

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL – UFRGS
INSTITUTO DE PESQUISAS HIDRÁULICAS – IPH
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS HÍDRICOS E
SANEAMENTO AMBIENTAL – PPGRHSA
NÍVEL DOUTORADO

JULIANA ELISA BOHNENBERGER

**Estrutura e dinâmica do fitoplâncton em diferentes escalas
temporais e espaciais em ambientes límnicos**

PORTO ALEGRE

2017

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL – UFRGS

INSTITUTO DE PESQUISAS HIDRÁULICAS – IPH

**Estrutura e dinâmica do fitoplâncton em diferentes escalas
temporais e espaciais em ambientes límnicos**

Juliana Elisa Bohnenberger

Defesa de Tese de doutorado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito à obtenção do título de DOUTORA.

Orientador: Dr. David da Motta Marques

Coorientadora: Dra. Luciane Oliveira Crossetti

Porto Alegre, 25 de setembro de 2017

FICHA CATALOGRÁFICA

CIP - Catalogação na Publicação

Bohnenberger, Juliana Elisa

Estrutura e dinâmica do fitoplâncton em diferentes escalas temporais e espaciais em ambientes límnicos / Juliana Elisa Bohnenberger. -- 2017.

192 f.

Orientador: David Manuel Lelinho da Motta Marques.

Coorientador: Luciane Oliveira Crossetti.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Pesquisas Hidráulicas, Programa de Pós-Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental, Porto Alegre, BR-RS, 2017.

1. Ambientes límnicos. 2. Abordagem funcional. 3. Padrões de distribuição. 4. Distúrbios. I. da Motta Marques, David Manuel Lelinho, orient. II. Crossetti, Luciane Oliveira, coorient. III. Título.

**Estrutura e dinâmica do fitoplâncton em diferentes escalas
temporais e espaciais ambientes límnicos**

Juliana Elisa Bohnenberger

Defesa de Tese de doutorado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Recursos
Hídricos e Saneamento Ambiental da Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Orientador: Dr. David da Motta Marques

Co-orientadora: Dra. Luciane Oliveira Crossetti

Banca Examinadora:

Dra. Luciana Machado Rangel

Museu Nacional/

Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ).

Dra. Luciana de Souza Cardoso

Departamento de Botânica/

Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

Dra. Lúcia Helena Ribeiro Rodrigues

Instituto de Pesquisas Hidráulicas (IPH)/

Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

Porto Alegre, 25 de setembro de 2017



Lagoa Mangueira



Lagoa Marcelino



Lago Geneva

“A sobrevivência de um organismo depende da sobrevivência de outro.”

Charles Darwin

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todas as pessoas que de alguma forma me ajudaram nesses quatro anos de muitos desafios, aprendizados, grandes experiências, dúvidas, dificuldades, ausências e desesperanças. Mas gostaria de agradecer especialmente:

A Capes e ao CNPq pelo apoio financeiro e pelas bolsas de estudo concedidas, pois, sem esse suporte, nenhum dos projetos poderiam ter sido realizados (processos (PDSE 99999.002625/2014-08, CNPq 870567/1997-7, CNPq 142139/2015-7 e CNPq 474279/2013-8).

Ao aos colegas e professores do Instituto de Pesquisas Hidráulicas e da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, pela maravilhosa vivência acadêmica e conhecimentos compartilhados durante as aulas ou até mesmo pelos corredores. Especialmente, ao professor Juan Martín Bravo pelas gentilezas prestadas.

Ao professor David da Motta Marques pela oportunidade do doutorado, fornecendo a infraestrutura necessária para a realização de todos os projetos. Agradeço, também, pela oportunidade do Doutorado Sanduíche e por todas as discussões e ensinamentos durante essa jornada.

À professora Luciane Oliveira Crossetti pela paciência e comprometimento na orientação deste estudo, além dos ensinamentos partilhados, que foram muitos, discussões acadêmicas, puxões de orelha e pela força e parceria de sempre. Sou imensamente grata por tudo que já fizeste e fazes desde que nos conhecemos em 2010. Você foi e é minha grande mentora, minha mãe acadêmica e a responsável pelo amor e prazer que sinto pela Limnologia, especialmente pelo mundo microscópico do fitoplâncton.

Ao professor Bas Ibelings e a professora Orlane Anneville pela experiência e supervisão do trabalho desenvolvido em Genebra, na Suíça. Agradeço também, pelo acolhimento, pelas discussões acadêmicas e pela oportunidade de participar do projeto GEISHA - Storm-Blitz, do programa Global Lake Ecological Observatory Network (GLEON), que reúne um grupo internacional de investigadores interessados em contribuir para discussões teóricas e compartilhar dados para responder a perguntas sobre os impactos das tempestades nas comunidades de fitoplâncton.

Às professoras Vanessa Becker e Lezilda Torgan, não só pela valiosa avaliação da qualificação, mas pelas orientações prestadas, parceria, ensinamentos durante todo o Doutorado e muito antes dele também. Muito obrigada, também, à Lezilda pelos

ensinamentos sobre as diatomáceas, pela confecção das lâminas permanentes, por estar sempre pronta a ajudar e compartilhar histórias e o amor pela Limnologia.

À professora Fabiana Schneck pela oportunidade do projeto realizado nas lagoas costeiras, pelo carinho, comprometimento, acolhimento e preocupação sempre que precisei ir a FURG. Agradeço, também, pelas palavras de conforto, paciência, discussões acadêmicas, scripts e auxílio com o R sempre que necessário (e não foram poucos), pelas revisões minuciosas dos manuscritos, mas especialmente pela troca harmoniosa de conhecimento.

À professora Lúcia Ribeiro Rodrigues pelo carinho e incentivo nas horas difíceis, e por sempre acreditar em mim, mesmo quando nem eu mesmo acreditava. Por sempre fazer o possível para que tudo desse certo, e por muitas vezes mudar seus planos para me ajudar.

À professora Luciana Cardoso pelas risadas, pelo cafezinho no laboratório e jantinhas maravilhosas, pelos ensinamentos e trocas de experiência, pela ajuda para calcular o fetch e não menos importante, em como descobrir meu ascendente.

Aos meus colegas do laboratório de Ecotecnologia e Limnologia Aplicada, Marla Sonaira Lima, Andressa Wieliczko, Mônica Hessel, Luana Moraes, Fernanda François, Anne Biehl, Isadora Menegon, Rafael Cavalcanti, Gláucia Nascimento, Maurício Munar. Obrigada pelo companheirismo, pelos almoços no RU, pelos cafés, conversas jogadas fora, choros, risadas. Agradeço, também, à Marla, minha grande companheira desse doutorado, pelos ótimos momentos que passamos juntas, de muito aprendizado, algumas discussões homéricas, campos longos e difíceis, mas que se tornavam agradáveis junto contigo e com a Denise Matias, que também não posso deixar de agradecer. Vocês foram imprescindíveis para que o doutorado tenha sido uma experiência inesquecível. Tenho que agradecer, também, ao Maurício, pelos mapas excepcionais. Ao Rafa e a Lu por todas às vezes que me deram pouso e me acolheram com tanto carinho. A Isadora, minha “fiel escudeira”, companheira de vida, que me deu a oportunidade de aprender muito e de poder passar o pouco que eu já aprendi. Apesar de achar que aprendo muito mais contigo do que tu comigo.

À Mara Domingues, ao Thiago Centurião, à Vera e ao Louidi Lauer, pelas análises químicas, cafés, conselhos, caronas, pela contribuição científica e acadêmica, imprescindível à realização deste trabalho.

Aos colegas do IPH Juan Ticona, Carlos Henrique Galdino, Daniela Adamatti, Virgílio Livele, Kamila Castro, pela maravilhosa vivência acadêmica e conhecimentos compartilhados, pela ajuda com as análises estatísticas e envio de artigos científicos.

Ao Davi e ao Maurício, da secretaria do PPG, por toda ajuda burocrática necessária à realização plena do curso.

À Lacina Maria Freitas Teixeira pelo auxílio, ideias trocadas, carinho e amizade verdadeira, e, também, pela oportunidade de poder compartilhar o doutorado.

As queridas da Bio Cidoca, Xica, Edna, Cris e Gi, ao Tai e a Tati, ao Fê e ao Rafa, a minha prima-irmã Mirele pela amizade, parceria, risadas, trocas de conhecimentos e incentivo nas horas difíceis.

A minha amiga Paula Peixoto uma das grandes responsáveis pelo incentivo de eu cursar o Mestrado e, por consequência o Doutorado. Muito obrigada pelo carinho, amizade verdadeira, companheirismo, boas risadas e, especialmente, por estar presente em todos os momentos da minha vida, desde as “indiadas” da Graduação até hoje.

