

## O PAPEL DOS TRAÇOS FUNCIONAIS NA ECOLOGIA DO FITOPLÂNCTON CONTINENTAL

*Jandeson Brasil\* & Vera L. M. Huszar*

Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Departamento de Botânica, Laboratório de Ficologia, Museu Nacional. Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 20 940-040.

E-mails: [jandesonbrasil@yahoo.com.br](mailto:jandesonbrasil@yahoo.com.br), [vhuszar@gbl.com.br](mailto:vhuszar@gbl.com.br)

### RESUMO

É crescente o interesse da ecologia em agrupar organismos com base em traços funcionais das espécies devido a sua maior habilidade em prever ou explicar a estrutura das comunidades e suas respostas às condições ambientais. O objetivo desta revisão é discutir os fundamentos da abordagem baseada em traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. Primeiramente, nós identificamos os traços funcionais mais relevantes, em seguida é feita uma revisão dos estudos inovadores sobre a abordagem e, por fim, é apresentada uma breve análise dos grupos funcionais (GF) propostos por Reynolds *et al.* (2002), aplicada a ecossistemas aquáticos continentais brasileiros. Traços funcionais afetam a aptidão das espécies, via seus efeitos sobre reprodução e sobrevivência, podendo ser: morfológicos (ex. forma, tamanho), fisiológicos (ex. concentração e composição de pigmentos fotossintéticos, capacidade de fixação de nitrogênio, produção de toxinas), comportamentais (ex. mixotrofia, motilidade) e de história de vida (ex. reprodução assexuada/sexuada, produção de estágios de dormência). Resultados da análise multivariada baseada em dados de 33 ecossistemas aquáticos brasileiros indicaram que diferentes tipos de ecossistemas (rios, lagos, estuários e reservatórios) compartilham GF similares em estados tróficos similares. Sistemas oligotróficos foram dominados por organismos pequenos ou grandes equipados com traços funcionais, tais como flagelos ou mixotrofia, que lhes permite sobreviver em condições pobres em nutrientes. Em lagos hipereutróficos e misturados, tanto condições nutricionais de enriquecimento (que fornecem matéria suficiente para permitir o aumento no tamanho dos organismos), como diminuição na transparência da água favorecem a dominância de organismos grandes com alta razão superfície/volume, tais como cianobactérias filamentosas. Embora o esquema proposto por Reynolds *et al.* tenha se mostrado uma ferramenta potencial para sintetizar os tipos de comunidades em ecossistemas aquáticos brasileiros, algumas limitações podem ser assinaladas como: (i) alguns GFs são incluídos sob bases intuitivas; (ii) a necessidade de conhecimento taxonômico de um especialista, e (iii) a circularidade na inclusão de novas espécies no esquema a partir das condições onde vivem. Outros esquemas têm sido propostos visando eliminar essas limitações. Assim, estudos futuros devem dar ênfase em testar quais os esquemas que melhor predizem a composição da comunidade fitoplanctônica em relação às condições ambientais.

**Palavras-chave:** Fitoplâncton; estrutura da comunidade; grupos funcionais; traços funcionais.

### ABSTRACT

**THE ROLE OF THE FUNCTIONAL TRAITS ON THE PHYTOPLANKTON ECOLOGY IN INLAND WATERS.** To cluster species based on their functional traits has been a growing trend in ecology due to its ability to predict or explain the structure of communities and their responses to environmental conditions. The aim of this review is to discuss the foundations of approach based on functional traits in the ecology of freshwater phytoplankton. First, we identify the functional traits relevant to phytoplankton; then we provide a review of the functional approach literature and, finally, we analyze Brazilian freshwater ecosystems using the functional groups (FG) proposed by Reynolds *et al.* (2002). Functional traits affect the fitness of species through their effects on reproduction and survival. These traits can be: morphological (i.e. size, shape), physiological (i.e. concentration and composition from photosynthetic pigments, capability

