



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Dissertação de Mestrado

REDUNDÂNCIA FUNCIONAL EM COMUNIDADES FITOPLANCTÔNICAS DE
LAGOAS COSTEIRAS DO SUL DO BRASIL

DANIELA HOSS

Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil
Fevereiro de 2016

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

REDUNDÂNCIA FUNCIONAL EM COMUNIDADES FITOPLANCTÔNICAS DE
LAGOAS COSTEIRAS DO SUL DO BRASIL

Daniela Hoss

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof^a. Dr^a. Luciane O. Crossetti
Coorientador: Prof. Dr. Leandro Duarte

Comissão Examinadora

Prof. Dr^a. Fabiana Schneck
Prof. Dr. Luiz U. Hepp
Prof. Dr^a. Sandra Müller

Porto Alegre, 25 de fevereiro de 2016

(Criar)

Escreve

Apaga

Escreve

Apaga

Se apega a uma ideia

faz dela objetivo

Para pra pensar

e volta a apagar

Até que enfim

Nasce

Criar é dor sem fim

Flagelo da mente

lado A e lado B

Inspiração

Fruto da carne

e da razão

Fruto do peito

da alma

da

paixão

Agradecimentos

Esta dissertação é fruto de uma etapa de aprendizado e de inserção no mundo fascinante da ecologia. Para expressar meu sincero reconhecimento a todos que de alguma forma fizeram parte desse caminho, gostaria de agradecer:

À Capes, pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul e ao Ceclimar, pelo apoio logístico e financeiro, que viabilizaram esse projeto de mestrado.

Aos excelentes ajudantes de campo, Fernando Luz e Manoel, foi tão bom trabalhar com diversão!

Especialmente, agradeço aos meus orientadores, Luciane Crossetti e Leandro Duarte. Obrigada pelos ensinamentos, críticas e incentivo.

Obrigada a todos os professores, que fizeram parte da minha formação acadêmica.

À Silvana, por estar sempre disponível para ajudar.

À amiga, colega e companheira do maior laboratório do PPG em Ecologia, Karine, obrigada por todas as horas compartilhadas no microscópio, pelas discussões, pela amizade e pelo companheirismo de sempre.

Ao Vanderlei Debastiani, por todas as conversas e pela extraordinária vontade de ajudar. A minha vida estatística ficou bem mais fácil ao longo desses dois anos, obrigada!

À minha amiga sempre tão presente, Luciana Menezes. Por todas as horas de descontração, pelo suporte científico e debates sobre os assuntos mais diversos. Valeu Luci!

À Paula, meu sincero obrigada. Só um abraço bem apertado para conseguir explicar!

Aos amigos Alejandra, Elisa, Fernando Luz, Gabriel, Rita, Taís, Thiago, Tiago Shizen. Foi bom contar com vocês!

Ao meu tio Augusto, por ser uma inspiração. Uma pessoa incrível, um pesquisador talentoso e dedicado (e modesto), admirável!

Ao Fábio, pelo incentivo e amor. Obrigada por sempre me lembrar que a vida é uma aventura.

E finalmente, família. Obrigada aos meus pais, Maria Helena e Vitor, pelo total apoio às minhas escolhas e por tornarem sempre tudo mais fácil para mim. À minha irmã, Gabriela, por tudo o que uma irmã pode ser. E jamais poderia deixar de lado o meu orelhudo Kelvin e a Alby, meus peludos amados do coração. Enfim, eu amo vocês. Todos maravilhosos e importantes e partes dessa minha trajetória.

SUMÁRIO

Lista de Figuras	6
Lista de Tabelas	7
Resumo Geral	8
Introdução Geral	10
Referências	14
Capítulo 1: Fósforo e nitrogênio afetam a redundância funcional fitoplanctônica em lagoas costeiras subtropicais, sul do brasil	17
Resumo.....	18
Abstract	19
Introdução.....	20
Métodos.....	26
Resultados	30
Discussão.....	38
Considerações finais.....	43
Agradecimentos.....	44
Referências bibliográficas	45

Lista de Figuras

- Figura 1:** Sistema de estudo das lagoas costeiras no sul do Brasil (Estado do Rio Grande do Sul). As lagoas amostradas no presente estudo estão numeradas e coloridas em azul.26
- Figura 2:** Análise de componentes principais das variáveis ambientais médias coletadas em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015. Legenda: Bac – Bacupari, Cac – Caconde, Cid – Cidreira, Gen – Gentil, Ita – Itapeva, Pas – Passo, Qua – Quadros, Tra – Tramandaí, do – oxigênio dissolvido, an – nitrogênio amoniacal, transp – transparência, wt – temperatura da água, nit – nitrito, op – ortofosfato, tbd – turbidez, tp – fósforo total, cond – condutividade, tn – nitrogênio total, nta - nitrato.....31
- Figura 3:** Número médio de espécies fitoplanctônicas em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015. Legenda: Bac – Bacupari, Cac – Caconde, Cid – Cidreira, Gen – Gentil, Ita – Itapeva, Pas – Passo, Qua – Quadros, Tra – Tramandaí.....32
- Figura 4:** Biomassa ($\text{mm}^3 \cdot \text{L}^{-1}$) média de espécies fitoplanctônicas em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015. Legenda: Bac – Bacupari, Cac – Caconde, Cid – Cidreira, Gen – Gentil, Ita – Itapeva, Pas – Passo, Qua – Quadros, Tra – Tramandaí.....32
- Figura 5:** Biomassa ($\text{mm}^3 \cdot \text{L}^{-1}$) das espécies fitoplanctônicas dominantes em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 201533
- Figura 6:** Correlações entre (a) Diversidade Funcional e Riqueza de espécies, (b) Redundância Funcional e Riqueza de espécies e (c) Redundância Funcional e Diversidade Funcional, para espécies fitoplanctônicas em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015.....35
- Figura 7:** Diversidade funcional de espécies fitoplanctônicas média em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015. Legenda: Bac – Bacupari, Cac – Caconde, Cid – Cidreira, Gen – Gentil, Ita – Itapeva, Pas – Passo, Qua – Quadros, Tra – Tramandaí.....35
- Figura 8:** Redundância funcional de espécies fitoplanctônica média em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015. Legenda: Bac – Bacupari, Cac – Caconde, Cid – Cidreira, Gen – Gentil, Ita – Itapeva, Pas – Passo, Qua – Quadros, Tra – Tramandaí.....36

Lista de TABELAS

Tabela 1: Variáveis abióticas utilizadas como preditoras da comunidade fitoplanctônica. As coletas foram realizadas entre outubro de 2014 e março de 2015, em nove lagoas costeiras subtropicais no sul do Brasil.....	28
Tabela 2: Valores mínimos, máximos, média e desvio padrão das variáveis abióticas coletadas em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015	30
Tabela 3: Variação dos atributos funcionais. Valores mínimos, máximos, média e desvio-padrão das variáveis abióticas coletadas em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015. Legenda: CE = cenóbio, CF = colonial flagelado, CNF = colonial não flagelado, FI = filamentosos, UF = unicelular flagelado e UNF = unicelular não flagelado. O atributo forma de vida está quantificado na tabela conforme a riqueza de espécies	34
Tabela 4: Modelos Lineares Mistos representando o efeito das variáveis ambientais na redundância funcional fitoplanctônica (baseada em atributos) em nove lagoas costeiras no subtropicais, sul do Brasil. Os modelos estão ordenados pelo Critério de Informação Akaike (AIC)	37
Tabela 5: Modelos Lineares Mistos representando o efeito das variáveis ambientais na redundância funcional fitoplanctônica (baseada nos grupos funcionais de Reynolds) em nove lagoas costeiras no subtropicais, sul do Brasil. Os modelos estão ordenados pelo Critério de Informação Akaike (AIC).....	37

RESUMO GERAL

A manutenção da diversidade de espécies é um tema central em ecologia, e compreender de que forma as diferentes espécies contribuem aos ecossistemas implica em conhecer os compartimentos da funcionalidade ecológica. A forma como a relação entre função e taxonomia influencia uma comunidade depende do grau de redundância funcional que existe nessa comunidade. Para tanto, são consideradas funcionalmente redundantes as espécies que contribuem da mesma forma aos serviços ecossistêmicos. A redundância funcional prevê que espécies podem desempenhar papéis equivalentes no funcionamento do ecossistema, conferindo assim uma medida de segurança a distúrbios caso a riqueza de espécies seja reduzida. Em sistemas aquáticos, a comunidade fitoplanctônica desempenha um papel ecológico de manutenção de processos primários, como o fluxo de energia. Entretanto, o conhecimento sobre quais fatores são determinantes para o sucesso dessas comunidades em regiões subtropicais permanece escasso. Nessa perspectiva, o objetivo do presente trabalho foi identificar quais fatores ambientais são determinantes para a redundância funcional fitoplanctônica em lagoas costeiras subtropicais. Conduzimos este estudo em nove lagoas do litoral norte do Rio Grande do Sul, sul do Brasil. Avaliamos a comunidade fitoplanctônica do ponto de vista funcional para definir o grau de redundância funcional nessas lagoas. Para determinar quais fatores foram determinantes para as comunidades, realizamos a seleção de modelo lineares mistos. Neste trabalho, a riqueza taxonômica mostrou ser uma boa indicadora da diversidade funcional e ambas estiveram positivamente relacionadas com a riqueza de espécies nas comunidades fitoplanctônicas das lagoas estudadas. Maiores valores de redundância funcional estiveram relacionados a maiores concentrações dos nutrientes fósforo e nitrogênio. Dessa forma, a redundância

funcional fitoplanctônica parece ser influenciada pelas variáveis ambientais ligadas à trofia, uma vez que fica evidente a sua relação com nutrientes essenciais ao fitoplâncton.

Palavras-chave: nutrientes, diversidade funcional, variáveis ambientais, algas, atributos, riqueza taxonômica

INTRODUÇÃO GERAL

A variação espacial na biodiversidade de espécies fascina ecólogos, evolucionistas e biogeógrafos. Essa variação tem sido tipicamente caracterizada com base em padrões de riqueza de espécies (Hillebrand, 2004), sendo um dos principais objetivos da ecologia entender quais os fatores que determinam a distribuição espacial e temporal das espécies (Preston 1960, Rosenzweig 1995, Jenkins & Ricklefs 2011). Por definição, espécies são filogeneticamente singulares. Da perspectiva ecossistêmica, entretanto, elas raramente o são. A composição de atributos funcionais de uma comunidade é provavelmente o fator biótico mais relevante ao funcionamento ecossistêmico (Diaz et al., 2007), uma vez que as espécies variam tanto em suas características quanto na contribuição aos processos ecossistêmicos (Naeem, 2002).

A forma e a intensidade de como as espécies se distribuem num ambiente é determinante à estabilidade ecossistêmica e aos processos de resiliência, o que pode ser uma medida de segurança ao ambiente (Walker 1995). Para acessar essa relação entre espécies e ambiente, o conceito de redundância funcional (RF) está no cerne da questão relacionando alterações em funções ecossistêmicas com a perda de espécies. A RF se baseia na observação de que algumas espécies desempenham funções semelhantes em comunidades e ecossistemas, e podem, portanto, ser substituíveis com pouco impacto sobre processos ecossistêmicos (Lawton & Brown 1993). Apesar de ser um tema relativamente recente na ecologia, suas raízes remontam ao conceito de guildas ecológicas (Root 1967), em que as espécies estão agrupadas com base em semelhanças no que elas fazem dentro das comunidades.

Após interpretações equivocadas de que a RF significaria que extinções locais poderiam ocorrer em ambientes com espécies funcionalmente redundantes sem

decorrer em problemas ao ecossistema em questão (Walker 1995), hoje a RF é um seguro às funções ambientais, e serve como ferramenta de auxílio a programas de manejo ambiental (Johanson et al., 2013).

