

UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS – UNISINOS
UNIDADE ACADÊMICA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
NÍVEL DOUTORADO

LACINA MARIA FREITAS TEIXEIRA

INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE ESPACIAL E DA ESCALA DE TEMPO NA
ESTRUTURA E DINÂMICA DA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA EM UM LAGO
RASO SUBTROPICAL (LAGOA MANGUEIRA, RS)

SÃO LEOPOLDO

2015

LACINA MARIA FREITAS TEIXEIRA

INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE ESPACIAL E DA ESCALA DE TEMPO NA
ESTRUTURA E DINÂMICA DA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA EM UM LAGO
RASO SUBTROPICAL (LAGOA MANGUEIRA, RS)

Tese apresentada como requisito parcial para a
obtenção do título de Doutor, pelo Programa de Pós-
Graduação em Biologia da Universidade do Vale do
Rio dos Sinos – UNISINOS.

Área de Concentração: Diversidade e Manejo da
Vida Silvestre.

Orientador: Prof. Dr. Uwe Horst Schulz

Coorientadora: Prof^ª. Dra. Luciane Oliveira
Crossetti

SÃO LEOPOLDO

2015

F866i

Freitas-Teixeira, Lacina Maria

Influência da heterogeneidade espacial e da escala de tempo na estrutura e dinâmica da comunidade fitoplanctônica em um lago raso subtropical (Lagoa Mangueira, RS) / por Lacina Maria Freitas-Teixeira. -- São Leopoldo, 2015.

89 f. : il. ; 30 cm.

Com: artigos “Temporal variability determines phytoplankton structure over spatial organization in a large shallow heterogeneous subtropical lake ; A influência da heterogeneidade espaço-temporal na abordagem funcional do fitoplâncton em lago raso subtropical (Lagoa Mangueira, sul do Brasil) ; Estados de equilíbrio da comunidade fitoplanctônica nas regiões pelágica e litoral de lago raso subtropical regido pela hidrodinâmica”.

Tese (doutorado) – Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Programa de Pós-Graduação em Biologia, São Leopoldo, RS, 2015.

Área de concentração: Diversidade e Manejo de Vida Silvestre.

Orientação: Prof. Dr. Uwe Horst Schulz, Escola Politécnica ;
Coorientação: Prof^a. Dr^a. Luciane Oliveira Crossetti, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

1.Limnologia. 2.Plancto. 3.Plancto de água doce. 4.Alga de água doce – Rio Grande do Sul. 5.Hidrobiologia. I.Schulz, Uwe Horst. II.Crossetti, Luciane Oliveira. III.Título.

CDU 556.55
574.583
574.5

Catálogo na publicação:
Bibliotecária Carla Maria Goulart de Moraes – CRB 10/1252

UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS - UNISINOS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
Área de Concentração: Diversidade e Manejo de Vida Silvestre

A tese intitulada 'Influência da heterogeneidade espacial e da escala de tempo na estrutura e dinâmica da comunidade fitoplanctônica em um lago raso subtropical (lagoa Mangueira, RS)', elaborada por Laciara Maria Freitas Teixeira, foi julgada adequada e aprovada por todos os membros da Banca Examinadora, para obtenção do título de DOUTORA EM BIOLOGIA, com área de concentração: Diversidade e Manejo de Vida Silvestre.

São Leopoldo, 30 de março de 2015.

Membros da Banca Examinadora da Tese


Prof. Dr. Uwe Horst Schulz - Universidade do Vale do Rio dos Sinos


Profª. Dra. Vanessa Becker - Universidade Federal do Rio Grande do Norte


Profª. Dra. Sandra Maria Alves da Silva - Fundação Zoológica do Rio Grande do Sul


Profª. Dra. Fabiana Schumacher Fermino - Universidade Estadual do Rio Grande do Sul


Profª. Dra. Eliane Sa cmoni - Universidade Estadual do Rio Grande do Sul



AGRADECIMENTOS

Ao realizar um trabalho como este, que exige o melhor que temos, muita dedicação e, principalmente, “se puxar”, como dizem os meus alunos, tenho a certeza que sou como um grão de areia na imensidão do deserto. Quase nada represento, sei que nada sei, mas a rede de conhecimento coletivo em que nos entrelaçamos pelos caminhos da ciência, nos dá um pouco mais de luz e entendimento. A esta altura da minha vida, em que poderia estar em casa esperando pacientemente o entardecer da minha vida ou tomando chimarrão com os amigos, me vejo batalhando na limnologia, tentando entender e passar adiante, pelo menos um pouco do significado de fazer pesquisas. Para mim isto representa me afirmar como pessoa e tentar fazer com que a minha vida não tenha sido em vão. É isso que espero. Que alguém, em qualquer lugar deste mundo, possa aproveitar um pouquinho que deixo aqui, neste trabalho. Encho-me de alegria, quando constato, lendo Tagore, que nós “gostamos da sabedoria porque não temos sempre de a acabar”. É por isto que me sinto em paz! Após estas reflexões que achei legal compartilhar com todos, passo a agradecer.

Agradeço primeiramente a Deus, força maior que por si só explica a necessidade de nossa existência, que sempre está ao meu lado iluminando meus caminhos, minha mente e meu coração.

À minha família, minha bússola, meu alicerce. Em especial à minha mãe Elia, exemplo de luta e determinação. Ao meu pai Plauto, que me ensinou uma das poucas virtudes que possuo, mas que foi crucial para vencer mais esta etapa da minha vida: a coragem e a decisão de nunca desistir de meus sonhos. Sei que da outra dimensão da vida onde se encontra, me insuflou esta “determinação-teimosia”. Aos meus irmãos Vantuil, João Denizard, Rosemary e Lisange, exemplos de dignidade, bondade e caráter. Ao meu marido Irani por todo apoio, amor, carinho e participação, força e estímulo. Ele representa todas as coisas boas na minha vida. Sem seu suporte dificilmente seria possível realizar este trabalho. A meus filhos e seus amores, Tanussa e Marcelo, Renaro e Andrea, Taiana, Taline e André, que trazem tanta luz e alegria para a minha vida. Aos meus netos amados, Arthur e Betina, um amor especial e diferente. Aos primos e sobrinhos, pela colaboração e troca de experiências, especialmente ao meu sobrinho Róber Bachinski, que com sua lucidez e sabedoria, me apontou rumos decisivos em relação a esta pesquisa. Enfim, a esta família que preenche com alegria e luz todos os momentos de minha vida, agradeço o estímulo, a cumplicidade e o carinho que me dão força e sentido.

Agradeço especialmente ao professor Dr. Uwe Horst Schulz, primeiramente por ter “receito” a orientação, faltando pouco mais de um ano para o término da tese e, depois, pela sua disponibilidade, permanente solicitude e pelo exemplo de determinação e competência.

Agradeço sobretudo à minha coorientadora, Luciane Oliveira Crossetti pelos ensinamentos e incentivos, pelo exemplo de dedicação à ciência, pela sua paciência e companheirismo. A Lu tem responsabilidade direta na construção desta Tese. O resultado deste processo criativo é que acabamos construindo uma fraternal e cada dia mais sólida amizade, que carregaremos para sempre.

Agradeço à Universidade do Vale do Rio dos Sinos – UNISINOS, ao seu corpo docente e funcionários do PPG de Biologia, especialmente à Fernanda Fraga pela atenção, disponibilidade e competência. Aos meus colegas do antigo laboratório de Ecologia Vegetal, especialmente à Andressa, Claudia, Tiziane, Mariane, Mônica, Gisele, Jaiana e Juliana pelo convívio fraterno e alegre, em meio às identificações do fitoplâncton.

Ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Sul-riograndense e aos meus queridos colegas do Campus Sapucaia do Sul, que me deram suporte para que eu realizasse o doutorado. À minha colega de Biologia, Daniele, que assumiu as minhas turmas, até o término desta empreitada.

Ao Instituto de Pesquisas Hidráulicas, da UFRGS, cujo projeto coordenado pelo Prof. Dr. David da Motta Marques, me forneceu a infraestrutura necessária para a realização deste estudo, o que me permitiu o uso de todas as suas facilidades, inclusive às análises laboratoriais que constam neste trabalho.

Às colegas de pesquisa, parceiras neste projeto, que me apoiaram com seu companheirismo e amizade, me auxiliando nas coletas na lagoa Mangueira, em especial às Dras. Lúcia Rodrigues, Luciana Cardoso, Luciane Crossetti e doutoranda Denise Matias de Farias, que muito enriqueceram este trabalho, com discussões, análises e sugestões. À Juliana Bohnenberger pela amizade, pela sua valiosa colaboração no desenrolar deste trabalho, pelo auxílio nas análises estatísticas e, principalmente pela atenção zelosa comigo e com o término da tese.

Agradeço a todos os membros da banca examinadora pelas sugestões no sentido de melhorar a qualidade deste trabalho.

A todos os amigos que, através de uma simples palavra, me incentivaram a continuar, me permitindo transpor os obstáculos que ainda estavam por vir. A todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para o desfecho deste trabalho.

A vida, com certeza, não teria a mesma graça e leveza sem vocês todos por perto.

MUITO OBRIGADA!

RESUMO

O fitoplâncton é formado por organismos bastante diversos, de origem polifilética, composto principalmente por seres unicelulares autótrofos, que não são capazes de vencer as correntes (FALKOVISK; RAVEN, 1997). A dinâmica, distribuição e estrutura das comunidades fitoplanctônicas podem ser explicadas por uma variedade de fatores bióticos e abióticos relacionados à heterogeneidade ambiental. O presente estudo teve por principal objetivo avaliar a influência da heterogeneidade espacial e da escala temporal na estrutura e dinâmica da comunidade fitoplanctônica em um lago raso subtropical (Lagoa Mangueira, RS). O estudo ocorreu na Lagoa Mangueira, (sul do Brasil), que é um ecossistema aquático raso ($Z_{max} = 7$ m), extenso (90 km de extensão, 3 – 10 km de largura), polimíctico quente, considerado oligo-mestrófico, sob influência direta de um banhado adjacente ao norte e tem suas margens amplamente habitadas por macrófitas aquáticas, especialmente ao sul. Amostragens foram realizadas na subsuperfície da água, trimestralmente, por dois anos, em 19 pontos, compreendendo as zonas pelágica e litoral e as regiões sul, centro e norte da lagoa, para análises abióticas e biológicas. Foram ainda efetuadas amostragens em curtos intervalos de tempo durante 60 dias nas zonas pelágica e litoral na região sul. A estrutura da comunidade fitoplanctônica foi analisada a partir de medidas de clorofila *a*, biomassa, riqueza, diversidade de espécies, espécies descritoras e diversidade funcional. Cyanobacteria (ex. *Chroococcus limneticus*, *Aphanocapsa conferta*, *Aphanothece smithii*, *Planktolyngbya contorta*) foi o grupo mais representativo independente da região (sul, centro ou norte) ou zonas (litoral ou pelágica). Observou-se um claro padrão espacial em direção ao norte da lagoa, que apresentou maiores valores de biomassa total e clorofila. Contudo, a riqueza e as espécies descritoras não demonstraram padrão espacial nítido. A Análise de Redundância (RDA) evidenciou a forte organização temporal das espécies em função do cenário abiótico, indicando que o alto grau de variabilidade temporal devido à hidrodinâmica local foi o principal fator direcionador da estrutura da comunidade fitoplanctônica na Lagoa Mangueira no período de estudo. Os resultados da análise da diversidade funcional demonstraram que não houve organização espacial considerando-se as formas de vida e a estrutura de tamanho da comunidade fitoplanctônica no período estudado, embora os grupos funcionais fitoplanctônicos tenham respondido à variação nos recursos, especialmente aumentando sua variedade e contribuição nos meses de primavera e verão, segregando o norte da lagoa, independente das zonas estudadas (pelágica e litoral). Em curta escala de tempo a comunidade fitoplanctônica da região pelágica se mostrou mais equitativa do que a região litoral ao longo do tempo. A

contribuição das espécies *Chroococcus limneticus*, *Aphanocapsa conferta* e *Aphanothece smithii* a partir do 9º dia na região pelágica e praticamente todo o período estudado na região litoral indicam que embora tenha se verificado a variação da precipitação e vento ao longo do tempo, estados de equilíbrio da comunidade fitoplanctônica em ambientes fortemente condicionados pela hidrodinâmica podem ocorrer.

Palavras-chave: Heterogeneidade. Espacial. Temporal. Região costal. Região pelágica. Diversidade funcional. Estado de equilíbrio.

ABSTRACT

The phytoplankton is formed by very different organisms of polyphyletic origin, composed mainly by autotrophic unicellular beings who are not able to overcome the current (FALKOVISK; RAVEN, 1997). The dynamics, distribution and structure of phytoplankton communities can be explained by a variety of biotic and abiotic factors related to environmental heterogeneity. The principal objective of the present study was evaluate the influence of spatial heterogeneity and the temporal, on the structure and dynamics of phytoplankton in a subtropical shallow lake (Mangueira Lagoon, RS). The study took place in the Mangueira Lagoon (southern Brazil), which is a shallow aquatic ecosystem ($Z_{max} = 7$ m) long (90 km long, 3-10 km wide), continuous hot polymictic, considered oligo-mesotrophic, under the direct influence of an adjacent wetland on the north and has its margins inhabited largely by aquatic macrophytes, especially in the south. Samples were taken in the subsurface of the water, quarterly, for two years, in 19 sites, including the pelagic and coastal zones and the southern, central and northern regions of the lagoon, for abiotic and biological analysis. Samples were also collected in short time intervals during 60 days in the pelagic and coastal zones in the south region. The structure of the phytoplankton community was analyzed by measures of chlorophyll *a*, biomass, richness, diversity of species, descriptors species and functional diversity. Cyanobacteria (e.g., *Chroococcus limneticus*, *Aphanocapsa conferta*, *Aphanothece smithii*, *Planktolyngbya contorta*) was the most representative group independently of region (southern, central or north) or zones (coastal or pelagic). It was observed a clear spatial pattern to the north of the lagoon, which showed higher values of total biomass and chlorophyll. However, richness and descriptors species showed no clear spatial pattern. The Redundancy Analysis (RDA) showed strong temporal organization of the species as a function of the abiotic scenario, indicating that the high degree of temporal variability due to the local hydrodynamics was the main determining factor of the structure of phytoplankton community in the Mangueira Lagoon during the period of study. The results of the analysis of functional diversity showed that there was no spatial organization considering the forms of life and the size structure of the phytoplankton community during the period of study, although the phytoplankton functional groups had responded to changes in resources, especially increasing its variety and contribution in the months of spring and summer, segregating the north of the lagoon, independently of the studied zones (pelagic and coastal). In short timescale the phytoplankton community from the pelagic area was more equitable than that from the coastal region over time. The contribution of the species *Chroococcus*

limneticus, *Aphanocapsa conferta* and *Aphanothece smithii* from the 9th day in the pelagic region and practically the entire period studied in the coastal region indicate that despite the variation in precipitation and wind observed over time, *steady-state* of the phytoplankton community in environments strongly conditioned by hydrodynamics may occur.

Keywords: Heterogeneity. Spatial. Temporal. Coast region. Pelagic region. Aquatic macrophytes. Functional diversity. Steady-state.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	11
2 ARTIGO 1 - TEMPORAL VARIABILITY DETERMINES PHYTOPLANKTON STRUCTURE OVER SPATIAL ORGANIZATION IN A LARGE SHALLOW HETEROGENEOUS SUBTROPICAL LAKE	14
3 ARTIGO 2 - A INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE ESPAÇO-TEMPORAL NA ABORDAGEM FUNCIONAL DO FITOPLÂNCION EM LAGO RASO SUBTROPICAL (LAGOA MANGUEIRA, SUL DO BRASIL).....	42
4 ARTIGO 3 - ESTADOS DE EQUILÍBRIO DA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA NAS REGIÕES PELÁGICA E LITORAL DE LAGO RASO SUBTROPICAL REGIDO PELA HIDRODINÂMICA	67
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	87
REFERÊNCIAS	88

1 INTRODUÇÃO GERAL

O plâncton foi descoberto e caracterizado por volta dos séculos XVII e XVIII, porém foi Viktor Hensen, em 1887, que propôs o termo plâncton para designar as partículas vivas e levadas pelo movimento da água. É constituído pelo fitoplâncton, zooplâncton e bacterioplâncton. O fitoplâncton é formado por organismos bastante diversos, de origem polifilética, composto principalmente por seres unicelulares autótrofos, que não são capazes de vencer as correntes. (FALKOVISK ; RAVEN, 1997). A comunidade do fitoplâncton é, portanto, composta por organismos procariontes e eucariontes fotoautótrofos portadores de clorofila, suspensos na coluna de água e que não apresentam locomoção suficiente para vencer os movimentos da água. Embora microscópicas, as algas fitoplanctônicas possuem densidade ligeiramente superior a da água e, por este motivo, surgiram adaptações que impedem ou reduzem seu afundamento ou que, mesmo após afundarem, permitem que a célula sobreviva no escuro. Todas as espécies depositam algum tipo de amido como material de reserva, podem ou não possuir flagelos e apresentam uma parede celular composta por diferentes substâncias (celulose, sílica, calcáreo, etc.). As algas são os primeiros elementos da cadeia alimentar (BONILLA et al., 2005) constituindo, desta forma, a base da rede trófica que mantém o funcionamento e o equilíbrio dos ecossistemas aquáticos. Além do carbono, os organismos do fitoplâncton demandam vários nutrientes inorgânicos, dentre eles, nitrogênio inorgânico, fósforo, sílica e outros elementos em menor quantidade. Assim, tendem a variar de acordo com as características ambientais. A variabilidade dos recursos no espaço e no tempo determina a estrutura da comunidade fitoplanctônica.

Um dos objetivos gerais da ecologia é entender como as comunidades estão organizadas no espaço e no tempo. Desta forma, é importante considerar que a heterogeneidade de habitat representa a diversidade de condições a que um organismo está sujeito em seu habitat. A dinâmica, distribuição e estrutura das comunidades podem ser explicadas por uma variedade de fatores bióticos e abióticos relacionados à heterogeneidade ambiental. Desta forma, habitats mais complexos promovem mais microhabitats e formas de explorar os recursos ambientais, e assim, aumenta a diversidade de espécies. (BAZZAZ, 1975). Nesses habitats há mais nichos e modos diversos de explorar os recursos ambientais devido à expansão no número de partições da dimensão de nicho. Esses fatores facilitam a

especiação, diminuem ou evitam a competição entre as espécies e, como consequência, ocorre o aumento da diversidade de espécies. (BAZZAZ, 1975).

De acordo com Scheffer e De Boer (1995) existem vários mecanismos que podem causar heterogeneidade espacial no fitoplâncton em lagos rasos. Pode ser por pastagem realizada pelo zooplâncton, pela cobertura de macrófitas aquáticas, especialmente na região litorânea, pela presença de sedimentos e pedras.

Para grandes lagos rasos, o vento pode ser um fator dominante que leva a acentuada heterogeneidade espacial e temporal do fitoplâncton (CARRICK; ALDRIDGE; SCHELSKE, 1993), quer indiretamente, por afetar as concentrações locais de nutrientes, devido à ressuspensão de partículas. O vento também altera o nível da água em diferentes compartimentos do lago e desta forma, modifica a disponibilidade de microhabitats e recursos no ecossistema. Sendo assim, em grandes lagos rasos com heterogeneidade espacial, fatores hidrodinâmicos tendem a ser ainda mais importantes para a distribuição do plâncton. (CARDOSO et al., 2012). Além disso, ecossistemas que muitas vezes são influenciados por variações no nível da água podem mostrar alterações na estrutura do fitoplâncton, que se reflete em condições abióticas, como luz e disponibilidade de nutrientes (CROSSETTI et al., 2007).

Para Naselli-Flores et al. (2003) a perturbação aumenta a conectividade entre as diferentes camadas da mesma massa de água ou entre diferentes ambientes (por exemplo, lagos de várzea, reservatórios em cascata, sistemas alagados) e reabre a competição para diferentes espécies, influenciando a possibilidade da ocorrência de estados de equilíbrio da comunidade fitoplanctônica e a contribuição de diferentes grupos funcionais.

A classificação de organismos em grupos a partir de seus atributos é essencial para a descrição de comunidades. Atualmente, tem sido cada vez mais adotado o estudo de comunidades usando atributos ou grupos de organismos relacionados à sua função, ou seja, atributos e grupos funcionais. Nos últimos anos, vários estudos apresentam detalhes sobre a ecologia do fitoplâncton utilizando grupos funcionais na caracterização das condições ambientais tanto em ecossistemas aquáticos temperados, tropicais e subtropicais (BECKER; CARDOSO; HUSZAR, 2009; BORGES; TRAIN; RODRIGUES, 2008; HUSZAR; KRUK; CARACO, 2003; HUSZAR et al., 2000; MOURA et al., 2007; NASELLI-FLORES et al., 2003; PADISÁK; REYNOLDS, 1998). Estes trabalhos foram realizados a partir de Reynolds et al. (2002) que apresentaram um modelo de classificação funcional do fitoplâncton mais atualmente utilizado (PADISÁK; CROSSETTI; NASELLI-FLORES, 2009). Diferentes

abordagens funcionais já provaram serem capazes de explicar alguma fração da variância observada nos padrões de distribuição espacial e temporal de assembleias de algas, embora a sua eficácia varie muito, dependendo do número de traços e características funcionais utilizados. (SALMASO; NASELLI-FLORES; PADISAK, 2014).

Tendo em vista que a comunidade fitoplanctônica tende a variar em função do tempo e do espaço em grandes lagos rasos, o presente estudo teve por principal objetivo avaliar a influência da heterogeneidade espacial e da escala de tempo na estrutura e dinâmica da comunidade fitoplanctônica em um lago raso subtropical (Lagoa Mangueira, RS). Dessa forma, essa temática foi trabalhada em três artigos.

O 1º artigo intitula-se “**Temporal variability determines phytoplankton structure over spatial organization in a large shallow heterogeneous subtropical lake**”, onde se buscou compreender o papel da heterogeneidade ambiental na estruturação da comunidade fitoplanctônica, considerando-se a variação no tempo (trimestralmente por dois anos) e no espaço (ao longo de 19 pontos amostrais, por toda a lagoa).

O 2º artigo: “**A influência da heterogeneidade espaço-temporal na diversidade funcional do fitoplâncton em lago raso subtropical (Lagoa Mangueira, sul do Brasil)**”. Este artigo teve como objetivo analisar a influência da heterogeneidade espaço-temporal na diversidade funcional do fitoplâncton na Lagoa Mangueira.

O 3º artigo desta tese tem por título: “**Estados de equilíbrio da comunidade fitoplanctônica nas regiões pelágica e litoral de lago raso subtropical regido pela hidrodinâmica**”. Este estudo teve por objetivo avaliar os padrões de organização e a ocorrência de estados estáveis da comunidade fitoplanctônica em curtos intervalos de tempo, comparando-se as duas regiões (pelágica e litoral) da Lagoa Mangueira.

2 ARTIGO 1

**TEMPORAL VARIABILITY DETERMINES PHYTOPLANKTON STRUCTURE
OVER SPATIAL ORGANIZATION IN A LARGE SHALLOW HETEROGENEOUS
SUBTROPICAL LAKE**

Manuscrito formatado de acordo com o periódico Austral Ecology (fator de impacto 1,724)

Temporal variability determines phytoplankton structure over spatial organization in a large shallow heterogeneous subtropical lake

LACINA MARIA FREITAS-TEIXEIRA¹, JULIANA ELISA BOHNENBERGER², LÚCIA HELENA RIBEIRO RODRIGUES², UWE HORST.SCHULZ¹, DAVID DA MOTTA-MARQUES², LUCIANE OLIVEIRA CROSSETTI^{3*}

¹University of Vale do Rio dos Sinos, Av. Unisinos, 950, Cristo Rei, São Leopoldo, 93022-000, RS, Brazil

²Institute of Hydraulic Research, Federal University of Rio Grande do Sul, Post office box 15029, Agronomia, Porto Alegre, 91501-970, RS, Brazil

³Ecology Department, Institute of Biosciences, Federal University of Rio Grande do Sul, Post office box 15007, Agronomia, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil, luciane.crossetti@ufrgs.br

Short running title: Temporal variability determines phytoplankton structure

ABSTRACT

Spatial heterogeneity has been frequently considered an important factor in the ecology of many organisms, influencing the richness and diversity of species. Associated with the temporal variability of the habitat, spatial heterogeneity may interfere with the structural patterns of biological communities. Hence, the aim of this work was to understand the influence of the spatial and temporal heterogeneity on the phytoplankton structure in an extensive shallow subtropical lake. The study was performed in Lake Mangueira (South of Brazil), which is a shallow, aquatic ecosystem. The lake is extensive (90 km long, 3-10 km wide), continuous warm polymictic, oligo-mesotrophic and under the direct influence of an adjacent wetland in the north and has margins that are widely inhabited by aquatic macrophytes. Samplings were gathered within the subsurface of the water for abiotic and biological analysis, quarterly for two years at 19 points, comprising the pelagic and coastal zones and the southern, central and northern regions of the lake. The structure of the phytoplankton community was analyzed with measures of the chlorophyll-*a*, biomass, richness, diversity and descriptor species. A total of 117 species were identified. Cyanobacteria (e.g. *Chroococcus limneticus*, *Aphanocapsa conferta*, *Aphanothece smithii*, *Planktolyngbya contorta*) was the major representative group of all regions (south, center or north) and zones (coastal or pelagic). A clear spatial pattern was observed to the north of the lake, which presented the highest values of total biomass and chlorophyll. However, the richness and the descriptor species did not show a clear spatial pattern. The Redundancy Analysis (RDA) indicated a strong temporal organization of the species according to the abiotic scenery, indicating that the high level of temporal variability due to local hydrodynamics was the main factor for the structure of the phytoplankton community in Lake Mangueira during the period of study.

Key words: heterogeneity, spatial, temporal, coast region, pelagic region, cyanobacteria.

