



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

PATRÍCIA IATSKIU

Traços e grupos funcionais do fitoplâncton na avaliação da redundância funcional e restauração lacustre em planícies de inundação

Maringá
2021

PATRÍCIA IATSKIU

Traços e grupos funcionais do fitoplâncton na avaliação da redundância funcional e restauração lacustre em planícies de inundação

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Limnologia.

Área de concentração: Ecologia e Limnologia.

Orientadora: Dr.^a Luzia Cleide Rodrigues

Maringá
2021

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

- II 1t Iatskiu, Patrícia, 1991-
Traços e grupos funcionais do fitoplâncton na avaliação da redundância funcional e restauração lacustre em planícies de inundação / Patrícia Iatskiu. -- Maringá, 2021.
94 f. : il. (algumas color.)
- Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2021.
Orientadora: Dr.^a Luzia Cleide Rodrigues.
1. Fitoplâncton de água doce - Comunidades, Ecologia de - Redundância funcional - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Fitoplâncton de água doce - Comunidades, Ecologia de - Restauração lacustre - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. – 579.8178209816

PATRÍCIA IATSKIU

Traços e grupos funcionais do fitoplâncton na avaliação da redundância funcional e restauração lacustre em planícies de inundação

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Limnologia e aprovada pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Dr.^a Luzia Cleide Rodrigues
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Jascieli Carla Bortolini
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Prof. Dr. Hugo Miguel Preto de Moraes Sarmiento
Universidade Federal de São Carlos (UFSCar)

Prof. Dr. Weliton José da Silva
Universidade Estadual de Londrina (UEL)

Dr. Luiz Felipe Machado Velho
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 11 de junho de 2021.

Local de defesa: Realizado em *home office*, via acesso remoto por videoconferência pelo aplicativo Google Meet, no endereço eletrônico: meet.google.com/zzq-pyir-gbr, devido a situação do Covid-19.

Dedico a minha mãe Regina Werus Iatskiu (*in memorian*) com todo o meu amor e gratidão.

AGRADECIMENTOS

O que é o doutorado se não um período de inúmeros desafios? Para cada desafio desse doutorado contei com a gentileza, empatia, compreensão, paciência, bom humor, solidariedade e amizade de muitas pessoas especiais, as quais deixaram a jornada mais leve e agradável e por tudo isso deixo aqui registrada minha sincera gratidão.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Universidade Estadual de Maringá (UEM), Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais pela infraestrutura e apoio financeiro durante o desenvolvimento desse trabalho.

Especialmente a Dra. Luzia Cleide Rodrigues pela dedicação, paciência, humildade, generosidade, elegância, carinho e profissionalismo diante da relação orientador – aluno. Obrigada pela orientação durante esses seis anos, obrigada por me ajudar nessa jornada tão intensa de mestrado e doutorado, por apontar meus erros e acertos o que foi fundamental para minha evolução profissional e pessoal. Tenho muito orgulho da minha orientadora.

Ao Alfonso, Aline, Geovani, Susi, Luciane, Felipe Zanon, Renata, Bia, Yasmin, Laura e Matheus pelo companheirismo e as inúmeras horas compartilhadas no laboratório de fitoplâncton. Agradeço a todos que ajudaram a construir esse lugar maravilhoso, no qual me sinto acolhida que é o Fito lab.

Ao Dr. Oscar Zapata, um profissional brilhante e uma das pessoas mais gentis e generosa que já conheci. Obrigada pelo apoio nas análises, revisão de conceitos e sugestões.

À Susicley Jati, que desde o meu primeiro momento no PEA me acolheu com tanto carinho e compartilhou tão generosamente seus conhecimentos em taxonomia e ecologia e também por oferecer abraços e ouvidos que inúmeras vezes me tranquilizaram.

Aos professores doutores Carlos Bicudo, Thelma Ludwig, Célia Sant'Anna, Eduardo Lobo e Liliana Rodrigues por compartilharem seus conhecimentos nos cursos de campo em Porto Rico, com certeza umas das experiências mais gratificantes desse doutorado.

À meus pais, Miguel e Regina e meu irmão Cássio por compartilharem desse sonho e suportarem comigo as derrotas e vitórias de cada batalha até aqui. Um agradecimento especial a minha mãe Regina (*in memoriam*) que com seu modo humilde me ensinou o poder transformador da educação e dedicou todas as suas forças para incentivar meus estudos.

Aos tios e tias, primos e primas pelo carinho. Tão acolhedores, tão fundamentais. Sempre perguntando como vão os estudos e incentivando. Obrigada.

Ao Taliton ♥ por todo o amor e companheirismo e a família Irineu por me acolherem com tanto carinho, pelos inúmeros almoços de domingo e agradável convivência. Obrigada.

Pela amizade de muitas pessoas especiais que acompanharam a construção desse trabalho. Obrigada a vocês que compartilharam comigo meus melhores e piores momentos. As autênticas, determinadas e inspiradoras amigas: Cláudia, Ana Paula (Raio), Aline e Rafa Rauber, agradeço por me lembrarem, principalmente nos últimos tempos, que o fundo do poço não é o meu lugar. Aos rapazes: Felipe Rafael, Ranulfo, Reginaldo, Geovani, Ramiro, Jonathan e Márcio obrigada pela amizade, obrigada pela disposição em me ouvir.

Ao professor Dr. Michael J. Lemke (University of Illinois Springfield) pela cooperação com a pesquisa e amostras dos lagos norte-americanos.

Aos Doutores Luiz Felipe M. Velho, Hugo Sarmiento, Jascieli Carla Bortolini, Weliton José da Silva, Fábio Lansac-Tôha e Rogério Krupek pela disposição em compor a banca examinadora desta tese.

À Deus por me conceder a serenidade necessária para aceitar as coisas que não posso modificar, a coragem, para modificar aquelas que posso e sabedoria, para conhecer a diferença entre elas.

Sempre estudei em instituições públicas de ensino, portanto não poderia deixar de agradecer a todos que de alguma forma zelam pela qualidade do ensino público e cooperam para implantar políticas de inclusão social e distribuição de renda neste país ainda tão desigual.

À você leitor, que de alguma forma chegou até essas linhas, tudo isso foi feito para você. Obrigada.

“O correr da vida embrulha tudo, a vida é assim: esquenta e esfria, aperta e daí afrouxa, sossega e depois desinquieta. O que ela quer da gente é coragem. O que Deus quer é ver a gente aprendendo a ser capaz de ficar alegre a mais, no meio da alegria, e inda mais alegre ainda no meio da tristeza! Só assim de repente, na horinha em que se quer, de propósito – por coragem. Será? Era o que eu às vezes achava. Ao clarear do dia.”

João Guimarães Rosa.

Traços e grupos funcionais do fitoplâncton na avaliação da redundância funcional e restauração lacustre em planícies de inundação

RESUMO GERAL

Comunidades biológicas não são combinações aleatórias de espécies e sim o resultado de diversos processos que incluem fatores abióticos, interações bióticas e dispersão. As ações antrópicas têm afetado a estrutura e funcionamento das comunidades ecológicas em ritmo acelerado. A comunidade fitoplanctônica representa o principal produtor primário dos ambientes aquáticos, portanto fatores que interferem na sua estrutura e dinâmica, também podem causar impactos nos demais níveis tróficos do ecossistema. Nessa perspectiva, a redundância funcional foi tema central da primeira abordagem, cujo objetivo foi investigar a resposta da redundância de comunidades fitoplanctônicas, diante de fatores ambientais, quando medida para grupos e traços funcionais. Para isso utilizou-se seis anos de dados coletados trimestralmente (2008 a 2013) referentes a dois lagos temperados e três subtropicais. Traços e grupos foram eficientes para medir esse atributo, entretanto os traços foram mais eficientes quando o processo estruturador das comunidades foi a filtragem ambiental. Os traços funcionais do fitoplâncton explicaram de maneira mais eficaz a relação entre redundância e ambiente. Na segunda abordagem, avaliou-se a influência da hidrodinâmica, paisagem e recursos sob a estrutura da comunidade fitoplanctônica durante um processo de restauração de um lago de planície de inundação. Como esperado, os fatores relacionados a hidrodinâmica e aos recursos (luz e nutrientes) foram determinantes para o biovolume e densidade. A importância relativa da paisagem para os atributos da comunidade aumentou ao longo do tempo de restauração. Cianobactérias foram dominantes no início da restauração, seguidas de fitoflagelados e diatomáceas. Com o objetivo de divulgar a ciência, a terceira abordagem apresenta conceitos básicos do fitoplâncton e agrupa os principais resultados referentes a redundância funcional e restauração lacustre. Enfatiza-se o uso de traços e grupos funcionais do fitoplâncton como uma importante ferramenta para o desenvolvimento da ecologia de comunidades e para projetos de restauração e manejo dos ecossistemas aquáticos.

Palavras-chave: Microalgas. Cianobactéria. Filtros ambientais. Convergência de traços. Diversidade funcional.

Phytoplankton traits and functional groups in the evaluation of functional redundancy and lake restoration in floodplains

ABSTRACT

Biological communities derive not from a random distribution of organisms but are the result of many processes that include abiotic factors, biotic interactions, and dispersion. The impact of human activities has affected the structure and functioning of ecological communities at an accelerated pace. The phytoplankton community represents a major primary producer of aquatic environments, therefore factors that interfere with its structure and dynamics can also impact other trophic levels in the ecosystem. In this perspective, functional redundancy was the central theme of the first paper, whose aim was to investigate the response of redundancy in phytoplankton communities to environmental factors, when measured for functional groups and functional traits. For this, six years of data collected quarterly (2008 to 2013) from two temperate and three subtropical lakes were used. Traits and groups were efficient to measure this attribute, however, the traits were more efficient when the structuring process of the communities was the environmental filtering. The functional traits most effectively explain the relationship between redundancy and environment. In the second paper, the influence of hydrodynamics, landscape and resources on the structure of the phytoplankton community during a floodplain lake restoration process was evaluated. As expected, factors related to hydrodynamics and resources (light and nutrients) were determinants for biovolume and density. The relative importance of landscape to community attributes increased over time of restoration. Cyanobacteria were dominant at the beginning of the restoration process, followed by phytoflagellates and diatoms. Aiming to disseminate science, the third article presents basic concepts of phytoplankton ecology and the main results related to the themes of the two scientific papers. In summary, the functional approach in phytoplankton ecology stands out as an important tool for the development of community ecology and for restoration and management of aquatic ecosystems projects.

Keywords: Microalgae. Cyanobacteria. Environmental filters. Traits convergence. Functional diversity.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações:

Hydrobiologia. Disponível em:

<<https://www.springer.com/journal/10750>>

Bioika. Disponível em:

<<https://revistabioika.org/pt/submissoes/>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	14
	REFERÊNCIAS	17
2	TRAÇOS, GRUPOS E A REDUNDÂNCIA FUNCIONAL DE COMUNIDADES FITOPLANCTÔNICAS	21
2.1	Introdução	23
2.2	Materiais e Métodos	25
2.2.1	Local de estudo	25
2.2.2	Metodologia de campo e laboratório	27
2.2.3	Análise de dados	29
2.2.3.1	<i>Caracterização ambiental</i>	29
2.2.3.2	<i>Cálculo da redundância funcional para traços e grupos</i>	29
2.2.3.3	<i>Cálculo da redundância funcional em comunidades estruturadas por fatores determinísticos</i>	30
2.2.3.4	Cálculo da relação entre variáveis abióticas e redundância funcional	32
2.3	Resultados	32
2.3.1	Lagos subtropicais e temperados	32
2.3.2	Composição e biovolume	33
2.3.3	Redundância funcional	34
2.3.4	Relação entre variáveis abióticas e redundância funcional	37
2.4	Discussão	39
2.4.1	Redundância funcional	39
2.4.2	Relação entre variáveis abióticas e redundância funcional	40
	REFERÊNCIAS	44
	APÊNDICES	52
3	HIDRODINÂMICA E RECURSOS COMO FATORES INFLUENTES NA SUCESSÃO FITOPLANCTÔNICA DURANTE A RESTAURAÇÃO LACUSTRE	56
3.1	Introdução	58
3.2	Materiais e Métodos	61
3.2.1	Área de estudo	61
3.2.2	Métodos de amostragem e laboratório	62

3.2.3	Análise dos dados.....	64
3.3	Resultados	66
3.3.1	Caracterização ambiental	66
3.3.2	Fitoplâncton	69
3.3.3	Partição da variância	71
3.4	Discussão	72
	APÊNDICES	77
	REFERÊNCIAS.....	80
4	PEQUENOS E FUNDAMENTAIS, O QUE O FITOPLÂNCTON FAZ PELA ECOLOGIA?.....	86
	REFERÊNCIAS.....	91
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	92
	ANEXO A - Artigos científicos publicados durante o período de desenvolvimento do doutorado que contribuíram para a execução desta tese...94	

1 INTRODUÇÃO GERAL

Os ecossistemas de água doce fornecem serviços essenciais para a população humana incluindo alimentos, energia, irrigação e proteção contra secas e inundações. Além disso, lagos, rios e áreas alagadas também constituem o *habitat* de muitas plantas e animais (Häder et al., 2020). No entanto, as atividades antrópicas provocam, cada vez mais, impactos deletérios a esses ecossistemas e comprometem sua estrutura e funcionamento. Diante desse cenário a assembleia geral das nações unidas (ONU) declarou o período 2021 à 2030 como a década da restauração de ecossistemas. Restaurar ecossistemas degradados contribui para impulsionar a estabilidade climática, a segurança alimentar, o abastecimento de água e a conservação da biodiversidade (Álvarez-Yépiz, 2020).

O fitoplâncton é um importante componente dos ecossistemas aquáticos. Este grupo de microrganismos polifiléticos, amplamente mas não exclusivamente foto-autotróficos, composto por microalgas e bactérias fotossintetizantes (Naselli-flores et al., 2021) é considerado o principal produtor primário dos ambientes aquáticos. O fitoplâncton possui diferentes requerimentos e modos de aquisição de elementos químicos como carbono, nitrogênio, fósforo e sílica (Litchman & Klausmeier, 2008). Portanto, padrões de riqueza, diversidade e abundância dessa comunidade, afetam diretamente teias tróficas e os ciclos biogeoquímicos (Pančić & Kjørboe, 2018).

Para prever a dinâmica das comunidades biológicas, incluindo a fitoplanctônica, diante dos impactos causados pelas ações humanas, precisamos antes entender os mecanismos que controlam a estrutura, montagem e funcionamento das comunidades (Adrian et al., 2009; Heino et al., 2020). Na perspectiva teórica da ecologia de comunidades, as combinações de espécies encontradas na natureza, não são aleatórias, e sim o resultado de diversas forças atuantes, que podem ser organizadas em quatro grupos: dispersão, deriva, especiação e seleção (Vellend, 2010; Heino et al., 2015; Kuczynski & Grenouillet, 2018).

A influência da dispersão dos organismos nas comunidades é o arcabouço da teoria de metacomunidades, que propõe que as comunidades locais são interligadas pela dispersão de múltiplas espécies potencialmente interativas (Leibold et al., 2004). A deriva é estudada pela visão da teoria neutra (Hubbell, 2001), na qual os indivíduos são considerados ecologicamente equivalentes sendo a estocasticidade demográfica considerada determinante na estruturação das comunidades. A especiação é estudada na perspectiva da ecologia histórica ou regional, que propõe que as comunidades são o resultado da evolução e de processos biogeográficos (Brown, 1995). A seleção é um processo estudado diante da

perspectiva da teoria de nicho (Chase & Leibold, 2003). Partindo dessa perspectiva determinística, as restrições impostas pelos fatores abióticos (filtros ambientais) e as interações entre os organismos, são propostas como os principais fatores que estruturam as características das comunidades (Chase, 2003; Menezes et al., 2016).

As medidas de diversidade funcional, baseadas no valor (abundância) e na variedade (composição) das espécies e das suas características ou traços funcionais (Petchey & Gaston, 2006; Laureto et al., 2015; Rudman et al., 2017), têm demonstrado eficiência na investigação dos processos determinísticos de seleção (McGill et al., 2006; Clark et al., 2012). A filtragem ambiental e a similaridade limitante, resultam em tendências diferentes nas distribuições de traços funcionais nas comunidades (Borics et al., 2020). Assume-se que as espécies coexistentes são mais semelhantes umas às outras do que o esperado ao acaso, pois as condições ambientais atuam como filtros e permitem que apenas um espectro estreito de características persista (Chase, 2010; Pavoine & Bonsall, 2011). Por outro lado, o princípio da similaridade limitante, prediz que a coexistência entre as espécies só é possível se houver determinada diferenciação ou especialização de nicho entre elas, ou uma grande oferta de recursos. Caso contrário, a competição, intensificada pela sobreposição de nicho, levaria a exclusão de espécies com menor potencial competitivo (MacArthur & Levins, 1967; Sobral & Cianciaruso, 2012; Hutchinson 1959). Assim, o limite de similaridade gera um padrão de dispersão de traços, o que resulta em comunidades com baixa redundância funcional (Borics et al 2020; MacArthur & Levins, 1967). Segundo a hipótese de dominância por estresse, em *habitats* que apresentam maior severidade ambiental (estresse ambiental), a filtragem ambiental tem maior importância para a estruturação da comunidade, do que a limitação por similaridade (Weiher & Keddy, 1995).

Nesse contexto, a divergência e a convergência de traços que emergem dos processos de filtragem ambiental e de similaridade limitante, afetam a medida do quão semelhante são os papéis funcionais existentes em uma comunidade, termo definido como redundância funcional (MacArthur & Levins, 1967; Rosenfeld, 2002; Cavender-Bares et al., 2009). Ecossistemas que apresentam alto grau de redundância funcional, são capazes de suportar variações, quando submetidos a alguma alteração ambiental (resistência) e retornar rapidamente a sua condição inicial (resiliência) (Rosenfeld, 2002; Townsend et al., 2010). Portanto, a redundância funcional é uma característica das comunidades biológicas de relevante importância para a conservação e manutenção dos serviços ecossistêmicos (Loreau, 2004; Laliberté et al., 2010; Feit et al., 2019).

Para a comunidade fitoplanctônica os traços funcionais foram delimitados com base em eixos ecológicos relevantes, como a aquisição de recursos (luz e nutrientes), reprodução e estratégias para evitar a predação (Litchman & Klausmeier, 2008). Observando os traços morfológicos, fisiológicos, comportamentais e as preferências de *habitat*, também foram desenvolvidos agrupamentos funcionais, que reúnem espécies funcionalmente semelhantes e indicam estratégias ecológicas para determinadas condições de *habitat* (Margalef, 1978; Reynolds et al., 2002; Litchman & Klausmeier, 2008). Como exemplos de agrupamentos funcionais consolidados e utilizados extensivamente na ecologia do fitoplâncton, podemos citar os grupos funcionais baseados em morfologia (GFBM), que consideram aspectos morfológicos de fácil identificação como tamanho, presença de flagelos e espinhos (Reynolds et al., 2002; Kruk et al., 2010; Kruk et al., 2021).

Ações que visam restaurar os serviços ecossistêmicos de ambientes lacustres normalmente incluem o monitoramento do biovolume, densidade e diversidade do fitoplâncton em seus projetos (Wiśniewska & Luścińska, 2012; Leruste et al., 2016; Kozak et al., 2017; Rosińska et al., 2017). Aspectos desejados em restaurações lacustres, como a diminuição do grau de trofia e a prevenção de florações de algas potencialmente tóxicas, estão intimamente ligados a dinâmica da comunidade fitoplanctônica (Qin et al., 2015; Rosińska et al., 2017). A abordagem funcional, aliada aos principais atributos da comunidade fitoplanctônica, pode fornecer uma melhor compreensão da influência dos fatores ambientais durante um processo de restauração lacustre.

Tendo em vista os aspectos mencionados sobre os impactos das atividades humanas nos ecossistemas, a importância da comunidade fitoplanctônica e o desenvolvimento da pesquisa sobre aspectos funcionais das comunidades biológicas, esta tese inclui duas vertentes que compartilham uma abordagem funcional da comunidade fitoplanctônica em lagos rasos de planície de inundação. A primeira abordagem discute a importância dos traços e grupos funcionais para medir os padrões de redundância funcional em comunidades fitoplanctônicas de diferentes regiões climáticas. A segunda abordagem contempla a influência da hidrodinâmica, recursos e paisagem nos principais atributos ecológicos da comunidade fitoplanctônica ao longo de um processo de restauração lacustre.

A necessidade de compreender os sistemas naturais se torna cada vez mais urgente a medida que o uso não sustentável dos recursos naturais, aliado ao crescimento da população humana compromete a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas (Francis, 2015; Green et al., 2015). A ciência tem avançado, e novos conceitos sobre a ecologia de comunidades, ecossistemas e populações têm surgido (Carmel et al., 2013; Heino et al., 2015). Entretanto,

os problemas ambientais só serão amenizados com a conscientização e apoio da sociedade em geral. A participação ativa da sociedade no debate sobre problemas ambientais possibilita que políticas públicas sejam implantadas para a proteção e mitigação de danos causados a natureza. Para possibilitar maior entendimento e engajamento da população sobre a ecologia e a conservação ambiental é necessário traduzir os conteúdos científicos e de linguagem específica, produzidos na academia, para uma linguagem mais acessível, ou seja, é necessário divulgar ou popularizar a ciência (Vörösmarty et al., 2018). Portanto, elaborou-se também um artigo de divulgação científica, em linguagem simples, que incorpora as duas abordagens científicas citadas acima.

REFERÊNCIAS

- Adrian, R., C. M. O'Reilly, H. Zagarese, S. B. Baines, & O. Dag, 2009. Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and Oceanography* 54: 2283–2297.
- Álvarez-Yépez, J. C., 2020. Restoration ecology in the Anthropocene: learning from responses of tropical forests to extreme disturbance events. *Restoration Ecology* 28: 271–276.
- Borics, G., V. B-Béres, I. Bácsi, B. A. Lukács, E. T-Krasznai, Z. Botta-Dukát, & G. Várbíró, 2020. Trait convergence and trait divergence in lake phytoplankton reflect community assembly rules. *Scientific Reports Nature Publishing Group UK* 10: 1–11, <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76645-7>.
- Brown, J. H., 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Carmel, Y., R. Kent, A. Bar-Massada, L. Blank, J. Liberzon, O. Nezer, G. Sapir, & R. Federman, 2013. Trends in Ecological Research during the Last Three Decades - A Systematic Review. *PLoS ONE* 8:.
- Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. A. Fine, & S. W. Kembel, 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693–715, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19473217>.
- Chase, J. M., 2003. Community assembly: when should history matter?. *Oecologia* , 489–498.
- Chase, J. M., 2010. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science* 328: 1388–1391.
- Chase, J. M., & M. A. Leibold, 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago and London.
- Clark, C. M., D. F. B. Flynn, B. J. Butterfield, & P. B. Reich, 2012. Testing the Link between Functional Diversity and Ecosystem Functioning in a Minnesota Grassland Experiment. *PLoS ONE* 7:.
- Feit, B., N. Blüthgen, M. Traugott, & M. Jonsson, 2019. Resilience of ecosystem processes: a new approach shows that functional redundancy of biological control services is reduced by landscape simplification. *Ecology Letters Blackwell Publishing Ltd* 22: 1568–1577.
- Francis, R. A., 2015. *The Impacts of Modern Warfare on Freshwater Ecosystems*.

Environmental Management 48: 985–999.

Green, P. A., C. J. Vörösmarty, I. Harrison, T. Farrell, L. Sáenz, & B. M. Fekete, 2015. Freshwater ecosystem services supporting humans: Pivoting from water crisis to water solutions. *Global Environmental Change Elsevier Ltd* 34: 108–118, <http://dx.doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2015.06.007>.

Häder, D. P., A. T. Banaszak, V. E. Villafaña, M. A. Narvarte, R. A. González, & E. W. Helbling, 2020. Anthropogenic pollution of aquatic ecosystems: Emerging problems with global implications. *Science of the Total Environment Elsevier B.V.* 713: 136586, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136586>.

Heino, J., J. Alahuhta, L. M. Bini, Y. Cai, A. S. Heiskanen, S. Hellsten, P. Kortelainen, N. Kotamäki, K. T. Tolonen, P. Vihervaara, A. Vilmi, & D. G. Angeler, 2020. Lakes in the era of global change: moving beyond single-lake thinking in maintaining biodiversity and ecosystem services. *Biological Reviews* 96: 89–106.

Heino, J., A. S. Melo, T. Siqueira, J. Soininen, S. Valanko, & L. M. Bini, 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* 60: 845–869.

Hubbell, S. P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Kozak, A., R. Goldyn, R. Dondajewska, K. Kowalczywska-Madura, & T. Holona, 2017. Changes in phytoplankton and water quality during sustainable restoration of an Urban lake used for recreation and water supply. *Water (Switzerland)* 9.

Kruk, C., M. Devercelli, & V. L. Huszar, 2021. Reynolds Functional Groups : a trait-based pathway from patterns to predictions. *Hydrobiologia Springer International Publishing* 848: 113–129, <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04340-9>.

Kruk, C., V. L. M. Huszar, E. T. H. M. Peeters, S. Bonilla, L. Costa, M. Lüring, C. S. Reynolds, & M. Scheffer, 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology* 55: 614–627, <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2427.2009.02298.x>.

Kuczynski, L., & G. Grenouillet, 2018. Community disassembly under global change: Evidence in favor of the stress-dominance hypothesis. *Global Change Biology* 24: 4417–4427.

Laliberté, E., J. A. Wells, F. Declerck, D. J. Metcalfe, C. P. Catterall, C. Queiroz, I. Aubin, S. P. Bonser, Y. Ding, J. M. Fraterrigo, S. McNamara, J. W. Morgan, D. S. Merlos, P. A. Vesk, & M. M. Mayfield, 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13: 76–86.

Laureto, L. M. O., M. V. Cianciaruso, & D. S. M. Samia, 2015. Functional diversity: An overview of its history and applicability. *Natureza e Conservacao Associação Brasileira de Ciência Ecológica e Conservação* 13: 112–116, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ncon.2015.11.001>.

Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, & A. Gonzalez, 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.

Leruste, A., N. Malet, D. Munaron, V. Derolez, E. Hatey, Y. Collos, R. De Wit, & B. Bec, 2016. First steps of ecological restoration in Mediterranean lagoons: Shifts in phytoplankton

- communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science Elsevier Ltd* 180: 190–203, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2016.06.029>.
- Litchman, E., & C. A. Klausmeier, 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 615–639.
- Loreau, M., 2004. Does functional redundancy exist?. *Oikos* 104: 606–611.
- MacArthur, R., & R. Levins, 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of Coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377–385.
- Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1: 493–509.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, & M. Westoby, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178–185.
- Menezes, B. S., F. R. Martins, & F. S. Araújo, 2016. Montagem de comunidades: Conceitos, domínio e estrutura teórica. *Oecologia Australis* 20: 1–17.
- Naselli-flores, L., T. Zohary, & J. Padisák, 2021. Life in suspension and its impact on phytoplankton morphology : an homage to Colin S . Reynolds. *Hydrobiologia* 848: 7–30.
- Pančić, M., & T. Kiørboe, 2018. Phytoplankton defence mechanisms: traits and trade-offs. *Biological Reviews* 93: 1269–1303.
- Pavoine, S., & M. B. Bonsall, 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews* 86: 792–812.
- Petchey, O. L., & K. J. Gaston, 2006. Reviews and Functional diversity : back to basics and looking forward. *Ecology letters* 9: 741–758.
- Qin, B., W. Li, G. Zhu, Y. Zhang, T. Wu, & G. Gao, 2015. Cyanobacterial bloom management through integrated monitoring and forecasting in large shallow eutrophic Lake Taihu (China). *Journal of Hazardous Materials Elsevier B.V.* 287: 356–363, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.01.047>.
- Reynolds, C. S., V. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores, & S. Melo, 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24: 417–428.
- Rosenfeld, J. S., 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98: 156–162.
- Rosińska, J., A. Kozak, R. Dondajewska, & R. Gołdyn, 2017. Cyanobacteria blooms before and during the restoration process of a shallow urban lake. *Journal of Environmental Management* 198: 340–347.
- Rudman, S. M., M. Kreitzman, K. M. A. Chan, & D. Schluter, 2017. Ecosystem Services: Rapid Evolution and the Provision of Ecosystem Services. *Trends in Ecology and Evolution Elsevier Ltd* 32: 403–415, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.019>.
- Sobral, F. L., & M. V. Cianciaruso, 2012. Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (Re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal* 28: 617–631.
- Towsend, C. R., M. Begon, & J. L. Harper, 2010. *Fundamentos em ecologia*. Porto Alegre.

Vellend, M., 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *Quarterly Review of Biology* 85: 183–206.

Vörösmarty, C. J., V. Rodríguez Osuna, A. D. Cak, A. Bhaduri, S. E. Bunn, F. Corsi, J. Gastelumendi, P. Green, I. Harrison, R. Lawford, P. J. Marcotullio, M. McClain, R. McDonald, P. McIntyre, M. Palmer, R. D. Robarts, A. Szöllösi-Nagy, Z. Tessler, & S. Uhlenbrook, 2018. Ecosystem-based water security and the Sustainable Development Goals (SDGs). *Ecohydrology and Hydrobiology* 18: 317–333.

Weiher, E., & P. A. Keddy, 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old pattern. *Oikos* 74: 159–164.

Wiśniewska, M., & M. Luścińska, 2012. Long-term changes in the phytoplankton of Lake Charzykowskie. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 41: 90–98.