of nitrogen fixation, toxin production), behavioral (i.e. mixotrophy, motility) and life history (i.e. asexual/sexual reproduction, production of resting stages). Results from a multivariate analysis based on data from 33 aquatic ecosystems indicate that different types of ecosystems (rivers, lakes, estuaries and reservoirs) share similar FG across similar trophic states. Oligotrophic systems were dominated by small organisms or larger one equipped with functional traits, such as flagella or mixotrophy behavior, that allow them to live in poor nutrient conditions. In mixed hypertrophic lakes, both the enriching in nutrient condition (that provide matter enough to allow the increase in the size of the organisms), and the decrease in water transparency favor the dominance of large organisms with high surface/volume ratio, such as filamentous cyanobacteria. Although the scheme proposed by Reynolds *et al.* has been a potential tool to sum up the community types in Brazilian aquatic ecosystems, it presents some limitations, such as: (i) some FGs have been added on the intuitive grounds, (ii) the need of taxonomic knowledge from a specialist, and (iii) cyclic reasoning. Other schemes have been proposed due to these limitations. Thus, future studies should give emphasis to test the scheme which better predict the community composition of phytoplankton in relation to environmental conditions.

**Keywords:** Phytoplankton; community structure; functional groups; functional traits.

## RESUMEN

**EL ROL DE LOS RASGOS FUNCIONALES EN LA ECOLOGÍA DEL FITOPLANCTON CONTINENTAL.** La agrupación de especies basadas en sus rasgos funcionales ha tenido una tendencia creciente en ecología debido a su mayor habilidad de predecir o explicar la estructura de las comunidades y sus respuestas ante las condiciones ambientales. El objetivo de esta revisión es examinar los fundamentos del enfoque basado en rasgos funcionales en la ecología del fitoplancton de agua dulce. En primera instancia, identificamos las características funcionales relevantes del fitoplancton; luego proveemos una reseña de la literatura sobre este enfoque, y finalmente, analizamos los ecosistemas de agua dulce brasileiros usando los grupos funcionales (GF) propuestos por Reynolds *et al.* (2002). Los rasgos funcionales afectan la capacidad de las especies por sus efectos sobre la reproducción y la supervivencia. Estos rasgos pueden ser: morfológicos (ej. Tamaño, forma), fisiológicos (ej. concentración y composición de los pigmentos fotosintéticos, capacidad de fijación de nitrógeno, producción de toxinas), comportamentales (ej. Mixotrofia, movilidad) e historias de vida (ej. reproducción asexual/sexual, producción de etapas de reposo). Los resultados de un análisis multivariado basado en la información de 33 ecosistemas acuáticos indican que los diferentes tipos de ecosistemas (ríos, lagos, estuarios y reservorios) comparten GF similares en estados tróficos similares. Sistemas oligotróficos estuvieron dominados por organismos pequeños o grandes equipados con rasgos funcionales, tales como los flagelados o mixotróficos, que les permite vivir en condiciones pobres en nutrientes. En lagos hipertróficos y mezclados, tanto el enriquecimiento en las condiciones nutricionales (que provee la materia suficiente para permitir el aumento de tamaño de los organismos), como la disminución en la transparencia del agua favorecen la dominancia de organismos grandes con elevada relación superficie/volumen, tales como cianobacterias filamentosas. Aunque el esquema propuesto por Reynolds *et al.* ha sido una herramienta potencial para resumir los tipos de comunidades en los ecosistemas acuáticos brasileiros, el mismo presenta algunas limitaciones, tales como: (i) algunos GFs han sido incluidos bajo bases intuitivas, (ii) la necesidad de conocimiento taxonómico de un especialista, y (iii) el razonamiento cíclico. Debido a dichas limitaciones, otros esquemas han sido propuestos. De este modo, futuros estudios deberían enfatizar en el análisis de los esquemas que predican mejor la composición de la comunidad de fitoplancton en relación con las condiciones ambientales.