INTRODUCTION

Biological dynamics, distribution and community structure can be explained by a variety of biotic and abiotic factors related to environmental heterogeneity. Diversity patterns in biological communities can also be explained by environmental heterogeneity (Simpson 1949; MacArthur & MacArthur 1961; Bazzaz 1975). It is hypothesized that more complex habitats promote more microhabitats, favoring different resource exploitation forms and thus increasing the diversity of species (Bazzaz 1975). For example, sites that differ in environmental heterogeneity may have similar species richness, but composition may be unequal due to differing niche requirements for each species (Vasconcelos *et al.* 2009).

The heterogeneity of habitats in shallow aquatic ecosystems may be associated with spatial patterns related to changes of environmental conditions and resources horizontally (pelagic and coastal region) or vertically (along the water column) and also to temporal patterns, when conditions and resources for biological communities vary over time. Spatial variability in shallow lakes can often be associated with the presence of a coastal zone or adjacent wetlands that are densely inhabited by aquatic macrophytes (Scheffer 1998). Aquatic plants have been identified as key components in the spatial heterogeneity of the landscape, contributing to the complexity of the habitat and helping to determine the diversity on various spatial scales (Thomaz *et al.* 2008). Aquatic macrophytes may interfere in many ecosystem processes, including nutrient cycling (Barko *et al.* 1991; Gumbrecht 1993), the reduction of water turbulence (Madsen *et al.* 2001), the creation of refuges for many species (Genkai-Kato

2007), and the structure and dynamics of the phytoplankton community (Crossetti & Bicudo 2008a, 2008b; Fonseca & Bicudo 2010, 2011; Villamagna & Murphy 2010).

Temporally, the occurrence of disorders and seasonal events may further complicate the spatial structure of an ecosystem (Nogueira *et al.* 1999), especially in tropical and subtropical ecosystems where these temporal changes are highly influenced by precipitation and wind patterns (Berkley *et al.*, 2010).

Regarding phytoplankton, the combination of hydrodynamic processes at different spatial and temporal scales can control the dynamics of the community (Borges *et al.* 2008; Schneck 2011; Moura *et al.* 2012), especially in heterogeneous environments where dynamic variations imply changes in the specific composition of algae depending on their surviving strategies (Reynolds 1994; 1997). Studies have indicated the importance of the environmental scenery, the spatial variability of resources and the high temporal variability of the phytoplankton community organization both within reservoirs (Becker *et al.* 2008; Borges *et al.* 2008; Schneck *et al.* 2011) and in shallow lakes (Cardoso *et al.* 2012; Crossetti *et al.* 2013; 2014).

Assuming that the heterogeneity of habitats in an aquatic ecosystem can be a variable source of resources and niches, the structure and dynamics of the phytoplankton community tends to be heterogeneously distributed according to this environmental variability that should also change over time, in a minor scale. The objective of this study was to evaluate the influence of the spatial and temporal heterogeneity on the phytoplankton community structure (biomass, richness, diversity and descriptor species) in a heterogeneous, subtropical, shallow lake. It is expected to be observed lower values of biomass and descriptors species adapted to the presence of macrophytes and the limnological features of the littoral region of the studied

lake, which increase the richness and diversity, independent of temporal variations, compared to the pelagic area.

METHODS

Area of study

The study was conducted in Lake Mangueira, which is located in the Taim Hydrological System (SHT), in Rio Grande do Sul state, southern Brazil (32°20' and 33°00'S; 52°20' and 52°45'W). The 2.254 km² area of the system contains the Ecological Station of Taim (33.935 ha), is situated on a narrow strip of land between the Atlantic Ocean and Mirim Lake and has a subtropical climate (Cfa, Kottek *et al.* 2006). Lake Mangueira is a large coastal, shallow lake (Z_{max} = -7 m, Z_{mean} = 2.6 m), that is 90 km long and 3-10 km wide (Fig. 1). The lake covers a total area of 820 km². The main axis of the lake is situated in the northeast-southwest direction (Fragoso *et al.* 2008). The system is classified as continuous warm polymictic lake according to Lewis (1983), with daily mixing through heavy winds and rare periods of stratification. The lake is under the influence of the THS wetland on the north and intense bank of macrophytes (*Potamogeton illinoensis*, *Cabomba caroliniana*, *Egeria densa*, *Myriophyllum spicatum*, *Nitella* sp., *Potamogeton pectinatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia* sp., *Zizaniopsis bonariensis*, *Schoenoplectus californicus* and *Myriophyllum aquaticum*) on its margins, especially in the south. The trophic status ranges from oligotrophic to mesotrophic. The mesotrophic conditions occur in spring and summer when the lake undergoes a water withdrawal for rice crop irrigation (approximately 2 L ha⁻¹ s⁻¹ for 100 days), and a high intake of nutrients from its watershed (Fragoso *et al.* 2008), which determines its hydroperiod, composed of dry periods (usually in spring and summer) and flooding (usually in autumn and winter).

Samplings, Abiotic and Biological Variables

Water samples were collected in plastic pots of 200 ml from the subsurface of Lake Mangueira from 2010 to 2011, on a seasonal scale (4 samples per year) and 19 points along the length of the ecosystem (including the south, center and north areas of the lake), comprising points in the pelagic (sampling points 1, 3, 6, 10, 12, 15, 18), left (2, 7, 9, 11, 14, 29) and right margin (4, 5, 8, 13, 16, 17) (Fig. 1) regions (Fig.1).

The analyzed nutrients were total phosphorus (TP), soluble reactive phosphorus (SRP), total nitrogen (NT), ammonium (N-NH_4^+) and nitrate (N-NO_3^-) (Mackeret *et al.* 1989); soluble reactive silica (SRSi); and total suspended solids (TSS) (APHA 1992). Water transparency (determined using a Secchi disk), water temperature, pH, electrical conductivity and dissolved oxygen (determined using a YSI 6920 probe) were also measured. Turbidity was determined using spectrophotometr, (APHA 1992). Carbon forms were evaluated using TOC V equipment (Shimadzu 5000). Humic acids were evaluated using a spectrum-fluorometer (BBE-Moldaenke).

The considered biological variables were the chlorophyll-a (APHA 1992), qualitative analysis of phytoplankton expressed in biomass through biovolume measures using geometric formulas ($\mu\text{g.L}^{-1}$; Sun & Liu 2003; Hillebrand *et al.* 1999). The samples were preserved with 1% acetic Lugol for the quantitative analysis following Utermöhl (1958) and the settling time of Lund *et al.* (1958).

The diversity index (Shannon & Weaver 1963) and species richness (Simpson 1949) were used to assess the structure of the phytoplankton community. The descriptor species contributed with a minimum of 1% of the total biomass in at least one sampling unit.

Data Analysis

A descriptive statistical analysis of the environmental and biological variables was executed to explore their variation amplitudes.

A Principal Component Analysis (PCA) was performed to assess the primary spatial and temporal trends of abiotic variables by transforming the data by $\log(x + 1)$.

A DCA analysis was effectuated to indicate the unimodal or linear ordering method to be used in the integration of biological and abiotic variables (descriptor species). A Redundancy Analysis (RDA) of the transformed ($\log x + 1$) environmental and biological variables was completed after retrieving the result of the DCA to observe their ordination, depending on the spatial and temporal variations. The statistical software PC-ORD, version 15.5 was used for these analyses (McCune & Mefford 2006).

RESULTS

The average, minimum and maximum values of the abiotic variables found in two years of study are shown in Table 1. The northern region of Lake Mangueira showed the highest nutrients quantities, especially reactive soluble phosphorus and nitrate, and the highest values of turbidity and total suspended solids. A north to south spatial gradient of nutrients was observed, where the north showed the highest concentrations of dissolved nutrients and higher values of turbidity and total suspended solids. Temporally, a greater availability of reactive soluble phosphorus and nitrate was verified in summer and spring.

Principal Component Analysis (PCA) assessed the main trends in the variability of abiotic variables according to the sample units collected along Lake Mangueira ~~in the~~ in different seasons of the year studied (Fig. 2). The analysis summarized 56.4% of the total data variability on the first two axes ($p = 0.001$). The variables that contributed the most to the

ordination of the first axis ($r > 0.6$) were turbidity and alkalinity; conductivity, turbidity and wind speed were the main contributors of axis two. The ordination diagram indicated a strong temporal variation, separating the sample units according to seasonality in the years studied. The PCA ordination showed no separation in the pelagic and coastal regions, although the northern part of the lake differentiated spatially from the central and southern regions due to higher values of turbidity, total suspended solids and dissolved nutrients (Fig. 2).

A total of 117 phytoplankton species from all of the analyzed sample units were identified and distributed into 7 algae classes (Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Crysophyceae, Dinophyceae, Euglenophyceae and Zygnematophyceae). The Cyanobacteria group had the largest representation, presenting larger relative values of biomass in the southern (89.8%), central (88.3%) and northern (90.0%) areas, on the left and right margins (91.4% and 88.9%, respectively) and in the pelagic region (88.0%) of Lake Mangueira. In contrast, the Euglenophyceae group had the lowest values ($< 0.1\%$).

Although the largest biomass amount (23 mg.L^{-1}) has been observed in the north of the lake, on the left bank, in the spring of 2010, greater total biomass variation amplitudes were observed in the northern region of Lake Mangueira (Fig. 3). Similarly, the region on the left margin showed large amplitudes of variation in biomass values, followed by the pelagic region. A clear increasing biomass gradient was observed from the south to the north in this study.

Unlike the trends observed for biomass, the richness of species did not demonstrate a clear spatial pattern (Fig. 4). The highest value of species richness was observed in the central region of Lake Mangueira on the pelagic zone (41 species). Temporally, the greatest richness values were observed in the summer of 2011 for most sampling points.

A diversity of species was higher in the center and southern areas of Lake Mangueira and in all of the sites (banks and pelagic region) compared to those observed in the northern part of the ecosystem. The highest values of diversity were observed in the pelagic zone of the central region and on the right bank of the northern region of the lake (2.60 and 2.52 bits mg) (Fig. 5). The summer of 2011 presented high values of diversity following the same trend observed for the richness of species.

Chlorophyll-*a* concentrations exhibited a clear increasing spatial gradient in the south to north direction. The northern part of the lake showed markedly higher variation amplitudes of chlorophyll-*a* following the same trend verified for the total biomass values, with higher values in the pelagic region ($9.01 \mu\text{g.L}^{-1}$) (Fig. 6). Temporally, in general, the highest values were recorded in the summer of 2010.

Sixteen descriptor species were identified (Table 2) without a clear spatial or seasonal preference, which occurred for all of the sampled points. Most of these species belong to the Cyanobacteria group. *Chroococcus limneticus* and *Aphanocapsa conferta* were the species that primarily contributed to the total biomass found in the northern, central and southern regions of Lake Mangueira, regardless of zone (pelagic or margins) or sampling time.

The integrated analysis between the abiotic variables and biomass of the descriptor species was conducted using a RDA and indicated a strong correlation between the matrices considered for both axis 1 ($r = 0,84$) and axis 2 ($r=0,85$).

The Monte Carlo test used to evaluate the significance level of the first axis of the analysis indicated that the ordination of axes 1 and 2 was statistically significant ($p < 0.01$) and did not occur randomly (Fig. 7).

The most important variables for the ordination of the first axis were alkalinity ($r=0,63$), turbidity ($r=0,59$) and nitrate ($r=0,54$), while precipitation ($r=0,66$) and total

phosphorus (-0.465) were the most important variables for the second axis. The formation of a guild associated with higher nitrate concentrations and high values of temperature and turbidity was observed in the summer period and was composed of the following species: *Aphanothece stagnina*, *Chroococcus dispersus*, *Chroococcus gigantus*, *Chroococcus limneticus*, *Coelomeron* sp., *Gomphosphaeria aponina*, *Planktolyngbya contorta*, *Synechocystis aquatilis*, *Oocystis lacustris* and *Scenedesmus obtusus*. The *Aphanocapsa conferta* and *Aphanothece smithii* species were associated with the higher values of reactive soluble phosphorus. The *Synedra acus*, *Aphanothece* sp. and *Chroococcus planktonicus* species were associated with the higher precipitation amounts recorded in autumn. *Tetraedron minimum* was associated with the highest values of dissolved inorganic nitrogen in the sampling units located on the left margin, especially on the northern part of the lake. Generally, the integrated ordination of the abiotic and biological variables showed strong a temporal organization.

DISCUSSION

The results obtained in this study demonstrated that the structure of the phytoplankton community in Lake Mangueira was affected more by the seasonal variations during the period of study than the sampled spatial amplitude. Both the habitat heterogeneity and the presence of disorders can profoundly influence ecological systems through the many ecological and biological levels of organization (Brown 2007). Aquatic ecosystems are subject to spatial and temporal variabilities that result in a high degree of uncertainty in relation to phytoplankton assemblies (Calijuri *et al.* 2002). Because the degree of temporal variability tends to determine the physical and chemical characteristics of the habitat (Bengtsson *et al.* 1997), highly

dynamic and heterogeneous ecosystems, such as shallow lakes, can offer different conditions and resources in time and space, for different phytoplankton species in the same ecosystem.

Shallow lakes are typically known for their numerous interfaces, especially the coastal regions that are configured into more physically and chemically variable regions (Howard-Williams & Lenton 1975), not only because they are generally inhabited by aquatic macrophytes that modify the environment (Lampert & Sommer 1997; They Hg *et al.* 2013), but also because they are the region with the highest external contact with other ecosystems and can be influenced by external factors (Crossetti *et al.* 2013.). From the point of view of the interactions between macrophytes and the phytoplankton community in the coastal areas of shallow lakes, many studies found the limitation by shading or competition for nutrients, inhibiting phytoplankton growing (Crossetti & Bicudo 2008a; Fonseca & Bicudo 2010), which tends to establish a clear pattern of heterogeneous distribution of phytoplankton horizontally in shallow lakes (Reynolds 1984). In present study, there were no spatial differences in the structural attributes of the phytoplankton in pelagic and coastal regions, which can be explained by the wide, wind-conditioned water circulation of Lake Mangueira (Cardoso *et al.* 2012). While classical patterns of negative interactions between macrophytes and planktonic algae were not observed in this study, Lake Mangueira has previously presented a strong gradient of phytoplankton productivity from the coast to the pelagic zones according to Cardoso *et al.* (2012) suggesting a significant transport of phytoplankton and nutrients through hydrodynamic processes.

A spatial tendency to higher values of chlorophyll-*a* and biomass in the northern region of the ecosystem was observed. This tendency could be due to the higher values of dissolved nutrients observed in the northern part of Lake Mangueira. The limitation of light necessary for phytoplankton productivity has also been found in this region, wich presented

the highest values of turbidity and suspended solids. However, the largest concentrations of nitrate and turbidity, as shown by the statistical analysis, were primarily associated with the descriptor species, capable of strategically overcoming the reduced availability of light by utilizing the larger concentration of dissolved nutrients. Historically, Lake Mangueira has low nutrient concentrations, limiting phytoplankton (Crossetti *et al.* 2013).

Many processes can explain the higher environmental dissimilarity of the communities over time, such as a result of extinction and colonization events or the different responses of populations to environmental fluctuations (Schneck 2011). In contrast, many studies showed repeated seasonal patterns of phytoplankton specially conditioned by temperature and variations of abiotic parameters in the water (eg Komárková & Tavera 2003; Becker *et al.* 2009). However, the abiotic scenario is especially susceptible to constant change by recruiting species from the local pool in shallow, aquatic, coastal ecosystems that are strongly influenced of wind, as in the case of Lake Mangueira. This susceptibility would justify the strong temporality in the phytoplankton organization patterns in the studied environment. Many studies have already demonstrated the importance of wind in the dynamics of subtropical, shallow, aquatic ecosystems (CARRICK; ALDRIDGE; SCHELSKE; 1993;. Cardoso *et al.* 2012), highlighting their importance for the planktonic communities. According to Reynolds (1994), the level of turbulence is less important in the organization of distinct algal composition in kinetic systems intensively mixed than its spatial extent or temporal permanence.

The different phytoplankton groups have indispensable attributes for their ecological success within their morphological, physiological and consequently functional heterogeneity. These attributes provide important information on the aquatic environments and their limnology, which constitute indispensable tools for the monitoring and management of these ecosystems (Crossetti & Bicudo 2008a). As demonstrated by the RDA, the descriptor species

observed in Lake Mangueira in this study were structured in response to a turbulent environment, with periods and sites of reduced transparency and the ability to survive with limited nutrients, as was the case, for example, for *Aphanocapsa conferta*, *Chroococcus limneticus*, *Planktolyngbya limnetica*, *Synechocystis aquatilis*, and others. The fact that temporal or spatial differences were not observed among the descriptor indicated that this extensive, shallow lake appears to be a homogeneous environment, possibly conditioned by the highly hydrodynamic regime, as already shown in previous studies (Fragoso, *et al.* 2008; 2011; Cardoso *et al.* 2012).

In short, the spatial heterogeneity analyzed from the various sampling points along the length of Lake Mangueira, including the pelagic and coastal regions, did not affect biomass, richness, diversity and biomass of descriptors species. However, the northern section of Lake Mangueira presented higher values of these phytoplankton attributes, especially due to the greater availability of dissolved nutrients, which can be explained by the strong of the contribution of metabolic processes arising from the adjacent wetland (Fragoso *et al.* 2008). The high degree of temporal variability as a result of the local hydrodynamics reflected in the observed seasonal patterns, where their influence on abiotic water patterns were the main drivers of the phytoplankton community in Lake Mangueira.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq, process 480142 / 2011-4) of Brazil for financial support. We thank also the Hydraulic Research Institute (IPH) of the Federal University of Rio Grande do Sul for the support and infrastructure provided. .

REFERENCES

- American Public Health Association (APHA) (1992) *Standard methods for examination of water and waste water*. Byrd Prepress Springfield, Washington.
- Barko J. W., Gunnison D. & Carpenter S. R. (1991) Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquatic Botany* **41**, 41-65.
- Bazzaz F. A. (1975) Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* **56**, 485-488.
- Becker V., Huszar V. L. M., Naselli-Flores L. & Padisák J. (2008) Phytoplankton equilibrium phases during thermal stratification in a deep subtropical reservoir. *Freshwater Biology* **53**, 952-963.
- Becker V., Huszar V. L. M. & Crossetti L. O. (2009) Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir. *Hydrobiologia* **628**, 137-151.
- ZBerkley H. A., Kendall B. E., Mitarai S. & Siegel D. A. (2010) Turbulent dispersal promotes species coexistence. *Ecology Letters* **13**, 360–371.
- Borges P. A. F., Train S. & Rodrigues L. C. (2008) Spatial and temporal variation of phytoplankton in two subtropical Brazilian reservoirs. *Hydrobiologia* **607** 63–74.
- Brown B. L. (2007) Habitat heterogeneity and disturbance influence patterns of community temporal variability in a small temperate stream. *Hydrobiologia* **586**, 93–106.
- Calijuri M. C., Dos Santos A. C. A. & Jati S. (2002) Temporal changes in the phytoplankton community structure in a tropical and eutrophic reservoir (Barra Bonita, SP, Brazil). *Journal of Plankton Research* **24**, 617-634.

- Cardoso L. S., Fragoso C. R. J. , Souza R. S. & Motta-Marques D. (2012) *Hydrodynamic Control of Plankton Spatial and Temporal Heterogeneity in Subtropical Shallow Lakes, Hydrodynamics - Natural Water Bodies*, Harry Schulz (Ed.), ISBN: 978-953-307-893-9, InTech.
- Carrick H. L., Aldridge F. J. & Schelske C. L. (1993) Wind influences phytoplankton biomass and composition in a shallow, productive lake. *Limnol. Oceanogr.* **38**, 1179-1192.
- Crossetti L. O., Schneck F., Freitas-Teixeira L. M. & Motta-Marques D. (2014) The influence of environmental variables on spatial and temporal phytoplankton dissimilarity in a large shallow subtropical lake (Lake Mangueira, southern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* **26**, 111-118.
- Crossetti L. O. & Bicudo C. E. M. (2008a) Adaptations in phytoplankton life strategies to imposed change in a shallow urban tropical eutrophic reservoir, Garças Reservoir, over 8 years. *Hydrobiologia* **614**, 91-105.
- Crossetti L. O., Bicudo D. C., Bicudo C. E. M. & Bini L. M. (2008b) Phytoplankton biodiversity changes in a shallow tropical reservoir during the hypertrophication process. *Braz. J. Biol.* **68**, 1061-1068.
- Crossetti L. O., Becker V., Cardoso L. S., Rodrigues L. R., Costa L. S., Motta-Marques D. (2013). Is phytoplankton functional classification a suitable tool to investigate spatial heterogeneity in a subtropical shallow lake? *Limnologica* **43**, 157–163.
- Figueredo C. C. & Giani A. (2001) Seasonal variation in the diversity and species richness of phytoplankton in a tropical eutrophic reservoir. *Hydrobiologia* **445**, 165-174.
- Fonseca B. M. & Bicudo C. E. M. (2010) How important can the presence/absence of macrophytes be in determining phytoplankton strategies in two tropical shallow reservoirs with different trophic status? *Journal of Plankton Research* **32**, 31–46.

- Fonseca B. M. & Bicudo C. E. M. (2011) Phytoplankton seasonal and vertical variations in a tropical shallow reservoir with abundant macrophytes (Ninféias Pond, Brazil). *Hydrobiologia* **665**, 229–245.
- Fragoso, C. R. J., Motta-Marques, D., Ferreira, T. F., Janse J. H. & van Nes E. H. (2011) Potential effects of climate change and eutrophication on a large subtropical shallow lake. *Environmental Modelling & Software* **26**, 1337-1348.
- Fragoso C. R. J., Motta-Marques D., Collischonn W., Tucci C. E. M. & van Nes E. H. (2008) Modelling spatial heterogeneity of phytoplankton in Lake Mangueira, a large shallow subtropical lake in South Brazil. *Ecol. Model.* **219**, 125–137.
- Genkai-Kato M. (2012). Macrophyte refuges, prey behaviour and trophic interactions: consequences for lake water clarity. *Ecology Letters* **10**, 105–114.
- Gumbrecht T. (1993) Nutrient removal processes in freshwater submersed macrophyte systems. *Ecological Engineering* **2**, 1-30.
- Hillebrand H., Dürseken D., Kirschiel D., Pollinger U. & Zohary T. (1999) Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* **35**, 403-424.
- Howard-Williams C. & Lenton G. M. (1975) The role of the littoral zone in the functioning of a shallow tropical lake ecosystem. *Freshwater Biology* **5**, 445-459.
- Komárková J. & Tavera R. (2003) Steady state of phytoplankton in a tropical Lake Catemaco (Mexico). *Hydrobiologia* **502**, 187-196.
- Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B. & Rubel F. (2006) World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Z.* **15**, 259–263.
- Lampert W. & Sommer U. (1997) *Limoecology: The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press. New York.

- Lewis Jr. W. M. (1983) A revised classification of lakes based on mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **40**, 1779-1787.
- Lund J. W. G., Kipling C. & LeCren E. D. (1958) The invert microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* **11**, 143-170.
- MacArthur R. H. & MacArthur J. W. (1961) On bird species diversity. *Ecology* **42**, 594-598.
- Mackeret, F. J. H., Heron, J. & Talling, J. F. (1989) *Water analysis: some revised methods for limnologists*. Freshwater Biological Association, Scientific Publication, Ambleside.
- Madsen J. D., Chambers P. A., James W. F., Koch E. W. & Westlake D. F. (2001) The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia* **444**, 71–84.
- McCune B. & Mefford M. J. (2011) PC-ORD. *Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.0 MjM Software*. Gleneden Beach, Oregon.
- Moura, A. D., Nascimento, E. C. & Dantas E.W. (2012) Temporal and spatial dynamics of phytoplankton near farm fish in eutrophic reservoir in Pernambuco, Brazil. *Rev. Biol. Trop.* **60**, 581-597.
- Nogueira M. G., Henry R. & Maricatto F. E. (1999) Spatial and temporal heterogeneity in the Jurumirim Reservoir, São Paulo, Brazil. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* **4**, 107–120.
- Reynolds C. S. (1984) *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Reynolds C. S. (1994) The long, the short and the stalled: on the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers. *Hydrobiologia* **289**, 9-21.

- Reynolds C. S. (1997) *Vegetation in the pelagic: a model for ecosystem theory*. In: Kinne, O. (ed.). *Excellence in Ecology*. Ecology Institute. Germany
- Scheffer M. (1998) *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman and Hall. London.
- Schneck F., Schwarzbald A., Rodrigues S. C. & Mello A. S. (2011) Environmental variability drives phytoplankton assemblage persistence in a subtropical reservoir. *Austral Ecology* **36**, 839–848.
- Shannon C. E. & Weaver W. (1963) *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Simpson E. H. (1949) Measurement of diversity. *Nature* **163**, 688.
- Sun J. & Liu D. (2003) Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* **25**, 1331-1346.
- They Ng. H., Motta-Marques D. & Souza R. S. (2013) Lower respiration in the littoral zone of a subtropical shallow lake. *Frontiers in Microbiology* **3**, 1-10.
- Thomaz S. M., Dibble E. D., Evangelista L. R., Higuti J. & Bini L. M. (2008) Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* **53**, 358–367.
- Ütermöhl H. (1958) Zur Vervollkommnung der quantitative Phytoplankton: *Methodik Mitteilung Internationale Vereinigung Theoretische und Angewandte Limnologie* **9**, 1-38.
- Vasconcelos T. S., Santos T. G., Rossa-Feres D. C. & Haddad C. F. B. (2011) Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia* **673**, 93-104.
- Villamagna A. M. & Murphy B. R. (2010). Ecological and socio-economic impacts of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): a review. *Freshwater Biology* **55**, 282–298.

Table 1. Mean, standard deviation and minimum and maximum values of the environmental variables sampled in the four seasons (2010 and 2011), at 19 sampling locations in Lake Mangueira (Rio Grande do Sul, Brazil).

