sazonal nos parâmetros ambientais foi observada em todas as albufeiras. O aumento da temperatura da água foi acompanhado de subida ligeira do pH e diminuição do oxigénio dissolvido, um acontecimento natural uma vez que a capacidade da água incorporar oxigénio decresce à medida que a temperatura aumenta (Çelekli & Öztürk, 2014; Czerniawski & Domagała, 2010), enquanto o aumento da precipitação foi acompanhado de uma diminuição da turbidez e sólidos suspensos e ao aumento da chl  $a$ . Este padrão foi mais ou menos coerente em todos os sistemas estudados e, em alguns casos (sobretudo Touvedo) levou a alguns episódios de heterogeneidade espacial intra-albufeira. Apesar das diferenças entre albufeiras e das diferenças sazonais em termos de dados ambientais, não se verificou grande variação espacial dentro de cada albufeira. Este facto pode ser explicado pela influência da barragem, que faz com que todos os pontos amostrados assumam um carácter lêntico levando à homogeneização da albufeira. Ainda assim, houve momentos em que se verificaram exceções ao panorama geral. As características quasi-lênticas das albufeiras

podem explicar a homogeneidade observada dentro de cada albufeira e em cada período amostrado no que diz respeito à composição das comunidades zooplanctónicas. Esta hipótese vai de encontro a outros estudos realizados em sistemas lênticos, tanto em lagos (Watson & Wilson, 1978) como em albufeiras (Almeida et al., 2020; Betsill & van den Avyle, 1994; Braghin et al., 2018). A exceção a esta homogeneidade aconteceu apenas em Touvedo precisamente no mesmo período (setembro) que se registaram níveis de oxigénio muito baixos (61.4% - limiar da anoxia) no ponto de amostragem mais a montante (Touvedo 1). Dado que mudanças físico-químicas levam à alteração da composição das comunidades zooplanctónicas (Dudgeon et al., 2005), é natural que se tenha observado uma variação espacial na comunidade zooplanctónica deste período de amostragem.

A albufeira da Venda Nova apresentou por duas vezes diferenças espaciais significativas no ponto de amostragem mais a montante (Venda Nova 1). Na primeira vez, em junho, registou-se um maior teor em fósforo, turbidez e sólidos em suspensão neste ponto. Na segunda vez, em setembro, foi a produtividade que demonstrou ser maior em relação aos restantes pontos da albufeira. Enquanto os pontos de amostragem a jusante (Venda Nova 2 e 3) estão inseridos numa zona florestal, o ponto a montante encontra-se no seio de uma zona rural com pastos e exploração agropecuária. Estes pastos estendem-se até à superfície da água, e a atividade animal (e.g., excremento das vacas) aliada à exploração agrícola podem ser a causa do súbito aumento do fósforo, turbidez e sólidos suspensos (Badruzzaman et al., 2012; Hubbard et al., 2004; Navarro et al., 2009; Turner & Rabalais, 2003) no mês de junho; por sua vez, o incremento de nutrientes levou ao crescimento da produção primária na albufeira, mas sobretudo neste ponto. Outros autores demonstraram que alterações no uso do solo podem promover mudanças na qualidade da água em sistemas lênticos (e.g., Lee et al., 2009; Pan et al., 2004; Smith et al., 1999). No caso concreto da Venda Nova, alterações pontuais no nível de nutrientes associados à atividade agropecuária foram descritas anteriormente (Almeida et al., 2020).

No decorrer do estudo não foram observados problemas severos de falta de transparência, no entanto houve reduções significativas da mesma nas várias albufeiras. As causas subjacentes da variação da transparência variaram de albufeira para albufeira, como revelado na análise de correlação. Nas Andorinhas e Caniçada, a transparência dependeu sobretudo do seston biogénico (microalgas planctónicas), uma vez que demonstrou estar

correlacionada negativamente ( $P \leq 0.05$ ) com os sólidos suspensos e com a chl  $a$ . Em Touvedo, foi observada uma relação ténue entre a transparência e a chl  $a$ . No caso da Venda Nova, a correlação foi negativamente significativa com os sólidos em suspensão mas não com a clorofila  $a$ , o que poderá significar que as alterações de transparência nesta albufeira dependem de turbidez abiogénica (partículas de sedimento em suspensão), possivelmente resultado de escorrências superficiais.

Apesar da influência que a chl  $a$  exerceu na transparência da água, não foi possível perceber de que forma a biomassa algal é controlada. Efetivamente, a chl  $a$  correlacionou-se negativamente ( $P \leq 0.05$ ) com o rácio Calanoida/Cyclopoida na Caniçada e Touvedo. No entanto, os copépodes calanóides não são herbívoros eficientes (Pace, 1984), o que significa que não há um verdadeiro controlo *top-down* por parte do fitoplâncton. A baixa densidade de cladóceros de grandes dimensões (Figura 3.14), sobretudo de *Daphnia longispina*, vai de encontro a esta hipótese. Assim, é expectável que nas albufeiras em estudo exista um controlo *top-down* por parte de peixes zooplantívoros. De facto, foram observados em todos os locais de amostragem peixes (sobretudo achigã e perca-sol, que têm uma componente de planctivoria nas suas dietas, sobretudo em fases mais juvenis; Castro & Gonçalves, 2011), e foram inclusive capturadas larvas de peixe juntamente com o zooplâncton. Naturalmente, o baixo nível de nutrientes de todas as albufeiras pode funcionar também como limitador da produtividade; na Caniçada e Venda Nova verificou-se uma correlação entre o TP e a chl  $a$ , o que parece suportar em parte esta hipótese.

No que diz respeito às comunidades zooplantónicas ficou claro que existe: (i) variação entre albufeiras, (ii) alguma variação sazonal, sobretudo nas albufeiras mais profundas e (iii) reduzida variação dentro de cada albufeira, à exceção de Touvedo. Tal como observado nos parâmetros ambientais, também a composição das comunidades zooplantónicas difere entre as albufeiras tendo em conta a sua profundidade. Estas diferenças foram visíveis tanto nos copépodes como nos cladóceros de pequenas e grandes dimensões. As comunidades das albufeiras mais profundas são compostas sobretudo por *D. brachyurum*, *Ceriodaphnia* sp., *S. crystallina* e copépodes calanóides. Por sua vez, as albufeiras menos profundas são constituídas por cladóceros da família Chydoridae, *Daphnia* spp. e copépodes Cyclopoida. Não obstante, as comunidades zooplantónicas de todos os ecossistemas foram globalmente pobres, e não têm características distintivas marcadas, embora a sazonalidade e sucessão dos

táxones tenha sido diferente entre as albufeiras mais profundas e as menos profundas. De facto, apenas *Camptocercus rectirostris*, que apresenta uma frequência muito baixa (3%), é exclusivo de uma só albufeira (Touvedo), o que que significa que a distância ecológica entre estes sistemas é reduzida e que as suas diferenças residem sobretudo nas diferenças relativas entre os táxones e na sua sucessão sazonal.

A presença de macrófitas pode também ser um fator importante nas comunidades zooplanctónicas. Nas albufeiras de Andorinhas e Touvedo (sobretudo) foram observadas macrófitas nas zonas menos profundas; em consonância, a comunidade zooplanctónica destes locais foi mais diversificada e espécies como *Alona* spp., *Chydorus* sp. e *C. rectirostris* estão presentes exclusivamente nestas duas albufeiras, sobretudo no período do verão (junho e agosto). Os Cyclopoida também apresentaram densidades maiores nas Andorinhas e Touvedo; à semelhança dos Chydoridae, a sua presença exclusiva ou com densidades mais elevadas pode ser o resultado da presença macrófitas em toda a albufeira (devido à profundidade mais reduzida), uma vez que são táxones que costumam ter uma distribuição associada à presença de vegetação, devido à proteção que as plantas aquáticas lhes conferem (Fairchild, 1981; Goulden, 1971; Keen, 1973). A ausência de macrófitas nas albufeiras da Caniçada e Venda Nova, devido à maior profundidade, explica a maior preponderância de Calanoida, *Ceriodaphnia* sp. e *D. brachyurum* observada nestas albufeiras. Curiosamente, *Sida crystallina* é a exceção a esta observação, uma vez que costuma apresentar uma forte associação com a biomassa de macrófitas (Choi et al., 2016; Fairchild, 1981); contudo, neste estudo *S. crystallina* demonstrou ter maior densidade na Caniçada. Pode ser a influência humana a favorecer a fixação de *Sida* na Caniçada através da elevada frequência, ao longo de toda a albufeira, de pontões, veículos aquáticos recreativos, boias, etc. que se mantêm na água todo o ano. A presença destes objetos pode servir de abrigo a *S. crystallina* como substituição de macrófitas emergentes que são o habitat preferencial desta espécie. Adicionalmente, matéria orgânica particulada epífita (e.g., perifiton) é a principal fonte de alimento de *Sida*, o que pode ser um importante fator tendo em conta a baixa produtividade observada na Caniçada e Venda Nova (Choi et al., 2016; Downing & Peters, 1980). Por fim, a alternância dos períodos de dominância entre *Daphnia* (abril a junho) e *Sida* (junho a outubro) observada nestas albufeiras pode ser o resultado da variação de temperatura (Figura 3.16), que constitui um fator significativo na presença e distribuição de *Sida* uma vez que esta prefere

águas com temperaturas mais elevadas (Choi et al., 2016). A conjugação de baixa produtividade e baixa mineralização das albufeiras mais profundas poderá explicar esta dominância inesperada de *S. crystallina* no ambiente pelágico, que parece ocupar o nicho deixado vago por *Daphnia* (em particular na Caniçada). O papel destes fatores (e outros, como a pressão predatória) terão de ser alvo de uma investigação mais profunda para compreender a interação entre estas espécies de cladóceros de grandes dimensões.