**Palabras clave:** Fitoplancton; estructura de la comunidad; grupos funcionales; rasgos funcionales.

## INTRODUÇÃO

Ecologia de comunidades é o estudo da ocorrência de espécies, que interagem em maior ou

menor intensidade, em uma escala local (Lawton 1999). Devido à natureza complexa, tem sido argumentado que generalizações e predições são difíceis de serem alcançadas em ecologia de

comunidades (Lawton 1999, Simberloff 2004). No entanto, a abordagem baseada em traços funcionais tem atraído o interesse dos ecólogos não só por tornar a ecologia de comunidades mais geral e preditiva, mas também por permitir uma ligação entre ecologia de comunidades e ecologia de ecossistemas, uma dicotomia artificial frequentemente lamentada, mas raramente interligada (McGill *et al.* 2006, Westoby & Wright 2006, Webb *et al.* 2010). Tal interesse se deve a dois fatores: i) a abordagem funcional enfoca relações entre variáveis quantitativas [ex: traços funcionais (*functional traits*), variáveis ambientais, medidas de eficácia biológica (*fitness*)] o que resulta na identificação de padrões, e por fim, na predição; ii) os traços funcionais estão intimamente relacionados aos processos de aquisição e alocação de energia e matéria, permitindo uma ligação entre ecologia de comunidades e ecossistemas. Traço funcional é qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável em nível de indivíduo, que afeta indiretamente a eficácia biológica via seus efeitos sobre crescimento, reprodução e sobrevivência (Violle *et al.* 2007).

A abordagem funcional está baseada na teoria de nicho ecológico (Hutchinson 1957) que considera as espécies como entidades heterogêneas, as quais respondem diferentemente às condições ambientais, mudando o foco da espécie em si para seus traços funcionais. Ou seja, a idéia central da abordagem funcional é que traços, não entidades taxonômicas, são as unidades fundamentais selecionadas através de filtros ambientais (abióticos, bióticos ou barreiras à dispersão) (Weiher *et al.* 1998, Violle *et al.* 2007). A abordagem baseada nos traços funcionais permite fazer maiores generalizações do que uma abordagem baseada na filogenia. Da perspectiva funcional surge o interesse em classificar espécies em grupos que se relacionam diretamente com as funções do ecossistema. Dessa forma, grupos funcionais podem então ser definidos como um conjunto de espécies com ou sem afinidades filogenéticas, que compartilham traços funcionais similares e que respondem similarmente às condições ambientais (Lavorel *et al.* 1997).

Fitoplâncton é um grupo polifilético de microorganismos fotossintetizantes (algas, cianobactérias e algumas poucas bactérias) adaptados

a viverem parcial ou continuamente em águas abertas. Estima-se que exista cerca de quatro mil espécies de fitoplâncton marinho e, provavelmente, um número aproximado para o fitoplâncton de corpos de água continentais (Reynolds 2006). Em ambas as listas, além de existir uma marcante diversidade de espécies, há também uma ampla variedade de forma e tamanho entre os organismos (Reynolds 2006, Finkel *et al.* 2010). Tais diferenças morfológicas têm sido tradicionalmente usadas na circunscrição taxonômica das espécies.

A diversidade na forma e tamanho do fitoplâncton está relacionada claramente à cinética para utilização de recursos e à susceptibilidade a processos de perda, podendo então as espécies ser classificadas de acordo com suas propriedades funcionais (Reynolds *et al.* 2002, Weithoff 2003, Naselli-Flores *et al.* 2007, Finkel *et al.* 2010, Kruk *et al.* 2010). Como a composição da comunidade fitoplanctônica afeta o funcionamento dos ecossistemas aquáticos, é importante conhecer quais fatores governam sua dinâmica. Por serem facilmente dispersos, dados seu pequeno tamanho e elevada abundância (Finlay 2002), é razoável assumir que as condições locais (estrutura física do sistema, disponibilidade de recursos, processos de escoamento hidráulico, sedimentação e herbivoria) determinarão quais espécies ocorrerão em um dado momento e lugar (Margalef 1978, Reynolds 1980, Hillebrand & Azovsky 2001, Beisner *et al.* 2006). Assim, as condições ambientais locais devem atuar como filtros favorecendo grupos de espécies que compartilham características adaptativas similares (Reynolds 1988, Webb *et al.* 2002), ainda que as espécies não sejam, de forma obrigatória, relacionadas filogeneticamente. Devido a seu pequeno tamanho, curto tempo de geração, grande tamanho populacional e fácil manipulação em laboratório, o fitoplâncton é tido como um excelente modelo para focar questões ecológicas fundamentais, entre elas, testar a abordagem baseada nos traços funcionais (Litchman & Klausmeier 2008).