2 TRAÇOS, GRUPOS E A REDUNDÂNCIA FUNCIONAL DE COMUNIDADES FITOPLANCTÔNICAS

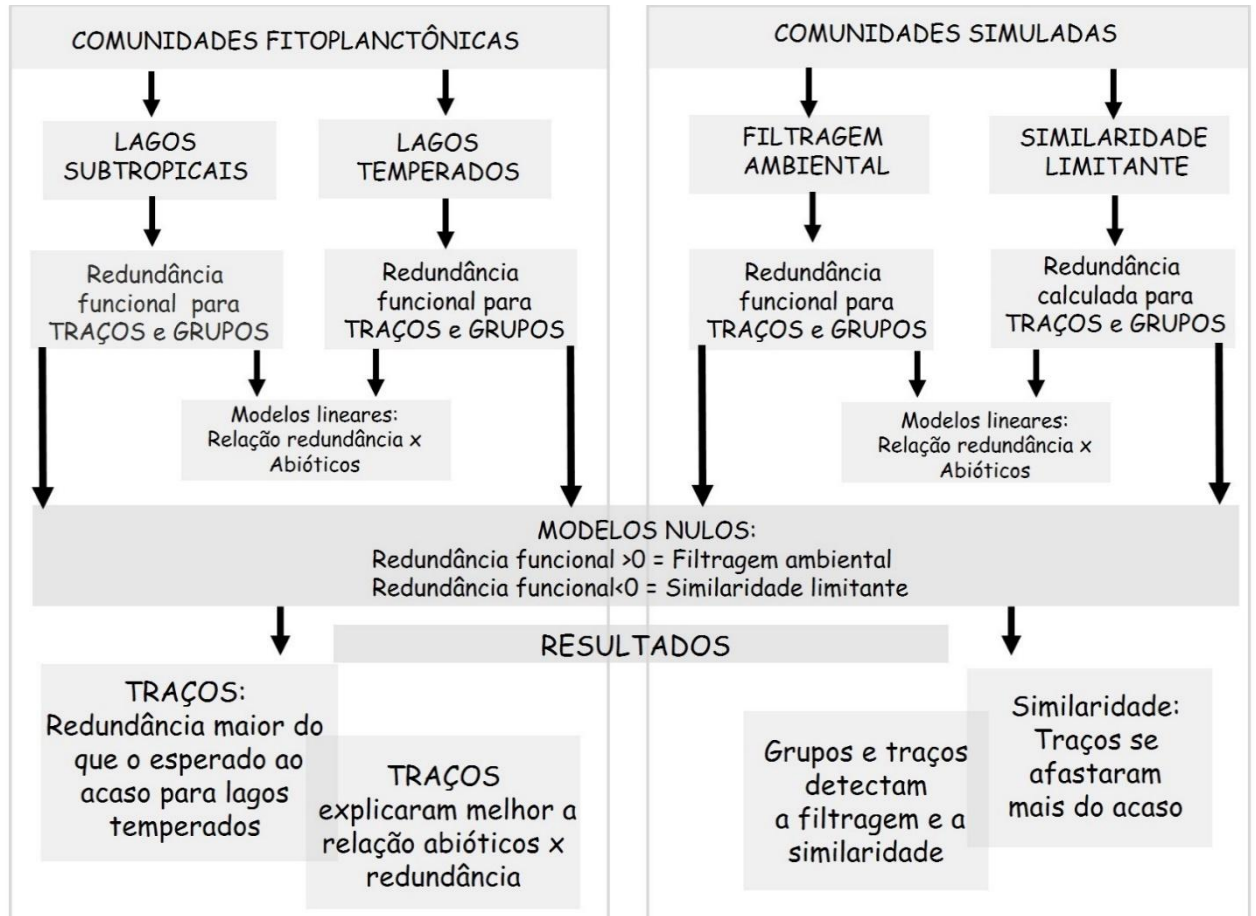
RESUMO

As comunidades fitoplanctônicas podem ser estudadas utilizando-se traços ou agrupamentos funcionais. Tem sido proposto que a utilização de traços funcionais individuais, podem determinar de maneira mais precisa a variação da redundância funcional. Aqui comparamos a resposta da redundância funcional de comunidades fitoplanctônicas diante de fatores ambientais, quando medida para grupos e traços funcionais. Para isso foram utilizados seis anos de dados coletados trimestralmente (2008 a 2013) de dois lagos temperados e três subtropicais ($n = 111$). Índices de redundância foram calculados para Grupos Funcionais Baseados em Morfologia (GFBM) e para traços funcionais. Os resultados foram contrastados com modelos nulos. Considerando fatores como a variabilidade encontrada dentro de cada grupo funcional, nossa hipótese propõe que a utilização dos grupos funcionais, forneça uma medida de redundância funcional mais perto da estocasticidade e uma menor explicação diante das variáveis ambientais, quando comparada aos traços. Para comunidades simuladas e conforme o esperado, grupos e traços funcionais capturaram a assinatura dos processos que determinam a montagem da comunidade (similaridade limitante e filtragem ambiental). Observou-se maior redundância para filtragem ambiental e menor para similaridade limitante do que o esperado ao acaso. A redundância funcional em lagos temperados diferiu do acaso quando computada para traços, o que sugere predomínio da filtragem ambiental. Para grupos funcionais, a redundância observada não diferiu da gerada aleatoriamente. A relação redundância funcional-fatores abióticos foi melhor explicada para traços. Essas relações variaram entre as regiões climáticas, entretanto maiores temperaturas afetaram negativamente a redundância funcional em ambos os lagos. Conclui-se que traços e grupos são eficientes para medir a redundância funcional, entretanto os traços são mais eficientes quando o processo estruturador das comunidades é a filtragem ambiental.

Palavras – chave: microalgas, planície de inundação, lagos rasos, similaridade limitante, filtros ambientais.

TRAÇOS, GRUPOS E A REDUNDÂNCIA FUNCIONAL DE COMUNIDADES FITOPLANCTÔNICAS

RESUMO GRÁFICO



2.1 Introdução

Os padrões de riqueza e abundância das espécies na natureza, sugerem que as comunidades não são combinações aleatórias de espécies e sim o resultado de diversos processos que envolvem dispersão, fatores abióticos e interações bióticas (Heino et al., 2015; Kuczynski & Grenouillet, 2018). Entretanto as ações humanas, (e. g. fragmentação de *habitats* e aquecimento global) tem causado consideráveis efeitos negativos nas comunidades biológicas e conseqüentemente na integridade dos ecossistemas (Hooper et al., 2005; Garland et al., 2021). Diante desse cenário e na busca por conciliar desenvolvimento social com a integridade dos ecossistemas, compreender como as comunidades biológicas são moldadas e como respondem aos impactos ambientais tem sido um dos principais objetivos da ecologia (Adrian et al., 2009; Woodward et al., 2010).

Nesse contexto, a redundância funcional, definida como, o grau de similaridade funcional que as espécies apresentam em determinado local, é uma característica das comunidades biológicas de relevante importância para a conservação e manutenção dos serviços ecossistêmicos (Loreau, 2004; Laliberté et al., 2010; Feit et al., 2019). Ecossistemas que apresentam alto grau de redundância funcional sustentam suas funções e processos por mais tempo, mesmo sob declínio ou extinção de espécies, ou seja, a redundância funcional confere aos ecossistemas maior resistência e resiliência (Rosenfeld, 2002; Townsend et al., 2010). Assim, compreender os padrões de redundância funcional das diferentes comunidades biológicas pode servir como ferramenta para auxiliar programas de manejo e conservação ambiental (Cadotte et al., 2011).

Inúmeras pesquisas e associações têm sido descritas sobre mecanismos que geram a redundância funcional em comunidades aquáticas entretanto, alguns aspectos ainda são pouco compreendidos (Kruk et al., 2016; Zhong et al., 2020). A relação positiva entre riqueza e redundância funcional, onde o maior número de espécies desempenha funções semelhantes, foi demonstrada em diversos ecossistemas (Cooke et al., 2019). Em contraste, quando as espécies se agrupam desproporcionalmente em algumas funções ecossistêmicas particulares, essa relação positiva pode não existir (Mouillot et al., 2014). Diante disso, mesmo ecossistemas com maior riqueza taxonômica podem ser tão vulneráveis à perda de funções quanto os de menor riqueza.

Além dessa relação com a riqueza de espécies, os padrões de redundância funcional também podem indicar quais potenciais processos ecológicos (e. g. filtragem ambiental ou similaridade limitante) exercem maior influência na estruturação das comunidades (Cavender-Bares et al., 2009). Quando novas condições ambientais são impostas, apenas aqueles

organismos capazes de se adaptar sobrevivem (filtragem ambiental). Assim, assume-se que as espécies coexistentes são mais semelhantes umas às outras do que o esperado ao acaso, pois as condições ambientais permitem que apenas um espectro estreito de características persista (coexistência de espécies similares funcionalmente) e isso causa alta redundância funcional (Chase, 2010; Pavoine & Bonsall, 2011). Por outro lado, o princípio da similaridade limitante, assume que a coexistência de duas espécies não é possível se a sobreposição de nicho for muito grande, ou seja, a exclusão competitiva restringe a similaridade de espécies coocorrentes e isso resulta em divergência de características com redundância funcional menor do que o esperado ao acaso (coexistência de espécies dissimilares) (MacArthur & Levins, 1967; Sobral & Cianciaruso, 2012). Tais processos não são mutuamente exclusivos e podem acontecer simultaneamente, em menor ou maior grau, conforme as características de cada comunidade (Weiher et al., 2011; Borics et al., 2020; Ford & Roberts, 2020).

Os padrões de redundância funcional variam entre regiões climáticas e grupos de organismos (Kruk et al., 2016; Santana et al., 2018). Para os organismos fitoplanctônicos, têm sido proposto que as condições climáticas mais estáveis dos lagos tropicais favorecem nichos específicos com espécies redundantes (alta redundância funcional). Enquanto as regiões temperadas, abrigam menos espécies, mas com maior variabilidade de traços (baixa redundância funcional) (Kruk et al., 2016). Alta redundância funcional também tem sido sugerida para as florestas tropicais onde a alta riqueza, consiste em grande parte, de espécies funcionalmente redundantes (Fauset et al., 2015; Scheffer et al., 2015).

A observação de que os fatores bióticos e abióticos atuam mais fortemente nos traços funcionais do que nas espécies em si, possibilitou o desenvolvimento de novas abordagens para a ecologia do fitoplâncton (Reynolds et al., 2002; Litchman & Klausmeier, 2008; Salmaso et al., 2015). Traços funcionais são as características mensuráveis de caráter morfológico, fisiológico ou comportamental dos organismos que afetam sua capacidade de sobreviver e reproduzir no ambiente (Violle et al., 2007; Brasil & Huszar, 2011). Os traços são utilizados para classificar as espécies de acordo com suas tolerâncias e sensibilidades às variações ambientais e definir os grupos funcionais no fitoplâncton (Reynolds et al., 2002; Salmaso & Padisak, 2007; Kruk et al., 2010; Rangel et al., 2016; Kruk et al., 2017; Naselli-flores et al., 2021).

Grupos e traços funcionais melhoram a compreensão e a previsão das respostas da comunidade fitoplanctônica frente às mudanças ambientais, quase sempre com desempenho superior a abordagem puramente taxonômica (Kruk et al., 2011; Abonyi et al., 2018). Algumas vezes, grupos têm apresentado resultados até melhores que o uso de traços

funcionais (Kruk et al., 2011). Entretanto, apesar de amplamente difundidos na ecologia do fitoplâncton a utilização de grupos funcionais, para a avaliar padrões de redundância dessa comunidade, tem sido alvo de críticas (Petchey et al., 2004; Carmona et al., 2016; Ricotta et al., 2016). As espécies dentro de cada grupo funcional respondem de maneira semelhante aos fatores ambientais, portanto todas as espécies dentro de um grupo são consideradas equivalentes ecológicos e conseqüentemente as espécies de diferentes grupos são consideradas funcionalmente dissimilares (Salmaso et al., 2015; Mutshinda et al., 2016). Por outro lado, tem sido proposto que a utilização de traços funcionais individuais, podem determinar de maneira mais precisa a variação da redundância funcional nas comunidades e a relação com as variáveis ambientais (Petchey et al., 2004).

Portanto, considerando a importância da redundância funcional para a resiliência e resistência dos ecossistemas e o fitoplâncton como principal produtor primário, nosso objetivo foi comparar a resposta da redundância funcional de comunidades fitoplanctônicas, diante de fatores ambientais, quando medida para grupos e traços funcionais. Para isso, foram utilizados padrões de redundância funcional calculados usando grupos funcionais baseados em morfologia (GFBM) e traços funcionais dos organismos fitoplanctônicos de regiões climáticas distintas (temperada e subtropical). Considerando fatores como a variabilidade de traços encontrada dentro de cada grupo funcional, nossa hipótese propõe que a utilização dos grupos funcionais, forneça uma medida de redundância funcional mais perto da estocasticidade e uma menor explicação diante das variáveis ambientais quando comparada aos traços funcionais.

2.2 Materiais e métodos

2.2.1 Local de estudo

Foram analisados cinco lagos, localizados em planícies de inundação de região subtropical (três lagos) e temperada (dois lagos) (Figura 01 e Apêndice A). Os lagos são rasos, isolados e sujeitos à forte influência do nível de água do rio principal. As flutuações do nível de água, em ambos os sistemas, são fortemente reguladas por barragens a montante de suas bacias hidrográficas (Roberto et al., 2009; Sparks et al., 2017). A seleção de lagos de diferentes regiões climáticas nos permitiu investigar os padrões de redundância funcional em uma ampla variabilidade ambiental.

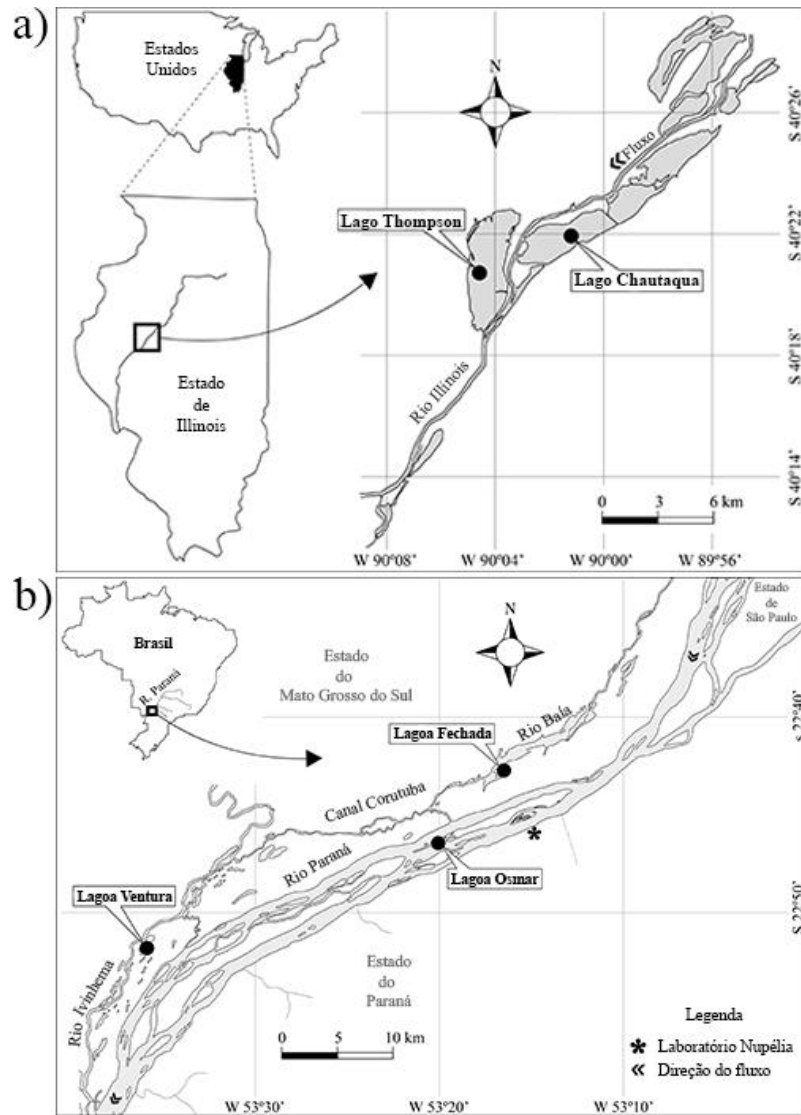


Figura 01: Localização dos lagos temperados (Lago Thompson – T1 e Chautauqua – T2) na planície de inundação do rio Illinois (a) e lagos subtropicais (Lago Fechada – S1, Osmar – S2 e Ventura -S3), na planície de inundação do alto rio Paraná (b).

A bacia do rio Paraná cobre uma área de aproximadamente 802.150 km² no Brasil. Os lagos subtropicais (Fechada – S1, Osmar – S2 e Ventura – S3) estão localizados na planície de inundação do alto rio Paraná, no último trecho livre de barramento (Figura 1b). Esta planície abrange cerca de 230 km de extensão, 20 km de largura. O regime hidrológico é caracterizado por um período seco (junho a setembro) e um período chuvoso (outubro a fevereiro) (Souza-Filho, 2009).

O rio Illinois nasce da confluência dos rios Kankakee e Des Plaines no nordeste do Estado de Illinois e drena 73,038 km² enquanto flui 439 km para o rio Mississippi (Starrett, 1972). Os lagos Thompson (T1) e Chautauqua (T2) estão localizados em uma área de restauração ecológica de 5,592 hectares denominada Emiquon, que compreende a Reserva Emiquon e os Refúgios Nacionais de Vida Selvagem de Emiquon e Chautauqua (Figura 1a).

O complexo Emiquon estabelece um corredor de 8,5 km de largura através do planície de inundação e se estende 13,5 km de comprimento a jusante (Lemke et al., 2017).

2.2.2 Metodologia de campo e laboratório

As amostragens das variáveis ambientais e do fitoplâncton ocorreram entre 2008 a 2013. A amostragem em T2 ocorreu quinzenalmente em 2008. Os demais lagos foram amostrados ao menos quatro vezes por ano ($n = 111$) no período de águas baixas (junho-setembro) e águas altas (outubro a maio) para os lagos subtropicais e no período de águas baixas (setembro a fevereiro) e águas altas (março a agosto) para os lagos temperados.

O fitoplâncton foi coletado diretamente com frascos à sub-superfície na região limnética dos lagos e a fixação ocorreu com solução de lugol acético (Bicudo & Menezes, 2006). A identificação dos táxons foi feita pelo mesma equipe de pesquisadores utilizando literatura especializada de acordo com os critérios de Bicudo & Bicudo, 1970; Komarék & Fott, 1983; Krammer & Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991). A análise quantitativa das amostras de fitoplâncton seguiu o método de contagem em transectos aleatórios em microscópio invertido (Utermöhl, 1958). O cálculo da densidade foi realizado de acordo com APHA (2005) e o resultado expresso em indivíduos (células, cenóbios, colônias ou filamentos) por mililitro.

O biovolume foi estimado multiplicando-se a densidade de cada táxon por seu respectivo volume. O volume celular foi calculado a partir de modelos geométricos aproximados à forma das células (Sun & Liu, 2003).

Todos os táxons fitoplanctônicos foram enquadrados em grupos funcionais com base em características morfológicas (GFBM), como volume e presença de flagelos (Kruk et al., 2010; Reynolds et al., 2014). O fitoplâncton foi enquadrado em oito GFBM. I: organismos pequenos com alta relação superfície volume; II: pequenos flagelados com envoltório celular de sílica; III: grandes filamentos com aerótopos, IV: organismos de tamanho médio sem características especializadas; V: flagelados unicelulares de tamanho médio a grande; VI: organismos não flagelados com envoltório celular de sílica; VII: grandes colônias mucilaginosas e VIII: cianobactérias fixadoras de nitrogênio.

Para o cálculo da redundância funcional foram utilizados traços funcionais relacionados aos eixos ecológicos do fitoplâncton (Weithoff, 2003; Longhi & Beisner, 2010) como traços morfológicos (razão superfície/volume, presença de setas, espinhos, mucilagem, processos), fisiológicos (capacidade de fixar nitrogênio, demanda por sílica),

comportamentais (tendência a formar cadeias ou colônias, motilidade celular e de história de vida (formas resistentes) (Tabela 01).

Tabela 01: Traços funcionais dos organismos fitoplanctônicos utilizados para o cálculo da redundância funcional em lagos subtropicais e temperados.

Dados	Tipo de traço	Traços	Medida do traço
Contínuos	Morfológico	Biovolume	mm ³
	Morfológico	Máxima dimensão linear (MDL)	µm
	Morfológico	Relação superfície: volume	
Catégoricos		Presença de sílica	0-1
	Comportamental/ Fisiológico	Potencial mixotrófico	0-1
	Fisiológico	Capacidade de fixação de nitrogênio	0-1
	Comportamental	Motilidade	Não móvel, flagelos, aerótopos
	Morfologia/ comportamental	Estruturas para evitar predação e ou sedimentação	Sem traços especializados, mucilagem, flagelos, cerdas flageladas, espinhos, processos Filamento, colonial, cenobial, unicelular, pseudofilamento, unicelular flagelado, colonial flagelado
	Morfológico	Formas de vida	
	Fisiológico História de vida	Pigmentos Formas de resistência	Clorofila -a, ficocianina, fucoxantina 0-1

Foram mensuradas as variáveis físicas e químicas da água, listadas na Tabela 02, com suas respectivas metodologias. A profundidade da zona de mistura (Z_{mis}) foi estimada a partir do perfil térmico. A relação zona eufótica: zona de mistura ($Z_{eu}:Z_{mis}$) foi utilizada como índice de disponibilidade de luz na zona de mistura (Jensen et al., 1994) e a relação zona de mistura: zona máxima ($Z_{mis}:Z_{max}$) foi utilizada para avaliar o regime de mistura da coluna de água. Os dados de nível da água foram fornecidos pela Agência Nacional de Águas (ANA) e Itaipú Binacional para o rio Paraná e *National Weather- Service Products* para o rio Illinois.

Tabela 02: Parâmetros físicos e químicos da água obtidas para caracterização limnológica dos lagos subtropicais e temperados entre o período de 2008 a 2013.

Variáveis Limnológicas	Metodologia
Temperatura da água - Temp (°C)	Oxímetro YSI
Profundidade – Zmax (m)	Ecobatímetro
Oxigênio dissolvido - OD (mg/L)	Oxímetro YSI
Zona eufótica - Z _{eu} (m)	Cole (1994)
Condutividade elétrica - CE ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	Potenciômetro digital
Potencial Hidrogeniônico - pH	Potenciômetro digital
Fósforo total - PT ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	Mackereth e colaboradores (1978)
Ortofosfato- PO ₄ ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	Mackereth e colaboradores (1978)
Nitrogênio Total -(NT) ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	Bergamin e colaboradores (1978)
Nitrato – N-NO ₃ ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	Giné e colaboradores (1980)
Amônio –N- NH ₄ ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	Koroleff (1976)

2.2.3 Análise de dados

Todas as análises foram conduzidas no programa R (R Development Core Team, 2020). Os pacotes e funções usados são citados para cada análise.

2.2.3.1 Caracterização ambiental

Foi calculada uma análise de componentes principais (*Principal Component Analysis* - PCA), usando a função “*vegan*” (Oksanen et al., 2012), a fim de sumarizar a variabilidade ambiental e identificar a existência de um padrão espacial e temporal para as variáveis limnológicas (Legendre & Legendre 1998). Os eixos foram selecionados de acordo com o critério de *broken-stick* (Jackson, 1993). As variáveis utilizadas para esta análise foram profundidade máxima, temperatura, oxigênio dissolvido, pH, relação zona eufótica: zona de mistura, fósforo solúvel reativo, amônio e nitrato.

2.2.3.2 Cálculo da redundância funcional para traços e grupos

Para os traços funcionais, a redundância funcional foi calculada usando a função ‘*uniqueness*’ de Ricotta e colaboradores (2016) (Apêndice B). Primeiro, foi calculada a dissimilaridade funcional entre cada par de espécies. Então, o número de espécies em cada assembleia (N) e a dissimilaridade esperada entre uma espécie *i* e um indivíduo escolhido aleatoriamente na comunidade (K_i) são usados para calcular uma medida de redundância funcional variando entre 0 e 1.

$$FRed_{tr} = \frac{1 - \sum_i k_i}{N-1}, \text{ onde } k_i = \sum_j \frac{1}{N * \delta_{ij}}$$

Para obter uma medida de redundância funcional na faixa de 0 e 1 para grupos funcionais, utilizou-se como referência o cálculo da redundância funcional de Mouillot e colaboradores (2014). Primeiro, em vez de usar um algoritmo para agrupar espécies em grupos funcionais ou entidades funcionais, usamos os grupos funcionais baseados em morfologia (GFBM). Em seguida, em vez de dividir o número de espécies pelo número de grupos funcionais (N / N_{gr}), utilizou-se:

$$RFun_{gr} = \frac{\max(SR)_{gr}}{SR},$$

onde $\max(SR)_{gr}$ é o número de espécies no grupo funcional com a maior riqueza de espécies e SR é a riqueza total de espécies na comunidade.

A redundância funcional observada foi comparada com valores de 9999 comunidades geradas aleatoriamente por nomes de táxons embaralhados para cada lago. Ao randomizar a identidade dos táxons, mantendo suas ocorrências e riqueza nas comunidades, as espécies foram designadas a diferentes grupos funcionais e a ter diferentes características. O tamanho do efeito padronizado (SES) foi usado como a medida de afastamento da redundância funcional observada para as comunidades geradas por montagem aleatória. O tamanho do efeito padronizado foi calculado como $(RFun_{obs} - RFun_{sim}) / \sigma RFun_{sim}$. As comunidades são consideradas menos redundantes funcionalmente do que o esperado aleatoriamente se o SES for significativamente < 0 . Caso contrário, $SES > 0$, indica comunidades com redundância funcional mais alta do que o esperado ao acaso.

2.2.3.3 Cálculo da redundância funcional em comunidades estruturadas por fatores determinísticos

Para investigar se a redundância funcional calculada a partir de grupos funcionais apresenta padrões mais próximos a estocasticidade, utilizou-se comunidades simuladas para determinar se a redundância funcional de grupos funcionais e de traços funcionais diferem na sua resposta frente a processos que podem determinar a montagem de comunidade (e.g. similaridade limitante e filtragem ambientais). As abordagens de Kraft e colaboradores (2007) e de Bello e colaboradores (2017) foram empregadas para simular a evolução de dez traços funcionais sob um processo aleatório para 100 espécies. Nos grupos, os traços simulados tiveram sinal filogenético de médio a alto. O sinal filogenético também foi considerado para

atender à suposição de que, sob filtragem ambiental, espécies com características semelhantes têm requisitos ambientais semelhantes, enquanto sob similaridade limitada, espécies ecologicamente semelhantes deveriam apresentar competição mais forte, embora evidências e críticas contra essas suposições tenham surgido (Mayfield & Levine, 2010; Narwani et al., 2013). Além disso, considerando que possíveis efeitos no número de traços funcionais podem gerar variações no tamanho do espaço funcional e dos grupos funcionais gerados (e.g. Mouillot et al., 2014; Tucker et al., 2018), todas as combinações possíveis de 2-8 traços foram utilizadas para gerar 510 conjuntos de dados de traços funcionais. Para essas matrizes de 510 traços funcionais foi calculada a dissimilaridade funcional. Grupos funcionais (6 - 15 grupos) foram gerados por meio de quatro algoritmos de agrupamento hierárquico. O melhor esquema de agrupamento e o número ótimo de grupos funcionais foram determinados com base em uma regra da maioria: o esquema de agrupamento selecionado sobre a maioria dos 30 índices de agrupamento avaliados pela função '*NbClust*' (Charrad et al., 2014).

Em seguida, 100 comunidades foram simuladas para cada uma das 510 matrizes de características (51.000 comunidades, riqueza de 5 - 25 espécies). Para a montagem das comunidades pela influência da filtragem ambiental, uma espécie foi selecionada ao acaso, e as espécies mais semelhantes ecologicamente a ela foram selecionadas até atingir a riqueza de espécies pretendida. Em contraste, para comunidades sob similaridade limitante, foram selecionadas as espécies mais funcionalmente diferentes das primeiras espécies selecionadas (Kraft et al., 2007). Para comunidades montadas aleatoriamente, uma espécie foi selecionada ao acaso e, em seguida, os outros membros da comunidade foram selecionadas independentemente de sua dissimilaridade funcional. Os valores de tamanho de efeito padronizado (*RFses*) foram utilizados para comparar comunidades montadas por filtragem ambiental e similaridade limitante em relação a comunidades aleatórias. A expectativa era que as comunidades montadas por filtragem ambiental seriam mais redundantes funcionalmente do que o esperado ao acaso ($RFses > 0$), ao passo que as comunidades montadas por similaridade limitante apresentariam baixa redundância funcional ($RFses < 0$).

Para obter uma redundância funcional estandardizada para as comunidades observadas, foram geradas 999 comunidades aleatórias randomizando as características funcionais das espécies e mantendo a frequência de ocorrência de espécies e a riqueza de cada comunidade ao longo do tempo. Testes de Wilcoxon foram empregados para determinar se a redundância funcional era maior para grupos funcionais e para testar as diferenças da montagem aleatória usando os valores de *RFses* observados. Como as comunidades simuladas

tinham um grande tamanho de amostra, um teste *t* foi usado para testar as diferenças no afastamento do aleatório entre a redundância funcional calculada para grupos e traços funcionais.

2.2.3.4 Cálculo da relação entre variáveis abióticas e redundância funcional

Modelos lineares foram ajustados para determinar se a redundância funcional calculada a partir de traços funcionais teve a maior porção da sua variância explicada pelo ambiente que a redundância funcional calculada a partir de grupos funcionais. Os modelos foram ajustados separadamente para as regiões amostradas, usando como variável resposta a redundância funcional observada e *RFses* e os fatores abióticos como variáveis explanatórias. As variáveis ambientais foram escalonadas (média = 0, desvio padrão = 1). O Critério de informação de Akaike corrigido (AICc) foi utilizado para selecionar os modelos mais informativos. Modelos com $\Delta AICc < 2$ foram considerados como tendo alto suporte e sendo igualmente informativos (Burnham & Anderson, 2002). A função '*dredge*' do pacote '*MuMIn*' (Barton, 2018) foi utilizada para selecionar os modelos. Os testes foram realizados considerando os diferentes períodos sazonais.

2.3 Resultados

2.3.1 Lagos subtropicais e temperados

Os lagos subtropicais foram caracterizados por suas altas concentrações de nitrogênio com alta disponibilidade de luz e mistura na coluna de água, sendo sua variabilidade hidrodinâmica fortemente influenciada pelo nível do rio Paraná (Apêndice C). Enquanto os lagos temperados apresentaram águas alcalinas (pH 8,35) e com alta variabilidade ambiental, principalmente referente as concentrações de fósforo e nitrogênio e disponibilidade de luz na coluna de água (Apêndice C).

Os dois primeiros eixos gerados pela PCA explicaram 53% da variabilidade ambiental dos lagos (Figura 02). O primeiro eixo foi relacionado principalmente com pH (0,85) e oxigênio dissolvido (0,80) e temperatura (- 0,65). O segundo eixo foi relacionado principalmente ao fósforo solúvel reativo (- 0,80), amônio (0,51) e nitrato (0,50). Os lagos subtropicais foram associados a maior temperatura e a menor concentração de nutrientes enquanto os lagos temperados foram associados principalmente a maior concentração de nutrientes, disponibilidade de luz na zona de mistura, OD e pH, evidenciando assim as diferenças limnológicas de cada sistema.