Variable	Minimum	Maximum	Mean	StDev
Temperature (°C)	10.1	25.7	18.4	4.9
Wind Velocity (m s ⁻¹)	0.0	9.0	3.3	2.6
Precipitation (mm)	0.0	13.7	1.2	3.7
Transparency (m)	0.3	0.5	0.4	0.5
pH	7.4	9.2	8.0	0.4
Conductivity (MS cm ⁻¹)	0.2	0.5	0.3	0.1
Dissolved oxygen (mg L ⁻¹)	7.8	11.9	9.5	1.0
Alcalinity (mg L ⁻¹)	47.7	101.5	70.0	7.9
Turbidity (NTU)	1.0	80.0	21.4	15.7
Total suspended solids (mg L ⁻¹)	1.5	28.0	13.1	5.7
Total phosphorus (µg L ⁻¹)	12.0	85.0	35.9	17.9
Soluble reactive phosphorus (µg L ⁻¹)	2.0	56.0	21.2	13.0
Total nitrogen (µg L ⁻¹)	86.0	905.0	357.5	149.2
Dissolved inorganic nitrogen (µg L ⁻¹)	81.0	561.0	298.2	129.4
Ammonium (µg L ⁻¹)	3.0	200	78.1	169.1
Nitrate (µg L ⁻¹)	9.0	411.0	102.5	71.8
Soluble reactive silica (mg L ⁻¹)	1.3	4.2	2.8	0.6
Dissolved inorganic carbon (mg L ⁻¹)	8.0	117.2	15.2	9.2
Humic acids – 350 NM	0.0	0.1	0.0	0.0

Table 2. Percentage of descriptor species that contributed at least 1% of the total biomass of Lake Mangueira, Rio Grande do Sul, Brazil.

Legends: S = South, C = Center, North = N, LM= left margin, PEL = pelagic region, RM= right margin, SPR=spring, SUM=summer, AUT=autumn, WIN=winter

Descriptors species	S	C	N	LM	PEL	RM	SPR	SUM	AUT	WIN
Cyanobacteria										
<i>Aphanocapsa conferta</i> (West & G.S.West) Komárková-Legnerová & Cronberg	28,4	30,9	36,3	38,4	28,9	28,8	35,4	40,0	14,5	30,1
<i>Aphanothece smithii</i> Komárková-Legnerová & G.Cronberg	7,0	6,9	8,2	7,5	7,5	7,3	8,3	6,2	6,1	8,9
<i>Aphanothece</i> sp.	0,5	0,3	0,4	0,3	0,3	0,6	0,0	0,1	2,4	0,0
<i>Aphanothece stagnina</i> (Sprengel) A.Braun	0,5	0,6	0,5	0,5	0,5	0,5	0,1	1,2	0,7	0,1
<i>Chroococcus dispersus</i> (Keissler) Lemmermann	1,3	2,4	1,6	2,1	1,5	1,8	1,7	2,8	1,1	1,0
<i>Chroococcus giganteus</i> West	0,6	0,6	1,0	0,6	0,8	0,8	0,8	1,4	0,2	0,1
<i>Chroococcus limneticus</i> Lemmermann	41,1	35,7	34,4	33,3	38,8	38,7	38,5	21,4	51,4	44,4
<i>Chroococcus planctonicus</i> Bethge	1,6	1,4	0,2	0,9	1,1	1,1	0,7	0,2	3,1	1,2
<i>Coelomeron</i> sp.	0,5	0,5	0,4	0,3	0,5	0,6	0,0	1,2	0,2	0,2
<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kützing	0,6	0,9	1,7	0,9	1,0	1,3	0,6	2,9	0,2	0,1
<i>Planktolynbya contorta</i> (Lemmermann) Anagnostidis & Komárek	1,3	1,6	0,9	1,0	1,4	1,3	1,3	1,5	0,9	0,9
<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauvageau	3,5	3,5	3,3	3,3	3,5	3,6	2,2	3,0	5,1	4,6
Chlorophyceae										
<i>Oocystis lacustris</i> Chodat	0,7	2,2	2,6	1,7	2,1	1,7	1,8	4,2	0,1	0,1
<i>Scenedesmus obtusus</i> Meyen	1,2	2,0	0,9	0,6	2,1	1,3	0,9	3,4	0,3	0,2
<i>Tetraëdron minimum</i> (A.Braun) Hansgirg	2,9	2,6	2,5	2,5	2,6	2,9	1,9	1,7	4,1	4,0
Bacillariophyceae										
<i>Fragilaria acus</i> (Kützing) Lange-Bertalot	1,0	0,3	0,5	0,5	0,7	0,5	0,3	0,1	2,4	0,2
Total contribution (%)	92,7	92,4	95,4	94,4	93,3	92,8	94,5	91,3	92,8	96,1

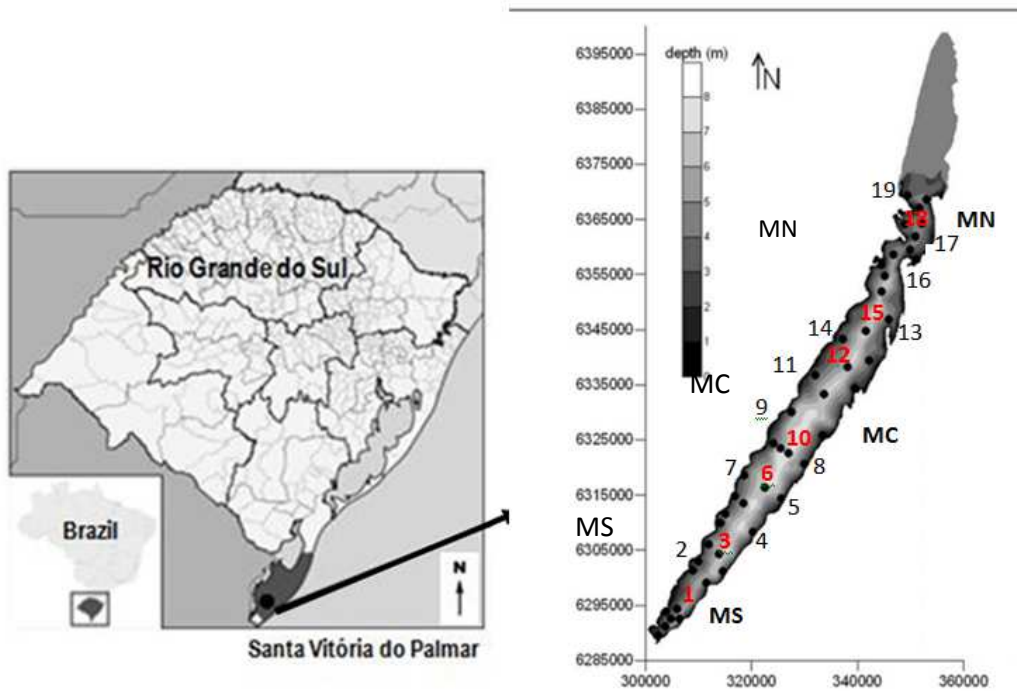


Figure 1. Map of Lake Mangueira, comprising the northern (MN), central (MC) and southern (MS) regions, highlighting the 19 sampling points throughout the extent of the ecosystem in the pelagic area (red points: 1, 3, 6, 10, 12, 15, 18) and coastal (black dots): left margin (2, 7, 9, 11, 14, 19) and right margin (4, 5, 8, 13, 16, 17).

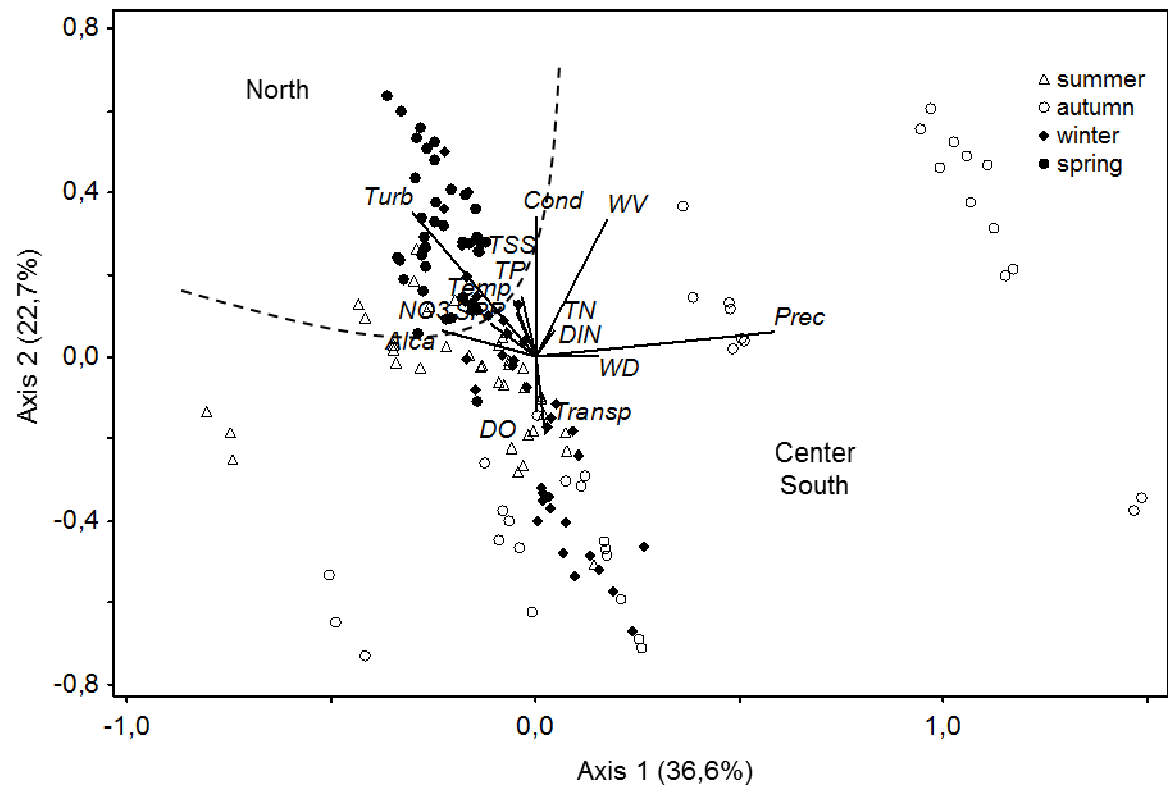


Figure 2. Ordination by PCA (axes 1 and 2) of the sample units according to the abiotic variables in Lake Mangueira during the period of study. Legends: Turb = turbidity, Cond = conductivity, TSS = dissolved suspended solids, TP = total phosphorus, Temp = temperature, NO₃ = nitrate, TN = total nitrogen, SRP = reactive soluble phosphorus, DIN = dissolved inorganic nitrogen, Alca = alkalinity, Transp = transparency, DO = dissolved oxygen, Prec = precipitation, WD = wind direction, WV = wind speed.

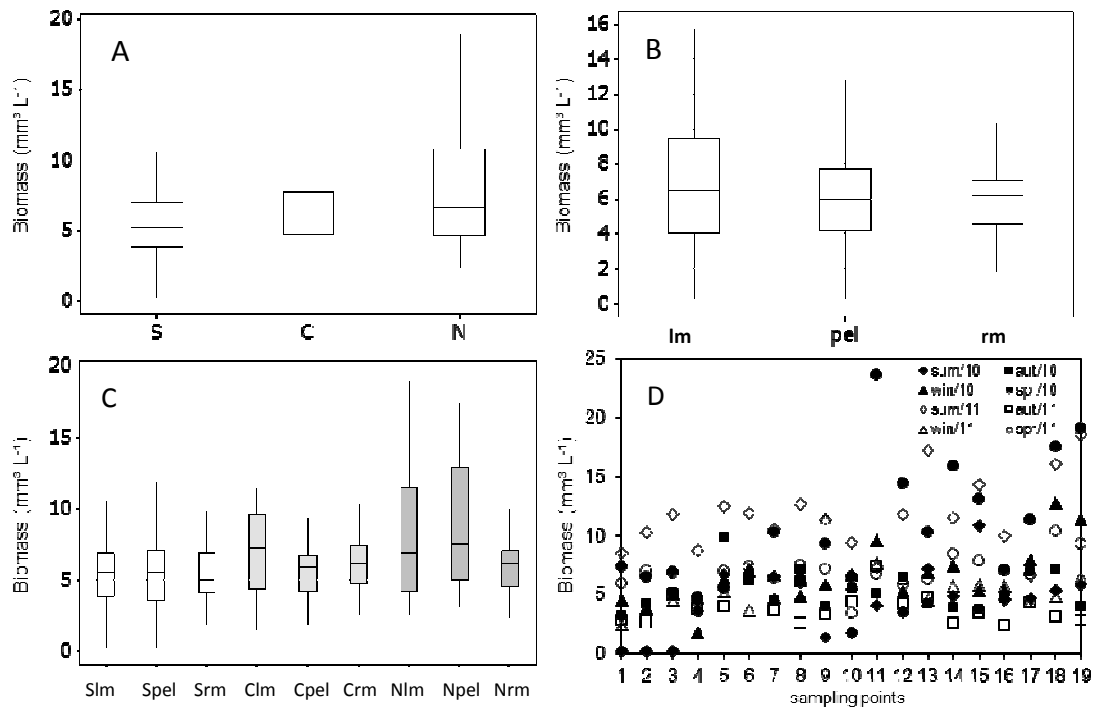


Figure 3. Biomass ($\text{mm}^3 \cdot \text{L}^{-1}$) along the temporal and spatial gradient of Lake Mangureira (19 points). Legends: S = south ($n=56$), C = center ($n=48$) and North = N ($n=48$), lm = left margin ($n=48$), pel = pelagic region ($n=56$), rm = right margin ($n=48$), Sme = south left margin ($n=16$), Spel = south pelagic region ($n=24$), Smd = southern right margin ($n=16$), Clm = center left margin ($n=16$), Cpel = center pelagic region ($n=16$), Crm = center right margin ($n=16$), Nlm = north left margin ($n=16$), Npel = north pelagic region ($n=16$), Nrm = north right margin ($n=16$).

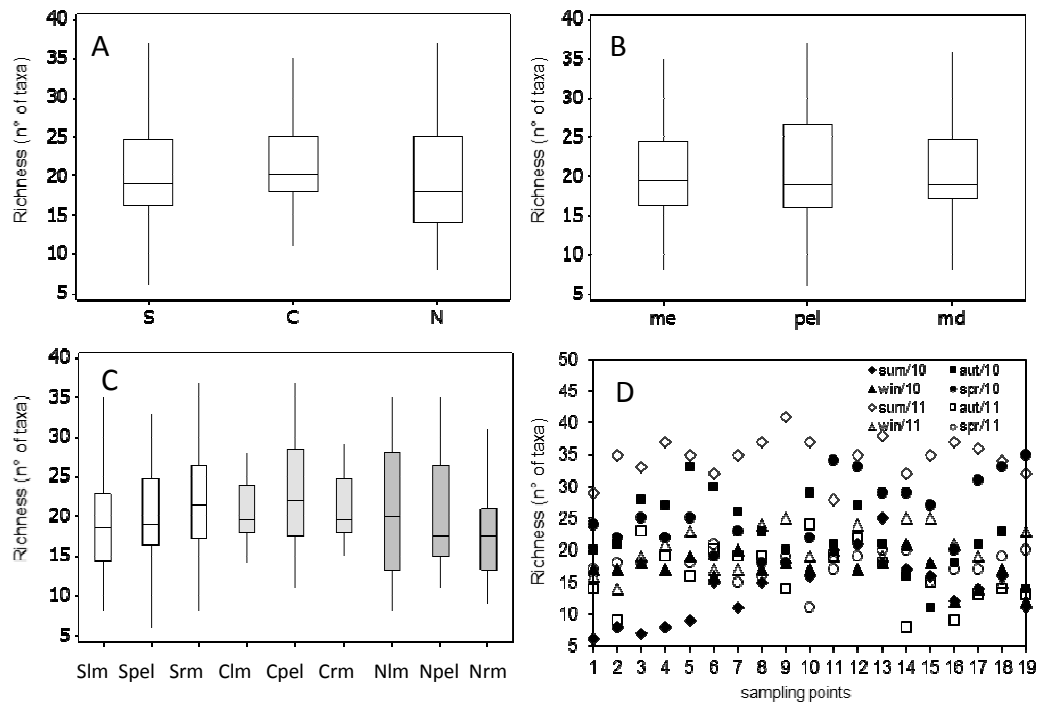


Figure 4. Richness (number of taxa) along the spatial and temporal gradient of Lake Mangueira (19 points). See Figure 3 for the legend of abiotics variables.

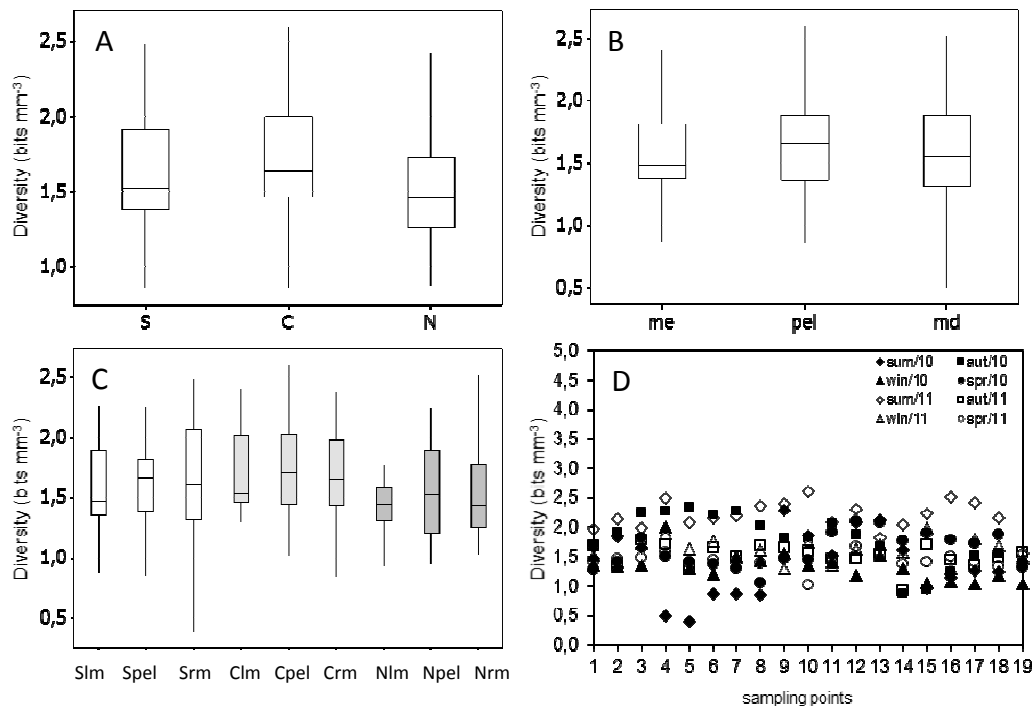


Figure 5. Diversity (bits.mm⁻³) along spatial and temporal gradient of Lake Mangueira (19 points). See Figure 3 for the legend of abiotic variables.

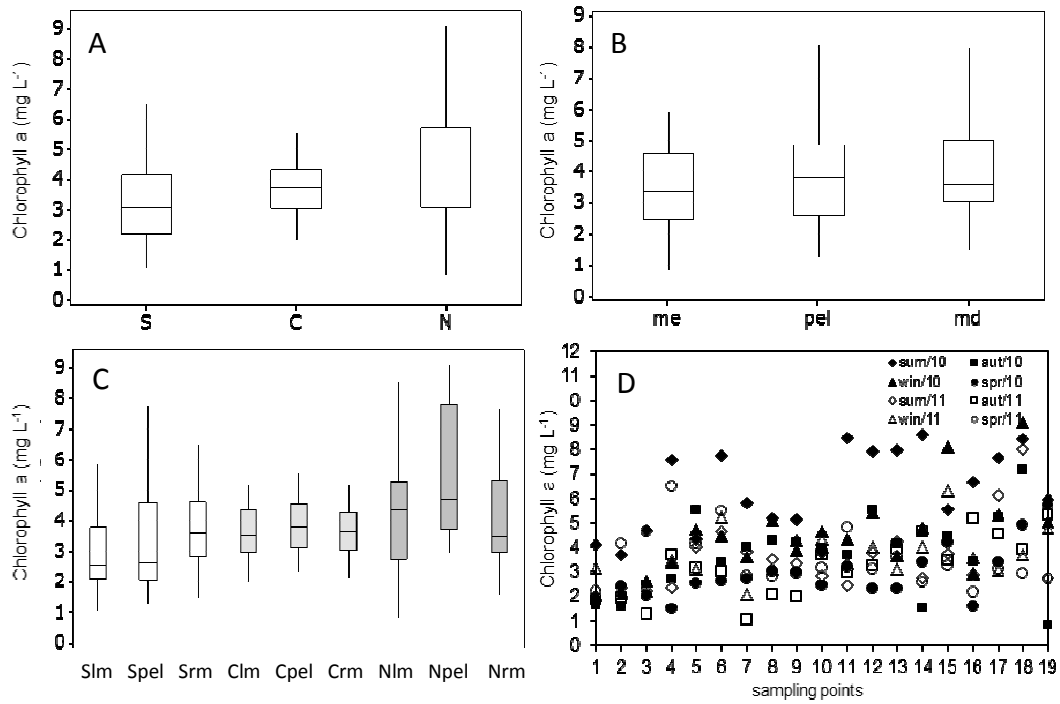


Figure 6. Chlorophyll-a ($\mu\text{g.L}^{-1}$) along the spatial gradient of Lake Mangueira (19 points).

See Figure 3 for the legend of abiotic variables.

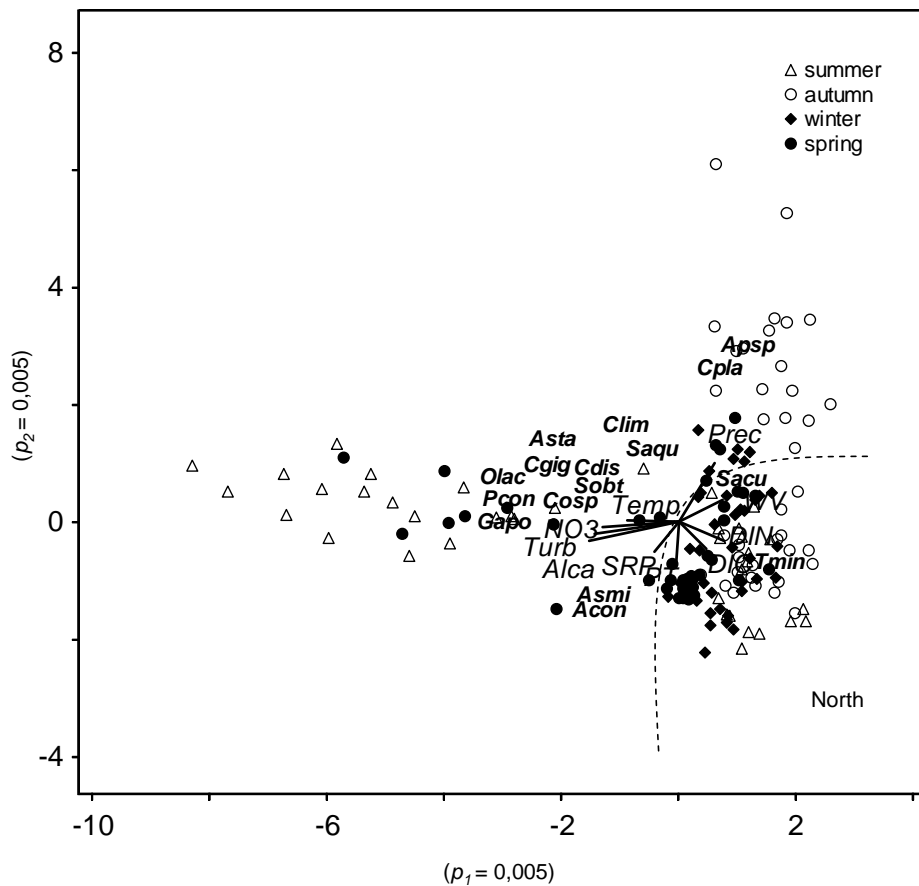


Figure 7. Ranking by RDA (axes 1 and 2) of descriptor species according to abiotic variables in Lake Mangueira during the period of study. Legend of abiotic variables: Turb = turbidity, Cond = conductivity, TSS = dissolved suspended solids, TP = total phosphorus, Temp = temperature, NO_3 = nitrate, TN = total nitrogen, SRP = reactive soluble phosphorus, DIN = dissolved inorganic nitrogen, Alca = alkalinity, Transp = transparency, DO = dissolved oxygen, Prec = precipitation, WD = wind direction, WV = wind speed. Legends of the descriptor species: Sacu = *Synedra acus*, Acon = *Aphanocapsa conferta*, Apsp = *Aphanothece* sp., Asmi = *Aphanothece smithii*, Asta = *Aphanothece stagnina*, Dcis = *Chroococcus dispersus*, Cgig = *Chroococcus gigantus*, Clim = *Chroococcus limneticus*, Cpla = *Chroococcus planktonicus*, Cosp. = *Coelomeron* sp., Gapo = *Gomphosphaeria aponina*, Pcon = *Planktolyngbya contorta*, Saqu = *Synechocystis aquatilis*, Olac = *Oocystis lacustris*, Sobt = *Scenedesmus obtusus*, Tmin = *Tetrahedron minimum*.

