

GRUPOS FUNCIONAIS FITOPLANCTÔNICOS EVIDENCIAM DIFERENÇAS AMBIENTAIS EM UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO TEMPERADA

Felipe Morais Zanon¹*, Patrícia Iatskiu¹, Michael Joseph Lemke², Luiz Felipe Machado Velho^{1,3} & Luzia Cleide Rodrigues^{1,3}

- ¹ Universidade Estadual de Maringá, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Ecologia Ambientes Aquáticos Continentais, Avenida Colombo, nº 5790, Maringá, PR, Brasil.
- ² Universidade de Illinois, Departamento de Biologia, Springfield, One University Plaza, 62703-5407, Springfield, IL, Estados Unidos.
- ³ Universidade Estadual de Maringá, Centro de Ciências Biológicas, Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura – Nupélia, Avenida Colombo, nº 5790, Maringá, PR, Brasil.

E-mails: fmz.morais10@gmail.com (*autor correspondente); patiiatskiu@gmail.com; mlemk1@uis.edu; felipe. velho@gmail.com; luziac.rodrigues@gmail.com

Resumo: Planícies de inundação possuem alta biodiversidade e proporcionam muitos serviços ecossistêmicos, que são mantidos pelos pulsos de inundação. O fitoplâncton é essencial para o funcionamento desses ecossistemas, atuando na produtividade primária e nos ciclos biogeoquímicos. Foi avaliado o fitoplâncton em um sistema rio-lago de inundação (planície de inundação do rio Illinois-EUA), durante um ciclo hidrológico e comparado a abordagem taxonômica (espécies) e funcional (grupos funcionais baseados na morfologia - GFBM). Maior riqueza foi verificada no rio e maior biovolume no lago, com dominância de diferentes GFBMs em cada ambiente. Além disso, a sazonalidade e altos níveis de água na primavera dirigiram a variação temporal dos atributos fitoplanctônicos (riqueza e biovolume) do sistema rio-lago. O GFBM IV (i. e. sem traços especializados), V (i. e. fitoflagelados) e VI (i. e. diatomáceas) foram mais importantes para a riqueza e biovolume nos dois ambientes. Foi evidenciado o papel fundamental das características hidrodinâmicas, com maiores valores de biovolume no lago. O uso da abordagem funcional (GFBMs) apresentou maior explicação da relação fitoplâncton-ambiente. A mistura constante da coluna de água e alta turbidez selecionou espécies com traços (e. g. pequeno tamanho, presença de sílica) adaptados a essas condições.

Palavras-chave: Algas planctônicas; ecossistemas de água doce; grupos funcionais morfológicos; sazonalidade.

PHYTOPLANKTON FUNCTIONAL GROUPS EVIDENCE ENVIRONMENTAL DIFFERENCES IN A TEMPERATE FLOODPLAIN. Floodplain environments have high biodiversity and provide many ecosystem services maintained by the flood pulses. The phytoplankton is essential to the functioning of these ecosystems, acting upon primary productivity and biogeochemical cycles. We evaluated phytoplankton in a river-lake flood system (Illinois River floodplain-USA) during a hydrological cycle and compared the taxonomic (species) and functional (morphologic-based functional groups – MBFG) approaches. As expected, greater species richness was registered in the river and higher biovolume in the lake, as well as the predominance of different MBFGs in each environment. Furthermore, seasonality drove richness and

biovolume temporal variation due to the higher water levels during spring. The MBFG IV (i. e. without specialized traits), V (phytoflagellates) and VI (diatoms) were more important for richness and biovolume in both environments. We reinforce the fundamental role of the hydrodynamics characteristics, with higher phytoplankton biovolume values in the lake. Using MBFG resulted in a better explanation to the phytoplankton-environment relationship. Constant water column mixture and high turbidity selected species with traits (e.g. small size, presence of silica) specifically adapted to these conditions.

Keywords: Freshwater environments; functional Groups; planktonic algae; seasonality.

INTRODUÇÃO

A importância dos estudos em ambientes aquáticos continentais vêm crescendo consideravelmente, resultado do alto índice de impactos antrópicos nesses ecossistemas (Woodward *et al.* 2010). O conhecimento da composição da biota e a relação com o ambiente é essencial para entender a dinâmica de rios e lagos e assim fornecer subsídios para programas de manejo e recuperação de ambientes degradados (Lemke *et al.* 2017b).

Planícies de inundação são sistemas de elevada biodiversidade e mantêm seu funcionamento devido aos pulsos de inundação que permitem a troca de materiais e a dispersão dos organismos entre o rio principal e os ambientes adjacentes (Junk et al. 1989, Agostinho et al. 2009). Nos períodos de cheia, a comunicação entre o rio principal e os ambientes adjacentes é maior e, consequentemente, as condições ambientais e as comunidades biológicas são mais similares entre os dois ambientes (Thomaz et al. 2007). Muitos estudos abordam a ecologia do fitoplâncton nesses ambientes com o intuito de indicar e predizer possíveis impactos antrópicos, pois esses ecossistemas são sensíveis e constantemente ameaçados, principalmente pela construção de barragens (Pineda et al. 2017). Os organismos fitoplanctônicos fundamentais são aos ecossistemas aquáticos, sendo considerados um dos principais produtores primários e eficientes indicadores ambientais (Margalef 1978, Reynolds 1980).