*Holopedium gibberum* é a única espécie que surge de forma independente da profundidade (Touvedo, Caniçada e Venda Nova). Este pode ser o resultado da baixa mineralização comum às quatro albufeiras em estudo (Hessen et al., 1995; Jeziorski et al., 2014), uma vez que cladóceros de grandes dimensões como *Daphnia* têm uma grande exigência do ponto de vista da dureza da água devido à sua carapaça altamente calcificada e suportada por uma densa rede de células ricas em fósforo (Beaton & Hebert, 2011). No caso de *Holopedium*, que ostenta uma cápsula gelatinosa em vez de uma carapaça, esta exigência cai para um décimo no que toca aos requisitos de cálcio (Jeziorski & Yan, 2011) e para metade em relação ao fósforo (Andersen & Hessen, 1991; McCarthy & Irvine, 2010). Adicionalmente, o sucesso nas albufeiras em estudo pode também dever-se à resistência que *Holopedium* apresenta a predadores macroinvertebrados (Allan, 1973; Wissel et al., 2003).

A variação sazonal nas albufeiras mais profundas verificou-se sobretudo com uma mudança de uma comunidade zooplanctónica dominada por copépodes e cladóceros de pequenas dimensões até julho, para um aumento da densidade dos cladóceros de maiores dimensões. Esta mudança pode ser desencadeada como consequência do aumento da produtividade observada nesta fase (final do verão) uma vez que a maior disponibilidade de alimento permite o aumento da densidade de crustáceos planctónicos de maiores dimensões (Hülsmann & Weiler, 2000; Sommer et al., 1986). No caso de Touvedo, o aumento da temperatura aliada à diminuição de oxigénio dissolvido e aumento de produtividade e pH podem ser os fatores preponderantes nas diferenças sazonais observadas, nomeadamente da passagem de uma comunidade dominada por cladóceros de menores dimensões para um aumento significativo das densidades de *Daphnia longispina* que apresenta maior eficiência de filtração (Pace, 1984) e maior tolerância à diminuição de oxigénio dissolvido (Karpowicz et al., 2020).



Estas albufeiras apresentam desafios distintos do ponto de vista da gestão e o zooplâncton forneceu informações úteis sobre o estado trófico de cada local. Touvedo é a albufeira que tem mais potencial para *blooms* de algas por ser mais produtiva, tendo apresentado alguns períodos de baixo oxigénio. Este problema pode ser particularmente grave em anos mais quentes ou com períodos de seca mais prolongados, que é uma realidade cada vez mais observada em Portugal com a seca extrema a superar 65% do território nacional no início de 2022 (IPMA, 2022).

### 3.5. Referências

- Allan, J. D. (1973). Competition and the Relative Abundances of Two Cladocerans. *Ecology*, 54(3), 484–498. <https://doi.org/10.2307/1935334>
- Almeida, R., Formigo, N., Sousa-Pinto, I., & Antunes, S. (2020). Contribution of zooplankton as a biological element in the assessment of reservoir water quality. *Limnetica*, 39(1), 245–261. <https://doi.org/10.23818/limn.39.16>
- Alonso, M. (1996). Fauna Iberica. Vol. 7, Crustacea, Branchiopoda. In *Museo Nacional de Ciencias Naturales* (Vol. 7). <https://doi.org/10.2307/1549378>
- Alric, B., Jenny, J.-P., Berthon, V., Arnaud, F., Pignol, C., Reyss, J. L., Sabatier, P., Perga, M. E., & Perga, M. E. (2013). Local forcings affect lake zooplankton vulnerability and response to climate warming. *Ecology*, 94(12), 2767–2780.
- Alstad, N. E. W., Skardal, L., & Hessen, D. O. (1999). The effect of calcium concentration on the calcification of *Daphnia magna*. *Limnology and Oceanography*, 44(8), 2011–2017. <https://doi.org/10.4319/LO.1999.44.8.2011>
- Amoros, C. (1984). Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises: 5 – Crustacés Cladocères. *Publications de La Société Linnéenne de Lyon*, 53(3), 72–107. <https://doi.org/10.3406/LINLY.1984.10627>
- Andersen, T., & Hessen, D. O. (1991). Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 36(4), 807–814. <https://doi.org/10.4319/LO.1991.36.4.0807>
- APHA. (2000). Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. In *Choice Reviews Online* (20th ed., Vol. 37, Issue 05). <https://doi.org/10.5860/choice.37-2792>
- Auguie, B. (2019). egg: Extensions for “ggplot2.” <https://cran.r-project.org/package=egg>
- Badruzzaman, M., Pinzon, J., Oppenheimer, J., & Jacangelo, J. G. (2012). Sources of nutrients impacting surface waters in Florida: A review. *Journal of Environmental Management*, 109, 80–92. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.04.040>
- Beaton, M. J., & Hebert, P. D. N. (2011). Miniature genomes and endopolyploidy in cladoceran crustaceans. *Genome*, 32(6), 1048–1053. <https://doi.org/10.1139/G89-552>
- Beck, M. W. (2021). ggord: Ordination Plots with ggplot2.
- Becker, V., Caputo, L., Ordóñez, J., Marcé, R., Armengol, J., Crossetti, L. O., & Huszar, V. L. M. (2010). Driving factors of the phytoplankton functional groups in a deep Mediterranean reservoir. *Water Research*, 44(11), 3345–3354. <https://doi.org/10.1016/J.WATRES.2010.03.018>

- Betsill, R. K., & van den Avyle, M. J. (1994). Spatial heterogeneity of reservoir zooplankton: a matter of timing? *Hydrobiologia*, 277(1), 63–70. <https://doi.org/10.1007/BF00023986>
- Black, A. R., & Dodson, S. I. (2003). Ethanol: a better preservation technique for *Daphnia*. *Limnology and Oceanography: Methods*, 1(1), 45–50. <https://doi.org/10.4319/lom.2003.1.45>
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology* with R. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>
- Braghin, L. de S. M., Almeida, B. de A., Amaral, D. C., Canella, T. F., Gimenez, B. C. G., & Bonecker, C. C. (2018). Effects of dams decrease zooplankton functional  $\beta$ -diversity in river-associated lakes. *Freshwater Biology*, 63(7), 721–730. <https://doi.org/10.1111/FWB.13117>
- Brower, J. E., Zar, J. H., & Von Ende Carl, N. (1997). *Field and Laboratory methods for General Ecology*.
- Castro, B. B., & Gonçalves, F. (2011). Planktivory in non-indigenous fish and implications for trophic interactions in a Mediterranean shallow lake. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 47(3), 269–280. <https://doi.org/10.1051/limn/2011039>
- Castro, B. B., Marques, S. M., & Gonçalves, F. (2007). Habitat selection and diel distribution of the crustacean zooplankton from a shallow Mediterranean lake during the turbid and clear water phases. *Freshwater Biology*, 52(3), 421–433. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2427.2006.01717.X>
- Çelekli, A., & Öztürk, B. (2014). Determination of ecological status and ecological preferences of phytoplankton using multivariate approach in a Mediterranean reservoir. *Hydrobiologia*, 740(1), 115–135. <https://doi.org/10.1007/S10750-014-1948-8/TABLES/5>
- Choi, J. Y., Jeong, K. S., Kim, S. K., Son, S. H., & Joo, G. J. (2016). Distribution and attachment characteristics of *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) in lentic freshwater ecosystems of South Korea. *Journal of Ecology and Environment*, 40(1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/S41610-016-0006-Z/FIGURES/6>
- Czerniawski, R., & Domagała, J. (2010). Similarities in zooplankton community between River Drawa and its two tributaries (Polish part of River Odra). *Hydrobiologia*, 638(1), 137–149. <https://doi.org/10.1007/S10750-009-0036-Y/FIGURES/5>
- Downing, J. A., & Peters, R. H. (1980). The effect of body size and food concentration on the *in situ* filtering rate of *Sida crystallina*. *Limnology and Oceanography*, 25(5), 883–895. <https://doi.org/10.4319/LO.1980.25.5.0883>
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., & Sullivan, C. A. (2005). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81(2), 163–182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Ebina, J., Tsutsui, T., & Shirai, T. (1983). Simultaneous determination of total nitrogen and total phosphorus in water using peroxodisulfate oxidation. *Water Research*, 17(12), 1721–1726. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(83\)90192-6](https://doi.org/10.1016/0043-1354(83)90192-6)
- Fairchild, G. W. (1981). Movement and Microdistribution of *Sida Crystallina* and Other Littoral Microcrustacea. *Ecology*, 62(5), 1341–1352. <https://doi.org/10.2307/1937297>
- Faith, D. P., Minchin, P. R., & Belbin, L. (1987). Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69(1), 57–68. <https://doi.org/10.1007/BF00038687>
- George, D. G., & Harris, G. P. (1985). The effect of climate on long-term changes in the crustacean zooplankton biomass of Lake Windermere, UK. *Nature*, 316(6028), 536–539. <https://doi.org/10.1038/316536a0>
- Gliwicz, Z. M., & Rykowska, A. (1992). 'Shore avoidance' in zooplankton: a predator-induced behavior or predator-induced mortality? *Journal of Plankton Research*, 14(9), 1331–1342. <https://doi.org/10.1093/PLANKT/14.9.1331>
- Goulden, C. E. (1971). Environmental control of the abundance and distribution of the Chydorid Cladocera. *Limnology and Oceanography*, 16(2), 320–331. <https://doi.org/10.4319/LO.1971.16.2.0320>