3 ARTIGO 2**A INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE ESPAÇO-TEMPORAL NA
ABORDAGEM FUNCIONAL DO FITOPLÂNCTON EM LAGO RASO
SUBTROPICAL (LAGOA MANGUEIRA, SUL DO BRASIL)**

**A INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE ESPAÇO-TEMPORAL NA
ABORDAGEM FUNCIONAL DO FITOPLÂNCTON EM LAGO RASO
SUBTROPICAL (LAGOA MANGUEIRA, SUL DO BRASIL)**

Lacina Maria Freitas-Teixeira¹

Juliana Elisa Bohnenberger²

Uwe Horst Schulz³

David da Motta-Marques⁴

Luciane Oliveira Crossetti⁵

Resumo: A classificação de organismos em grupos a partir de seus atributos é essencial para a descrição de comunidades. Este trabalho teve como objetivo analisar a influência da heterogeneidade espaço-temporal na estrutura funcional da comunidade fitoplanctônica em um extenso lago raso subtropical. Foram realizadas amostragens durante as quatro estações, nos anos de 2010 e 2011, em 19 pontos amostrais superficiais em toda extensão da lagoa Mangueira, nas regiões litorânea Sul, Pelágica (centro) e litorânea Norte. Foram analisadas variáveis físico-químicas, atributos da estrutura de tamanho do fitoplâncton e grupos funcionais como medidas de diversidade funcional. Os resultados demonstraram que não houve organização espacial considerando-se as formas de vida e a estrutura de tamanho da comunidade fitoplanctônica. Os grupos funcionais responderam à variação nos recursos, especialmente na primavera e no verão, segregando o norte da lagoa, demonstrando serem mais adequados à predição da composição das comunidades em função das variações ambientais.

Palavras-chave: Heterogeneidade. Tamanho. Volume celular. Máxima dimensão linear. Grupo funcional.

1 INTRODUÇÃO

Abordagens baseadas em traços funcionais são cada vez mais utilizadas na área da ecologia (LITCHMAN; KLAUSMEIER, 2008) e, uma vez aplicadas em ecologia de

¹ Doutoranda em Biologia, pelo Curso de Pós-Graduação em Biologia Programa de Pós-Graduação em Biologia, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Av. Unisinos, 950, Cristo Rei, 93022-000. São Leopoldo, RS, Brasil. E-mail: lacina@sapucaia.ifsul.edu.br

² Doutoranda em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental, pelo Instituto de Pesquisas Hidráulicas - IPH/UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Caixa Postal 15029, Agronomia, 91501-970. Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: bonhju@yahoo.com.br

³ Professor Pós Doutor do Programa de Pós-Graduação em Biologia, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Av. Unisinos, 950, Cristo Rei, 93022-000. São Leopoldo, RS, Brasil. E-mail: uwe@unisinos.br

⁴ Professor Doutor do Programa de Pós-Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental, pelo Instituto de Pesquisas Hidráulicas - IPH/UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Caixa Postal 15029, Agronomia, 91501-970. Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: dmm@iph.ufrgs.br

⁵ Professora Pós Doutora do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Caixa Postal 15007, Agronomia, 91501-970. Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: luciane.crossetti@ufrgs.br

comunidades, têm levado a um considerável avanço no entendimento dos efeitos dos filtros ambientais na organização das espécies. (JUNG et al., 2010).

Diversidade funcional é a amplitude e distribuição de valores de traços funcionais nas comunidades. (LAVOREL et al., 2008). Em sua mais simples definição, um traço é um substituto do desempenho do organismo (VIOLLE et al., 2007), mas traço funcional pode também ser definido como características morfofisiológicas que impactam no *fitness* indiretamente através de seus impactos no crescimento, reprodução e sobrevivência, que são os três componentes da performance do indivíduo. (VIOLLE et al., 2007).

Interpretar a diversidade funcional da vegetação é importante para revelar as relações entre mudanças ambientais, composição da comunidade e processos ecossistêmicos (LAVOREL et al., 2008). A classificação de organismos em grupos a partir de seus atributos é essencial para a descrição de comunidades. Atualmente, tem sido cada vez mais explorado o uso de atributos e ou tipos funcionais para o melhor entendimento da estrutura e dinâmica das comunidades e suas relações com processos ecossistêmicos especialmente considerando-se plantas terrestres. (CORNELISSEN et al., 2003; DÍAZ; CABIDO, 2001; LAVOREL; GARNIER, 2002; LAVOREL et al., 1997; LOUAULT et al., 2005).

Considerando-se a vegetação pelágica, muitas tentativas em classificar o fitoplâncton a partir de características funcionais têm sido feitas. (CROSSETTI; BICUDO, 2008a; KRUK et al., 2011; LITCHMAN; KLAUSMEIER, 2008; MARGALEF, 1978; REYNOLDS, 1980, 1997; REYNOLDS et al., 2002; SALMASO; PADISÁK, 2007). O fitoplâncton consiste um sistema ideal para testar as abordagens baseadas em traços funcionais devido à sua simplicidade e atributos muito bem definidos que determinam seu nicho ecológico. (LITCHMAN; KLAUSMEIER, 2008).

Dentre as abordagens mais utilizadas, o sistema de agrupamentos funcionais de Reynolds (REYNOLDS et al., 2002) é um dos mais aceitos e utilizados (PADISÁK; CROSSETTI; NASELLI-FLORES, 2009), e apresenta vantagens em relação à classificação filogenética tradicional, visto que reúne os organismos com base em suas sensibilidades e tolerâncias às condições ambientais. (SALMASO; PADISÁK, 2007).

Em grandes lagos rasos costeiros a variabilidade física, química e biológica depende em grande parte da hidrodinâmica e dos impactos antrópicos. (SCHEFFER, 1998). As mudanças na coluna de água em sistemas lênticos, relacionadas com os padrões de circulação de água, são consideradas uma das principais forças ambientais que afetam a dinâmica do fitoplâncton. Além disso, a turbulência e a disponibilidade de recursos são reconhecidas como

as variáveis mais importantes na determinação do fitoplâncton local. (MARGALEF, 1978; REYNOLDS, 2006). Além disso, ecossistemas que muitas vezes são influenciados por variações no nível de água podem mostrar alterações na estrutura do fitoplâncton, que se reflete em condições abióticas, como luz e disponibilidade de nutrientes. (CROSSETTI et al., 2007). A distribuição desigual de recursos, como luz e nutrientes, em ambientes espacialmente heterogêneos têm sido relacionados com a diversidade funcional fitoplanctônica. (CAPUTO et al., 2008; CROSSETTI et al., 2014; NOGUEIRA; HENRY; MARICATTO, 1999; RYCHTECKÝ; ZNACHOR, 2011).

Abordagens a partir de atributos funcionais corroboram o potencial preditivo da comunidade fitoplanctônica, e têm sido extensivamente validado em comunidades pelágicas de clima temperado (BECKER et al., 2010; HUSZAR; KRUK; CARACO, 2003; LEITÃO et al., 2003), tropical (COSTA; HUSZAR; OVALLE, 2009; CROSSETTI; BICUDO, 2008a; GEMELGO; MUCCI; NAVAS-PEREIRA, 2009; LOPES; BICUDO; FERRAGUT, 2005; SARMENTO et al., 2007;) e subtropical. (BECKER; CARDOSO; HUSZAR, 2009; BONILLA et al., 2005; FABBRO; DUIVENVOORDEN, 2000; KRUK et al., 2002).

Nesse sentido, foram utilizadas diferentes abordagens funcionais e morfológicas com o objetivo de avaliar a influência da heterogeneidade espaço-temporal na diversidade funcional da comunidade fitoplanctônica em um lago raso subtropical heterogêneo.

Hipotetiza-se que haverá uma alta diversidade funcional expressa pelas categorias de tamanho, máxima dimensão linear e grupos funcionais fitoplanctônicos acompanhado a heterogeneidade ambiental no ecossistema estudado.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

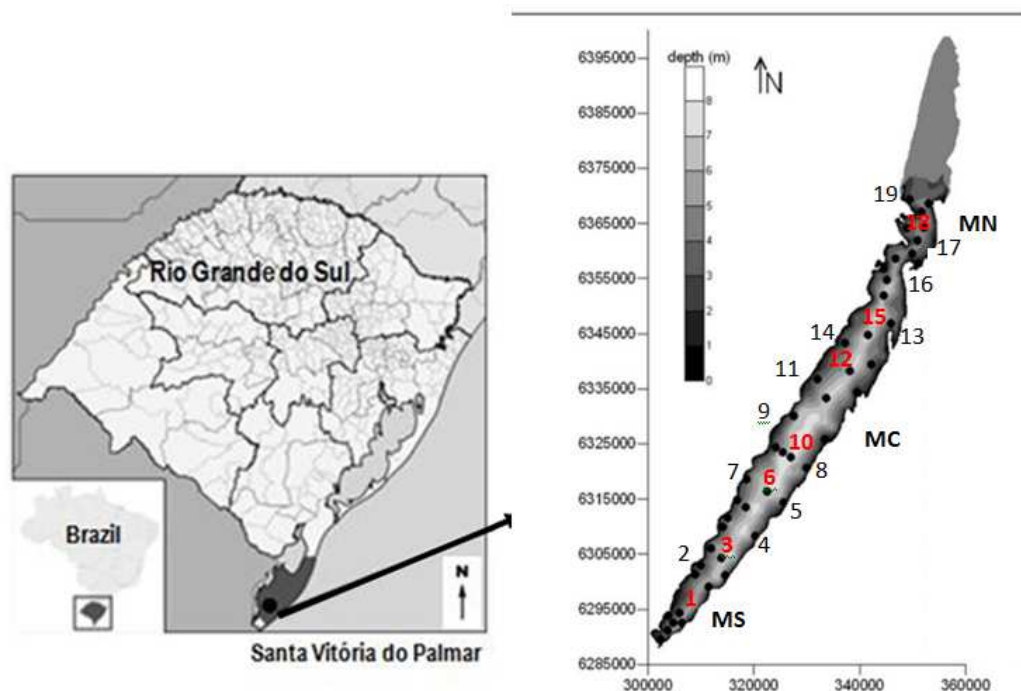
O estudo foi realizado na Lagoa Mangueira situada no Sistema Hidrológico do Taim (SHT), RS. Foram coletadas amostras da subsuperfície da água, em 19 pontos ao longo de toda a extensão da lagoa, nas regiões pelágicas e litorâneas, no Sul, Centro e Norte, nos meses de verão, outono, inverno e primavera nos anos de 2010 e 2011. Foram efetuadas análises das variáveis abióticas e das variáveis bióticas do fitoplâncton.

2.1 Área de Estudo

A Lagoa Mangueira está localizada no Sistema Hidrológico do Taim (SHT), no sul do estado do Rio Grande do Sul (32 ° 20 ' e 33 ° 00' S e 52 ° 20 ' e 52 ° 45' W). A área do sistema

é 2.254 km², contendo a Estação Ecológica do Taim (33.935 ha), e está situada em uma estreita faixa de terra entre o Oceano Atlântico e a Lagoa Mirim. A região tem um clima subtropical (tipo Cfa); (KOTTEK et al., 2006). A Lagoa Mangueira é um grande lago raso costeiro com 90 km de comprimento e 3-10 km de largura (Figura 1), com profundidade média de 2,6 m e máxima de 7 m. (CARDOSO et al., 2012; CROSSETTI et al., 2007). Abrange uma área total de 820 km². O sistema é classificado como polimíctico quente segundo Lewis (1983), com misturas diárias devido à ação dos ventos que ressuspende constantemente o sedimento na coluna d'água, afetando diretamente a comunidade planctônica. (RODRIGUES, 2009). O eixo principal do lago é nordeste-sudoeste, alinhado com os ventos predominantes. (FRAGOSO JÚNIOR et al., 2008).

Figura 1 – Mapa da Lagoa Mangueira, com as regiões sul (MS), centro (MC) e norte (MN), destacando-se os 19 pontos de amostragem ao longo de toda a extensão do ecossistema, na região pelágica (pontos em vermelho: 1, 3, 6, 10, 12, 15, 18) e litorânea: margem esquerda (2, 7, 9, 11, 14, 19) e margem direita (4, 5, 8, 13, 16, 17).



O sul e o norte da lagoa caracterizam-se pela presença de um extenso banco de macrófitas nas suas margens, (*Potamogeton illinoensis* Morong, *Cabomba caroliniana* A. Gray, *Egeria densa* Planch, *Myriophyllum spicatum* L., *Nitella* sp. C. Agardh, *Potamogeton pectinatus* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Utricularia* sp. L., *Zizaniopsis*

bonariensis Bal. & Poitr, *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey), Soják e *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc).

As condições mesotróficas acontecem na primavera e no verão, quando há um maior consumo de água (CROSSETTI et al., 2013). Para o Sistema Hidrológico do Taim como um todo, o consumo de água na época de irrigação das lavouras de arroz pode atingir o valor de $100\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ (MOTTA MARQUES; VILLANUEVA, 2000), sendo que o ecossistema mais afetado devido ao intenso bombeamento de água (estruturas com capacidade individual de até $11\text{ m}^3.\text{s}^{-1}$) é a Lagoa Mangureira, em cujo entorno existem grandes extensões de lavouras, principalmente à oeste. A manutenção da alta produtividade dessa cultura requer a permanência de uma lâmina d'água sobre o plantio por um período de aproximadamente 100 dias. (MOTTA MARQUES et al., 2002). A retirada de água aliada às perdas por evaporação provocam a diminuição drástica dos níveis da água, determinando seu hidroperíodo, composto por períodos de seca (geralmente na primavera e verão) e cheia (geralmente no outono e inverno).

2.2 Amostragens

Amostras de água da subsuperfície foram coletadas em 2010 e 2011, em escala sazonal (4 amostragens por ano), em 19 pontos ao longo de toda a extensão do ecossistema, compreendendo pontos nas regiões pelágica (pontos 1, 3, 6, 10, 12, 15, 18) e litorânea na margem esquerda (2, 7, 9, 11, 14, 29) e margem direita (4, 5, 8, 13, 16, 17) (Figura 1).

2.3 Variáveis Abióticas

Foram analisados os nutrientes (fósforo total - PT, fósforo reativo solúvel - SRP, nitrogênio total - NT, amônio-N-NH₄⁺ e N-NO₃⁻ (MACKERET; HERON; TALLING, 1989); sílica reativa solúvel - SRSi; (AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION (APHA), 2005). e sólidos suspensos totais - SST (APHA, 2005). Foram medidos, também, a transparência da água (disco de Secchi), temperatura da água, pH, condutividade elétrica e oxigênio dissolvido (sonda YSI 6920). As substâncias húmicas, cor e turbidez foram determinadas através de leitura em espectrofotômetro (APHA, 2005). As formas de carbono foram avaliadas através do equipamento TOC V (Shimadzu 5000). Os ácidos húmicos foram avaliados com auxílio de um espectro-fluorímetro (BBE-Moldaenke).

2.4 Variáveis Biológicas

Para a análise quantitativa da comunidade fitoplanctônica as amostras foram fixadas com solução de lugol acético a 1%. A quantificação do fitoplâncton seguiu a metodologia descrita em Utermöhl (1958) e o tempo de sedimentação Lund et al. (1958). A biomassa (mg.L^{-1}) foi expressa através de medidas de biovolume calculado para cada espécie tomando como base sólidos geométricos que mais se aproximassem da forma celular, isolados ou combinados, segundo Sun e Liu (2003), Hillebrand et al. (1999), dentre outros, a partir de valores médios das medidas de 20 a 30 indivíduos, quando possível.

A estrutura funcional da comunidade fitoplanctônica foi acessada através da abordagem de grupos funcionais e atributos funcionais referentes à estrutura de tamanho e forma de vida. Assim, as espécies fitoplanctônicas, neste estudo, foram classificadas em grupos funcionais de acordo com a abordagem de Reynolds et al. (2002) e revisado por Padišák, Crossetti e Naselli-Flores (2009). Desta forma, a classificação foi baseada em seu hábito ou forma de vida (UF = unicelular flagelado, CF = colonial flagelado, UNF = unicelular não flagelado, CNF = colonial não flagelado, incluindo cenóbios e FI = filamentosos) em sua estrutura de tamanho, avaliada pela maior dimensão linear axial (MDL) organizada nas seguintes classes: classe I ($< 10 \mu\text{m}$), classe II (entre 11 e $20 \mu\text{m}$), classe III (entre 21 e $50 \mu\text{m}$) e classe IV ($> 50 \mu\text{m}$) e em seu volume celular (μm^3), representado pelas classes: classe I ($< 10 \mu\text{m}^3$), classe II (entre 10^2 e $10^3 \mu\text{m}^3$), classe III (entre 10^3 e $10^4 \mu\text{m}^3$) e classe IV ($> 10^4 \mu\text{m}^3$).

2.5 Análise dos Dados

Análises estatísticas descritivas das variáveis ambientais e biológicas foram realizadas para exploração da amplitude de variação das mesmas.

Uma análise de Correspondência (DCA) foi efetuada para indicar a necessidade do uso de método unimodal ou linear de ordenação para ser utilizada na integração das variáveis abióticas e biológicas. Após o resultado da DCA (comprimento do gradiente: 1,400, método linear) foi realizada a Análise de Redundância (RDA) a partir das variáveis ambientais, grupos funcionais e atributos funcionais considerados, previamente transformados ($\log x + 1$), para observar-se a ordenação das mesmas, em função da variação espacial e temporal da Lagoa Mangueira. Para todas as análises, utilizou-se o programa estatístico PC-ORD, versão 6. (McCUNE; MEFFORD, 2011).

3 RESULTADOS

Os valores médios, mínimos e máximos das variáveis abióticas encontrados nos dois anos de estudos constam nas tabelas 1, 2 e 3. Não foi observada diferença entre os padrões observados para as variáveis abióticas considerando-se as zonas marginais e pelágica da Lagoa Mangueira (Tabela 1). Contudo, considerando-se o sul, centro e norte, maiores valores de turbidez, fósforo solúvel reativo e nitrogênio total foram verificados no norte da lagoa (Tabela 2). Temporalmente, foram registrados valores limitantes ao crescimento fitoplanctônico de nitrato e amônio em todas as estações do ano, embora os valores médios de nitrogênio inorgânico dissolvido tenham sido elevados (Tabela 3).

Tabela 1 - Valores mínimos (min), máximos (max), média (med) e desvio-padrão (dp) das variáveis ambientais amostradas na margem esquerda (n=48), zona pelágica (n=56) e margem direita (n=48) na Lagoa Mangueira.

Variáveis	margem esquerda				pelágica				margem direita			
	min	max	med	dp	min	max	med	dp	min	max	med	dp
Temperatura ° C	10,1	25,7	18,6	5	10,4	25,4	18,4	4,9	10,5	24,9	18,4	4,8
Tranparência (m)	0,3	2,7	1,5	0,7	0,4	2,7	1,1	0,5	0,4	2,4	1,1	0,5
pH	7,4	9	8	0,5	7,4	9,2	8	0,4	7,4	9,1	8	0,5
Condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	0,2	0,5	0,3	0,1	0,3	0,5	0,3	0,1	0,3	0,5	0,3	0,1
Oxigênio dissolvido (mg L^{-1})	7,8	11,7	9,5	0,9	7,8	11,9	9,5	1	8	11,8	9,5	0,9
Alcalinidade (mg L^{-1})	47,7	101,5	69	9,2	57,8	84,4	70,2	7	57,3	85,8	70,8	7,4
Turbidez (NTU)	1	80	22,5	16,5	3	59	20,6	15,4	4	55	21,4	15,4
Sólidos suspensos totais (mg L^{-1})	1,5	28	13,3	5,7	3	25,5	13,2	5,4	2	28	12,7	6,3
Fósforo total ($\mu\text{g L}^{-1}$)	14	82	35	18	12	82	36	19	16	85	37	17
Fósforo solúvel reativo ($\mu\text{g L}^{-1}$)	2	56	21	13	7	55	20	12	7	54	23	14
Nitrogênio total ($\mu\text{g L}^{-1}$)	110	598	360	145	105	722	352	152	86	905	361	154
Nitrogênio inorgânico dissolvido ($\mu\text{g L}^{-1}$)	98	512	304	136	81	551	292	132	95	561	300	122
Amônia ($\mu\text{g L}^{-1}$)	8	264	62	63	3	200	95	64	10	301	75	66
Nitrato ($\mu\text{g L}^{-1}$)	10	411	107	80	10	294	97	69	9	300	104	68
Sílica solúvel reativa (mg L^{-1})	1,3	4,2	2,8	0,7	1,5	4,2	2,9	0,6	1,6	4,2	2,8	0,6
Carbono inorgânico dissolvido (mg L^{-1})	9,4	23,3	14,5	3,9	9,4	24	14,6	3,8	8	117,2	16,5	15,4
Ácidos húmicos - 350 nm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0
Direção do vento (°)	0	32	13,6	7,5	0	32	13,4	7,1	0	36	13,6	7,8
Velocidade do vento (m s^{-1})	0	9	3,4	2,6	0	9	3,4	2,6	0	9	3,4	2,6
Precipitação (mm)	0	13,7	1,2	3,8	0	13,7	1,2	3,8	0	13,7	1,2	3,8
Profundidade (m)	0,8	2,7	1,6	0,4	1,5	7	3,8	1,6	1	5,2	3	1,2

Fonte: Elaborada pela autora.

Tabela 2 – Valores mínimos (min), máximos (max), média (med) e desvio-padrão (dp) das variáveis ambientais amostradas na região sul (n=56), centro (n=48) e norte (n=48) na Lagoa Mangureira.

Variáveis	Sul				Centro				Norte			
	min	max	med	dp	min	max	med	dp	min	max	med	dp
Temperatura ° C	10,1	24,6	17,8	5	11	25,1	18,6	4,9	11,8	25,7	19	4,8
Tranparência (m)	0,6	2,7	1,3	0,5	0,3	2,4	1	0,4	0,4	2,4	1,1	0,5
pH	7,4	8,9	8	0,4	7,4	9,1	8	0,5	7,4	9,2	8	0,5
Condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	0,3	0,5	0,3	0,1	0,3	0,5	0,3	0,1	0,2	0,5	0,3	0,1
Oxigênio dissolvido (mg L^{-1})	7,8	11,8	9,3	1,1	8,1	11,8	9,5	1	8	11,9	9,6	0,8
Alcalinidade (mg L^{-1})	47,7	84,7	69,1	8,2	58,4	84,4	70	6,4	58,6	101,5	71,1	8,8
Turbidez (NTU)	3	39	17,8	14,3	6	52	22	14,3	1	80	25,1	17,7
Sólidos suspensos totais (mg L^{-1})	4	28	13	5,9	5	25	13,2	5,2	1,5	27,5	13	6,1
Fósforo total ($\mu\text{g L}^{-1}$)	12	85	31	20	15	81	36	17	14	75	42	15
Fósforo solúvel reativo ($\mu\text{g L}^{-1}$)	7	56	19	14	2	52	20	11	9	55	25	13
Nitrogênio total ($\mu\text{g L}^{-1}$)	110	561	345	132	105	563	349	132	86	905	380	182
Nitrogênio inorgânico dissolvido ($\mu\text{g L}^{-1}$)	98	551	294	126	81	561	297	130	95	524	304	136
Amônia ($\mu\text{g L}^{-1}$)	10	2000	107	269	3	235	58	54	8	277	64	54
Nitrato ($\mu\text{g L}^{-1}$)	10	294	96	66	10	325	107	73	9	411	105	78
Sílica solúvel reativa (mg L^{-1})	1	4	3	1	2	4	3	1	1	4	3	1
Carbono inorgânico dissolvido (mg L^{-1})	9,4	26,9	14,8	4,1	8	117,2	16,1	15,4	9,6	24	14,6	3
Ácidos húmicos - 350 nm	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Direção do vento (°)	5	18	12,4	4,6	0	36	13	8,2	5	3,2	15,4	8,9
Velocidade do vento (m s^{-1})	1	9	2,8	2,5	0	8	3,1	2,5	1	8	4,2	2,7
Precipitação (mm)	0	13,7	0,3	4,1	0	13,7	1,2	4,6	0	13,7	1,7	4,6
Profundidade (m)	1,4	5,7	3,1	1,4	0,8	7	3,2	2	1,1	3,7	2,3	0,7

Fonte: Elaborada pela autora.

Tabela 3 - Valores mínimos (min), máximos (max), média (med) e desvio-padrão (dp) das variáveis ambientais amostradas na primavera (n=38), verão (n=38), outono (n=38) e inverno (n=38) na Lagoa Mangureira.