O elevado número de espécies que compõem o fitoplâncton, sua origem polifilética e elevada diversidade de forma e tamanho confere baixa capacidade preditiva da abordagem taxonômica (Kruk *et al.* 2020). Desta forma, visando facilitar a compreensão da ecologia do fitoplâncton, além da abordagem taxonômica, podemos também utilizar uma abordagem funcional (Reynolds 1980, Reynolds et al. 2002, Kruk et al. 2010), utilizando características fisiológicas (e.g. produção de toxinas, composição de pigmentos fotossintéticos, capacidade de fixar nitrogênio atmosférico), morfológicas (e.g. diferentes tamanhos e formas), comportamentais (e.g. motilidade e capacidade mixotrófica) e de história de vida (e.g. capacidade de formar estágios de dormência) (Litchman & Klausmeier 2008, Brasil & Huszar 2011). Na abordagem funcional, traços e não entidades taxonômicas são as unidades fundamentais selecionadas por meio dos filtros ambientais. De fato, a melhor relação entre os grupos funcionais e o ambiente pode ser explicada pela resposta similar que as espécies dentro de um mesmo grupo funcional têm frente a determinado filtro ambiental (Violle et al. 2007).

Neste estudo avaliamos como o fitoplâncton é estruturado em um sistema rio-lago de inundação temperado. Analisamos a influência do rio principal na riqueza e biovolume do lago e comparamos a abordagem taxonômica e funcional baseada na morfologia (Kruk et al. 2010). Esperamos que, (I) a riqueza taxonômica e funcional seja maior no rio, pois este recebe contribuição de ambientes distintos a montante, como seus tributários (Van der Gucht et al. 2007, Padial et al. 2014), atuando como uma fonte dispersora para o fitoplâncton (Lansac-Tôha et al. 2019), e que os principais representantes sejam dos grupos funcionais baseados na morfologia (GFBM) IV e VI, comuns de ambientes lóticos (Kruk & Segura 2012). Por outro lado, esperamos (II) maior biovolume no lago, devido ao maior tempo de residência da água e maior disponibilidade de nutrientes e luz, tendo como principais representantes os GFBMs V, VII e VIII (Kruk & Segura 2012). Por fim, esperamos que

(III) a variação no nível de água do rio influencie diretamente a riqueza e o biovolume no lago.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado na planície de inundação do rio Illinois, região temperada, nos Estados Unidos (Figura 1). O rio Illinois apresenta 439 km de extensão e é um dos principais afluentes do rio Mississippi, considerado o rio mais importante para economia e agropecuária do Estado de Illinois (EUA) (Lemke *et al.* 2017a). Sua bacia hidrográfica abrange aproximadamente 75,000 km². As flutuações do nível de água do rio Illinois são fortemente reguladas pelas barragens associadas à sua bacia hidrográfica. As estações da primavera e verão são consideradas como chuvosas, quando o nível do rio pode ultrapassar cinco metros, e inundar os ambientes adjacentes, enquanto que outono e inverno caracterizam o período seco (Lemke *et al.* 2017b).

O lago Long (N 39° 53' 14.1"; O 90° 34' 55.1") está localizado em área de preservação (*Merwin Preserve*), na planície de inundação do rio Illinois e está conectado ao rio por um curto canal. O lago foi separado do rio em 1920 através de diques e, até 1998, sua área foi utilizada para cultivo. Entre 1999 e 2003, o lago passou por um processo de restauração pela *The Nature Conservancy*. Por apresentar profundidade média de 2,5 metros, este lago apresenta mistura constante da coluna de água (Lemke *et al.* 2017b).

Metodologia de Campo e Laboratório

As amostragens do fitoplâncton e das variáveis ambientais foram realizadas diretamente com frascos de 150 mL, à subsuperfície, na região



Figura 1. Mapa e localização dos locais de amostragem (lago Long e rio Illinois) no sistema rio-lago de inundação, na planície de inundação do rio Illinois, no estado de Illinois.

Figure 1. Map and location of sampling sites (Long Lake and Illinois River) in the river-lake flooding system on the Illinois River floodplain in the Illinois state.

limnética do lago, nas estações de primavera (Cláguas altas), verão (C2-águas baixas) e outono (C3 e C4-águas baixas); e à subsuperfície, na região central da calha do rio, nas estações de primavera (C1 e C2-águas altas), verão (C3-águas baixas) e outono (C4-águas baixas) em 2013 (n = 8). As amostras de fitoplâncton foram fixadas *in situ*, com solução de lugol acético.

A contagem dos indivíduos (células, cenóbios, colônias ou filamentos) foi realizada utilizando microscópio invertido em aumento de 400 x (Lund et al. 1958, Utermöhl 1958). A riqueza taxonômica foi considerada como o número de táxons registrados em cada amostra. A biomassa foi estimada por meio do biovolume, multiplicandose a densidade de cada táxon por seu respectivo volume. O volume celular foi calculado a partir de formas geométricas que mais se aproximaram da forma dos organismos (Hillebrand et al. 1999, Sun & Liu 2003). Os organismos foram enquadrados em grupos taxonômicos (Pineda et al. 2020) (Tabela 1) e funcionais - GFBM (Kruk et al. 2010, Reynolds et al. 2014) distinguished by the clear morphological- and physiological-traits (Kruk et al., 2010; Litchman et al., 2010 (Tabela 2). A contribuição relativa de cada grupo taxonômico, GFBM e espécies foi calculada para o total de riqueza e biovolume de cada amostra. Espécies com contribuição acima de 50% para o biovolume total da amostra foram consideradas dominantes.

Em campo, foram obtidas as variáveis profundidade (m), temperatura da água de superfície e fundo (°C; YSI Pro Plus), pH (pHmetro), turbidez (NTU; turbidímetro) e condutividade elétrica (µS.cm⁻¹; potenciômetro digital). Em laboratório, foram determinadas as concentrações de fósforo total (µg.L⁻¹; Mackereth *et al.* 1978), nitrogênio total (µg.L⁻¹; Bergamin *et al.* 1978) e nitrogênio amoniacal (µg.L⁻¹; Koroleff 1976). Os dados de níveis da água do rio Illinois foram obtidos no *site* da *National Weather- Service Products* (nwis.waterdata.usgs.gov/nwis).