O objetivo da presente revisão é discutir os fundamentos da abordagem dos grupos funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. Primeiramente, são apresentados os traços funcionais mais relevantes das algas planctônicas, em seguida é feita uma revisão dos estudos inovadores na abordagem com ênfase

em ambientes aquáticos continentais e, por fim, é apresentada uma breve análise dos grupos funcionais propostos por Reynolds *et al.* (2002) aplicada a ecossistemas aquáticos continentais brasileiros, a partir de dados já publicados.

## PRINCIPAIS EIXOS ECOLÓGICOS E TRAÇOS FUNCIONAIS ASSOCIADOS

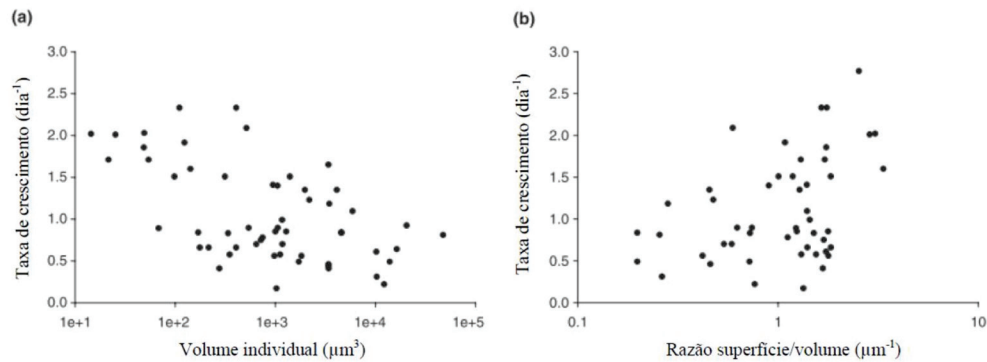
Nicho é considerado como o hiper-espaço  $n$ -dimensional envolvendo as tolerâncias e requerimentos de um organismo, onde  $n$  é o número de eixos ecológicos que o constitui (Hutchinson 1957). Os principais eixos ecológicos para o fitoplâncton se traduzem em: i) interceptação de luz suficiente para fixação de carbono a fim de compensar o consumo imediato pela respiração e para a manutenção da biomassa; ii) absorção de nutrientes a partir de um meio hipotônico; iii) maximização da habilidade para entrar e permanecer na camada de água iluminada; e iv) redução de perdas por herbívoros ou patógenos (Reynolds 2006, Litchman & Klausmeier 2008). Para cada um desses eixos existe uma gama de traços, desde o nível intracelular até o de população, que permite ao fitoplâncton sobreviver e reproduzir-se em um dado ambiente. Nesta revisão enfocaremos apenas os traços funcionais mais freqüentemente considerados para definir os grupos funcionais do fitoplâncton, com ênfase na morfologia, luz, nutrientes e principais processos de perda.

### MORFOLOGIA

Os organismos fitoplanctônicos mostram uma ampla diversidade de formas: algumas são robustas (esféricas, elipsóides, cilíndrico-curtas), outras achatadas ou alongadas; algumas são simples na forma superficial, outras complexas com diversos tipos de ornamentação. Além da diversidade de formas, é expressiva a variabilidade de tamanho dos organismos fitoplanctônicos, que é comparável com aquela existente entre as imensas árvores de uma floresta e as ervas que crescem em sua base (Reynolds 2006). A unidade de volume dos organismos fitoplanctônicos pode variar em até oito ou nove ordens de magnitude, indo desde cianobactérias unicelulares de  $\sim 1\mu\text{m}^3$  até colônias

mucilaginosas de *Microcystis* (Cyanobacteria), que podem atingir mais de 1mm de diâmetro ( $> 10^9\mu\text{m}^3$  em volume) (Reynolds 2006). O tamanho e a forma das espécies fitoplanctônicas, entre outras propriedades, determinam sua adaptabilidade aos ambientes aquáticos (Lewis 1976, Reynolds 1988, Naselli-Flores *et al.* 2007, Kruk *et al.* 2010).