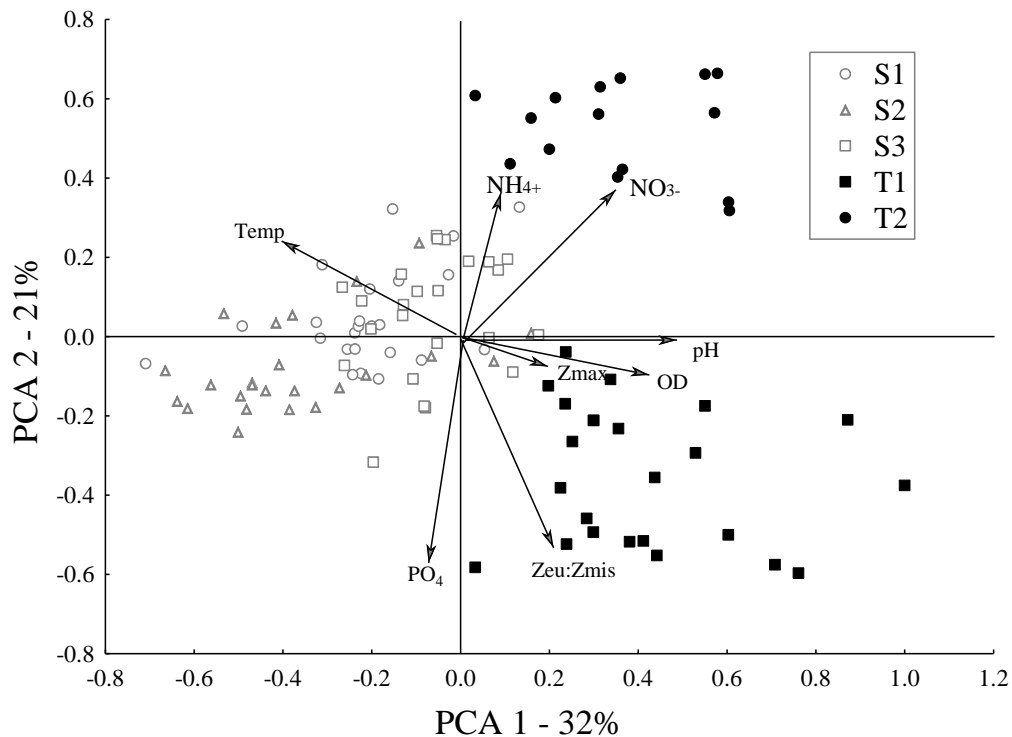


Figura 02: Dispersão dos escores ao longo dos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (PCA), realizada para as variáveis abióticas nos lagos subtropicais (S1, S2 e S3) e temperados (T1 e T2). (Profundidade máxima – Z_{\max} ; relação zona eufótica: zona mistura – $Z_{\text{eu}}:Z_{\text{mis}}$; temperatura da água – Temp; oxigênio dissolvido – OD; ortofosfato – PO_4 ; amônio – N-NH_4^+ , nitrato – N-NO_3^- e pH.

2.3.2 Composição e biovolume

Foram registrados 468 táxons nos lagos subtropicais. Os GFBM IV (38%) e V (26%) foram os mais representativos em número de táxons. Para os lagos temperados foram registrados 239 táxons e os GFBM IV (40%) e V (22%) também foram os mais representativos em número de táxons. Maior riqueza foi registrada no lago S1 (334) e T1 (198). Os maiores valores médios de biovolume foram registrados nos lagos subtropicais, que no geral foram caracterizados pelos fitoflagelados e cianobactérias (Figura 03). Para S1 os maiores valores de biovolume foram registrados em 2010, 2012 e 2013, com maior contribuição dos GFBM VIII, VI e V. Para S2 os maiores valores de biovolume foram registrados em 2008 e 2011 com maior contribuição dos GFBM II, IV, V e VI. Para S3 os maiores valores de biovolume foram registrados em 2010 e 2011 com maior contribuição dos GFBM VIII e VI. As comunidades fitoplanctônicas dos lagos temperados foram caracterizadas principalmente pela sílica das diatomáceas e pelas algas verdes de pequeno

tamanho (Figura 03). Os maiores valores de biovolume foram registrados em 2009 em T1, com maior contribuição do GFBM VIII, e em 2012 e 2013 com maior contribuição dos GFBM V e VI. Para T2 os GFBM IV, VI e VII apresentaram maior contribuição.

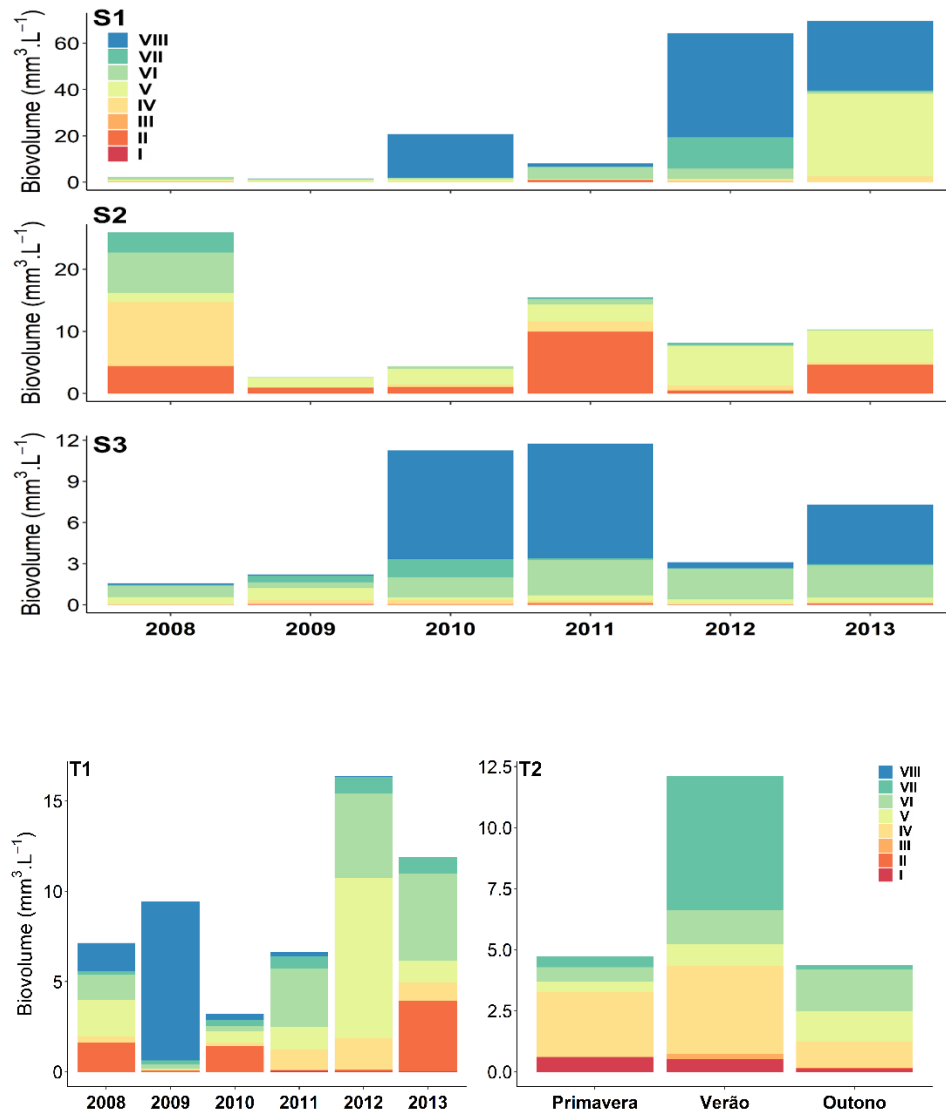


Figura 03. Biovolume dos grupos funcionais baseados em morfologia (GFBM) registrados em lagos subtropicais (S1, S2 e S3) e lagos temperados (T1 e T2) durante o período de 2008 a 2013.

2.3.3 Redundância funcional

Para as comunidades simuladas foi observado que tanto os grupos funcionais como os traços funcionais detectaram os processos de montagem (filtragem ambiental e similaridade limitante) que geram redundância funcional (Figura 04a). Quando o processo mais influente nas comunidades foi a filtragem ambiental, tanto grupos funcionais (média $RFses = 2,28 \pm 0,88$; $t = 582,09$, $P < 0,001$) como os traços funcionais (média $RFses = 7,76 \pm 2,59$; $t =$

674,46, $P < 0,001$) mostraram maior redundância funcional do que o esperado ao acaso (Figura 04a).

Quando o processo simulado foi feito por meio da similaridade limitante, a redundância funcional para traços funcionais se afasta mais do esperado ao acaso (média $RF_{ses} = -2,18 \pm 1,19$; $t = -412,3$, $P < 0,001$) enquanto para grupos funcionais a redundância funcional tende a apresentar valores próximos a padrões randômicos (média $RF_{ses} = -0,84 \pm 1,47$; $t = -129,55$, $P < 0,001$). Isto significa que entre 15% e 85% das vezes a redundância funcional não foi significativamente diferente do acaso (valores de RF_{ses} no intervalo $-1,96 - 1,96$) para grupos funcionais, enquanto para os traços funcionais isso aconteceu entre 0% - 55% das vezes. Também, foi observado que a relação entre redundância funcional para grupos e traços funcionais foi mais forte quando a similaridade limitante foi o processo de montagem das comunidades ($\rho = 0,61-0,76$ vs $0,20-0,38$ para filtragem ambiental) (Figura 04.b).

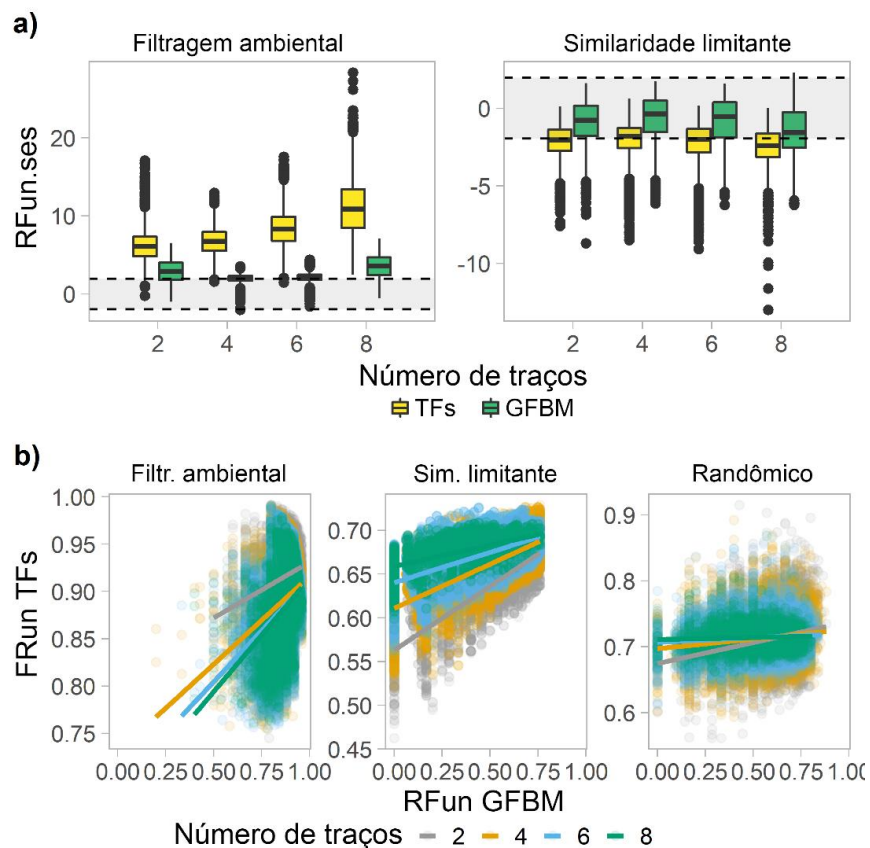


Figura 04. a) Valores SES de redundância funcional para comunidades simuladas montadas por filtragem ambiental e similaridade limitante. $SES > 0$ indica comunidades com redundância funcional mais alta do que o esperado pela montagem aleatória. $SES < 0$ para comunidades com menor redundância funcional do que o esperado ao acaso. A área sombreada marca o intervalo $-1,96 < SES < 1,96$ onde a redundância funcional não difere do esperado ao acaso. b) relação entre a redundância funcional calculada em grupos, traços e randomicamente.

A redundância funcional, calculada a partir de grupos funcionais e traços funcionais, foi fortemente correlacionada ($\rho = 0,88$; $R^2_{\text{adj}} = 0,77$). Ao usar grupos funcionais, a redundância funcional observada não diferiu da redundância funcional gerada aleatoriamente (Figura 05; Wilcoxon $V = 1174$, $p = 0,43$ e Wilcoxon $V = 470$, $p = 0,15$, para lagos subtropicais e temperados, respectivamente). Para traços funcionais, as comunidades de lagos temperados foram mais redundantes do que o esperado por montagem aleatória (SES médio = 1,46; Wilcoxon $V = 704$, $p < 0,001$), enquanto lagos subtropicais não diferiram das comunidades geradas aleatoriamente (SES médio = 0,27; Wilcoxon $V = 1345$, $p = 0,70$).

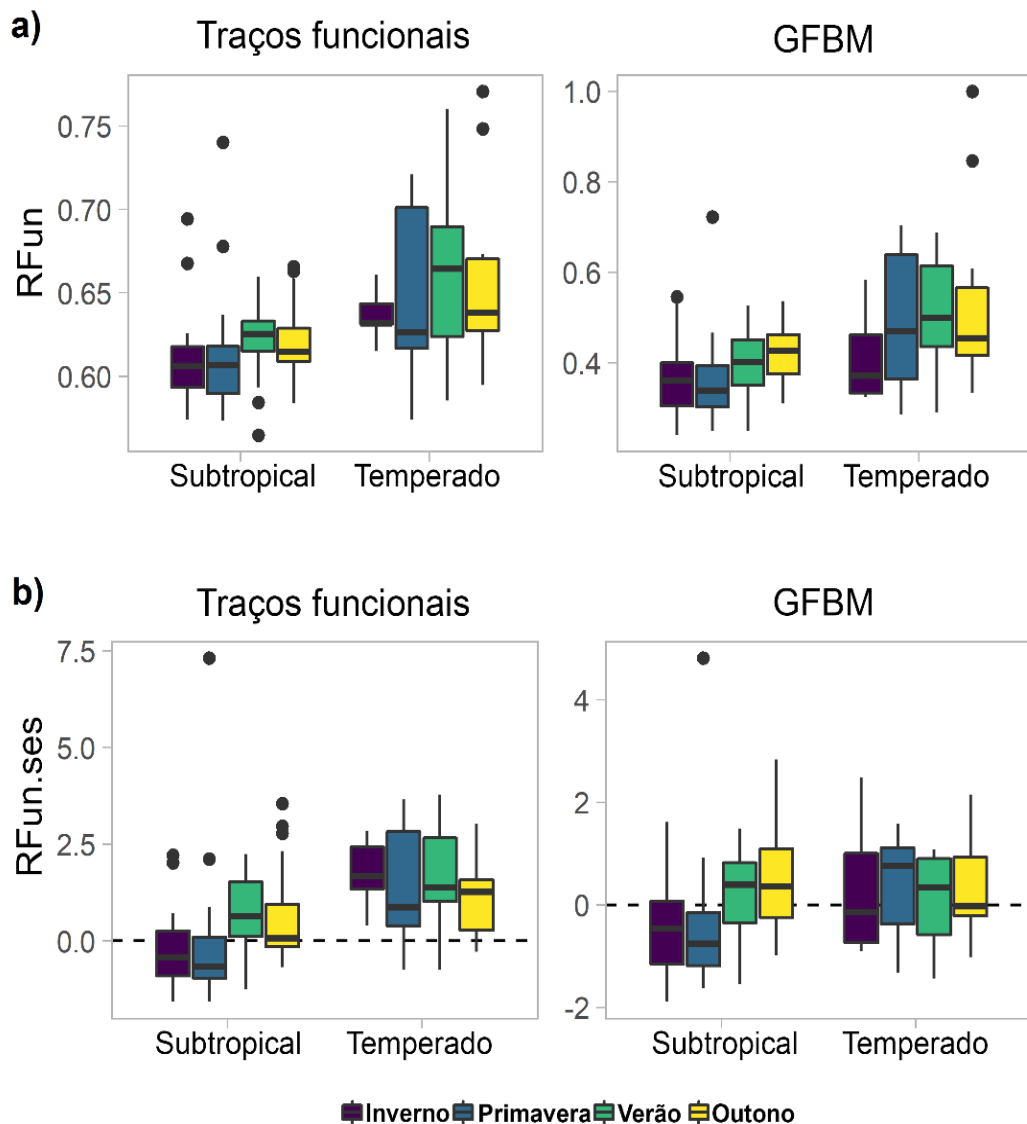


Figura 05. Redundância funcional para três lagos subtropicais e dois lagos temperados ao longo das estações a) redundância funcional observada. b) Valores SES para modelos nulos que randomizam a identidade das espécies dentro de cada lago. $SES > 0$ indica comunidades com redundância funcional mais alta do que o esperado pela montagem aleatória. $SES < 0$ para comunidades com menor redundância funcional do que o esperado ao acaso.

2.3.4 Relação entre variáveis abióticas e redundância funcional

Modelos lineares demonstraram que os fatores abióticos apresentaram maior explicação da redundância funcional para traços funcionais do que para grupos funcionais (Traços: $R^2_{\text{adj}} \text{ médio} = 0,58$ e Grupos: $R^2_{\text{adj}} \text{ médio} = 0,49$) (Tabela 03). Para a redundância funcional estandardizada (*RFses*) a variância explicada foi semelhante (traços funcionais = $R^2_{\text{adj}} \text{ médio} = 0,32$ e GFBM = $R^2_{\text{adj}} \text{ médio} = 0,30$). A redundância funcional das comunidades fitoplanctônicas de lagos temperados foi melhor explicada pelos fatores abióticos do que a dos lagos subtropicais. As comunidades foram mais redundantes funcionalmente em temperaturas mais baixas e maiores concentrações de fósforo solúvel reativo e nitrato. O íon amônio apresentou efeito negativo na redundância para as comunidades dos lagos subtropicais e positivo para as comunidades dos lagos temperados. A disponibilidade de luz na zona de mistura apresentou efeito positivo para a redundância nos ambientes subtropicais e negativo para os ambientes temperados. Ou seja, quanto maior a disponibilidade de luz na zona de mistura menor a redundância para as comunidades dos lagos temperados e quanto maior a disponibilidade de luz na zona de mistura maior a redundância para lagos subtropicais. A redundância funcional calculada com traços funcionais foi maior em menor profundidade para as comunidades dos lagos subtropicais e em maior profundidade para as comunidades dos lagos temperados.

Tabela 03. Modelos selecionados para a redundância funcional em lagos subtropicais e temperados. Critério de informação de Akaike (AICc); R^2_{adj} = coeficiente de determinação ajustado; RF = redundância funcional; SES = tamanho do efeito padronizado* Variáveis ambientais. Profundidade máxima – Z_{max} ; relação zona eufótica: zona mistura – $Z_{eu}:Z_{mis}$; temperatura da água – Temp; oxigênio dissolvido – OD; ortofosfato - PO_4 ; amônio – $N-NH_4^+$ e nitrato – $N-NO_3$.

Lagos	Modelos	AIC	R^2_{adj}
Redundância funcional - traços			
Subtropical	$Z_{max} * -0,02 + Z_{eu}:Z_{mis} * 0,03 + OD * -0,08 + NT * 0,13 + NO_3 * 0,01 + NH_4^+ * -0,02$	-332,2	0,49
	$Z_{max} * -0,02 + Z_{eu}:Z_{mis} * 0,02 + temp * -0,05 + OD * -0,09 + NT * 0,14 + NO_3 * 0,01 + NH_4^+ * -0,02$	-330,96	0,44
Temperado	$Z_{eu}:Z_{mis} * -0,06 + temp * -0,03 + pH * -0,26 + NH_4^+ * 0,11$	-155,98	0,64
	$Z_{max} * 0,05 + Z_{eu}:Z_{mis} * -0,07 + temp * -0,04 + pH * -0,24 + NH_4^+ * 0,01$	-155,77	0,65
Redundância funcional - grupos			
Subtropical	$Z_{eu}:Z_{mis} * 0,07 + OD * -0,26 + NO_3 * 0,05 + NH_4^+ * -0,05$	-182,51	0,45
	$Z_{eu}:Z_{mis} * 0,09 + OD * -0,24 + PO_4 * 0,04 + NO_3 * 0,04 + NH_4^+ * -0,04$	-181,91	0,46
	$Z_{eu}:Z_{mis} * 0,09 + OD * -0,26 + pH * 0,25 + PO_4 * 0,04 + NO_3 * 0,04 + NH_4^+ * -0,04$	-180,86	0,46
Temperado	$Z_{eu} * 0,09 + Z_{eu}:Z_{mis} * -0,27 + CE * -0,94 + PO_4 * 0,13 + NO_3 * 0,09 + NH_4^+ * 0,08$	-44,58	0,51
	$Z_{eu} * 0,08 + Z_{eu}:Z_{mis} * -0,28 + nível * 0,10 + CE * -0,96 + PO_4 * 0,13 + NO_3 * 0,08 + NH_4^+ * 0,09$	-44,23	0,52
	$Z_{max} * -0,22 + Z_{eu} * 0,09 + Z_{eu}:Z_{mis} * -0,23 + nível * 0,13 + CE * -1,05 + PO_4 * 0,11 + NO_3 * 0,08 + NH_4^+ * 0,09$	-43,9	0,52
Redundância funcional ses - traços			
Subtropical	$Z_{eu}:Z_{mis} * 1,18 + OD * -3,73 + PO_4 * 1,05 + NT * 8,60 + NH_4^+ * -$	231,97	0,38
	$Z_{eu}:Z_{mis} * 1,12 + OD * -4,15 + pH * 5,9 + PO_4 * 1,08 + NT * 8,58 + NH_4^+ * -0,9$	232,24	0,38
	$Z_{eu}:Z_{mis} * 1,12 + temp * -3,68 + OD * -4,55 + pH * 7,59 + PO_4 * 1,4 + NT * 9,07 + NH_4^+ * -1,04$	232,64	0,39
	$Z_{eu}:Z_{mis} * 1,21 + temp * -3,10 + OD * -4,60 + pH * 6,65 + PO_4 * 1,26 + NT * 8,82 + NO_3 * 0,25 + NH_4^+ * -1,09$	233,79	0,38
Temperado	$Z_{eu} * -1,03 + Z_{eu}:Z_{mis} * -1,12$	120,58	0,24
	$Z_{eu} * -0,89 + Z_{eu}:Z_{mis} * -1,16 + OD * 1,46$	120,98	0,25
	$Z_{eu} * -1,06 + Z_{eu}:Z_{mis} * -1,26 + OD * 1,4 + NT * -0,71$	122,10	0,25
Redundância funcional ses - grupos			
Subtropical	$OD * -3,65 + pH * 7,11 + PO_4 * 0,69$	192,93	0,39
	$Z_{eu}:Z_{mis} * 0,62 + OD * -3,29 + pH * 7,01 + PO_4 * 0,98$	193,07	0,39
	$Z_{eu}:Z_{mis} * 0,51 + OD * -3,36 + pH * 6,42 + PO_4 * 0,94 + NH_4^+ * -0,36$	193,88	0,40
	$Z_{eu}:Z_{mis} * 0,60 + OD * -3,48 + pH * 5,79 + PO_4 * 0,86 + NO_3 * 0,23 + NH_4^+ * -0,43$	194,64	0,40
Temperado	$Z_{eu} * 0,70 + temp * -1,63 + NT * 1,24 + NH_4^+ * 0,41$	105,62	0,18
	$Z_{eu} * 0,53 + Z_{eu}:Z_{mis} * -0,26 + temp * -1,71 + NT * 1,09 + NH_4^+ * 0,34$	106,64	0,18
	$Z_{eu} * 0,46 + Z_{eu}:Z_{mis} * -0,49 + temp * -1,52 + CE * -3,85 + NT * 0,97 + NH_4^+ * 0,35$	107,62	0,18

2.4 Discussão

Grupos e traços funcionais foram utilizados para calcular a resposta da redundância funcional de comunidades fitoplanctônicas aos fatores abióticos em distintas regiões climáticas. Tanto grupos como traços foram eficientes em detectar redundância funcional nas comunidades, porém ao determinar os mecanismos que geram a redundância (filtragem ambiental e similaridade limitante), a métrica a partir dos traços foi mais eficiente. Além disso, a redundância funcional diferiu do aleatório para os lagos temperados apenas quando medida por meio de traços funcionais. A relação entre as variáveis ambientais e a redundância funcional, como esperado, foi melhor explicada utilizando traços.

2.4.1 Redundância funcional

Ao utilizar qualquer classificação baseada em morfologia, assumimos que estrutura, tamanho e formato dos organismos fitoplanctônicos refletem eficientemente suas estratégias adaptativas a condições ambientais particulares (Kruk et al., 2002). De fato a redundância funcional foi detectada por meio dos GFBM e apresentou relação com os fatores ambientais, isso corrobora a eficiência de seu uso para a compreensão da dinâmica fitoplanctônica (Kruk et al., 2011; Bortolini et al., 2016; Santana et al., 2018). Entretanto, embora possam ser usados como medida de redundância funcional para a comunidade fitoplanctônica (Kruk et al., 2016), algumas características da classificação baseada em morfologia são consideradas inadequadas quando necessitamos de uma medida mais precisa da redundância funcional (Petchey et al., 2004; Salmaso et al., 2015; Carmona et al., 2016).

A ocorrência de agrupamentos de espécies com traços semelhantes é sim previsível diante de determinada condição ambiental, mas a dominância de determinada espécie dentro do grupo permanece fundamentalmente imprevisível (Kruk et al., 2011). Além disso, utilizar grupos funcionais baseados em morfologia para avaliar a redundância funcional pode anular a existência de variação funcional entre as espécies dentro de cada grupo (Litchman et al., 2015; Mutshinda et al., 2016) e assim, dificultar a detecção da influência dos processos de similaridade limitante e filtragem ambiental. Por exemplo, é comum na natureza, que uma espécie predomine dentro de um grupo funcional e também que ocorram distintos traços dentro de determinado grupo funcional (e. g. organismos do Grupo V, *Trachelomonas armata* (Ehrenberg) F.Stein 1878 com espinhos e *Monomorphina pyrum* (Ehrenberg) Mereschkowsky 1877, sem espinhos) ou ainda que determinado traço (e. g. aerótopos) seja compartilhado por táxons que pertencem a grupos funcionais diferentes, como *Dolichospermum* e *Microcystis* pertencentes, respectivamente, aos GFBM VIII e VII (Litchman et al., 2015).

A não inclusão de traços fisiológicos no agrupamento funcional utilizado neste estudo, pode ter influenciado o resultado encontrado, que mostrou os traços (morfológicos, fisiológicos e comportamentais) como mais eficientes na detecção da redundância funcional. Por exemplo, a composição de pigmentos e as formas de resistência, não são previstos ou modelados a partir da forma e tamanho (Salmaso et al., 2015).

2.4.2 Relação entre variáveis abióticas e redundância funcional

Lagos temperados apresentaram valores de SES significativamente maiores que zero, o que indica maior probabilidade de convergência de traços (alta redundância funcional) atribuída a ação da filtragem ambiental. Um estudo que utilizou a relação diversidade funcional – riqueza de espécies e número de espécies em cada grupo funcional como medida de redundância funcional, encontrou menor redundância funcional em ambientes frios, atribuindo este resultado às maiores taxas de herbivoria e a alta variabilidade sazonal (Kruk et al., 2016).

Considerando que ambientes com alta riqueza (e. g. lagos de inundação) (Nabout et al., 2006; Bortolini et al., 2014) normalmente possuem alta redundância funcional, seria esperado que a estabilidade do ecossistema não fosse afetada pela perda de espécies (Cooke et al., 2019). Entretanto, dada a alta variabilidade ambiental, espécies anteriormente redundantes podem se tornar únicas em suas funções. Isto destaca a importância da biodiversidade e demonstra como um conjunto de espécies apresenta traços potencialmente relevantes (Fetzer et al., 2015).

Além da sazonalidade bem marcada, os lagos temperados apresentaram alta variabilidade dos recursos vitais (nutrientes e luz) para o fitoplâncton (Reynolds, 2012). Segundo a hipótese de dominância por estresse em ambientes com maior severidade ambiental (com alta variabilidade), por exemplo, com limitação de nutrientes ou luz, a filtragem ambiental desempenha um papel importante e leva à maior redundância funcional (Weiher & Keddy, 1995; Kuczynski & Grenouillet, 2018). Diferente de ambientes estáveis, sem limitação de recursos, em que a similaridade limitante seria o processo mais importante, resultando em divergência de traços e assim menor redundância funcional (Coyle et al., 2014). Dessa maneira, provavelmente a filtragem ambiental tenha contribuído para a estruturação funcional dos lagos temperados mais fortemente do que os processos de similaridade limitante.

Para os lagos subtropicais, ao contrastar padrões de redundância funcional registrada com modelos nulos, observou-se que nenhum dos dois mecanismos de montagem foi predominante. Uma possível explicação para tal resultado seria o fato de que filtragem

ambiental e a similaridade limitante são processos que podem ocorrer simultaneamente e compensar um ao outro (Astor et al., 2014; Lechêne et al., 2018; Borics et al., 2020).

Processos relacionados a dispersão podem ter atenuado a influência dos filtros ambientais e da similaridade limitante nas comunidades de lagos subtropicais (Hubbell, 2001; Nabout et al., 2009). O fitoplâncton tem alto potencial para dispersar e colonizar novos ambientes principalmente devido ao pequeno tamanho, a produção de estágios de resistência e as suas grandes populações (Incagnone et al., 2015). Esses processos podem ser determinantes em ambientes como planícies de inundação em que os ambientes são periodicamente conectados, o que facilita a dispersão de novas espécies (Soininen et al., 2013; Lansac-Tôha et al., 2016; Rodrigues et al., 2018).