Análises de dados

Para verificar padrões espaciais e temporais das variáveis ambientais, foi realizada a Análise de Componentes Principais (PCA). A relação entre o fitoplâncton e as variáveis ambientais foi analisada por meio de Análises de Redundância (RDA), tendo o biovolume dos GFBM e das espécies como variável resposta, e os valores de profundidade, temperatura da água, pH, turbidez, condutividade elétrica, fósforo total, nitrogênio total e nitrogênio amoniacal como variáveis explanatórias. As variáveis explicativas foram selecionadas de acordo com o fator de inflação de variância (VIF)

Tabela 1. Características taxonômicas e ecológicas dos grupos (Pineda et al. 2020).

Formas	Grupos Taxonômicos	Descrição			
	Algas Verdes	Favorecidos em alta disponibilidade de luz e mistura intermediária da coluna de água.			
Selen B	Cianobactérias	Procariontes com alta potencialidade na produção de toxinas.			
	Diatomáceas	Carapaça de sílica, dependentes de alta mistura da coluna de água.			
D'P	Flagelados Mixotróficos	Potencialmente mixotróficos (<i>i. e.</i> fotoautotróficos ou heterotróficos). Toleram reduzida disponibilidade de nutrientes e limitação por luz.			

Table 1. Taxonomic and ecological characteristics of the groups (Pineda et al. 2020).

Tabela 2. Características dos Grupos funcionais baseados em morfologia Adaptado de Kruk *et al.* 2010, Reynolds *et al.* 2014.

Table 2. Morphological-based functional groups characteristics. Adapted from Kruk *et al.* 2010, Reynolds *et al.* 2014.

GFBM	Descrição	Potencial performance ecológica				
00000 0000 0000	I - Pequenos com alta razão S:V, r-estrategistas. Cianobactérias e clorofíceas. <i>Ex. Synechocystis aquatilis</i> Sauvageau.	Alta vulnerabilidade ao pastoreio, altas taxas de crescimento, baixa taxa de sedimentação. Baixo impacto à qualidade da água.				
**	II - Pequenos flagelados com exoesqueleto de sílica, r- estrategistas. Crisofíceas. <i>Ex. Mallomonas</i> .	Preferência por alta disponibilidade de luz. Moderada vulnerabilidade ao pastoreio. Baixa taxa de sedimentação. Baixo impacto à qualidade da água.				
show the second	 III - Grandes filamentos com aerótopos, K estrategistas. Cianobactérias. <i>Ex. Planktothrix agardhii</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek. 	Baixa taxa de crescimento. Boa adaptação a concentrações moderadas de nutrientes. Tolerantes a turbidez. Alta resistência ao pastoreio. Controle da posição na coluna de água. Potencialmente tóxicas.				
020	IV - Tamanho médio sem características especializadas, r ou K estrategistas. Clorofíceas, zignemaficeas, cianobactérias e xantofíceas. <i>Ex. Coelastrum microporum</i> Nägeli.	Requerem luz e nutrientes moderados. Alta vulnerabilidade ao pastoreio. Taxas de sedimentação baixa a moderada. Não causam problemas para a qualidade da água.				
D P	V - Flagelados unicelulares de tamanho médio a grande, r ou K estrategistas. <i>Ex. Lepocinclis acus</i> (O.F.Müller) B.Marin & Melkonian.	Baixas perdas por sedimentação. Tolerantes a baixa concentração de nutrientes. Tolerância moderada ao pastoreio. Baixo impacto na qualidade da água.				
	VI - Sem flagelo, carapaças de sílica, r ou K estrategistas. Diatomáceas. <i>Ex. Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen.	Altas taxas de sedimentação, moderada tolerância ao pastoreio. Baixo impacto na qualidade da água.				
	VII - Grandes colônias mucilaginosas, K estrategistas. Cianobactérias e algas verdes. <i>Ex. Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing.	Sensíveis a baixa concentração de luz e nutrientes. Controle de posição na coluna de água. Tolerância ao pastoreio. Potencialmente tóxicas (cianobactérias).				
	VIII - Cianobactérias heterocitadas. <i>Ex. Dolichospermum spiroides</i> (Klebhan) Wacklin, L.Hoffmann & Komárek.	Baixa mistura da coluna de água. Alta concentração de nutrientes. Alta resistência ao pastoreio. Potencialmente tóxicas.				
que identi e retira aq melhor m associadas o modelo	fica colinearidade entre as variáveis uelas com VIF > 10. Para selecionar o odelo de características ambientais às variações na comunidade, usamos de seleção direta, com duas regras	respeito ao nível de significância alfa usual de cada variável e a segunda sobre o R ² ajustado do modelo. Esta análise foi utilizada para evitar valores de explicação inflados, como erro do tipo I. O modelo selecionado por este método incluiu as				

variáveis de nitrogênio amoniacal, profundidade,

de parada (Blanchet et al. 2008). A primeira diz

condutividade elétrica, fósforo total, nitrogênio amoniacal e temperatura da água, tanto para análise das espécies quanto dos GFBM. A função "ordistep" do pacote vegan do R foi utilizada para a realização desse método. Também foi calculado o coeficiente de variação das variáveis ambientais, que é o produto da divisão do desvio padrão pela média, multiplicado por 100.

Todas as análises foram realizadas pelo software R (R Development Core Team 2020) com os pacotes "vegan" (Oksanen *et al.* 2018), "ggplot2" e "tidyverse" (Wickham 2016) e pelo software Statistica (StatSoft 2005).

RESULTADOS

Caracterização ambiental

O nível de água do rio Illinois apresentou alta variação anual (CV= 41,5) (Figura 2). Maiores níveis ocorreram durante a primavera, com valores superiores a oito metros. De maneira geral, o lago apresentou os maiores valores de turbidez e nitrogênio amoniacal, comparado com o rio, principalmente no outono (águas baixas-C3). O rio Illinois também apresentou maiores valores de turbidez e fósforo total no verão (C3) e outono (C4) (ambos no período de águas baixas) (Tabela 3). Os valores de pH, com tendência a básico, foram similares entre os dois ambientes. Os valores de condutividade elétrica foram maiores no rio Illinois e apresentaram maior variabilidade temporal no lago. As concentrações de nitrogênio total e fósforo total foram altas nos dois ambientes (Tabela 3). Considerando as concentrações de fósforo total, ambos os ambientes (lago e rio) foram hipereutróficos (Wetzel 1975).