Ao Rodrigo Bitencourt, meu companheiro de todas as horas, pelo incentivo, amor, carinho, compreensão, por sempre acreditar em mim. Não posso esquecer-me de agradecer por todas às vezes que me esperou acordado até que eu fosse dormir, preocupado por eu ter que acordar cedo e dormir pouco. As noites em que teve que acordar de madrugada para me levar ao aeroporto. Por me esperar com uma flor todas às vezes que eu voltava de viagem. Nossa, são tantos agradecimentos que com certeza devo ter esquecido algum. Desculpe se em algum momento faltei contigo e muito obrigada por tudo meu amor.

Ao meu irmão Júlio César Bohnenberger pela contribuição acadêmica, traduções e aulas de inglês, amor, carinho e por sempre estar ao meu lado, mesmo morando tão longe. Agradeço, também, a minha cunhada Kristina, que sempre está ao lado do meu irmão, dando suporte e carinho.

Às minhas dindas Nivia e Silvia Bohnenberger pelo amor incondicional, preocupações diárias e cuidados maternos. Obrigada minhas mães do coração.

Aos meus sogros Rubens e Maria Cristina Bitencourt e minha cunhada Cristiane Bitencourt, por toda ajuda prestada, pelo chimarrão e cafês de sempre, além do maravilhoso pão de queijo gigante que só a Cristiane sabe fazer.

E, finalmente, mas não menos importante, aos meus pais que já não estão mais aqui, pelo incentivo do estudo e amor incondicional. Tenho certeza que estão felizes por mim.

Abreviaturas e Símbolos

Alka – Alkalinity / Alcalinidade

ANCOVA – Analyses of covariance / Análise de Co-variância

Baci – Bacillariophyceae

C – Carbon / Carbono

C – Central / Centro

CaCO₃ – Calcium carbonate / Carbonato de cálcio

CDT – Calculated daily temperature / Temperatura diária calculada

CE – estuarine connectivity / Conectividade estuarina

CF – Colonial flagellate / Colonial flagelado

Chl-*a* – Chlorophyll *a* / Clorofila *a*

Chlo – Chlorophyceae

Chry – Chrysophyceae

CIPEL – International Committee for the Protection of the water of Lake Geneva /
Comitê Internacional para Proteção das águas do Lago Genebra

Cm² – Square centimeter / Centímetro quadrado

Cm³ – Cubic centimeter / Centímetro cúbico

CNF – Colonial non-flagellated, including cenobial forms / Colonial não flagelado,
incluindo formas cenobiais

CO₂ – Carbon dioxide / Gás carbônico

Colour – Water color / Cor da água

Cond – Electrical conductivity / Condutividade elétrica

CP – Primary connectivity / Conectividade primária

Crypto – Cryptophyceae

CVA – Coefficient of variation of area / Coeficiente de variação da área

Cyano – Cyanobacteria

Depth – Depth / Profundidade

DIC – Dissolved inorganic carbon / Carbono inorgânico dissolvido

Dino – Dinophyceae

DMT – Daily mean temperature / Temperatura média diária

DO/OD – Dissolved oxygen / Oxigênio dissolvido

DOC – Dissolved organic carbon / Carbono orgânico dissolvido

DS – Distance of the sea / Distância do mar

E – East / Leste

e^{H/S} – Evenness

Eug – Euglenophyceae

EWH – Wind wave height from East direction / Altura da onda do vento da direção leste

FI – Filamentous / Filamentosas

FG – Functional groups / Grupos funcionais

FSS – Solid suspended solids / Sólidos suspensos fixos

G – Gaussian Model / Modelo Gaussiano

G – Gram / Grama

GPS – Global Positioning System / Sistema de Posicionamento Global

GR – Global radiation / Radiação global

Ha – Hectare

H' – Shannon index / Índice de Shannon

INMET-RS – Instituto de Meteorologia – Rio Grande do Sul

J – Equitability / Equitabilidade

Km – Kilometers / Quilômetros

Km² – Square kilometers / Quilômetros quadrados

Km³ – Cubic kilometers / Quilômetros cúbicos

Km/h – Kilometers per hour / Quilômetros por hora

L – Liter / Litro

LF – Life form / Formas de vida

LM – Linear Model / Modelo linear

Log₁₀ – Log base 10

Max – Maximum / Máximo

MBFG – Morphologically based functional groups / Grupos baseados na morfologia funcional

m – Meters / Metros

MFG – Morpho-functional groups / Grupos morfo-funcionais

m/s – Meters per second / Metros por segundo

µg – Microgram / Micrograma

mm – Millimeter / Milímetro

mm³ – Cubic millimeter / Milímetro cúbico

Min – Minimum / Mínimo

MLD – Maximum linear dimension / Máxima dimensão linear

MLR – Multiple linear regressions

MT – Temperature matrix / Temperatura da matriz

MWS – Mean wind speed / Velocidade média do vento

NH₃⁺NH₄⁺ – Total ammoniacal nitrogen / Nitrogênio amoniacal total

N-NH₄⁺ – Ammonium / Amônia

NO₂⁻ – Nitrite / Nitrito

N-NO₃⁻ – Nitrate / Nitrato

N – North / Norte

N-E – North-East / Nordeste

NE-SW – North-East/South-West / Nordeste-Sudoeste

NESWWH – Wind wave height from North-East / South-West direction / Altura da onda do vento da direção Nordeste - Sudoeste

NEWH – Wind wave height from North-East direction / Altura da onda do vento da direção nordeste

NODF – *Nestedness metric based on Overlapping and Decreasing Fill*

NPMR – Non-parametric multiplicative regression / Modelo Multiplicativo Não-Paramétrico

NPOC – Non-purgeable organic carbon / Carbono orgânico não purgável

NT – Minimum temperature/Temperatura mínima

N-W – North-West / Noroeste

NWH – Wind wave height from North direction / Altura da onda do vento da direção norte

NWWH – Wind wave height from North-West direction / Altura da onda do vento da direção noroeste

P – Phosphorus / Fósforo

PCA/ACP – Principal Component Analysis / Análise de Componentes Principais

PERMDISP – Tests of homogeneity of dispersions / Testes de homogeneidade de dispersão

pH – Potential of hydrogen / Potencial hidrogeniônico

POC – Particulate organic carbon / Carbono orgânico particulado

Preci – Precipitation / Precipitação

R – Daily ranges of temperature / Intervalo diário de temperatura

Rap – Raphidophyceae

S – South / Sul

S – Simpson index / Índice de Simpson

Sd – Standard deviation / Desvio padrão

S-E – South-East / Sudeste

Sens. – Sensivity / Sensibilidade

SEWH – Wind wave height from South-East direction / Altura da onda do vento da direção sudeste

SHAPE – Perimeter / area ratio / Razão perímetro-área.

SHL2 – Sampling station / Estação de amostragem

SiO₂ – Silicon dioxide / Dióxido de silício

SpOcc – Species Occurrence Modeler / Modelador de Ocorrências de Espécies

SPSS – Statistical Package for the Social Sciences / Pacote estatístico para as ciências sociais

SRP – Soluble reactive phosphorus / Ortofosfato ou Fósforo solúvel reativo

SRSi – Soluble reactive silica / Sílica solúvel reativa

SS – Sum of squares / Soma dos quadrados

SSR – Sum of the square residuals / Soma dos quadrados residuais

S-W – South-West / Sudoeste

SWH – Wind wave height from South direction / Altura da onda do vento da direção sul

SWWH – Wind wave height from South-West direction / Altura da onda do vento da direção sudoeste

TN – Total nitrogen / Nitrogênio total

TDN – Total dissolved nitrogen / Nitrogênio dissolvido total

Temp – Water temperature / Temperatura da água

TEW – Total East Wind / Vento total do leste

THS – Taim Hydrological System / Sistema Hidrológico do Taim

TN/NT – Total nitrogen / Nitrogênio total

TNEW – Total North-East Wind / Vento total do nordeste

TNW – Total North wind / Vento total do norte

TNWW – Total North-West wind / Vento total do noroeste

TOC – Total organic carbon / Carbono orgânico total

Tol. – Tolerance / Tolerância

TP – Total phosphorus / Fósforo total

TSEW – Total South-East Wind / Vento total do sudeste

TSS – Total solid suspended / Sólidos suspensos totais

TSW – Total South Wind / Vento total do sul

TSWW – Total South-West wind / Vento total do sudoeste

Turb – Turbidity / Turbidez

TWW – Total West wind / Vento total do oeste

U –Uniform Model / Modelo Uniforme

UF – Unicellular flagellate / Unicelular flagelado

UNF – Unicellular non-flagellated / Unicelular não flagelado

Transp – Water transparency / Transparência da água

VSS – Volatile suspended solids / Sólidos suspensos voláteis

W – West / Oeste

WTemp – Water temperature / Temperatura da água

WV – Wind velocity / Velocidade do vento

WWH – Wind wave height from West direction / Altura da onda do vento da direção oeste

Xan – Xanthophyceae,

XT – Maximum temperature / Temperatura máxima

XWS – Maximal wind speed / Máxima velocidade do vento

Zyg – Zygnematophyceae.