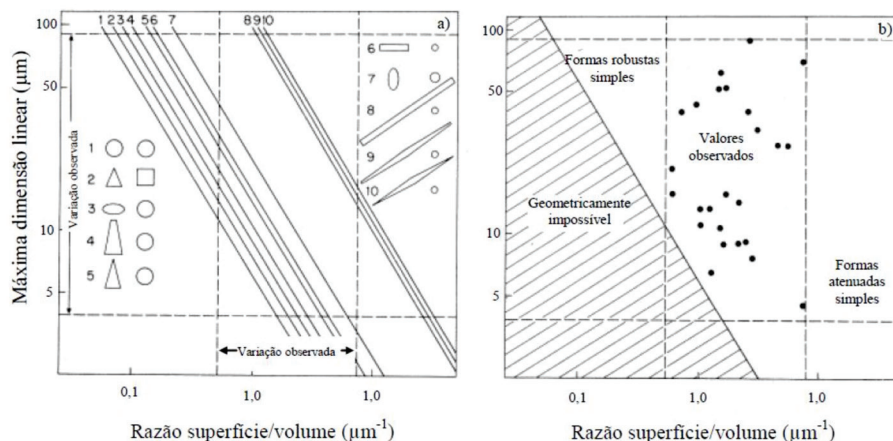
A expressão final da eficácia biológica de uma espécie reside em sua taxa de crescimento. A taxa máxima de replicação ( $r_R$ ), quando todos os recursos estão saturados, varia consideravelmente entre as espécies ( $\sim 0,2$  a  $2,0\text{d}^{-1}$ ) e parte dessa variação é devida ao tamanho e forma das algas (Reynolds 2006, Finkel *et al.* 2010, Kruk *et al.* 2010). Além disso,  $r_R$  diminui com o volume e aumenta com a razão superfície/volume ( $sv^{-1}$ ) do indivíduo (unicelular, colonial ou filamentosos) (Figura 1). Essas relações empíricas mostram que: i) os indivíduos pequenos crescem mais rapidamente que os grandes; e ii) aqueles com maior razão  $sv^{-1}$  crescem mais rapidamente que organismos com uma  $sv^{-1}$  menor. Por exemplo, o aumento no diâmetro ( $d$ ) de uma célula esférica significa aumentar as restrições ao crescimento, já que a área superficial aumenta em proporção a  $d^2$  e o volume a  $d^3$  resultando em aumento na distância intracelular que os metabólitos devem percorrer dentro da célula. A implicação disso é que células esféricas pequenas são metabolicamente mais ativas, absorvem e utilizam mais rapidamente os nutrientes e se reproduzem mais rapidamente do que as grandes. Então, se existe alguma vantagem em tornar-se maior, por exemplo, para diminuir as perdas por herbivoria, também haveria uma desvantagem dada à maior translocação intracelular dos recursos. Dessa forma, para compensar o aumento de tamanho de organismos fitoplanctônicos, o distanciamento da forma esférica foi evolutivamente selecionado (Princípio da Conservação da Razão Superfície/Volume, Lewis 1976). Como a esfera é limitada pela superfície mínima possível, envolvendo um dado espaço tri-dimensional, qualquer distorção dessa forma aumentará a área superficial em relação ao volume envolvido e, conseqüentemente, à razão  $sv^{-1}$  (Reynolds 2006). O aumento na razão  $sv^{-1}$  confere maior tolerância às algas em condições limitantes de luz (Naselli-Flores & Barone 2007) e diminui suas taxas de sedimentação (Kruk *et al.* 2010).