De acordo com a análise de componentes principais (PCA), as variáveis fósforo total, turbidez e nitrogênio amoniacal relacionaram-se com o lago e com o rio no período de águas baixas (C3 e C4), enquanto que a condutividade elétrica, nitrogênio total e nível de água relacionaram-se com o período de águas altas (C1 e C2) (Figura 3).

Comunidade fitoplanctônica

Foram registrados 110 táxons, sendo 81 no lago e 67 no rio (Material suplementar). Estes táxons foram distribuídos em seis GFBMs: I (7%), II (2%), IV (41%), V (19%), VI (22%) e VII (9%), representantes das algas verdes (42%, principalmente clorofíceas), cianobactérias (16%), diatomáceas (21%, principalmente bacilariofíceas) e fitoflagelados (21%, principalmente euglenofíceas e clamidofíceas). Não ocorreram representantes dos grupos GFBMs III e VIII.

Foram registrados altos valores de riqueza taxonômica (número de espécies) nos dois ambientes, sendo maior no verão e outono, ou seja, período de águas baixas (C2 e C3) para o lago, com maior contribuição de algas verdes e fitoflagelados, e outono (C3 e C4 – águas baixas) para o rio, com maior representatividade de algas verdes e diatomáceas (Figura 4a). Maior número de GFBM foi verificado no rio, sendo o GFBM II representado apenas nesse ambiente. Os GFBMs I, IV, V, VI e VII estiveram presentes em ambos ambientes. Os GFBMs com maior número de táxons no lago foram IV (principalmente clorofíceas) e V (principalmente clamidofíceas e euglenofíceas). No rio, os principais GFBMs foram IV (principalmente clorofíceas) e VI (principalmente bacilariofíceas) (Figura 4b). Os GFBMs I, II e VII apresentaram menor número de táxons (Material suplementar).

Ocorreram baixos valores de biovolume (inferiores a 2 mm³.L⁻¹) no rio e altos valores (superiores a 2 mm³.L⁻¹) no lago (Figura 5a), principalmente no outono (águas baixas-C3), quando foi verificado maior valor médio (Figura 5b). As algas verdes e fitoflagelados apresentaram



Figura 2. Níveis diários do nível de água do rio Illinois em 2013. As setas indicam as datas da coleta. C1: primavera (março); C2: primavera (maio); C3: verão (agosto); C4: outono (outubro).

Figure 2. Daily water levels in the Illinois River in 2013. Arrows indicate samples dates. C1: spring (March); C2: spring (May); C3: summer (August); C4: autumn (October).

Tabela 3. Valores absolutos e coeficiente de variação (CV - porcentagem) da condutividade elétrica (CE- μ S.cm⁻¹), turbidez (Turb, NTU), nitrogênio total (NT, μ g.L⁻¹), fósforo total (PT, μ g.L⁻¹), nitrogênio amoniacal (NH₄+, μ g.L⁻¹), nível do rio (Nível, m) e temperatura da água (Temp., C°) mensurados no lago Long na primavera (C1), verão (C2) e outono (C3 e C4) e rio Illinois, na primavera (C1 e C2), verão (C3) e outono (C4) de 2013. (AA - Águas altas; AB - Águas baixas).

Table 3. Absolute values and coefficient of variation (CV - percentage) of electrical conductivity (CE- μ S.cm-1), turbidity (Turb, NTU), total nitrogen (NT, μ g.L-1), total phosphorus (PT, μ g. L-1), ammoniacal nitrogen (NH4 +, μ g.L-1), river water level (Level, m) and water temperature (Temp., C °) measured at Long lake in spring (C1), summer (C2) and autumn (C3 and C4) and Illinois River in spring (C1 and C2), summer (C3) and autumn (C4) 2013. (AA - High waters; AB - Low waters).

	Período	pН	СЕ	Turb	NT	РТ	NH ₄ +	Nível	Temp.
Lago									
C1	AA	8,41	32,0	27	4200	149	60	-	24
C2	AB	8,05	43,9	119	3330	295	320	-	24
C3	AB	8,33	41,1	399	6110	545	530	-	15
C4	AB	8,19	47,0	18	3690	171	530	-	6
Média (CV)		8,24 (2)	41 (16)	140,7 (126,5)	4332,5 (28,5)	290 (62,7)	360 (62)	-	17,25 (49,95)
Rio									
C1	AA	7,85	74,8	36,2	7950	159	40	4,25	7
C2	AA	8,22	60,9	13,3	7320	132	10	5,38	29
C3	AB	8,76	70,5	48,6	3340	325	50	2,96	26
C4	AB	8,27	72,0	48	4300	459	40	2,95	19
Média (CV)		8,27 (4,5)	69,5 (8,7)	36,5 (45)	5727,5 (39)	268,75 (57)	35 (49,5)	3,88 (30)	20,25 (48,27)

maior contribuição para o biovolume total no lago, e algas verdes e diatomáceas no rio (Figura 6a). Os GFBMs IV (clorofíceas) e V (euglenofíceas), apresentaram maiores valores de biovolume, principalmente no lago. No rio, o GFBM VI foi melhor representado (Figura 6b). Os GFBMs I e II apresentaram baixa contribuição ao biovolume. Algumas espécies mostraram alta contribuição biovolume. No lago, a cianobactéria em Pseudanabaena sp. (GFBM IV) foi dominante na coleta C1 (período de águas altas - 57%), Peridinium sp. (GFBM V) teve alta contribuição na coleta C2 (águas altas - 46%) e Cryptomonas erosa Ehrenberg na coleta C4 (período de águas baixas, 39%). No rio, a coscinodiscofícea unicelular teve alta contribuição na coleta C1 (águas altas, 25%) e Oocystis sp. nas coletas C2 (águas altas, 41%) e C3 (águas baixas, 40%).