Quando os traços selecionados pelos filtros ambientais estão diretamente relacionados ao uso de recursos (luz e nutrientes no caso do fitoplâncton) a exclusão por competição pode ser ainda mais acentuada, gerando divergência de traço e diminuindo a redundância funcional (MacArthur & Levins, 1967; Várbiro et al., 2020; Rojo, 2021). No entanto, um alto nível de competição também pode levar à convergência de traços (Grime, 2006; Scheffer & Van Nes, 2006; Lechêne et al., 2018). Portanto, é fundamental analisar a identidade dos traços funcionais dominantes na comunidade e as características do ambiente para melhor entender a ação da filtragem ambiental e da similaridade limitante (Lechêne et al., 2018).

Para o fitoplâncton, em especial, o tamanho é considerado um traço “mestre” devido ao grande número de características fisiológicas e ecológicas que são reguladas por essa característica (Weithoff & Beisner, 2019). Os organismos fitoplanctônicos menores apresentam maiores taxas de dispersão e replicação, maior eficiência na captação de nutrientes e menor perda por sedimentação (Reynolds, 1984; Litchman & Klausmeier, 2008; Sommer et al., 2016). Entretanto, estes organismos estão sujeitos a mais competidores e predadores potenciais quando comparados aos organismos maiores (Sabetta et al., 2005; Sigeo, 2005; Woodward et al., 2005). Diante da diversidade de funções reguladas pelo tamanho do indivíduo, associadas tanto a relações bióticas (competição e predação) quanto abióticas (aquisição de recursos), torna-se difícil inferir sobre qual processo, filtragem ambiental ou relações bióticas, é determinante sobre a seleção do menor tamanho do fitoplâncton de lagos temperados, em que diatomáceas e algas verdes nanoplanctônicas predominaram.

Ainda sobre o tamanho dos organismos, observa-se que esse traço nem sempre é considerado nos grupo funcionais baseados em morfologia de uma maneira acurada (Kruk et al., 2010; Salmaso et al., 2015). Por exemplo as diatomáceas agrupadas no GFBM VI podem

apresentar pequenos tamanhos como as *Cyclotella* ou formar pseudofilamentos como as *Aulacoseira*. Caso sejam consideradas funcionalmente redundantes, pelo fato de estarem dentro do mesmo grupo funcional, estará ocorrendo a omissão da diferença de tamanhos desses organismos.

A relevante contribuição dos fitoflagelados nas comunidades fitoplanctônicas subtropicais também pode ter contribuído para a não detecção de padrões de redundância funcional. Muitos desses organismos apresentam conjuntamente flagelos e alto potencial mixotrófico (Pančić & Kiørboe, 2018). A motilidade fornecida pelos flagelos garante vantagens na captação de recursos nas camadas inferiores da coluna de água e na fuga de predadores. A estratégia mixotrófica principalmente a fagotrofia (marcante em Dinophyceae, Chrysophyceae e Cryptophyceae) proporciona suporte nutritivo quando as condições de nutriente e luz não são adequadas (Flynn et al., 2013). Portanto, as chances de interpretar claramente qual processo está influenciando essa comunidade são pequenas, pois esses traços fornecem suporte a diferentes restrições, sejam elas relacionadas a um possível filtro ambiental pela falta de recursos, ou a interações bióticas (predação ou competição). Entretanto, as condições ambientais dos lagos subtropicais em geral, não limitaram o crescimento do fitoplâncton, o que sugere maior influência da similaridade limitante.

A hidrodinâmica é decisiva para a seleção de traços e biovolume do fitoplâncton (Margalef, 1978; Elliott et al., 2001; Huisman et al., 2004; Zohary et al., 2017). Em planícies de inundação as comunidades aquáticas tem seus atributos ecológicos regulados pelos pulsos de inundação que modificam o regime de luz e mistura dos ambientes (Junk et al., 1989). Embora nosso estudo aborde apenas ambientes lênticos, alguns fatores como a profundidade e razão $Z_{eu}:Z_{mis}$ apresentaram relações opostas para ambientes subtropicais e temperados em relação a redundância funcional. Esse resultado enfatiza as diferença entre os ambientes (subtropicais e temperados) e a complexidade da relação redundância e variáveis ambientais, associada a composição de cada comunidade.

Menor redundância funcional esteve relacionada a maiores temperaturas em todos os lagos. A temperatura afeta fatores limnológicos importantes para as comunidade aquáticas microbianas como por exemplo, regime de mistura, solubilidade de gases, viscosidade e taxas de produção e pastejo assim, as mudanças na temperatura podem influenciar as comunidades aquáticas de diversas maneiras, incluindo aspectos funcionais como a redundância (Peter & Sommer, 2012; Zhong et al., 2020).

A temperatura se apresenta como um filtro ambiental abrangente, pois afeta diretamente as taxas metabólicas dos organismos (Brown et al., 2004), e também afeta

diversas características limnológicas, como por exemplo o regime de mistura da coluna de água. Em estudos com picofitoplâncton, regiões mais quentes e mais variáveis termicamente mostraram alta redundância funcional (Zhong et al., 2020). Enquanto para o bacterioplâncton, a redundância funcional diminuiu com o aumento da temperatura (Xiong et al., 2016). Diante desses resultados contrastantes podemos considerar que a relação redundância temperatura é complexa, principalmente devido a interação da temperatura com outros fatores limnológicos.

A elevada diversidade da comunidade fitoplanctônica tem instigado questões sobre os mecanismos que permitem a coexistência de tantas espécies e como esses mecanismos atuam sobre a divergência e convergência de traços funcionais (Rojo, 2021). Tradicionalmente a ecologia fitoplanctônica utiliza agrupamentos e traços funcionais para investigar as respostas dessa comunidade as mudanças ambientais (Brasil & Huszar, 2011; Salmaso et al., 2015). Aqui os padrões de redundância funcional observados nas comunidades simuladas, utilizando traços e grupos, foram coerentes com os mecanismos propostos (similaridade limitante e filtragem ambiental). No entanto, à medida que investigamos os processos de montagem nas comunidades reais, a relação entre variáveis ambientais e traços funcionais mostrou-se mais eficientes.

Destaca-se ainda a importância da análise sobre os traços dominantes na comunidade. Quando o objetivo é analisar a influência da filtragem ambiental e da similaridade limitante, alguns traços, como o tamanho e a mixotrofia, podem ser relacionados tanto a otimização no uso de recursos, como também a vantagens competitivas nas relações bióticas.

A classificação aqui utilizada (GFBM) é baseada em traços morfométricos (volume, superfície, relação superfície:volume, máxima dimensão linear) e estruturais (presença de mucilagem, flagelo, aerótopos, heterócitos e estruturas silicosas). Alguns estudos argumentam que os agrupamentos baseados em morfologia são menos sensíveis em resumir a resposta do fitoplâncton à variabilidade ambiental, devido a amplitude dentro de cada grupo, o que impede interpretações mais claras (Izaguirre et al., 2012; Hu et al., 2013). Portanto, provavelmente o uso de agrupamentos funcionais mais refinados, que consideram também fatores fisiológicos e tolerâncias ambientais dos organismos fitoplanctônicos, como os grupos funcionais de Reynolds, podem apresentar uma resposta mais robusta para a redundância funcional.

REFERÊNCIAS

- Abonyi, A., Z. Horváth, & R. Ptacnik, 2018. Functional richness outperforms taxonomic richness in predicting ecosystem functioning in natural phytoplankton communities. *Freshwater Biology* 63: 178–186.
- Adrian, R., C. M. O'Reilly, H. Zagarese, S. B. Baines, & O. Dag, 2009. Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and Oceanography* 54: 2283–2297.
- APHA, 2005. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. American Public Health Association, American Water Works Association, and Water Environment Federation, Washington DC (USA).
- Astor, T., J. Strengbom, M. P. Berg, L. Lenoir, B. Marteinsdóttir, & J. Bengtsson, 2014. Underdispersion and overdispersion of traits in terrestrial snail communities on islands. *Ecology and Evolution* 4: 2090–2102.
- Barton, K., 2018. MuMIn: Multi-Model Inference. , <https://cran.r-project.org/package=MuMIn>.
- Bergamin, H., B. F. Reis, & E. A. G. Zagatto, 1978. A new device for improving sensitivity and stabilization in flow injection analysis. *Analytica Chimica Acta* 97: 427–431.
- Bicudo, C. E. M., & R. M. T. Bicudo, 1970. Algas de águas Continentais Brasileiras. Fundação Brasileira para o desenvolvimento do ensino de ciências, São Paulo.
- Bicudo, C. E. M., & M. Menezes, 2006. Gêneros de algas de águas continentais do Brasil: chave para identificação e descrições. Editora RIMA, São Carlos.
- Borics, G., V. B-Béres, I. Bácsi, B. A. Lukács, E. T-Krasznai, Z. Botta-Dukát, & G. Várbíró, 2020. Trait convergence and trait divergence in lake phytoplankton reflect community assembly rules. *Scientific Reports Nature Publishing Group UK* 10: 1–11, <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76645-7>.
- Bortolini, J. C., V. M. Bovo-Scomparin, A. C. M. de Paula, G. A. Moresco, L. M. Reis, S. Jati, & L. C. Rodrigues, 2014. Composition and species richness phytoplankton in a subtropical floodplain lake : a long-term study. *Acta Limnologica Brasiliensia* 26: 296–305.
- Bortolini, J. C., G. A. Moresco, A. C. M. Paula, S. Jati, & L. C. Rodrigues, 2016. Functional approach based on morphology as a model of phytoplankton variability in a subtropical floodplain lake: a long-term study. *Hydrobiologia Springer International Publishing* 767: 151–163.
- Brasil, J., & V. L. M. Huszar, 2011. O papel dos traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. *Oecologia Australis* 15: 799–834.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, & G. B. West, 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771–1789.
- Burnham, K. P., & D. R. Anderson, 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach (2nd ed). *Ecological Modelling* .
- Cadotte, M. W., K. Carscadden, & N. Mirotchnick, 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.
- Carmona, C. P., F. de Bello, N. W. H. Mason, & J. Lepš, 2016. Traits Without Borders:

Integrating Functional Diversity Across Scales. *Trends in Ecology and Evolution* 31: 382–394.

Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. A. Fine, & S. W. Kembel, 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693–715, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19473217>.

Charrad, M., N. Ghazzali, V. Boiteau, & A. Niknafs, 2014. Nbclust: An R package for determining the relevant number of clusters in a data set. *Journal of Statistical Software American Statistical Association* 61: 1–36.

Chase, J. M., 2010. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science* 328: 1388–1391.

Cole, A. G., 1994. *Textbook of Limnology*. Waveland Press, Inc. Prospect Heights, Illinois.

Cooke, R. S. C., A. E. Bates, & F. Eigenbrod, 2019. Global trade-offs of functional redundancy and functional dispersion for birds and mammals. *Global Ecology and Biogeography* 28: 484–495.

Coyle, J. R., F. W. Halliday, B. E. Lopez, K. A. Palmquist, P. A. Wilfahrt, & A. H. Hurlbert, 2014. Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in Eastern North American tree communities. *Ecography* 37: 814–826.

de Bello, F., P. Šmilauer, J. A. F. Diniz-Filho, C. P. Carmona, Z. Lososová, T. Herben, & L. Götzenberger, 2017. Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 1200–1211.

Elliott, J. A., A. E. Irish, & C. S. Reynolds, 2001. The effects of vertical mixing on a phytoplankton community: a modelling approach to the intermediate disturbance hypothesis. *Freshwater Biology* 46: 1291–1297, <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2427.2001.00754.x/full>.

Fauset, S., M. O. Johnson, M. Gloor, T. R. Baker, A. Monteagudo M., R. J. W. Brienen, T. R. Feldpausch, G. Lopez-Gonzalez, Y. Malhi, H. Ter Steege, N. C. A. Pitman, C. Baraloto, J. Engel, P. Pétronelli, A. Andrade, J. L. C. Camargo, S. G. W. Laurance, W. F. Laurance, J. Chave, E. Allie, P. N. Vargas, J. W. Terborgh, K. Ruokolainen, M. Silveira, G. A. Aymard C., L. Arroyo, D. Bonal, H. Ramirez-Angulo, A. Araujo-Murakami, D. Neill, B. Hérault, A. Dourdain, A. Torres-Lezama, B. S. Marimon, R. P. Salomão, J. A. Comiskey, M. Réjou-Méchain, M. Toledo, J. C. Licona, A. Alarcón, A. Prieto, A. Rudas, P. J. Van Der Meer, T. J. Killeen, B. H. Marimon Junior, L. Poorter, R. G. A. Boot, B. Stergios, E. V. Torre, F. R. C. Costa, C. Levis, J. Schiatti, P. Souza, N. Groot, E. Arets, V. C. Moscoso, W. Castro, E. N. H. Coronado, M. Peña-Claros, C. Stahl, J. Barroso, J. Talbot, I. C. G. Vieira, G. Van Der Heijden, R. Thomas, V. A. Vos, E. C. Almeida, E. Á. Davila, L. E. O. C. Aragão, T. L. Erwin, P. S. Morandi, E. A. De Oliveira, M. B. X. Valadão, R. J. Zagt, P. Van Der Hout, P. A. Loayza, J. J. Pipoly, O. Wang, M. Alexiades, C. E. Cerón, I. Huamantupa-Chuquimaco, A. Di Fiore, J. Peacock, N. C. P. Camacho, R. K. Umetsu, P. B. De Camargo, R. J. Burnham, R. Herrera, C. A. Quesada, J. Stropp, S. A. Vieira, M. Steininger, C. R. Rodríguez, Z. Restrepo, A. E. Muelbert, S. L. Lewis, G. C. Pickavance, & O. L. Phillips, 2015. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature Communications* 6: 1–9.

Feit, B., N. Blüthgen, M. Traugott, & M. Jonsson, 2019. Resilience of ecosystem processes: a new approach shows that functional redundancy of biological control services is reduced by landscape simplification. *Ecology Letters Blackwell Publishing Ltd* 22: 1568–1577.

- Fetzer, I., K. Johst, R. Schawea, T. Banitz, H. Harms, & A. Chatzinotas, 2015. The extent of functional redundancy changes as species' roles shift in different environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112: 14888–14893.
- Flynn, K. J., D. K. Stoecker, A. Mitra, J. A. Raven, P. M. Glibert, P. J. Hansen, E. Granéli, & J. M. Burkholder, 2013. Misuse of the phytoplankton-zooplankton dichotomy: The need to assign organisms as mixotrophs within plankton functional types. *Journal of Plankton Research* 35: 3–11.
- Ford, B. M., & J. D. Roberts, 2020. Functional traits reveal the presence and nature of multiple processes in the assembly of marine fish communities. *Oecologia Springer Berlin Heidelberg* 192: 143–154, <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04555-1>.
- Garland, G., S. Banerjee, A. Edlinger, E. Miranda Oliveira, C. Herzog, R. Wittwer, L. Philippot, F. T. Maestre, & M. G. A. van der Heijden, 2021. A closer look at the functions behind ecosystem multifunctionality: A review. *Journal of Ecology* 109: 600–613.
- Giné, M. F., H. Bergamin F, E. A. G. Zagatto, & B. F. Reis, 1980. Simultaneous determination of nitrate and nitrite by flow injection analysis. *Analytica Chimica Acta* 114: 191–197.
- Grime, J. P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255–260.
- Heino, J., A. S. Melo, T. Siqueira, J. Soininen, S. Valanko, & L. M. Bini, 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* 60: 845–869.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, & D. A. Wardle, 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Hu, R., B. Han, & L. Naselli-Flores, 2013. Comparing biological classifications of freshwater phytoplankton: A case study from South China. *Hydrobiologia* 701: 219–233.
- Hubbell, S. P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Huisman, J., J. Sharples, J. M. Stroom, P. M. Visser, W. E. A. Kardinaal, J. M. H. Verspagen, & B. Sommeijer, 2004. Changes In Turbulent Mixing Shift Competition for Light Between Phytoplankton Species. *Ecology Ecological Society of America* 85: 2960–2970, <http://dx.doi.org/10.1890/03-0763>.
- Incagnone, G., F. Marrone, R. Barone, L. Robba, & L. Naselli-Flores, 2015. How do freshwater organisms cross the dry ocean? A review on passive dispersal and colonization processes with a special focus on temporary ponds. *Hydrobiologia* 750: 103–123.
- Izaguirre, I., L. Allende, R. Escaray, J. Bustingorry, G. Pérez, & G. Tell, 2012. Comparison of morpho-functional phytoplankton classifications in human-impacted shallow lakes with different stable states. *Hydrobiologia* 698: 203–216.
- Jackson, D. A., 1993. Stopping Rules in Principal Components Analysis: A comparison of Heuristical and Statistical approaches. *Ecology* 74: 2204–2214.
- Jensen, J. P., E. Jeppesen, K. Orlík, & P. Kristensen, 1994. Impact of nutrients and physical

- factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 1692–1699.
- Junk, W. J., P. B. Bayley, & R. E. Sparks, 1989. The flood pulse concept in River; Floodplain Systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110–127.
- Komárek, J., & B. Fott, 1983. Chlorophyceae - Chlorococcales. *Das Phytoplankton des Süßwassers: Systematic und Biologie* E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart.
- Koroleff, K. J. H., 1976. Determination of ammonia. In Grasshoff, E., & E. Kremling (eds), *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie, Weinheim: 126–133.
- Kraft, N. J. B., W. K. Cornwell, C. O. Webb, & D. D. Ackerly, 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist* 170: 271–283.
- Krammer, K., & H. Lange-Bertalot, 1986. Bacillariophyceae 1. Teil: Naviculaceae. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Gustav Fisher Verlag, Jena.
- Krammer, K., & H. Lange-Bertalot, 1988. Bacillariophyceae 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Gustav Fisher Verlag, Jena.
- Krammer, K., & H. Lange-Bertalot, 1991. Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Gustav Fisher Verlag, Jena.
- Kruk, C., M. Devercelli, V. L. M. Huszar, E. Hernández, G. Beamud, M. Diaz, L. H. S. Silva, & A. M. Segura, 2017. Classification of Reynolds phytoplankton functional groups using individual traits and machine learning techniques. *Freshwater Biology* 62: 1681–1692, <http://doi.wiley.com/10.1111/fwb.12968>.
- Kruk, C., V. L. M. Huszar, E. T. H. M. Peeters, S. Bonilla, L. Costa, M. Lüring, C. S. Reynolds, & M. Scheffer, 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology* 55: 614–627, <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2427.2009.02298.x>.
- Kruk, C., N. Mazzeo, G. Lacerot, & C. S. Reynolds, 2002. Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. *Journal of Plankton Research* 24: 901–912, <http://plankt.oxfordjournals.org/content/24/9/901.short>.
- Kruk, C., E. T. H. M. Peeters, E. H. Van Nes, V. L. M. Huszar, L. S. Costa, & M. Scheffer, 2011. Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology and Oceanography* 56: 110–118, http://www.aslo.org/lo/toc/vol%7B_%7D56/issue%7B_%7D1/0110.html.
- Kruk, C., A. M. Segura, L. S. Costa, G. Lacerot, S. Kosten, E. T. H. M. Peeters, V. L. M. Huszar, N. Mazzeo, & M. Scheffer, 2016. Functional redundancy increases towards the tropics in lake phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 39: 518–530.
- Kuczynski, L., & G. Grenouillet, 2018. Community disassembly under global change: Evidence in favor of the stress-dominance hypothesis. *Global Change Biology* 24: 4417–4427.
- Laliberté, E., J. A. Wells, F. Declerck, D. J. Metcalfe, C. P. Catterall, C. Queiroz, I. Aubin, S. P. Bonser, Y. Ding, J. M. Fraterrigo, S. McNamara, J. W. Morgan, D. S. Merlos, P. A. Vesk,

- & M. M. Mayfield, 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13: 76–86.
- Lansac-Tôha, F. M., B. R. Meira, B. T. Segovia, F. A. Lansac-Tôha, & L. F. M. Velho, 2016. Hydrological connectivity determining metacommunity structure of planktonic heterotrophic flagellates. *Hydrobiologia* 781: 81–94.
- Lechêne, A., J. Lobry, P. Boët, & P. Laffaille, 2018. Change in fish functional diversity and assembly rules in the course of tidal marsh restoration. *PLoS ONE* 13: 1–28.
- Legendre, P., & L. F. J. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier. Elsevier Science, Amsterdam.
- Lemke, M. J., J. W. Walk, A. M. Lemke, R. E. Sparks, & K. D. Blodgett, 2017. Introduction: The ecology of a river floodplain and the Emiquon preserve. *Hydrobiologia Springer International Publishing* 804: 1–17.
- Litchman, E., P. de Tezanos Pinto, K. F. Edwards, C. A. Klausmeier, C. T. Kremer, & M. K. Thomas, 2015. Global biogeochemical impacts of phytoplankton: A trait-based perspective. *Journal of Ecology* 103: 1384–1396.
- Litchman, E., & C. Klausmeier, 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology and Systematics* 39: 615–639.
- Loreau, M., 2004. Does functional redundancy exist?. *Oikos* 104: 606–611.
- MacArthur, R., & R. Levins, 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of Coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377–385.
- Mackereth, F. Y. H., J. Heron, & J. F. Talling, 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. *Freshwater Biological Association* 36: 1–120.
- Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1: 493–509.
- Mayfield, M. M., & J. M. Levine, 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085–1093.
- Mouillot, D., S. Villéger, V. Parravicini, M. Kulbicki, J. E. Arias-González, M. Bender, P. Chabanet, S. R. Floeter, A. Friedlander, L. Vigliola, & D. R. Bellwood, 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 13757–13762.
- Mutshinda, C. M., Z. V. Finkel, C. E. Widdicombe, A. J. Irwin, & N. Norden, 2016. Ecological equivalence of species within phytoplankton functional groups. *Functional Ecology* 30: 1714–1722.
- Nabout, J. C., I. S. Nogueira, & L. G. Oliveira, 2006. Phytoplankton community of floodplain lakes of the Araguaia River, Brazil, in the rainy and dry seasons. *Journal of Plankton Research* 28: 181–193.
- Nabout, J. C., T. Siqueira, L. M. Bini, & I. D. S. Nogueira, 2009. No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecologica* 35: 720–726.
- Narwani, A., M. A. Alexandrou, T. H. Oakley, I. T. Carroll, & B. J. Cardinale, 2013. Experimental evidence that evolutionary relatedness does not affect the ecological

- mechanisms of coexistence in freshwater green algae. *Ecology Letters* Wiley/Blackwell (10.1111) 16: 1373–1381.
- Naselli-Flores, L., T. Zohary, & J. Padisák, 2021. Life in suspension and its impact on phytoplankton morphology : an homage to Colin S . Reynolds. *Hydrobiologia* 848: 7–30.
- Oksanen, M. J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. Minchin, R. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. Henry, H. Stevens, & H. Wagner, 2012. *vegan*: Community Ecology Package.
- Pančić, M., & T. Kiørboe, 2018. Phytoplankton defence mechanisms: traits and trade-offs. *Biological Reviews* 93: 1269–1303.
- Pavoine, S., & M. B. Bonsall, 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews* 86: 792–812.
- Petchey, O. L., A. Hector, K. J. Gaston, S. Ecology, & N. Mar, 2004. How Do Different Measures of Functional Diversity Perform ?. *Ecology* 85: 847–857.
- Peter, K. H., & U. Sommer, 2012. Phytoplankton Cell Size: Intra- and Interspecific Effects of Warming and Grazing. *Plos One* 7: e49632.
- Rangel, L. M., M. C. S. Soares, R. Paiva, & L. H. S. Silva, 2016. Morphology-based functional groups as effective indicators of phytoplankton dynamics in a tropical cyanobacteria-dominated transitional river-reservoir system. *Ecological Indicators* Elsevier Ltd 64: 217–227, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.041>.
- Reynolds, C. S., 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Reynolds, C. S., 2012. Environmental requirements and *habitat* preferences of phytoplankton: Chance and certainty in species selection. *Botanica Marina* 55: 1–17.
- Reynolds, C. S., J. A. Elliott, & M. A. Frassl, 2014. Predictive utility of trait-separated phytoplankton groups: A robust approach to modeling population dynamics. *Journal of Great Lakes Research* Elsevier B.V. 40: 143–150, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2014.02.005>.
- Reynolds, C. S., V. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores, & S. Melo, 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24: 417–428.
- Ricotta, C., F. de Bello, M. Moretti, M. Caccianiga, B. E. L. Cerabolini, & S. Pavoine, 2016. Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. *Methods in Ecology and Evolution* John Wiley & Sons, Ltd (10.1111) 7: 1386–1395.
- Roberto, M. C., N. N. F. Santana, & S. M. Thomaz, 2009. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology* 69: 717–725.
- Rodrigues, L. C., B. M. Pivato, L. C. G. Vieira, V. M. Bovo-Scomparin, J. C. Bortolini, A. Pineda, & S. Train, 2018. Use of phytoplankton functional groups as a model of spatial and temporal patterns in reservoirs: a case study in a reservoir of central Brazil. *Hydrobiologia* 805: 147–161.
- Rojo, C., 2021. Community assembly: perspectives from phytoplankton's studies. *Hydrobiologia* Springer International Publishing 848: 31–52, <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04249-3>.

- Rosenfeld, J. S., 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98: 156–162.
- Sabetta, L., A. Fiocca, L. Margheriti, F. Vignes, A. Basset, O. Mangoni, G. C. Carrada, N. Ruggieri, & C. Ianni, 2005. Body size-abundance distributions of nano- and micro-phytoplankton guilds in coastal marine ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63: 645–663.
- Salmaso, N., L. Naselli-Flores, & J. Padisák, 2015. Functional classifications and their application in phytoplankton ecology. *Freshwater Biology* 60: 603–619.
- Salmaso, N., & J. Padisak, 2007. Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda , Italy. 97–112.
- Santana, R. M. da C., M. Dolbeth, J. E. de Lucena Barbosa, & J. Patrício, 2018. Narrowing the gap: Phytoplankton functional diversity in two disturbed tropical estuaries. *Ecological Indicators Elsevier* 86: 81–93, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.003>.
- Scheffer, M., & E. H. Van Nes, 2006. Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 6230–6235.
- Scheffer, M., R. Vergnon, E. H. Van Nes, J. G. M. Cuppen, E. T. H. M. Peeters, R. Leijs, & A. N. Nilsson, 2015. The evolution of functionally redundant species; Evidence from beetles. *Plos One* 10: 10.1371/journal.pone.0137974.
- Sigee, D., 2005. *Freshwater Microbiology: Biodiversity and Dynamic Interactions of Microorganisms in the Aquatic Environment*. Chichester, UK.
- Sobral, F. L., & M. V. Cianciaruso, 2012. Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (Re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal* 28: 617–631.
- Soininen, J., J. J. Korhonen, & M. Luoto, 2013. Stochastic species distributions are driven by organism size. *Ecology* 94: 660–670.
- Sommer, U., K. H. Peter, S. Genitsaris, & M. Moustaka-Gouni, 2016. Do marine phytoplankton follow Bergmann's rule sensu lato ?. *Biological Reviews* 92: 1011–1026.
- Souza-Filho, E. ., 2009. Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. *Brazilian journal of Biology* 69: 707–716.
- Sparks, R. E., K. Douglas Blodgett, A. F. Casper, H. M. Hagy, M. J. Lemke, L. F. M. Velho, & L. C. Rodrigues, 2017. Why experiment with success? Opportunities and risks in applying assessment and adaptive management to the Emiquon floodplain restoration project. *Hydrobiologia* 804: 177–200.
- Starrett, W. C., 1972. *Man and the Illinois river*. Academic Press, New York.
- Sun, J., & D. Liu, 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331–1346.
- Towsend, C. R., M. Begon, & J. L. Harper, 2010. *Fundamentos em ecologia*. Porto Alegre.
- Tucker, C. M., T. J. Davies, M. W. Cadotte, & W. D. Pearse, 2018. On the relationship between phylogenetic diversity and trait diversity. *Ecology* 99: 1473–1479.

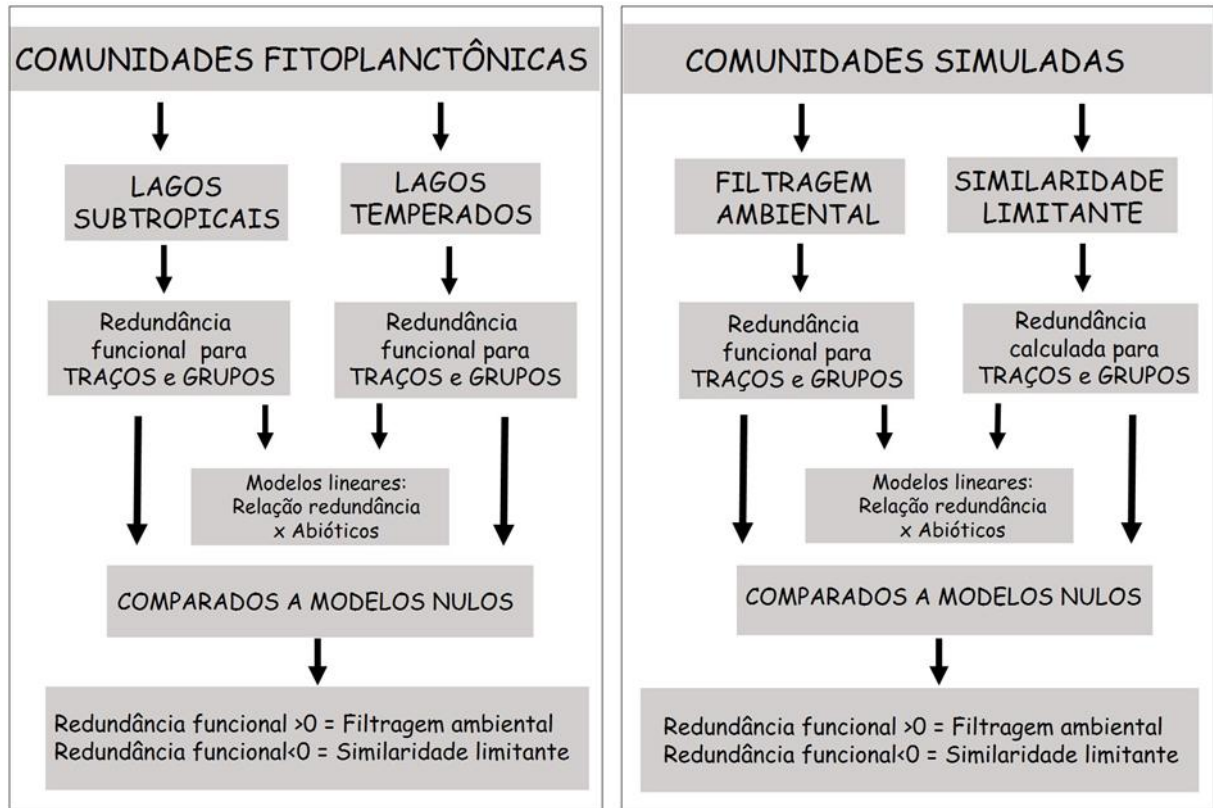
- Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1–38.
- Várbíró, G., G. Borics, M. H. Novais, M. M. Morais, F. Rimet, A. Bouchez, K. Tapolczai, I. Bácsi, P. Usseglio-Polatera, & V. B-Béres, 2020. Environmental filtering and limiting similarity as main forces driving diatom community structure in Mediterranean and continental temporary and perennial streams. *Science of the Total Environment* 741: 0–12.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, & E. Garnier, 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116: 882–892.
- Weiher, E., D. Freund, T. Bunton, A. Stefanski, T. Lee, & S. Bentivenga, 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366: 2403–2413.
- Weiher, E., & P. A. Keddy, 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old pattern. *Oikos* 74: 159–164.
- Weithoff, G., & B. E. Beisner, 2019. Measures and Approaches in Trait-Based Phytoplankton Community Ecology – From Freshwater to Marine Ecosystems. *Frontiers in Marine Science* 6: 1–11.
- Woodward, G., B. Ebenman, M. Emmerson, J. M. Montoya, J. M. Olesen, A. Valido, & P. H. Warren, 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 402–409.
- Woodward, G., D. M. Perkins, & L. E. Brown, 2010. Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365: 2093–2106.
- Xiong, J., S. Xiong, P. Qian, D. Zhang, L. Liu, & Y. Fei, 2016. Thermal discharge-created increasing temperatures alter the bacterioplankton composition and functional redundancy. *AMB Express Springer Berlin Heidelberg* 6.
- Zhong, D., L. Listmann, M. E. Santelia, & C. E. Schaum, 2020. Functional redundancy in natural pico-phytoplankton communities depends on temperature and biogeography: Phytoplankton functional redundancy. *Biology Letters* 16:.
- Zohary, T., T. Fishbein, M. Shlichter, & L. Naselli-Flores, 2017. Larger cell or colony size in winter, smaller in summer – a pattern shared by many species of Lake Kinneret phytoplankton. *Inland Waters* 7: 200–209.