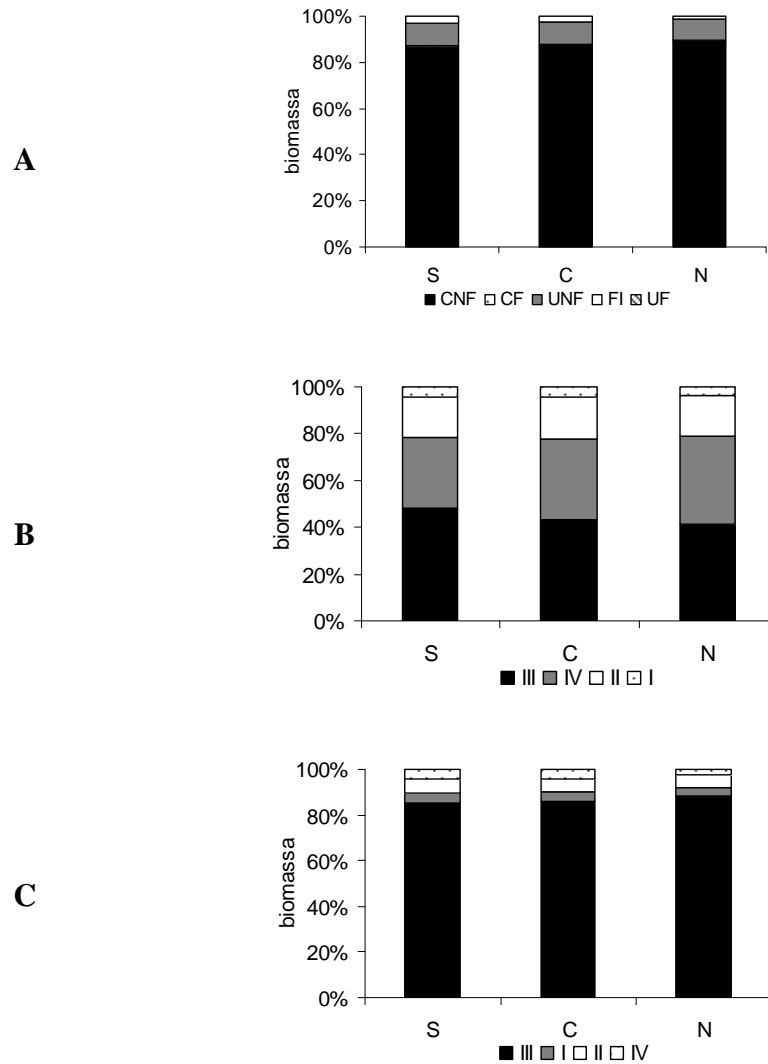
Variáveis	Primavera				Verão				Outono				Inverno			
	min	max	med	dp	min	max	med	dp	min	max	med	dp	min	max	med	dp
Temperatura °C	20	24,7	22,3	0,9	13,5	18,5	16,6	1,5	10	13,2	11,6	0,8	21	26	23,4	1,4
Tranparência (m)	0,7	2,1	1,1	0,4	0,6	2,4	1,2	0,4	0,3	4,7	2,4	0,7	0,5	1,6	0,9	0,3
pH	7,4	9,2	8,4	0,5	7,4	8,3	7,9	0,2	7,4	8	7,6	0,2	7,4	8,6	8	0,3
Condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	0,2	0,4	0,3	0	0,3	0,4	0,3	0,1	0,3	0,3	0,3	0	0,3	0,5	0,4	0,1
Oxigênio dissolvido (mg L^{-1})	8,6	9,9	9,1	0,4	8,8	10	9,6	0,3	10	11,9	10,7	0,8	7,8	9	8,5	0,4
Alcalinidade (mg L^{-1})	60	84,7	72,1	10,4	57,3	70,2	64,5	3,5	48	74,8	68,8	5,9	69	101	74,6	4,2
Turbidez (NTU)	5	55	24,1	12,6	1	17	8,2	3,6	3	41	15,5	9,6	18	80	38	15
Sólidos suspensos totais (mg L^{-1})	7,5	23	12,9	3,5	1,5	25,5	11,5	6,6	5	28	14,8	6,8	2	28	13	5,2
Fósforo total ($\mu\text{g L}^{-1}$)	17	53	34	9	12	48	26	9	13	81	35	17	15	85	50	23
Fósforo solúvel reativo ($\mu\text{g L}^{-1}$)	7	38	17	8	2	45	18	8	8	37	18	8	9	56	32	18
Nitrogênio total ($\mu\text{g L}^{-1}$)	161	722	370	126	110	543	325	134	206	905	394	167	86	617	340	162
Nitrogênio inorgânico dissolvido ($\mu\text{g L}^{-1}$)	125	561	312	118	95	512	284	118	140	513	303	138	81	524	294	146
Amônia ($\mu\text{g L}^{-1}$)	9	129	44	31	10	2000	84	320	3	230	75	56	11	348	110	90
Nitrato ($\mu\text{g L}^{-1}$)	10	325	127	96	9	73	40	21	14	192	117	33	36	411	125	70
Sílica solúvel reativa (mg L^{-1})	2,7	2,5	3,1	0,3	1,7	3,3	2,8	0,4	1,3	2,8	2,2	0,4	2,4	4,2	3,3	0,7
Carbono inorgânico dissolvido (mg L^{-1})	8,9	16,9	13	1,8	9,4	15,5	13,1	1,3	8	117	17,9	17	8,9	23	16,7	5,6
Ácidos húmicos - 350 nm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0
Direção do vento (°)	0	32	17,3	8,3	0	36	14,5	9,2	5	18	12,3	4,7	5	14	10	4,1
Velocidade do vento (m s^{-1})	0	2	1,3	0,7	0	9	4,5	3,3	1	8	2,8	1,8	2	8	4,7	2,2
Precipitação (mm)	0	0	0	0	0	13,7	4,7	6,2	0	0,1	0	0	0	0	0	0
Profundidade (m)	0,9	5,3	2,6	1,3	0,8	6,3	2,6	1,5	1,2	6,8	3	1,5	1,1	1,7	3,2	1,6

Fonte: Elaborada pela autora.

No inverno foram verificadas maiores concentrações de fósforo total, fósforo solúvel reativo e maior turbidez. No verão foram observados os menores valores de turbidez na Lagoa Mangureira (Tabela 3).

Dentre as formas de vida da comunidade fitoplanctônica, as formas coloniais não flageladas foram as mais representativas em todas as regiões, contribuindo com 86,9, 87,7 e 89,8% da biomassa total observada no sul, centro e norte da Lagoa Mangureira, respectivamente (Figura 2A). Em seguida, as formas de vida unicelulares não flageladas destacaram-se, contribuindo com 10,2, 9,6 e 8,8% da biomassa no sul, centro e norte (Figura 2A). A maior contribuição de organismos filamentosos se deu no sul e centro da lagoa (2,5% em ambas as regiões), enquanto as demais formas de vida apresentaram muito baixa biomassa (Figura 2A).

Figura 2 – Biomassa relativa (%) em função das regiões Sul (n = 56), Centro (n = 48) e Norte (n=48) da Lagoa Mangueira das categorias de: **(A)** forma de vida: (CNF = colonial não flagelado, CF = colonial flagelado, UNF = unicelular não flagelado, incluindo cenóbios, FI = filamentosos e UF = unicelular flagelado). **(B)** volume: classe III (entre 10^3 e $10^4 \mu\text{m}^3$), classe IV ($> 10^4 \mu\text{m}^3$), classe II (entre 10^2 e $10^3 \mu\text{m}^3$) e classe I ($< 10 \mu\text{m}^3$). **(C)** máxima dimensão linear (MDL): classe III (entre 21 e $50 \mu\text{m}$), classe I ($< 10 \mu\text{m}$), classe II (entre 11 e $20 \mu\text{m}$) e classe IV ($> 50 \mu\text{m}$).

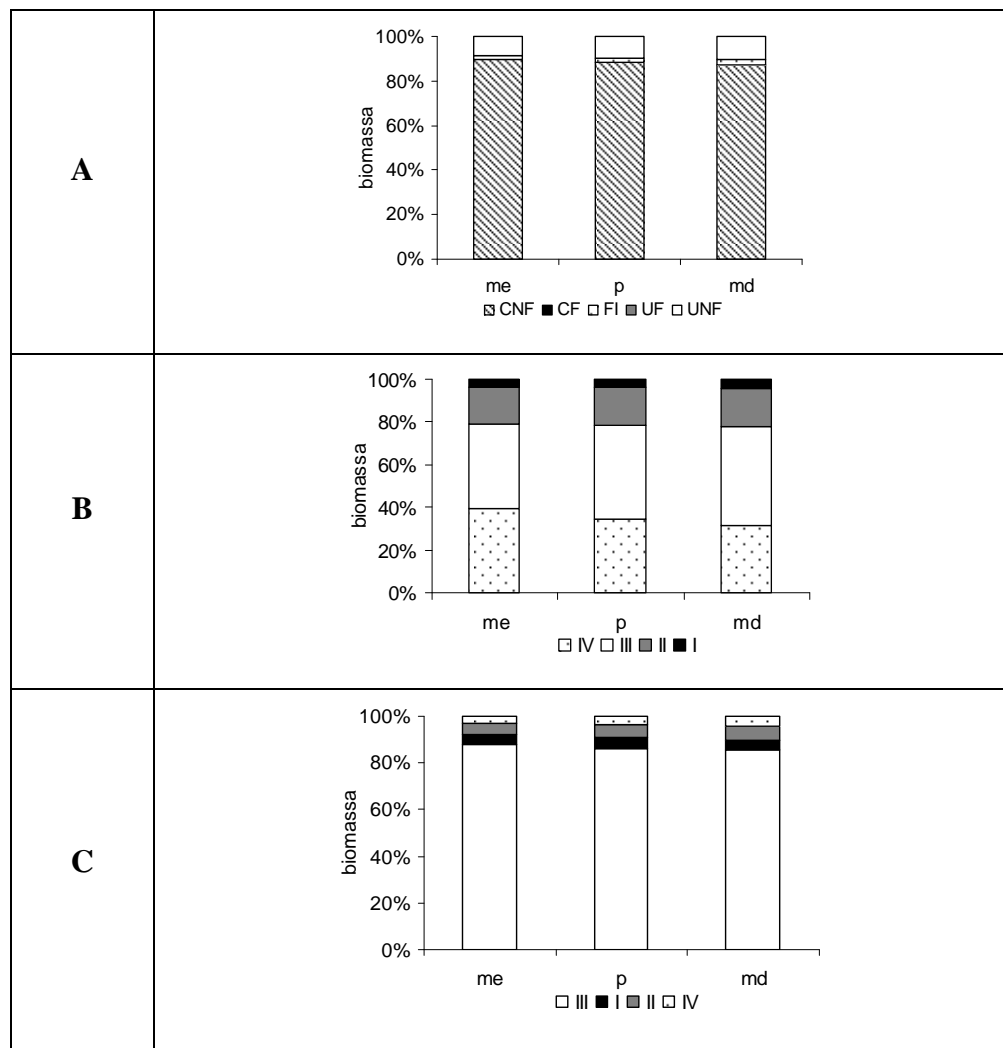


Fonte: Elaborada pela autora.

Considerando-se as categorias de volume celular, nas três regiões estudadas, as classes III (entre 10^3 e $10^4 \mu\text{m}^3$) e IV ($> 10^4 \mu\text{m}^3$) destacaram-se contribuindo com 47,8%, 30,8% e 43,2% e 34,5%, 41,4% e 37,4% no sul, centro e norte da lagoa, respectivamente (Figura 2B). Quanto à máxima dimensão linear, a classe III (entre 21 e $50 \mu\text{m}$) destacou-se nas três regiões (85,2% no sul, 85,6% no centro e 88,1% no norte) (Figura 2C).

Em relação às tendências observadas nas regiões marginais e pelágica da Lagoa Mangueira, não foi observada preferência na ocorrência de algum tipo de forma de vida, classe de volume ou máxima dimensão linear no período estudado. Formas de vida coloniais não flageladas dominaram na margem esquerda, zona pelágica e margem direita, contribuindo com 89,7%, 88,2% e 87,1% da biomassa total, respectivamente (Figura 3A). Seguindo o mesmo padrão observado para as classes de tamanho nas zonas sul, centro e norte da lagoa, as categorias de volume III e IV e de máxima dimensão linear III destacaram-se nas zonas marginais e pelágica (Figuras 3B e 3C).

Figura 3 – Biomassa relativa (%) em função das regiões litoral (me= margem esquerda, n = 48 e md= margem direita, n = 48) e p= pelágica (n = 56) da Lagoa Mangueira relativa às categorias de: **(A)** forma de vida: (CNF = colonial não flagelado, CF = colonial flagelado, UNF = unicelular não flagelado, incluindo cenóbios, FI = filamentoso e UF = unicelular flagelado). **(B)** volume: classe IV ($> 10^4 \mu\text{m}^3$), classe III (entre 10^3 e $10^4 \mu\text{m}^3$), classe II (entre 10^2 e $10^3 \mu\text{m}^3$) e classe I ($< 10 \mu\text{m}^3$). **(C)** máxima dimensão linear (MDL): classe III (entre 21 e 50 μm), classe I ($< 10 \mu\text{m}$), classe II (entre 11 e 20 μm) e classe IV ($> 50 \mu\text{m}$).

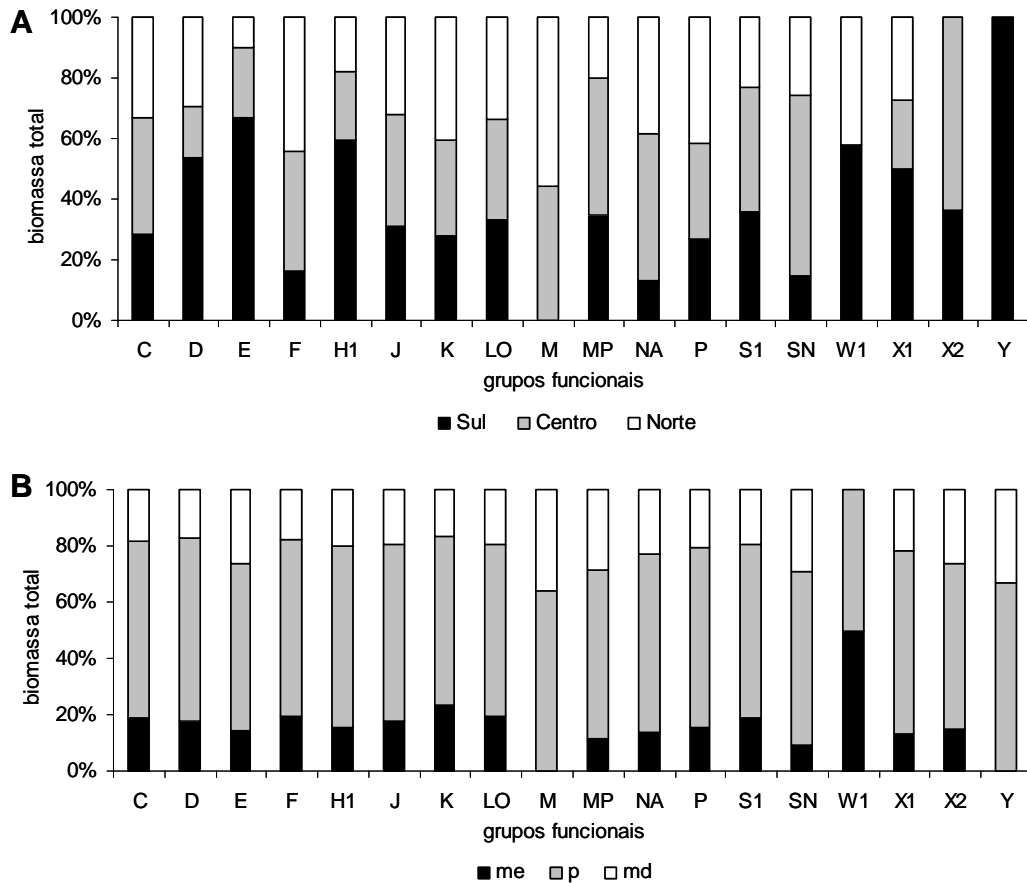


Fonte: Elaborada pela autora.

A contribuição dos grupos funcionais fitoplanctônicos variou mais entre as regiões norte e sul da Lagoa Mangueira do que em relação às zonas litoral e pelágica (Figuras 4A e 4B). Os grupos **K** (*Aphanocapsa conferta*, *Aphanothece smithii*, *Synechocystis aquatilis*) e **L0** (*Chroococcus dispersus*, *C. limneticus*, *C. planctonicus*, *Gomphosphaeria aponina*) foram os que mais contribuíram para a biomassa total das regiões sul (40,4 e 47,1%, respectivamente), centro (42,7 e 43,3%) e norte (49,0 e 39,9%). Comparativamente, observou-se a preferência de alguns grupos funcionais a algumas regiões e zonas, ainda que com baixa biomassa. Na região sul, destacaram-se a ocorrência dos grupos **Y** (*Cryptomonas erosa*), **E** (*Dynobryon sertularia*, *Mallomonas* sp.), **H1** (*Anabaena solitaria*) e **W1** (*Euglena* sp., *Phacus* sp.). No centro da Lagoa Mangueira, os grupos cuja ocorrência se destacou em relação às demais regiões foram **SN** (*Cylindrospermopsis raciborskii*), **X2** (*Chlamydomonas planctogloea*, *Phacotus* sp.), **NA** (*Cosmarium* spp.) e **MP** (*Pseudanabaena catenata*, *P. galeata*, *Mougeotia* sp.). Os grupos funcionais **M** (*Microcystis aeruginosa*), **F** (*Oocystis lacustris*), **P** (*Fragilaria crotonensis*, *Closterium aciculare*) e **W1** (*Euglena* sp., *Phacus* sp.) destacaram-se no norte da lagoa (Figura 4A).

Em relação às zonas litoral e pelágica, os grupos **K** e **L0** mais uma vez apresentaram maior biomassa contribuindo com 50,4 e 39,4%, respectivamente, na margem esquerda, com 44,2 e 43,3% na zona pelágica e 41,2 e 45,8% na margem direita (Figura 4B). Os grupos funcionais **M** e **Y** não foram observados nos pontos da margem esquerda da Lagoa Mangueira, enquanto o grupo **W1** não foi observado na margem direita.

Figura 4 – Biomassa relativa (%) de grupos funcionais fitoplanctônicos nas (A) regiões Sul (n = 56), Centro (n = 48) e Norte (n = 48) e nas regiões (B) litoral (me= margem esquerda (n = 48); md= margem direita, (n = 48) e p= região pelágica (n = 56) da Lagoa Mangueira.



Fonte: Elaborada pela autora.

Os grupos funcionais fitoplanctônicos que mais contribuíram com a biomassa total e seus representantes estão descritos na Tabela 4. Juntos, os organismos representantes destes grupos funcionais contribuíram em média com 90% da biomassa total registrada na Lagoa Mangueira nos locais e período estudados.

Tabela 4 – Grupos funcionais, principais representantes na Lagoa Mangueira, habitat, tolerâncias e sensibilidades. Legenda: GF= Grupos Funcionais, FV= Forma de vida, MDL= Máxima dimensão linear, VOL= Volume celular, UNF= unicelular não flagelado, CNF= colonial não flagelado, FI= filamentosos.

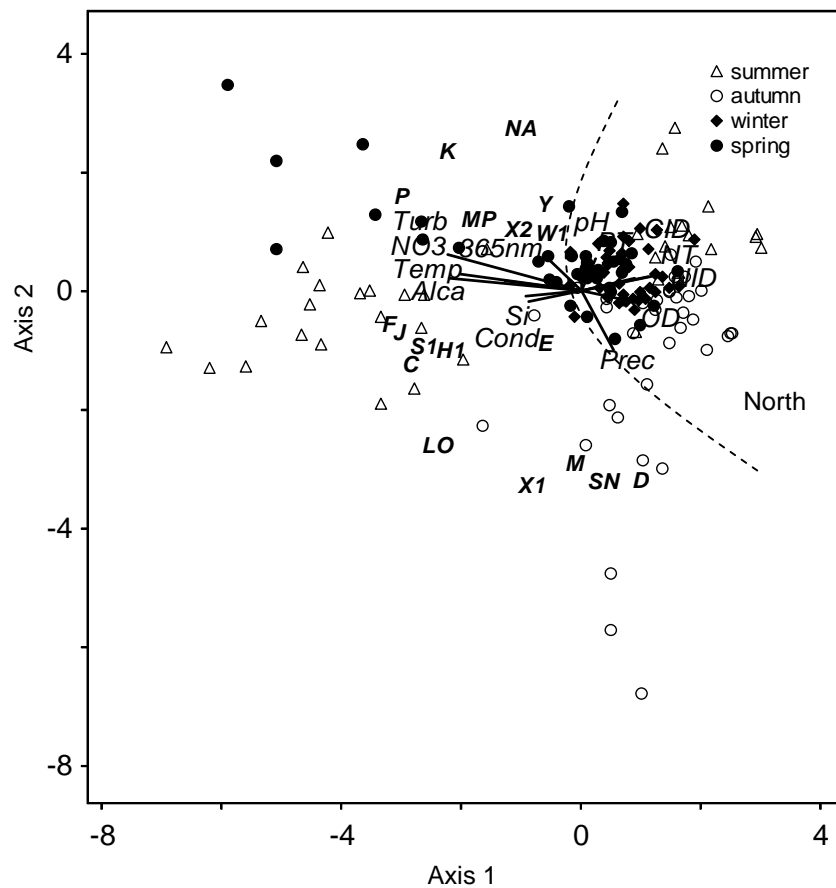
GF	Principais representantes na Lagoa Mangueira	FV	MDL	VOL	Habitat*	Tolerâncias*	Sensibilidades*
D	<i>Synedra acus</i>	UNF	IV	III	Corpos aquáticos rasos, túrbidos, enriquecidos	Escoamento	Depleção de nutrientes
F	<i>Oocystis lacustris</i>	CNF	III	III	Epilímnio claro	Condições de escassez de nutrientes alta turbidez	Deficiência de CO ₂
J	<i>Tetraedron minimum</i>	UNF	II	II	Lagos, tanques e rios rasos e enriquecidos		Condições de baixa luz
	<i>Scenedesmus obtusus</i>	CNF	III	IV			
K	<i>Aphanocapsa conferta</i>	CNF	III	IV	Coluna d'água rasa, rica em nutrientes		Mistura profunda
	<i>Aphanothece smithii</i>	CNF	III	II			
	<i>Aphanothece</i> sp	CNF	III	II			
	<i>Aphanothece stagnina</i>	CNF	II	II			
	<i>Synechocystis aquatilis</i>	UNF	I	I			
L0	<i>Chroococcus dispersus</i>	CNF	III	II	Epilímnio de verão em lagos mesotróficos	Condições de nutrientes segregados	Deficiência de CO ₂ , mistura prolongada ou profunda
	<i>Chroococcus gigantus</i>	CNF	II	II			
	<i>Chroococcus limneticus</i>	CNF	III	III			
	<i>Chroococcus planctonicus</i>	CNF	III	III			
	<i>Coelomeron</i> sp	CNF	III	III			
	<i>Gomphosphaeria aponina</i>	CNF	III	III			
S1	<i>Planktolyngbya contorta</i>	FI	IV	II	Camadas de mistura túrbidas	Condições altamente deficientes de luz	Escoamento

Fonte: Reynolds et al. (2002) adaptada pela autora.

A análise integrada dos grupos funcionais e as variáveis abióticas registradas durante o período de estudo foi efetuada através de RDA e evidenciou, em seus dois primeiros eixos, forte correlação entre as matrizes consideradas tanto para o eixo 1 ($r = 0,84$) quanto para o

eixo 2 ($r=0,65$). O Teste de Monte Carlo usado para avaliar o nível de significância dos primeiros eixos da análise indicou que a ordenação dos eixos 1 e 2 foi estatisticamente significativa ($p = 0,005$) e indicou que não ocorreu ordenação ao acaso (Figura 5).

Figura 5 – Ordenação pela RDA (eixos 1 e 2) dos grupos funcionais fitoplanctônicos em função das variáveis abióticas na Lagoa Mangueira no período estudado. Legendas: pH = pH, Turb = turbidez, Cond = condutividade, TSS = sólidos suspensos dissolvidos, TP = fósforo total, Temp = temperatura, NO_3 = nitrato, CID = carbono inorgânico dissolvido, TN = nitrogênio total, SRP = fósforo solúvel reativo, DIN = nitrogênio inorgânico dissolvido, Alca = alcalinidade, DO = oxigênio dissolvido, Prec = precipitação, 365 nm = ácidos húmicos à 350nm.



Fonte: Elaborada pela autora.

Para a ordenação do primeiro eixo, as variáveis mais importantes foram turbidez ($r = -0,60$), alcalinidade ($r = -0,59$) e nitrato ($r = -0,54$), enquanto para o eixo dois a precipitação ($r = -0,45$) foi a variável mais importante. Quanto à ordenação dos grupos funcionais, observou-se a formação de um agrupamento às maiores concentrações de nitrato e elevados valores de turbidez, temperatura e alcalinidade observados no período

da primavera e verão, especialmente no centro e sul, composto principalmente pelos códons **P**, **K**, **N_A**, **MP**, **X2**, **Y** e **W1**. Os grupos **F**, **J**, **S1**, **H1**, **E** e **C** ordenaram-se aos maiores valores de sílica solúvel reativa e condutividade e menores valores de fósforo total, e nitrogênio total, observados no verão. Os grupos **L0**, **X1**, **M**, **S_N** e **D** associaram-se aos maiores valores de precipitação, no outono. De uma forma geral, a ordenação integrada das variáveis abióticas e biológicas evidenciou a forte organização temporal das variáveis consideradas, tendência à separação das unidades amostrais do norte da Lagoa Mangueira em função dos maiores valores de nitrogênio inorgânico dissolvido e menor contribuição de grupos funcionais. O diagrama da análise não mostrou tendências considerando-se as zonas litoral e pelágica do ecossistema estudado.

4 DISCUSSÃO

Na região pelágica e nas margens esquerda e direita os valores médios de PT variaram da condição mesotrófica para a eutrófica (Tabela 1), da mesma forma isto ocorreu na região sul, centro e norte da lagoa (Tabela 2). Em relação ao NT verifica-se que os valores médios registrados na região pelágica e nas margens esquerda e direita mantiveram uma condição mesotrófica (Tabela 1). Nas regiões Sul e Centro os valores médios evidenciaram uma característica oligotrófica, enquanto que o Norte da lagoa apresenta condições mesotróficas. Considerando-se as quatro estações do ano, verifica-se uma condição mesotrófica, nos valores médios, mas com valores máximos caracterizando um ambiente eutrófico, com exceção do verão que apresentou condições mesotróficas, nos dois anos de estudo (Tabela 3).

É crescente o interesse da ecologia em agrupar organismos com base em traços funcionais das espécies devido a sua maior habilidade em predizer ou explicar a estrutura das comunidades e suas respostas às condições ambientais. (BRASIL; HUSZAR, 2011). A diversidade na forma e tamanho do fitoplâncton está relacionada claramente à cinética para utilização de recursos e à susceptibilidade a processos de perda. (REYNOLDS et al., 2002).