Os GFBMs demonstraram maior poder de predição (RDA - $R^2 = 0,84$; eixo 1 = 39 % e eixo 2 = 34%) em relação às variáveis ambientais do que as espécies (RDA - $R^2 = 0,37$; eixo 1 = 25 % e eixo 2 = 20%). Apenas o primeiro eixo foi significativo

(p=0,01) para ambas abordagens (Figura 7). A RDA revelou alta similaridade na composição de espécies, principalmente na primavera (águas altas-C2), quando o rio exerceu maior influência no lago, e no verão (águas baixas-C3). Algumas espécies como Orthoseira sp. e Nitzschia sp. foram mais importantes no rio e Pseudanabaena sp. no lago, principalmente na primavera (águas altas-C1) (Figura 7a). Oocystis sp. esteve relacionado aos dois ambientes, influenciado por fósforo total (p = 0,01). O GFBM V esteve relacionado com o nitrogênio amoniacal (p = 0,005), com maior concentração no lago. O GFBM VII, formado por táxons coloniais mucilaginosas, principalmente cianobactérias, esteve relacionado com condutividade elétrica (p = 0,01), no rio no período C2 (águas altas) e C3 (águas baixas). Os GFBMs II (crisofíceas) e IV (principalmente algas verdes), no período C4 do rio (águas baixas) estiveram associados ao nível de água (p = 0,005), e o VI (diatomáceas), esteve relacionado à amostra C2 do lago (Figura 7b).



Figura 3. Análise de componentes principais para o lago Long e rio Illinois em 2013. *Figure 3. Principal component analysis for the Long Lake and Illinois River in 2013.*

DISCUSSÃO

Foi evidenciado maior riqueza taxonômica e funcional no lago, contrariando nossa primeira hipótese. Como esperado, maiores valores de biovolume ocorreram no lago, que foi fortemente influenciado pela variabilidade do nível de água do rio Illinois, corroborando nossa segunda hipótese. Diferente do esperado, apenas o GFBM VI refletiu o tipo de ambiente, com maior importância no rio. Esses resultados demonstraram a importância da sazonalidade e dos altos níveis de água durante a primavera sobre a variação temporal da riqueza e biovolume fitoplanctônico no sistema rio – lago,



Figura 4. Variação temporal da riqueza dos grupos taxonômicos (a) e GFBMs (b) fitoplanctônicos no lago Long e rio Illinois nos quatro períodos de amostragem em 2013.

Figure 4. Richness temporal variation of the phytoplankton taxonomic groups (a) and MBFGs (b) in Long Lake and Illinois River in the four sampling periods in 2013.

656 | Grupos funcionais fitoplanctônicos revelam diferenças ambientais



Figura 5. Variabilidade temporal do biovolume dos grupos fitoplanctônicos no lago Long e rio Illinois em 2013. Cada ponto representa a média, a caixa o erro padrão e as linhas o desvio padrão.

Figure 5. Biovolume temporal variability of the phytoplankton groups in Long Lake and Illinois River in 2013. Each point represents the mean; the box represents the standard error and the lines the standard deviation.



Figura 6. Variação temporal do biovolume dos grupos taxonômicos (a) e GFBMs (b) no lago Long e rio Illinois em 2013.

Figure 6. Temporal variation of the biovolume of the taxonomic groups (a) and MBFGs (b) in Long lake and Illinois river in 2013.

confirmando nossa terceira hipótese. Além disso, foi destacada a influência das águas altas sobre as concentrações de nutrientes e a dispersão de propágulos, que interferem na distribuição dos organismos aquáticos, em especial naqueles com curto ciclo de vida, como o fitoplâncton.

Pulsos de inundação têm sido apontados como um dos principais direcionadores das mudanças nos padrões sazonais do fitoplâncton (Bortolini *et al.* 2014, 2016, Pineda *et al.* 2019). No nosso estudo, a conexão entre lago e rio, embora controlada artificialmente por meio de diques, facilitou as trocas de organismos e nutrientes entre esses ambientes e os altos níveis de água do rio Illinois durante a primavera provavelmente influenciaram o aumento do biovolume e riqueza no lago. A hidrodinâmica distinta entre lago e rio pode ter determinado o padrão verificado para o biovolume nesses ambientes. A alta vazão dos rios limita o desenvolvimento do fitoplâncton devido a lavagem hidráulica (Reynolds 2006). Por outro lado, o maior tempo de retenção da água no lago favorece o fitoplâncton (Sommer *et al.* 1986, Train & Rodrigues 1998, Lemke *et al.* 2017a, Iatskiu *et al.* 2018).

Houve expressiva contribuição de organismos unicelulares e coloniais sem traços especializados, como clorofíceas do GFBM IV e coloniais mucilaginosas, como trebouxiofíceas do GFBM VII. As clorofíceas foram caracterizadas por



Figura 7. Análise de redundância realizada para (a) grupos taxonômicos e (b) GFBMs. (Oocys = *Oocystis* sp.; Coela = *Coelastrum pseudomicroporum*; Pseud = *Pseudanabaena* sp.; Ortho *Orthoseira* sp1), Nitzs = *Nitzschia* sp1; Cyclo = *Cyclotella* sp2; Cyclo2 = *Cyclotella* sp3; Chlam = *Chlamydomonas* sp.; Chlam2 = *Chlamydomonas* sp.1; Perid = *Peridinium* sp., Crypt = *Cryptomonas erosa;* Eugle *Euglena* sp.). Different colors indicate the sampling periods.