**Figura 1.** Relação do volume e da razão superfície/volume do indivíduo com a taxa de crescimento. Figura adaptada de Kruk *et al.* 2010.  
**Figure 1.** Relationship between individual volume and surface/volume ratio versus growth rate. Figure adapted from Kruk *et al.* 2010.

Embora a unidade de volume do fitoplâncton continental varie em mais de seis ordens de magnitude, a variação na  $sv^{-1}$  é mais restrita do que o esperado, variando apenas em duas ordens de magnitude (Reynolds 2006, Kruk *et al.* 2010). Segundo Lewis (1976) essa conservação da razão  $sv^{-1}$  é promovida por seleção natural e influencia na forma dos organismos fitoplanctônicos. A Figura 2a mostra a relação entre  $sv^{-1}$  e a máxima dimensão linear (MDL, *maximum linear dimension*) para uma variedade de formas geométricas simples comuns no fitoplâncton lacustre, onde estão sobrepostas as variações dos valores observados da razão  $sv^{-1}$  e MDL para as espécies fitoplanctônicas do Lago Lanao (Filipinas). Um valor mínimo de  $sv^{-1}$  para qualquer valor particular de MDL é dado pela linha relativa a uma esfera. Os valores  $sv^{-1}$  abaixo dessa linha são geometricamente impossíveis (Figura

2b). Uma ampla variedade de formas geométricas simples tem valores  $sv^{-1}$  abaixo da observada para as espécies fitoplanctônicas do Lago Lanao, mesmo quando a MDL está dentro da variação observada (Figura 2a). Da mesma forma, certo número de formas atenuadas simples tem valores  $sv^{-1}$  acima do valor máximo observado, quando MDL está dentro do limite observado para o lago Lanao. Assim, a Figura 2 mostra que se as formas correspondentes a valores particulares de MDL fossem tomadas ao acaso, a variação dos valores de  $sv^{-1}$  deveria ser muito maior do que a observada no lago estudado. Esses resultados levaram Lewis (1976) a concluir que a razão  $sv^{-1}$  é aparentemente conservada pela seleção, ao longo do processo evolutivo, de formas apropriadas de acordo com o volume da unidade ou pela seleção de um volume apropriado de acordo com a forma da unidade.



**Figura 2.** Relação da máxima dimensão linear (MDL) e razão superfície/volume para (a) formas geométricas simples e (b) as 25 espécies fitoplanctônicas mais abundantes do Lago Lanao, Filipinas. As formas geométricas mostradas são: 1, esfera; 2, pirâmide; 3, elipsóide prolatado; 4, cone truncado; 5, cone; 6, cilindro; 7, elipsóide oblato; 8, cilindro alongado; 9, duplo cone truncado; e 10, fusiforme. A razão das dimensões para os sólidos é mostrada com relação à escala. Figura adaptada de Lewis 1976.

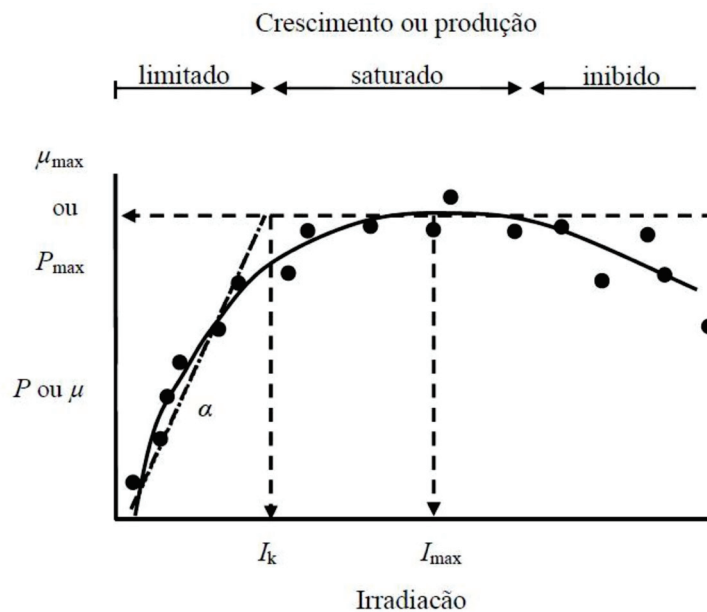
**Figure 2.** Relation of the greatest axial linear dimension (MDL) and surface/volume ratio for (a) simple geometric solids and (b) the 25 most abundant phytoplankton species of Lake Lanao, Philippines. Figures shown are: 1 sphere; 2 pyramid; 3 prolate ellipsoid; 4 stout cone; 5, stout cone; 6 stout cylinder; 7 oblate ellipsoid; 8 slim cylinder; 9 slim double cone; and 10 slim double cone. The ratio of the linear dimensions for the solids is shown to scale. Figure adapted from Lewis 1976.