A RF foi proposta por Walker (1992) e é definida como uma fração da diversidade de espécies não expressa pela diversidade funcional (de Bello, 2007; Pillar et al., 2013). São consideradas funcionalmente redundantes as espécies que contribuem da mesma forma para o funcionamento do ecossistema (produtividade primária, decomposição, ciclagem de nutrientes) (Walker, 1992).

A RF deriva das habilidades compensatórias das espécies e de certo modo equivalentes dentro dos grupos funcionais, e é uma garantia para a manutenção de processos ecossistêmicos no caso de perturbações extinguiem espécies, o que seria compensado pela presença de espécies que são funcionalmente similares, mas diferem nas suas respostas a mudanças em fatores ambientais ou distúrbios (Walker, 1992, Naeem, 1998, Yachi & Loreau, 1999, Elmqvist et al., 2003).

Existem estudos sobre RF com diversos grupos de organismos. Estudos com animais, por exemplo, têm mostrado que situações de distúrbio intermediário apresentam maior RF (Dimitriadis et al., 2012, Luck et al., 2013, Woodcock et al., 2014). Estudos realizados com plantas são em maioria de cunho experimental (e.g. Elahi & Sebens, 2013, Bueno et al., 2013, Joner et al., 2011), por exemplo, um estudo traz o tema da dispersão e a importância da complementaridade associada à redundância dos organismos dispersores, como fatores chave à manutenção desse processo. Para organismos de ecossistemas aquáticos continentais, estudos que abordam a RF restringem-se aos invertebrados bentônicos (Boersma et al., 2014) e bactérias (Comte et al., 2013). Nesses estudos, os autores destacaram que uma alta RF pode fornecer proteção contra alterações ambientais.

O fitoplâncton é uma importante garantia na manutenção de processos de base da teia alimentar, como o fluxo de energia. Embora a classificação de grupos funcionais para estes organismos seja consolidada por diversos estudos, essa ferramenta de diversidade funcional não faz referência às garantias de funcionamento dos ecossistemas, pois até então tem ignorado a RF.

A estrutura dos grupos funcionais de fitoplâncton, bem como a abundância de suas espécies varia muito de acordo com as condições ambientais, principalmente luz e disponibilidade de nutrientes (Reynolds, 1997). A ampla gama de formas e tamanhos de células observadas em espécies que habitam ambientes semelhantes (Margalef, 1978, Smayda, 1980) indica uma relação direta entre morfologia e fisiologia nas espécies fitoplanctônicas (Lewis, 1976, Sournia, 1982). Como a distribuição de populações de fitoplâncton é consequência de interações entre os ciclos de vida das espécies e as propriedades seletivas do sistema em que ocorrem, Margalef (1978) concebeu um modelo no qual as concentrações de nutrientes e turbulência são os principais fatores que determinam a composição de espécies do fitoplâncton marinho.

A classificação funcional de espécies fitoplanctônicas, proposta por Reynolds et al. (2002), é uma importante ferramenta de poder preditivo (Marinho & Huszar, 2002, Kruk et al., 2002, Silva, 2004, Crossetti & Bicudo, 2005), que vem sendo utilizada para determinar o estado ecológico de ambientes aquáticos (Padisák et al., 2006). Os diferentes grupos funcionais fitoplanctônicos apresentam heterogeneidade morfológica e fisiológica dos atributos indispensáveis ao seu sucesso ecológico. E fornecem importantes informações sobre os ambientes aquáticos e sua limnologia, constituindo ferramentas importantes ao monitoramento e manejo desses ecossistemas (Crossetti & Bicudo, 2008).

É importante compreender quais fatores governam as comunidades fitoplanctônicas, sua organização e dinâmica, pois a sua composição impacta no funcionamento de ecossistemas aquáticos e no clima global (Litchman & Klausmeier, 2008). Ainda, o fitoplâncton é considerado um excelente sistema modelo para compreender questões ecológicas fundamentais devido ao seu reduzido tamanho, curto ciclo de vida, grande número de populações e fácil controle em condições experimentais (Sommer et al., 1993, Litchman & Klausmeier, 2008). Entretanto, pouco se sabe sobre fatores que determinam a função e a estrutura das comunidades fitoplanctônicas em lagos rasos subtropicais (Kruk et al., 2009).

O presente estudo foi realizado em nove lagoas, localizadas num cordão arenoso que compreende 41 lagoas costeiras no sul Brasil. Estas lagoas são na maior parte rasas e de água doce com profundidades médias de 1,5 metros ($\pm 0,35$ m) (Schwarzbold & Schafer, 1984) com diferentes tipos de interconexões e uma única ligação para o oceano através do canal de saída do estuário do rio Tramandaí. As lagoas estão situadas numa planície costeira de origem holocênica (ca. 5000 BP) e foram formadas como um sistema de barreira de lagoa após uma série de regressões e transgressões marinhas (Schwarzbold & Schafer, 1984, Tomazelli et al., 2000).

REFERÊNCIAS

- Boersma, K. S., Bogan, M. T., Henrichs, B. A., & Lytle, D. A. (2014) Invertebrate assemblages of pools in arid-land streams have high functional redundancy and are resistant to severe drying. *Freshwater Biology* 59: 491-501.
- Bueno, R. S., Guevara, R., Ribeiro, M. C., Culot, L., Bufalo, F. S., & Galetti, M. (2013). Functional redundancy and complementarities of seed dispersal by the last neotropical megafrugivores. *PloS One* 8(2), e56252.
- Comte, J., Fauteux, L., & Del Giorgio, P. A. (2013) Links between metabolic plasticity and functional redundancy in freshwater bacterioplankton communities. *Frontiers in Microbiology* 4: 1-11.
- Crossetti, L. O., & Bicudo, C. E. M. (2005) Structural and functional phytoplankton responses to nutrient impoverishment in mesocosms placed in a shallow eutrophic reservoir (Garças Pond), São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* 541: 71-85.
- Crossetti, L. O., & Bicudo, C. E. M. (2008) Phytoplankton as a monitoring tool in a tropical urban shallow reservoir (Garças Pond): the assemblage index application. *Hydrobiologia* 610: 161-173.
- de Bello, F., Leps, J., Lavorel, S., & Moretti, M. (2007) Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology* 8: 163-170.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646-655.
- Dimitriadis, C., Evagelopoulos, A., & Koutsoubas, D. (2012) Functional diversity and redundancy of soft bottom communities in brackish waters areas: Local vs regional effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 426: 53-59.
- Elahi, R., & Sebens, K. P. (2013) Experimental removal and recovery of subtidal grazers highlights the importance of functional redundancy and temporal context. *PloS One* 8: e78969.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., & Norberg, J. (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 488-494.
- Hillebrand, H., D. Dürseken, D. Kirschiel, U. Pollingher & T. Zohary, 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-424.
- Jenkins, D. G. & Ricklefs, R. E. (2011) Biogeography and ecology: two views of one world. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 366: 2331-2335.
- Johansson, C. L., van de Leemput, I. A., Depczynski, M., Hoey, A. S. & Bellwood D. R. (2013) Key herbivores reveal limited functional redundancy on inshore coral reefs. *Coral Reefs* 32:963-972.
- Joner, F., Specht, G., Müller, S. C., & Pillar, V. D. (2011) Functional redundancy in a clipping experiment on grassland plant communities. *Oikos* 120 (9), 1420–1426.

- Kruk, C., Mazzeo, N., Lacerot, G., & Reynolds, C. S. (2002) Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. *Journal of Plankton Research* 24(9): 901-912.
- Kruk, C., Rodríguez-Gallego, M. Meerhoff, F. Quintans, G. Lacerot, N. Mazzeo, F. Scasso, J. C. paggi, E. T. H. M Peeters & S. Marten (2009) Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater Biology* 54: 2628-2641.
- Lawton, J. H., & Brown, V. K. (1993) Redundancy in ecosystems. Pages 255–270 in E. D. Schulze, and H. A. Mooney, editors. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer Verlag, New York.
- Lewis, W. M. J. (1976) Surface to volume ratio: implications for phytoplankton morphology. *Science* 192: 885-887.
- Litchman, E., & Klausmeier, C. A. (2008) Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39(1), 615–639.
- Luck, G. W., Carter, A., & Smallbone, L. (2013) Changes in bird functional diversity across multiple land uses: interpretations of functional redundancy depend on functional group identity. *PloS One*, 8(5), e63671.
- Margalef, R. (1978) Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1: 493–509.
- Marinho, M. M., & Huszar, V. L. M. (2002) Nutrient availability and physical conditions as controlling factors of phytoplankton composition and biomass in a tropical reservoir (southeastern Brazil). *Archiv für Hydrobiologie* 153(3) 443-468
- Naeem, S. (1998) Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12(1), 39–45.
- Naeem, S. (2002) Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology* 83(10): 2925–2935.
- Padisák, J., Borics, G., Grigorszky, I., & Soróczki-Pintér, E. (2006) Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: the assemblage index. *Hydrobiologia*: 553, 1-14.
- Pillar, V. D., Blanco, C. C., Müller, S. C., Sosinski, E. E., Joner, F., & Duarte, L. D. S. (2013) Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science* 24(5): 963-974.
- Preston, F. W., 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology* 41: 611-627.
- Reynolds, C. S. (1997) Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory. Pp. 223-247. In: O. Kinne (ed.). *Excellence in Ecology*. Oldendorf, Ecology Institute Publisher
- Reynolds, C. S., Huszar, V. L. M., Kruk, C., Naselli-Flores, L., & Melo, S. (2002) Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24 (5): 417-428.
- Root, R. B., (1967) The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.

- Rosenzweig, M. L. (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schwarzbold, A. & Schäfer, A. (1984) Gênese e morfologia das lagoas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. *Amazoniana* 9: 87-104.
- Silva, L. H. S. (2004) Fitoplâncton de um pequeno reservatório eutrófico (Lago Monte Alegre, Ribeirão Preto, SP): dinâmica temporal e respostas à ação do zooplâncton e peixes. Tese de Doutorado. Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro. 219 p
- Smayda T. J. (1980) Phytoplankton species succession. In: Morris I., editor. *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Oxford: Blackwell; 1980. p. 493-570.
- Sommer, U., Gaedke, U., & Schweizer, A. (1993) The first decade of oligotrophication in Lake Constance II. The response of phytoplankton taxonomic composition. *Oecologia* 93 (2): 276-284.
- Sournia A. (1982) Form and function in marine phytoplankton. *Biological Review* 57: 347-394.
- Tomazelli, L. J., Dillenburg, S. E. & Villwock, J. A. (2000) Late quaternary geological history of Rio Grande do Sul coastal plain, southern Brazil. *Revista Brasileira de Geociências* 30: 474–476
- Walker, B. (1992) Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology*, 6: 18-23.
- Walker, B. (1995) Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology* 9 (4): 747-752.
- Woodcock, B., Harrower, C., Redhead, J., Edwards, M., Vanbergen, A. J., Heard, M. S., & Pywell, R. F. (2014) National patterns of functional diversity and redundancy in predatory ground beetles and bees associated with key UK arable crops. *Journal of Applied Ecology* 51(1): 142–151.
- Yachi, S., & Loreau, M. (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 1463-1468.

Capítulo 1*

FÓSFORO E NITROGÊNIO AFETAM A REDUNDÂNCIA FUNCIONAL FITOPLANCTÔNICA EM LAGOAS COSTEIRAS SUBTROPICAIS, SUL DO BRASIL

Daniela Hoss¹, Leandro Duarte¹, Luciane Crossetti¹

¹ Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

*Esse manuscrito será submetido ao periódico "Hydrobiologia" (qualis CAPES B1, fator de impacto 2.275) e se encontra formatado nas normas dessa.