Figure 7. Redundancy Analysis of (a) taxonomic groups and (b) MBFGs. (Oocys = Oocystis sp.; Coela = Coelastrum pseudomicroporum; Pseud = Pseudanabaena sp.; Ortho Orthoseira sp1), Nitzs = Nitzschia sp1; Cyclo = Cyclotella sp2; Cyclo2 = Cyclotella sp3; Chlam = Chlamydomonas sp.; Chlam2 = Chlamydomonas sp.1; Perid = Peridinium sp., Crypt = Cryptomonas erosa; Eugle Euglena sp.). Different colors indicate the sampling periods.

reduzido tamanho, o que pode ter favorecido seu desenvolvimento nas condições de alta turbidez abiogênica verificada nos ambientes estudados. Este resultado evidencia a alta variabilidade nas respostas das algas verdes à disponibilidade de luz (Reynolds *et al.* 2002, Reynolds 2006). De fato, muitos representantes das algas verdes são sensíveis a baixa disponibilidade de luz (Schwaderer *et al.* 2011). Portanto, a relevância tanto para riqueza quanto para o biovolume

das algas verdes nanoplanctônicas (GFBM IV), provavelmente estiveram relacionados a sua rápida replicação, principalmente devido à alta relação superfície:volume que as tornam mais eficientes no uso dos recursos. Além disso, a mistura constante da coluna de água pode ter favorecido a manutenção desses organismos na coluna de água, minimizando as perdas por sedimentação, pois esses não possuem traços especializados para manutenção na coluna de água (Kruk *et al.* 2010).

As diatomáceas também foram importantes principalmente para a riqueza. A parede celular constituída por sílica favorece a permanência desses organismos em ambientes turbulentos, pois a sílica confere proteção contra choque mecânico e lise celular (Descy et al. 2017). Por outro lado, a sílica aumenta a taxa de sedimentação das diatomáceas (Naselli-flores et al. 2020) e pode ser uma desvantagem em ambientes lênticos, com pouca mistura. No caso do lago Long, com coluna de água constantemente misturada, as diatomáceas encontraram condições favoráveis em ambos os ambientes. O pulso de inundação também pode ter influenciado o aumento da riqueza das diatomáceas no lago por facilitar a chegada de novos propágulos (Salmaso & Padisak 2007, Bortolini et al. 2014).

Os fitoflagelados apresentaram expressivo desenvolvimento e contribuição ao biovolume, principalmente após o período de cheia. A mixotrofia (osmotrofia ou fagotrofia) permite a obtenção de energia ou nutrientes, tanto pela autotrofia, quanto pela heterotrofia (Jones 2000), portanto permite que os organismos atuem como produtores ou consumidores. Essa pode ser uma importante vantagem adaptativa em ambientes rasos, onde a ressuspensão do sedimento causa redução na disponibilidade de luz (Moresco et al. 2020). Além disso, é provável que o aporte de nutrientes para o lago, devido a inundação da vegetação circundante também tenha impulsionando o desenvolvimento desses organismos (Naselli-Flores 2000, Kruk et al. 2010).

A disponibilidade de nutrientes em sistemas lênticos está geralmente associada a dominância de cianobactérias. Embora no período de estudo não tenham sido registradas florações de cianobactérias, os usos do solo (agrícola e industrial) no entorno do sistema estudado podem aumentar a concentração de nutrientes, principalmente no período de inundação e causar florações tóxicas de cianobactérias (Bortolini *et al.* 2017). Neste estudo, a cianobactéria *Pseudanabaena* sp. pertencente ao GFBM IV, esteve associada ao aumento do nível de água.

A relação fitoplâncton-ambiente foi melhor explicada pelos GFBMs. Agrupamentos funcionais conseguem extrair melhor resposta da interação entre o ambiente e a comunidade, tendo maior poder preditivo do funcionamento do ecossistema, como também demonstrado por outros estudos em planícies de inundação (Bortolini & Bueno 2017, Pineda *et al.* 2020).

Reconhecemos as limitações para extrapolar nossos resultados para outras planícies de inundação, pois avaliamos somente um ciclo hidrológico e em um único sistema rio-lago de inundação. Apesar do tamanho amostral ter sido pequeno, relatamos importantes oscilações de atributos ecológicos do fitoplâncton (biovolume, riqueza), tanto para perspectiva funcional quanto para taxonômica em uma planície de inundação temperada.

Nosso estudo reforçou o papel fundamental da hidrodinâmica para o fitoplâncton, com maiores valores de biovolume no ambiente lêntico. A mistura constante da coluna de água e alta turbidez selecionou espécies com traços (e. g. pequeno tamanho, presença de sílica) adaptados as essas condições. Também reforçamos a importância das inundações para o aporte de nutrientes e propágulos para a riqueza do fitoplâncton em ambientes de planície. Além disso, concluímos que os GFBM responderam melhor às diferenças entre os dois ambientes estudados, ressaltando a importância desse tipo de abordagem para a compreensão dos padrões da comunidade.