APÊNDICES

Apêndice A - Características morfométricas de três lagos subtropicais (Fechada – S1; Osmar – S2; Ventura – S3), localizados na planície de inundação do alto rio Paraná e dois lagos temperados (Thompson- T1; Chautauqua – T2), localizados na planície de inundação do rio Illinois.

Lagos	Coordenadas	Profundidade media (m)	Área (hectares)	Sistemas
Subtropical				
S1	22°42'37.92"S; 53°16'33.06"W	2,4	7,5	Rio Baía
S2	22°46'26.64"S; 53°19'56.16"W	2	0,15	Rio Paraná
S3	22°51' 23.7"S; 53°36' 1.02"W	2,5	89,8	Rio Ivinhema
Temperado				
T1	40° 20' 45.1" N 90° 04' 49.5"W	2,77	10	Rio Illinois
T2	40°21'59.7"N 090°00' 37.6"W	2,33	12	Rio Illinois

Apêndice B - Resumo gráfico das análises estatísticas para redundância funcional de comunidades fitoplanctônicas em lagos subtropicais e temperados e comunidades simuladas a partir de processos determinísticos.



Apêndice C - Valores médios e coeficiente de variação (entre parênteses em %) das variáveis limnológicas dos lagos subtropicais (S1, S2 e S3) e temperados (T1 e T2) em 2008 a 2013. Profundidade ($Z_{\max} - m$), Zona eufótica ($Z_{eu} - m$), razão zona eufótica: zona de mistura $Z_{eu}:Z_{mis}$, razão zona de mistura: zona máxima $Z_{mis}:Z_{\max}$, nível de água dos rios (nível - m), Temperatura (Temp. - °C), oxigênio dissolvido (OD - mg L⁻¹), condutividade elétrica (Cond. - $\mu S L^{-1}$), pH, fósforo total (PT - $\mu g L^{-1}$), Fósforo solúvel reativo (PO₄ - $\mu g L^{-1}$), nitrogênio total (NT - $\mu g L^{-1}$), nitrato (NO₃- $\mu g L^{-1}$) e amônio (NH₄⁺- $\mu g L^{-1}$).

	Z_{\max}	Z_{eu}	$Z_{eu}:Z_{mis}$	$Z_{mis}:Z_{\max}$	Nível	Temp.	OD	CE	pH	PT	PO ₄	NT	NO ₃	NH ₄
S1														
	2,8	0,7	0,3	1	2,6	23,5	5,9	27	6	129	39,9	995	35,1	13
2008	(2,1)	(32,2)	(31)	(0)	(18,3)	(19,9)	(24)	(24,1)	(4,9)	(31,8)	(98,5)	(11,5)	(89,7)	(70,6)
	3	1,5	0,5	1	3,4	25,4	3,6	30,7	6,2	97,8	14,4	1195,5	5,5	15,1
2009	(15,6)	(30,3)	(17,2)	(0)	(19,2)	(17,5)	(78,5)	(26,8)	(3,6)	(55,4)	(102,6)	(8,8)	(200)	(58,7)
	3	1,6	0,6	0,9	2,9	24,9	5,3	31,3	6,3	78,3	6,2	1328,9	59,5	60,2
2010	(22,8)	(51,4)	(33,5)	(18,5)	(20)	(16,8)	(42,9)	(17,5)	(3,4)	(36,7)	(40,6)	(30,4)	(135,2)	(64,2)
	3	2	0,6	1	3,7	23,8	6,8	27,1	6,4	77,2	16,7	1517,4	32,3	38,2
2011	(36,8)	(90)	(53)	(0)	(48,9)	(16,9)	(21,7)	(64,1)	(3,4)	(56,2)	(57,7)	(60,9)	(199,4)	(85,2)
	2,7	1,1	0,5	0,8	2,9	28,6	7	21,5	6,4	60,8	10,1	1316,9	1	8,4
2012	(2,2)	(11,6)	(30,9)	(24,4)	(13,5)	(10,1)	(3)	(32,9)	(5,1)	(53,7)	(66,7)	(20,8)	(200)	(33,5)
	2,7	1	0,4	0,9	2,6	26,8	6,8	18,8	6,6	75,5	25,5	959,7	3,5	6,6
2013	(4,9)	(28,4)	(29,2)	(22,2)	(9,1)	(16,8)	(29,4)	(16,1)	(14)	(41,6)	(54)	(34,6)	(22,4)	(40,3)
S2														
	1,1	1,1	1	1	2,5	22,6	4,7	42,8	6,3	118,4	20,6	772,8	0	8,2
2008	(32)	(32)	(0)	(0)	(18,9)	(18,7)	(53)	(41,6)	(4,6)	(81,4)	(82,7)	(69,1)	(0)	(72,7)
	1,5	1,5			3,2	23,8	4	56,5	6,4	51,2	12,2	773,4	37,6	5,7
2009	(41,1)	(41,1)	1 (0)	1 (0)	(17,5)	(20,2)	(54,1)	(20,5)	(3,2)	(71)	(71,7)	(22,3)	(167,6)	(62,2)
	1,6	1,6	1	1	3	23,6	3,9	62,2	6,5	50,4	7,9	786,8	80,9	52,6
2010	(62,3)	(62,3)	(0)	(0)	(21,7)	(23,8)	(66)	(10,2)	(9,4)	(57,4)	(37,9)	(23,7)	(125,2)	(174,3)
	2	2	1,1	0,9	3,7	22,4	3,5	46,4	6,3	49,9	16,3	859	47,7	41
2011	(82,2)	(82,2)	(22,2)	(18,2)	(47,3)	(20,9)	(29)	(18,4)	(6,3)	(41,6)	(43,1)	(18,9)	(152,1)	(92,2)
	1,2	1,2	1	1	3,1	26	2,5	45,6	6	70,1	12,4	967,8	1	13,5
2012	(20,4)	(20,4)	(0)	(0)	(13,9)	(11,4)	(49,8)	(10)	(7,6)	(95,5)	(68,7)	(22,7)	(200)	(114,6)
	1	1	1	1	2,5	23,7	2,8	52,6	6,2	105,3	17	888,5	16,8	9,3
2013	(22,7)	(22,7)	(0)	(0)	(11,1)	(20,9)	(26)	(16,8)	(8,5)	(41,6)	(31,5)	(29,4)	(160,2)	(107,8)
S3														
2008	2,5	0,6	0,3	0,9	2,5	23,8	7,3	57,4	6,9	92,2	30	1331,4	151,6	15,7

	Z _{max}	Z _{eu}	Z _{eu} :Z _{mis}	Z _{mis} :Z _{max}	Nível	Temp.	OD	CE	pH	PT	PO ₄	NT	NO ₃	NH ₄
	(10,8)	(41)	(30,8)	(16,2)	(18,9)	(23,5)	(9,4)	(4,4)	(3,4)	(5,9)	(77,2)	(33,3)	(28)	(39,7)
	2,4	0,9	0,4	0,9	3,2	24,9	6,2	62,3	7	78,7	21,6	1835,8	99,2	40,7
2009	(12,9)	(67,1)	(45,3)	(22,2)	(17,5)	(20,6)	(30,2)	(9,1)	(4,2)	(48,8)	(91,5)	(23,1)	(94,6)	(167,5)
	2,5	2	1	0,9	3	25	7	47,2	7,4	44,4	7	920	31,7	7,4
2010	(11,8)	(40,8)	(56,2)	(26,3)	(21,7)	(16,5)	(35,6)	(10,6)	(10,2)	(25,1)	(53,4)	(20,6)	(115,8)	(107,6)
	3,3	1,6	0,4	1	3,7	24,7	6,2	34,8	6,9	49,2	23,6	988,9	31,3	20,6
2011	(55,6)	(109,)	(58,6)	(5,8)	(47,3)	(20,5)	(38,7)	(26,3)	(5)	(36)	(62,2)	(37,9)	(199,4)	(39,4)
	2,4	0,7	0,5	0,9	3,1	28	6,7	38,9	6,8	54,5	22	1365,2	36,5	8,9
2012	(4)	(37,5)	(90,3)	(32,9)	(13,9)	(7,7)	(14,2)	(5,6)	(7,9)	(54,4)	(60,5)	(49,4)	(100,3)	(26,7)
	2,2	1,1	0,6	0,9	2,5	26,5	7	38,3	6,8	41,6	29,6	736,9	13	13
2013	(19,3)	(47,9)	(42)	(22,2)	(11,1)	(17,3)	(10)	(5)	(5,6)	(29,2)	(23,3)	(9,8)	(81,9)	(57,8)
T1														
	2,2	1,2	2,2	0,9	4,6	17,9	9,2	421,2	8,2	258,6	135,1	1719	57,2	21,8
2008	(6,2)	(66,2)	(6,3)	(26,5)	(31,4)	(36,7)	(40,7)	(9,7)	(5,3)	(35,6)	(35,1)	(13,9)	(100,2)	(80,1)
	3,2	1,2	3,2	0,7	4,4	15,8	10,2	393,1	8,4	86,9	76	421,5	59,9	0
2009	(8,6)	(89)	(8,6)	(32,1)	(40,1)	(68,5)	(23,4)	(9,5)	(5,1)	(44,3)	(23,1)	(119,3)	(121,2)	(0)
	3	1,1	2,7	0,8	3,7	15,5	12	337,9	8,4	162,6	83,6	2762,2	107,5	0
2010	(17,6)	(76,3)	(37,8)	(33,4)	(56,7)	(76,5)	(24,7)	(11,6)	(5)	(24,2)	(57,5)	(30,1)	(108,6)	(0)
	2,9	0,4	2,9	0,4	3,7	14,7	9,4	364,7	8,6	139,7	61,1	1494,8	38,2	88,3
2011	(1,6)	(27,2)	(1,6)	(28,3)	(52,5)	(74)	(38,7)	(3,8)	(4,1)	(55,8)	(43,6)	(12)	(128,1)	(99,2)
	2,6	0,4	2,6	0,4	2,1	17,5	9,8	395,4	8,6	285,6	26,4	1562,1	22,8	112,5
2012	(11,4)	(40,2)	(11,4)	(33,9)	(29)	(50,7)	(29,3)	(3,6)	(1)	(98,9)	(76,2)	(45,4)	(116)	(82,8)
	3,2	0,4	3,2	0,3	3,7	18,7	8,3	337,4	8,1	123,8	40,3	2934	26,5	131,7
2013	(13,1)	(52,7)	(13,1)	(44)	(61,7)	(58,5)	(43,8)	(4)	(3,6)	(9,4)	(66,4)	(7,6)	(94,4)	(11)
T2														
	2,3	1,1	0,5	1	3,8	20,4	8,4	534,3	8,3	0,3	0,2	2148,8	996,2	41,4
2008	(29,3)	(29,8)	(25,4)	(0)	(34,6)	(36,9)	(38,6)	(24,4)	(8)	(41,3)	(78,4)	(43,8)	(106)	(14,7)

3 HIDRODINÂMICA E RECURSOS COMO FATORES INFLUENTES NA SUCESSÃO FITOPLANCTÔNICA DURANTE A RESTAURAÇÃO LACUSTRE

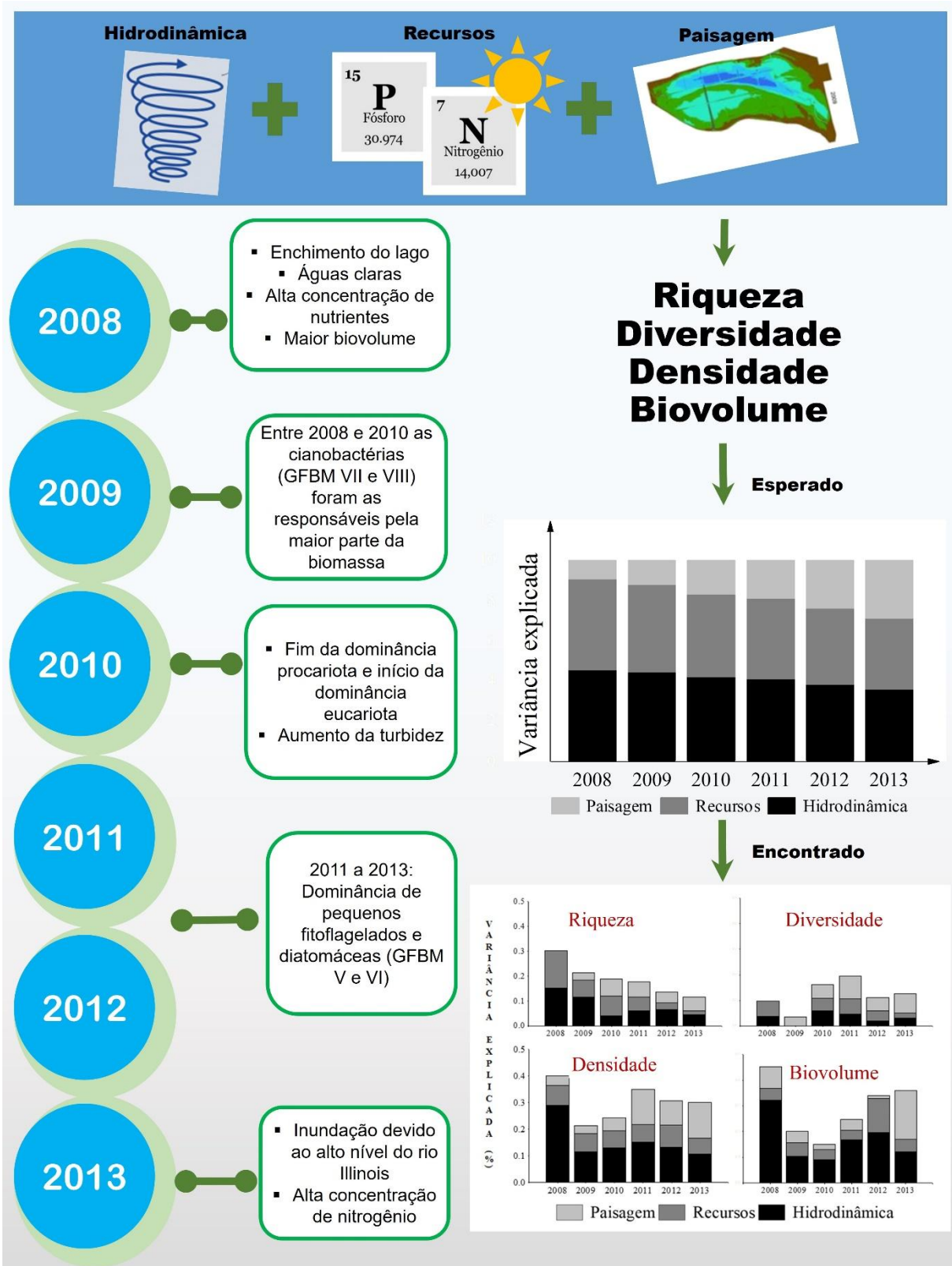
RESUMO

Compreender os padrões e os fatores que direcionam mudanças na estrutura da comunidade fitoplanctônica é fundamental para o planejamento e sucesso de processos de restauração ecológica. Investigamos a influência da hidrodinâmica, paisagem e recursos na estrutura da comunidade fitoplanctônica durante a restauração de um lago de planície de inundação (2008 – 2013). A análise de variância particionada (RDAP) foi utilizada para estimar a importância relativa desses fatores para a riqueza, diversidade, densidade e biovolume dos Grupos Funcionais Baseados em Morfologia (GFBM). Como esperado a hidrodinâmica e os recursos foram determinantes para o biovolume e densidade. A importância relativa da paisagem para os atributos da comunidade aumentou ao longo do tempo de restauração. Cianobactérias filamentosas heterocitadas (VIII) e coloniais (VII) foram dominantes nos primeiros anos do processo de restauração, seguida por fitoflagelados (V) e diatomáceas (VI). Ressaltou-se a importância da avaliação do fitoplâncton e da influência da alta concentração de nutrientes e do regime de mistura para os padrões ecológicos da comunidade.

Palavras - chave: lago raso, cianobactérias, uso do solo; sucessão; planície de inundação.

HIDRODINÂMICA E RECURSOS COMO FATORES INFLUENTES NA SUCESSÃO FITOPLANCTÔNICA DURANTE A RESTAURAÇÃO LACUSTRE

RESUMO GRÁFICO



3.1 Introdução

A restauração ecológica é fundamentalmente a manipulação da sucessão e seus principais objetivos são assegurar a reestruturação física e o funcionamento dos serviços ecossistêmicos (SER, 2004; Pander & Geist, 2013). Em outras palavras, a restauração ecológica é o manejo de um *habitat* ou paisagem perturbado para uma condição desejada (Hobbs et al., 2007). O dinamismo ocasionado pelas inundações e oscilações do nível da água, aliado a particularidades, como a morfologia dos lagos, são fatores que caracterizam a restauração lacustre de planícies de inundação como um imenso desafio aos ecólogos. Isso demonstra a necessidade de uma ampla gestão, a qual normalmente inclui o monitoramento dos organismos aquáticos (Junk et al., 1989; Hobbs et al., 2007).

A comunidade fitoplanctônica apresenta significativa variabilidade temporal, associada principalmente a regimes sazonais em que ocorrem as mudanças de temperatura e pluviosidade (Anneville et al., 2002; Bortolini et al., 2014; Weithoff & Gaedke, 2016). Deste modo, quando amostrada em escala interanual, observa-se padrões de mudanças cíclicas nos atributos do fitoplâncton, principalmente biomassa, densidade e composição, o que sinaliza um equilíbrio dinâmico da própria comunidade (Sommer et al., 1986; Pineda et al., 2019). Tais mudanças, direcionais e progressivas, ilustram o conceito de sucessão ecológica como um processo determinístico (Meiners et al., 2015). Embora processos estocásticos, como dispersão e deriva, também sejam considerados importantes fatores na estruturação das comunidades (Devercelli et al., 2016). A partir dessa abordagem determinística, estudos denominados “PEG models” (*Plankton Ecology Group* – Sociedade Internacional de Limnologia – SIL) passaram a descrever e caracterizar as mudanças sazonais nas comunidade planctônicas (zooplâncton e fitoplâncton) (Sommer et al., 1986, 2011).

Para lagos de regiões temperadas, a sucessão planctônica sazonal é descrita a partir do início da primavera, onde a temperatura e os ventos sazonais causam a mistura da coluna de água. Os nutrientes do hipolímnio, levados até a zona eufótica proporcionam condições ideais para expressiva produção de biomassa de diatomáceas. A floração das diatomáceas perdura até os principais nutrientes da zona eufótica se esgotarem, dando início à fase de “águas claras” que antecede a floração das cianobactérias. Durante o verão, a coluna de água apresenta estratificação e, portanto, a zona eufótica sofre forte depleção de nutrientes. Neste período, ocorre o desenvolvimento moderado do fitoplâncton, com a predominância de cianobactérias. No outono, com a diminuição da temperatura ocorre a circulação total da coluna de água que favorece uma nova floração de diatomáceas e ainda o desenvolvimento de criptofíceas e clorofíceas (Sommer et al., 1986, 2011; Tundisi & Tundisi, 2008; Esteves,

2011).

A variabilidade dos atributos da comunidade fitoplanctônica, como biovolume, densidade e diversidade, têm sido monitorados em diversos processos de restauração lacustre (Wiśniewska & Luścińska, 2012; Leruste et al., 2016; Kozak et al., 2017; Rosińska et al., 2017). O estudo do fitoplâncton, nessas situações justifica-se principalmente por tais organismos representarem a base das cadeias alimentares aquáticas, exercendo funções em vários ciclos biogeoquímicos, como o ciclo do carbono, oxigênio e nitrogênio (Reynolds, 1984).

A diminuição do grau de trofia e a prevenção de florações de cianobactérias tóxicas são aspectos frequentemente desejados em restauração lacustre, pois, quando não controladas, essas situações podem ter impactos negativos aos serviços ecossistêmicos e ao uso recreativo de lagos (Qin et al., 2015; Rosińska et al., 2017). O monitoramento da comunidade fitoplanctônica ajuda a planejar ações para mitigar tais situações, considerando-se que as principais produtoras de toxinas, as cianobactérias, também produzem grande quantidade de biomassa, utilizada como um importante critério em muitos índices de caracterização do estado trófico (Smith et al., 1999). Portanto, o estudo quantitativo da comunidade fitoplanctônica fornece informações mais precisas sobre as mudanças no ecossistema do que, por exemplo, apenas a concentração de clorofila e ou nutrientes (Bürgi & Stadelmann, 2002).

Considerando o importante papel ecológico do fitoplâncton, um dos principais desafios para os ecologistas aquáticos é investigar como os fatores ambientais atuam na estruturação dessas comunidades (Reynolds, 2012). Entre as variáveis ambientais locais mais importantes para a comunidade fitoplanctônica, estão as relacionadas com a hidrodinâmica (e.g. regime de mistura da coluna de água) e a disponibilidade de recursos (luz e nutrientes). A alta relação entre a zona de mistura e a profundidade do ambiente pode definir, por exemplo, maior contribuição de algas mais pesadas, como as diatomáceas (Margalef, 1978; Willen, 1991; Reynolds, 2006) e colunas de águas mais estáveis associadas a características químicas, como a alta concentração de nutrientes e altas temperaturas, podem ser preponderantes no surgimento de florações de cianobactérias (O'Neil et al., 2012).

Outros aspectos, considerados fatores regionais, como por exemplo, o uso e ocupação do solo, podem também representar preditores importantes para a estrutura da comunidade fitoplanctônica (Katsiapi et al., 2012; Machado et al., 2016; Zorzal-Almeida et al., 2017). A importância de incluir a paisagem como fator preditor na estruturação das comunidades aquáticas, se justifica pelo fato de que os fatores limnológicos fundamentais para as comunidades planctônicas, como a concentração de nutrientes, mudanças no nível da água e

taxas de sedimentação são diretamente influenciados pelas características da paisagem de suas bacias hidrográficas (Stomp et al., 2011). Um solo degradado, por exemplo, intensifica o escoamento superficial e o carreamento de nutrientes e poluentes para os corpos de água, o que pode alterar a concentração dessas substâncias e a disponibilidade de luz, afetando assim a biota aquática (Arbuckle & Downing, 2001; Loewen et al., 2021; Tian et al., 2021).

A perspectiva da diversidade funcional é fundamental no contexto de restauração ecológica visto que um dos objetivos principais dos processos de restauração é restabelecer aos ecossistemas degradados tanto a diversidade taxonômica quanto a funcional (Norberg, 2004; SER, 2004; Erös et al., 2009). Para o fitoplâncton, o agrupamento funcional, ou seja, com base em estratégias similares de sobrevivência e adaptação às condições ambientais, tem mostrado um alto poder preditivo em relação a abordagem taxonômica (Salmaso & Padisák, 2007; Brasil & Huszar, 2011). Esses agrupamentos podem ser particularmente atraentes para o monitoramento do fitoplâncton durante a restauração, pois apresentam melhor compreensão mecanicista das relações espécie-ambiente e conseqüentemente são mais generalizáveis. Estes aspectos facilitam comparações com outros locais ou fases da restauração, onde a composição de espécies difere, mas as principais funções ecológicas (e, por implicação, grupos funcionais) são semelhantes (Verberk et al., 2013; Kruk et al., 2021). Embora os grupos funcionais aliados aos principais atributos ecológicos (biovolume, diversidade, riqueza e densidade), demonstrem ser excelentes ferramentas para o monitoramento do fitoplâncton, essa abordagem ainda é pouco usual em estudos de restauração lacustre (Cronberg, 1982; Krienitz et al., 1996; Bürgi & Stadelmann, 2002; Tolotti & Thies, 2002).

Nesse contexto, examinou-se ao longo de um processo de restauração lacustre a influência da paisagem, dos recursos e da hidrodinâmica nos atributos ecológicos: densidade, biovolume, riqueza e diversidade dos GFBM do fitoplâncton. Considerando que o lago, objeto desse estudo, foi utilizado por décadas pela agricultura, o que ocasiona alta concentração de nutrientes, e que o reestabelecimento do nível natural da água do lago foi a medida inicial de restauração (Lemke et al., 2017b; Sparks et al., 2017) espera-se uma comunidade inicial fortemente influenciada pela concentração de nutrientes (recursos) e hidrodinâmica (mistura da coluna de água). Para o período inicial de restauração, espera-se ainda, o predomínio de grupos funcionais que sejam favorecidos pelos altos valores de nutrientes. Considerando a estabilização do nível do lago e a provável redução do aporte alóctone de nutrientes, espera-se ao longo do tempo uma maior influência dos fatores da paisagem, tendo em vista a localização do lago em uma matriz essencialmente agrícola e altamente dinâmica.

3.2 Materiais e Métodos

3.2.1 Área de estudo

O lago Thompson é um dos vários ambientes lacustres da planície de inundação do rio Illinois, localizado em Illinois no centro oeste dos Estados Unidos ($40^{\circ}20'46.14''\text{N}$, $90^{\circ}01'29.56''\text{W}$) (Figura 01). É considerado um lago raso, com profundidade média de 2,77 m e uma extensão aproximada de 10 hectares. De clima temperado a região possui o período de chuvas de março a agosto e o período de seca de setembro a fevereiro.

O lago Thompson, assim como outros ecossistemas aquáticos da planície de inundação do rio Illinois teve suas águas drenadas em 1921 e foi utilizado durante décadas pela agricultura (Hine et al., 2017; Lemke et al., 2017b). A drenagem de zonas húmidas para a agricultura foi uma prática comum e difundida em Illinois durante a década de 1900.

Parte das áreas da planície de inundação do rio Illinois foi adquirida pela *The Nature Conservancy* para implantação de uma área de preservação denominada *Emiquon Preserve*. Em 2007, a drenagem das águas do lago Thompson foi interrompida, permitindo assim o restabelecimento do lago. Outra medida para a restauração foi a implantação de diques para impedir a conexão entre o lago e o rio Illinois (Sparks et al., 2017). Deste então, como forma de avaliar a recuperação das funções ecossistêmicas, várias comunidades têm sido amostradas, dentre elas a comunidade fitoplanctônica, como parte do projeto de restauração lacustre gerenciada pela *The Nature Conservancy*, em parceria com a Universidade de Illinois (EUA).

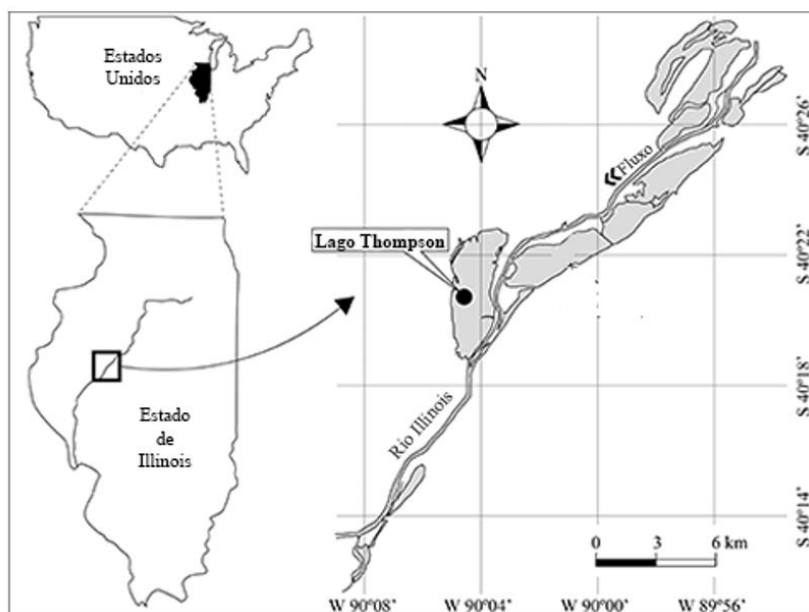


Figura 01. Localização do Lago Thompson na planície de inundação do rio Illinois em Illinois EUA.