- Haberman, J., & Haldna, M. (2017). How are spring zooplankton and autumn zooplankton influenced by water temperature in a polymictic lake? *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, 66(3), 264–278. <https://doi.org/10.3176/PROC.2017.3.03>
- Hessen, D. O., Alstad, N. E. W., & Skardal, L. (2000). Calcium limitation in *Daphnia magna*. *Journal of Plankton Research*, 22(3), 553–568. <https://doi.org/10.1093/PLANKT/22.3.553>
- Hessen, D. O., Faafeng, B. A., & Andersen, T. (1995). Competition or niche segregation between *Holopedium* and *Daphnia*; empirical light on abiotic key parameters. *Hydrobiologia*, 307(1–3), 253–261. <https://doi.org/10.1007/BF00032019>
- Hubbard, R. K., Newton, G. L., & Hill, G. M. (2004). Water quality and the grazing animal. *Journal of Animal Science*, 82(suppl.13), E255–E263. [https://doi.org/10.2527/2004.8213\\_SUPPLE255X](https://doi.org/10.2527/2004.8213_SUPPLE255X)
- Hülsmann, S., & Weiler, W. (2000). Adult, not juvenile mortality as a major reason for the midsummer decline of a *Daphnia* population. *Journal of Plankton Research*, 22(1), 151–168. <https://doi.org/10.1093/PLANKT/22.1.151>
- Janus, L. L., & Vollenweider, R. A. (1982). *The OECD Cooperative Programme on Eutrophication* (Issue 131).
- Jeziorski, A., Tanentzap, A. J., Yan, N. D., Paterson, M., Palmer, M. E., Korosi, J. B., Rusak, J. A., Arts, M. T., Keller, W. B., Ingram, R., Cairns, A., Smol, J. P., & Smol, J. P. (2014). The jellification of north temperate lakes. *Proceedings of the Royal Society B*, 282(1798), 1–9. <https://doi.org/http://doi.org/10.1098/rspb.2014.2449>
- Jeziorski, A., & Yan, N. D. (2011). Species identity and aqueous calcium concentrations as determinants of calcium concentrations of freshwater crustacean zooplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(5), 1007–1013. <https://doi.org/10.1139/F06-019>
- Karpowicz, M., Ejsmont-Karabin, J., Kozłowska, J., Feniova, I., & Dzialowski, A. R. (2020). Zooplankton Community Responses to Oxygen Stress. *Water*, 12(3), 706. <https://doi.org/10.3390/W12030706>
- Kassambara, A. (2020). ggpubr: “ggplot2” Based Publication Ready Plots. <https://cran.r-project.org/package=ggpubr>
- Keen, R. (1973). A Probabilistic Approach to the Dynamics of Natural Populations of the Chydoridae (Cladocera, Crustacea). *Ecology*, 54(3), 524–534. <https://doi.org/10.2307/1935337>
- Lee, S. W., Hwang, S. J., Lee, S. B., Hwang, H. S., & Sung, H. C. (2009). Landscape ecological approach to the relationships of land use patterns in watersheds to water quality characteristics. *Landscape and Urban Planning*, 92(2), 80–89. <https://doi.org/10.1016/J.LANDURBPLAN.2009.02.008>
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology* (3rd ed.). Elsevier.
- Loick-Wilde, N., Weber, S. C., Conroy, B. J., Capone, D. G., Coles, V. J., Medeiros, P. M., Steinberg, D. K., & Montoya, J. P. (2016). Nitrogen sources and net growth efficiency of zooplankton in three Amazon River plume food webs. *Limnology and Oceanography*, 61(2), 460–481. <https://doi.org/10.1002/LNO.10227>
- Lorenzen, C. J. (1967). Determination of Chlorophyll and Pheo-pigments: Spectrophotometric Equations. *Limnology and Oceanography*, 12(2), 343–346. <https://doi.org/10.4319/LO.1967.12.2.0343>
- Mack, H. R., Conroy, J. D., Blocksom, K. A., Stein, R. A., & Ludsins, S. A. (2012). A comparative analysis of zooplankton field collection and sample enumeration methods. *Limnology and Oceanography: Methods*, 10(1), 41–53. <https://doi.org/10.4319/lom.2012.10.41>
- Matias, N.-G., & Boavida, M.-J. (2005). Lake and Reservoir Management Effects of Catchment Development on the Trophic Status of a Deep and a Shallow Reservoir in Portugal. *Lake and Reservoir Management*, 21(3), 350–360. <https://doi.org/10.1080/07438140509354440>
- McCarthy, V., & Irvine, K. (2010). A test of stoichiometry across six Irish lakes of low-moderate nutrient status and contrasting hardness. *Journal of Plankton Research*, 32(1), 15–29. <https://doi.org/10.1093/PLANKT/FBP103>

- Navarro, E., Caputo, L., Marcé, R., Carol, J., Benejam, L., Garcia-Berthou, E., & Armengol, J. (2009). Ecological classification of a set of Mediterranean reservoirs applying the EU Water Framework Directive: A reasonable compromise between science and management. *Lake and Reservoir Management*, 25(4), 364–376. <https://doi.org/10.1080/07438140903238567>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P. R., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2020). *vegan*: Community Ecology Package. <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Pace, M. L. (1984). Zooplankton community structure, but not biomass, influences the phosphorus- chlorophyll *a* relationship. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(7), 1089–1096. <https://doi.org/10.1139/f84-128>
- Pan, Y., Herlihy, A., Kaufmann, P., Wigington, J., Van Sickle, J., & Moser, T. (2004). Linkages among land-use, water quality, physical habitat conditions and lotic diatom assemblages: A multi-spatial scale assessment. *Hydrobiologia*, 515(1), 59–73. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000027318.11417.E7>
- R Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing (4.1.2).
- Romare, P., & Hansson, L. A. (2003). A behavioral cascade: Top-predator induced behavioral shifts in planktivorous fish and zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 48(5), 1956–1964. <https://doi.org/10.4319/LO.2003.48.5.1956>
- RStudio Team. (2022). RStudio: Integrated Development Environment for R (2022.2.0.443). <http://www.rstudio.com/>
- Salinas, M. J., Blanca, G., & Romero, A. T. (2014). Riparian Vegetation and Water Chemistry in a Basin Under Semiarid Mediterranean Climate, Andarax River, Spain. *Environmental Management*, 26(5), 539–552. <https://doi.org/10.1007/S002670010111>
- Smith, V. H., Tilman, G. D., & Nekola, J. C. (1999). Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, 100(1–3), 179–196. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(99\)00091-3](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(99)00091-3)
- Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W., & Duncan, A. (1986). The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv Für Hydrobiologie*, 106(4), 433–471.
- SNIRH: *Sistema Nacional de Informação de Recursos Hídricos*. (2021). <https://snirh.apambiente.pt/index.php?idMain=>
- Steinmetz, Z. (2021). *envalysis*: Miscellaneous Functions for Environmental Analyses.
- Straile, D. (2000). Meteorological forcing of plankton dynamics in a large and deep continental European lake. *Oecologia*, 122(1), 44–50. <https://doi.org/10.1007/PL00008834>
- Strickland, J. D. H., & Parsons, T. R. (1972). A Practical Handbook of Seawater Analysis. In *Bulletin* (2nd ed., Vol. 28). <https://doi.org/10.2307/1979241>
- Turner, R. E., & Rabalais, N. N. (2003). Linking landscape and water quality in the Mississippi River Basin for 200 years. *BioScience*, 53(6), 563–572. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0563:LLAWQI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0563:LLAWQI]2.0.CO;2)
- Urrea-Clos, G., García-Berthou, E., & Sabater, S. (2014). Factors explaining the patterns of benthic chlorophyll *a* distribution in a large agricultural Iberian watershed (Guadiana river). *Ecological Indicators*, 36, 463–469. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2013.09.007>
- Watson, N. H. F., & Wilson, J. B. (1978). Crustacean Zooplankton of Lake Superior. *Journal of Great Lakes Research*, 4(3–4), 481–496. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(78\)72216-1](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(78)72216-1)
- Wei, T., & Simko, V. (2021). R package “corrplot”: Visualization of a Correlation Matrix. <https://github.com/taiyun/corrplot>

- Weyhenmeyer, G. A., Hartmann, J., Hessen, D. O., Kopáček, J., Hejzlar, J., Jacquet, S., Hamilton, S. K., Verburg, P., Leach, T. H., Schmid, M., Flaim, G., Nöges, T., Nöges, P., Wentzky, V. C., Rogora, M., Rusak, J. A., Kosten, S., Paterson, A. M., Teubner, K., ... Zechmeister, T. (2019). Widespread diminishing anthropogenic effects on calcium in freshwaters. *Scientific Reports*, *9*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46838-w>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wicklum, D. (1999). Variation in horizontal zooplankton abundance in mountain lakes: shoreavoidance or fish predation? *Journal of Plankton Research*, *21*(10), 1957–1975. <https://doi.org/10.1093/PLANKT/21.10.1957>
- Wissel, B., Boeing, W. J., & Ramcharan, C. W. (2003). Effects of water color on predation regimes and zooplankton assemblages in freshwater lakes. *Limnology and Oceanography*, *48*(5), 1965–1976. <https://doi.org/10.4319/LO.2003.48.5.1965>

## 4. Considerações finais

As albufeiras apresentam características únicas (García-Chicote et al., 2018) e têm assumido uma importância cada vez maior em países com períodos de chuva irregulares como é o caso da região do Mediterrâneo (Naselli-Flores & Barone, 2005), onde os períodos de seca são cada vez mais prolongados. Tendo em conta os serviços de aprovisionamento e regulação (Harrison et al., 2010) fornecidos pelas albufeiras mas também o seu interesse cultural, é essencial compreender os fenómenos intrínsecos às albufeiras. Esta relevância é ainda maior quando equacionamos as pressões extra que estes sistemas semiartificiais enfrentam (e.g., eutrofização, espécies exóticas, contínuas flutuações de água, etc.). Adicionalmente, e no caso concreto das albufeiras em estudo, a baixa mineralização potencia o interesse científico, uma vez que pouco se sabe das dinâmicas e interações de sistemas com estas características.