AGRADECIMENTOS

Esta pesquisa teve o apoio financeiro da Nature Conservancy, Illinois Natural History Survey, Illinois Water Survey, Illinois Department of Natural Resources. Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), ao Programa de Pós -Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) e ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá (UEM) pelo suporte e infraestrutura. Agradecemos aos revisores anônimos e editor pelas contribuições ao manuscrito. Agradecemos também ao Dr. Fernando Lansac-Tôha pela colaboração nas análises estatísticas.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., Bonecker, C. C., & Gomes, L. C. 2009. Effects of water quantity on connectivity: The case of the upper Paraná River floodplain. Ecohydrology and Hydrobiology, 9(1), 99–113. DOI: 10.2478/v10104-009-0040-x
- Bergamin, H., Reis, B. F., & Zagatto, E. A. G. 1978. A new device for improving sensitivity and stabilization in flow injection analysis. Analytica Chimica Acta, 97(2), 427–431. DOI: 10.1016/S0003-2670(01)93455-5
- Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. 2008.Forward Selection of Explanatory Variables.Ecology, 89(9), 2623–2632. DOI: 10.1890/07-0986.1
- Bortolini, J. C., & Bueno, N. C. 2017. Temporal dynamics of phytoplankton using the morphology-based functional approach in a subtropical river. Revista Brasileira de Botanica, 40(3), 741–748. DOI: 10.1007/s40415-017-0385-0
- Bortolini, J. C., Moresco, G. A., de Paula, A. C. M., Jati, S., Rodrigues, L. C., Paula, A. C. M. de, Jati, S., & 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(1), 151–163. DOI: 10.1007/ s10750-015-2490-z
- Bortolini, J. C., Pineda, A., Rodrigues, L. C., Jati, S., & Velho, L. F. M. 2017. Environmental and spatial processes influencing phytoplankton biomass along a reservoirs-river-floodplain lakes gradient: A metacommunity approach. Freshwater Biology, 62(10), 1756–1767. DOI: 10.1111/fwb.12986
- Bortolini, J. C., Rodrigues, L. C., Jati, S., & Train, S. 2014. Phytoplankton functional and morphological groups as indicators of environmental variability in a lateral channel of the Upper Paraná River floodplain. Acta Limnologica Brasiliensia, 26(1), 98–108. DOI:

10.1590/S2179-975X2014000100011

- Brasil, J., & Huszar, V. L. M. 2011. O papel dos traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. Oecologia Australis, 15(4), 799– 834. DOI: 10.4257/oeco.2011.1504.04
- Descy, J. P., Darchambeau, F., Lambert, T., Stoyneva-Gaertner, M. P., Bouillon, S., & Borges, A. V. 2017. Phytoplankton dynamics in the Congo River. Freshwater Biology, 62, 87– 101. DOI: 10.1111/fwb.12851
- Hillebrand, H., Dürselen, C.-D., Kirschtel, D., Pollingher, U., & Zohary, T. 1999. Biovolume Calculation for Pelagic and Benthic Microalgae. Journal of Phycology, 35(2), 403–424. DOI: 10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x
- Iatskiu, P., Bovo-Scomparin, V. M., Segovia, B. T., Velho, L. F. M., Lemke, M. J., & Rodrigues, L. C. 2018. Variability in mean size of phytoplankton in two floodplain lakes of different climatic regions. Hydrobiologia, 823(1), 135–151. DOI: 10.1007/s10750-018-3702-0
- Jones, R. I. 2000. Mixotrophy in plantonic protists: an overview. Freshwater Biology, 45(2), 219– 226. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2000.00672.x
- Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E. 1989. The flood pulse concept in River. In: D. P. Dodge (Ed.), Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol. 106, pp. 110–127.
- Koroleff, K. J. H. 1976. Determination of ammonia. In: E. Grasshoff & E. Kremling (Eds.), Methods of seawater analysis. pp. 126–133. Verlag Chemie, Weinheim.
- Kruk, C., Devercelli, M., & Huszar, V. L. 2020.Reynolds Functional Groups: a trait-based pathway from patterns to predictions.Hydrobiologia. DOI: 10.1007/s10750-020-04340-9
- Kruk, C., Huszar, V. L. M., Peeters, E. T. H. M., Bonilla, S., Costa, L., Lurling, M., Reynolds, C. S., & Scheffer, M. 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. Freshwater Biology, 55(3), 614–627. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2009.02298.x
- Kruk, C., & Segura, A. M. 2012. The habitat template of phytoplankton morphology-based functional groups. Hydrobiologia, 698, 191– 202. DOI: 10.1007/s10750-012-1072-6
- Lansac-Tôha, F. M., Heino, J., Quirino, B. A., Moresco, G. A., Zapata, O. E. P., Meira, B. R., Rodrigues, L. C., Jati, S., Lansac-Tôha, F. A.,

& Velho, L. F. M. 2019. Differently dispersing organism groups show contrasting beta diversity patterns in a dammed subtropical river basin. Science of The Total Environment, 691, 1271–1281. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.07.236

- Lemke, M. J., Hagy, H. M., Dungey, K., Casper, A. F., Lemke, A. M., VanMiddlesworth, T. D., & Kent, A. 2017a. Echoes of a flood pulse: short-term effects of record flooding of the Illinois River on floodplain lakes under ecological restoration. Hydrobiologia, 804(1), 151–175. DOI: 10.1007/ s10750-017-3220-5
- Lemke, M. J., Walk, J. W., Lemke, A. M., Sparks, R. E., & Blodgett, K. D. 2017b. Introduction: The ecology of a river floodplain and the Emiquon preserve. Hydrobiologia, 804(1), 1–17. DOI: 10.1007/s10750-017-3335-8
- Litchman, E., & Klausmeier, C. A. 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 39(1), 615–639. DOI: 10.1146/ annurev.ecolsys.39.110707.173549
- Lund, J. W. G., Kipling, C., & Le Cren, E. D. E. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. Hydrobiologia, 11(2), 980–985. DOI: 10.1007/BF00007865
- Mackereth, F. Y. H., Heron, J., & Talling, J. F. 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. Freshwater Biological Association (Ed.), 36, 1–120.
- Margalef, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanologica Acta, 1(4), 493–509.
- Moresco, G. A., Bortolini, J. C., Rodrigues, L. C., Jati, S., & Machado Velho, L. F. 2020. A functional deconstructive approach to mixotrophic phytoplankton responds better to local, regional and biogeographic predictors than species. Austral Ecology, 45(2), 249–263. DOI: 10.1111/aec.12852
- Naselli-Flores, L. 2000. Phytoplankton assemblages in twenty-one Sicilian reservoirs: relationships between species composition and environmental factors. Hydrobiologia, 50, 1–11. DOI: 10.1023/A:1003907124528
- Naselli-flores, L., Zohary, T., & Padisák, J. 2020. Life in suspension and its impact on phytoplankton morphology : an homage to Colin S . Reynolds. Hydrobiologia. DOI: 10.1007/s10750-020-