3.2.2 Métodos de amostragem e laboratório

Os organismos fitoplanctônicos foram amostrados quinzenalmente. As amostragens ocorreram diretamente à subsuperfície na região limnética, em três pontos do lago, entre os anos de 2008 a 2013, totalizando assim 344 amostras. As amostras de fitoplâncton foram coletadas diretamente com frascos e fixadas *in situ* com solução de lugol acético. As amostragens foram padronizadas para todo o período, e a contagem e identificação dos táxons fitoplanctônicos foram feitas pela mesma equipe.

A identificação dos táxons foi feita com o auxílio de bibliografia especializada (Bicudo & Bicudo, 1970; Komarék & Fott, 1983; Krammer-Lange & Bertalot, 1986, 1988, 1991). A contagem dos indivíduos (células, colônias, cenóbios ou filamentos) foi realizada em campos aleatórios, seguindo o método de Utermöhl (1958), com a utilização de microscópio invertido, em aumento de 400 x. O volume sedimentado foi definido de acordo com a concentração de algas e/ou detritos presentes na amostra, com sedimentação prévia de pelo menos três horas para cada centímetro de altura da câmara de sedimentação (Margalef, 1983). O cálculo da densidade fitoplanctônica foi realizado de acordo com APHA (2005) e o resultado foi expresso em indivíduos por mililitro.

Os organismos foram classificados em grupos funcionais baseados na morfologia (GFBM) de acordo com os critérios propostos por Kruk e colaboradores (2010) e Reynolds e colaboradores (2014). Nesta abordagem, os organismos fitoplanctônicos foram agrupados em oito categorias baseadas em características morfológicas as quais foram identificadas com auxílio de microscopia de luz (Figura 02).

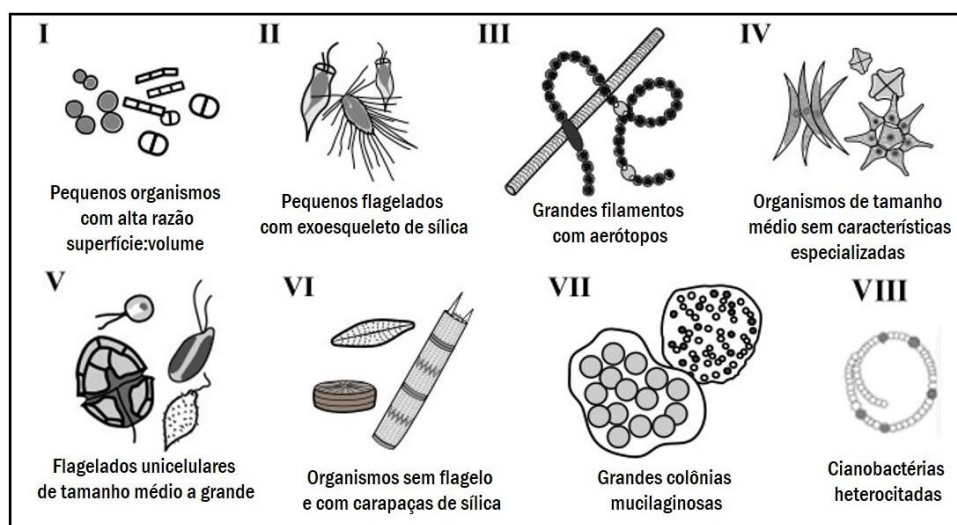


Figura 02: Classificação dos organismos fitoplanctônicos em Grupos funcionais baseados em morfologia e suas principais características.

O volume celular foi calculado a partir de formas geométricas que mais se aproximam a forma dos organismos fitoplanctônicos (Sun & Liu, 2003). O biovolume foi estimado multiplicando-se a densidade de cada taxa por seu respectivo volume.

Simultaneamente à amostragem dos organismos fitoplanctônicos foram obtidas medidas de temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$), pH, condutividade elétrica ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), oxigênio dissolvido ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) e turbidez (NTU) por meio de potenciômetros digitais portáteis. A transparência da coluna de água (m) foi obtida por meio do disco de *Secchi*, sendo a zona eufótica (Z_{eu}) calculada como 2,7 vezes a profundidade do disco de *Secchi* (Padiál & Thomaz, 2008). A profundidade da zona de mistura (Z_{mis}) foi estimada a partir do perfil térmico. A razão entre zona eufótica e zona de mistura ($Z_{\text{eu}}:Z_{\text{mis}}$) foi utilizada para avaliar a disponibilidade de luz na zona de mistura e a razão entre a zona de mistura e a zona máxima ($Z_{\text{mis}}:Z_{\text{max}}$) foi utilizada para avaliar o regime de mistura.

Foram determinadas as concentrações de fósforo total, nitrogênio total, nitrato e amônio seguindo os métodos 4500-PD e 4500-NB (APHA, 1998). O nitrogênio inorgânico dissolvido (NID) foi estimado pelas concentrações de nitrato e amônio. Os sólidos totais dissolvidos foram obtidos de acordo com APHA: método 2540E (1998). Os dados do nível da água do rio Illinois foram fornecidos pela *National Weather- Service Products*.

Para quantificar as mudanças temporais na paisagem no entorno do lago Thompson, foram analisadas 22 imagens datadas entre 2008 a 2013 (Tabela 01). As imagens foram obtidas através do Serviço Geológico dos Estados Unidos (USGS) no endereço eletrônico: <<http://www.earthexplorer.usgs.gov>>. Foram utilizadas imagens do Satélite *Landsat 5 TM* as quais foram submetidas as composições coloridas RGB das bandas 3, 4 e 5. Nessa etapa, cada imagem foi recortada evidenciando o lago ao centro, e cada recorte apresentou a mesma área retangular de 150 km^2 .

Tabela 01. Imagens de satélite obtidas para o período de 2008 a 2013 para análise da paisagem ao redor do lago Thompson.

2008	2009	2010	2011	2012	2013
06 de abril	4 de fevereiro	30 de maio	17 de maio	24 de março	19 de março
27 julho	11 de maio	17 de julho	20 de julho	27 de março	23 de junho
31 outubro	28 de junho	21 de outubro	06 de setembro	14 de julho	13 de outubro
	15 de agosto			16 de setembro	30 de novembro
	05 de dezembro				

A próxima etapa consistiu na classificação supervisionada das imagens com o recorte de interesse. Foram definidas, com base no conhecimento da área e observação das imagens de satélite as seguintes classes: 1) *área do lago*, 2) *ambientes aquáticos*: Porcentagem de áreas alagadas pelo rio e outros lagos próximos ao ambiente de estudo 3) *solo exposto*: inclui área utilizada pela agricultura e urbanização e 4) *vegetação*: inclui toda vegetação nativa, como florestas, arbustos e mata ciliar. Após definição das classes foi escolhido o método de classificação supervisionada de máxima verossimilhança para avaliar a precisão da classificação. Este método é o mais utilizado na classificação de imagens de satélite (Richards, 2013). Após a classificação e o mapeamento das classes de cada imagem, foram obtidas as respectivas porcentagens de cada classe. As delimitações de margem foram realizadas manualmente e as imagens apresentaram resolução espacial de 30 m. Todas as imagens foram processadas no programa de edição e análise de dados georreferenciados *Qgis* (QGIS.org, 2021).

3.2.3 Análise dos dados

Foi realizada uma Análise de Componentes Principais – PCA (Legendre & Legendre, 1998) para sumarizar a variabilidade ambiental e identificar a existência de um padrão temporal para as variáveis limnológicas. Para a PCA foram utilizadas as variáveis temperatura da água, oxigênio dissolvido, pH, condutividade, nitrogênio inorgânico dissolvido, fósforo total, profundidade, razão zona eufótica:zona mistura, turbidez e sólidos totais dissolvidos. Os eixos foram selecionados de acordo com o critério de *broken-stick* (Jackson, 1993). Os dois primeiros eixos foram utilizados para interpretação pois representam a maior variabilidade dos dados.

A riqueza foi considerada como o número de táxons presentes em cada amostra. O índice de diversidade específica (H') da comunidade fitoplanctônica, expresso em bits.ind.^{-1} , foi estimado segundo Shannon e Wiener (Shannon & Weaver, 1963), sendo que quanto maior o valor de H' , maior a diversidade.

Foi utilizada a análise de redundância parcial (pRDA) para determinar qual a importância relativa das variáveis hidrodinâmicas (H), dos recursos (R) e da paisagem (P) sobre os diferentes atributos da comunidade fitoplanctônica. A pRDA pode ser entendida como uma extensão da análise de regressão múltipla, que possui uma matriz dependente e diferentes matrizes explanatórias (Legendre & Legendre, 1998). As seguintes matrizes resposta foram consideradas: Riqueza (presença e ausência), abundância (densidade),

biovolume, e diversidade (diversidade de Shannon). Essas matrizes foram categorizadas em grupos funcionais dentro de cada ano de restauração.

Para essa análise foram utilizadas três matrizes explanatórias denominadas como: matriz hidrodinâmica, matriz de recursos e matriz de paisagem. A matriz hidrodinâmica foi composta pelas seguintes variáveis: profundidade do lago, nível do rio Illinois, relação zona eufótica: zona de mistura, relação zona de mistura: zona máxima, concentração de oxigênio dissolvido, temperatura e turbidez. A matriz de recursos foi composta por: concentração de nitrogênio total, fósforo total, nitrogênio inorgânico dissolvido, condutividade elétrica e zona eufótica. A matriz de paisagem foi composta pela: área do lago Thompson; área dos outros ambientes aquáticos incluídos na área avaliada, porcentagem de solo exposto e porcentagem de vegetação.

Foi realizado um processo de seleção de variáveis ambientais, no qual a multicolinearidade entre as variáveis ambientais foi verificada por meio de fatores de inflação de variância (VIF) e eliminaram-se as variáveis que estavam fortemente correlacionadas (VIF >10) antes das análises estatísticas (Oksanen et al., 2016).

A variação dos atributos da comunidade fitoplanctônica para cada ano de restauração lacustre foi dividida nas seguintes frações: fração explicada somente pelas variáveis hidrodinâmicas (H), somente pelas variáveis de recursos (R) e somente pelas variáveis da paisagem (P). Além disso considerou-se as frações compartilhadas por: recursos e hidrodinâmica ($R \cap H$), paisagem e hidrodinâmica ($P \cap H$) e paisagem e recursos ($P \cap R$). A variação não explicada por nenhum desses componentes foi representada pelos resíduos. A significância das frações foi testada usando 999 permutações aleatórias. Os valores de R^2 ajustado foram considerados como valor da explicação de cada particionamento, uma vez que esses valores não são afetados pelo número de variáveis nas matrizes explanatórias e assim tornam os resultados comparáveis (Peres-Neto et al., 2006).

Antes das análises, as matrizes biológicas foram transformadas pelo método de Hellinger como recomendado para matrizes com muitos zeros e analisadas por métodos lineares como pRDA (Legendre & Gallagher, 2001). Os fatores ambientais foram transformados em log (exceto pH). As análises pRDA, foram realizadas através do programa R (R Development Core Team, 2021) e através do programa *Statistica* (StatSoft, 2005).

3.3 Resultados

3.3.1 Caracterização ambiental

A profundidade média do lago foi de 2,87 m. A menor profundidade média (2,05 m) foi registrada em 2008 e a maior em 2013 (3,23 m) (Tabela 02). Considerando os valores médios do nível do rio Illinois, observou-se um decréscimo entre 2009 a 2011, tais valores, na maioria das vezes não apresentaram influência direta sobre a profundidade do lago (Figura 03). Entretanto, durante a primavera de 2013 foram registrados os mais altos níveis para o Rio Illinois, ocasionando uma cheia extrema e tendo como consequência a conectividade com os ambientes adjacentes, incluído o lago Thompson que apresentou a maior profundidade média nesse período (3,23 m).

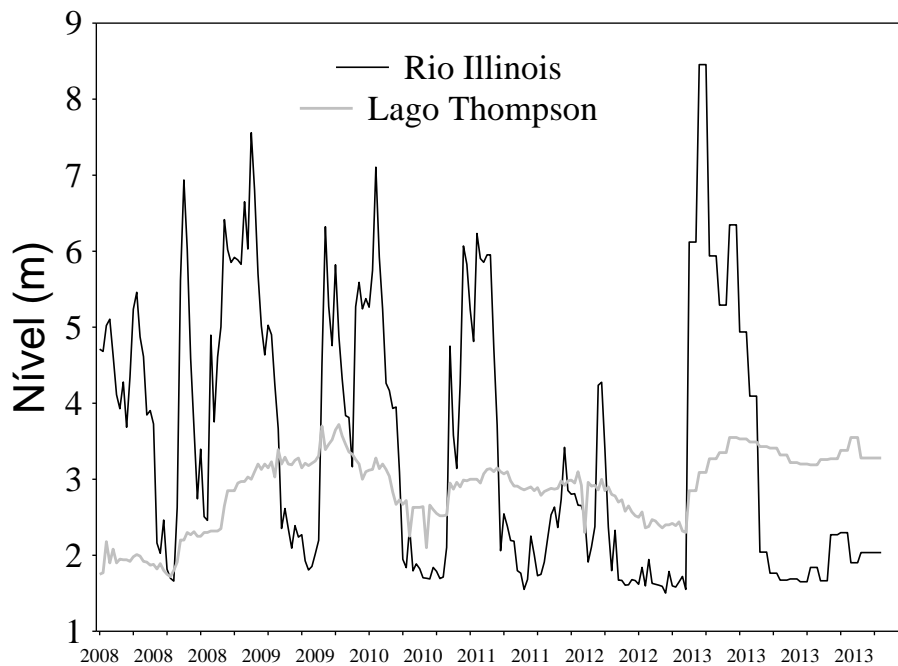


Figura 03. Variação do nível da água do rio Illinois e da profundidade do lago Thompson entre 2008 a 2013.

O lago Thompson apresentou durante a maior parte do tempo de amostragem condições de mistura total da coluna de água, com valores médios de concentração de oxigênio de 9,12 mg/L, com exceção para alguns curtos períodos de tempo de estratificação, associados a variabilidade sazonal. Nos anos iniciais a disponibilidade de luz na zona de mistura foi alta (0,65) e entre 2008 a 2011 houve um decréscimo da disponibilidade de luz na zona de mistura.

A localização em região de clima temperado, faz com que a temperatura apresente forte influência sazonal sobre a dinâmica lacustre. O lago Thompson, em seus ciclos anuais, sofre os processos de congelamento e degelo, típicos de lagos temperados com temperaturas médias de 19 °C. A temperatura variou de 1,4 °C em dezembro de 2011 a 31 °C em julho de 2012.

O lago Thompson apresentou aumento dos valores médios de fósforo e nitrogênio ao longo do processo de restauração. Nitrogênio e sólidos totais dissolvidos apresentaram as maiores concentrações médias em 2010 e 2013. Durante 2010 foram observados os maiores valores de fósforo. O pH variou em média 8,2 em 2013 a 8,6 em 2012.

Os dois primeiros eixos gerados pela análise de Componentes Principais (PCA) foram significativos e explicaram 45% da variabilidade total dos dados limnológicos (Figura 04), demonstrando mudanças na caracterização limnológica entre os três primeiros e os três últimos anos de restauração. Foi evidenciada uma separação temporal, na qual o primeiro eixo foi influenciado por turbidez (- 0,82), relação $Z_{eu}: Z_{mis}$ (0,89) e sólidos totais dissolvidos (- 0,47). No segundo eixo o fósforo total (0,77), temperatura (0,69) e condutividade elétrica (0,57) foram as variáveis de maior importância. Maior variabilidade temporal foi evidenciada para o lago nos três últimos anos de restauração, mostrada pela maior dispersão dos escores.

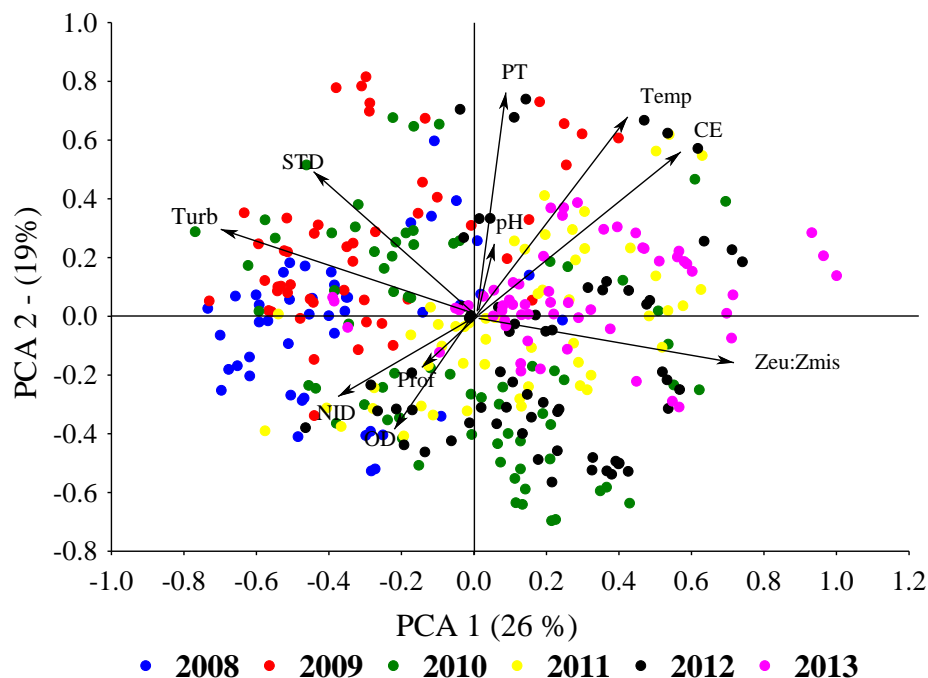


Figura 04: Dispersão dos escores ao longo dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais, realizada para as variáveis limnológicas do lago Thompson (2008 – 2013). Profundidade – Prof; temperatura – Temp; condutividade elétrica – CE; oxigênio

dissolvido – OD; nitrogênio inorgânico dissolvido – NID; fósforo total- PT; turbidez – Turb; pH; Zona eufótica:Zona de mistura - $Z_{eu}:Z_{mis}$.

O recorte da paisagem do entorno do lago Thompson apresentou um território totalmente fragmentado, com predominância de áreas agrícolas, aqui categorizadas como solo exposto. A vegetação de várzea e a vegetação terrestre natural foram registradas em menor quantidade. Entretanto, o solo exposto e a vegetação não apresentaram grandes mudanças. A retração e a expansão das áreas alagadas, tanto do lago Thompson quanto de seus ambientes adjacentes, incluindo o rio Illinois, foram as responsáveis pelas maiores modificações na paisagem durante o período de estudo.

Tabela 02. Valores médios e coeficiente de variação (entre parênteses em %) das variáveis de Paisagem: área do lago (área - hectares), porcentagem de agricultura (agri), porcentagem de vegetação (veget), porcentagem de área alagada (água). Recursos: Sólidos totais dissolvidos (STD - $\mu\text{g L}^{-1}$), fósforo total (PT - $\mu\text{g L}^{-1}$), nitrogênio total (NT - $\mu\text{g L}^{-1}$), nitrogênio inorgânico dissolvido (NID - $\mu\text{g L}^{-1}$), pH, condutividade elétrica (CE - $\mu\text{S cm}^{-1}$), e zona eufótica (Z_{eu} - m), e Hidrodinâmica: profundidade do lago (prof - m), Razão zona eufótica / zona de mistura ($Z_{eu}:Z_{mis}$), razão zona de mistura / zona máxima ($Z_{mis}:Z_{max}$), temperatura (Temp. - $^{\circ}\text{C}$), oxigênio dissolvido - mg L^{-1}), turbidez (Turb. - NTU) e nível do rio Illinois (Nível - m).

	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Paisagem						
Área	5 (9,61)	14,93 (13,54)	12,7 (29,52)	8,09 (61,6)	13,41 (29,26)	12,08 (29,51)
Agri.	86,89 (10,29)	76,75 (20,75)	74,23 (12,9)	70,37 (13,59)	67,72 (11,62)	75,8 (8,86)
Veget.	44,98 (2,25)	48,25 (21,94)	40,24 (28,14)	51,76 (17,27)	46,92 (7,05)	40,67 (14,41)
Água	18,65 (42,64)	34,14 (25,29)	36,06 (16,52)	23,96 (47,4)	34,33 (30,47)	34,06 (26,42)
Recursos						
STD	5,48 (58,21)	8,91 (90,04)	10,26 (62,17)	9,91 (41,87)	11,73 (40,35)	12,24 (49,12)
PT	309,45 (34,9)	118,88 (81,43)	426,66 (79,59)	156,57 (49,63)	273,68 (68,6)	109,33 (27)
NT	1,71 (32,18)	1,12 (27,69)	2,05 (43,16)	1,51 (13,63)	1,99 (34,14)	2,73 (11,02)
NID	0,1 (102,61)	0,05 (107,9)	0,06 (135,17)	0,1 (93,07)	0,11 (88,15)	0,13 (204,38)
pH	8,36 (5,86)	8,53 (4,65)	8,53 (4,99)	8,4 (3,07)	8,6 (2,41)	8,28 (2,75)
CE	418,59 (19,93)	328,38 (17,53)	311,07 (10,67)	315,35 (17,71)	343,38 (22,61)	291,78 (16,97)
Z_{eu}	1,92 (18,03)	2,48 (30,81)	1,63 (59,85)	1,23 (29,33)	1,1 (35,49)	1,27 (34,18)
Hidrodinâmica						
Prof.	2,05 (9,11)	3,15 (8,26)	3,05 (11,65)	2,94 (3,26)	2,69 (8,85)	3,23 (8,01)
$Z_{eu}Z_{mis}$	1,01 (24,78)	0,93 (40,41)	0,69 (55,62)	0,48 (53,12)	0,45 (43,55)	0,46 (59,45)
$Z_{mis}Z_{max}$	0,95 (12,75)	0,89 (20,5)	0,81 (29,57)	0,94 (16,79)	0,95 (15,53)	0,94 (17,49)

	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Temp.	19,46 (38,63)	18,06 (42,41)	22,14 (32,13)	18,74 (44,57)	17,59 (51,31)	17,97 (47,45)
OD	8,36 (30,33)	10,03 (22,54)	9,31 (34,31)	8,1 (34,94)	9,59 (25,68)	9,19 (26,87)
Turb.	7,25 (94,41)	8,46 (90,87)	18,73 (74,29)	25,11 (84,04)	22,41 (46,64)	21,23 (75,97)
Nível	3,90 (32,09)	4,35 (41,21)	3,59 (37,95)	3,44 (47,68)	2,16 (32,7)	3,34 (56,72)

3.3.2 Fitoplâncton

Foram registrados 422 táxons, distribuídos em oito GFBM de acordo com os critérios da classificação funcional baseada em morfologia, sendo 37% pertencentes ao GFBM IV, 22% pertencentes ao GFBM V, 17% pertencentes ao GFBM VI, 13% pertencente ao GFBM VII (Figuras 05 e 06). O restante dos táxons, ou seja 9 % foram distribuídos entre os GFBM I, II, III e VIII. Os valores médios de riqueza taxonômica e diversidade foram de 24 táxons por amostra e 1,88 bits.ind⁻¹ respectivamente. Um acréscimo de riqueza e diversidade foi registrado ao longo do tempo, sendo os GFBM IV, V, VI e VII os mais representativos.

A média para densidade foi de 6213 ind.mL⁻¹, sendo o GFBM VIII responsável pela maior densidade, registrada no verão de 2008. O GFBM VII e VIII representados principalmente por *Aphanizomenon* e *Radiocystis*, foram os mais representativos para a densidade durante 2008, 2009 e 2010. Os GFBM IV, V e VI foram os mais representativos em 2011, 2012 e 2013.

O biovolume médio registrado foi de 4,85 mm³.L⁻¹. As cianobactérias dos GFBM VII e VIII foram as dominantes em biovolume durante os três primeiros anos de restauração, representando mais da metade do biovolume total entre 2008 e 2010. Os GFBM V e VI foram os mais representativos em biovolume durante os anos de 2011, 2012 e 2013. Os menores valores médios foram registrados em 2011 e 2013.

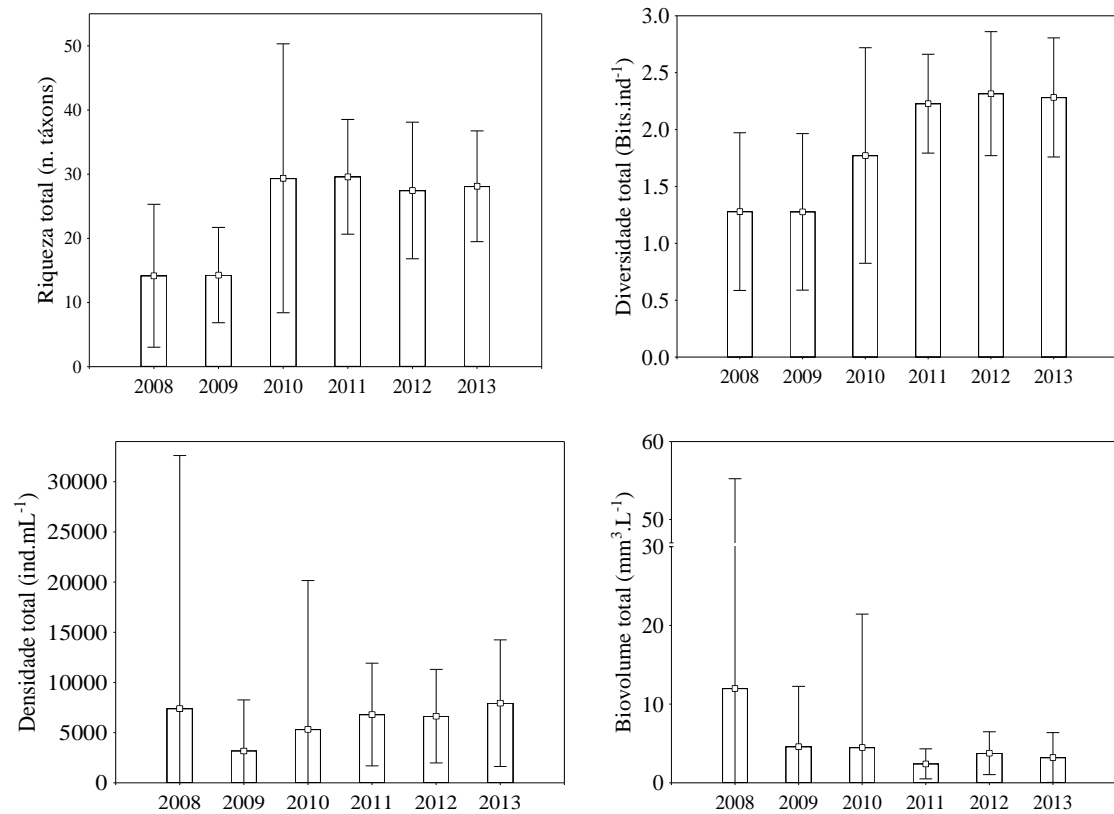


Figura 05. Riqueza, diversidade, densidade e biovolume total da comunidade fitoplanctônica no Lago Thompson entre 2008 e 2013. Os símbolos representam a média e as barras verticais o desvio padrão.

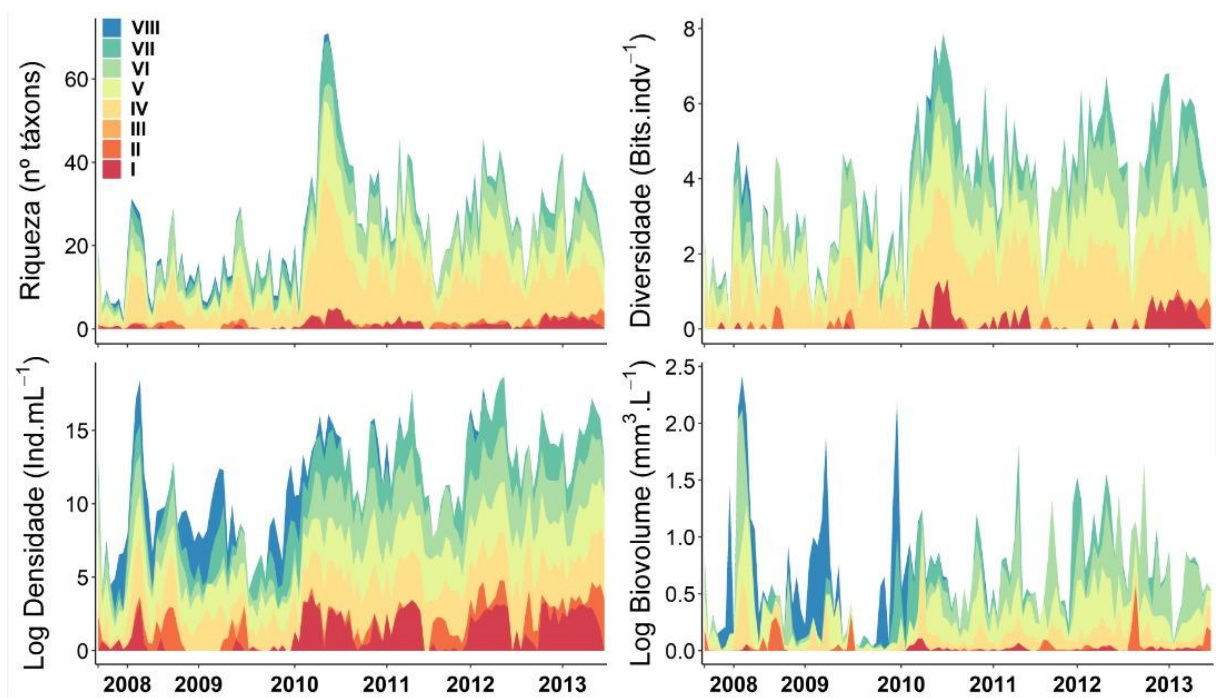


Figura 06. Riqueza, diversidade, densidade e biovolume dos grupos funcionais baseados em morfologia, no lago Thompson entre 2008 a 2013.

3.3.3 Partição da variância

Um maior poder explicativo dos recursos, paisagem e hidrodinâmica foi observado para a densidade e biovolume (Figura 07 e Apêndice A). A pRDA realizada para cada atributo em cada período anual, evidenciou que os padrões de densidade e biovolume foram influenciados principalmente pela hidrodinâmica. A paisagem apresentou maior influência nos padrões de densidade, durante o período de 2011 a 2013. Para o biovolume a maior influência da paisagem foi registrada durante o ano de 2012. Os recursos apresentaram um maior poder preditivo para o biovolume em 2012, enquanto para densidade manteve um padrão estável. Para o biovolume a influência dos recursos não foi significativa em 2008, 2011 e 2013. A influência da paisagem não foi significativa para o biovolume em 2012.