SUMÁRIO

1. RESUMO.....	26
2. ABSTRACT.....	27
3. ESTRUTURA E DINÂMICA DO FITOPLÂNCTON EM DIFERENTES ESCALAS TEMPORAIS E ESPACIAIS EM AMBIENTES LÍMNICOS.....	28
3.1. INTRODUÇÃO.....	28
3.1.1. Abordagens funcionais do fitoplâncton.....	28
3.1.2. Resposta fitoplanctônica acerca de distúrbios em ecossistemas aquáticos.....	33
3.1.3. Padrões de distribuição das comunidades biológicas.....	35
3.2. OBJETIVO GERAL E ESTRUTURAÇÃO DA TESE.....	39
3.3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	41
4. CAPÍTULO 1. ENVIRONMENTAL DISSIMILARITY OVER TIME IN A LARGE SUBTROPICAL SHALLOW LAKE IS DIFFERENTLY REPRESENTED BY PHYTOPLANKTON FUNCTIONAL APPROACHES.....	53
4.1. APRESENTAÇÃO.....	53
4.2. ABSTRACT.....	54
4.3. INTRODUCTION.....	55
4.4. MATERIALS AND METHODS.....	58
4.4.1. Study area.....	58
4.4.2. Sampling, abiotic and biological variables.....	58
4.4.3. Data Analysis.....	60
4.5. RESULTS.....	62
4.6. DISCUSSION.....	64
4.7. CONFLICTS OF INTEREST.....	68
4.8. ACKNOWLEDGEMENTS.....	68
4.9. REFERENCES.....	69
5.0. SUPPLEMENTARY MATERIALS.....	90
5. CAPÍTULO 2. TAXONOMIC AND FUNCTIONAL NESTEDNESS PATTERNS OF PHYTOPLANKTON COMMUNITIES AMONG COASTAL SHALLOW LAKES IN SOUTHERN BRAZIL.....	95
5.1. APRESENTAÇÃO.....	95
5.2. ABSTRACT.....	96
5.3. INTRODUCTION.....	97
5.4. METHOD.....	101
5.4.1. Study area and sampling.....	101
5.4.2. Environmental variables.....	101
5.4.3. Landscape variables.....	102
5.4.4. Meteorological variables.....	103
5.4.5. Biological variables.....	103
5.4.6. Data analysis.....	104
5.4.6.1. Environmental spatial trend.....	104
5.4.6.2. Nestedness.....	104
5.4.6.3. Factors correlated to nestedness.....	105
5.4.6.4. Nested and idiosyncratic species.....	105
5.5. RESULTS.....	106

5.6. DISCUSSION.....	108
5.7. CONFLICTS OF INTEREST.....	112
5.8. ACKNOWLEDGEMENTS.....	112
5.9. REFERENCES.....	113
6.0. SUPPLEMENTARY TABLES.....	130
6. CAPÍTULO 3. PHYTOPLANKTON COMMUNITY VARIABILITY UNDER A STORM AND NON-STORM PERIODS IN A TEMPERATE DEEP LAKE (LAKE GENEVA, FRANCE-SWITZERLAND).....	132
6.1. APRESENTAÇÃO.....	132
6.2. ABSTRACT.....	133
6.3. INTRODUCTION.....	134
6.4. METHODS.....	137
6.4.1. Study area	137
6.4.2. Samplings	138
6.4.3. Meteorological data	139
6.4.4. Fetch and wave height estimation	139
6.4.5. Phytoplankton identification and quantification	140
6.4.6. Categorizing data periods	140
6.4.7. Ecological Indexes.....	140
6.4.8. Data Analysis.....	140
6. 5. RESULTS.....	143
6.5.1. Metereological data.....	143
6.5.2. Biological data.....	143
6.5.3. NPMR and MLR.....	145
6.5.3.1. Storm group (FG).....	145
6.5.3.2. Non-storm group (FG).....	145
6.5.3.3. Storm group (descriptor species).....	145
6.5.3.4. Non-storm group (descriptor species).....	146
6.6. DISCUSSION.....	146
6.7. CONFLICTS OF INTEREST.....	151
6.8. ACKNOWLEDGEMENTS.....	151
6.9. REFERENCES.....	152
7.0. SUPPLEMENTARY TABLES.....	169
7. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	188

3. Estrutura e dinâmica do fitoplâncton em diferentes escalas temporais e espaciais em ambientes límnicos

3.1. Introdução

Ecosistemas aquáticos são dinâmicos (Reynolds et al. 1993, Reynolds et al. 1997). No entanto, Hutchinson (1961) descreve o plâncton como uma comunidade rica em espécies competidoras, que vive um meio altamente homogêneo, ou seja, na coluna d'água de lagos e oceanos ("paradoxo do plâncton"). Esse paradoxo segue a premissa de que a comunidade planctônica estaria sendo continuamente perturbada por forças físicas e químicas, e os gradientes seriam insuficientes para o estabelecimento de um equilíbrio dinâmico estável (Benincà et al. 2008, Naselli et al. 2003). Isso levaria a ausência de equilíbrio, e seria o fator responsável pela manutenção de uma alta diversidade na comunidade planctônica. Além disso, a existência de condições de equilíbrio dinâmico nem sempre é garantida nos ecossistemas, que estão sujeitos a uma série de influências externas desde, por exemplo, entradas alóctones de nutrientes, até à variação de padrões climáticos (Graham & Vinebrook 2009; Kasprzak et al. 2017). Compreender a dinâmica por trás das diferentes formas com que a comunidade fitoplanctônica responde as influências internas e externas ao ambiente aquático são importantes para a gestão dos ecossistemas aquáticos.

3.1.1. Abordagens funcionais do fitoplâncton

Organismos fitoplanctônicos são precisos e confiáveis para indicar variações nas condições ambientais (Reynolds et al. 2002), devido à sua simplicidade e atributos muito bem definidos que determinam seu nicho ecológico, constituindo um sistema ideal para se testar abordagens baseadas em traços funcionais (Litchman et al. 2008). Com isso, a desconstrução da matriz fitoplanctônica geral em grupos, usando traços

biológicos para distinguir vários grupos funcionais dentro de uma comunidade biológica, pode ser mais previsível e útil para a detecção de padrões do que a estrutura geral da comunidade ou espécies descritoras (Heino & Peckarsky 2014). Estudos já mostraram que a distribuição e as atributos funcionais do fitoplâncton podem ser condicionadas pelo tamanho do lago e sua hidrodinâmica relacionada (Borics et al. 2016, Freitas-Teixeira et al. 2016). Nesse sentido, a classificação de organismos em grupos a partir de seus atributos é essencial para a descrição de comunidades, assim como para a gestão dos ambientes aquáticos (Reynolds et al. 2002).

Outro aspecto importante, que pode influenciar a comunidade fitoplanctônica, especialmente sua biodiversidade, e tem sido relacionado com a diversidade funcional do fitoplâncton, é a distribuição desigual de recursos, como luz e nutrientes, nos ambientes aquáticos (Reynolds 2006, Rangel et al. 2009, Crossetti et al. 2014). Isso, porque, a diversidade funcional é um componente importante da biodiversidade. A biodiversidade é quem governa e regula processos ecossistêmicos, influenciando no funcionamento dos ecossistemas (Hillebrand e Matthiessen 2009). Por isso, entender os mecanismos que a determinam é essencial para prever alterações nos ecossistemas.

A diversidade funcional pode ser medida através da amplitude e distribuição de valores de traços funcionais nas comunidades (Lavorel et al. 2008). Um traço é um substituto do desempenho do organismo, mas também pode ser definido como as características que influenciam no crescimento, reprodução e sobrevivência dos organismos (Violle et al. 2007). Embora as medidas da diversidade funcional muitas vezes não possam fornecer uma explicação detalhada sobre a riqueza de espécies, a exploração de traços funcionais pode permitir uma melhor compreensão dos mecanismos subjacentes às relações de funcionamento da biodiversidade-ecossistema (Behl et al. 2011). Podem, igualmente, indicar quais traços podem ser mais influentes na

produção da biomassa, que é pelo menos parcialmente controlada pela disponibilidade de recursos nos ecossistemas aquáticos (Vallina et al. 2014).

Contudo, a falta de um consenso comum quanto ao seu amplo conceito e o modo como deve ser calculada (Mouillot et al. 2005, Petchey & Gaston 2009), além do fato de que as medidas da diversidade funcional não são tão bem desenvolvidas como as da diversidade taxonômica (riqueza de espécies, índice de Shannon-Weiner) torna-se muitas vezes um problema. Em outras palavras, não existe uma medida simples, satisfatória ou padronizada de diversidade funcional (Tilman 2001).