FÓSFORO E NITROGÊNIO AFETAM A REDUNDÂNCIA FUNCIONAL FITOPLANCTÔNICA EM LAGOAS COSTEIRAS SUBTROPICAIS

Daniela Hoss, Leandro Duarte, Luciane Crossetti

RESUMO

A manutenção da diversidade de espécies é um tema central em ecologia, e compreender de que forma as diferentes espécies contribuem aos ecossistemas implica em conhecer os compartimentos da funcionalidade ecológica. A forma como a relação entre função e taxonomia influencia uma comunidade depende do grau de redundância funcional que existe nessa comunidade. Para tanto, são consideradas funcionalmente redundantes as espécies que contribuem da mesma forma aos serviços ecossistêmicos. A redundância funcional prevê que espécies podem desempenhar papéis equivalentes no funcionamento do ecossistema, conferindo assim uma medida de segurança a distúrbios caso a riqueza de espécies seja reduzida. Em sistemas aquáticos, a comunidade fitoplanctônica desempenha um papel ecológico de manutenção de processos primários, como o fluxo de energia. Entretanto, o conhecimento sobre quais fatores são determinantes para o sucesso dessas comunidades em regiões subtropicais permanece escasso. Nessa perspectiva, o objetivo do presente trabalho foi identificar quais fatores ambientais são determinantes para a redundância funcional fitoplanctônica em lagoas costeiras subtropicais. Conduzimos este estudo em nove lagoas do litoral norte do Rio Grande do Sul, sul do Brasil. Avaliamos a comunidade fitoplanctônica do ponto de vista funcional para definir o grau de redundância funcional nessas lagoas. Para determinar quais fatores foram determinantes para as comunidades, realizamos a seleção de modelo lineares mistos. Neste trabalho, a riqueza taxonômica mostrou ser uma boa indicadora da diversidade funcional e ambas estiveram positivamente relacionadas com a riqueza de espécies nas comunidades fitoplanctônicas das lagoas estudadas. Maiores valores de redundância funcional estiveram relacionados a maiores concentrações dos nutrientes fósforo e nitrogênio. Dessa forma, a redundância funcional fitoplanctônica parece ser influenciada pelas variáveis ambientais ligadas à trofia, uma vez que fica evidente a sua relação com nutrientes essenciais ao fitoplâncton.

Palavras-chave: nutrientes, diversidade funcional, variáveis ambientais, algas, atributos, riqueza taxonômica

PHOSPHOROUS AND NITROGEN CONTENT AFFECT FUNCTIONAL REDUNDANCY OF PHYTOPLANKTON IN SUBTROPICAL SHALLOW LAKES

Daniela Hoss, Leandro Duarte, Luciane Crossetti

ABSTRACT

The maintenance of species diversity is a central theme in ecology, and understanding how the different species contribute to ecosystem functioning implies understanding the ecological functionality of compartments. The way the relation between function and taxonomy influences a community depends on the degree of functional redundancy existence in a community. Species are considered functionally when contributing equally to ecosystem services. Functional redundancy implies that species may play similar roles in ecosystem functioning, thus providing a measure of security to disturbances in case of species richness decreases. In aquatic ecosystems, the phytoplankton community provides an important guarantee for the maintenance of primary productivity, such as energy flow. However, knowledge about which are the driving forces to the success of these communities in subtropical regions remains scarce. From this perspective, the objective of this study was to identify which environmental factors determine the phytoplankton functional redundancy in subtropical shallow lakes. We conducted this study in nine lakes in the northern coast of Rio Grande do Sul, southern Brazil. We evaluate the phytoplankton community from the functional point of view to define the degree of functional redundancy in these lakes. To determine which factors were determinant to these communities, we conducted a selection of mixed linear models. Higher functional redundancy values were related to higher concentrations of phosphorus and nitrogen nutrients. Here, the taxonomic richness seems to be a good indicator of functional diversity, and both were positive related to taxonomic richness. Higher values of functional redundancy were related higher concentrations of nitrogen and phosphorous. In this way, functional Redundancy of phytoplankton community seems to be influenced by variables strictly related to trophic.

Key-words: nutrients, functional diversity, environmental variables, algae, traits, taxonomic richness

INTRODUÇÃO

A importância da diversidade de espécies para a manutenção das comunidades e ecossistemas está entre os assuntos mais discutidos em Ecologia (MacArthur, 1955, Walker, 1992, Fonseca & Ganade, 2001). As características estruturais de um ecossistema natural são constituídas sob uma vasta amplitude de funções ecológicas (Fonseca & Ganade, 2001), sendo expressas na diversidade funcional das comunidades biológicas.

Os atributos funcionais capturam dimensões importantes da biodiversidade no funcionamento dos ecossistemas, além de serem relativamente fáceis de se avaliar (Gaucherand & Lavorel, 2007). Os atributos devem refletir efeitos das espécies nos aspectos funcionais de ecossistemas, como a produção primária, processos biogeoquímicos e decomposição (Friedel et al., 1988). Para o fitoplâncton, estudos já demonstraram que atributos morfológicos refletem relações entre estes atributos e variáveis associadas a funções ecossistêmicas. Por exemplo, os atributos morfológicos têm relação com a produtividade e a decomposição, entre outras (Kruk et al., 2010).

Atributos de utilização de luz e nutrientes e os de evitação de herbivoria, são correlacionados significativamente com o tamanho das células (Banse, 1976, Shuter 1978, Sterner 1989, Finkel, 2001, Litchman et al., 2007, Litchman & Klausmeier, 2008,). Assim, o tamanho celular é um atributo que sintetiza o nicho ecológico fitoplanctônico (Litchman & Klausmeier, 2008). A forma de vida está relacionada à resistência ao pastejo e a habilidades competitivas. A resistência ao pastejo é muitas vezes obtida através do aumento do tamanho das células, ou por formação de colônias, o que acaba por reduzir a habilidade competitiva por nutrientes, criando um *trade-off* (Reynolds, 1988), isto é, se perde a capacidade competitiva intraespecífica e

interespecífica ao se evitar a herbivoria (Yoshida et al., 2004, Litchman & Klausmeier, 2008). A razão S/V influencia na captação de luz e nutrientes, bem como na liberação de metabólitos indesejados. A seleção natural e a competição influenciam nessa relação (Scholander, 1955), isto é, a pressão seletiva afeta as dimensões de volume e a razão S/V. Todas as espécies fitoplanctônicas possuem plasticidade morfológica no que diz respeito a tamanho e forma, e este é um fator determinante relacionado à captura de luz (Lewis, 1976).

Num trabalho recente, se identificou que a morfologia do fitoplâncton respondeu à melhoria das condições de luz com maior razão S/V e baixa variabilidade morfológica (Kruk et al., 2015), mostrando um padrão envolvendo meio ambiente, morfologia e produção primária. O aumento da razão S/V favorece a captação de luz e absorção de nutrientes (Lewis, 1976, Reynolds, 1987, Kirk, 2010). Neste sentido, a seleção da razão S/V, indicadora da relação entre taxas metabólicas e ambiente, sugere que as relações morfológicas entre as espécies fitoplanctônicas são moduladas por variáveis ambientais ligadas à captação de luz e aquisição de nutrientes.

Fatores ambientais podem ser considerados filtros ambientais, em que os indivíduos que tenham atributos específicos – atributos de resposta – estão aptos a entrar numa comunidade e persistir (Keddy 1992). Diferentes conjuntos de atributos de resposta a fatores ambientais (e.g., recursos e distúrbios) são reconhecidos em plantas (Chapin et al., 1993, Grime et al., 1997, Lavorel & Garnier, 2002, Ackerly 2004). Por exemplo, a idade de maturidade, taxa de crescimento relativo das mudas, forma de crescimento, altura da parte aérea, são traços de resposta ao fogo (Lavorel & Garnier, 2002). Para animais foi proposto que a resposta do desempenho de todo o organismo a uma variável ambiental fosse chamada de "desempenho ecológico" (Violle et al., 2007). Para o fitoplâncton, é possível mensurar atributos que são

claramente de resposta (ver Figura 1 de Litchman & Klausmeier 2008), como exemplo, a fotossíntese, o tamanho celular e a forma

Sabe-se que a intensidade da relação entre diversidade taxonômica e funcional dependem do grau de redundância funcional (RF) que há na comunidade (Walker, 1992, Lawton & Brown, 1994, Walker, 1995, Naeem, 1998). O conceito de RF foi proposto por Walker (1992) e pode ser definido como uma fração da diversidade de espécies não expressa pela diversidade funcional (de Bello et al., 2007). São consideradas funcionalmente redundantes as espécies que contribuem da mesma forma para o funcionamento ecossistêmico (*e.g.* produtividade primária, decomposição, ciclagem de nutrientes) (Walker, 1992). O nível de RF em comunidades naturais modula como um ecossistema é afetado pela extinção local de espécies, de forma que as extinções podem originar efeitos menores se as espécies possuem funções ecológicas similares, mas um grande efeito se essas possuem funções diferentes (Fonseca & Ganade, 2001).

A RF deriva das habilidades compensatórias e equivalentes das espécies dentro dos grupos funcionais e é uma garantia para a manutenção de processos ecossistêmicos caso perturbações extingam espécies. Essas extinções seriam compensadas pela presença de diferentes espécies que são funcionalmente similares, (Walker, 1992, Naeem, 1998, Yachi & Loreau, 1999). Ou seja, quanto mais espécies constituírem os grupos funcionais de um dado ecossistema, maior será sua RF. Caso ocorram extinções randômicas, quanto maior a RF do ecossistema, menor será a perda de grupos funcionais (Fonseca & Ganade, 2001). Dessa forma, a redundância de espécies dentro dos tipos funcionais assegura a diversidade funcional de um ecossistema frente às perturbações e perdas de espécies (Joner et al., 2011).

A relação entre diversidade funcional e riqueza de espécies varia entre as comunidades, podendo ser alta ou baixa (Díaz & Cabido, 2001, Petchey et al., 2007). Uma alta RF pode ocorrer quando a riqueza específica é alta, mas a diversidade funcional é baixa devido à sobreposição dos atributos das espécies. Neste caso, a perda de algumas espécies não necessariamente resulta na perda de diversidade funcional ou na perturbação do funcionamento do ecossistema (assumindo que a perda de espécies é aleatória). A RF pode ser baixa quando muitas espécies em uma comunidade são funcionalmente únicas (sem sobreposição de atributos) e neste caso, a perda de espécies tem grandes implicações para o funcionamento ecossistêmico. No entanto, pouco se sabe sobre como a RF varia entre os gradientes ambientais para as diferentes dimensões da funcionalidade, como riqueza funcional e RF (Luck et al., 2013).

Existem estudos sobre RF para diversos organismos. Com animais, por exemplo, se tem mostrado que em situações de distúrbio intermediário há maior RF (Luck et al., 2013, Dimitriadis et al., 2012, Woodcock et al., 2014). Estudos realizados com plantas são em maioria de caráter experimental e evidenciam a importância de uma alta RF em comunidades sob pressão de pastejo (e.g. Joner et al., 2011, Elahi & Sebens, 2013), ou a relação entre complementaridade e RF (Bueno et al., 2013). Trabalhos realizados com invertebrados identificaram que comunidades com alta RF são menos impactadas por situações de secas extremas e fragmentação de habitat (Boersma et al., 2014), e que a RF é o resultado de filtros ambientais que limitam a diversidade de atributos (Bêche & Statzner, 2009). Ainda, concluiu que a mudança na diversidade funcional foi igual à mudança na riqueza específica, resultando numa RF igual a zero (Petchey et al., 2007).

Já em ambientes aquáticos, são menos frequentes os estudos enfocando a RF. Os resultados do estudo realizado por Johansson et al. (2013) em uma barreira de corais australiana indicam que os ambientes mais sensíveis aos distúrbios ambientais apresentam menor RF. Analisando um gradiente de recursos, Comte & Giorgio (2010) encontraram um aumento na RF de bacterioplâncton ao longo da metacomunidade. Também em ambientes marinhos, a abundância de espécies planctônicas frente a distúrbios ambientais diminuiu, entretanto, devido à alta RF, a comunidade se manteve estável (Hjorth et al., 2007). Em contraposto, estudos que abordem a RF fitoplanctônica em ambientes de água doce são escassos (Cant et al., 2010, Hu et al., 2013, Hassan 2015) e não utilizam métricas para quantificá-la. Entretanto, esse fato também ocorre em estudos com outros organismos, o que dificulta a comparação entre estudos (Pillar et al., 2013).