Na Lagoa Mangueira, não se observou uma tendência espacial quando se considerou as zonas pelágica e litoral deste ecossistema e as regiões sul, centro e norte em relação às formas de vida e estrutura de tamanho (classes de volume e máxima dimensão linear), no período estudado. Esse resultado foi contrário ao que se esperava uma vez que a presença das macrófitas, como nas regiões marginais de lagos rasos, pode alterar a disponibilidade de condições e recursos como já citado por muitos trabalhos. (CROSSETTI; BICUDO, 2008a,

2008b; FONSECA; BICUDO, 2010, 2011; KISSOON et al., 2013; VILLAMAGNA; MURPHY, 2010). Por outro lado, a região de águas abertas em lagos rasos tende a ser menos variável do ponto de vista de recursos para o fitoplâncton (na ausência de macrófitas) do que a região litoral destes ambientes. (PADISÁK; SORÓCZKI-PINTÉR; REZNER, 2003). Considerando-se o fato de que a maior diversidade do fitoplâncton já foi relacionada a situações mais estáveis quando se comparando a condições de estresse contínuo e intenso (SOMMER et al., 1993), a maior estabilidade da região pelágica, associada à inexistência de interações por competição com macrófitas aquáticas poderiam favorecer o fitoplâncton ofertando mais tempo e recursos para a o incremento de formas de vida e estrutura de tamanho, o que não foi observado neste estudo. Uma das possíveis razões para esse padrão de uniformidade na distribuição das formas de vida e classe de tamanho do fitoplâncton ao longo da Lagoa Mangueira é a hidrodinâmica deste ecossistema. Trabalhos anteriores já demonstraram que o vento e a reduzida profundidade deste ecossistema são os responsáveis pela disponibilidade de recursos ao longo da lagoa (CARDOSO et al., 2012; CROSSETTI et al., 2007; FRAGOSO JÚNIOR et al., 2008), devido à mistura contínua da água.

Do ponto de vista das regiões da Lagoa Mangueira, os resultados mostraram que, dentre os atributos funcionais avaliados, somente algumas categorias de formas de vida estiveram segregadas. As formas coloniais flageladas, representadas pela espécie *Dynobryon sertularia*, apresentou maior contribuição no sul, reduzindo sua biomassa em relação ao norte da lagoa. Da mesma forma, a menor contribuição das formas filamentosas e flageladas foi verificada no norte da Lagoa. Esse padrão espacial, diferenciando a comunidade fitoplanctônica do norte da Lagoa Mangueira já foi registrado por outros estudos. (CARDOSO et al., 2012; CROSSETTI et al., 2013, 2014). Uma das causas se refere à maior disponibilidade de nutrientes dissolvidos, que pode favorecer alguns grupos, a reduzida transparência e maiores concentrações de sólidos suspensos e turbidez, possivelmente reflexo da influência do banhado adjacente associado à hidrodinâmica local, que tende a limitar a produção primária fitoplanctônica.

A diversidade morfológica do fitoplâncton constitui-se em estratégias necessárias à sua sobrevivência. Se uma espécie planctônica evolui no sentido de minimizar suas perdas por sedimentação, ela tem três opções: diminuir o tamanho do corpo (no entanto, fazê-lo é aumentar o risco de ser predada), diminuir a sua gravidade específica (ex. vacúolos de gás de cianobactérias e o acúmulo de gotículas de óleo como produto de armazenagem), ou aumentar a sua resistência à sedimentação através da forma. (PADISÁK; SORÓCZKI-PINTÉR;

REZNER, 2003). A presença de flagelos também é um traço morfológico importante para evitar perdas por sedimentação (REYNOLDS, 1997). A velocidade de sedimentação pode aumentar significativamente com máxima dimensão linear. (KRUK et al., 2010).

Em lagos rasos altamente turbulentos e túrbidos, e com margens densamente habitadas por macrófitas aquáticas, como é o caso da Lagoa Mangueira, esperava-se observar uma distribuição diferenciada das formas de vida e estrutura de tamanho do fitoplâncton acompanhando a heterogeneidade espacial ocasionada pelas características inerentes à zona litoral. Contudo, a única métrica que demonstrou um arranjo espacial e temporal mais nítido e evidenciado estatisticamente foram os grupos funcionais. Os grupos funcionais observados na Lagoa Mangueira representaram, em sua maioria, as condições ambientais observadas, contendo organismos adaptados à alta turbidez (grupos funcionais **D** e **S1**) e a reduzidas concentrações nutricionais (**F** e **L0**) (PADISÁK; CROSSETTI; NASELLI-FLORES, 2009; REYNOLDS et al., 2002). Embora os grupos funcionais **J** e **K** tenham sido primeiramente associados a ambientes enriquecidos nutricionalmente, suas ocorrências em ecossistemas aquáticos com carência nutricional já foram relatadas (ALLENDE; IZAGUIRRE, 2003; BECKER et al., 2008; HUSZAR; KRUK; CARACO, 2003; LOPES; BICUDO; FERRAGUT, 2005). A morfologia descreve bem as funções ecológicas da comunidade fitoplanctônica, enquanto os grupos funcionais são mais adequados à predição da composição das comunidades (KRUK et al., 2011) e sua eficiência associada à heterogeneidade espacial e temporal já foram demonstrados anteriormente (CROSSETTI et al., 2014; RYCHTECKÝ; ZNACHOR, 2011).

5 CONCLUSÃO

Observou-se a prevalência das formas de vida coloniais não flageladas, organismos com volume celular entre 10^3 e $10^4 \mu\text{m}^3$ e maiores que $10^4 \mu\text{m}^3$, e com máxima dimensão linear variando entre 20 e 50 μm em todas as zonas e regiões estudadas.

Considerando-se os atributos funcionais relacionados às regiões da Lagoa Mangueira, esperava-se uma distribuição diferenciada das formas de vida e estrutura de tamanho do fitoplâncton acompanhando a heterogeneidade espacial ocasionada pelas características inerentes à zona litoral, entretanto, as abordagens que demonstraram um arranjo espacial e temporal mais nítido e evidenciado estatisticamente foi a dos grupos funcionais. A zona pelágica apresentou maior diversidade de formas de vida, tamanho e máxima dimensão linear quando comparada às zonas litorais (margens esquerda e direita). Uma das possíveis razões

para esse padrão de uniformidade na distribuição das formas de vida e na classe de tamanho do fitoplâncton, ao longo da Lagoa Mangueira é a hidrodinâmica deste ecossistema. Desta forma, rejeita-se a hipótese de que houve uma alta diversidade funcional expressa pelas condições de tamanho e máxima dimensão linear acompanhando a heterogeneidade ambiental e, aceita-se a hipótese que os grupos funcionais fitoplanctônicos acompanharam a heterogeneidade ambiental, respondendo às variações nos recursos disponíveis na Lagoa Mangueira, no período estudado.

Temporalmente, a organização de grupos funcionais fitoplanctônicos respondeu à variação nos recursos, especialmente aumento em sua variedade e contribuição nos meses de primavera e verão, segregando o norte da lagoa, independente das zonas estudadas (pelágica e litoral). Em conformidade com outros estudos (KRUK et al., 2011), a morfologia parece descrever bem as funções ecológicas da comunidade fitoplanctônica no lago raso subtropical estudado, enquanto os grupos funcionais são mais adequados à predição da composição das comunidades em função das variações ambientais.

**THE INFLUENCE OF SPATIAL AND TEMPORAL HETEROGENEITY IN
FUNCTIONAL CLASSIFICATION OF PHYTOPLANKTON IN A SUBTROPICAL
SHALLOW LAKE (LAKE MANGUEIRA, SOUTHERN BRAZIL).**

Abstract: The classification in groups of organisms from their attributes are essential for the communities description. This study aimed to analyze the influence of spatial and temporal heterogeneity in the functional structure of the phytoplankton community in an extensive subtropical shallow lake. Samples were taken during the four seasons, in 2010 and 2011 in 19 surface sampling points on the entire lake Mangueira, in coastal regions south, Pelagic (center) and coastal North. Physical and chemical variables, attributes of phytoplankton size structure and functional groups as functional diversity measures were analyzed. The results showed no spatial organization considering the forms of life and the phytoplankton size structure. Functional groups responded to the variation in resources, especially in spring and summer, separating the north of the lagoon, proving to be more suitable for predicting the composition of communities according to environmental variations.

Keywords: Heterogeneity. Size. Cell volume. Maximum linear dimension. Functional group.

REFERÊNCIAS

ALLENDE, L.; IZAGUIRRE, I. The role of physical stability on the establishment of steady states in the phytoplankton community of two Maritime Antarctic lakes. *Hydrobiologia*, Den Haag, v. 502, p. 211–224, 2003.

AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION (APHA). **Standard methods for examination of water and waste water**. 18th ed. Washington: Byrd Prepress Springfield, 2005.

BECKER, V.; CARDOSO, L. S.; HUSZAR, V. L. M. Diel variation of phytoplankton functional groups in a subtropical reservoir in southern Brazil, during an autumnal stratification period. **Aquatic Ecology**, [S.l.], v. 43, n. 2, p. 371-381, 2009.

BECKER, V. et al. Driving factors of the phytoplankton functional groups in a deep Mediterranean reservoir. **Water Research**, New York, v. 44, n. 11, p. 3345–3354, 2010.

BECKER, V. et al. Phytoplankton equilibrium phases during thermal stratification in a deep subtropical water supply reservoir. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 53, n. 5, p. 952–963, 2008.

BONILLA, S. et al. Influence of hydrology on phytoplankton species composition and life strategies in a subtropical coastal lagoon periodically connected with the Atlantic Ocean. **Estuaries**, Columbia, v. 28, n. 6, p. 884–895, 2005.

BRASIL, J.; HUSZAR, V. L. M. O papel dos traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. **Oecologia Australis**, [S.l.], v. 15, n. 4, p. 799-834, 2011.

CAPUTO, L. et al. Phytoplankton distribution along trophic gradients within and among reservoirs in Catalonia (Spain). **Freshwater Biology**, Oxford, v. 53, n. 12, p. 2543–2556, 2008.

CARDOSO, L. S. et al. Hydrodynamic control of plankton spatial and temporal heterogeneity in subtropical shallow lakes. In: SCHULZ, H.; SIMÕES, A. L. A.; LOBOSCO, R. J. (Ed.). **Hydrodynamics: natural water bodies**. Rijeka, Croatia: InTech, 2012. p. 27-48. Disponível em: <<http://cdn.intechopen.com/pdfs-wm/25718.pdf>>. Acesso em: 12 mar. 2015.

CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 51, p. 335-380, 2003.

COSTA, L. S.; HUSZAR, V. L. M.; OVALLE, A. R. Phytoplankton functional groups in a tropical estuary: hydrological control and nutrient limitation. **Estuaries and Coasts**, Port Republic, Md., v. 32, n. 3, p. 508–521, 2009.

CROSSETTI, L. O.; BICUDO, C. E. M. Adaptations in phytoplankton life strategies to imposed change in a shallow urban tropical eutrophic reservoir, Garças Reservoir, over 8 years. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 614, p. 91-105, 2008a.

CROSSETTI, L. O.; BICUDO, C. E. M. Phytoplankton as a monitoring tool in a tropical urban shallow reservoir (Garças Pond): the assemblage index application. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 610, p. 161–173, 2008b.

CROSSETTI, L. O. et al. The influence of environmental variables on spatial and temporal phytoplankton dissimilarity in a large shallow subtropical lake (Lake Mangueira, southern Brazil). **Acta Limnologica Brasiliensia**, Rio Claro, v. 26, n. 2, p. 111-118, 2014.

- CROSSETTI, L. et al. Influence of the hydrological changes on the phytoplankton structure and dynamics in a subtropical wetland-lake system. **Acta Limnologica Brasiliensia**, Rio Claro, v. 19, n. 3, p. 315–329, 2007.
- CROSSETTI, L. O. et al. Is phytoplankton functional classification a suitable tool to investigate spatial heterogeneity in a subtropical shallow lake? **Limnologica**, Berlin, v. 43, n. 3, p. 157–163, 2013.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 16, n. 11, p. 646–655, 2001.
- FABBRO, L. D.; DUIVENVOORDEN, L. J. A two-part model linking multidimensional environmental gradients and seasonal succession of phytoplankton assemblages. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 438, p. 13–24, 2000.
- FONSECA, B. M.; BICUDO, C. E. M. Phytoplankton seasonal and vertical variations in a tropical shallow reservoir with abundant macrophytes (Ninféias Pond, Brazil). **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 665, p. 229–245, 2011.
- FONSECA, B. M.; BICUDO, C. E. M. How important can the presence/absence of macrophytes be in determining phytoplankton strategies in two tropical shallow reservoirs with different trophic status? **Journal of Plankton Research**, Oxford, v. 32, n. 1, p. 31–46, 2010.
- FRAGOSO JÚNIOR, C. et al. Modelling spatial heterogeneity of phytoplankton in Lake Mangueira, a large shallow subtropical lake in South Brazil. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 219, n. 1/2, p. 125–137, 2008.
- GEMELGO, M. C. P.; MUCCI, J. L. N.; NAVAS-PEREIRA, D. Population dynamics: seasonal variation of phytoplankton functional groups in Brazilian reservoirs (Billings and Guarapiranga, São Paulo). **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 69, n. 4, 1001–1013, 2009.
- HILLEBRAND, H. et al. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. **Journal of Phycology**, New York, v. 35, n. 2, p. 403–424, 1999.
- HUSZAR, V. L. M.; KRUK, C.; CARACO, N. Steady state of phytoplankton assemblage of phytoplankton in four temperate lakes (NE USA). **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 502, p. 97–109, 2003.
- JUNG, V. et al. Intraspecific variability and trait-based community assembly. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 98, n. 5, p. 1134–1140, 2010.
- KISSOON, L. T. T. et al. Macrophytes in shallow lakes: relationships with water, sediment and watershed characteristics. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 109, p. 39–48, 2013.
- KOTTEK, M. et al. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. **Meteorologische Zeitschrift**, Berlin, v. 15, n. 3, p. 259–263, 2006.
- KRUK, C. et al. Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. **Journal of Plankton Research**, Oxford, v. 24, n. 9, p. 901–912, 2002.

KRUK, C. et al. Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). **Freshwater Biology**, Oxford, v. 54, n. 12, p. 2628–2641, 2010.

KRUK, C. et al. Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. **Limnology and Oceanography**, Waco, Texas, v. 56, n. 1, p. 110–118, 2011.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, Oxford, v. 16, n. 5, p. 545–556, 2002.

LAVOREL, S. et al. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! **Functional Ecology**, Oxford, v. 22, n. 1, p. 134–147, 2008.

LAVOREL, S. et al. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 12, n. 12, p. 474–478, 1997.

LEITÃO, M. S. et al. The effect of perturbations on phytoplankton assemblages in a deep reservoir (Vouglans, France). **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 502, p. 73–83, 2003.

LEWIS JUNIOR, W. M. A revised classification of lakes based on mixing. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, Ottawa, v. 40, n. 10, p. 1779–1787, 1983.

LITCHMAN, E.; KLAUSMEIER, C. A. Trait-based community ecology of phytoplankton. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 39, p. 615–639, 2008.

LOPES, M. R. M.; BICUDO, C. E. M.; FERRAGUT, C. Short term spatial and temporal variation of phytoplankton in a shallow tropical oligotrophic reservoir, southeast Brazil. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 542, p. 235–247, 2005.

LOUAULT, F. et al. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, Sweden, v. 16, n. 2, p. 151–160, 2005.

LUND, J. W. G.; KIPLING, C.; LeCREN, E. D. The invert microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 11, p. 143–170, 1958.

MACKERET, F. J. H.; HERON, J.; TALLING, J. F. **Water analysis**: some revised methods for limnologists. Ambleside, Cumbria: Freshwater Biological Association, 1989.

MARGALEF, R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. **Oceanologica Acta**, Montreuil, France, v. 1, n. 4, p. 493–509, 1978.

McCUNE, B.; MEFFORD, M. J. **PC-ORD**: multivariate analysis of ecological data : version 6.0. Gleneden Beach, Oregon: MjM Software, 2011.

MOTTA MARQUES, D. M. L. ; VILLANUEVA, A. O. N. . Regime hidrológico de banhados e sua conservação. **Caderno de Pesquisa Série Biológica**, Santa Cruz do Sul, v. 13, n.1, p. 63–79, 2001.

MOTTA MARQUES, D. L. et al. O sistema hidrológico do Taim – Site 7. In: SEELIGER, U.; CORDAZZO, C. V.; BARBOSA, F. A. R. **Os sites e o programa Brasileiro de Pesquisa Ecológica de Longa Duração**. Belo Horizonte: Ed. UFMG ; [S.l.]: Fundação Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2002. p. 125-144.

NOGUEIRA, M. G.; HENRY, R.; MARICATTO, F. E. Spatial and temporal heterogeneity in the Jurumirim Reservoir, São Paulo, Brazil. **Lakes & Reservoirs: Research and Management**, Hoboken, NJ, v. 4, n. 3/4, p. 107–120, 1999.

PADISÁK, J.; CROSSETTI, L. O.; NASELLI-FLORES, L. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 621, p. 1–19, 2009.

PADISÁK, J.; SORÓCZKI-PINTÉR, E.; REZNER, Z. Sinking properties of some phytoplankton shapes and relation of form resistance to morphological diversity of plankton: an experimental study. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 500, p. 243-257, 2003.

REYNOLDS, C. S. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. **Holarctic Ecology**, Copenhagen, v. 3, n. 3, p. 141-159, 1980.

REYNOLDS, C. S. **Vegetation processes in the pelagic**: a model for ecosystem theory. Oldendorf/Luhe: Ecology Institute, 1997.

REYNOLDS, C. S. **The ecology of phytoplankton (ecology, biodiversity and conservation)**. Cambridge: Cambridge University Press, 2006.

REYNOLDS, C. S. et al. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. **Journal of Plankton Research**, Oxford, v. 24, n. 5, p. 417–428, 2002.

RODRIGUES, L. H. R. **Reguladores da dinâmica das comunidades planctônicas e ícticas em ecossistemas límnicos subtropicais**. 2009. 179 f. Tese (Doutorado em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental) -- Instituto de Pesquisas Hidráulicas, Pós-Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, RS, 2009.

RYCHTECKÝ, P.; ZNACHOR, P. Spatial heterogeneity and seasonal succession of phytoplankton along the longitudinal gradient in a eutrophic reservoir. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 663, p. 175–186, 2011.

SALMASO, N.; PADISÁK, J. Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 578, p. 97–112, 2007.

SARMENTO, H.; ISUMBISHO, M.; DESCY, J. P. Phytoplankton ecology of Lake Kivu (eastern Africa). **Journal of Plankton Research**, Oxford, v. 28, n. 9, p. 815–829, 2007.

SCHEFFER, M. **Ecology of shallow lakes**. London: Chapman & Hall, 1998.

SOMMER, U. et al. Hutchinson's heritage: the diversity-disturbance relationship in phytoplankton. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 249, p. 1-8, 1993.

SUN, J.; LIU, D. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. **Journal of Plankton Research**, Oxford, v. 25, n. 11, p. 1331-1346, 2003.

UTERMÖHL, H. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. **Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie**, Stuttgart, v. 9, p. 1–38, 1958.

VILLAMAGNA, A. M.; MURPHY, B. R. Ecological and socio-economic impacts of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): a review. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 55, n. 2, p. 282–298, 2010.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional. **Oikos**, Copenhagen, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, processo 480142/2011-4) do Brasil pelo suporte financeiro. Ao Instituto de Pesquisas Hidráulicas (IPH), da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) pelo apoio em todos os momentos e à disponibilidade da infraestrutura necessária.

4 ARTIGO 3

**ESTADOS DE EQUILÍBRIO DA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA NAS
REGIÕES PELÁGICA E LITORAL DE LAGO RASO SUBTROPICAL REGIDO
PELA HIDRODINÂMICA**

**ESTADOS DE EQUILÍBRIO DA COMUNIDADE FITOPLANCTÔNICA NAS
REGIÕES PELÁGICA E LITORAL DE LAGO RASO SUBTROPICAL REGIDO
PELA HIDRODINÂMICA**

Lacina Maria Freitas-Teixeira¹.

Juliana Elisa Bohnenberger²

Lúcia Helena Ribeiro Rodrigues³

Uwe Horst Schulz⁴

David da Motta-Marques⁵

Luciane Oliveira Crossetti⁶

Resumo: Em ecossistemas aquáticos rasos, a intensidade dos distúrbios gerados no tempo e no espaço podem influenciar em curtas escalas de tempo os estados de equilíbrio do fitoplâncton. O presente estudo teve por objetivo avaliar os padrões de organização e a ocorrência de estados de equilíbrio da comunidade fitoplanctônica em curtos intervalos de tempo na Lagoa Mangueira. Foram analisadas variáveis abióticas e atributos da estrutura de tamanho do fitoplâncton em curtos intervalos de tempo durante 60 dias, nas regiões pelágica e litoral. Os resultados indicaram uma forte variação espacial e temporal da biomassa total e riqueza. A comunidade fitoplanctônica da região pelágica se mostrou mais equitativa do que da região litoral ao longo do tempo. A diversidade de espécies foi maior na região pelágica, indicando que podem ocorrer estados de equilíbrio da comunidade fitoplanctônica em ambientes fortemente condicionados pela hidrodinâmica.

Palavras-chave: Estados estáveis. Vento. Distúrbio. Equilíbrio.

¹ Doutoranda em Biologia, pelo Curso de Pós-Graduação em Biologia Programa de Pós-Graduação em Biologia, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Av. Unisinos, 950, Cristo Rei, 93022-000. São Leopoldo, RS, Brasil. E-mail: lacina@sapucaia.ifsul.edu.br

² Doutoranda em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental, pelo Instituto de Pesquisas Hidráulicas - IPH/UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Caixa Postal 15029, Agronomia, 91501-970. Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: bonhju@yahoo.com.br

³ Professora Pós Doutora do Programa de Pós-Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental, pelo Instituto de Pesquisas Hidráulicas - IPH/UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Caixa Postal 15029, Agronomia, 91501-970. Porto Alegre, RS, Brasil.

⁴ Professor Pós Doutor do Programa de Pós-Graduação em Biologia, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Av. Unisinos, 950, Cristo Rei, 93022-000. São Leopoldo, RS, Brasil. E-mail: uwe@unisinos.br

⁵ Professor Doutor do Programa de Pós-Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental, pelo Instituto de Pesquisas Hidráulicas - IPH/UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Caixa Postal 15029, Agronomia, 91501-970. Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: dmm@iph.ufrgs.br

⁶ Professora Pós Doutora do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Caixa Postal 15007, Agronomia, 91501-970. Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: luciane.crossetti@ufrgs.br

1 INTRODUÇÃO

Mudanças temporais de comunidade fitoplanctônicas podem ser resultado da variabilidade ambiental e refletir a dinâmica sazonal do ecossistema. (SCHNECK et al., 2011). Sucessão descreve a trajetória da substituição de espécies durante o desenvolvimento temporal da comunidade, enquanto a organização também permite que uma localidade abrigue comunidades diferentes, dependendo dos eventos no passado recente do desenvolvimento da comunidade. (SOININEN; TALLBERG; HORPPILA, 2008).

Em populações naturais da comunidade fitoplanctônica é frequentemente difícil de determinar se uma dada fase da sequência sucessional pode ser considerada um estado de equilíbrio ou não, devido muitas vezes à falta de dados químicos e ou a uma frequência de amostragem insuficiente. (SOMMER et al., 1993). É inevitável, ainda, considerar-se o papel dos distúrbios nesse contexto. (PADISÁK, 1993). Em ecossistemas aquáticos, a segregação tanto temporal quanto espacial de nichos, que é fundamental para a manutenção dos estados de equilíbrio das comunidades, pode ser alcançada na ausência de distúrbios. (NASELLI-FLORES et al., 2003).

Processos sucessionais não perturbados eventualmente podem estar associados à exclusão competitiva ou ao equilíbrio ecológico na comunidade fitoplanctônica. (REYNOLDS; PADISÁK; SOMMER, 1993). Isso pode levar, segundo Sommer (1985), um período de 30 a 60 dias para o fitoplâncton, que possui curto ciclo de vida e responde rapidamente às alterações ambientais. O estado de equilíbrio da comunidade fitoplanctônica foi definido como sendo um período onde (i) 1 a 3 espécies de algas contribuem com mais de 80% da biomassa total, (ii) sua existência ou coexistência persiste por mais de 2 semanas e (iii) durante esse período a biomassa total não aumenta significativamente. (SOMMER et al., 1993). Estados estáveis da comunidade fitoplanctônica já foram verificados tanto em ecossistemas lênticos profundos (BECKER; CARDOSO; HUSZAR, 2009; MORABITO; OGGIONI; PANZANI, 2003) quanto rasos. (NIXDORF; MISCHKE; RUCKER, 2003; PADISÁK et al., 2003).

Em ecossistemas aquáticos rasos, a intensidade dos distúrbios gerados tanto no tempo quanto no espaço podem influenciar diretamente a comunidade fitoplanctônica. (BAPTISTA; NIXDORF, 2014; CHORUS; SCHLAG, 1993; MISCHKE; NIXDORF, 2003; NASELLI-FLORES et al., 2003). Temporalmente, por exemplo, os lagos rasos são muito suscetíveis a alterações hidrodinâmicas geradas pelo vento e ou retiradas de água. (CROSSETTI et al.,

2007; SCHEFFER, 1998). Espacialmente, nestes ecossistemas existem fatores determinantes na formação de microhábitats, os quais refletem na estrutura e dinâmica das comunidades biológicas, tais como a presença de macrófitas em regiões litorâneas bem definidas. (KISSOON et al., 2013).

Em lagos rasos grandes regidos por variáveis hidrodinâmicas tais como vento e hidroperíodo, a dinâmica temporal do fitoplâncton em curta escala de tempo pode ser ainda mais acentuada. Para grandes lagos rasos, o vento pode ser um fator dominante levando à heterogeneidade espacial e temporal do fitoplâncton (CARRICK; ALDRIDGE; SCHELSKE, 1993), seja de forma indireta, afetando a concentração local de nutrientes devido às partículas em ressuspensão, ou de forma direta pela ressuspensão de algas do sedimento. (SCHEFFER, 1998). Alguns estudos já demonstraram que o vento pode ser responsável pelo nível de água diferenciado em diferentes compartimentos de um mesmo ecossistema aquático, carreando partículas em suspensão e nutrientes (CARDOSO et al., 2012; FRAGOSO JÚNIOR et al., 2008), determinando muitas vezes a estrutura das comunidades planctônicas e a disponibilidade de microhábitats nos diversos compartimentos de um ecossistema lântico.