A fase inicial desta dissertação (secção 2) permitiu compreender de que forma as comunidades de zooplâncton de albufeiras de água doce podem ser corretamente amostradas. Este levantamento bibliográfico demonstrou que existe uma carência na clarificação dos processos de amostragem adotados, mas sobretudo que os processos aplicados nem sempre se adequam à finalidade do estudo. Este fator pode enviesar de forma significativa os resultados de cada estudo, que no caso do zooplâncton é especialmente preocupante tendo em conta o papel bioindicador que apresenta (Caramujo & Boavida, 2000; Castro & Gonçalves, 2007; Patelli et al., 2020; Perga et al., 2010).

A segunda fase desta dissertação (secção 3) permitiu aferir que as diferenças e variações observadas nos parâmetros ambientais das albufeiras em estudo vão de encontro às diferenças e variações observadas nas comunidades zooplanctónicas. Assim, este estudo concluiu que existe variação entre albufeiras, alguma variação sazonal, e reduzida variação espacial dentro de cada albufeira. Este resultado demonstra a potencialidade da utilização do zooplâncton como bioindicador do estado trófico das albufeiras, em que inclusive o impacto humano pode favorecer a fixação de determinadas espécies zooplanctónicas. Neste caso específico, também a influência da dureza da água foi refletida na composição das comunidades de zooplâncton existentes, o que pode contribuir para a diminuição do controlo efetivo da biomassa fitoplanctónica por parte dos crustáceos planctónicos e, conseqüentemente, afetar negativamente a qualidade da água (Jeziorski et al., 2014).

Este estudo levanta ainda questões quanto à dinâmica das teias tróficas existentes nestas albufeiras uma vez que o zooplâncton não apresenta um controlo significativo sobre as fases de transparência da água (biomassa fitoplanctónica). Por este motivo, seria importante compreender o possível efeito *top-down* por parte do peixes (sobretudo fases larvares e juvenis), tendo em conta que as albufeiras favorecem o aparecimento de diversas espécies exóticas (Johnson et al., 2008), incluindo peixes planctívoros (Martelo et al., 2021). A pressão predatória por parte da ictiofauna pode eliminar zooplanctontes filtradores de grandes dimensões (sobretudo *Daphnia* spp.) que são depois substituídos por comunidades de zooplanctontes de pequenas dimensões incapazes de controlar o crescimento do fitoplâncton (Brooks & Dodson, 1965).

Por fim, esta dissertação permitiu ainda demonstrar que cada albufeira pode representar um caso único do ponto de vista de gestão uma vez que as pressões a que estão sujeitas, apesar de comuns entre as albufeiras em estudo, tem diferentes níveis de impacto de local para local (e.g., Touvedo demonstrou maior potencial para eutrofização). Assim, as comunidades zooplanctónicas, apesar de não serem consideradas para efeitos da avaliação ecológica das albufeiras pela Diretiva-Quadro Água, podem ser importantes vetores na compreensão e decisão de possíveis ações a tomar do ponto de vista de gestão da qualidade da água (Almeida et al., 2020; Caroni & Irvine, 2010; García-Chicote et al., 2018; Jensen et al., 2013; Jeppesen et al., 2011), sobretudo nas albufeiras que apresentam serviços de ecossistema de aprovisionamento ou interesse cultural.

#### 4.1. Referências

- Almeida, R., Formigo, N., Sousa-Pinto, I., & Antunes, S. (2020). Contribution of zooplankton as a biological element in the assessment of reservoir water quality. *Limnetica*, 39(1), 245–261. <https://doi.org/10.23818/limn.39.16>
- Brooks, J. L., & Dodson, S. I. (1965). Predation, Body Size, and Composition of Plankton. In *American Association for the Advancement of Science* (Vol. 150, Issue 3692). <https://doi.org/http://www.jstor.org/stable/1717947>
- Caramujo, M.-J., & Boavida, M.-J. (2000). The crustacean communities of river Tagus reservoirs: Zooplankton structure as reservoir trophic state indicator. *Limnetica*, 18, 37–56. <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/summary?doi=10.1.1.688.9601>
- Caroni, R., & Irvine, K. (2010). The potential of zooplankton communities for ecological assessment of lakes: redundant concept or political oversight? *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 110(1), 35–53. <https://doi.org/10.3318/BIOE.2010.110.1.35>
- Castro, B. B., & Gonçalves, F. (2007). Seasonal dynamics of the crustacean zooplankton of a shallow eutrophic

- lake from the Mediterranean region. *Fundamental and Applied Limnology*, 169(3), 189–202. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0169-0189>
- García-Chicote, J., Armengol, X., & Rojo, C. (2018). Zooplankton abundance: A neglected key element in the evaluation of reservoir water quality. *Limnologica*, 69(April 2018), 46–54. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.11.004>
- Harrison, P. A., Vandewalle, M., Sykes, M. T., Berry, P. M., Bugter, R., de Bello, F., Feld, C. K., Grandin, U., Harrington, R., Haslett, J. R., Jongman, R. H. G., Luck, G. W., da Silva, P. M., Moora, M., Settele, J., Sousa, J. P., & Zobel, M. (2010). Identifying and prioritising services in European terrestrial and freshwater ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2791–2821. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9789-x>
- Jensen, T. C., Dimante-Deimantovica, I., Schartau, A. K., & Walseng, B. (2013). Cladocerans respond to differences in trophic state in deeper nutrient poor lakes from southern Norway. *Hydrobiologia*, 715(1), 101–112. <https://doi.org/10.1007/S10750-012-1413-5/FIGURES/5>
- Jeppesen, E., Nøges, P., Davidson, T. A., Haberman, J., Nøges, T., Blank, K., Lauridsen, T. L., Søndergaard, M., Sayer, C., Laugaste, R., Johansson, L. S., Bjerring, R., & Amsinck, S. L. (2011). Zooplankton as indicators in lakes: A scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia*, 676(1), 279–297. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0831-0>
- Jeziorski, A., Tanentzap, A. J., Yan, N. D., Paterson, M., Palmer, M. E., Korosi, J. B., Rusak, J. A., Arts, M. T., Keller, W. B., Ingram, R., Cairns, A., Smol, J. P., & Smol, J. P. (2014). The jellification of north temperate lakes. *Proceedings of the Royal Society B*, 282(1798), 1–9. <https://doi.org/http://doi.org/10.1098/rspb.2014.2449>
- Johnson, P. T., Olden, J. D., & Vander Zanden, M. J. (2008). Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(7), 357–363. <https://doi.org/10.1890/070156>
- Martelo, J., Costa, L. M., Ribeiro, D., Gago, J., Magalhães, M. F., Gante, H. F., Alves, M. J., Cheoo, G., Gkenas, C., Banha, F., Gama, M., Anastácio, P. M., Tiago, P. M., & Ribeiro, F. (2021). Evaluating the range expansion of recreational non-native fishes in Portuguese freshwaters using scientific and citizen science data. *BioInvasions Records*, 10(2), 378–389. <https://doi.org/https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.2.16>
- Naselli-Flores, L., & Barone, R. (2005). Water-level fluctuations in Mediterranean reservoirs: Setting a dewatering threshold as a management tool to improve water quality. *Hydrobiologia*, 548(1), 85–99. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1149-6>
- Patelli, M., Leoni, B., & Lepori, F. (2020). Causes of Daphnia midsummer decline in two deep meromictic subalpine lakes. *Freshwater Biology*, 65(4), 731–744. <https://doi.org/10.1111/fwb.13462>
- Perga, M.-E., Desmet, M., Enters, D., & Reyss, J.-L. (2010). A century of bottom-up- and top-down driven changes on a lake planktonic food web: A paleoecological and paleoisotopic study of Lake Annecy, France. *Limnology and Oceanography*, 55(2), 803–816. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.2.0803>



## Apêndice 1

### A1.1. Potencial invasor e impactos de *A. alburnus* em albufeiras do norte de Portugal

O ablete ou alburno, *Alburnus alburnus* (Linnaeus 1758), é um ciprinídeo de pequenas dimensões nativo da Europa central e Ásia ocidental. Foi introduzido por pescadores na Península Ibérica durante as últimas décadas, com a finalidade de servir de presa ou isca para capturar espécies de peixes com interesse comercial e recreacional (e.g., achigã, *Micropterus salmoides*; lúcio, *Esox lucius*; etc.), e proliferou rapidamente a todas as principais bacias hidrográficas de Portugal e Espanha (Vinyoles et al., 2007). Tal como acontece com outras espécies de peixes não-nativos mais recentes (< 25 anos), os registos da presença de alburno na Península Ibérica encontram-se desatualizados, mas em Portugal a expansão do ablete deu-se de sul para norte, nomeadamente a partir da bacia do Guadiana (Vinyoles et al., 2007) para a bacia do Sado (Oliveira et al., 2007) e, mais recentemente, Ave (Ribeiro & Veríssimo, 2014), Douro e Cávado (Martelo et al., 2021). Dados recentes sugerem a sua presença em algumas das albufeiras amostradas neste trabalho, nomeadamente Caniçada e Venda Nova.