Apesar disso, existem várias formas de medir essa diversidade funcional (Petchey and Gaston 2006). Duas medidas de diversidade funcional existentes são a “DF” (Petchey and Gaston 2006), e os traços funcionais de espécies (Norberg 2004), onde as características funcionais presentes em uma comunidade são as que determinam em grande parte as propriedades do ecossistema (Chapin et al. 2000. Hooper et al. 2005). A utilização de traços funcionais é uma abordagem que tem sido defendida por vários autores (Weithoff 2003, Litchman et al. 2010). Weithoff (2003) forneceu uma lista de atributos considerados importantes na definição de comunidades fitoplanctônicas, como tamanho, motilidade, capacidade para fixação de nitrogênio, demanda por sílica. Já a “DF” é o comprimento total do ramo de um dendrograma funcional, que mede a extensão da complementaridade entre os valores de traços das espécies, estimando a dispersão deles no espaço (Petchey & Gaston 2009). Segundo Williams (2001) a complementaridade é uma propriedade de conjuntos de objetos que existem quando pelo menos algumas das características funcionais em um conjunto de espécies diferem dos traços de outro conjunto de espécie, ou seja, diferenças maiores entre os valores de traços das espécies representam maior complementaridade de traços e “DF” maior. Essa métrica mede a diversidade em todas as escalas hierárquicas concomitantemente e inclui as pequenas diferenças funcionais entre espécies, não

contempladas pelos grupos funcionais, tais como a variação entre genótipos, populações, espécies e gêneros (Petchey & Gaston 2009). Além disso, é uma medida contínua e não categórica, evitando, assim, a delimitação arbitrária de variação contínua em grupos categóricos que ocorrem frequentemente quando se utiliza os grupos funcionais (Petchey & Gaston 2009).

Outra forma é reunir espécies em agrupamentos funcionais. Um dos sistemas de agrupamentos funcionais mais aceito e utilizado atualmente para o fitoplâncton, são os grupos funcionais de Reynolds et al. (2002) e atualizações de Padisák et al. (2009), baseado nas estratégias de sobrevivência, tolerância e sensibilidade dos organismos. Outro sistema, também bastante utilizado, são os grupos funcionais baseados na morfologia (MBFG) desenvolvido por Kruk *et al.* (2010), que leva em consideração as características morfológicas, incluindo, razão volume/área, máxima dimensão linear, presença/ausência de mucilagem, flagelo, aerótopos, heterocitos e estruturas silicosas. E, ainda, o sistema de grupos morfo-funcionais (MFG) de Salmaso e Padisák (2007). O MFG é um sistema baseado em critérios, que inclui características morfológicas e funcionais de taxa (tamanho e forma, motilidade, mixotrofia potencial, requisitos de nutrientes, presença de envelopes gelatinosos).

Segundo Salmaso & Padisák (2007), as diferentes estratégias de distintos organismos fitoplanctônicos são fortemente relacionadas às dimensões e formas geométricas. Características morfológicas são elementos essenciais que influenciam taxas de sedimentação (Padisák et al. 2003), taxas de crescimento (Tang 1995), eficiência na utilização de nutrientes e luz (Sommer 1984) e susceptibilidade à predação por herbívoros (Lehman 1988). Estes elementos, junto com a capacidade de regular a flutuabilidade na coluna d'água, com o requerimento de recursos específicos e a capacidade de obter fontes carbono e de nutrientes alternativos, representam fortes

fatores seletivos que são capazes de selecionar os melhores competidores sob diferentes restrições ambientais (Weithoff 2003).

A tentativa de agrupar o fitoplâncton em categorias para compreender sua estrutura e funcionalidade em diferentes condições ambientais não é recente (Brasil & Huszar 2011). Abordagens a partir de atributos funcionais corroboram o potencial preditivo da comunidade fitoplanctônica, e têm sido amplamente utilizadas para descrição de comunidades pelágicas de clima temperado (ex. Žutinić et al. 2014; Salmaso et al. 2015), tropicais (ex. Costa et al. 2009; Gemelgo et al. 2009) e subtropicais (ex. Pacheco et al. 2010; Bortolini et al. 2016). Brasil & Huszar (2011) concluem que esse esquema de classificação é uma potencial ferramenta para sintetizar os tipos de comunidades em ecossistemas aquáticos brasileiros, levando-se em consideração o tipo de ambiente e seu estado trófico. Muitos outros trabalhos já foram desenvolvidos utilizando diferentes abordagens funcionais (ex. Fonseca & Bicudo 2011, Crossetti et al. 2013, Bortolini et al. 2016, Rangel et al. 2016). No entanto, o uso de caracteres taxonômicos tem muitas desvantagens e algumas limitações, como os taxa podem incluir espécies com adaptações ecológicas muito diferentes, além dos caracteres semelhantes poderem evoluir de forma independente em linhagens diferentes (Brasil & Huszar 2011, Salmaso et al. 2015). Por isso, testar outras propostas de agrupamentos funcionais e avaliar qual delas é mais eficiente em prever a composição da comunidade fitoplanctônica a partir das condições ambientais é importante para a confiabilidade da interpretação dos resultados. Em face disso, em grandes lagos rasos, que possam apresentar alta variabilidade ambiental no espaço e no tempo, pode-se esperar que as abordagens funcionais sejam diferentemente sensíveis à variabilidade ambiental entre os sistemas.

3.1.2. Resposta fitoplanctônica acerca de distúrbios em ecossistemas aquáticos

A existência de condições de equilíbrio dinâmico nem sempre é garantida nos ecossistemas, que estão sujeitos a uma série de influências externas (Benincà et al. 2008, Shade et al. 2012) desde entradas alóctones de nutrientes, até à variação de padrões climáticos (Graham and Vinebrook 2009). As inter-relações mais sutis de espécies individuais com seus ambientes podem responder às mudanças impostas por eles (Reynolds et al. 1993), porém a principal dificuldade é o reconhecimento e a medição do distúrbio (Sommer et al. 1993). Em lagos profundos, por exemplo, as oscilações de temperatura determinam os eventos de estratificação e desestratificação e, conseqüentemente a circulação das águas do lago, que influenciam na distribuição e densidade do fitoplâncton (Wetzel 2001, Hampton et al. 2014). Quando a estratificação ocorre, como no verão, por exemplo, os nutrientes são rapidamente consumidos pelas algas, mas o epilímnio torna-se deficitário em nutrientes, iniciando-se rapidamente a sucessão na comunidade. Mas se ocorrer mistura, há novo ciclo de enriquecimento de nutrientes e uma nova sucessão algal (Wetzel 2001).

A estrutura de camadas verticais misturadas pela turbulência depende da velocidade e direção do vento, bem como da profundidade do ecossistema de água doce (Reynolds 1997). O processo contínuo de mistura turbulenta e estratificação de camadas de água, devido as diferentes densidades ocorre em lagos e reservatórios, influencia a riqueza de espécies, diversidade e equidade do fitoplâncton em lagos rasos, por exemplo (Padisák 1993, Padisák et al. 2003). A turbulência e a disponibilidade de recursos são reconhecidas como as variáveis mais importantes na determinação do fitoplâncton local (Margalef 1983, Reynolds 2006). Já se sabe que a turbulência em várias escalas estabelece o padrão de sucessão e distribuição espacial das comunidades aquáticas (Reynolds 1997), ou seja, mudanças temporais de assembleias pode ser resultado da

variabilidade ambiental e refletir a dinâmica sazonal do ecossistema (Schneck et al. 2011).

Com isso, a variabilidade climática, especialmente eventos climáticos, como tempestades, podem afetar significativamente as comunidades planctônicas, que são fundamentalmente dependentes dos processos que ocorrem dentro do ecossistema aquático, uma vez que são estruturadas tanto por fatores bióticos como abióticos (Townsend *et al.* 2003). As tempestades tendem a alterar a condição abiótica nesses ecossistemas, sejam eles rasos ou profundos, influenciando diretamente as comunidades biológicas (Kasprzak et al. 2017). As chuvas fortes podem, ainda, estimular taxa maior de crescimento do fitoplâncton, pois são capazes de explorar e o armazenamento de elevados insumos alóctones de carbono orgânico dissolvido (Weyhenmeyer et al. 2004) e nutrientes dissolvidos (Reynolds 1984). A perturbação aumenta a conectividade entre as diferentes camadas de água ou entre os ambientes, reabrindo a competição para outras espécies fitoplanctônicas, influenciando a ocorrência de estados de equilíbrio dessa comunidade. As tempestades associadas à mistura intensa podem aprofundar a termoclina do lago, redistribuição de recursos minerais e comunidades de plancton (Giling et al. 2017). E, embora, este aprofundamento, geralmente, volte aos níveis anteriores em dias ou semanas, outras mudanças podem persistir no ecossistema por muito mais tempo, como a menor transparência da água ou maior depleção de oxigênio e biomassa do fitoplâncton (Klug et al. 2012, Jennings et al. 2012, Kasprzak et al. 2017).