Lagos que não estratificam são tradicionalmente considerados como ecossistemas caracterizados por mudanças rápidas e imprevisíveis do fitoplâncton. (NASELLI-FLORES et al., 2003). Estados de equilíbrio ocorrem mais regularmente e são mais previsíveis em lagos rasos do que em lagos profundos devido ao fato de que há uma tendência destes ambientes apresentarem estados tróficos mais elevados. (MISCHKE; NIXDORF, 2003). Além disso, se a mistura vertical é contínua, o ambiente mantém um nível mais ou menos constante de luz e de nutrientes. Por isso, a circulação permanente pode ser um estado de baixo distúrbio (REYNOLDS; PADISÁK; SOMMER, 1993). Nesse sentido, o presente estudo teve como objetivo avaliar os padrões de organização e a ocorrência de estados estáveis da comunidade fitoplanctônica em curtos intervalos de tempo em um lago raso polimíctico contínuo, comparando-se as duas regiões (pelágica e litoral), considerando-se como hipótese que ocorre maior estabilidade da comunidade fitoplanctônica na região litorânea.

2 ÁREA DE ESTUDO

A Lagoa Mangueira está situada no Sistema Hidrológico do Taim (SHT) que é uma extensa área úmida, com aproximadamente 2254 km², localizada no Sul do Rio Grande do Sul, compreendendo trechos dos Municípios de Santa Vitória do Palmar e do Rio Grande

entre as latitudes 32°20'S e 33°00' S, e pela Lagoa Mirim e o Oceano Atlântico sul (52°20'W e 52°45'W), está próximo ao Arroio Chuí, na fronteira com o Uruguai. O SHT é um sistema complexo composto de banhado e lagoas interconectados. Em sua área encontra-se a Estação Ecológica do Taim (ESEC-Taim), situada na estreita faixa de terra entre o Oceano Atlântico e a lagoa Mirim (alinhamento dos Banhados Pós-Planícies Marinho-Eólica). A área total desta unidade de conservação perfaz 33.935 ha, compreendendo praias oceânicas, dunas, campos, lagoas e principalmente banhados e alagados. Associada com o clima subtropical, esta região se distingue de outras áreas alagáveis existentes no Brasil.

O clima da região, segundo o Sistema de Köppen-Geiger, é do tipo Cfa. A precipitação é distribuída em todos os meses ao longo do ano. As temperaturas dos meses mais quentes são em média superiores a 22°C, enquanto que as dos meses mais frios variam entre 18 e -3 °C. Esta região apresenta precipitação média anual de 1.300 mm e sofre forte ação dos ventos, a direção predominante é a de origem Nordeste.

A Lagoa Mangueira é o maior sistema aquático da área, perfazendo 950 km² de área e 90 km de extensão. Sua profundidade média é de 3m no período de cheia, e sua profundidade máxima é de 6m. Recentemente foi classificada como oligo-mesotrófica (CARDOSO et al., 2012; CROSSETTI et al., 2013), com média anual da concentração de 35 mg.m⁻³ de PO₄, variando de 5 a 51 mg.m⁻³. A Lagoa Mangueira alimenta o banhado do Taim ao norte, ocorrendo fluxo no sentido inverso dependendo das condições do vento e das respectivas cotas do nível da água. O Banhado do Taim e a Lagoa Mangueira abrangem quase a totalidade da bacia hidrográfica que influencia os níveis de água do banhado, da Lagoa Mangueira e da vizinhança. As saídas de água do sistema ocorrem basicamente por evaporação, demanda para irrigação, por escoamento difuso na interface lagoa-banhado (MOTTA MARQUES; IRGANG; GIOVANNINI, 1997) e, quando o nível está alto, escoamento para a Lagoa Mirim por um único ponto (PAZ, 2003; VILLANUEVA, 1997), uma comporta. Esta comporta foi originalmente projetada como parte do sistema de drenagem da área. A união do subsistema sul com o banhado é realizada através do canal junto a Rodovia BR-471 por escoamento concentrado e da interface lagoa-banhado por escoamento difuso. (MOTTA MARQUES; IRGANG; GIOVANNINI, 1997).

Grandes áreas, a oeste da lagoa, cultivam arroz através da irrigação por inundação. A manutenção da alta produtividade dessa cultura requer a permanência de uma lâmina d'água sobre o plantio por um período de aproximadamente 100 dias. (MOTTA MARQUES et al.,

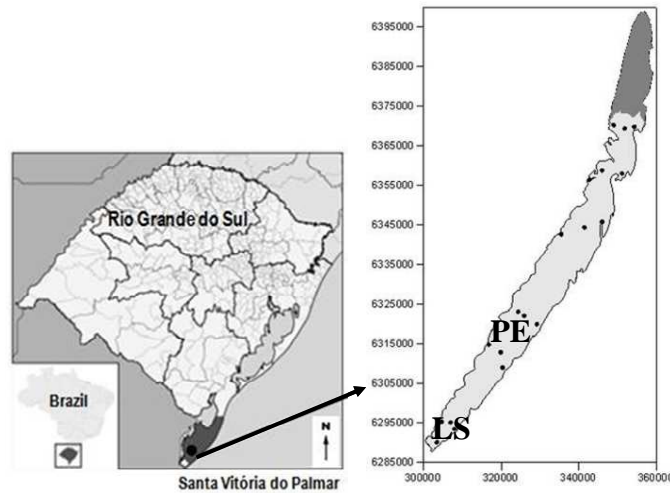
2002). A irrigação por inundação contínua tem uma demanda de água elevada, aproximadamente 2 L/(s.ha), a qual é fornecida por levantes hidráulicos que bombeiam água das Lagoas (Mangueira, Caiubá, Flores e Mirim) para um sistema de canais de distribuição.

O sul e o norte da lagoa caracterizam-se pela presença de um extenso banco de macrófitas, (*Potamogeton illinoensis* Morong, *Cabomba caroliniana* A. Gray, *Egeria densa* Planch, *Myriophyllum spicatum* L., *Nitella* sp. C. Agardh, *Potamogeton pectinatus* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Utricularia* sp. L., *Zizaniopsis bonariensis* Bal. & Poitr, *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey), Soják e *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc) nas suas margens, especialmente no sul. Macrófitas emergentes e macrófitas enraizadas desempenham papel fundamental na estruturação de lagos rasos (MEERHOFF et al., 2003), (i), reduzindo a concentração de nutrientes disponíveis na água, em função de sua absorção foliar e radicular (THOMAZ et al., 2008); (ii), reduzindo forças dinâmicas e, por consequência, diminuindo a ressuspensão de partículas (BARKO; JAMES, 1998; HORPPILA; NURMINEM, 2001, 2003) e o aporte de fósforo do sedimento; (iii) servindo de refúgio para espécies de zooplâncton de maior porte (JEPPESEN et al., 1997) que são predadores de algas fitoplanctônicas em altas taxas (JEPPESEN et al., 2005); (iv) produzindo substâncias alelopáticas que reduzem ou inibem o crescimento do fitoplâncton. (WIUM-ANDERSEN, 1987).

3 MÉTODOS

Foram realizadas amostragens utilizando-se a coleta de água em potes de 200 ml, na subsuperfície da água em dois pontos, regiões pelágica e litoral, no sul da Lagoa Mangueira (Figura 1), em curta escala de tempo, no verão de 2012, da seguinte forma: 1º dia, 3º dia, 6º dia, 9º dia, 12º dia, 15º dia, 21º dia, 25º dia, 30º dia, 45º dia, 60º dia. No 25º dia, por problemas técnicos, não foi possível efetuar amostragem na região litoral.

Figura 1 – Mapa da Lagoa Mangueira, com a localização da região litoral sul (LS) e região pelágica (PE), estudadas no verão de 2012.



Fonte: Crossetti et al. (2014, p. 113) adaptado pela autora.

Foram analisados os nutrientes na subsuperfície da água (fósforo total - PT, fósforo reativo solúvel - SRP, nitrogênio total - NT, amônio-N-NH₄⁺ e N-NO₃⁻; (MACKERET; HERON; TALLING, 1989); sílica reativa solúvel - SRSi e sólidos suspensos totais - SST (APHA, 2005). Foram medidos, também, a transparência da água (disco de Secchi), temperatura da água, pH, condutividade elétrica e oxigênio dissolvido (sonda YSI 6920). As substâncias húmicas, cor e turbidez foram determinadas através de leitura em espectrofotômetro (APHA, 2005). As formas de carbono foram avaliadas através do equipamento TOC V (Shimadzu 5000).

As amostras para a determinação da composição da comunidade fitoplanctônica foram fixadas com solução aquosa de formalina a 3 - 5 %. Os organismos foram identificados com o auxílio de bibliografia especializada e, sempre que possível, em nível específico ou infr específico.

Para a análise quantitativa da comunidade fitoplanctônica as amostras foram fixadas com solução de lugol acético a 1%. A quantificação do fitoplâncton seguiu a metodologia descrita em Utermöhl (1958) e o tempo de sedimentação Lund, Kipling e LeCren (1958). O biovolume de cada espécie foi calculado tomando como base sólidos geométricos que mais se aproximassem da forma celular, isolados ou combinados, segundo Sun e Liu (2003),

Hillebrand et al. (1999), dentre outros, a partir de valores médios das medidas de 20 a 30 indivíduos, quando possível.

A partir dos dados gerados, foram calculados o índices de diversidade (H') (SHANNON; WEAVER, 1963), equitabilidade e riqueza de espécies.

Os estados de equilíbrio (*steady states*) foram considerados de acordo com Sommer et al. (1993) como sendo situações onde poucas espécies (3 a 4 espécies, conforme discutido por Morabito, Oggioni e Panzani, (2003), Naselli-Flores et al. (2003) e Nixdorf, Mischke e Rucker (2003)) coexistem contribuindo com pelo menos 80% da biomassa total, por pelo menos duas semanas.

A análise estatística descritiva dos dados abióticos e biológicos foi realizada, assim como o teste de Mann-Whitney para comparação das médias das variáveis limitantes do crescimento algal, nitrato, amônia e fósforo reativo, entre as zonas pelágica e litoral. Para isso, foi utilizado o programa estatístico Systat 13.0.

4 RESULTADOS

Verificou-se, ao longo do período de estudo, pouca variação na temperatura da água nas zonas pelágica e litoral (Tabela 1). No entanto, destacou-se a maior transparência da água na região pelágica, que apresentou, em média 99,4 cm de transparência comparada à transparência verificada na região litoral (73,6 cm). Em ambas as regiões, foram registrados a predominância de valores limitantes ao crescimento algal, de nitrato, amônia e fósforo solúvel reativo. Os valores médios observados para estas variáveis na região pelágica foram 50,5, 37,3 e 4,8 $\mu\text{g.L}^{-1}$, respectivamente, enquanto na região litoral foram 44,3, 29,3 e 5,4 $\mu\text{g.L}^{-1}$, respectivamente (Tabela 1), sendo essas diferenças significativas ($p < 0,05$), conforme teste de Mann-Whitney.

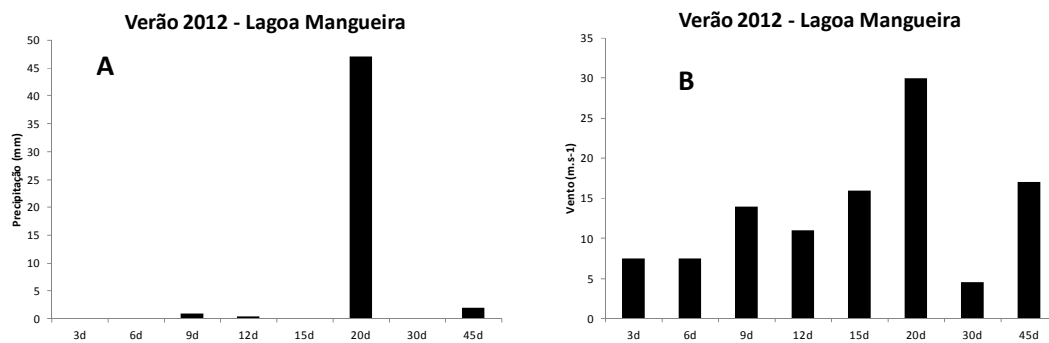
Tabela 1 – Valores mínimo (min), máximo (max), média (med), desvio padrão (dp) e coeficiente de variação (% , cv) das variáveis abióticas e clorofila a nas zonas pelágica e litoral da Lagoa Mangueira, no verão de 2012.

Variável	Zona pelágica			Zona litoral		
	Min-Max	Med ± dp	cv (%)	Min-Max	Med ± dp	cv (%)
Clorofila a (mg.L ⁻¹)	1,6 - 5,0	3,5 ± 1,1	32,7	1,7 - 5,1	3,5 ± 1,3	37,4
Transparência (cm)	80,0 - 121,0	99,4 ± 15,8	15,9	62,0 - 100,0	76,3 ± 10,3	13,5
Temperatura (°C)	21,8 - 27,0	24,1 ± 1,9	7,4	21,9 - 27,0	23,9 ± 1,8	7,4
Condutividade (mS cm ⁻¹)	0,4 - 0,4	0,4 ± 0,0	3,8	0,2 - 0,5	0,4 ± 0,1	19,3
pH	8,6 - 8,9	8,8 ± 0,1	1,2	8,4 - 8,7	8,6 ± 0,1	1,1
Oxigênio dissolvido (mg.L ⁻¹)	7,7 - 8,8	8,2 ± 0,4	4,9	7,5 - 8,5	8,1 ± 0,4	4,9
NO ₃ ⁻ (µg.L ⁻¹)	46,4 - 54,3	50,5 ± 2,8	5,6	41,5 - 48,8	44,3 ± 2,7	6,2
NH ₃ ⁻ (µg.L ⁻¹)	29,2 - 53,5	37,3 ± 7,5	20	26,7 - 31,0	29,3 ± 1,6	5,4
TN (µg.L ⁻¹)	317,6 - 537,3	384,8 ± 76,1	19,8	117,8 - 429,5	285,3 ± 116,0	40,7
SRP (µg.L ⁻¹)	4,0 - 6,5	4,8 ± 0,9	19,1	3,7 - 6,8	5,4 ± 1,0	18,7
TP (µg.L ⁻¹)	220,0 - 420,2	292,2 ± 67,6	23,1	318,9 - 519,8	410,3 ± 87,8	21,4
Precipitação (mm)	0,0 - 46,7	5,4 ± 15,5	285,7	0,0 - 46,7	5,4 ± 15,5	285,7
Vento (m.s ⁻¹)	6,0 - 29,5	13,1 ± 7,4	56,6	6,0 - 29,5	13,1 ± 7,4	56,6

Fonte: Elaborada pela autora.

De acordo com a Figura 2, verifica-se a ocorrência de forte precipitação no 20º dia. O vento, por sua vez, mostrou-se muito variável, sendo que o maior valor coincidiu com o período de maior precipitação (20º dia), chegando a 29,5 m.s⁻¹.

Figura 2 – Variação da precipitação (mm) e velocidade do vento (m.s⁻¹) na Lagoa Mangueira, durante o período de estudo.



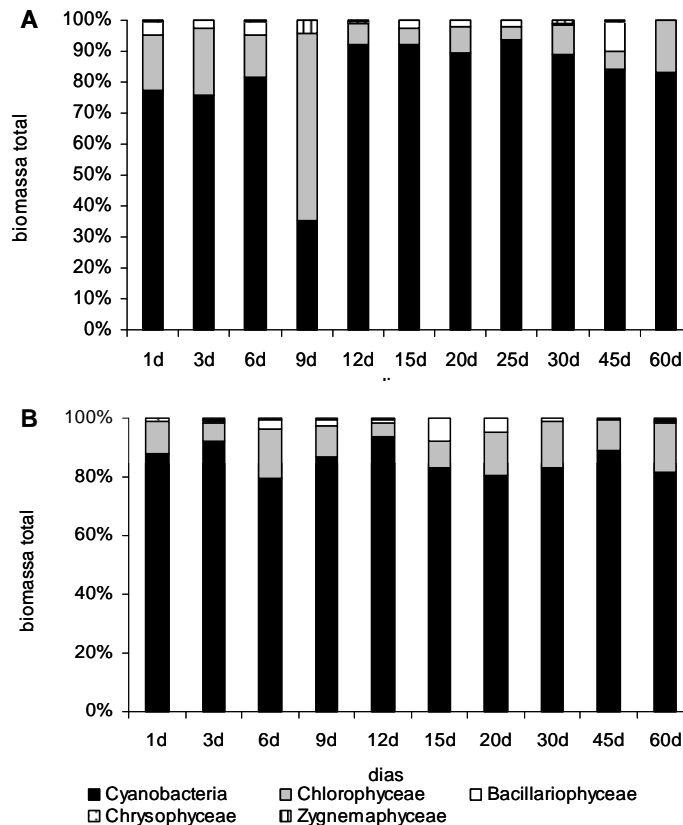
Fonte: Elaborada pela autora.

Ao longo do período estudado, foram identificadas 70 espécies de algas planctônicas, distribuídas em cinco classes de algas. Em termos de contribuição de classes, temporalmente muito pouca variação foi observada em ambas as regiões estudadas. Em ambas as regiões, pelágica e litorânea, Cyanobacteria foi o grupo de maior contribuição para a biomassa total registrada nos locais estudados (86,7% e da biomassa total registrada), seguido de

Chlorophyceae (10,4% e 11,4%) (Figuras 2A e 2B). Destaca-se, contudo, no 9º dia de amostragem o aumento da contribuição relativa de algas verdes (Chlorophyceae), na região pelágica, contribuindo, em média com 62,7% da biomassa total verificada.

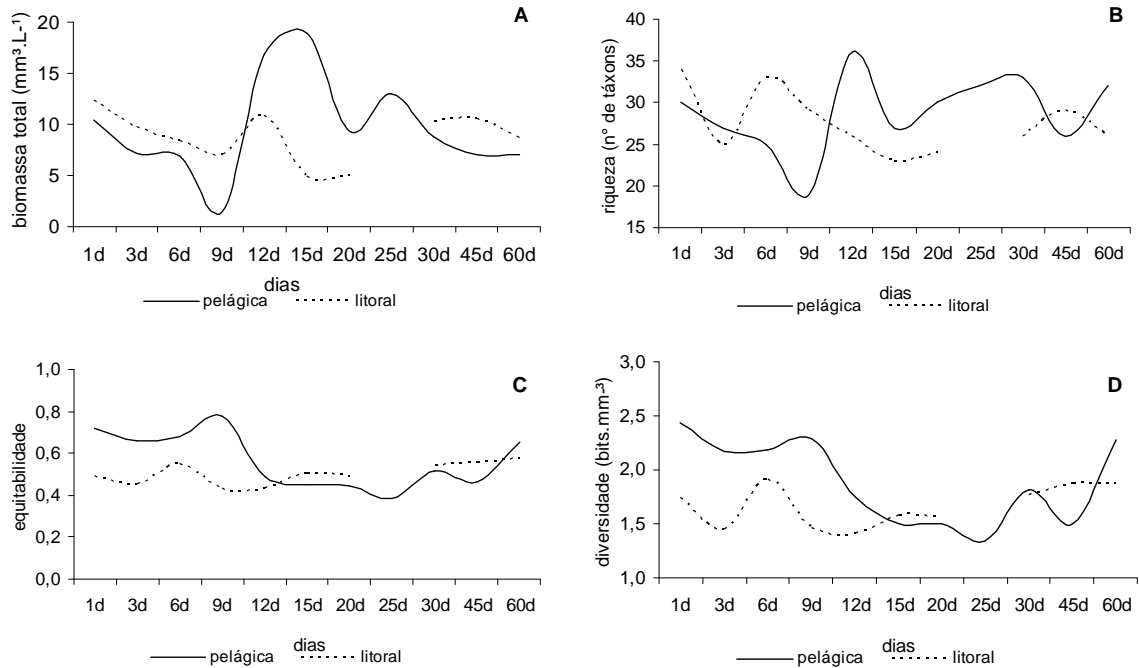
Os valores totais de biomassa variaram mais em função do tempo do que entre as regiões estudadas (Figura 2). O maior valor de biomassa foi registrado no 15º dia, na região pelágica (18,9 mg. L⁻¹) e na zona litoral, o maior valor de biomassa total foi observado no 1º dia. No 9º dia, observou-se redução abrupta nos valores de biomassa total na região pelágica, onde foi registrado o menor valor observado durante o período de estudo (1,4 mm³.L⁻¹). A partir do 30º dia observa-se uma redução da biomassa, a qual se mantém (6,2 mg.L⁻¹) até o 60 dia. Embora os valores médios de riqueza de espécies tenham sido similares entre as regiões (29 táxons na região pelágica e 28 na região litoral), a mesma tendência de queda na região pelágica no 9º dia foi observada (19 espécies), enquanto na região litoral houve um incremento de número de táxons (Figura 3). Há uma diminuição nos valores de biomassa da região pelágica em relação à região litoral do 12º dia ao 25º dia (Figura 4 A) e em relação à diversidade de espécies, do 45º ao 60º dia evidencia-se um aumento de diversidade na região pelágica (Figura 4D).

Figura 3 – Contribuição relativa (%) de classes para a biomassa total da comunidade fitoplanctônica nas zonas (A) pelágica e (B) litoral na Lagoa Mangureira.



Fonte: Elaborada pela autora.

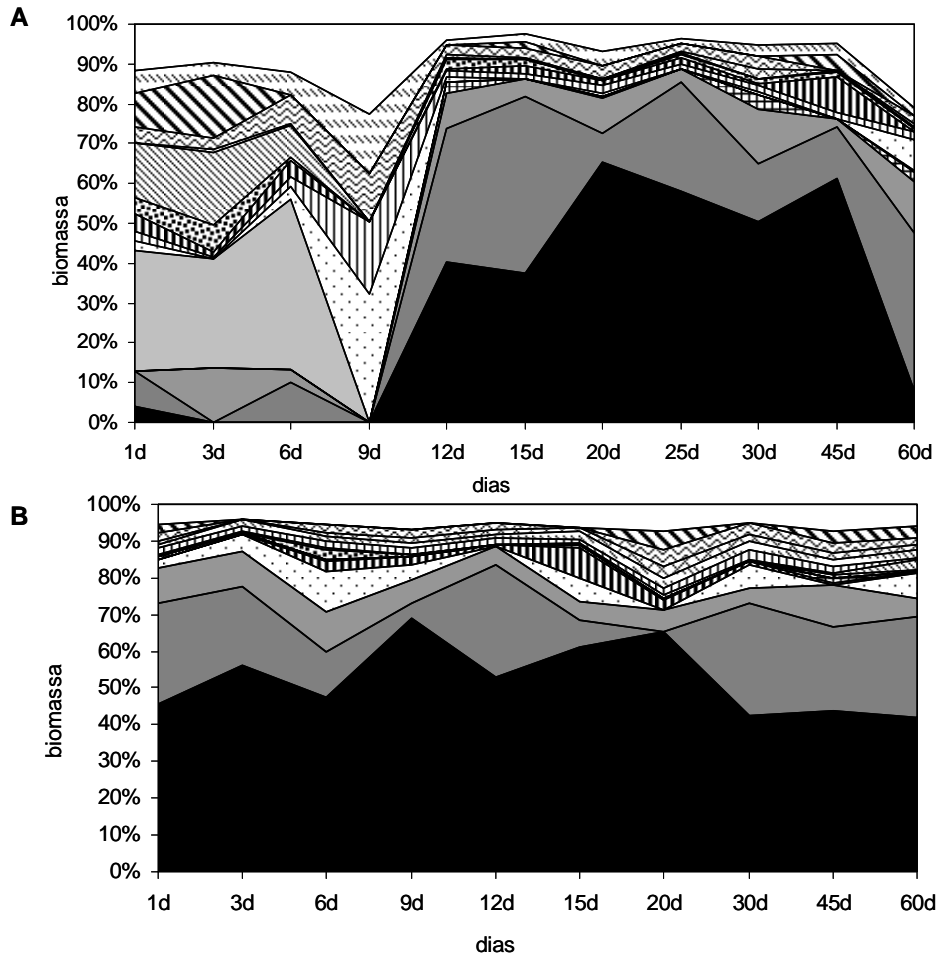
Figura 4 – Biomassa total (mg.L^{-1}) (A), riqueza de espécies (n° de táxons) (B), equitabilidade (C) e diversidade de espécies (bits.mm^{-3}) (D) da comunidade fitoplanctônica nas zonas pelágica e litoral na Lagoa Mangueira.



Fonte: Elaborada pela autora.

Os padrões de diversidade e equitabilidade observados também foram diferentes espacialmente e variaram ao longo do tempo estudado. A comunidade fitoplanctônica da região pelágica se mostrou mais equitativa do que a região litoral ao longo do tempo, chegando a valores de 0,8 no 9º dia (Figura 4C). Seguindo esta mesma tendência, a diversidade de espécies também foi, em média, levemente maior na região pelágica (1,9), comparando-se à região litoral (1,7) (Figura 4D), notadamente nos primeiros quinze dias.

Figura 5 – Contribuição relativa (%) das espécies descritoras para a biomassa total da comunidade fitoplanctônica nas zonas pelágica (A) e litoral (B) na Lagoa Mangueira.



Fonte: Elaborada pela autora.

Legendas: *Aphanocapsa conferta*, *Aphanothece smithii*, *Chroococcus dispersus*, *Chroococcus sp.*, *Chroococcus limneticus*, *Chroococcus planktonicus*, *Chroococcus cf. turgidus*, *Oocystis lacustris*, *Phacotus sp.*, *Planktolyngbya contorta*, *Synechocystis aquatilis*, *Fragilaria acus*, *Tetraedron minimum*, *Treubaria sp.*, outros.