Desde a sua introdução, o ablete demonstrou um forte carácter invasor, representando uma ameaça à fauna piscícola ibérica devido, sobretudo, a dois fatores: (i) a hibridização com outros ciprinídeos (e.g., *Squalius* spp.) (Almodóvar et al., 2012; Sousa-Santos et al., 2018), agravada pelo facto destas populações apresentarem um elevado tamanho efetivo, e (ii) elevado sucesso reprodutivo (Almeida et al., 2014) associado a enorme competitividade na utilização de recursos, incluindo alimento (Leunda, 2010).

Na sua área nativa, o alburno habita lagos ou rios de média a grandes dimensões e menor fluxo, onde se alimenta de invertebrados da coluna de água ou da superfície. Estas características e requisitos limnológicos tornam as albufeiras da Península Ibérica pontos chave para a expansão de *A. alburnus*, uma vez que apresentam as condições propícias ao seu estabelecimento (Almeida et al., 2014). De facto, há uma relação entre a expansão do ablete na Península Ibérica e a presença de albufeiras, uma vez que a maioria dos indivíduos desta espécie é encontrada muito próxima das albufeiras ou incorporada nas mesmas (Vinyoles et al., 2007). Nestes ecossistemas lênticos artificiais, a maior disponibilidade de habitat e a maior estabilidade hidrológica anual permite que o ablete se alimente sobretudo de presas pelágicas (Vinyoles et al., 2007).

As comunidades de *A. alburnus* apresentam ainda distribuições irregulares nos sistemas aquáticos em que habitam e oscilações na sua densidade e traços populacionais (e.g., tamanho, proporção sexual, etc.). Estas oscilações resultam das características inerentes ao sistema aquático e das dinâmicas sazonais aí existentes (e.g., competição, disponibilidade de alimento, mudanças de temperatura, etc.) (Almeida et al., 2014; Bíró & Muskó, 1995). Similarmente ao que acontece com outras espécies de peixes com carácter invasor, também *A. alburnus* tem a capacidade de diversificar a sua dieta conforme as pressões a que está sujeito, evidenciando dietas mais ricas em zooplâncton em sistemas lênticos e dietas mais ricas em invertebrados bentónicos e algas em sistemas lóticos (Almeida et al., 2017). A dieta pode ainda ser variável consoante as características ontogenéticas da população de *A. alburnus*.

Face à potencial chegada deste invasor às albufeiras estudadas na presente dissertação, foi efetuado um trabalho de revisão sobre a literatura publicada em *A. alburnus* de modo a responder às seguintes questões: (1) Quais têm sido as tendências nos estudos em albufeiras de água doce? (2) Estes estudos têm-se concentrado mais no seu habitat natural ou em sistemas onde apresenta carácter invasor? (3) Qual o nível de conhecimento relativo à dieta do alburno, em particular em albufeiras? Responder a estas questões vai permitir fazer um levantamento da ocorrência de *A. alburnus* em albufeiras de água doce e proporcionar uma noção mais precisa das diferenças na dieta de *A. alburnus* em sistemas lênticos e lóticos e diferenças na sua área nativa e exótica.

## A1.2. Revisão de literatura

Foi recolhida literatura potencialmente relevante através da plataforma Web of Science ([www.webofknowledge.com](http://www.webofknowledge.com)) através de duas pesquisas distintas, uma focada nos estudos de alburno em albufeiras de água doce (objetivo 1 e 2) e outra focada nos estudos da dieta de alburno (objetivo 3).

Para fazer o levantamento dos estudos em *A. alburnus* em albufeiras de água doce, definiu-se como critério inicial de pesquisa a expressão:

[TS= (sampl\* OR collect\*) AND alburnus AND reservoir\*],

onde “\*” indica qualquer valor. Assim, na realidade, a pesquisa abrange as palavras “sampling”, “sample”, “sampler”, “collecting”, “collection”, “collector”, “reservoirs”, etc. obtendo desta forma apenas a literatura que apresente esta combinação de palavras e o nome da espécie no seu título, resumo, palavras-chave ou bibliografia. Desta pesquisa resultaram 102 referências de artigos publicados, que foram transferidas para uma base de dados em formato Excel. A pesquisa foi efetuada a 18 de outubro de 2020. A partir da matriz de dados inicial foi necessário verificar manualmente quais os resultados obtidos que eram passíveis de análise, tendo sido descartadas todas as referências que diziam respeito a outras espécies de peixe que não *A. alburnus*. Após esta etapa de refinamento restaram apenas 30 referências que foram devidamente escrutinadas para responder às questões levantadas.

Para fazer a revisão da dieta de *A. alburnus*, definiu-se como critério inicial de pesquisa a expressão:

[TS= (diet OR food OR feeding OR gut OR stomach OR planktivory OR omnivory) AND alburnus],

obtendo, novamente, apenas a literatura que apresente esta combinação de palavras no seu título, resumo, palavras-chave ou bibliografia. Desta pesquisa resultaram 108 referências de artigos publicados que foram transferidas para uma base de dados em formato Excel. A pesquisa foi efetuada a 18 de outubro de 2020. Adquiridas as referências, procedeu-se a uma análise manual das mesmas, tendo sido excluídos todos os artigos em que a dieta analisada não fosse da espécie selecionada, bem como os estudos que decorreram em condições artificiais (e.g., tanques, controlo da disponibilidade e tipo de alimento, etc.). No final, foram obtidos apenas 22 artigos cumprindo os critérios previamente definidos, que serviram de base para a análise.

### A1.3. Resultados e discussão

O reduzido número de estudos sobre a espécie extraídos da pesquisa bibliográfica revelou lacunas de conhecimento relativamente à ecologia, estado de invasão, dieta e impactos de *A. alburnus* nos sistemas aquáticos e em particular em albufeiras.

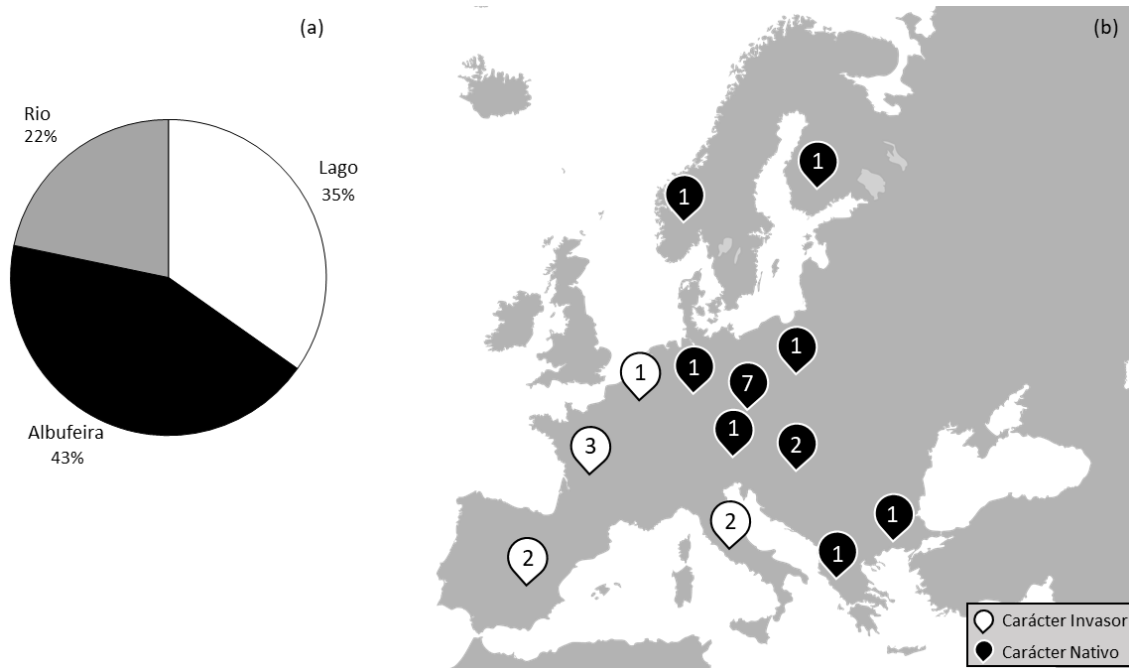
Os 30 estudos obtidos na primeira fase da pesquisa distribuíram-se por oito países: República Checa (21), Polónia (2), Alemanha (1), Finlândia (1), Rússia (1), Espanha (3), Portugal

(1) e Marrocos (1) (Figura A1.1). Estes resultados demonstram não só um reduzido número de artigos (30) sobre estudos em *A. alburnus* em albufeiras de água doce como uma enorme heterogeneidade geográfica. Este número é ainda mais diminuto quando se trata de estudos em zonas onde o alburno apresenta um carácter invasor (5). Em Portugal, foi realizado apenas um estudo, mais precisamente em albufeiras das bacias hidrográficas do Guadiana e Sado.



**Figura A1.1** – Distribuição geográfica dos estudos de *A. alburnus* em albufeiras de água doce. Os valores estão apresentados em números absolutos e a cor do círculo refere-se a estudos efetuados onde a espécie é nativa (preto) ou invasora (branco).