Para a riqueza, observou-se a diminuição da importância das variáveis hidrodinâmicas e dos recursos ao longo do processo de restauração. A influência dos recursos não foi significativa em 2010, 2011, 2012 e 2013. A influência da paisagem não foi significativa em 2008 e a hidrodinâmica em 2013. A paisagem teve destaque para a riqueza principalmente em 2010, 2011 e 2013. Para a diversidade, a pRDA evidenciou mudanças anuais na importância da hidrodinâmica, paisagem e recursos. Em 2008 a hidrodinâmica foi o fator que melhor explicou os padrões de diversidade. Em 2010, recursos e paisagem apresentaram influência semelhante para os padrões de diversidade. Entre o período de 2011 a 2013 a diversidade foi influenciada principalmente pela paisagem. Para a diversidade os recursos não apresentaram influência significativa em 2008, 2009 e 2013 e a influência da hidrodinâmica não foi significativa em 2010.

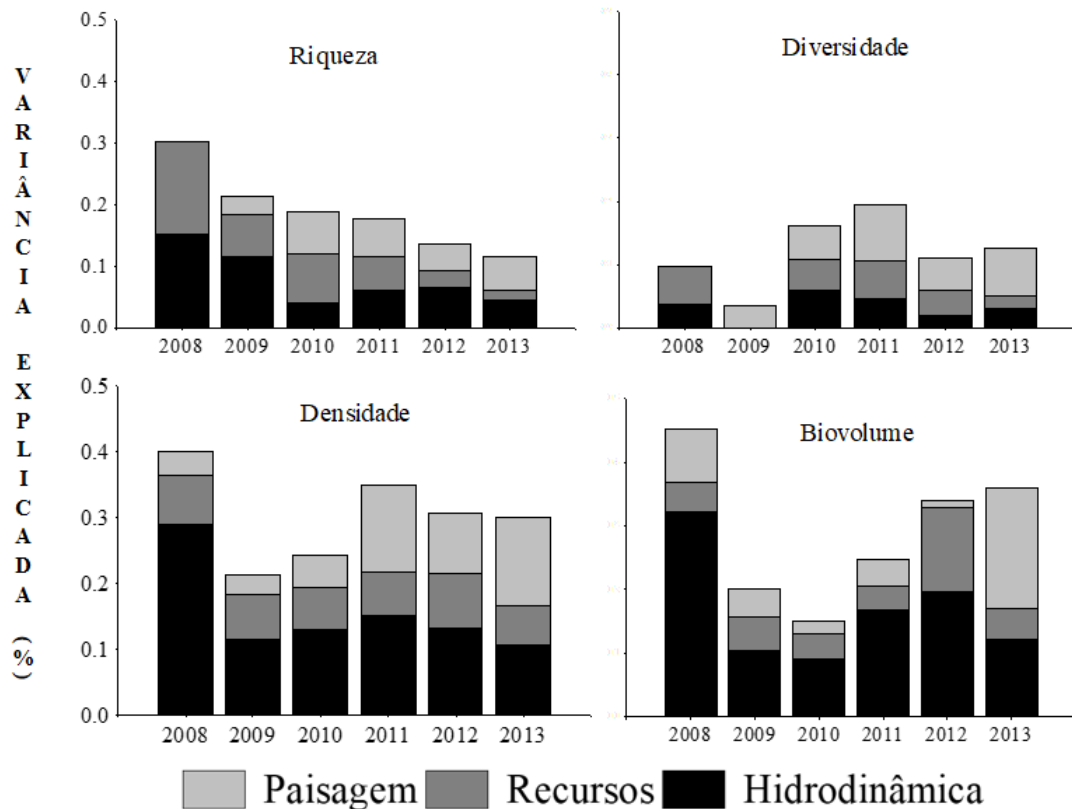


Figura 07. Contribuições relativas (% de explicação) dos frações puras hidrodinâmica, recurso e paisagem sobre os padrões de riqueza, diversidade, densidade e biovolume dos GFBM registrados no lago Thompson entre 2008 e 2013. Valores < 0 não foram mostrados.

3.4 Discussão

Examinou-se a importância de fatores ambientais, particionados em recursos, paisagem e hidrodinâmica, para a estruturação da comunidade fitoplanctônica ao longo de um processo de restauração lacustre. Os resultados demonstraram que os atributos da comunidade fitoplanctônica (riqueza, diversidade, densidade e biovolume) foram estruturadas por fatores ambientais distintos ao longo do tempo e a densidade e o biovolume foram os atributos com maior porcentagem de explicação. De fato, a restauração de lagos, passa por fases distintas, as quais normalmente são marcadas por mudanças na composição e estrutura de suas comunidades biológicas, resultante do sinergismo entre as ações de manejo e a própria complexidade do ecossistema lacustre (Cronberg, 1982; Krienitz et al., 1996; Bürgi & Stadelmann, 2002).

A influência da hidrodinâmica e recursos diminuiu ao longo do processo de restauração para os atributos riqueza e diversidade enquanto, a paisagem apresentou maiores contribuições para esses atributos em 2010, 2011 e 2013. Observou-se que os menores valores para riqueza e diversidade foram registrados no início da restauração (2008 e 2009), onde o lago restabelecia seu nível de água, por meio da chuva e lençõs freáticos. Os padrões iniciais de riqueza e diversidade foram explicados em maior parte pelos recursos (alta concentração de fósforo e nitrogênio) e hidrodinâmica (mistura completa da coluna de água), nesse período o lago também apresentava alta disponibilidade de luz, o que provavelmente favoreceu as espécies dos GFBM IV e V, estabelecendo esses grupos como os mais representativos para riqueza e diversidade durante todo o processo de restauração.

A hidrodinâmica foi o principal fator estruturador para a densidade e biovolume durante a restauração do lago Thompson. A influência dos recursos permaneceu estável e a paisagem apresentou aumento de influência ao longo do tempo para esses atributos. A partir de 2010, durante a estação produtiva (primavera e verão), a dominância de cianobactérias coloniais mucilaginosas pertencentes aos GFBM VII e VIII foi substituída por fitoflagelados unicelulares (GFBM V) e por pequenas diatomáceas (GFBM VI).

Durante os três primeiros anos de restauração, as cianobactérias foram responsáveis pela maior parte da produtividade primária planctônica. Taxas altas de replicação, ou seja rápida reprodução, produção de toxinas, acinetos, formas coloniais e filamentosas e a capacidade de fixar nitrogênio podem proporcionar adaptação a ambientes com alta variabilidade ambiental como o lago Thompson (Paerl & Otten, 2013).

Aliado a essas vantagens competitivas, altas concentrações de fósforo no início do processo de restauração podem ter cooperado para o sucesso das cianobactérias (Kosten et al., 2012). A alta concentração de fósforo solúvel reativo registrada em 2008 foi atribuída ao uso de fertilizantes pela agricultura que perdurou por mais de 80 anos na área drenada do lago (Sparks et al., 2017). A redução insuficiente da carga externa e a alta carga interna de fósforo e nitrogênio são fatores comuns e prejudiciais em processos de restauração lacustre, visto que dificultam o controle de cianobactérias e diminuem a qualidade da água, sendo as causas mais prováveis da estabilidade das condições eutróficas ou estagnação das fases de restauração (Søndergaard et al., 2007).

Outro fator que pode ter contribuído para o sucesso inicial das cianobactérias é a capacidade desse grupo em produzir estágios de resistência (Paerl, 1988; Huisman et al., 2018). Esses estágios podem permanecer viáveis por décadas e germinar quando as condições ambientais se tornam favoráveis, dando origem a novas populações planctônicas (Cires et al.,

2013; Ellegaard & Ribeiro, 2017). Populações expressivas de *Aphanizomenon* e *Dolichospermum*, potencialmente formadoras de estágios de resistência, foram registradas na fase inicial de restauração do lago Thompson. Provavelmente o início e a recorrência dessas populações tenha sido influenciado pelo recrutamento de suas formas de resistência.

Após a fase de alta biomassa de cianobactérias, observou-se um aumento nos valores de riqueza e diversidade. Florações de cianobactérias resultam em rápida captação de nutrientes e a diminuição da incidência da radiação solar na coluna de água (aumento da turbidez) devido à alta biomassa produzida (Paerl & Otten, 2013). A competição por luz e nutrientes pode impedir o estabelecimento de outros grupos do fitoplâncton, fator que provavelmente levou aos menores valores de riqueza e diversidade nos primeiros anos de restauração (Huisman et al., 2004; Skácelová & Lepš, 2014; Ji et al., 2017).

A substituição de cianobactérias por grupos eucariontes refletiu a alta sensibilidade e rápida resposta dos organismos planctônicos ao ambiente (Litchman et al., 2010). Apesar da hidrodinâmica ter sido mostrada como principal fator estruturador do biovolume em 2010, outros fatores podem ter atuado sinergicamente e propiciado a ocorrência dessa mudança na estrutura da comunidade. Por exemplo, a lixiviação de nutrientes e outros compostos orgânicos provenientes, tanto da agricultura quanto da decomposição das macrófitas da ampla faixa marginal do lago, a alta ressuspensão de sedimentos, potencializada pela ausência de macrófitas aquáticas enraizadas e o aumento gradativo de sólidos suspensos e da turbidez, são alguns fatores que provavelmente desencadearam a desestabilização das florações de cianobactérias. A baixa profundidade e os episódios de vento, relatados para o lago nesse período (Huisman et al., 2004; Sparks et al., 2017), proporcionando uma mistura constante e aumento da turbidez, possivelmente favoreceram o desenvolvimento dos grupos V e VI que estavam presentes no ambiente embora em menor biovolume (Stroom & Kardinaal, 2016; Visser et al., 2016).

Apesar de desejada na maioria dos processos de restauração lacustre, a mudança de uma comunidade dominada por procariontes para uma comunidade dominada por eucariontes autotróficos, coincidiu com a diminuição da transparência da água o que pode interferir negativamente na dinâmica de predação de outras comunidades aquáticas, como os peixes e o zooplâncton (Viitasalo et al., 2005; Zhou et al., 2018). A observação dessa dinâmica das relações bióticas é de extrema importância para a restauração, pois relações interespecíficas podem ganhar importância ao longo do tempo o que reafirma a sinergia entre os diferentes compartimentos da teia trófica e a complexidade da restauração ecológica (Hobbs et al., 2007; Søndergaard et al., 2007).

Os flagelados unicelulares (GFBM V) e diatomáceas (GFBM VI) se destacaram em todos os atributos da comunidade fitoplanctônica a partir de 2010. Dentre as características morfológicas dos organismos desses grupos, destacou-se o pequeno tamanho, tanto de diatomáceas como de flagelados, em relação aos grupos que dominavam o lago anteriormente. O tamanho dos organismos fitoplanctônicos é amplamente variável, e considerado um traço funcional fundamental pois está associado a processos vitais para os organismos (Weithoff & Beisner, 2019). As células pequenas são consideradas competidoras mais eficientes na captação de recursos (nutrientes e luz) devido à alta relação superfície/volume e camada limite de difusão mais fina (Zohary et al., 2017; Burson et al., 2018). Outras características das células pequenas são maiores taxas metabólicas, maior taxa reprodutiva e menor perda por sedimentação (Litchman & Klausmeier, 2008). Portanto o pequeno tamanho desses organismos pode ser visto como uma característica adaptativa ao ambiente.

Os aspectos relacionados a paisagem desempenharam um papel crucial nas comunidades aquáticas durante a restauração lacustre, especialmente para a densidade e biovolume. Estudos que incluem aspectos da paisagem (e.g. porcentagem agrícola ou presença de áreas urbanas próximas a ecossistemas aquáticos) como variáveis preditoras da estrutura dessas comunidades têm observado significativa influência desse fator na composição, abundância e biomassa de microrganismos (Ferrareze, 2012; Paul et al., 2012; Lewis et al., 2020). Mudanças no uso do solo afetam comunidades microscópicas aquáticas, pois podem influenciar a quantidade de nutrientes e sedimentos que entram no sistema (maiores entradas em solos pobres ou sem cobertura) que por sua vez afetam também a a disponibilidade de luz e o estado trófico.

Diversos estudos apoiam a magnitude, recorrência e duração dos pulsos de inundação como fundamentais para manutenção da biodiversidade e produtividade nas planícies de inundação (Thomaz et al., 2007; Wantzen et al., 2008). Para a comunidade fitoplanctônica, tem sido demonstrado um alto grau de sincronismo entre as fases de cheia e seca e as mudanças em seus atributos ecológicos e funcionais (Oliveira & Calheiros, 2000; Devercelli, 2010; Bortolini et al., 2016). Baseado na hipótese do pulso como fator homogeneizador, em que as inundações tendem a reduzir a variabilidade espacial de fatores biológicos e ambientais (Thomaz et al., 2007), provavelmente o menor biovolume total em 2013 em relação a 2012 tenha sido influenciado pela conectividade entre rio e lago. No entanto, não foram observadas mudanças significativas nos demais atributos fitoplanctônicos e a hidrodinâmica foi o componente com maior poder preditivo para o biovolume, densidade e riqueza.

Os resultados estão de acordo com estudos prévios nesse ambiente (Lemke et al., 2017a) que caracterizam como leve, a perturbação (inundação) causada pelo rio Illinois em sua planície no *Emiquon*, que causam mínimas mudanças na diversidade de plantas e animais, na qualidade da água e características do *habitat*. No entanto, a resposta da comunidade fitoplanctônica do lago Thompson, contribuiu para o conhecimento do comportamento e resiliência aos eventos de inundação dos lagos de várzea restaurados, especialmente em sistemas fluviais altamente alterados como o Rio Illinois.

Em conclusão, os fatores que mais influenciaram a comunidade fitoplanctônica durante os seis anos de restauração foram os relacionados a hidrodinâmica, especialmente o regime de mistura da coluna de água e a variabilidade de recursos, principalmente os nutrientes. A combinação de alta transparência, elevada concentração de fósforo e águas rasas provavelmente contribuíram para o estabelecimento inicial e expressivo biovolume de cianobactérias. A mudança clara nos padrões de variação dos atributos ecológicos da comunidade a partir de 2010 se sucedeu também por fatores hidrodinâmicos como a mistura constante da coluna de água, aliada a instabilidade de recursos (nitrogênio e fósforo).

Os fatores locais são considerados como principais estruturadores das comunidades de microrganismo principalmente devido à alta capacidade de dispersão e distribuição dos indivíduos. Destaca-se o aumento da explicação do componente paisagem ao longo do tempo, embora com menor poder preditivo em relação aos demais componentes, sugere-se que uma melhora substancial na integridade ecológica, é mais provável de ser alcançada quando a gestão da bacia hidrográfica é incluída no processo de restauração, principalmente devido a relação entre uso do solo e concentração de nutrientes na água. Portanto, sob a influência de variáveis ambientais locais e regionais, a comunidade fitoplanctônica funciona como um indicador confiável para a gestão ecológica não apenas do lago mas também da paisagem.

APÊNDICES

Apêndice A - Partição da variância dos grupos funcionais baseados em morfologia analisada em função da paisagem, recursos e hidrodinâmica do lago Thompson, no período de 2008 a 2013. Variação total explicada [H + P + R]; componente puro hidrodinâmico [H]; componente puro recurso [R]; Componente puro paisagem [P]. Variação compartilhada explicada pelas frações de recursos e hidrodinâmica [$R \cap H$]; paisagem e hidrodinâmica [$P \cap H$]; paisagem e recursos [$P \cap R$]. Variáveis selecionadas: **Hidrodinâmica:** Profundidade (Prof - m), razão zona eufótica / zona de mistura ($Z_{eu}:Z_{mis}$), razão zona de mistura / zona máxima ($Z_{mis}:Z_{max}$), Temperatura (temp - °C), Turbidez (turb - NTU), nível do rio Illinois (m). **Recursos:** Sólidos totais dissolvidos (STD - $\mu\text{g L}^{-1}$), fósforo total (PT - $\mu\text{g L}^{-1}$), nitrogênio total (NT - $\mu\text{g L}^{-1}$), nitrogênio inorgânico dissolvido (NID - $\mu\text{g L}^{-1}$), pH, condutividade elétrica (CE - $\mu\text{S cm}^{-1}$), e zona eufótica (Z_{eu} - m). **Paisagem:** área do lago (área), porcentagem de agricultura (agricultura), porcentagem de vegetação (vegetação), porcentagem de área alagada (água). Significância de $p < 0,05$ (p); R^2 Ajust, coeficiente de determinação ajustado.

	Densidade		Biovolume		Riqueza		Diversidade	
	R^2 ajust.	p	R^2 ajust.	p	R^2 ajust.	p	R^2 ajust.	p
2008								
H + P + R	0.548		0.506		0.371		0.216	
H	0.391	0.001	0.317	0.001	0.181	0.003	0.149	0.002
R	0.225	0.012	0.131	0.069	0.209	0.001	0.191	0.111
P	0.104	0.021	0.041	0.001	0.073	0.675	0.101	0.001
$R \cap H$	0.511		0.420		0.381		0.230	
$P \cap H$	0.473		0.461		0.221		0.156	
$P \cap R$	0.260		0.183		0.220		0.180	
Resíduos	0.45		0.49		0.62		0.78	
Hidrodinâmica	Prof., $Z_{eu}:Z_{mis}$, $Z_{mis}:Z_{max}$, temp., do, turb., nível do rio		Prof., $Z_{eu}:Z_{mis}$, $Z_{mis}:Z_{max}$, temp., do, turb., nível do rio		Prof., $Z_{eu}:Z_{mis}$, $Z_{mis}:Z_{max}$, temp., do, turb., nível do rio		prof., $Z_{eu}:Z_{mis}$, $Z_{mis}:Z_{max}$, temp., OD, turb., nível do rio	
Recursos	STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z_{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z_{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z_{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z_{eu}	
Paisagem	área do lago, agricultura		área do lago, agricultura, vegetação, água		área do lago, agricultura		área do lago, agricultura	
2009								
H + P + R	0.613		0.626		0.613		0.108	
H	0.513	0.001	0.568	0.001	0.513	0.001	0.078	0.037
R	0.427	0.003	0.466	0.028	0.427	0.004	0.037	0.470
P	0.070	0.014	0.148	0.001	0.070	0.015	0.070	0.018
$R \cap H$	0.583		0.586		0.583		0.072	
$P \cap H$	0.545		0.578		0.545		0.110	
$P \cap R$	0.498		0.535		0.498		0.118	
Resíduos	0.38		0.37		0.38		0.89	
Hidrodinâmica	prof., $Z_{eu}:Z_{mis}$, $Z_{mis}:Z_{max}$, temp., OD,		prof., $Z_{eu}:Z_{mis}$, $Z_{mis}:Z_{max}$, temp., OD,		prof., $Z_{eu}:Z_{mis}$, $Z_{mis}:Z_{max}$, temp., OD,		prof., $Z_{eu}:Z_{mis}$, $Z_{mis}:Z_{max}$, temp., OD, turb., nível	

	Densidade R ² ajust.	p	Biovolume R ² ajust.	p	Riqueza R ² ajust.	p	Diversidade R ² ajust.	p
	turb., nível do rio		turb., nível do rio		turb., nível do rio		do rio	
Recursos	STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}	
Paisagem	Área do lago, agricultura		Área do lago, agricultura		Área lago, agricultura		Área do lago, agricultura, vegetação, água	
2010								
H + P + R	0.481		0.505		0.246		0.245	
H	0.360	0.001	0.435	0.001	0.125	0.029	0.131	0.048
R	0.267	0.001	0.339	0.010	0.092	0.052	0.092	0.042
P	0.164	0.003	0.260	0.022	0.106	0.014	0.078	0.008
R∩H	0.431		0.484		0.185		0.192	
P∩H	0.417		0.466		0.192		0.197	
P∩R	0.352		0.414		0.186		0.186	
Resíduos	0.51		0.49		0.75		0.75	
Hydrodinâmica	prof., Z _{eu} :Z _{mis} , Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio		prof., Z _{eu} :Z _{mis} , Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio		prof., Z _{eu} :Z _{mis} , Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio		prof., Z _{eu} :Z _{mis} , Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio	
Recursos	STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}	
Paisagem	área do lago, vegetação		área do lago, água		área do lago, agricultura, vegetação		área do lago, vegetação	
2011								
H + P + R	0.453		0.293		0.369		0.297	
H	0.263	0.001	0.189	0.001	0.208	0.011	0.140	0.002
R	0.170	0.018	0.091	0.154	0.204	0.136	0.196	0.001
P	0.144	0.001	0.102	0.016	0.245	0.002	0.158	0.012
R∩H	0.323		0.334		0.248		0.226	
P∩H	0.386		0.031		0.339		0.242	
P∩R	0.301		0		0.297		0.264	
Resíduos	0.54		0.70		0.63		0.70	
Hydrodinâmica	prof., Z _{eu} :Z _{mis} , Z _{mis} :Z _{max} , temp., turb., nível do rio		prof., Z _{eu} :Z _{mis} , Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		prof., Z _{eu} :Z _{mis} , Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio	
Recursos	STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		prof., Z _{eu} :Z _{mis} , Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}	
Paisagem	área do lago, agricultura, vegetação		vegetação		área do lago, agricultura, vegetação		área do lago, agricultura, vegetação	
2012								
H + P + R	0.597		0.472		0.466		0.404	
H	0.377	0.001	0.281	0.001	0.347	0.005	0.279	0.001
R	0.354	0.001	0.253	0.001	0.337	0.118	0.306	0.001
P	0.197	0.001	0.034	0.152	0.262	0.007	0.232	0.012
R∩H	0.507		0.463		0.422		0.049	
P∩H	0.514		0.338		0.441		0.041	

	Densidade R ² ajust.	p	Biovolume R ² ajust.	p	Riqueza R ² ajust.	p	Diversidade R ² ajust.	p
P∩R	0.467		0.276		0.401		0.019	
Resíduos	0.40		0.52		0.53		0.59	
Hidrodinâmica	prof., Z _{eu} :Z _{mis} , Z _{mis} :Z _{max} , temp., turb., nível do rio		prof., Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio		Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio		prof., Z _{eu} :Z _{mis} , Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio	
Recursos	STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}	
Paisagem	área do lago, agricultura, vegetação		vegetação		área do lago, agricultura, vegetação		área do lago, agricultura, vegetação	
2013								
H + P + R	0.463		0.294		0.362		0.436	
H	0.173	0.003	0.084	0.006	0.222	0.057	0.249	0.001
R	0.129	0.027	0.122	0.114	0.124	0.260	0.155	0.214
P	0.276	0.001	0.189	0.001	0.254	0.028	0.323	0.002
R∩H	0.329		0.106		0.309		0.359	
P∩H	0.404		0.243		0.346		0.418	
P∩R	0.355		0.173		0.317		0.404	
Resíduos	0.53		0.70		0.63		0.56	
Hidrodinâmica	prof., Z _{mis} :Z _{max} , temp., turb., nível do rio		prof., Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio		prof., Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio		prof., Z _{mis} :Z _{max} , temp., OD, turb., nível do rio	
Recursos	STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}		STD, PT, NT, NID, pH, CE, Z _{eu}	
Paisagem	área do lago, agricultura, vegetação		área do lago, agricultura, vegetação		área do lago, agricultura, vegetação		área do lago, agricultura, vegetação	

REFERÊNCIAS

- Anneville, O., S. Souissi, F. Ibanez, V. Ginot, J. C. Druart, & N. Angeli, 2002. Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: Annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnology and Oceanography* Wiley-Blackwell 47: 1355–1366.
- APHA, 2005. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. American Public Health Association, American Water Works Association, and Water Environment Federation, Washington DC (USA).
- Arbuckle, K. E., & J. A. Downing, 2001. The influence of watershed land use on lake N : P in a predominantly agricultural landscape. *Limnology and Oceanography* 46: 970–975.
- Bortolini, J. C., L. C. Rodrigues, S. Jati, & S. Train, 2014. Phytoplankton functional and morphological groups as indicators of environmental variability in a lateral channel of the Upper Paraná River floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia* 26: 98–108, http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2179-975X2014000100011&lng=en&nrm=iso&tlng=en.
- Bortolini, J. C., S. Train, & L. C. Rodrigues, 2016. Extreme hydrological periods: effects on phytoplankton variability and persistence in a subtropical floodplain. *Hydrobiologia* Springer International Publishing 763: 223–236.
- Brasil, J., & V. L. M. Huszar, 2011. O papel dos traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. *Oecologia Australis* 15: 799–834.
- Bürgi, H., & P. Stadelmann, 2002. Change of phytoplankton composition and biodiversity in Lake Sempach before and during restoration. *Hydrobiologia* 469: 33–48.
- Burson, A., M. Stomp, E. Greenwell, J. Grosse, & J. Huisman, 2018. Competition for nutrients and light: testing advances in resource competition with a natural phytoplankton community. *Ecology* Ecological Society of America 99: 1108–1118, <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ecy.2187>.
- Cronberg, G., 1982. Changes in the phytoplankton of Lake Trummen induced by restoration. *Hydrobiologia* 86: 185–193.
- Cires, S., L. Wörmer, R. Agha, & A. Quesada, 2013. Overwintering populations of *Anabaena*, *Aphanizomenon* and *Microcystis* as potential inocula for summer blooms. *Journal of Plankton Research* 35: 1254–1266.
- Devercelli, M., 2010. Changes in phytoplankton morpho-functional groups induced by extreme hydroclimatic events in the Middle Paraná river (Argentina). *Hydrobiologia* 639: 5–19, <http://link.springer.com/10.1007/s10750-009-0020-6>.
- Devercelli, M., P. Scarabotti, G. Mayora, B. Schneider, & F. Giri, 2016. Unravelling the role of determinism and stochasticity in structuring the phytoplanktonic metacommunity of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia* Springer International Publishing 764: 139–156.
- Erös, T., J. Heino, D. Schmera, & M. Rask, 2009. Characterising functional trait diversity and trait – environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology* 54: 1788–1803.
- Esteves, F. A., 2011. Fundamentos de Limnologia. Interciência, Rio de Janeiro.
- Ellegaard, M., & S. Ribeiro, 2017. The long-term persistence of phytoplankton resting stages

in aquatic “ seed banks .” *Biological Reviews* 8: 000–000.

Ferrareze, M., 2012. The effect of the land use on phytoplankton assemblages of a Cerrado stream (Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia* 24: 43–51.

Hine, C. S., H. M. Hagy, M. M. Horath, A. P. Yetter, R. V. Smith, & J. D. Stafford, 2017. Response of aquatic vegetation communities and other wetland cover types to floodplain restoration at Emiquon Preserve. *Hydrobiologia Springer International Publishing* 804: 59–71.

Hobbs, R. J., L. R. Walker, & J. Walker, 2007. Integrating Restoration and Succession In Walker, Lawrence R., Walker, Joe, Hobbs, R. J. (ed), *Linking Restoration and Ecological Succession*. Springer New York, New York, NY: 168–179, http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-35303-6_8.

Huisman, J., J. Sharples, J. M. Stroom, P. M. Visser, W. E. A. Kardinaal, J. M. H. Verspagen, & B. Sommeijer, 2004. Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology Ecological Society of America* 85: 2960–2970, <http://dx.doi.org/10.1890/03-0763>.

Huisman, J., G. A. Codd, H. W. Paerl, B. W. Ibelings, J. M. H. Verspagen, & P. M. Visser, 2018. Cyanobacterial blooms. *Nature Reviews Microbiology Springer US* 16: 471–483, <http://dx.doi.org/10.1038/s41579-018-0040-1>.

Jackson, D. A., 1993. Stopping Rules in Principal Components Analysis: A comparison of Heuristical and Statistical approaches. *Ecology* 74: 2204–2214.

Ji, X., J. M. H. Verspagen, M. Stomp, & J. Huisman, 2017. Competition between cyanobacteria and green algae at low versus elevated CO₂: who will win, and why?. *Journal of experimental botany* 68: 3815–3828.

Junk, W. J., P. B. Bayley, & R. E. Sparks, 1989. The flood pulse concept in River In Dodge, D. P. (ed), *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*. : 110–127.

Katsiapi, M., A. D. Mazaris, E. Charalampous, & M. Moustaka-Gouni, 2012. Watershed land use types as drivers of freshwater phytoplankton structure. *Hydrobiologia* 121–131.

Kosten, S., V. L. M. Huszar, E. Bécares, L. S. Costa, E. van Donk, L. A. Hansson, E. Jeppesen, C. Kruk, G. Lacerot, N. Mazzeo, L. De Meester, B. Moss, M. Lürling, T. Nöges, S. Romo, & M. Scheffer, 2012. Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology* 18: 118–126.

Kozak, A., R. Goldyn, R. Dondajewska, K. Kowalczywska-Madura, & T. Holona, 2017. Changes in phytoplankton and water quality during sustainable restoration of an Urban lake used for recreation and water supply. *Water (Switzerland)* 9:.

Krienitz, L., P. Kasprzak, & R. Koschel, 1996. Long term study on the influence of eutrophication, restoration and biomanipulation on the structure and development of phytoplankton communities in Feldberger Haussee (Baltic Lake District, Germany). *Hydrobiologia* 330: 89–110, <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-0029660698&partnerID=tZOtx3y1>.

Kruk, C., M. Devercelli, & V. L. Huszar, 2021. Reynolds Functional Groups : a trait-based pathway from patterns to predictions. *Hydrobiologia Springer International Publishing* 848: 113–129, <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04340-9>.