Em sistemas de água doce, a comunidade fitoplanctônica é um descritor essencial da qualidade da água, devido à sua ampla diversidade funcional e ecológica (Reynolds et al., 2002). O fitoplâncton é a base de quase todas as teias alimentares em ecossistemas aquáticos, além de ser essencial em processos ecológicos e biogeoquímicos (Arrigo, 2005). Apesar da notável importância, pouco se sabe sobre fatores que determinam o funcionamento e a estrutura das comunidades fitoplanctônicas em lagos rasos subtropicais (Kruk et al., 2009). Os diferentes grupos fitoplanctônicos apresentam heterogeneidade morfológica, fisiológica e funcional de atributos indispensáveis para seu sucesso ecológico, fornecendo informações importantes sobre os ambientes aquáticos e sua limnologia, constituindo ferramentas substanciais ao monitoramento e manejo desses ecossistemas (Crossetti & Bicudo, 2008).

Neste contexto, nossos objetivos foram I – Identificar os atributos funcionais do fitoplâncton e a partir das suas relações com variáveis ambientais, identificar um atributo ótimo em lagoas costeiras subtropicais; II – Compreender as relações entre DF e RF nas lagoas e; III– Identificar quais variáveis ambientais mais influenciam a RF nessas lagoas costeiras

MÉTODOS

O presente estudo foi conduzido em nove lagoas costeiras (**Figura 1**) que fazem parte do cordão arenoso litorâneo do sul do Brasil ($29^{\circ}22'12.68''$ e $30^{\circ}32'55.06''$ S; $49^{\circ}48'16.19''$ e $50^{\circ}25'39.94''$ W). Escolhemos as lagoas por representarem um gradiente ambiental de variáveis físicas e químicas, onde o único canal de comunicação permanente com o mar é o estuário do rio Tramandaí (Schwarzbold & Schäfer, 1984). Realizamos as amostragens entre outubro de 2014 e março de 2015, época de maior produtividade fitoplanctônica, devido às maiores temperaturas (Reynolds, 2006). Mensalmente, coletamos água na subsuperfície da região pelágica (10 cm de profundidade) de cada lagoa para as análises abióticas e bióticas, totalizando 54 unidades amostrais.

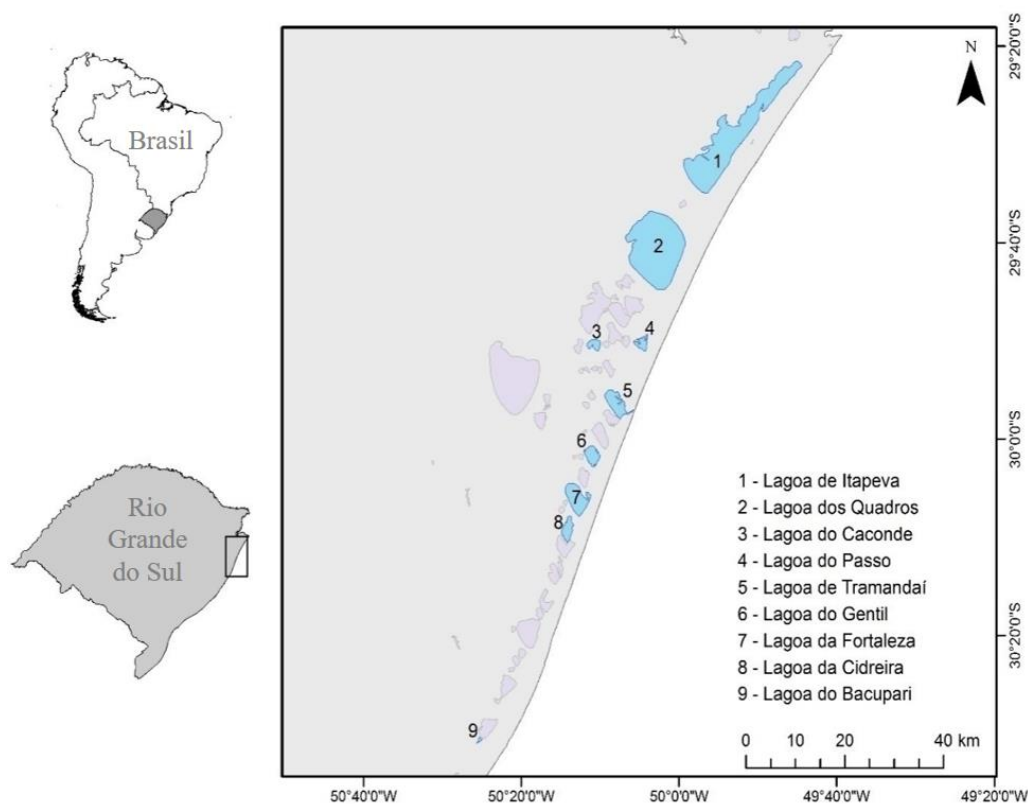


Figura. 1 Sistema de estudo das lagoas costeiras no sul do Brasil (Estado do Rio Grande do Sul). As lagoas amostradas no presente estudo estão numeradas e coloridas em azul.

Obtivemos as variáveis preditoras (**Tabela 1**) para cada unidade amostral. Dessas, registramos *in situ* a temperatura, o oxigênio dissolvido, o pH e a condutividade.

Fixamos as amostras de água para as análises qualitativas com formol a 5 % (Bicudo, 1990); as quantitativas, fixamos com lugol acético a 1%. A partir das amostras qualitativas, identificamos as espécies taxonomicamente em estereomicroscópio óptico. O fitoplâncton foi contado de acordo com Utermöhl (1958); o tempo de sedimentação seguiu Lund et al. (1958). A biomassa (mg.L^{-1}) foi estimada a partir do biovolume. As espécies fitoplanctônicas foram classificadas em grupos funcionais de acordo com Reynolds et al. (2002) e Padisák et al. (2009).

Para cada unidade amostral, estimamos a biomassa, calculada como o volume individual das espécies, multiplicado pela concentração de indivíduos para posterior construção da matriz **B**. Classificamos as espécies fitoplanctônicas de duas formas: I) conforme os grupos funcionais de Reynolds (Reynolds et al., 2002, Padisak et al., 2009) e II) conforme os atributos funcionais tamanho (μm), volume (μm^3), relação superfície volume (S/V) e forma de vida (unicelular não flagelado, unicelular flagelado, colonial flagelado, colonial não flagelado e filamentoso), todos relacionados à função ecológica de aquisição de nutrientes, fotossíntese e herbivoria (Litchman & Klausmeier, 2008).

Para calcular a RF, construímos as matrizes de espécies por lagoa em cada evento amostral (**W**) e a das médias dos atributos funcionais descritores das espécies (**B**) (ver Pillar et al., 2013). A diversidade funcional (Gini-Simpson, ver Pillar et al., 2013) da comunidade fitoplanctônica foi acessada a partir dos atributos funcionais "tamanho", "volume", "razão S/V" e "forma de vida", todos descritos por variáveis contínuas exceto o último, que é formado por variáveis categóricas, e "grupo

funcional", variável categórica. Calculamos a RF de duas formas: somente com os atributos funcionais e somente com os grupos funcionais de Reynolds. Utilizamos o pacote *SYNCSA* (Debastiani & Pillar, 2012) no programa R (R Core Team, 2015).

Tabela 1: Variáveis abióticas utilizadas como preditoras da comunidade fitoplanctônica. As coletas foram realizadas entre outubro de 2014 e março de 2015, em nove lagoas costeiras subtropicais no sul do Brasil.

Parâmetro	Metodologia	Referência	Limite de detecção
Condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	Sonda	-	-
Fósforo total (mg L^{-1})	Colorimetria	NBR 12772/92	0,02
Nitrato (mg L^{-1})	Colorimetria	-	0,001
Nitrito (mg L^{-1})	Colorimetria	Standard Methods 22 nd	0,02
Ortofosfato (mg L^{-1})	Colorimetria	NBR 12772/92	0,02
O ₂ dissolvido (mg L^{-1})	Sonda	-	-
pH	Sonda	-	-
Sólidos totais (mg L^{-1})	Gravimetria	Standard Methods 22 nd	0,01
Temperatura da água °C	Sonda	-	-
Transparência m	Disco de Secchi	-	-
Turbidez NTU	Nefelometria	Standard Methods 22 nd	0,02

Apesar de taxonomicamente diferentes, as espécies apresentam similaridades funcionais em suas respostas a um dado conjunto de variáveis ambientais (Pillar & Sosinski, 2003). Para verificar a existência de um atributo funcional ótimo, que maximizasse essa correlação entre o ambiente (variáveis ambientais) e os atributos funcionais, utilizamos um método baseado em análise de cluster, que indica qual atributo revela um desempenho mais associado às variáveis ambientais em questão. Este método está implementado no programa *SYNCSA* (v.2.9.1, Pillar 2002).

Para avaliar as relações entre riqueza taxonômica e diversidade funcional, riqueza taxonômica e RF, e entre diversidade funcional e RF, realizamos correlações utilizamos o pacote *stats* no programa R (R Core Team, 2015).

Para testarmos se a RF foi maior em lagoas maiores, realizamos análises de regressão linear entre RF e área, a partir dos dados de área das lagoas retirados de Guimarães et al.(2014). Para tanto utilizamos o pacote *stats* no programa R (R Core Team, 2015).

E finalmente, a relação entre a RF e as variáveis ambientais foi examinada a partir da construção de modelos aditivos lineares mistos (LMMs) de distribuição de erro Gaussiana, onde consideramos as variáveis ambientais como efeitos fixos e as lagoas e os meses como efeitos aleatórios. Selecionamos as variáveis ambientais para os modelos a partir da PCA e com base em variáveis abióticas determinantes para o sucesso fitoplanctônico (Reynolds, 2006). Para classificar os modelos concorrentes, utilizamos os valores do Critério de Informação de Akaike (AIC). Consideramos como o "melhor modelo" o que apresentou menor valor de AIC e classificamos os modelos restantes de acordo com as diferenças em seus valores de AIC (Johnson & Omland, 2004). Consideramos os modelos com valores de $\Delta AIC \leq 2$ como tendo suporte empírico substancial (Burnham & Anderson, 2002). Além disso, assumimos como pouco prováveis os modelos com pesos Akaike $\leq 0,01$ (Johnson & Omland, 2004). Construimos os modelos utilizando o pacote *lme4* (Bates et al., 2015), para o AIC utilizamos o pacote MuMIn (Barton, 2015), e para testar a significância dos modelos com $\Delta AIC \leq 2$, utilizamos o pacote *piecewiseSEM* (Lefcheck, 2015), todos no programa R (R Development Core Team, 2015). A fim de verificarmos as possíveis diferenças entre as abordagens no cálculo da RF, comparamos os modelos gerados a partir dos atributos funcionais com os modelos gerados com base nos grupos funcionais.

RESULTADOS

As análises descritivas das variáveis abióticas são dadas na Tabela 2.

Avaliamos a partir da análise multivariada de componentes principais (PCA) as principais tendências entre as lagoas estudadas e as variáveis ambientais (Figura 2). A análise resumiu 59,35% da variabilidade conjunta dos dados nos dois primeiros eixos (Figura 3). No lado direito do primeiro componente principal (33,86 %), estão principalmente fósforo total, nitrogênio amoniacal, condutividade, nitrato e pH. Este componente se relacionou às lagoas Itapeva, Quadros, Passos e Tramandaí. Para o segundo componente principal (25,49 %) nitrito e turbidez foram as mais importantes e estiveram principalmente relacionadas à lagoa dos Quadros.

Tabela 2: Valores mínimos, máximos, média e desvio-padrão das variáveis abióticas coletadas em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015.