Além disso, o aquecimento global está ampliando a variabilidade climática, resultando em eventos climáticos extremos mais acentuados, como chuvas intensas, secas, ondas de calor do verão, e os ciclos de congelamento e descongelamento rápido (Jentsch et al. 2007). Estudos acerca de mudanças climáticas prevêem que os rios, lagos e reservatórios vão experimentar um aumento da temperatura, períodos mais intensos e

mais longos de estratificação térmica, hidrologia e carga de nutrientes alterada (Moss et al. 2011, Carey et al. 2012).

Nesse sentido, entendemos que as tempestades devem influenciar a estabilidade da comunidade fitoplanctônica, colocando à prova a capacidade de resistência e os mecanismos para sustentar a estabilidade, tais como o recrutamento de novas espécies (*turnover*). Com isso, podem ocorrer mudanças na composição do fitoplâncton, em termos de diversidade e estrutura funcional, causada pela ocorrência de eventos meteorológicos extremos, devido à perturbação da coluna d'água. Assim, para compreender os aspectos referentes à resiliência da comunidade fitoplanctônica diante de fenômenos tão recorrentes em reflexo às mudanças globais, é de extrema importância gerar conhecimento acerca das respostas do fitoplâncton em ambientes límnicos.

3.1.3. Padrões de distribuição das comunidades biológicas

A ecologia persiste na busca de uma padronização que explique a estruturação das comunidades biológicas (Özkan et al. 2013, Socolar et al. 2016). Pensa-se que há um conjunto de regras impostas a um banco regional de espécies que determinam a formação e manutenção das comunidades e definem os padrões de diversidade espacial e temporal (Sobral & Cianciaruso 2012). Ademais, estudos sobre padrões espaciais na organização de comunidades biológicas são, também, essenciais para descrever os padrões de distribuição e de diversidade de espécies em função de gradientes ambientais e geográficos (Logue et al. 2011). Isso inclui a heterogeneidade ambiental, que tende a promover a diversidade de espécies (Ricklefs & Schluter 1993). Ambientes com menor heterogeneidade ambiental podem abrigar comunidades com menor número de espécies que comunidades que ocorrem em ambientes mais heterogêneos (McAbendroth et al. 2005). Atualmente os estudos de diversidade transcorrem diferentes escalas, desde a escala local, que incluem a descrição da riqueza de espécies (diversidade alfa), as

diferenças na diversidade entre escalas temporais e espaciais (diversidade beta) e a diversidade regional (diversidade gama) (Jones et al. 2012).

A diversidade beta é uma das formas de se medir a diversidade em ecossistemas aquáticos, especialmente em estudos com metacomunidades (Anderson et al. 2011). Metacomunidades é um conjunto de assembleias locais ligadas entre si por dispersão de espécies, que potencialmente se relacionam (Vilmi et al. 2016). A variação na composição e na estrutura dessas assembleias entre diferentes localidades é resultado de fatores locais e regionais, que afetam a dispersão de organismos (Leibold et al. 2004, Logue et al. 2011). Algas planctônicas, por exemplo, respondem a variáveis ambientais locais, como nutrientes, condutividade, transparência da água, cobertura do solo e área (Ramos-Jiliberto et al. 2009, Soininen & Luoto 2012). A diversidade beta mede a variedade de espécies entre comunidades ao longo de gradientes (Baselga 2010), e pode ser explicada por *turnover* ou aninhamento (Harrison et al. 1992, Wojciechowski et al. 2017). O aninhamento ocorre quando a composição de espécies em comunidades pobres é um subconjunto da composição de espécies de comunidades ricas (Wright et al. 1998, Legendre 2014, Gianuca et al. 2017), ou seja, dar-se-á a perda gradual de espécies como consequência de qualquer fator que promova a desagregação ordenada de assembleias (Atmar & Patterson 1993, Wojciechowski et al. 2017). Espécies comuns ocorrem em todas as comunidades, enquanto que as espécies raras tendem a ocorrer apenas nas mais diversas (Patterson & Atmar 1986).

Existe uma série de filtros ambientais que podem gerar o aninhamento, sendo esses agrupados em quatro categorias: abundância, habitat, distância e área (Wright et al. 1998). A abundância pode gerar aninhamento se a espécie mais abundante for uma espécie regional, enquanto que o habitat pode gerar aninhamento se suas características forem aninhadas e, se as espécies apresentarem requisitos aninhados para essa característica em particular (Heino & Muotka 2005). Já a distância pode afetar o grau de

aninhamento se as localidades variarem em relação à distância de isolamento e as espécies diferirem quanto a sua capacidade de dispersão (Heino & Muotka 2005). O aninhamento também pode resultar de diferenças entre as espécies em relação às taxas diferenciais de colonização, probabilidade de extinção ou qualidade do habitat (Heino & Muotka 2005, Ulrich et al. 2009). Esses quatro filtros muitas vezes agem em conjunto para gerar um padrão de subconjunto aninhado, e a dificuldade é compreender a importância relativa desses diferentes filtros na determinação da composição das espécies em uma metacomunidade (Heino & Muotka 2005). Entretanto, através da avaliação do aninhamento em relação aos substitutos ambientais da colonização e extinção, é possível postular as causas do padrão de distribuição observado (Heino & Muotka 2005); o que é útil para a compreensão do processo estruturante das metacomunidades.

O aninhamento de uma metacomunidade muitas vezes pode ser baixo, especialmente, devido aos organismos muito pequenos, que são altamente dispersivos (McAbendroth et al. 2005; Soininen 2008). Assim, se espera que organismos com maior facilidade de dispersão, como bactérias ou algas (Finlay 2002), apresentem um menor grau de aninhamento do que táxons maiores. No entanto, o contrário muitas vezes, também, pode ser observado. O grau em que as assembleias estão aninhadas pode estar relacionado com as características locais, como o tamanho da área, amplitude de nicho, capacidade de dispersão das espécies presentes (Gianuca et al. 2017). Isso, por que o ambiente cumpre um papel importante na geração de padrões aninhados.

Organismos presentes nos mesmos locais, mas em diferentes níveis tróficos podem mostrar padrões concordantes de aninhamento (Fischer & Lindenmayer 2005; Louzada et al. 2010). No entanto, padrões concordantes não emergirão se as assembleias responderem a diferentes gradientes ambientais ou ao mesmo gradiente de diferentes formas (Longmuir et. al 2007), ou, ainda, se o aninhamento está relacionado a

eventos de colonização estocástica. As interações entre as espécies, também, podem contribuir para a concordância de padrões de aninhamento em muitos níveis tróficos (Longmuir et. al 2007).

Os padrões de aninhamento estão sendo bastante estudados em ecologia, uma vez que ganharam um novo ímpeto com o desenvolvimento de análises de redes de interação (Bascompte & Jordano 2007). Embora a análise de aninhamento tenha sido inicialmente desenvolvida para a distribuição de espécies em ilhas e áreas bem delimitadas (Patterson & Atmar 1987), a biota de um lago também pode ser estudada através desta abordagem, dadas as fortes semelhanças entre habitats insulares e lênticos. Outro fato importante, é que vários grupos de organismos, desde plantas vasculares (Zhao et al. 2015, Oldén and Halme 2016), invertebrados (Heino et al. 2009) e vertebrados (Patterson and Atmar 1986), assim como organismos planctônicos, como diatomáceas (Soininen 2008), por exemplo (Ramos-Jiliberto et al. 2009, Soininen and Kõngas 2012), podem ocorrer como subconjuntos aninhados (Heino & Muotka 2005, Soininen 2008). Estudos de padrões de aninhamento, também, estão sendo usados para examinar sequências ordenadas de extinções em ilhas e em paisagens fragmentadas (Ulrich et al. 2009). Além disso, se as associações estiverem aninhadas, as espécies raras podem ser conservadas simplesmente conservando os sítios mais ricos em espécies, pois provavelmente ocorrem nesses locais (Fleishman et al. 2002, Xu et al. 2015). E, através desses trabalhos, tem-se percebido que o aninhamento pode ser uma importante ferramenta para a conservação dos mais diversos ambientes (Fleishman et al. 2002).

Todavia, o aninhamento raramente é perfeito (Soininen e Kõngäs 2012) e a identificação e compreensão de espécies idiossincráticas (ou seja, espécies que não seguem o padrão aninhado) também é uma questão muito importante (Ulrich et al. 2009). A existência dessas espécies pode ser explicada, especialmente, por barreiras

geográficas e concorrência (Atmar e Patterson 1993). Para as comunidades de diatomáceas, por exemplo, já foi demonstrado que as espécies idiossincráticas atingiram distâncias geográficas maiores que as espécies aninhadas, e as associações dominadas por essas espécies parecem ter um volume maior do que as espécies locais (Soininen 2008).

Em razão do exposto acima, espera-se encontrar aninhamento como padrão de distribuição da comunidade fitoplanctônica, sendo que lagoas menos heterogêneas nas suas características ambientais, menos conectadas e com menor área devem apresentar comunidades que formam subconjuntos de comunidades mais ricas que ocorrem em lagoas mais heterogêneas, mais conectadas e de maior área.