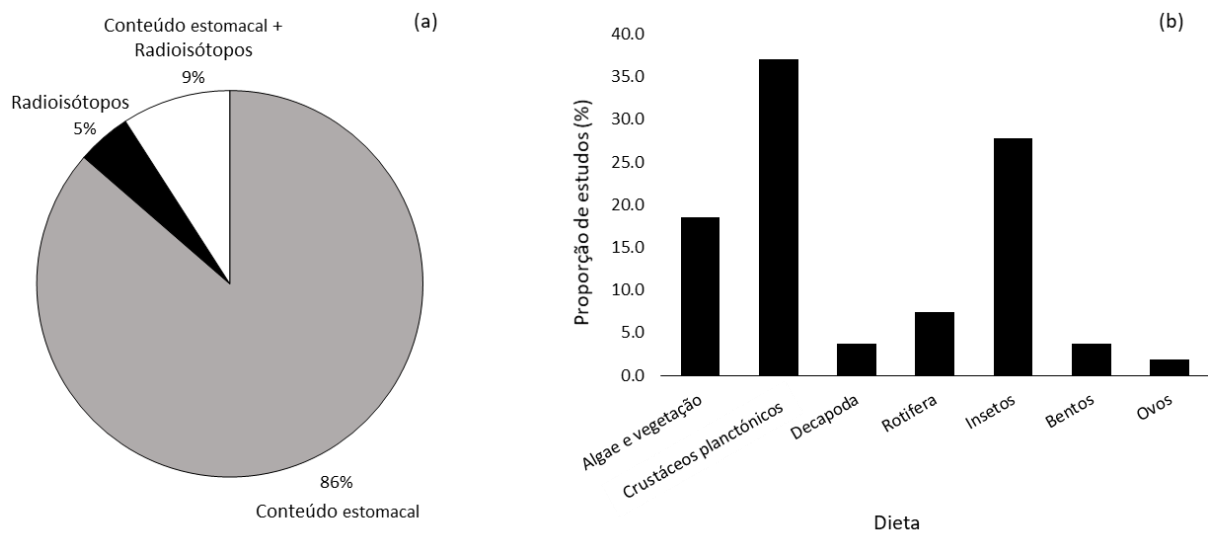
Os 22 estudos obtidos na segunda fase da pesquisa distribuíram-se por treze países: Espanha (2), França (3), Bélgica (1), Itália (2), Alemanha (1), Polónia (1), República Checa (7), Áustria (2), Bulgária (1), Grécia (1), Hungria (2), Noruega (1), Finlândia (1) - Figura A1.2b. Estes resultados demonstram, mais uma vez, o reduzido número de estudos sobre a dieta de *A. alburnus*, principalmente em zonas onde este apresenta um carácter invasor (4). Os tipos de sistema aquático em que foram realizados estes estudos estão representados na Figura A1.2a. As albufeiras são o sistema mais estudado relativamente à dieta (43%), seguido dos lagos (35%) e rios (22%). De notar, no entanto, que os estudos em albufeiras estão maioritariamente concentrados num só país, a República Checa, ao contrário do que acontece nos estudos em lagos e rios.



**Figura A1.2** – (a) Tipo de sistema aquático estudado e (b) distribuição geográfica dos estudos analisados. Os valores percentuais apresentados em (a) referem-se à proporção de estudos em cada categoria de massa de água, mas em (b) são apresentados os números absolutos. A cor do círculo em (b) refere-se a estudos efetuados onde *Alburnus alburnus* é nativa (preto) ou invasora (branco).

O estudo da dieta de *A. alburnus* foi maioritariamente realizado através da análise do conteúdo estomacal (86%) – Figura A1.3a. Foram também realizadas análises de dieta através de radioisótopos (5%) e ainda pela combinação dos dois métodos (9%). Ainda que pontualmente possam apresentar conteúdos estomacais de difícil ou impossível identificação, verifica-se que para *A. alburnus* o método de análise do conteúdo estomacal permitiu identificar a generalidade dos itens alimentares até à ordem ou mesmo até à espécie. O tipo de dieta de *A. alburnus* está representada na Figura A1.3b: as suas preferências alimentares incluem sobretudo crustáceos planctónicos (37%), insetos aquáticos e terrestres (27.8%) e algas ou restos de vegetação (18.5%). Mais pontualmente são também encontrados nos conteúdos estomacais rotíferos, decápodes, organismos bentónicos (larvas e pupas) e ovos. Estes resultados demonstram o carácter omnívoro do alburno e a sua capacidade de diversificação da dieta, que facilita o seu estabelecimento em zonas não nativas. Adicionalmente, sete estudos reportam diferenças ontogenéticas relativamente à dieta, sendo que peixes juvenis parecem ter um maior grau de zooplanktivoria, o que pode causar

impactos mais profundos nos sistemas aquáticos em que estão inseridos, nomeadamente nos mecanismos de regulação trófica anteriormente descritos.



**Figura A1.3** – (a) Metodologia de análise de dieta e (b) proporção de estudos para cada categoria de tipo de conteúdo estomacal.

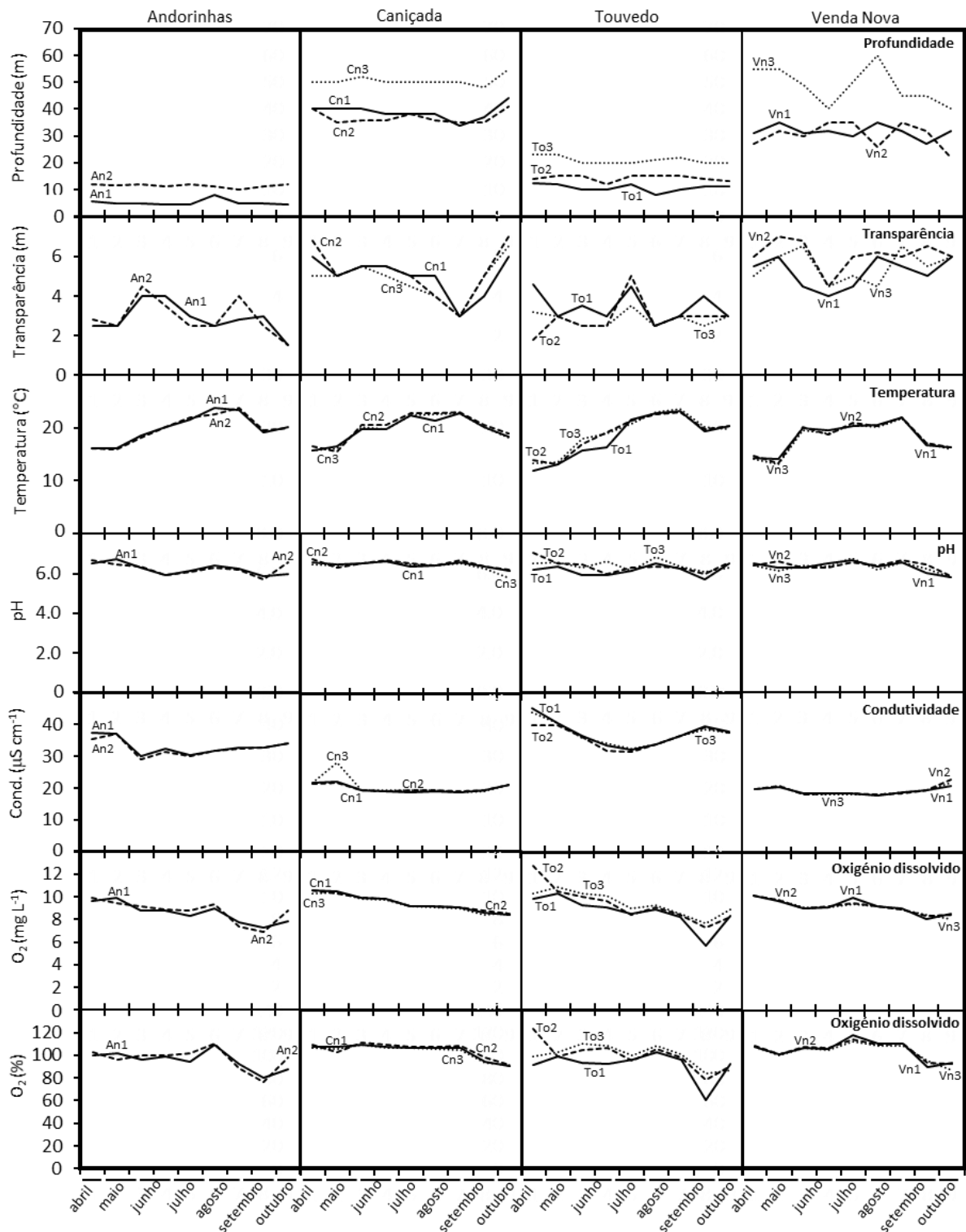
#### A1.4. Referências

- Almeida, D., Fletcher, D. H., Rangel, C., García-Berthou, E., & Silva, E. (2017). Dietary traits of invasive bleak *Alburnus alburnus* (Actinopterygii, Cyprinidae) between contrasting habitats in Iberian fresh waters. *Hydrobiologia*, 795(1), 23–33. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3052-8>
- Almeida, D., Stefanoudis, P. V., Fletcher, D. H., Rangel, C., & Da Silva, E. (2014). Population traits of invasive bleak *Alburnus alburnus* between different habitats in Iberian fresh waters. *Limnologica*, 46, 70–76. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.12.003>
- Almodóvar, A., Nicola, G. G., Leal, S., Torralva, M., & Elvira, B. (2012). Natural hybridization with invasive bleak *Alburnus alburnus* threatens the survival of Iberian endemic calandino *Squalius alburnoides* complex and Southern Iberian chub *Squalius pyrenaicus*. *Biological Invasions*, 14, 2237–2242. <https://doi.org/10.1007/S10530-012-0241-X/TABLES/3>
- Bíró, P., & Muskó, I. B. (1995). Population dynamics and food of bleak (*Alburnus alburnus* L.) in the littoral zone of Lake Balaton, Hungary. *Hydrobiologia*, 310(2), 139–149. <https://doi.org/10.1007/BF00015532>
- Leunda, P. M. (2010). Impacts of non-native fishes on Iberian freshwater ichthyofauna: current knowledge and gaps. *Aquatic Invasions*, 5(3), 239–262. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.3.03>
- Martelo, J., Costa, L. M., Ribeiro, D., Gago, J., Magalhães, M. F., Gante, H. F., Alves, M. J., Cheoo, G., Gkenas, C., Banha, F., Gama, M., Anastácio, P. M., Tiago, P. M., & Ribeiro, F. (2021). Evaluating the range expansion of recreational non-native fishes in Portuguese freshwaters using scientific and citizen science data. *BiolInvasions Records*, 10(2), 378–389. <https://doi.org/https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.2.16>
- Oliveira, J. M., Maria Santos, J., Teixeira, A., Ferreira, M. T., Pinheiro, P. J., Geraldés, A., & Bochechas, J. (2007). *Projecto AQUARIPORT: Programa Nacional de Monitorização de Recursos Piscícolas e de Avaliação da Qualidade Ecológica de Rios*. [www.dgrf.min-agricultura.pt](http://www.dgrf.min-agricultura.pt)
- Ribeiro, F., & Veríssimo, A. (2014). Full westward expansion of *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) in the Iberian Peninsula. *Journal of Applied Ichthyology*, 30(3), 540–542. <https://doi.org/10.1111/JAI.12418>