Variável	Mínimo	Máximo	Média	DP
Condutividade elétrica ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	10,800	6490,000	473,580	1271,228
Nitrato (mg L^{-1})	0,001	2,807	0,106	0,409
Nitrito (mg L^{-1})	0,000	0,117	0,007	0,016
Oxigênio dissolvido (mg L^{-1})	6,561	12,791	9,251	1,113
Ortofosfato (mg L^{-1})	0,000	0,026	0,007	0,006
pH	6,130	8,240	7,076	0,463
Fósforo total (mg L^{-1})	0,002	0,063	0,018	0,014
Transparência (m)	0,22	4,8	0,10	0,887
Turbidez (NTU)	0,000	122,000	14,702	20,302
Temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$)	20,660	32,000	25,573	2,547

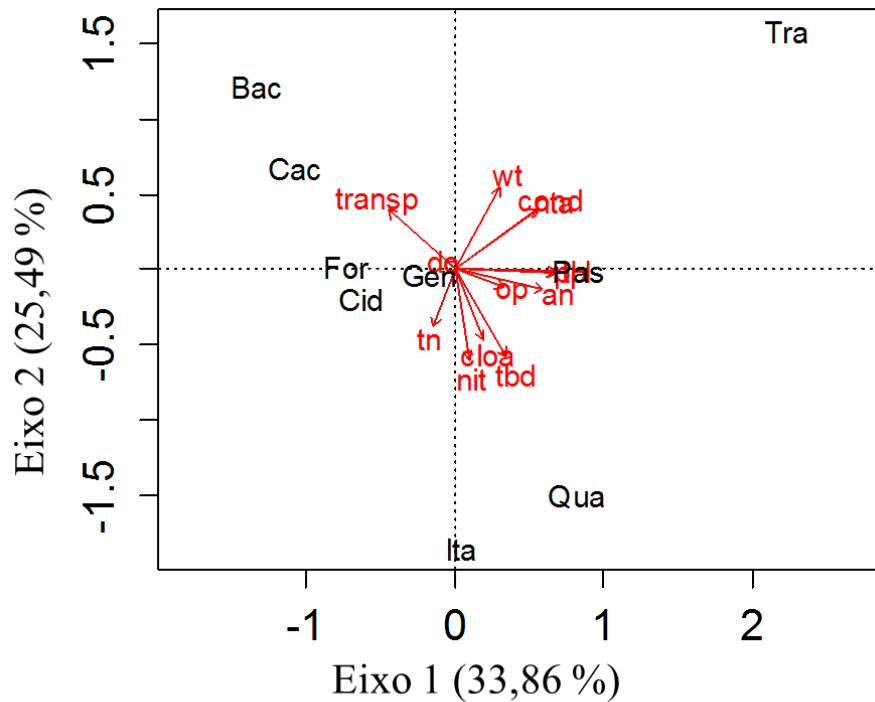


Figura 2: Análise de componentes principais das variáveis ambientais médias coletadas em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015. Legenda: Bac – Bacupari, Cac – Caconde, Cid – Cidreira, Gen – Gentil, Ita – Itapeva, Pas – Passo, Qua – Quadros, Tra – Tramandaí, do – oxigênio dissolvido, an – nitrogênio amoniacal, transp – transparência, wt – temperatura da água, nit – nitrito, op – ortofosfato, tbd – turbidez, tp – fósforo total, cond – condutividade, tn – nitrogênio total, nta - nitrato.

Contamos 173 espécies, distribuídas em 16 classes. Os grupos mais representativos foram Chlorophyceae, Cyanobacteria e Bacillariophyceae, com respectivamente 44, 32 e 22 espécies. As lagoas que apresentaram as maiores riquezas taxonômicas foram Caconde, Gentil e Bacupari, enquanto que as menores riquezas foram encontradas nas lagoas Passos e Quadros (Figura 3).

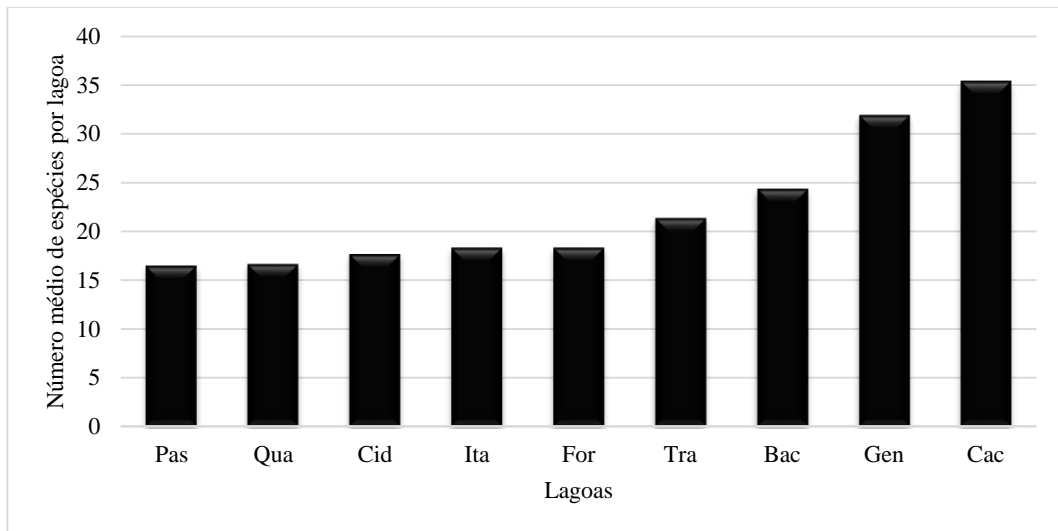


Figura 3: Número médio de espécies fitoplanctônicas em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015. Legenda: Bac – Bacupari, Cac – Caconde, Cid – Cidreira, Gen – Gentil, Ita – Itapeva, Pas – Passo, Qua – Quadros, Tra – Tramandaí.

Quanto à biomassa média fitoplanctônica, encontramos o maior valor na Lagoa dos Quadros e os menores valores nas lagoas de Cidreira e Bacupari (Figura 4).

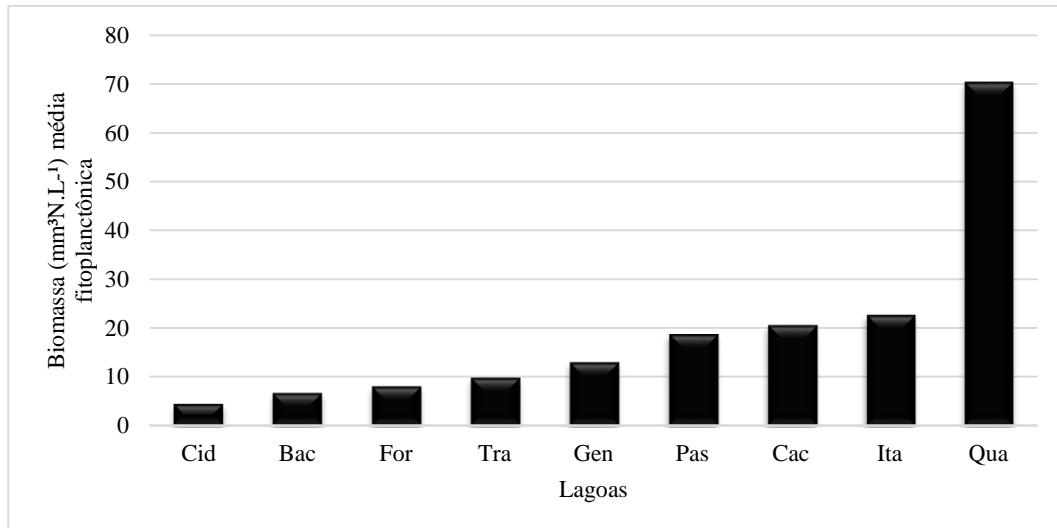


Figura 4: Biomassa ($\text{mm}^3 \cdot \text{L}^{-1}$) média de espécies fitoplanctônicas em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015. Legenda: Bac – Bacupari, Cac – Caconde, Cid – Cidreira, Gen – Gentil, Ita – Itapeva, Pas – Passo, Qua – Quadros, Tra – Tramandaí.

Das 173 espécies quantificadas, 13 representam mais da metade (56,4%) da biomassa total estimada (Figura 5), sendo que *Ceratium furcoides*, *Dolichospermum circinalis* e *Aulacoseira granulata* representam 38% da biomassa total da comunidade

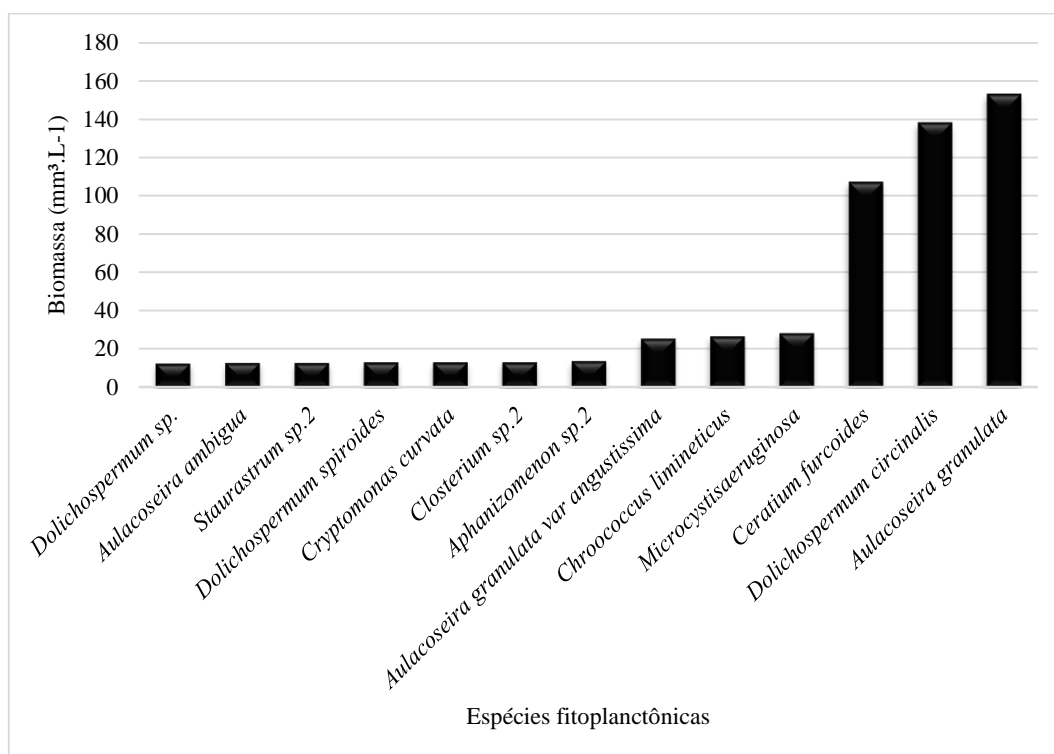


Figura 5: Biomassa (mm³.L⁻¹) das espécies fitoplanctônicas dominantes em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015.

Quanto aos atributos funcionais morfológicos, encontramos uma ampla variação (Tabela 3), com dominância de alguns atributos, como a forma de vida colonial tanto a flagelada quanto a não flagelada. Para o biovolume, os maiores valores são representados pelas espécies *Aulacoseira granulata* var *angustissima* e *Dolichospermum spiroides*.

Tabela 3: Variação dos atributos funcionais. Valores mínimos, máximos, média e desvio-padrão das variáveis abióticas coletadas em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015. Legenda: CE = cenóbio, CF = colonial flagelado, CNF = colonial não flagelado, FI = filamentosos, UF = unicelular flagelado e UNF = unicelular não flagelado. O atributo forma de vida está quantificado na tabela conforme a riqueza de espécies.