3.2. Objetivo geral e estruturação da tese

Tendo em vista que a comunidade fitoplanctônica tende a variar em função do tempo e do espaço, o presente estudo teve por principal objetivo analisar a estrutura e dinâmica do fitoplâncton em diferentes escalas temporais e espaciais em ambientes límnicos, verificando o padrão de distribuição da comunidade, a sua estrutura funcional e as principais variáveis ambientais responsáveis por essa variação, incluindo, períodos de perturbações por tempestades. A compreensão desses processos é essencial para a gestão dos ecossistemas aquáticos. Dessa forma, o tema é trabalhado em três capítulos.

3.3. Referências bibliográficas

- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C. and Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14: 19–28
- Atmar, W. and Patterson, B. D. (1993). The measure of order and disorder in the

- distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96: 373-382.
- Bascompte, J., and P. Jordano. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38: 567–593.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19:134–143.
- Behl, S., Donval, A. and Stibor, H. (2011). The relative importance of species diversity and functional group diversity on carbon uptake in phytoplankton communities. *Limnology and Oceanography*, 56(2): 683–694.
- Benincà, E., Huisman, J., Heerkloss, R., Jöhnk, K. D., Branco, P., Van Nes, E. H., Scheffer, M. and Ellner, S. P. 2008. Chaos in a long-term experiment with a plankton community. *Nature*, 451(7180): 822–5.
- Borics, G., Tóthmérész, B., Várbiro, G., Grigorszky, I., Czébély, A. And Görgényi, J. (2016). Functional phytoplankton distribution in hypertrophic systems across water body size. *Hydrobiologia*, 764: 81–90.
- Bortolini, J. C., Moresco, G. A., Paula, A. C. M., Jati, S. and Rodrigues, L. C. (2016). Functional approach based on morphology as a model of phytoplankton variability in a subtropical floodplain lake: a long-term study. *Hydrobiologia*, 767: 151–163.
- Brasil, J. and Huszar, V. L. M. (2011). O papel dos traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. *Oecologia Australis*, 15: 799–834.
- Chapin, F. S., Zavelata, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M.C. and Diaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234–242.
- Costa, L. S., Huszar, V. L. M. and Ovalle, A. R. (2009). Phytoplankton functional groups in a tropical estuary: hydrological control and nutrient limitation. *Estuaries and Coasts*, 32: 508–521.

- Crossetti, L. O., Becker, V., Cardoso, L. S., Rodrigues, L. R., Costa, L. S. and Motta-Marques, D. (2013). Is phytoplankton functional classification a suitable tool to investigate spatial heterogeneity in a subtropical shallow lake? *Limnologica*, 43:157–163.
- Crossetti L. O., Schneck F., Freitas-Teixeira L. M. and 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.
- Finlay, B. J. (2002). Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296:1061–1063.
- Fischer, J. and Lindenmayer, D. (2005). Nestedness in fragmented landscapes: A case study on birds, arboreal marsupials and lizards. *Journal of Biogeography* 32: 1737–1750.
- Fleishman, E., Betrus, C., Blair, R. Mac Nally, R. and Murphy, D. (2002). Nestedness analysis and conservation planning: the importance of place, environment, and life history across taxonomic groups. *Oecologia* (Berlin), 133:78–89.
- 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.
- Freitas-Teixeira, L. M., Bohnenberger, J. E., Rodrigues, L. R., Schulz, U. H., Motta-Marques, D. and Crossetti, L. O. (2016). Temporal variability determines phytoplankton structure over spatial organization in a large shallow heterogeneous subtropical lake. *Inland Waters*, 6: 325-335.
- Gemelgo, M. C. P., Mucci, J. L. N. and Navas-Pereira, D. (2009). Population dynamics: seasonal variation of phytoplankton functional groups in Brazilian reservoirs (Billings and Guarapiranga, São Paulo). *Brazilian Journal of Biology*, 69: 1001–

1013.

- Gianuca, A. T., Declerck, S. A. J., Lemmens, P. and Meester, L. (2017). Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of β -diversity. *Ecology*, 98: 525 – 533.
- Giling, D. P., J. C. Nejstgaard, S. A. Berger, H. Grossart, G. Kirillin, A. Penske, M. Lentz, P. Casper, J. Sareyka and M. O. Gessner. (2017). Thermocline deepening boosts ecosystem metabolism: evidence from a large-scale lake enclosure experiment simulating a summer storm. *Global Change Biology*, 23: 1448–1462.
- Graham, M. D. and Vinebrooke, R. D. (2009). Extreme weather events alter planktonic communities in boreal lakes. *Limnology and Oceanography*, 54(6, part 2): 2481–2492.
- Hampton, S. E., D. K. Gray, L. R. Izmet'seva, M. V. Moore and T. Ozersky. (2014). The Rise and Fall of Plankton: Long-Term Changes in the Vertical Distribution of Algae and Grazers in Lake Baikal, Siberia. *Plos one*, 9: e88920.
- Harrison, S.; Ross, S. J., Lawton, J. H. (1992). Beta-diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61:151-158.
- Heino, J. and Muotka, T. (2005). Highly nested snail and clam assemblages in boreal lake littorals: Roles of isolation, area, and habitat suitability 1. *Ecoscience*, 12(1): 141–146.
- Heino, J., Mykra, H. and Muotka, T. (2009). Temporal variability of nestedness and idiosyncratic species in stream insect assemblages. *Diversity and Distributions*, 15: 198–206.
- Heino, J. and Peckarsky, B. L. (2014). Integrating behavioral, population and large-scale approaches for understanding stream insect communities. *Current Opinion in Insect Science*, 2: 7–13.
- Hillebrand H. and Matthiessen B. (2009). Biodiversity in a complex world:

- consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 12, 1405-1419.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. and Wardle, D. A.. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75: 3–35.
- Hutchinson, G. E. (1961). The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist*, 82 (95): 137–145.
- Jennings, E. S., Jones, L. Arvola, P. A. Staehr, E. Gaiser, I. D. Jones, K. C. Weathers, G. A. Weyhenmeyer, C. Chiu, and E. Eyto. (2012). Effects of weather-related episodic events in lakes: an analysis based on high-frequency data. *Freshwater Biology*, 57: 589–601.
- Jentsch, A., J. Kreyling and C. Beierkuhnlein. (2007). A new generation of climate-change experiments: Events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5: 365–374.
- Jones, S. E., Cadkin, T. A., Newton, R. J. and McMahon, K. D. (2012). Spatial and temporal scales of aquatic bacterial beta diversity. *Frontiers in Microbiology*, 3: 318.
- Kasprzak, P., Shatwell, P.T., Gessner, M. O., Gonsiorczyk, T., Kirillin, G., Selmecky G. and Padisák, J. 2017. Extreme weather event triggers cascade towards extreme turbidity in a clear-water lake. *Ecosystems*. In press.
- Klug, J. L., D.C. Richardson, H. A. Ewing, B. R. Hargreaves, N. R. Samal, D. Vachon, D.C. Pierson, A. M. Lindsey, D. M. O'donnell, S. W. Effler and K. C. Weathers. (2012). Ecosystem Effects Of A Tropical Cyclone on a Network of Lakes in Northeastern North America. *Environmental Science & Technology*, 46: 11693–11701.

- Kruk, C., Rodríguez-Gallego, L., Meerhoff, M., Quintans, F., Lacerot, G., Mazzeo, N., Scasso, F., Paggi, J. C., Peeters, E. T. H. and Scheffer, M. (2010). Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater Biology*, 54: 2628–2641.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A. and Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, 22: 134–147.
- Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23: 1324–1334.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 601–613.
- Lehman, J. T. (1988). Selective Herbivory and its Role in the Evolution of Phytoplankton Growth Strategies. In 'Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton'. (Ed C. D. Sandgren.) pp. 369–387. (Cambridge University Press: Cambridge, UK.).
- Litchman, E. and Klausmeier, C.A., 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 39: 615–39.
- Litchman, E., de Tezanos Pinto, P., Klausmeier, C.A., Thomas, M.K. and Yoshiyama, K. (2010). Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Hydrobiologia*, 653: 15–28.
- Logue, J., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H. and The Metacommunity Working Group. (2011). Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(9): 482–91.