- Sousa-Santos, C., Matono, P., Silva, J. da, & Ilhéu, M. (2018). Evaluation of potential hybridization between native fishes and the invasive bleak, *Alburnus alburnus* (Actinopterygii: Cypriniformes: Cyprinidae). *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 48(2), 109–122. <https://doi.org/10.3750/AIEP/02395>
- Vinyoles, D., Robalo, J. I., De Sostoa, A., Almodóvar, A., Elvira, B., Nicola, G. G., Fernández-Delgado, C., Santos, C. S., Doadrio, I., Sardà-Palomera, F., & Almada, V. C. (2007). Spread of the alien bleak *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) (Actinopterygii, Cyprinidae) in the Iberian Peninsula: The role of reservoirs. *Graellsia*, 63(1), 101–110. <https://www.researchgate.net/publication/249657572>

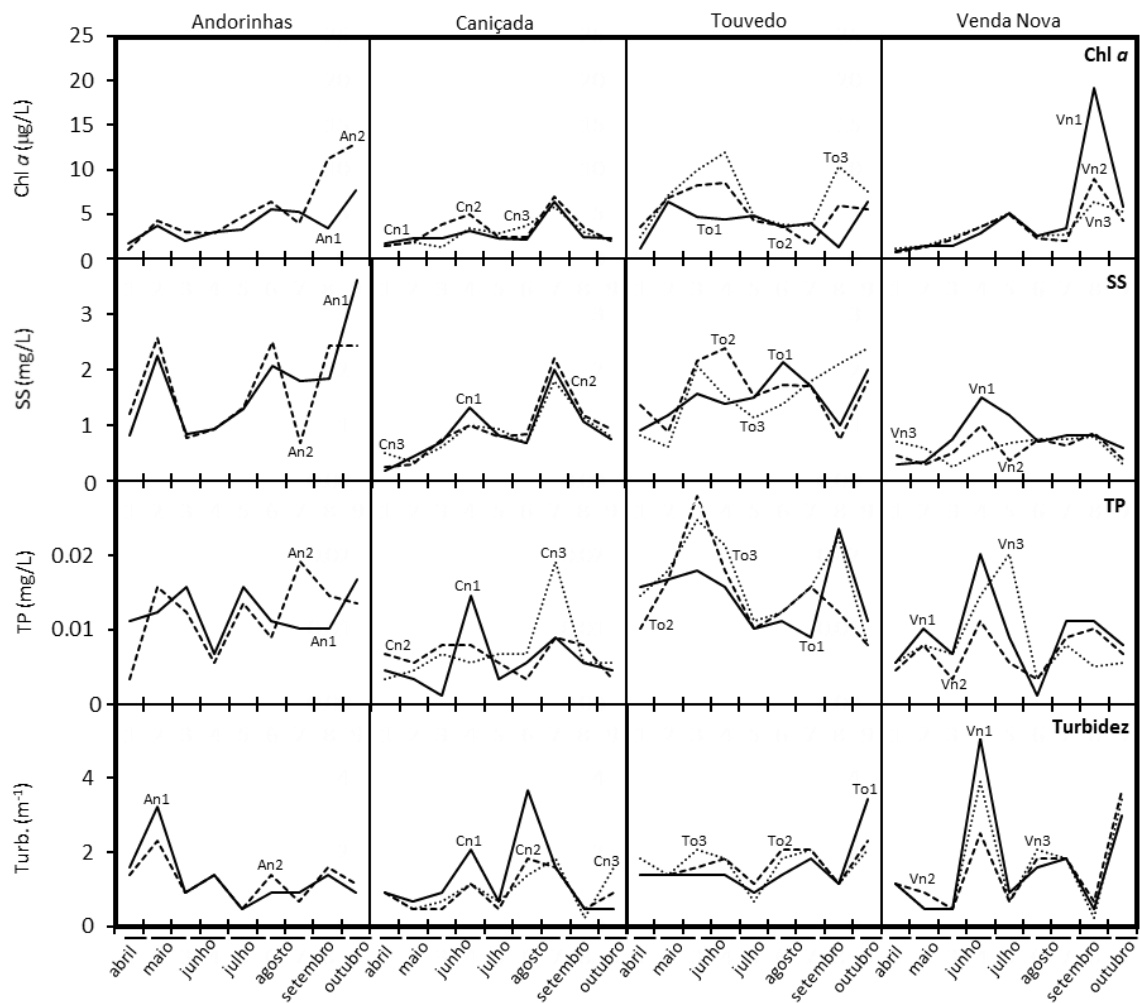
## Apêndice 2

### A2. Parâmetros ambientais de albufeiras do Norte de Portugal: variações sazonais/espaciais e associações

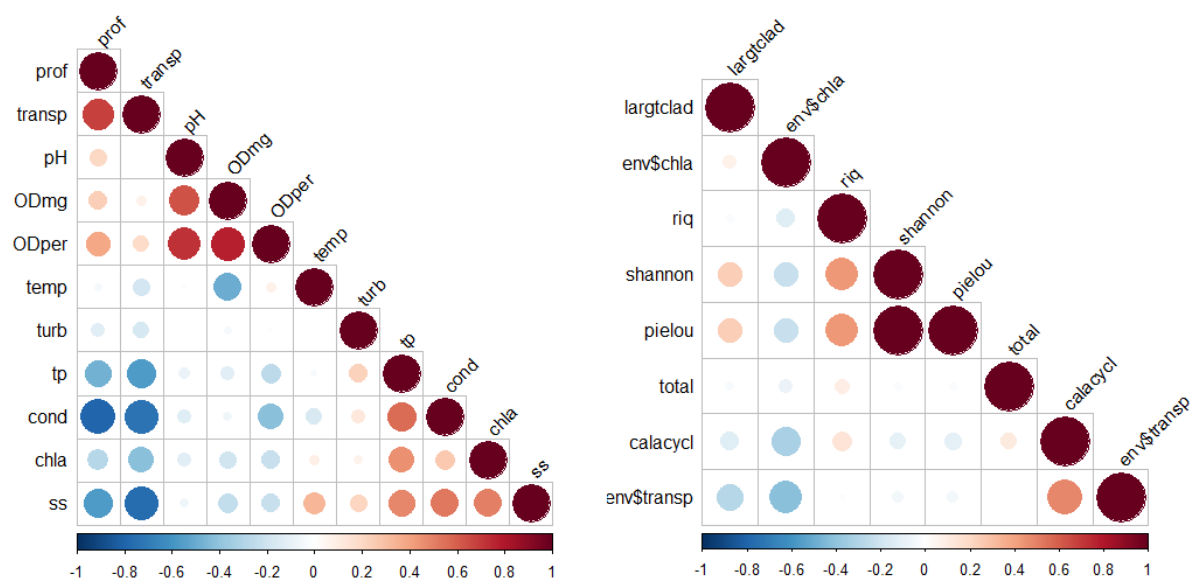


**Figura A2.1** – Variação sazonal e espacial de parâmetros físico-químicos medidos *in situ* da água de albufeiras do norte de Portugal (Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova).





**Figura A2.2** – Variação sazonal e espacial de parâmetros físico-químicos calculados *ex situ* da água de albufeiras do norte de Portugal (Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova).

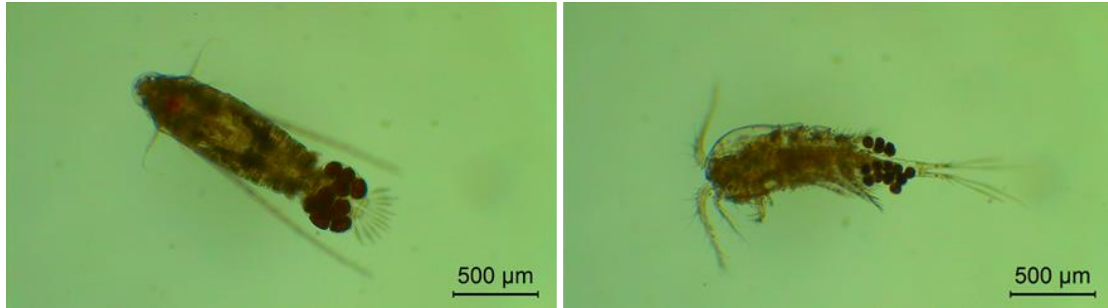


**Figura A2.3** – Associações entre os diversos dados abióticos e métricas das comunidades zooplânctônicas. O tamanho de cada bola é proporcional à correlação e a cor é indicativa do tipo de correlação observada (negativa ou positiva).