Classificação dos atributos funcionais				
Atributos quantitativos				
	Mínimo	Máximo	Média	DP
Razão Superfície Volume	0,06	16,60	1,44	1,822
Biovolume (mm³.L⁻¹)	3	58414	3285,46	7940,780
Máxima Dimensão Linear (µm)	0,90	262,52	22,69	30,837
Atributo qualitativo				
Forma de Vida	CE 1	FI 7	CNF 58	
	CF 4	UF 31	UNF 72	

Na análise de ranqueamento de atributos, identificamos a razão S/V ($r = 0,1712$) como sendo o atributo da comunidade melhor relacionado com o gradiente ambiental, seguido da relação entre razão S/V e volume ($r = 0,1212$).

Encontramos uma correlação positiva entre a riqueza de espécies e a diversidade funcional ($p < 0,001$); positiva entre a redundância e a diversidade funcional ($p 0,008$); e também positiva entre a riqueza taxonômica e a RF ($p < 0,001$) (**Figura 6**).

A diversidade funcional fitoplanctônica nas lagoas apresentou uma amplitude de valores de 0,298 a 0,909 ($0,689 \pm 0,140$). Os maiores valores foram para as lagoas Caconde e Gentil, e os menores, para Passos e Itapeva (**Figura 7**).

A RF fitoplanctônica nas lagoas apresentou uma amplitude de valores de 0,171 a 0,612 ($0,415 \pm 0,098$). As lagoas que apresentaram os maiores valores de RF foram Tramandaí e Cidreira, enquanto Itapeva e Passos apresentaram os menores valores (**Figura 8**).

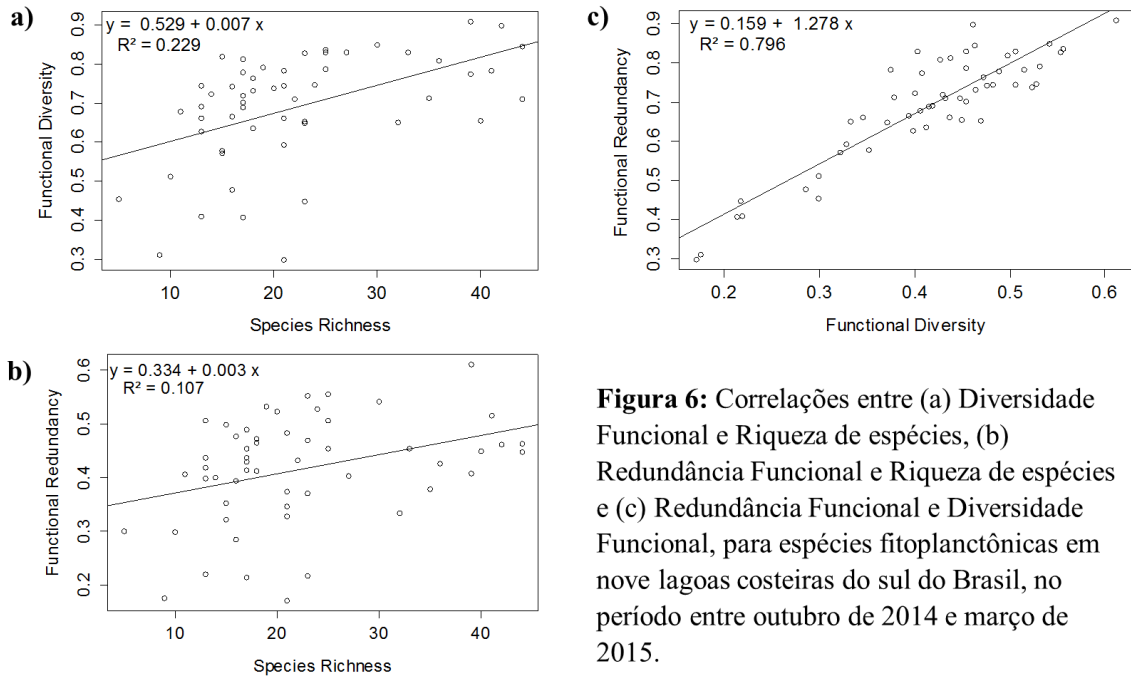


Figura 6: Correlações entre (a) Diversidade Funcional e Riqueza de espécies, (b) Redundância Funcional e Riqueza de espécies e (c) Redundância Funcional e Diversidade Funcional, para espécies fitoplanctônicas em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015.

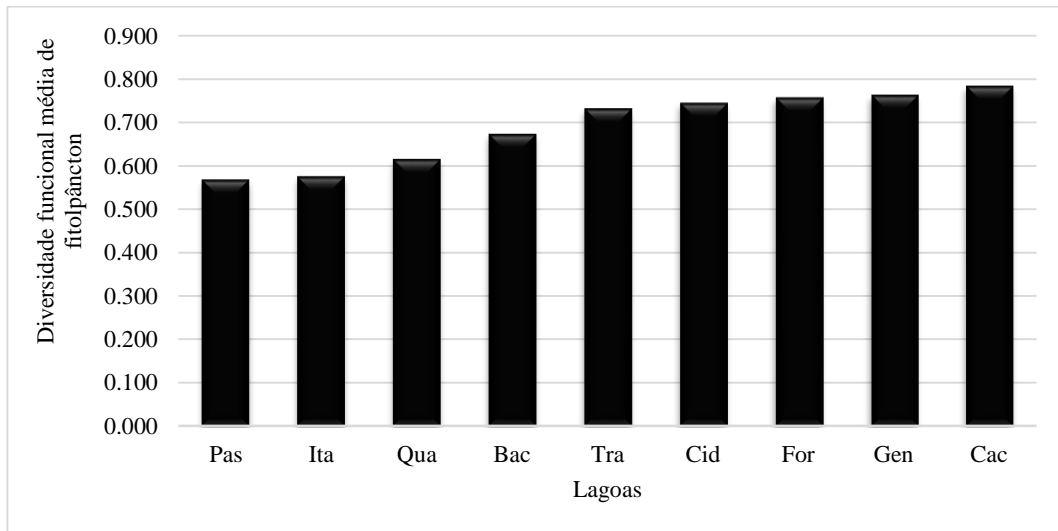


Figura 7: Diversidade funcional de espécies fitoplanctônicas média em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015. Legenda: Bac – Bacupari, Cac – Caconde, Cid – Cidreira, Gen – Gentil, Ita – Itapeva, Pas – Passo, Qua – Quadros, Tra – Tramandaí.

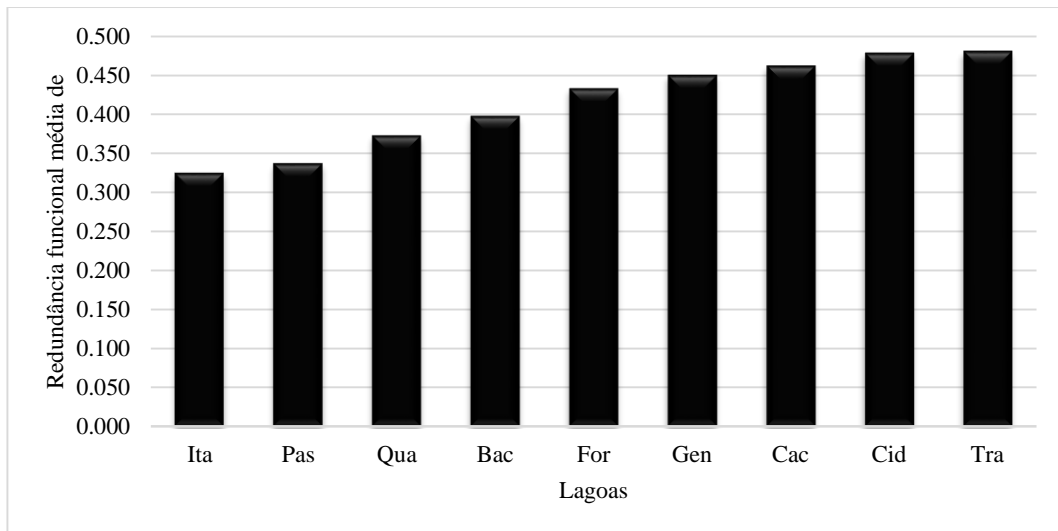


Figura 8: Redundância funcional de espécies fitoplanctônica média em nove lagoas costeiras do sul do Brasil, no período entre outubro de 2014 e março de 2015. Legenda: Bac – Bacupari, Cac – Caconde, Cid – Cidreira, Gen – Gentil, Ita – Itapeva, Pas – Passo, Qua – Quadros, Tra – Tramandaí.

O melhor LMM para a RF considerando os atributos morfológicos incluiu somente a variável de efeito fixo fósforo total (**Tabela 4**). No entanto, outro modelo competidor que incluiu nitrito, além de fósforo total recebeu apoio substancial ($\Delta AIC < 1$; peso $> 0,298$). Para os modelos considerando a RF somente a partir dos grupos funcionais de Reynolds, o melhor LMM incluiu somente a variável ortofosfato (**Tabela 5**). Enquanto que os modelos concorrentes incluíram o modelo nulo como o segundo melhor modelo, e as variáveis nitrito e fósforo total, respectivamente para os modelos seguintes.

Tabela 4: Modelos Lineares Mistos representando o efeito das variáveis ambientais na redundância funcional fitoplanctônica (baseada em atributos) em nove lagoas costeiras no subtropicais, sul do Brasil. Os modelos estão ordenados pelo Critério de Informação Akaike (AIC).

Índice / Modelo	AIC	Δ_{AIC}	Peso	R^2_{marginal}	$R^2_{\text{condicional}}$
Redundância Funcional					
Fósforo total	-91,3	0	0,489	0,094	0,291
Nitrito, Fósforo total	-90,3	0,99	0,298	0,094	0,312
Ortofosfato	-88,8	2,55	0,136	-	-
Modelo nulo	-86,5	4,81	0,044	-	-
Nitrato	-85,6	5,72	0,028	-	-
Nitrato, Nitrito, Ortofosfato	-82,1	9,28	0,005	-	-

Tabela 5: Modelos Lineares Mistos representando o efeito das variáveis ambientais na redundância funcional fitoplanctônica (baseada nos grupos funcionais de Reynolds) em nove lagoas costeiras no subtropicais, sul do Brasil. Os modelos estão ordenados pelo Critério de Informação Akaike (AIC).

Índice / Modelo	AIC	Δ_{AIC}	Peso	R^2_{marginal}	$R^2_{\text{condicional}}$
Redundância Funcional					
Ortofosfato	-83,6	0	0,364	0,002	0,415
Modelo nulo	-82,5	1,14	0,205	0	0,430
Nitrito	-82	1,6	0,164	0,006	0,437
Fósforo total	-81,8	1,78	0,149	0,002	0,421
Nitrito, Fósforo total	-81,2	2,36	0,112	-	-
Nitrato, Nitrito, Ortofosfato	-75,6	7,99	0,007	-	-

DISCUSSÃO

Neste trabalho, os atributos morfológicos selecionados refletiram as diferenças funcionais. Para os atributos estudados, a diversidade funcional não foi uma boa indicadora da riqueza taxonômica nas comunidades fitoplanctônicas das lagoas estudadas. A alta correlação entre RF e diversidade funcional foi semelhante ao observado para a diversidade funcional de peixes lagunares na mesma região das lagoas costeiras do presente estudo Rocha (2014).

A riqueza de espécies foi semelhante a trabalhos já realizados na região (Cardoso & Marques, 2003). As Lagoa dos Quadros e Passos apresentaram uma baixa riqueza, apesar da primeira possuir extensa área, devido às constantes florações algais. Essa condição de floração (como pode ser observado na figura 4) pode reduzir a riqueza de espécies a partir da competição por limitação de espaço e nutrientes, levando à dominância a espécie em floração e permitindo a coexistência de poucas outras ou mesmo nenhuma outra (Reynolds, 2002). As demais lagoas apresentam riquezas esperadas dentro das condições limnológicas da região.