- Legendre, P., & E. D. Gallagher, 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271–280, <http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article%7B&%7Did=doi:10.1007/s004420100716>.
- Legendre, P., & L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lemke, M. J., H. M. Hagy, K. Dungey, A. F. Casper, A. M. Lemke, T. D. VanMiddlesworth, & A. Kent, 2017a. Echoes of a flood pulse: short-term effects of record flooding of the Illinois River on floodplain lakes under ecological restoration. *Hydrobiologia* Springer International Publishing 804: 151–175.
- Lemke, M. J., S. F. Paver, K. E. Dungey, L. F. M. Velho, A. D. Kent, L. C. Rodrigues, D. M. Kellerhals, & M. R. Randle, 2017b. Diversity and succession of pelagic microorganism communities in a newly restored Illinois River floodplain lake. *Hydrobiologia* Springer International Publishing 804: 35–58.
- Leruste, A., N. Malet, D. Munaron, V. Derolez, E. Hatey, Y. Collos, R. De Wit, & B. Bec, 2016. First steps of ecological restoration in Mediterranean lagoons: Shifts in phytoplankton communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* Elsevier Ltd 180: 190–203, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2016.06.029>.
- Lewis, A. S. L., B. S. Kim, H. L. Edwards, H. L. Wander, C. M. Garfield, H. E. Murphy, N. D. Poulin, S. D. Princiotta, K. C. Rose, A. E. Taylor, K. C. Weathers, C. R. Wigdahl-Perry, K. Yokota, D. C. Richardson, & D. A. Bruesewitz, 2020. Prevalence of phytoplankton limitation by both nitrogen and phosphorus related to nutrient stoichiometry, land use, and primary producer biomass across the northeastern United States. *Inland Waters* Taylor & Francis 10: 42–50.
- Litchman, E., & C. Klausmeier, 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology and Systematics* 39: 615–639.
- Litchman, E., P. T. Pinto, C. A. Klausmeier, M. K. Thomas, & K. Yoshiyama, 2010. Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Hydrobiologia* 653: 15–28.
- Loewen, C. J. G., R. D. Vinebrooke, & R. W. Zurawell, 2021. Quantifying seasonal succession of phytoplankton trait-environment associations in human-altered landscapes. *Limnology and Oceanography* 1–15.
- Machado, K. B., F. B. Teresa, L. C. G. Vieira, V. L. M. De Huszar, & J. C. Nabout, 2016. Comparing the effects of landscape and local environmental variables on taxonomic and functional composition of phytoplankton communities. *Journal of Plankton Research* 38: 1334–1346.
- Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1: 493–509.
- Margalef, R., 1983. *Limnología*. Omega, Barcelona.
- Meiners, S. J., M. W. Cadotte, J. D. Fridley, S. T. A. Pickett, & L. R. Walker, 2015. Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. *Functional Ecology* 29: 154–164.
- Norberg, J., 2004. Biodiversity and ecosystem functioning: A complex adaptive systems approach. 49: 1269–1277.

- O'Neil, J. M., T. W. Davis, M. A. Burford, & C. J. Gobler, 2012. The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change. *Harmful Algae Elsevier B.V.* 14: 313–334.
- Oksanen, J., G. F. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, H. M. H. Stevens, & H. Wagner, 2016. *vegan: Community Ecology Package*.
- Oliveira, M. D. de, & D. F. Calheiros, 2000. Flood pulse influence on phytoplankton communities of the south Pantanal floodplain, Brazil. *City 427*: 101–112.
- Padial, A. A., & S. M. Thomaz, 2008. Prediction of the light attenuation coefficient through the Secchi disk depth: Empirical modeling in two large Neotropical ecosystems. *Limnology* 9: 143–151.
- Paerl, H. W., & T. G. Otten, 2013. Harmful Cyanobacterial Blooms: Causes, Consequences, and Controls. *Microbial Ecology* 65: 995–1010.
- Paerl, H. W., 1988. Growth and reproductive strategies of freshwater blue-green algae (Cyanobacteria) In Sandgren, C. (ed), *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. : 261–315.
- Pander, J., & J. Geist, 2013. Ecological indicators for stream restoration success. *Ecological Indicators Elsevier Ltd* 30: 106–118, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.01.039>.
- Paul, W. J., D. P. Hamilton, I. Ostrovsky, S. D. Miller, A. Zhang, & K. Muraoka, 2012. Catchment land use and trophic state impacts on phytoplankton composition: A case study from the Rotorua lakes' district, New Zealand. *Hydrobiologia* 698: 133–146.
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray, & D. Borcard, 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614–2625.
- Pineda, A., Ó. Peláez, J. D. Dias, B. T. Segovia, C. C. Bonecker, L. F. M. Velho, & L. C. Rodrigues, 2019. The El Niño Southern Oscillation (ENSO) is the main source of variation for the gamma diversity of plankton communities in subtropical shallow lakes. *Aquatic Sciences Springer International Publishing* 81: 49.
- Qin, B., W. Li, G. Zhu, Y. Zhang, T. Wu, & G. Gao, 2015. Cyanobacterial bloom management through integrated monitoring and forecasting in large shallow eutrophic Lake Taihu (China). *Journal of Hazardous Materials Elsevier B.V.* 287: 356–363, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.01.047>.
- R Development Core Team, 2021. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, R-project.org/.
- Reynolds, C. S., 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Reynolds, C. S., 2006. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge university press, New York.
- Reynolds, C. S., 2012. Environmental requirements and habitat preferences of phytoplankton: Chance and certainty in species selection. *Botanica Marina* 55: 1–17.
- Reynolds, C. S., J. A. Elliott, & M. A. Frassl, 2014. Predictive utility of trait-separated phytoplankton groups: A robust approach to modeling population dynamics. *Journal of Great Lakes Research Elsevier B.V.* 40: 143–150, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2014.02.005>.

- Richards, J. A., 2013. *Remote Sensing Digital Image Analysis: An Introduction*. Springer, Berlin Heidelberg.
- Rosińska, J., A. Kozak, R. Dondajewska, & R. Gołdyn, 2017. Cyanobacteria blooms before and during the restoration process of a shallow urban lake. *Journal of Environmental Management* 198: 340–347.
- Salmaso, N., & J. Padisák, 2007. Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia* 578: 97–112.
- SER, 2004. SER International Primer on Ecological Restoration., <http://www.ser.org/resources/resources-detail-view/ser-international-primer-on-ecological-restoration>.
- Shannon, C. E., & W. Weaver, 1963. Mathematical theory of communication. *Bulletin of System Tecnology Journal University Press, Urbana* 27: 379–423.
- Skácelová, O., & J. Lepš, 2014. The relationship of diversity and biomass in phytoplankton communities weakens when accounting for species proportions. *Hydrobiologia* 724: 67–77.
- Smith, V. H., G. D. Tilman, & J. C. Nekola, 1999. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution* 100: 179–196, <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0269749199000913>.
- Sommer, U., R. Adrian, L. De Senerpont Domis, J. J. Elser, U. Gaedke, B. Ibelings, E. Jeppesen, M. Lürling, J. C. Molinero, W. M. Mooij, E. van Donk, & M. Winder, 2011. Beyond the plankton ecology group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 429–448.
- Sommer, U., Z. M. Gliwicz, W. I. Lampert, & A. Duncan, 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv fur Hydrobiologie* 106: 433–471.
- Søndergaard, M., E. Jeppesen, T. L. Lauridsen, C. Skov, E. H. Van Nes, R. Roijackers, E. Lammens, & R. Portielje, 2007. Lake restoration: Successes, failures and long-term effects. *Journal of Applied Ecology* 44: 1095–1105.
- Sparks, R. E., K. Douglas Blodgett, A. F. Casper, H. M. Hagy, M. J. Lemke, L. F. M. Velho, & L. C. Rodrigues, 2017. Why experiment with success? Opportunities and risks in applying assessment and adaptive management to the Emiquon floodplain restoration project. *Hydrobiologia* 804: 177–200.
- StatSoft, 2005. STATISTICA. Inc. Statistica (data analysis software system) version 7.1. Disponível em: www.statsoft.inc.
- Stomp, M., J. Huisman, G. G. Mittelbach, E. Litchman, & C. A. Klausmeier, 2011. Large-scale biodiversity patterns in freshwater phytoplankton. *Ecology* 92: 2096–2107.
- Stroom, J. M., & W. E. A. Kardinaal, 2016. How to combat cyanobacterial blooms: strategy toward preventive lake restoration and reactive control measures. *Aquatic Ecology Springer Netherlands* 50: 541–576.
- Sun, J., & D. Liu, 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331–1346.
- Thomaz, S. M., L. M. Bini, & R. L. Bozelli, 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1–13.

- Tian, Y., Y. Jiang, Q. Liu, D. Xu, Y. Liu, & J. Song, 2021. The impacts of local and regional factors on the phytoplankton community dynamics in a temperate river, northern China. *Ecological Indicators* Elsevier Ltd 123: 107352, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107352>.
- Tolotti, M., & H. Thies, 2002. Phytoplankton community and limnochemistry of Piburger See (Tyrol, Austria) 28 years after lake restoration. *Journal of Limnology* 61: 77–88.
- Tundisi, G. J. ., & M. T. Tundisi, 2008. *Limnologia*. Oficina de textos, São Paulo.
- Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1–38.
- Verberk, W. C. E. P., C. G. E. Van Noordwijk, & A. G. Hildrew, 2013. Delivering on a promise: Integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science. *Freshwater Science* 32: 531–547.
- Viitasalo, M., M. Lehtiniemi, & J. Engstro, 2005. Turbidity decreases anti-predator behaviour in pike larvae, *Esox lucius*. *Environmental Biology of Fishes* 1–8.
- Visser, P. M., B. W. Ibelings, M. Bormans, & J. Huisman, 2016. Artificial mixing to control cyanobacterial blooms: a review. *Aquatic Ecology Springer Netherlands* 50: 423–441.
- Wantzen, K. M., W. J. Junk, & K. O. Rothhaupt, 2008. An extension of the floodpulse concept (FPC) for lakes. *Hydrobiologia* 613: 151–170.
- Weithoff, G., & B. E. Beisner, 2019. Measures and Approaches in Trait-Based Phytoplankton Community Ecology – From Freshwater to Marine Ecosystems. *Frontiers in Marine Science* 6: 1–11.
- Weithoff, G., & U. Gaedke, 2016. Mean functional traits of lake phytoplankton reflect seasonal and inter-annual changes in nutrients, climate and herbivory. *Journal of Plankton Research* 39: 509–517.
- Willen, E., 1991. Planktonic Diatoms - An Ecological Review. *Algological Studies* 62: 69–106, isi:A1991GN15500007.
- Wiśniewska, M., & M. Luścińska, 2012. Long-term changes in the phytoplankton of Lake Charzykowskie. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 41: 90–98.
- Zhou, J., B. Qin, & X. Han, 2018. The synergetic effects of turbulence and turbidity on the zooplankton community structure in large, shallow Lake Taihu. *Environmental Science and Pollution Research Environmental Science and Pollution Research* 25: 1168–1175.
- Zohary, T., T. Fishbein, M. Shlichter, & L. Naselli-Flores, 2017. Larger cell or colony size in winter, smaller in summer – a pattern shared by many species of Lake Kinneret phytoplankton. *Inland Waters* 7: 200–209.
- Zorzal-Almeida, S., L. M. Bini, & D. C. Bicudo, 2017. Beta diversity of diatoms is driven by environmental heterogeneity, spatial extent and productivity. *Hydrobiologia*, <http://link.springer.com/10.1007/s10750-017-3117-3>.

4 PEQUENOS E FUNDAMENTAIS, O QUE O FITOPLÂNCTON FAZ PELA ECOLOGIA?

Você já olhou para um lago e se perguntou quais os seres que vivem ali? Eu imagino que a imagem de um peixe tenha vindo a sua cabeça. Entretanto, saiba que a diversidade de seres vivos dentro de um lago vai muito além desses organismos vistos a olho nu. A água é a casa de muitos micro-organismos, ou seja, seres vivos que são vistos apenas com o uso de aparelhos chamados microscópios. Nesse mundo de pequenas medidas temos um grupo de organismos chamado fitoplâncton (Figura 01). Esses seres têm a incrível habilidade de fazer fotossíntese, assim como as plantas e, portanto, fornecem grande parte do ar que respiramos e servem de alimento para outros organismos microscópicos e para os peixes.

O fitoplâncton é representado por elevado número de organismos. Os organismos fitoplanctônicos, como são chamados, são muito antigos no mundo, e evoluíram de diferentes ancestrais. Por isso, apresentam alta diversidade de formas e tamanhos. Ao longo do tempo, esses organismos desenvolveram características que influenciaram sua capacidade de se desenvolver sob determinada condição ambiental, ou seja, sua sobrevivência no ambiente aquático. Essas características podem ser chamadas de traços funcionais.

Por exemplo, muitos organismos do fitoplâncton não conseguem se locomover, e por serem mais pesados que a água, eles afundam e podem morrer no fundo dos lagos se a luz solar não conseguir chegar até lá, pois essa luz é vital para a fotossíntese. Então alguns organismos desenvolveram a capacidade de não afundar. Para isso, criaram suas próprias “boias”, ou seja, estruturas chamadas aerótopos, que se enchem de ar e possibilitam a flutuação desses organismos. Isso foi fundamental, principalmente nos ambientes mais profundos ou com muita “sujeira”, em que a luz não consegue chegar até o fundo. Outros organismos possuem estruturas chamadas flagelos que permitem a locomoção por meio da natação.

Além dos aerótopos e flagelos, os organismos fitoplanctônicos também desenvolveram outras características, tais como espinhos, mucilagem, capacidade para formar colônias, características essas que podem ajudar para que não sejam “comidos” ou para que consigam melhor captar seus recursos (nutrientes e luz). Então os cientistas perceberam que os organismos que possuíam as mesmas características ou traços podiam ter a mesma função no ambiente (ou seja, são redundantes) e se comportam de forma parecida nesses ecossistemas. Dessa forma, poderiam ser agrupados em grupos funcionais. Isso foi um passo muito

importante nos estudos do fitoplâncton, pois os cientistas perceberam que tanto os traços isolados, quanto os grupos funcionais se mostravam mais eficientes para os estudos ecológicos, do que analisar os organismos de acordo com suas identidades, como era feito até então.

Os ecossistemas aquáticos e terrestre nos fornecem muitos benefícios, chamados serviços ecossistêmicos, e que sustentam a vida humana. Por exemplo ar e água; regulação do clima, formação do solo, polinização e lazer. No entanto, esses ecossistemas têm sido tão degradados pelas ações humanas que muitas vezes não conseguem se recuperar. No caso de lagos e rios, a poluição, a destruição das florestas, os barramentos artificiais e o uso excessivo de fertilizantes na agricultura são os fatores de maior ameaça. Essas ameaças atingem todos os organismos, e principalmente os seres vivos microscópicos, como o fitoplâncton. Uma das formas de amenizar a perda de espécies e a destruição dos nossos lagos e rios é entender como as comunidades se comportam diante das mudanças ambientais, e assim planejar projetos de restauração e conservação da natureza.

Portanto, para o estudo foram utilizados grupos e traços funcionais do fitoplâncton para investigar duas questões. A primeira, como o fitoplâncton responde ao processo de restauração de um lago; e a segunda, como podemos usar traços e grupos para medir a redundância funcional da comunidade fitoplanctônica. Vamos ver agora quais foram as descobertas.

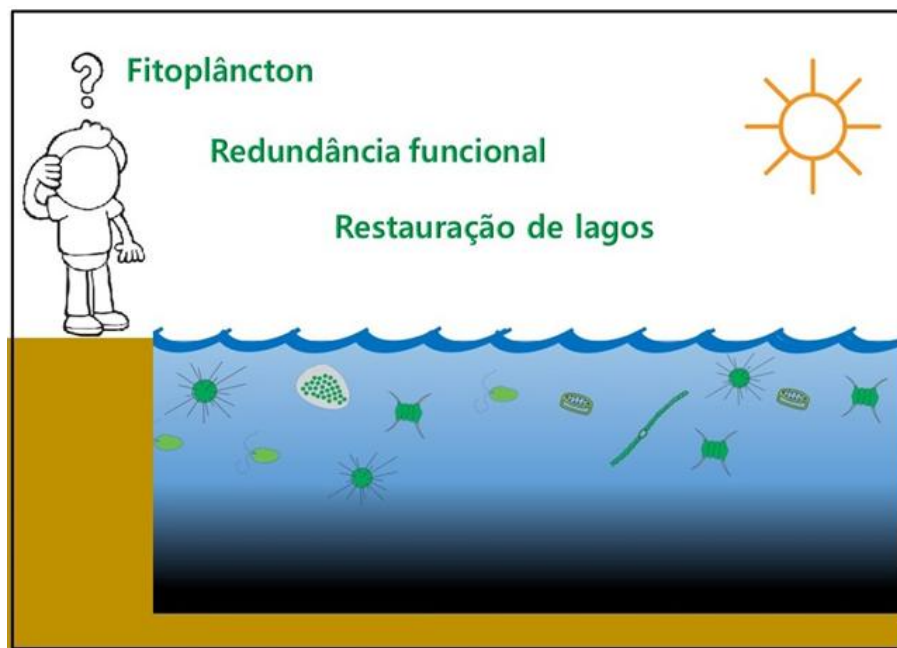


Figura 01: Ilustração sobre as questões ecológicas relacionadas aos organismos fitoplanctônicos.

Cadê o lago que estava aqui?

Uma pintura antiga, desgastada pelo tempo ou uma escultura quebrada acidentalmente, são exemplos de objetos que necessitam de restauração. Uma restauração bem feita tenta devolver ao objeto suas características mais próximas às originais. Na natureza, ambientes como lagos, rios e solos também podem ser restaurados. A esse processo damos o nome de restauração ecológica e quando o objeto de restauração é um lago chamamos de restauração lacustre, que tem como objetivo devolver as funções ecossistêmicas, ou em outras palavras, devolver a esses locais as condições para que plantas e animais possam voltar a habitá-los. Restaurar a natureza tem sido um tema de muito estudo pelos ecologistas, pois muitos locais, especialmente rios e lagos, precisam de ajuda para se recuperar após terem sido arruinados pelas ações humanas. Assim, como temos que prestar atenção nas diversas cores de uma pintura quando vamos restaurá-la, também temos que prestar atenção nos diversos organismos que habitavam os rios e lagos quando vamos iniciar um processo de restauração. Podemos considerar que o fitoplâncton é uma das cores que compõe a pintura. Entretanto, diferente de uma pintura que podemos manipular as cores e chegar a um resultado quase fiel ao anterior, um lago destruído dificilmente ou nunca vai voltar ao que era antes. Assim restaurar um lago significa melhorar a qualidade da água e dar condições para que as diversas espécies possam voltar a habitar o local.

O local do estudo foi o lago Thompson, que fica no estado de Illinois (EUA). As suas águas foram drenadas, ou seja, o lago foi totalmente seco e seu território foi usado por muitas décadas para a agricultura. No ano de 2007 isso mudou. A agricultura cessou e o lago foi novamente preenchido pela água da chuva e dos lençóis freáticos. As coletas de fitoplâncton começaram em 2008 e seguiram até 2013. Primeiramente, estes organismos foram identificados e classificados em grupos funcionais. O próximo passo foi relacionar esses grupos funcionais com as características físicas e químicas da água do ambiente e as características da paisagem, ou seja, foram analisados os mapas ao longo do tempo para ver as modificações no entorno do lago. Essas variáveis foram incluídas em análises estatísticas.

Foi concluído que ao longo desses seis primeiros anos do processo de restauração houve muitas mudanças nos grupos de fitoplâncton, e que fatores como a mistura da água e a concentração de nutrientes foram decisivos para essas mudanças. De modo geral, assim como uma pintura restaurada, o lago retornou perto do que era antes de ser destruído, porém, diferente de uma pintura, um lago é um sistema dinâmico e, portanto, deve ser constantemente

monitorado para observar se estão sendo mantidas condições favoráveis para as comunidades biológicas.

O que é a Redundância funcional?

Quando são utilizadas frases como "conviver junto" e "subiu para cima" estão sendo usadas diferentes palavras para expressar a mesma ideia, ou o mesmo raciocínio. Perceba que conviver é a ação de coexistir e subir só pode ser para cima mesmo. Na língua portuguesa esse tipo de frase é chamada pleonasma ou redundante, ou seja, as palavras expressam a mesma ideia. A redundância também é um conceito aplicado na engenharia, onde estruturas com a mesma função garantem maior confiabilidade caso ocorra uma perturbação como por exemplo um terremoto ou explosão.

Quando espécies de um determinado ambiente desempenham papéis semelhantes, como por exemplo a decomposição de certo substrato ou ainda a fixação de nitrogênio atmosférico, dizemos então que esse ecossistema apresenta redundância funcional. Se existem várias espécies desempenhando papéis semelhantes é mais difícil perder serviços ecossistêmicos essenciais, como por exemplo a decomposição e a produção primária. Portanto a redundância funcional ajuda os ecossistemas a resistirem aos impactos ambientais.

Para o fitoplâncton são utilizados traços e também os grupos funcionais para medir o grau de redundância funcional. Quando as condições ambientais mudam, seja naturalmente ou pela ação humana, só sobrevivem as espécies adaptadas à nova realidade ambiental. Assim, tem-se uma seleção não só de espécies mas também de traços funcionais semelhantes, o que aumenta a redundância funcional. Uma comunidade também pode apresentar baixa redundância funcional devido as espécies com traços semelhantes competirem pelos mesmos recursos, como comida e espaço, e assim uma excluir a outra, gerando uma comunidade com traços cada vez mais diferentes (Figura 02).

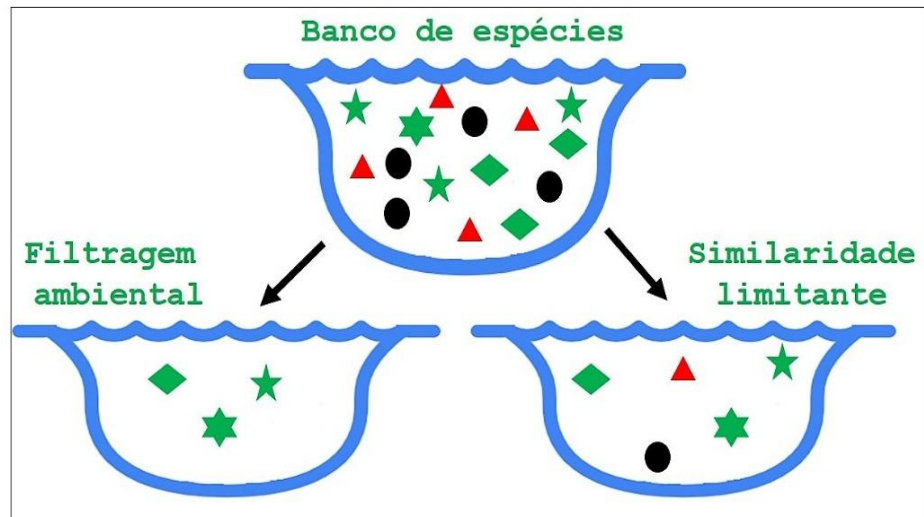


Figura 02: Processos determinísticos (filtragem ambiental e similaridade limitante) atuando na seleção de traços funcionais.

Para explorar esses conceitos e principalmente para saber qual maneira é mais eficiente na determinação da redundância funcional das comunidades fitoplanctônicas foi analisado o fitoplâncton de cinco diferentes lagos, dois localizados em clima temperado, nos Estados Unidos, e três localizados em clima subtropical, no Brasil. Todos os organismos foram classificados em grupos funcionais e também conforme seus traços funcionais. Foi escolhido trabalhar com lagos de regiões climáticas diferentes para se ter maior variação de características ambientais.

A conclusão desse estudo foi que os traços e os grupos são boas ferramentas para medir a redundância funcional. Entretanto, os traços funcionais detectam mais eficientemente os mecanismos que geram a redundância, principalmente em lagos temperados. Atribui-se esse resultado, principalmente a sazonalidade e as características limnológicas dos lagos temperados. Essa pesquisa contribuiu para o conhecimento da redundância funcional do fitoplâncton para lagos temperados e subtropicais.

As descobertas deste estudo, envolvendo o fitoplâncton, são importantes contribuições para a ecologia e para a preservação e restauração de ambientes aquáticos. Além disso, enfatizamos que esses microrganismos são excelentes no monitoramento de rios e lagos devido a sua rápida resposta as mudanças ambientais.

REFERÊNCIAS

BORICS, G. et al. Trait convergence and trait divergence in lake phytoplankton reflect community assembly rules. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 1–11, 2020.

KRUK, C. et al. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 3, p. 614–627, mar. 2010.

KRUK, C. et al. Functional redundancy increases towards the tropics in lake phytoplankton. **Journal of Plankton Research**, v. 39, n. 3, p. 518–530, 2016.

LITCHMAN, E. et al. Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. **Hydrobiologia**, v. 653, n. 1, p. 15–28, jul. 2010.

ROSELLI, L.; LITCHMAN, E. Phytoplankton traits, functional groups and community organization. **Journal of Plankton Research**, v. 39, n. 3, p. 491–493, 1 maio 2017.

ROSENFELD, J. S. Functional redundancy in ecology and conservation. **Oikos**, v. 98, n. 1, p. 156–162, 2002.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ecossistemas de água doce estão entre os mais vulneráveis diante dos impactos antrópicos. Isto é preocupante, visto que fornecem tantos recursos ambientais essenciais para a sociedade. Estudos como este, que aborda aspectos ecológicos de um dos principais produtores primários dos ecossistemas aquáticos, permite contribuir para identificar formas de melhorar o manejo e preservação desses ambientes. A restauração ecológica e a redundância funcional são dois temas centrais da ecologia e de importância para a conservação dos serviços ecossistêmicos. Aqui utilizou-se os organismos fitoplanctônicos para estudar essas duas abordagens.

Os traços e grupos funcionais foram utilizados para medir a redundância funcional das comunidades fitoplanctônicas de distintas regiões climáticas. Para lagos subtropicais não detectamos padrões claros de filtragem ambiental ou similaridade limitante. Para lagos temperados os traços demonstraram que os padrões de redundância podem ter sido influenciados mais fortemente pela filtragem ambiental. Discutiui-se alguns fatores que podem contribuir para explicar a causa da redundância funcional, obtida através de grupos funcionais ter uma performance inferior a traços: i) A dominância de espécies dentro de um grupo funcional é imprevisível; ii) traços fisiológicos importantes não são considerados em classificações baseadas em morfologia; iii) ainda que resumam de maneira eficiente as preferências ambientais das espécies, dentro de cada grupo funcional baseado em morfologia, existe variabilidade de traços. Diante disso, agrupamentos mais refinados, como por exemplo os grupos funcionais de Reynolds podem apresentar maior eficiência em medir a redundância funcional dessas comunidades.

Os grupos funcionais baseados em morfologia foram utilizados para analisar a comunidade fitoplanctônica ao longo de uma restauração lacustre. A comunidade fitoplanctônica apresentou mudanças em seus atributos ecológicos, principalmente no biovolume. Inicialmente cianobactérias potencialmente tóxicas estiveram presentes em grande biovolume, seguido por uma fase de algas verdes e diatomáceas. Dos atributos propostos como estruturadores da comunidade fitoplanctônica, hidrodinâmica e recursos foram os mais importantes. Embora a paisagem tenha apresentado menor importância na estruturação da comunidade, enfatizamos que diante da fragmentação de *habitats*, este se torna um fator que deve ser considerado principalmente em relação a projetos de restauração lacustre. Destaca-se ainda, que a gestão de lagos em áreas de planície de inundação deve considerar os efeitos de

eventos de inundação extremas em seus projetos, mesmo em paisagens altamente afetadas por barragens.

Desenvolveu-se ainda uma discussão de como a identidade dos traços é importante quando o objetivo é identificar a influência da similaridade limitante e filtragem ambiental; considerou-se a hipótese de dominância por estresse, para explicar os padrões de redundância funcional que foram encontrados em lagos temperados e ainda discutiu-se o papel da dispersão e variabilidade ambiental para a convergência e divergência de traços.

Por fim, como forma de divulgar o método científico, demonstrar a importância da pesquisa em ambientes aquáticos e ainda conscientizar sobre os impactos das ações humanas sobre a natureza, reuniu-se os principais resultados em um texto de divulgação científica.

ANEXO A - Artigos científicos publicados durante o período de desenvolvimento do doutorado que contribuíram para a execução desta tese.

- Jati, S.; Bortolini, J. C.; Moresco, G. A.; Paula, A.C. Magro De; Rodrigues, L. C.; **Iatskiu, P.**; Pineda, A.; Zanco, B. F.; Silva, M. V. Da; Souza, Y. R.. Phytoplankton community in the last undammed stretch of the Paraná River: considerations on the distance from the dam. *Acta Limnologica Brasiliensia (Online)*, v. 29, p. 1, 2017.
- Pineda, A.; Moresco, G. A.; Paula, A. C. M. De; Nogueira, L. M.; **Iatskiu, P.**; Souza, Y. R. De; Reis, L. M.; Rodrigues, L. C.. Rivers affect the biovolume and functional traits of phytoplankton in floodplain lakes. *Acta Limnologica Brasiliensia (Online)*, v. 29, p. 1, 2017.
- Dunck, B.; Junqueira, M. G.; Bichoff, A.; Silva, M. V.; Pineda, A.; Paula, A. C. M.; Zanco, B. F.; Moresco A, G.; **Iatskiu, P.**; Bortolini, J. C.; Souza, Y. R.; Train, S.; Rodrigues, L. C.; Jati, S; Rodrigues, L.. Periphytic and planktonic algae records from the upper Paraná river floodplain, Brazil: an update. *Hoehnea (São Paulo)*, v. 45, p. 560-590, 2018.
- **Iatskiu, P.**; Bovo-Scomparin, V. M. ; Segovia, B. T. ; Velho, L. F. M. ; Lemke, M. J. ; Rodrigues, L. C. Variability in mean size of phytoplankton in two floodplain lakes of different climatic regions. *Hydrobiologia*, p. 135-151, 2018.
- Lorensini, P.; Krupek, R. A.; **Iatskiu, P.** Gêneros de algas fitoplanctônicas em tanques de piscicultura em União da Vitória, Paraná. *Luminária*, v. 20, p. 06-18-18, 2018.
- Pineda, A.; A. C. Magro De; **Iatskiu, P.**; Moresco, G. A., Souza, Y. R. Corredor, L. A. O.; Zanon, F. M.; Zanco, B. F.; Jati, S.; Bortolini, J. C.; Rodrigues, L. C. A protection area in a subtropical floodplain influence the phytoplankton taxonomic and functional diversity. *Oecologia Australis* v. 24 (2), p. 505-523, 2020.
- Pineda, A.; **Iatskiu, P.** Jati, S. Paula, A. C. M. Zanco, B. F.; Bonecker, C. C.; Moresco, G. A.; Corredor, L. A. O., Souza, Y. R. S.; Rodrigues, L. C.. Temporal patterns of the functional diversity of phytoplankton in a subtropical-dammed region: loss of functional groups, shift of the functional composition, and stochastic processes as main drivers. *Hydrobiologia*, v. 847, p. 3857-3875, 2020.
- Zanon, F. M. **Iatskiu, P.** Lemke, M. Rodrigues, L. C. Grupos Funcionais Fitoplanctônicos Evidenciam Diferenças Ambientais em uma Planície de Inundação Temperada. *Oecologia*. 2021.