04217-x

- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. 2018. Vegan: Community Ecology Package. Version 2.5-3.
- Padial, A. A., Ceschin, F., Declerck, S. A. J., De Meester, L., Bonecker, C. C., Lansac-Tôha, F. A., Rodrigues, L., Rodrigues, L. C., Train, S., Velho, L. F. M., & Bini, L. M. 2014. Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. Plos One, 9(10), 1–8. DOI: 10.1371/ journal.pone.0111227
- Pineda, A., Caroline, A., Paula, M. De, Iatskiu, P., Arnhold, G., Souza, Y. R., Andrea, L., Corredor, O., Zanon, F. M., Zanco, B. F., Jati, S., Bortolini, J. C., & Rodrigues, L. C. 2020. A protection area in a subtropical floodplain influenced the phytoplankton taxonomic and functional diversity. Oecologia Australis, 24(2), 505–523. DOI: 10.4257/eco.2020.2402.19
- Pineda, A., Moresco, G. A., Caroline, A., Paula,
 M. De, Nogueira, L. M., Iatskiu, P., Souza,
 Y. R. De, Reis, L. M., & Rodrigues, L. C. 2017.
 Rivers affect the biovolume and functional
 traits of phytoplankton in floodplain lakes.
 Acta Limnologica Brasiliensia, 29, e113. DOI:
 10.1590/S2179-975X7317
- Pineda, A., Peláez, Ó., Dias, J. D., Segovia, B. T., Bonecker, C. C., Velho, L. F. M., & Rodrigues, L. C. 2019. The El Niño Southern Oscillation (ENSO) is the main source of variation for the gamma diversity of plankton communities in subtropical shallow lakes. Aquatic Sciences, 81(3), 49. DOI: 10.1007/s00027-019-0646-z
- R Development Core Team. 2020. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Viena, Austria.
- Reynolds, C. S. 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. Holarctic Ecology, 3(3), 141–159. DOI: 10.1111/j.1600-0587.1980.tb00721.x
- Reynolds, C. S. 2006. The Ecology of phytoplankton.M. Usher D. Saunders R. Peet & A. Dobson (Eds.), Ecology. New York, USA: Cambridge University Press: p. 535. DOI: 10.1017/CBO9780511542145

- Reynolds, C. S., Elliott, J. A., & Frassl, M. A. 2014. Predictive utility of trait-separated phytoplankton groups: A robust approach to modeling population dynamics. Journal of Great Lakes Research, 40(3), 143–150. DOI: 10.1016/j.jglr.2014.02.005
- Reynolds, C. S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L., & Melo, S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. Journal of Plankton Research, 24(5), 417–428. DOI: 10.1093/plankt/24.5.417
- Salmaso, N., & Padisak, J. 2007. Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda , Italy and Lake Stechlin, Germany). Hydrobiologia, 578(1), 97– 112. DOI: 10.1007/s10750-006-0437-0
- Schwaderer, A. S., Yoshiyama, K., De Tezanos Pinto, P., Swenson, N. G., Klausmeier, C. A., & Litchman, E. 2011. Eco-evolutionary differences in light utilization traits and distributions of freshwater phytoplankton. Limnology and Oceanography, 56(2), 589–598. DOI: 10.4319/ lo.2011.56.2.0589
- Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W. I., & Duncan, A. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. Archiv Fur Hydrobiologie, 106, 433–471. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1969.tb01218.x
- StatSoft. 2005. Statistica: Data analysis software system. Version 7.1. USA.
- Sun, J., & Liu, D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. Journal of Plankton Research, 25(11), 1331–1346. DOI: 10.1093/plankt/fbg096
- Thomaz, S. M., Bini, L. M., & Bozelli, R. L. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. Hydrobiologia, 579(1), 1–13. DOI: 10.1007/ s10750-006-0285-y
- Train, S., & Rodrigues, L. C. 1998. Temporal fluctuations of the phytoplankton community of the Baia River, in the upper Parana River floodplain, Mato Grosso do Sul, Brazil. Hydrobiologia, 361(1), 125–134. DOI: 10.1023/A:1003118200157
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitteilungen Der Internationalen Vereinigung Für Theoretische Und Angewandte Limnologie, 9(1), 1–38.

- Van der Gucht, K., Cottenie, K., Muylaert, K., Vloemans, N., Cousin, S., Declerck, S., Jeppesen, E., Conde-Porcuna, J.-M., Schwenk, K., Zwart, G., Degans, H., Vyverman, W., & De Meester, L. 2007. The power of species sorting: local factors drive bacterial community composition over a wide range of spatial scales. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104(51), 20404–20409. DOI: 10.1073/pnas.0707200104
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos, 116(5), 882–892. DOI: 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x
- Wetzel, R. G. 1975. Limnology. 3 ed. Philadelphia: WB Saunders Company: p. 743.
- Wickham, H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York: Springer-Verlag.
- Woodward, G., Perkins, D. M., & Brown, L. E. 2010.
 Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization.
 Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 365(1549), 2093–2106. DOI: 10.1098/rstb.2010.0055.

Material Suplementar

Tabela S1: Composição taxonômica e funcional no lago Long e rio Illinois em 2013. Os valores correspondem ao número de táxons registrados para cada classe taxonômica e GFBM.

Table S1: Taxonomic and functional composition in a Long lake and Illinois River in 2013. The values correspond to the number of taxa registered for each taxonomic class and MBFG.

Tabela S2: Contribuição relativa (%) dos táxonsfitoplanctonicos para o biovolume no rioIllinois e lago Long no ano de 2013 e códigos dasamostragens (entre parênteses).

Table S2:Relative contribution (%) ofphytoplankton taxa to biovolume in the IllinoisRiver and Long lake in 2013 and sampling codes(in parentheses).

Submitted: 14 November 2019 Accepted: 19 April 2021 Published on line: 07 June 2021 Associate Editor: Natalie Olifiers