Uma alta redundância ecológica indicaria que as funções ecossistêmicas são mais robustas caso ocorram mudanças na diversidade de espécies. Por outro lado, uma baixa RF implicaria numa menor resistência da comunidade em manter seus atributos funcionais, enquanto a diversidade da comunidade declina (Micheli & Halpern, 2005). Ou seja, uma alta RF na comunidade implicaria em uma maior resiliência frente a distúrbios (Naeem, 1998, Yachi & Loreau, 1999, Allen et al., 2005). No entanto, tradicionalmente isso é esperado em estudos que usem atributos de efeito para investigar a resistência do sistema em relação a um determinado processo ecossistêmico (Pillar et al., 2013). Atributos funcionais de efeito se referem a efeitos

que as comunidades causam em processos ecossistêmicos, enquanto atributos funcionais de resposta se referem à forma como as comunidades respondem ao ambiente (Lavorel & Garnier, 2002, Lavorel et al., 2013, Moretti et al., 2013). Os atributos utilizados neste estudo refletem principalmente a resposta dos organismos ao ambiente em que vivem.

O uso de grupos funcionais pode diminuir o grau de refinamento ao se avaliar a diversidade funcional, por não incluir as diferenças entre as espécies nem a variação intraespecífica dessas (Fonseca & Ganade, 2001, Petchey & Gaston, 2002). No presente trabalho, ao avaliarmos a relação entre RF e ambiente somente com os grupos funcionais de Reynolds, não obtivemos uma resposta consistente. Por outro lado, quando avaliamos essa mesma relação à luz dos atributos funcionais, encontramos modelos consistentes. Os grupos funcionais de Reynolds (Reynolds et al., 2002), por estarem diretamente relacionados com as características funcionais fitoplanctônicas e essas, por sua vez, estreitamente ligadas ao ambiente, apresentam um caráter altamente preditivo (Kruk et al., 2002, Marinho & Huszar, 2002, Crossetti & Bicudo, 2005). Contudo, os grupos podem de certa forma simplificar em demasia informações ecológicas importantes (Fonseca & Ganade, 2001, Petchey & Gaston, 2002) para o fitoplâncton e isso pode estar atrelado à falta de relação entre RF e ambiente, encontrada nos modelos. Dessa forma, nossos resultados indicam que a divergência observada entre a modelagem da RF utilizando os atributos funcionais e somente os grupos funcionais, não corrobora o poder preditivo dessa classificação, ao menos para o sistema de estudo em questão. Aliar o uso desses grupos funcionais aos atributos pode não ser a melhor forma de inferir sobre o estado ecológico de ambientes aquáticos, uma vez que adicionamos variáveis que podem inflar o erro numa interpretação ecológica.

No presente estudo, a relação entre RF e diversidade funcional, indica que a RF poderia assegurar os serviços ecológicos prestados por essas comunidades, como a manutenção da produtividade primária. Entretanto, seriam necessárias avaliações físicas e químicas do sistema, para inferir sobre processos ecossistêmicos. O fato de que a RF aumenta a resiliência é particularmente importante para a regulação do uso do solo e do manejo de ecossistemas, uma vez que a RF tende a diminuir com o aumento da interferência antrópica (Laliberté et al., 2010). Entretanto, processos de urbanização podem ter efeitos negativos sobre a riqueza e a composição de aves, (Sacco et al., 2015). Dessa forma, a interferência antrópica pode prejudicar processos migratórios de espécies, bem como inibir o estabelecimento e sucesso de novas espécies por meio de alterações ambientais (Lee et al., 2006), e ou caso ocorram extinções locais, o que pode resultar em uma simplificação ambiental (McKinney, 2006). Assim, a gestão se torna um mecanismo necessário para a manutenção das funções ecossistêmicas (Carpenter et al., 2001).

No presente estudo, a relação entre riqueza de espécies e diversidade funcional foi baixa para os atributos considerados, o que pode indicar que as comunidades fitoplanctônicas podem ser determinadas pela competição em escalas ecológicas e evolutivas, resultando na partilha de recursos entre as espécies e relativamente baixa sobreposição de suas características funcionais (Micheli & Halpern, 2005).

A lagoa Bacupari provavelmente apresentou a maior riqueza taxonômica devido às condições ambientais, uma vez que a entrada de luz é ilimitada na coluna da água (4,8 m), além de as concentrações de nutrientes essenciais estarem acima dos níveis limitantes ao crescimento fitoplanctônico (Reynolds, 2006). Quanto à diversidade funcional, a lagoa Caconde apresentou o maior valor (0,8), provavelmente devido às concentrações de nutrientes, diminuindo a competição por recursos e

permitindo um maior crescimento algal (Reynolds, 2006). Finalmente, quanto à RF, as lagoas Cidreira e Quadros apresentaram os maiores valores. A lagoa de Cidreira, por apresentar os maiores valores de riqueza de espécies e de diversidade funcional, e a dos Quadros, que apesar da baixa riqueza de espécies, apresentou elevada abundância das espécies encontradas, justificando assim, a alta RF.

No presente estudo, os modelos selecionados pelo critério Akaike, indicam que os nutrientes nitrogênio e fósforo são variáveis importantes para a RF nas lagoas estudadas. Assim, a RF fitoplanctônica parece ser influenciada pelas variáveis ambientais ligadas à trofia, uma vez que fica evidente a sua relação com nutrientes essenciais ao fitoplâncton (Reynolds, 2006). Estudos de sistemas oligotróficos e eutróficos destacam a importância desses nutrientes na regulação de ecossistemas de água doce (Elser et al., 1990, Levin & Whalen, 2001, Maberly et al., 2002, Lagus et al., 2004). Por outro lado, ambientes com maior disponibilidade de recursos têm capacidade de manter mais espécies funcionalmente equivalentes podendo, portanto, ser mais 'resistentes' a eventuais distúrbios, desde que não associados a alterações nestes elementos especificamente. Neste caso, várias espécies 'responderiam' de forma semelhante e o grupo todo poderia desaparecer do sistema.

Ainda que historicamente o fósforo tenha sido considerado o principal nutriente limitante ao crescimento do fitoplâncton (Schindler, 1977; Hecky & Kilham, 1988), os valores de fósforo não apresentaram valores limitantes ao desenvolvimento algal. Além disso, maiores valores de RF estiveram relacionados a maiores valores de fósforo total. No entanto, outros estudos sugerem que a limitação por nitrogênio e a colimitação por nitrogênio e fósforo são mais recorrentes do que se pensava (Elser et al., 1990, Maberly et al., 2002).

A concentração observada de nitrogênio nas lagoas estudadas não foi limitante para o fitoplâncton, uma vez que esse nutriente seria limitante em valores abaixo de $10 \mu\text{g.L}^{-1}$ (Padisák, 2004). As principais formas de nitrogênio disponíveis para organismos fitoplanctônicos são combinadas com oxigênio e hidrogênio, formando os íons nitrato, nitrito e amônia. O maior aporte desses íons para ambientes aquáticos ocorre via sistemas terrestres (Reynolds, 2006), indicando que a área de entorno das lagoas pode favorecer a entrada desses nutrientes. De forma geral, o nitrogênio é o nutriente limitante mais crítico para o crescimento algal, exceto em condições de extrema limitação por fósforo (Pedersen & Borum, 1996). Por outro lado, conforme Carpenter (1983) em muitos trabalhos há uma tendência a se pensar que ambientes marinhos e estuarinos são limitados por nitrogênio e os de água doce, por fósforo. Contudo, em nenhuma das lagoas do presente estudo, encontramos esses nutrientes em concentrações inferiores às consideradas limitantes ao desenvolvimento fitoplanctônico. Ainda, valores altos de RF estiveram relacionados a maiores valores de nitrito, o que sugere que a disponibilidade de nutrientes não foi um fator limitante (Padisák, 2010).

Ainda que o fósforo tenha sido considerado o principal nutriente limitante ao crescimento fitoplanctônico (Hecky & Kilham, 1988, Schindler, 1977), não encontramos evidências diretas de que esse nutriente foi limitante ao desenvolvimento algal, uma vez que suas concentrações foram superiores às consideradas críticas. Além disso, os maiores valores de RF estiveram relacionados aos maiores valores de fósforo total. No entanto, outros estudos sugerem que a limitação por nitrogênio e a colimitação por nitrogênio e fósforo são bastante recorrentes (Elser et al., 1990, Maberly et al., 2002).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Mudanças na diversidade de espécies podem levar a mudanças na diversidade funcional, mas a relação entre essas duas propriedades da comunidade permanece em grande parte desconhecida para a maioria dos sistemas ecológicos (Naeem, 2002).

Nutrientes como nitrogênio e fósforo parecem ser importantes para a redundância funcional fitoplanctônica, considerando os atributos morfológicos avaliados. Ainda, o uso de grupos funcionais pode não ser a melhor forma de inferir sobre o estado ecológico de ambientes aquáticos, uma vez que adicionamos variáveis que podem inflar o erro numa interpretação ecológica. Assim, utilizar atributos morfológicos reflete características ecológicas mais específicas entre espécie e ambiente local.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos ao Centro de Estudos Costeiros, Limnológicos e Marinhos (Ceclimar/UFRGS) pela ajuda no trabalho de campo e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), fundação do Ministério da Educação (MEC), pela bolsa de mestrado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly, D. D., 2004. Functional traits of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* 74: 25-44.
- Allen, C. R., L. Gunderson & A. R. Johnson, 2005. The use of discontinuities and functional groups to assess relative resilience in complex systems. *Ecosystems* 8: 958-66.
- Arrigo, K. R., 2005. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature* 437: 349-355.
- Banse, K., 1976. Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size: a review. *Journal of Phycology* 12: 135-40.
- Barton, K., 2015. MuMIn: Multi-Model Inference {R package version 1.15.1}, Disponível em <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker & D. S. Walker, 2015. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-8, available at <http://CRAN.R-project.org/package=lme4> .
- Beche, L. A. & B. Statzner, 2009. Richness gradients of stream invertebrates across the USA: taxonomy- and trait-based approaches. *Biodiversity and Conservation* 18: 3909-3930.
- Bicudo, D. C., 1990. Considerações sobre metodologias de contagens de algas do perifíton. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3: 459-475
- Boersma, K. S., M. T. Bogan, B. A. Henrichs & D. A. Lytle, 2014. Invertebrate assemblages of pools in arid-land streams have high functional redundancy and are resistant to severe drying. *Freshwater Biology* 59: 491-501.

Bueno, R. S., R. Guevara, M. C Ribeiro, L. Culot, F. S. Bufalo & M. Galetti, 2013. Functional redundancy and complementarities of seed dispersal by the last neotropical megafrugivores. *PloS One* 8:1-10.

Burnham, K. P. & D. R. Anderson, 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. New York: Springer; 2002.

Cant, B., R. M. Nally, J. R. Thomson & J. Beardall, 2010. Relative effects of local and landscape factors on wetland algal biomass over a salinity gradient. *Aquatic Sciences* 72:191-202.

Carpenter, E. J., 1983. Nitrogen fixation by the marine Oscillatoria (Trichodesmium) in the world's oceans. In Carpenter, E. J. & D. G. Capone (eds.), Nitrogen in the Marine Environment. Academic Press, New York 65-103.

Carpenter, S., B. Walker, J. M. Anderies & N. Abel, 2001. From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* 4: 765-781.

F. Stuart Chapin, K. Autumn & F. Pugnaire, 1993. Evolution of Suites of Traits in Response to Environmental Stress. *The American Naturalist* 142: S78-S92.7.

Comte, J. & P. A. Giorgio, 2010. Linking the patterns of change in composition and function in bacterioplankton successions along environmental gradients. *Ecology* 91: 1466-1476.

Crossetti, L. O. & C. E. M. Bicudo, 2005. Structural and functional phytoplankton responses to nutrient impoverishment in mesocosms placed in a shallow eutrophic reservoir (Garças Pond), São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* 541: 71-85.