- Longmuir, A., J. B. Shurin, and J. L. Clasen. (2007). Independent gradients of producer, consumer, and microbial diversity in lake plankton. *Ecology*, 88: 1663–1674.
- Louzada, J., T. Gardner, C. Peres, and J. Barlow. (2010). A multi-taxa assessment of nestedness patterns across a multiple-use Amazonian forest landscape. *Biological Conservation*, 143: 1102–1109.
- Mcabendroth, L., Foggo, A., Rundle, S. and Bilton, D. (2005). Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 74: 41–49.
- Margalef R. 1983. *Limnologia*. Barcelona: Omega.
- Moss, B., Kosten, S., Meerhoff, M., Battarbee, R. W., Jeppesen, E., Mazzeo, N., Havens, K., Lacerot, G., Liu, Z., Meester, L., Paerl, H. and Scheffer, M. (2011). Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters*, 1: 101–105.
- Mouillot, D., Mason, N. W. H., Dumay, O. and Wilson, J.B. (2005). Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, 142: 353–359.
- Naselli-Flores L., Padisák, P., Dokulil, Mt., Chorus, I. (2003). Equilibrium/steady-state concept in phytoplankton ecology. *Hydrobiologia*, 502: 395-403.
- Norberg, J. (2004). Biodiversity and ecosystem functioning: A complex adaptive systems approach. *Limnology and Oceanography*, 49(4, part 2): 1269–1277.
- Oldén, A. and Halme, P. (2016). Grazers increase β -diversity of vascular plants and bryophytes in wood-pastures. *Journal of Vegetation Science*: 27(6): 1084–1093.
- Özkan, K., Jeppesen, E., Søndergaard, M., Lauridsen, T. L., Liboriussen, L. and Svenning, J. C. (2013). Contrasting roles of water chemistry, lake morphology, land-use, climate and spatial processes in driving phytoplankton richness in the Danish landscape. *Hydrobiologia*, 710: 173–187.
- Pacheco, J. P., Iglesias, C., Meerhoff, M., Fosalba, C., Goyenola, G., Mello, F. T., García, S., Gelós, M. and García-Rodríguez, F. (2010). Phytoplankton community structure in five subtropical shallow lakes with different trophic status (Uruguay): a

- morphology-based approach. *Hydrobiologia*, 646: 187–197.
- Padisák, J. (1993). The influence of different disturbance frequencies on the species richness, diversity and equitability of phytoplankton in shallow lakes. *Hydrobiologia*, 249: 135-156.
- Padisák, J., Barbosa, F., Koschel, R., Krienitz, L. (2003). Deep layer cyanoprokaryota maxima in temperate and tropical lakes. *Archives Hydrobiologica Special Issues on Advanced Limnology*, 58: 175-199.
- Padisák, J., Crossetti, L. O. and Naselli-Flores, L. (2009). Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621: 1–19.
- Patterson, B. D. and Atmar, W. (1986). Nested subsets and the structure of insular mammal faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28: 65-82.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. (2009) Dendrograms and measures of functional diversity: a second instalment. *Oikos*, 118: 1118–1120.
- Ramos-Jiliberto, R., Oyanedel, J. P., Vega-Retter, C. and Valdovinos, F. S. (2009). Nested structure of plankton communities from Chilean freshwaters. *Limnologica*, 39: 319–324.
- Rangel, L. M., Silva, L. H. S., Arcifa, M. S. and Peticarrari, A. (2009). Driving forces of the diel distribution of phytoplankton functional groups in a shallow tropical lake (Lake Monte Alegre, Southeast Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 69: 75–85.
- Rangel, L. M., Soares, M. C. S, Paiva, R. and Silva, L. H. S. (2016). Morphology-based functional groups as effective indicators of phytoplankton dynamics in a tropical cyanobacteria-dominated transitional river–reservoir system. *Ecological Indicators*, 64: 217–227.
- Reynolds, C. S. (1984). The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge

University Press.

Reynolds, C. S. (1993). Scales of disturbance and their role in plankton ecology.

Hydrobiologia, 249: 157–171.

Reynolds, C. S., Padisák, J. and Sommer, U. (1993). Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton and the maintenance of species diversity: a synthesis.

Hydrobiologia, 249: 183–188.

Reynolds, C. S., and Irish, A. E. (1997). Modelling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs: the problem of *in-situ* growth rates. *Hydrobiologia*, 349: 5–17.

doi:10.1023/A:1003020823129.

Reynolds, C. S., Huszar, V. L. M., Kruk, C., Naselli-Flores, L. and Melo, S. (2002).

Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24: 417–428.

Reynolds, C.S., (2006). *The Ecology of Phytoplankton (Ecology, Biodiversity and Conservation)*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Ricklefs, R. E and Schluter, D. (1993). *Species diversity in ecological communities*.

University of Chicago Press, Chicago. 414 p.

Salmaso, N. and Padisák, J. (2007). Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany).

Hydrobiologia, 578: 97–112.

Salmaso, N., Naselli-Flores, L. and Padisák, J. (2015). Functional classifications and their application in phytoplankton ecology. *Freshwater Biology*, 60: 603–619.

Shade, A., H. Peter, S. D. Allison, D. L. Baho, M. Berga, H. Bürgmann, D. H. Huber, S. Langenheder, J. T. Lennon, J. B. H. Martiny, K. L. Matulich, T. M. Schmidt and J. Handelsman. (2012). Fundamentals of microbial community resistance and resilience. *Frontiers in Microbiology*, 417(3): 1–19.

Schneck, F., Schwarzbald, A., Rodrigues, S. C. and Mello, A. S. (2011). Environmental

- variability drives phytoplankton assemblage persistence in a subtropical reservoir. *Austral Ecology*, 36: 839–848.
- Sobral, F. L. and Cianciaruso, M. V. (2012). Estrutura filogenética e funcional de assem-bléias: (re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal*, 28: 617–631.
- Socolar J.B., Gilroy J.J., Kunin W.E. and Edwards D.P. (2016). How should Beta-Diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 67–80.
- Soininen, J. (2008). The ecological characteristics of idiosyncratic and nested diatoms. *Protist*, 159: 65–72.
- Soininen, J. and Kõngäs, P. (2012). Analysis of nestedness in freshwater assemblages—patterns across species and trophic levels. *Freshwater Science*, 31(4):1145–1155.
- Soininen, J. and Luoto, M. (2012). Is catchment productivity a useful predictor of taxa richness in lake plankton communities? *Ecological Applications*, 22(2): 624–633.
- Sommer, U., Padisák, J., Reynolds, C. S., Juhász-Nagy, P. (1993). Hutchinson's heritage: the diversity-disturbance relationship in phytoplankton. *Hydrobiologia*, 249: 1–8.
- Sommer, U. (1984). The paradox of the plankton: fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. *Limnology and Oceanography*, 29: 633–636.
- Tang, E. P. (1995). The allometry of algal growth rates. *Journal of Plankton Research*, 17: 1325–1335.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. In: *Encyclopaedia of Biodiversity* (ed. Levin, S.A.). Academic Press, San Diego, CA, pp. 109–120.
- Townsend, C. R.; M. Begon & J.L. Harper. (2003). *Fundamentos em ecologia*. Artmed, Porto Alegre.

- Ulrich, W., Almeida-Neto, M. and Gotelli, N. J. (2009). A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118: 3–17.
- Vallina, S. M., Follows, M. J., Dutkiewicz, S., Montoya, J. M., Cermeno, P. and Loreau, M. (2014). Global relationship between phytoplankton diversity and productivity in the ocean. *Nat. Commun.* 5.
- Vilmi, A., Tolonen, K. T., Karjalainen, S. M. and Heino, J. (2016). Metacommunity structuring in a highly-connected aquatic system: effects of dispersal, abiotic environment and grazing pressure on microalgal guilds. *Hydrobiologia*, doi: 10.1007/s10750-016-3024-z.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. and Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 116: 882-892.
- Weithoff, G. (2003). The concepts of 'plant functional types' and 'functional diversity' in lake phytoplankton – a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology*, 48: 1669–1675.
- Wetzel, R. G. (2001). *Limnologia: Lake and River Ecosystems*. Academic Press (3^a Ed.), 1006p.
- Weyhenmeyer, G. A., Willen, E., and Sonesten, L. (2004). Effects of an extreme precipitation event on water chemistry and phytoplankton in the Swedish Lake Malaren. *Boreal Environment Research*, 9: 409–420.
- White, P. S. and Pickett, S. T. A. (1985). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press.
- Williams, P. H. (2001). Complementarity. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. Levin, S.A.). Academic Press, San Diego, CA, pp. 813–829.
- Wojciechowski, J. Heino, J., Bini, L. M., and Padial, A. A. (2017). Temporal variation in phytoplankton beta diversity patterns and metacommunity structures across subtropical reservoirs. *Freshwater Biology*, doi: 10.1111/fwb.12899.

- Wright, D. H., Patterson, B. D., Mikkelsen, G. M., Cutler, A. and Atmar, W. (1998). A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113: 1–20.
- Xu, J., Sua, G., Xiong, Y., Akasaka, M., Molinos, J. G., Matsuzaki, S.S. and Wei, M.Z. (2015). Complimentary analysis of metacommunity nestedness and diversity partitioning highlights the need for a holistic conservation strategy for highland lake fish assemblages. *Global Ecology and Conservation*, 3: 288–296.
- Zhao, M., Geekiyanage, N., Xu, J., Khin, M. M., Nurdiana, D. R., Paudel, E. and Harrison, R. D. (2015). Structure of the Epiphyte Community in a Tropical Montane Forest in SW China. *PLoS One*, 10(4): e0122210, doi:10.1371/journal.pone.0122210.
- Žutinić, P., Gligora, U. M., Kralj, B. K., Plenković-Moraj, A. and Padisák, J. (2014). Morpho-functional classifications of phytoplankton assemblages of two deep karstic lakes. *Hydrobiologia*, 740: 147–166.