As espécies descritoras contribuíram juntas com mais de 90% da biomassa total registrada em ambas as regiões estudadas. Embora a composição de espécies descritoras não tenha variado em função das zonas estudadas se observou diferenças nas contribuições nas zonas e ao longo do tempo (Figuras 5A e 5B). Na região pelágica, até o 6º dia, observou-se contribuição mais equitativa de mais espécies descritoras, tendo se destacado *Chroococcus sp.*, *Chroococcus cf. turgidus*, *Treubaria sp.* e *Aphanocapsa conferta*. No 9º dia, uma grande mudança foi observada e *Synechocystis aquatilis*, *Oocystis lacustris* e *Fragilaria acus*, tiveram

maior representatividade. Após o 9º dia, a dominância de *Chroococcus limeticus*, *Aphanocapsa conferta*, *Aphanothece smithii* e *Chroococcus* sp. caracterizou um estado de equilíbrio que durou do 12º ao 45º dia sucessional, com contribuição maior que 80% da biomassa total verificada neste período (Figura 5A).

Na região litoral, a codominância de *Chroococcus limeticus* e *Aphanocapsa conferta* permaneceu do início até o final do estudo, contribuindo sempre com mais de 70 % da biomassa total em cada dia amostrado, caracterizando um estado estável, com exceção do 20º dia quando registrou-se uma queda na contribuição para a biomassa de 71% (Figura 5B).

5 DISCUSSÃO

Os resultados do presente estudo demonstraram a ocorrência de estados de equilíbrio da comunidade fitoplanctônica tanto na região pelágica quanto na região litoral da Lagoa Mangueira, que é um lago raso polimíctico quente contínuo e que raramente estratifica. Na região pelágica, os estados estáveis foram identificados somente após o 12º dia de amostragem. Nesta região, no 9º dia, a maior contribuição de várias espécies indicou que o aumento da velocidade do vento, bem como a mudança de sua direção, soprando do sul, baixou o nível da água no sul da lagoa, deixando à mostra vários bancos de areia. Este fato pode ter constituído distúrbio suficiente para recrutar novas espécies, promovendo queda na biomassa, mas aumento na riqueza e diversidade de espécies. Distúrbios aumentam a conectividade entre diferentes estratos do mesmo corpo d'água ou entre diferentes ambientes e abrem oportunidades para interações competitivas para diferentes espécies. (NASELLI-FLORES et al., 2003).

Em relação às variáveis físico-químicas, especialmente PT e NT utilizou-se neste estudo, o sistema trófico de classificação para lagos, conforme Wetzel (2001), que estabelece os seguintes parâmetros: para PT ($\mu\text{g.L}^{-1}$): oligotrófico:<10; mesotrófico:10-30; eutrófico:>30-100; hipereutrófico:>100. Para NT ($\mu\text{g.L}^{-1}$): oligotrófico:<350; mesotrófico:350-650; eutrófico 650-1200; hipereutrófico: >1200. Estudos anteriores evidenciaram que o estado trófico da lagoa Mangueira varia de oligotrófico a mesotrófico (CARDOSO et al., 2012; CROSSETTI et al., 2013). Em relação ao NT, este trabalho confirma a condição trófica citada acima, tanto na região pelágica quanto no litoral. Mas, considerando-se os valores de PT torna-se evidente que a lagoa Mangueira apresentou, nestes 60 dias de estudos de curta duração, uma condição hipereutrófica (Tabela 1) nas duas regiões,

pelágica e litoral. Os altos valores das variáveis abióticas verificados no verão de 2012, na lagoa Mangueira, provavelmente se devem ao longo período de estiagem que ocorreu no local. Constatou-se pela medida de profundidade da lagoa neste período, que a profundidade média na região pelágica foi de 1,20 m e na região litoral foi de 0,74 m, contrastando com os resultados de vários trabalhos, onde a profundidade média era de 2,6 m (CARDOSO et al., 2012; CROSSETTI et al., 2014; FRAGOSO JÚNIOR et al., 2008). Somando-se a este fator, pode-se mencionar também a baixa precipitação no período estudado, a suspensão de sedimentos por causa do vento e, ainda, o aporte de nutrientes advindos do banhado do Taim.

Especialmente, ecossistemas aquáticos são naturalmente heterogêneos, constituídos muitas vezes de regiões litoral e pelágica muito distintas. No presente estudo, a região litoral apresentou estados de equilíbrio mais persistentes do que na região pelágica, do início ao final do estudo, com exceção do 20º dia onde foram observados maior precipitação e velocidade do vento constituindo-se perturbações suficientes para recrutar novas espécies. Essa diferença pode ser justificada devido ao fato de que regiões litorais de lagos rasos possuem características muito peculiares. O desenvolvimento da região litorânea com uma cobertura de macrófitas aquáticas, além da heterogeneidade de substratos como as próprias macrófitas, o sedimento e pedras contribuem para a determinação da diversidade em várias escalas espaciais. (THOMAZ et al., 2008). As macrófitas aquáticas apresentam-se como as principais responsáveis pela adição de uma grande heterogeneidade de habitats, oferecendo assim um conjunto de microhabitats, de microclimas, e de superfícies para a colonização de diversos tipos de organismos (MARGALEF, 1983), além de fornecerem um excelente refúgio contra predadores. (JEPPESEN et al. 1997; SCHEFFER, 1998). Estas modificações físicas do ambiente têm a capacidade de estabilizar interações tróficas e maximizar a coexistência entre as espécies proporcionando um efeito positivo sobre a diversidade local. As zonas litorais de lagos e lagoas são ecótonos onde a complexidade estrutural do habitat e da paisagem geram características peculiares às condições físico-químicas da água, selecionando espécies adaptadas e direcionando a estrutura das teias alimentares. As macrófitas aquáticas podem interferir em diversos processos ecossistêmicos que vão desde a ciclagem de nutrientes e redução da turbulência da água (PEDRALLI; TEIXEIRA, 2003), até a criação de refúgios para muitas espécies (HENRY, 2003) influenciando inclusive a estrutura e dinâmica da comunidade fitoplanctônica (CROSSETTI; BICUDO, 2008; FONSECA; BICUDO, 2010, 2011; VILLAMAGNA; MURPHY, 2010) e da comunidade perifítica. Isso pode ser observado na Lagoa Mangueira, onde tanto no sul como no norte, os estandes de macrófitas

aquáticas na margem formam um habitat complexo, composto de caules e raízes entrelaçadas que são colonizadas por algas e invertebrados, constituindo-se, também, de um importante refúgio para invertebrados e peixes, como, inclusive, já mencionado por Rodrigues (2009).

A região pelágica dos ecossistemas, por sua vez, tende a apresentar gradientes verticais de temperatura, luz e nutrientes. Estes gradientes são muitas vezes responsáveis pela distribuição heterogênea do plâncton ao longo da coluna d'água não só devido a processos físicos de mistura em função do gradiente térmico (BECKER; CARDOSO; HUSZAR, 2009; BICUDO et al., 2007), mas também devido ao recrutamento de espécies adaptadas a profundidades inferiores onde a luz tende a ser limitante e a oferta de nutrientes mais abundante em função dos sedimentos enriquecidos dos fundos dos ecossistemas lênticos. (PADISÁK et al., 2003).

As espécies que contribuíram para os estados de equilíbrio observados na Lagoa Mangueira (*Chroococcus limeticus*, *Aphanocapsa conferta*, *Aphanothece smithii*, *Chroococcus* sp. e *Oocystis lacustris*) são comumente registradas neste ecossistema (CROSSETTI et al., 2013, 2014) tendo sido associadas sempre a condições de mistura e reduzida disponibilidade nutricional, como também observado no presente estudo. Estados estáveis da comunidade fitoplanctônica já foram descritos em ambientes oligotróficos estratificados (HUSZAR; KRUK; CARACO, 2003), mas ainda não haviam sido registrados em lagos rasos oligo-mesotróficos continuamente misturados em ambientes subtropicais. Segundo Naselli-Flores et al. (2003), estados de equilíbrio são mais comumente relatados em ambientes temperados onde as mudanças sazonais das condições físicas os determinam, ao contrário dos ambientes subtropicais e tropicais onde estas mudanças são mais tênues ou simplesmente não ocorrem. Segundo Chorus e Schlag (1993), a condição permanentemente misturada de alguns lagos pode representar uma condição de estabilidade ambiental, de forma que mudanças leves nestas condições é que se caracterizariam como distúrbios. Dessa forma, acredita-se que na Lagoa Mangueira a condição de contínua mistura condicionada pela contínua ação do vento, que determina os padrões limnológicos observados nesse ecossistema (CARDOSO et al., 2012), caracterizam uma condição físico-química estável, não se configurando uma perturbação, e justificando a persistência dos estados de equilíbrio da comunidade fitoplanctônica observados no presente estudo.

STEADY STATE THE PHYTOPLANKTON COMMUNITY IN PELAGIC AND COAST REGIONS OF THE SHALLOW LAKE SUBTROPICAL GOVERNED BY HYDRODYNAMIC

Abstract: In shallow water ecosystems, the intensity of disturbances generated in time and space can influence on short time scales the phytoplankton steady state. This study aimed to assess the organization standards and the occurrence of equilibrium states of the phytoplankton community at short ranges of time in Lake Mangueira. Abiotic variables and the size of the phytoplankton structure in short time ranges were analyzed for 60 days in the coastal and pelagic regions. The results showed a strong spatial and temporal variability of the total biomass and species richness. The phytoplankton community of the pelagic region was more equitable than the coastal region over time. Species diversity was higher in the pelagic region, indicating that can occur equilibrium states of the phytoplankton community in strongly conditioned by hydrodynamic environments.

Keywords: Steady state. Wind. Disturb. Balance.

REFERÊNCIAS

AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION (APHA). **Standard methods for examination of water and waste water**. 18th ed. Washington: Byrd Prepress Springfield, 2005.

BAPTISTA, M. G.; NIXDORF, B. Low disturbances favor steady state: case of cyanobacterial monodominance in a Brazilian coastal lagoon. **Inland Waters**, Columbia, v. 4, n. 2, p. 243-254, 2014.

BARKO, J. W.; JAMES, W. F. Effects of submerged macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation, and resuspension. In: JEPPESEN, E. et al. (eds). **The structuring role of submerged macrophytes in lakes**. New York: Springer, 1998. p. 197–214. (Ecological studies, 131).

BECKER, V.; CARDOSO, L. S.; HUSZAR, V. L. M. Diel variation of phytoplankton functional groups in a subtropical reservoir in southern Brazil, during an autumnal stratification period. **Aquatic Ecology**, [S.l.], v. 43, n. 2, p. 371-381, 2009.

BICUDO, D. C. et al. Undesirable sideeffects of water hyacinth control in a shallow tropical Reservoir. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 52, n. 6, 1120–1133, 2007.

CARDOSO, L. S. et al. Hydrodynamic control of plankton spatial and temporal heterogeneity in subtropical shallow lakes. In: SCHULZ, H.; SIMÕES, A. L. A.; LOBOSCO, R. J. (Ed.). **Hydrodynamics: natural water bodies**. Rijeka, Croatia: InTech, 2012. p. 27-48

CARRICK, H. L.; ALDRIDGE, F. J.; SCHELSKE, C. L. Wind influences phytoplankton biomass and composition in a shallow, productive lake. **Limnology and Oceanography**, Waco, Texas, v. 38, n. 6, p. 1179–1192, 1993.

CHORUS, I.; SCHLAG, G. Importance of intermediate disturbances for the species composition and diversity of phytoplankton in two very different Berlin lakes.

Hydrobiologia, Den Haag, v. 249, p. 67–92, 1993.

CROSSETTI, L. O.; BICUDO, C. E. M. Adaptations in phytoplankton life strategies to imposed change in a shallow urban tropical eutrophic reservoir, Garças Reservoir, over 8 years. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 614, p. 91-105, 2008.

CROSSETTI, L. O. et al. Is phytoplankton functional classification a suitable tool to investigate spatial heterogeneity in a subtropical shallow lake? **Limnologia**, Berlin, v. 43, n. 3, p. 157–163, 2013.

CROSSETTI, L. O. et al. The hydroperiod on the dynamics of phytoplankton community in a subtropical wetland-lake system. **Acta Limnologica Brasiliensia**, Rio Claro, v. 19, n. 3, p. 315-329, 2007.

CROSSETTI, L. O. et al. The influence of environmental variables on spatial and temporal phytoplankton dissimilarity in a large shallow subtropical lake (Lake Mangueira, southern Brazil). **Acta Limnologica Brasiliensia**, Rio Claro, v. 26, n. 2, p. 111-118, 2014.

FONSECA, B. M.; BICUDO, C. E. M. How important can the presence/absence of macrophytes be in determining phytoplankton strategies in two tropical shallow reservoirs with different trophic status? **Journal of Plankton Research**, Oxford, v. 32, n. 1, p. 31–46, 2010.

FONSECA, B. M.; BICUDO, C. E. M. Phytoplankton seasonal and vertical variations in a tropical shallow reservoir with abundant macrophytes (Ninféias Pond, Brazil).

Hydrobiologia, Den Haag, v. 665, p. 229–245, 2011.

FRAGOSO JÚNIOR, C. R. et al. Modelling spatial heterogeneity of phytoplankton in Lake Mangueira, a large shallow subtropical lake in South Brazil. **Ecology Modelling**, Amsterdam, v. 219, p. 125-137, 2008.

HENRY, R. Os ecótonos nas interfaces dos ecossistemas aquáticos: conceitos, tipos, processos e importância. Estudo de aplicação em lagoas marginais do Rio Paranapanema na zona de sua desembocadura na Represa Jurumirim. In: HENRY, R. (Ed.) **Ecótonos nas interfaces dos ecossistemas aquáticos**. São Carlos: Rima, 2003. p. 1-28.

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

HORPPILA, J.; NURMINEN, L. The effect of an emergent macrophyte (*Typha angustifolia*) on sediment resuspension in a shallow north temperate lake. **Freshwater Biology**, Oxford, 46, n. 11, p. 1447–1455, 2001.

HORPPILA, J.; NURMINEN, L. Effects of submerged macrophytes on sediment resuspension and internal phosphorus loading in Lake Hiidenvesi (southern Finland). **Water Research**, New York, v. 37, n. 18, p. 4468–4474, 2003.

HUSZAR, V. L. M.; KRUK, C.; CARACO, N. Steady-state assemblages of phytoplankton in four temperate lakes (NE U.S.A.). **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 502, p. 97–109, 2003.

- JEPPESEN, E. et al. Top-down control in freshwater lakes: The role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 342/343, p. 151–164, 1997.
- JEPPESEN, E. M. et al. Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. In: REDDY, M. V. (Ed.). **Restoration and management of tropical eutrophic lakes**. Enfield, NH: Science Publishers, 2005. p. 331-359.
- KISSOON, L. T. T. et al. Macrophytes in shallow lakes: relationships with water, sediment and watershed characteristics. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 109, p. 39–48, 2013.
- LUND, J. W. G.; KIPLING, C.; LeCREN, E. D. The invert microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 11, p. 143-170, 1958.
- MACKERET, F. J. H.; HERON, J.; TALLING, J. F. **Water analysis**: some revised methods for limnologists. Ambleside, Cumbria: Freshwater Biological Association, 1989.
- MARGALEF, R. **Limnologia**. Barcelona: Omega, 1983.
- MEERHOFF, M. et al. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. **Aquatic Ecology**, [S.l.], v. 37, p. 377-391, 2003.
- MISCHKE, U.; NIXDORF, B. Equilibrium phase conditions in shallow German lakes: How cyanoprokaryota species establish a steady state phase in late summer. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 502, p. 123–132, 2003.
- MORABITO, G.; OGGIONI, A.; PANZANI, P. Phytoplankton assemblage at equilibrium in large and deep subalpine lakes: a case nstudy from Lago Maggiore (N. Italy). **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 502, p. 37–48, 2003.
- MOTTA MARQUES, D. L. et al. O sistema hidrológico do Taim – Site 7. In: SEELIGER, U.; CORDAZZO, C. V.; BARBOSA, F. A. R. **Os sites e o programa Brasileiro de Pesquisa Ecológica de Longa Duração**. Belo Horizonte: Ed. UFMG ; [S.l.]: Fundação Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2002. p. 125-144.
- MOTTA MARQUES, D. L.; IRGANG, B.; GIOVANNINI, S. G. T. A importância do hidroperíodo no gerenciamento de água em terras úmidas (wetlands) com o uso múltiplo o caso da Estação Ecológica do Taim. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE RECURSOS HÍDRICOS, 12., 1997, Vitória. **Anais ...** São Paulo: ABRH, 1997. v. 3, p 1-8.
- NASELLI-FLORES, L. et al. Equilibrium/steady-state concept in phytoplankton ecology. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 502, p. 395-403, 2003.
- NIXDORF, B.; MISCHKE, U.; RUCKER, U. Phytoplankton assemblages and steady state in deep and shallow eutrophic lakes – an approach to differentiate the habitat properties of Oscillatoriales. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 502, p. 111–121, 2003.
- PADISÁK, J. The influence of different timescale disturbances on the species richness, diversity and equitability of phytoplankton in shallow lakes. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 249, p. 135-156, 1993.

PADISÁK, J. et al. Dominant species, functional assemblages and frequency of equilibrium phases in late summer phytoplankton assemblages in Hungarian small shallow lakes. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 502, p. 157–168, 2003.

PAZ, A. R. **Análise dos principais fatores intervenientes no comportamento hidrodinâmico do banhado do Taim (RS)**. 2003. 155 f. Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Pesquisas Hidráulicas, Pós-Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, RS, 2003.

PEDRALLI, G.; TEIXEIRA, M. C. B. Macrófitas aquáticas como agente filtradores de materiais particulados, sedimentos e nutrientes. In: HENRY, R. (Ed.). **Ecótonos nas interfaces dos ecossistemas aquáticos**. São Carlos: Rima, 2003. p. 177-198.

REYNOLDS, C. S.; PADISÁK, J.; SOMMER, U. Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton and the maintenance of species diversity: a synthesis. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 249, p. 183-188, 1993.

RODRIGUES, L. H. R. **Reguladores da dinâmica das comunidades planctônicas e ícticas em ecossistemas límnicos subtropicais**. 2009. 179 f. Tese (Doutorado em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental) -- Instituto de Pesquisas Hidráulicas, Pós-Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, RS, 2009.

SCHEFFER, M. **Ecology of shallow lakes**. London: Chapman & Hall, 1998.

SCHNECK, F. et al. Environmental variability drives phytoplankton assemblage persistence in a subtropical reservoir. **Austral Ecology**, Carlton, Australia, v. 36, n. 7, p. 839–848, 2011.

SHANNON, C. E.; WEAVER, W. **The mathematical theory of communication**. Urbana: University of Illinois Press, 1964.

SOININEN, J.; TALLBERG, T.; HORPPILA, J. Phytoplankton community assembly in a large boreal lake – deterministic pathways or chaotic fluctuations. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 50, p. 2076–2086, 2005.

SOMMER, U. Comparison between steady state and non-steady state competition: Experiments with natural phytoplankton. **Limnology and Oceanography**, Waco, Texas, v. 30, p. 335-346, 1985.

SOMMER, U. et al. Hutchinson's heritage: the diversity-disturbance relationship in phytoplankton. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 249, p. 1-8, 1993.

SUN, J.; LIU, D. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. **Journal of Plankton Research**, Oxford, v. 25, n. 11, p. 1331-1346, 2003.

THOMAZ, S. M. et al. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 53, p. 358–367, 2008.

UTERMÖHL, H. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. **Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie**, Stuttgart, v. 9, p. 1–38, 1958.

VILLAMAGNA, A. M.; MURPHY, B. R. Ecological and socio-economic impacts of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): a review. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 55, n. 2, p. 282–298, 2010.

VILLANUEVA, A. Simulação de áreas de inundação dinâmicas: canais compostos e wetlands. 1997. 125 f. Tese (Doutorado) -- Instituto de Pesquisas Hidráulicas, Programa de Pós-Graduação em Engenharia de Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, RS, 1997.

WETZEL, R. G. **Limnology: lake and river ecosystems**. San Diego: Academic Press, 2001.

WIUM-ANDERSEN, S. Allelopathy among aquatic plants. **Archiv für Hydrobiologie, Beiheft Ergebnisse der Limnologie**, Stuttgart, v. 27, p. 167-172, 1987.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, processo 480142/2011-4) do Brasil pelo suporte financeiro. Ao Instituto de Pesquisas Hidráulicas (IPH), da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) pelo apoio em todos os momentos e à disponibilidade da infraestrutura necessária.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O estudo sobre a influência da heterogeneidade espacial e da escala de tempo na estrutura e dinâmica da comunidade fitoplanctônica na Lagoa Mangueira permitiu a determinação de algumas tendências e padrões. Dentre estes, os resultados deste estudo permitiram as seguintes observações:

- a) a estrutura da comunidade fitoplanctônica na Lagoa Mangueira esteve mais fortemente condicionada às variações temporais no período estudado, quando se comparando à amplitude espacial amostrada (pontos nas zonas litoral e pelágica, sul, centro e norte do ecossistema);
- b) do ponto de vista espacial, não foram observadas diferenças nos atributos estruturais do fitoplâncton nas regiões pelágica e litoral, o que pode ser explicado pela ampla circulação da massa d'água da Lagoa Mangueira em função da alta hidrodinâmica condicionada pelo vento;
- c) o norte da Lagoa Mangueira apresentou maiores valores dos atributos estruturais fitoplanctônicos, especialmente devido à maior disponibilidade de nutrientes dissolvidos, que pode ser explicado pela forte influência da contribuição de processos metabólicos oriundos do banhado adjacente;
- d) não houve organização espacial considerando-se as formas de vida e a estrutura de tamanho da comunidade fitoplanctônica no período estudado na Lagoa Mangueira;
- e) dentre as abordagens utilizadas para análise da diversidade funcional do fitoplâncton, a organização de grupos funcionais respondeu à variação nos recursos, especialmente aumento na sua variedade e contribuição nos meses de primavera e verão, segregando o norte da lagoa, independente das zonas estudadas (pelágica e litoral);
- f) foram identificados estados de equilíbrio da comunidade fitoplanctônica tanto na região pelágica quanto na região litoral da Lagoa Mangueira, sendo os estados estáveis observados na região litoral mais persistentes;
- g) a condição de contínua mistura condicionada pela contínua ação do vento, que determina os padrões limnológicos observados na Lagoa Mangueira caracteriza uma condição físico química estável, não configurando-se uma perturbação, e justificando a persistência dos estados estáveis do fitoplâncton.

REFERÊNCIAS

- BAZZAZ, F. A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. **Ecology**, Tempe, Ariz., v. 56, n. 2, p. 485-488, 1975.
- BECKER, V.; CARDOSO, L. S.; HUSZAR, V. L. M. Diel variation of phytoplankton functional groups in a subtropical reservoir in southern Brazil, during an autumnal stratification period. **Aquatic Ecology**, [S.l.], v. 43, n. 2, p. 371-381, 2009.
- BONILLA, S. et al. Influence of hydrology on phytoplankton species composition and life strategies in a subtropical coastal lagoon periodically connected with the Atlantic Ocean. **Estuaries**, Columbia, v. 28, n. 6, p. 884-895, 2005.
- BORGES, P. A. F.; TRAIN, S.; RODRIGUES, L. C. Spatial and temporal variation of phytoplankton in two subtropical Brazilian reservoirs. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 607, p. 63-74, 2008.
- CARDOSO, L. S. et al. Hydrodynamic control of plankton spatial and temporal heterogeneity in subtropical shallow lakes. In: SCHULZ, H.; SIMÕES, A. L. A.; LOBOSCO, R. J. (Ed.). **Hydrodynamics: natural water bodies**. Rijeka, Croatia: InTech, 2012. p. 27-48.
- CARRICK, H. L.; ALDRIDGE, F. J.; SCHELSKE, C. L. Wind influences phytoplankton biomass and composition in a shallow, productive lake. **Limnology and Oceanography**, Waco, Texas, v. 38, n. 6, p. 1179-1192, 1993.
- CROSSETTI, L. et al. Influence of the hydrological changes on the phytoplankton structure and dynamics in a subtropical wetland-lake system. **Acta Limnologica Brasiliensia**, Rio Claro, v. 19, n. 3, p. 315-329, 2007.
- FALKOVISK, P.; RAVEN, J. A. **Aquatic photosynthesis**. 2nd ed. Princeton: Princeton University Press, 1997.
- HENSEN, V. Uber die Bestimmung des Planktons oder in Meer treibenden Material an Pflanzen und Tiere. **Bericht der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere**, [S.l.], v. 5, p. 1-109, 1887.
- HUSZAR, V. L. M.; KRUK, C.; CARACO, N. Steady-state assemblages of phytoplankton in four temperate lakes (NE, USA). **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 502, p. 97-109, 2003.
- HUSZAR, V. L. M. et al. Cyanoprokaryotes assemblages in eight productive tropical Brazilian waters. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 424, p. 67-77, 2000.
- MOURA, A. N. et al. Phytoplanktonic Associations: a tool to understand dominance events in a Tropical Brazilian reservoir. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 21, n. 3, p. 41-648, 2007.
- NASELLI-FLORES, L. et al. Equilibrium/steady-state concept in phytoplankton ecology. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 502, p. 395-403, 2003.

NEWTON, Isaac. [Frases e pensamentos]. São Paulo, 2105. Disponível em: <<http://pensador.uol.com.br/frase/MTMwMjY/>>. Acesso em: 05 fev. 2015.

PADISÁK, J.; CROSSETTI, L. O.; NASELLI-FLORES, L. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 621, p. 1–19, 2009.

PADISÁK, J.; REYNOLDS, C. S. Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes. **Hydrobiologia**, Den Haag, v. 384, p. 41–53, 1998.

REYNOLDS, C. S. et al. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. **Journal of Plankton Research**, Oxford, v. 24, n. 5, p. 417–428, 2002.

SALMASO, N.; NASELLI-FLORES, L.; PADISAK, J. Functional classifications and their application in phytoplankton ecology. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 60, n. 4, p. 603-619, 2014.

SCHEFFER, M.; DE BOER, R. J. Implications of spatial heterogeneity for the paradox of enrichment. **Ecology**, Tempe, Ariz., v. 76, n. 7, p. 2270-2277, 1995.