Crossetti, L. O. & C. E. M. Bicudo, 2008. Phytoplankton as a monitoring tool in a tropical urban shallow reservoir (Garças Pond): the assemblage index application. *Hydrobiologia* 610: 161-173.

Debastiani, V. J. & V. D. Pillar, 2012. SYNCOSA – R tool for analysis of metacommunities based on functional traits and phylogeny of the community components. *Bioinformatics Advance Access*

de Bello, F., J. Lepš, S. Lavorel & M. Moretti, 2007. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology* 8: 163-170.

Díaz, S. & M. Cabido, 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646-655.

Dimitriadis, C., A. Evagelopoulos & D. Koutsoubas, 2012. Functional diversity and redundancy of soft bottom communities in brackish waters areas: Local vs regional effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 426-427: 53-59.

Elahi, R. & K. P. Sebens, 2013. Experimental removal and recovery of subtidal grazers highlights the importance of functional redundancy and temporal context. *PloS One* 8: 1-10.

Elser, J. J., E. R. Marzolf & C. R. Goldman, 1990. Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwaters of North America: a review and critique of experimental enrichments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1468-1477.

Finkel Z. V., 2001. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms. *Limnology and Oceanography* 46: 86-94.

Fonseca, C. R. & G. Ganade, 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89: 118-125.

Friedel, N. H., V. H. Chewing & G. N. Bastin. 1988. The use of comparative yield and dry-weight rank techniques for monitoring arid rangelands. *Journal of Range Management* 41:430-435.

Gaucherand, S. & S. Lavorel, 2007. A new protocol for a quick survey of functional traits values in a plant community. *Austral Ecology* 32: 927-936.

Grime, J. P., K. Thompson, R. Hunt, J. G. Hodgson, J. H. C. Cornelissen, I. H. Rorison, G. A. F. Hendry, T. W. Ashenden, A. P. Askew, S. R. Band, R. E. Booth, C. C. Bossard, B. D. Campbell, J. E. L. Cooper, A. W. Davison, P. L. Gupta, W. Hall, D. W. Hand, M. A. Hannah, S. H. Hillier, D. J. Hodgkinson, A. Jalili, Z. Liu, J. M. L. Mackey, N. Matthews, M. A. Mowforth, A. M. Neal, R. J. Reader, K. Reiling, W. Ross-Fraser, R. E. Spencer, F. Sutton, D. E. Tasker, P. C. Thorpe & J. Whitehouse, 1997. *Oikos* 79: pp. 259-281.

Hassan, G. S., 2015. On the benefits of being redundant: low compositional fidelity of diatom death assemblages does not hamper the preservation of environmental gradients in shallow lakes. *Paleobiology* 41: 154-173.

Hecky, R. E. & P. Kilham, 1988. Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 33: 776-795.

Hjorth, M., J. Vester, P. Henriksen, V. Forbes & I. Dahllöf, 2007. Functional and structural responses of marine plankton food web to pyrene contamination. *Marine Ecology Progress Series* 338: 21-31.

Hu, R, B. Han & L. Naselli-Flores, 2013. Comparing biological classifications of freshwater phytoplankton: a case study from South China. *Hydrobiologia* 701: 219-233.

Johansson, C. L., I. A. van de Leemput, M. Depczynski, A. S. Hoey & D. R. Bellwood, 2013. Key herbivores reveal limited functional redundancy on inshore coral reefs. *Coral Reefs* 32:963-972.

Johnson, J. B. & K. S. Omland, 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101-108.

Joner, F., G. Specht, S. C. Müller & V. Pillar, 2011. Functional redundancy in a clipping experiment on grassland plant communities. *Oikos* 120: 1420-1426.

Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.

Kirk, J. T. O., 2010. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, New York.

Kruk, C. L. Rodríguez-Gallego, M. Meerhoff, F. Quintans, G. Lacerot, N. Mazzeo, F. Scasso, J. C. paggi, E. T. H. M Peeters & S. Marten, 2009. Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater Biology* 54: 2628-2641.

Kruk, C., N. Mazzeo, G. Lacerot & C. S. Reynolds, 2002. Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. *Journal of Plankton Research* 24: 901-912.

Kruk, C., V. M. Huszar, E. T. H. M. Peeters, S. Bonilla, L. Costa, M. Lüring, C. S. Reynolds & M. Scheffe, 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton *Freshwater Biology* 55: 614-627.

- Kruk, C., A. Martínez, L. Nogueira, C. Alonso & Danilo Calliari, 2015. Morphological traits variability reflects light limitation of phytoplankton production in a highly productive subtropical estuary (Río de la Plata, South America). *Marine Biology* 162:331-341.
- Lagus, A., J., Suomela, Weithoff, G., K. Heikkilä, H. Helminen & J. Sipura, 2004. Species-specific differences in phytoplankton responses to N and P enrichments and the N: P ratio in the Archipelago Sea, northern Baltic Sea. *Journal of Plankton Research* 26: 779-798.
- Laliberté, E., J. A. Wells, F. Declerck, D. J. Metcalfe, C. P. Catterall, C. Queiroz, I. Aubin, S. P. Bonser, Y. Ding, J. M. Fraterrigo, S. Mcnamara, J. W. Morgan, D. S. Merlos, P. A. Vesik & M. M., Mayfield, 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13: 76-86.
- Lavorel, S. & E. Garnier, 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Lavorel, S., J. Storkey, R. Bardgett, F. de Bello, M. Berg, X. Le Roux, M. Moretti, C. Mulder, S. Díaz & R. Harrington, 2013. Linking functional diversity of plants and other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science*. 24: 942-948.
- Lawton, J. H. & V. K. Brown, 1994. Redundancy in ecosystems. In: Schulze, E. D. & H. A. Mooney (eds), *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer Berlin Heidelberg: 255–270.

Lee, S. Y., R. J. K. Dunn, R. A. Young, R. M. Connolly, P. E. R. Dale, R. Dehayr, C. J. Lemckert, S. Mckinnon, B. Powell, P. R. Teasdale, & D. T. Welsh, 2006. Impact of urbanization on coastal wetland structure and function. *Austral Ecology* 31: 149-163.

Lefcheck, J. S., 2015. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution, and systematics. arXiv: 1509.01845. Disponível em: <http://arxiv.org/abs/1509.01845>

Levin, M. A. & S. C. Whalen, 2001. Nutrient limitation of phytoplankton production in Alaskan Arctic foothill lakes. *Hydrobiologia* 455: 189-201.

Lewis, W. M. J., 1976. Surface to volume ratio: implications for phytoplankton morphology. *Science* 192: 885-887.

Litchman, E., 2007. Resource competition and the ecological success of phytoplankton. In Falkowski, P & A. H. Knoll (eds), *Evolution of Primary Producers in the Sea*: 351-75.

Litchman, E. & C. Klausmeier, 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39: 615-639.

Luck, G. W., A. Carter & L. Smallbone, 2013. Changes in bird functional diversity across multiple land uses: interpretations of functional redundancy depend on functional group identity. *PloS One* 8:1-12.

Maberly, S. C., L. King, M. M. Dent, R. I. Jones & C. E. Gibson, 2002. Nutrient limitation of phytoplankton and periphyton growth in upland lakes. *Freshwater Biology* 47: 2136-2152.

MacArthur, R., 1955. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology* 36: 533-536.

Marinho, M. M. & V. L. M. Huszar, 2002. Nutrient availability and physical conditions as controlling factors of phytoplankton composition and biomass in a tropical reservoir (southeastern Brazil). *Archiv für Hydrobiologie* 153: 443-468.

McKinney, M. L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127: 247-260

Micheli, F. & B. Halpern, 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters* 8: 391-400.

Moretti, M., F. de Bello, S. Ibanez, S. Fontana, G. Pezzatti, F. Dziock, C. Rixen & S. Lavorel, 2013. Linking traits between plants and invertebrate herbivores to track functional effects of environmental changes. *Journal of Vegetation Science* 24: 949-962.

Naeem, S., 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12: 39-45.

Naeem, S., 2002. Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology* 83: 2925-2935.

Padisák, J., É. Hajnal, L. Naselli-Flores, M. T. Dokulil, P. Nöges & T. Zohary, 2010. Convergence and divergence in organization of phytoplankton communities under various regimes of physical and biological control. *Hydrobiologia* 639:205-220.

Padisák, J., L. O. Crossetti & L. Naselli-Flores, 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621: 1-19.

Padisák, J., W. Scheffler, R. Koschel & L. Krienitz, 2004. Seasonal patterns and interannual variability of phytoplankton in Lake Stechlin. Annual Report 2003 of the Leibnitz-Institut of Freshwater Ecology and Inland Fisheries, Berlin: 105-116.

Pedersen, M. F., J. Borum, 1996. Nutrient control of algal growth in estuarine waters. Nutrient limitation and the importance of nitrogen requirements and nitrogen storage among phytoplankton and species of macroalgae. *Marine Ecology Progress Series* 142: 261-272.

Petchey, O. L., K. L. Evans, I. S. Fishburn & K. J. Gaston, 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76: 977-985.

Petchey, O. L. & K. J. Gaston, 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.

Pillar, V. D., 2002. SYNCOSA – Software for Character-based Community Analysis. Departamento de Ecologia, UFRGS, Porto Alegre. Disponível em: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>

Pillar, V. D. & E. E. Sosinski, 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science* 14: 323-332.

Pillar, V. D., C. C. Blanco, S. C. Müller, E. E. Sosinski, F. Joner & L. S. Duarte, 2013. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 24: 963-974.

R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>

Reynolds, C. S., 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In Sandgren, C. D. (ed) *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton* Cambridge University Press :388–433.

Reynolds C., 2006. Ecology of Phytoplankton, Cambridge University Press, Cambridge.

Reynolds, C. S., 1987. Cyanobacterial Water-Blooms. *Advances in Botanical Research* 13: 67-141.

Reynolds, C. S., V. L. M. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores & S. Melo, 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24: 417-428.

Rocha, E., 2014. Diversidade funcional em comunidades de peixes lagunares no sul do Brasil. Dissertação de mestrado. Disponível em:
<https://www.lume.ufrgs.br/bitstream/handle/10183/96863/000918979.pdf?sequence=1>

Sacco, A. G., A. M. Rui, F. B. Bergmann, S. C. Müller & S. M. Hartz. 2015. Perda de diversidade taxonômica e funcional de aves em área urbana no sul do Brasil. *Iheringia – Série Zoologia* 105: 276-287.

Schindler, D. W., 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science* 195: 260-262.

Scholander, P. F., 1955. Evolution of climatic adaptation in homeotherms. *Evolution* 9: 15-26.

Schwarzbold, A. & A. Schäfer, 1984. Gênese e morfologia das lagoas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. *Amazoniana* 9: 87-104.

Shuter, B. J., 1978. Size dependence of phosphorus and nitrogen subsistence quotas in unicellular microorganisms. *Limnology and Oceanography* 23:1248-1255.

Sterner, R. W., 1989. The role of grazers in phytoplankton succession. In U. Sommer (ed.), *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*, Springer-Verlag, Berlin: 70–107.

Ütermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitative Phytoplankton: Methodik Mitteilung Internationale Vereinigung Theoretische und Angewandte. *Limnologie* 9: 1-38.

Violle, C., M. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. H. & E. Garnier, 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.

Walker, B., 1992. Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.

Walker, B., 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology* 9: 747-752.

Woodcock, B., C. Harrower, J. Redhead, M. Edwards, A. J. Vanbergen, M. S. Heard & R. F. Pywell, 2014. National patterns of functional diversity and redundancy in predatory ground beetles and bees associated with key UK arable crops. *Journal of Applied Ecology* 51: 142-151.

Yachi, S. & M. Loreau, 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 1463-1468.

Yoshida T., N. G. Hairston & S. P. Ellner, 2004. Evolutionary trade-off between defence against grazing and competitive ability in a simple unicellular alga, *Chlorella vulgaris*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271:1947-53.