7. Considerações finais

O presente estudo utilizou diferentes amostragens, áreas de estudo distintas e estratégias para avaliar a estrutura e dinâmica do fitoplâncton em diferentes escalas temporais e espaciais em ambientes límnicos. Em razão disso, verificou o padrão de distribuição da comunidade fitoplanctônica, sua estrutura funcional e as principais variáveis limnológicas, meteorológicas e de paisagem correlacionadas, incluindo, períodos de perturbação por tempestades.

Os resultados deste estudo nos permitiram determinar algumas tendências e padrões:

Capítulo 1.

O primeiro estudo realizado, utilizando dados de 12 anos da Lagoa Mangueira nos confirmou um padrão taxonômico e funcional, já identificado em outros estudos nesse ambiente, em que cianobactérias apresentaram maior percentual de biomassa, seguido por algas de tamanho médio (classe III de MDL, 21-50 μm), taxa colonial não-flagelados (CNF), grupo funcional **K** *sensu* Reynolds, grupo VII (grandes colônias mucilaginosas) de acordo com os grupos funcionais baseados na morfologia e outras grandes colônias de Chroococcales de acordo com a classificação morfo-funcional.

O estudo nos permitiu, também, compreender que a dissimilaridade nas composições funcionais do fitoplâncton foi relacionada aos recursos primários do fitoplâncton, especialmente concentrações de sílica e transparência da água. Historicamente, a transparência na lagoa Mangueira segue um padrão espacial, com valores mais baixos em áreas diretamente afetadas pelo banhado ao norte e mais elevados junto aos bancos de macrófitas ao sul. Em relação à sílica, a necessidade de capturar luz e nutrientes, incluindo a sílica, é que impulsiona grande parte da especialização dos fotossensibilizadores, que pode ser expressa pelas suas capacidades funcionais. Todas estas categorias mostraram uma correlação positiva com a

condutividade. Frente a esse fato, nós pudemos observar que a lagoa apresenta tendência a alcalinidade, através dos valores de pH amostrados, o que pode aumentar a concentração de íons H^+ e OH^- . Além disso, a grande entrada de matéria orgânica em decomposição do banhado ao norte pode ser outro fator que influenciando na condutividade.

Apesar dos agrupamentos funcionais responderem de forma diferente a variabilidade ambiental da lagoa, as abordagens que levam em consideração, especialmente as características morfológicas selecionaram as mesmas variáveis ambientais (transparência e sílica), com exceção do MDL. No, entanto, apesar da dissimilaridade ambiental ter apresentado maior valor de correlação com o agrupamento GFBM, os GF's *sensu* Reynolds pareceu mais descritivo quanto à variabilidade ambiental na Lagoa Mangueira há longo prazo, pois selecionou outros nutrientes, além da sílica.

Enfim, o estudo nos permitiu, ainda, crer que a variabilidade ambiental na Lagoa Mangueira ao longo dos anos está fortemente condicionada às variações temporais (variabilidade anual) e não espaciais (Sul, Centro e Norte).

Capítulo 2.

O segundo estudo realizado nas 25 lagoas costeiras situadas no Sistema do Rio Tramandaí, identificou um padrão de distribuição aninhado na composição de espécies, grupos taxonômicos e classificação funcional baseada na morfologia *sensu* Kruk das comunidades de fitoplâncton presentes nas lagoas. O padrão aninhado foi especialmente correlacionado com variáveis ambientais indicativas do estado trófico da água. Com, isso, destacamos a importância do controle das concentrações de cianobactérias e nutrientes, bem como a manutenção da heterogeneidade ambiental neste sistema, a fim de manter a diversidade do fitoplâncton. Ainda mais, que essas lagoas sofrem excessiva

ação antropogênica e são responsáveis pela subsistência de várias cidades, através do abastecimento de água potável e lazer.

Outro fato relevante, é que contrariamente às nossas expectativas, a área e a conectividade dos lagos não foram correlacionadas com o aninhamento para a maioria dos conjuntos de dados testados. O que nos surpreendeu, pois o Sistema do Rio Tramandaí é altamente conectado. Em outros sistemas altamente conectados, como o nosso, a dispersão mostrou ser o principal fator no padrão de distribuição das comunidades fitoplanctônicas. Nesse caso, em sistemas de lagoas interligadas, esperaríamos maior riqueza e similaridade na composição de espécies entre lagoas próximas e, obviamente esperaríamos o contrário em sistemas isolados ou com baixa conectividade.

Dentre as variáveis de paisagens testadas, o coeficiente de variação da área foi a mais freqüentemente correlacionada com o aninhamento. Talvez porque quanto maior o coeficiente de variação de área, maior a área de margem utilizada durante as estações de seca e chuva e, portanto, maior a diversidade e / ou abundância de macrófitas. Conseqüentemente, a maior disponibilidade de habitats e / ou refúgios para as espécies de fitoplâncton. E, embora, tenhamos um conjunto muito amplo de variáveis descritivas, algum fator não medido pode ter um papel importante no padrão de distribuição aninhado das comunidades fitoplanctônicas, considerando as baixas correlações observadas com as variáveis ambientais e paisagísticas, tanto em relação à composição da espécie como aos grupos taxonômicos e funcionais. No entanto, os grupos funcionais baseados na morfologia mostraram correlações com as variáveis paisagísticas não demonstradas pelos outros conjuntos de dados testados, provando que os aspectos da funcionalidade ambiental não são determinados apenas quando a composição da espécie é considerada.

O baixo grau de aninhamento encontrado, nos leva a crer, que a conservação de apenas os sítios mais diversos pode não ser uma boa ferramenta para a conservação desses ambientes, uma vez que espécies raras, também, podem estar presentes em locais com menor riqueza de espécies. Além disso, as espécies aninhadas e idiosincráticas (espécies não aninhadas) responderam de forma diferente aos gradientes ambientais e geográficos, sugerindo limite de dispersão.

Enfim, o estudo abordou um tema extremamente importante para a conservação e manejo dos ecossistemas aquáticos, especialmente em um sistema lagunar costeiro muito peculiar formado por quarenta e uma lagoas que se comunicam com o mar, através de um estuário, as quais são responsáveis pela subsistência de várias cidades, através do abastecimento de água potável e lazer, como já mencionado acima. Além de outros processos ecossistêmicos essenciais para a manutenção da vida de diversos organismos tanto aquáticos como terrestres.

Capítulo 3.

O terceiro estudo realizado no Lago Genebra, situado entre França e a Suíça, foram observadas diferenças significativas de profundidade da termoclina, biomassa, diversidade e riqueza do fitoplâncton entre os períodos com tempestade e os períodos com ausência de tempestade, dependendo das concentrações de fósforo. Em geral, as principais variáveis preditoras selecionadas foram precipitação, velocidade e direção do vento. E, embora possamos evidenciar períodos de tempestade, através da identificação de mudanças na profundidade da termoclina, diferenças na biomassa, riqueza e diversidade do fitoplâncton, não podemos dizer com precisão que essas mudanças ocorreram devido a distúrbios físicos, aumento de fósforo ou ambos.

Como o padrão geral de condições ambientais e sucessão anual e sazonal da comunidade fitoplanctônica no Lago Genebra já foi muito bem descrito, podemos perceber outros fatores que podem ter influenciado nos resultados deste estudo, e que

não nos permitiram identificar com precisão os períodos com tempestade e os períodos com ausência de tempestade, através das espécies descritoras e grupos funcionais *sensu* Reynolds. Durante o período estudado, ocorreram alterações no estado trófico do lago, e outros trabalhos já concluíram que essas mudanças causaram alterações na distribuição vertical do fitoplâncton no lago Genebra. Foi concluído, que essas mudanças podem ter sido induzidas pelas concentrações de fósforo e disponibilidade de luz, uma vez que ocorreram especialmente na comunidade fitoplanctônica de verão, onde as espécies adaptadas à baixa intensidade luminosa estariam sendo recrutadas. Mudanças, como essas podem ser o resultado da variabilidade ambiental, refletindo na dinâmica sazonal do ecossistema.

Em razão do exposto acima, podemos concluir que a compreensão da estrutura e dinâmica, bem como dos fatores ambientais que influenciam as comunidades fitoplanctônicas em diferentes escalas temporais e espaciais em ambientes límnicos, nos auxilia a minimizar impactos das mudanças ambientais, das ações antropogênicas e assegurar a continuidade dos serviços ecossistêmicos e a qualidade dos recursos hídricos.