## Apêndice 3

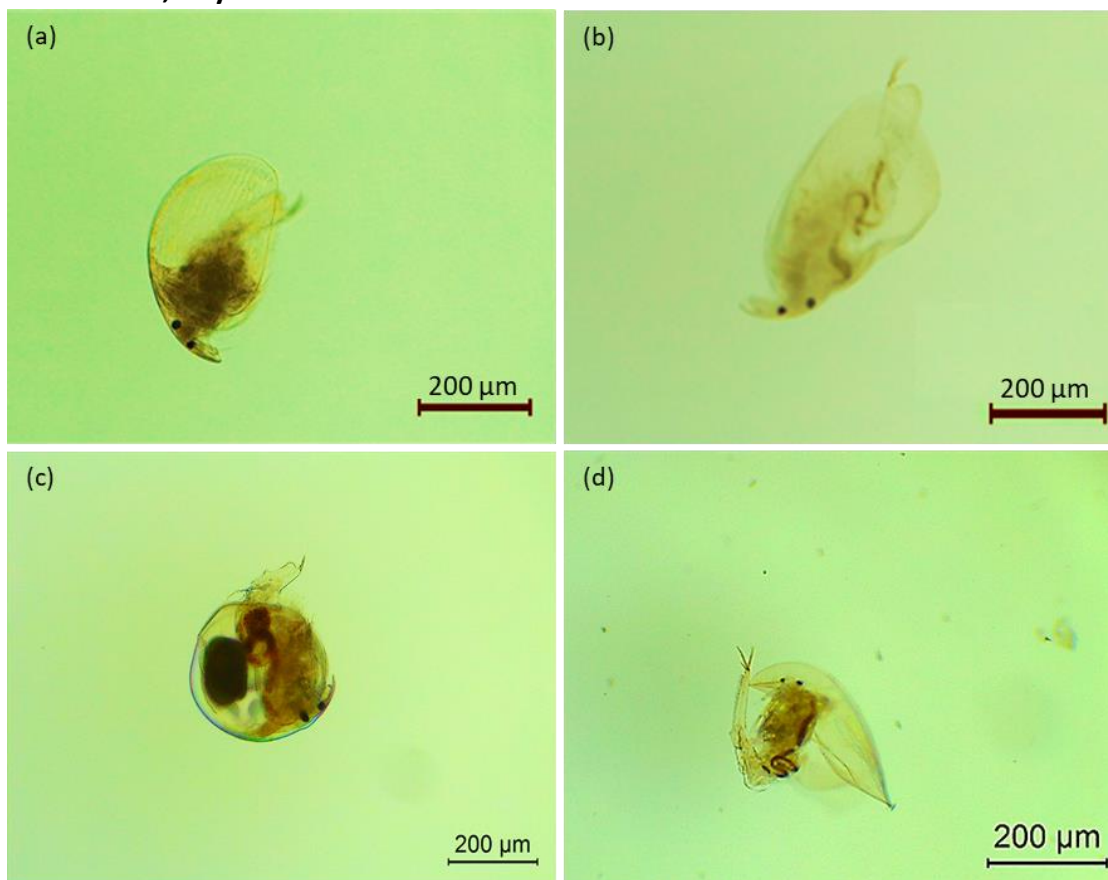
### A3. Zooplâncton de albufeiras do Norte de Portugal (Andorinhas, Caniçada, Touvedo e Venda Nova)

#### A3.1. Copepoda



**Figura A3.1** – (a) Vista ventral de um exemplar da ordem Calanoida e (b) vista dorsal de um exemplar da ordem Cyclopoida em microscopia de campo claro – 40×.

#### A3.2. Cladocera, Chydoridae



**Figura A3.2** – Vista lateral de exemplares da família Chydoridae: (a) *Alona quadrangularis* (Müller, 1776), (b) *Alona* sp., (c) *Chydorus* sp. (Leach, 1816) e (d) de *Camptocercus rectirostris* (Schödler, 1862) em microscopia de campo claro – 100×.

### A3.3. Cladocera, Bosminidae



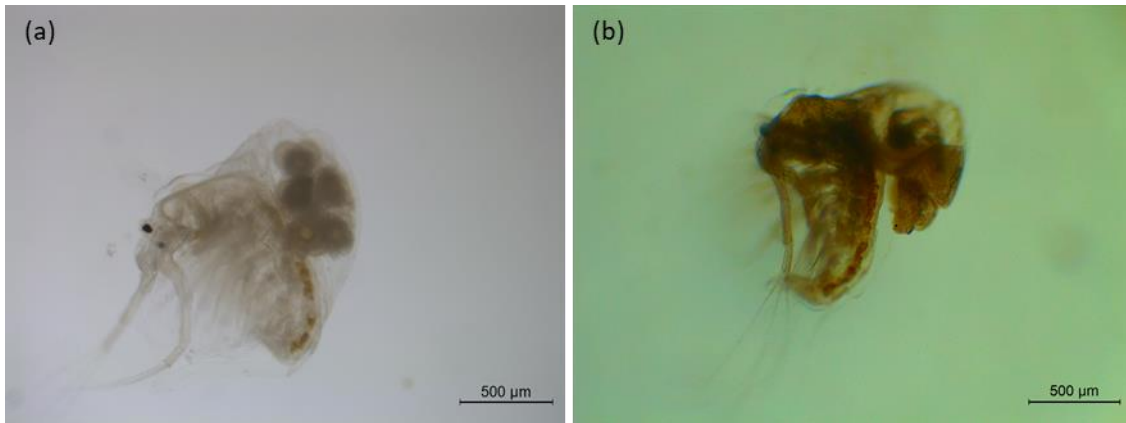
Figura A3.3 – Vista lateral de *Bosmina longirostris* (Müller, 1776) em microscopia de campo claro – 100×.

### A3.4. Cladocera, Daphniidae



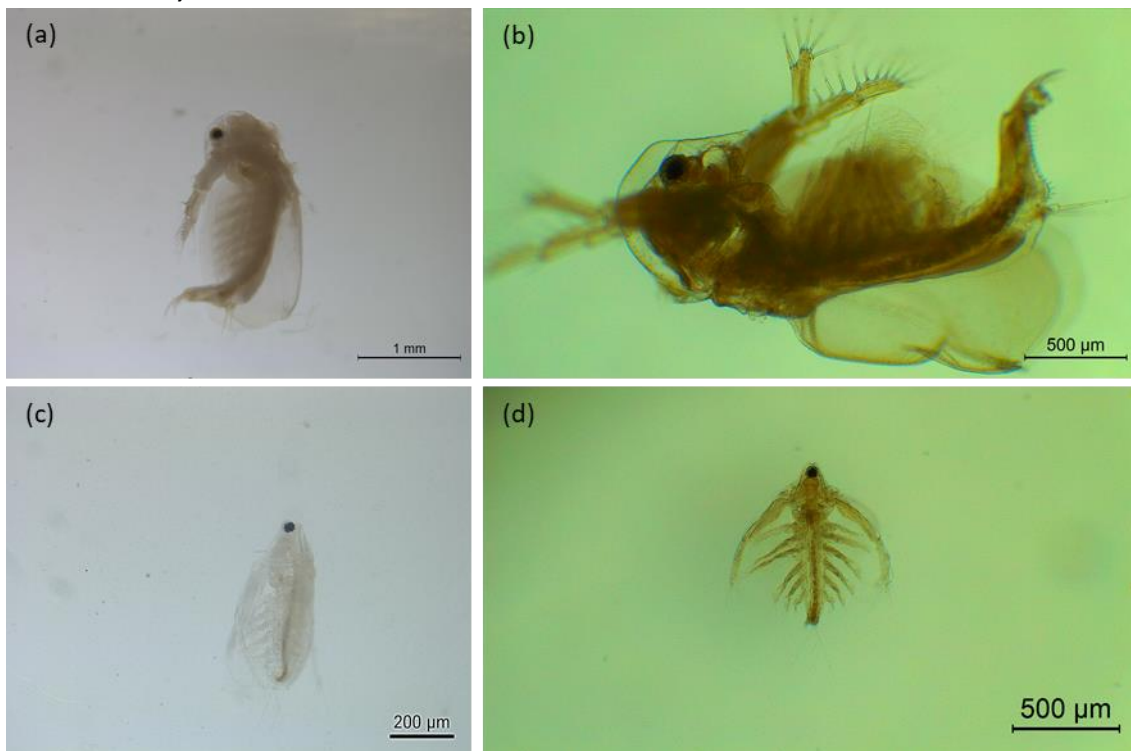
Figura A3.4 – Vista lateral de exemplares da família Daphniidae: (a) *Ceriodaphnia* sp. (Dana, 1853), (b) *Daphnia parvula* (Fordyce, 1901) e (c), (d) *Daphnia longispina* (Müller, 1776) em microscopia de campo claro – 40×.

### A3.5. Cladocera, Holopediidae



**Figura A3.5** – Vista lateral de *Holopedium gibberum* (Zaddach, 1855) (a) à lupa e (b) em microscopia de campo claro – 40x.

### A3.6. Cladocera, Sididae



**Figura A3.6** – Vista lateral de (a) *Sida crystallina* (Müller, 1776) e (c) *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848) à lupa e (b) vista lateral de *S. crystallina* e (d) ventral de *D. brachyurum* em microscopia de campo claro – 40x.