Outros traços morfológicos como aerótopos, flagelos, processos e espinhos, formação de colônias, número e disposição de células e formação de estruturas silicosas serão discutidos nos tópicos subsequentes junto com as funções ecológicas que garantem a eficácia biológica das espécies.

## LUZ

Luz é um recurso essencial para o fitoplâncton, porém sua distribuição é heterogênea no tempo e no espaço. Em ecossistemas aquáticos a luz é fortemente atenuada pelas condições do meio (substâncias dissolvidas e partículas em suspensão, incluindo o próprio fitoplâncton), resultando em um gradiente vertical hiperbólico em intensidade e distribuição espectral (Kirk 1994). O fitoplâncton possui um conjunto de traços funcionais, que permite a captura e utilização eficiente de diferentes comprimentos de onda dentro da faixa que pode ser utilizada para a fotossíntese (400-700nm), usualmente referida como radiação fotossinteticamente ativa (PAR).

A dependência do crescimento do fitoplâncton da intensidade luminosa é descrita pela curva  $P-I$ , entre a luz ( $I$ , como PAR [ $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]) e alguma medida da atividade fotossint\u00e9tica (taxa espec\u00edfica,  $P$  [ $\text{mg C mg}^{-1} \text{Chl h}^{-1}$ ] ou taxa de crescimento,  $\mu$  [ $\text{ln unidades dia}^{-1}$ ]) (Figura 3). Na parte inferior da curva  $P-I$  o crescimento aumenta linearmente, apresenta uma inclina\u00e7\u00e3o  $\alpha$  e \u00e9 dito como sendo limitado por luz. A partir da\u00ed, o crescimento torna-se independente da luz e \u00e9 dito como sendo saturado por luz. A intensidade luminosa onde o crescimento \u00e9 m\u00e1ximo ( $P_{\text{max}}$  ou  $\mu_{\text{max}}$ ) \u00e9 chamada  $I_{\text{max}}$ . O par\u00e2metro de satura\u00e7\u00e3o de luz  $I_k$ , (par\u00e2metro de foto-adapta\u00e7\u00e3o) \u00e9 a intensidade luminosa na qual a se\u00e7\u00e3o limitada por luz, sendo prolongada, intercepta a linha horizontal tra\u00e7ada em dire\u00e7\u00e3o ao  $P_{\text{max}}$  ou  $\mu_{\text{max}}$ . Intensidades luminosas maiores do que a  $I_{\text{max}}$  podem levar ao decl\u00ednio da fotoss\u00edntese, sendo essa terceira se\u00e7\u00e3o considerada inibida por luz (Figura 3). Os par\u00e2metros,  $\alpha$ ,  $P_{\text{max}}$  ou  $\mu_{\text{max}}$ ,  $I_{\text{max}}$ ,  $I_k$ , da curva  $P-I$  e as concentra\u00e7\u00f5es celulares de clorofila podem ser considerados como tra\u00e7os para intercep\u00e7\u00e3o de luz (Litchman & Klausmeier 2008).



**Figura 3.** Taxa fotossint\u00e9tica ( $P$ ) ou taxa de crescimento ( $\mu$ ) como fun\u00e7\u00e3o da intensidade de irradia\u00e7\u00e3o.  $P_{\text{max}}$  \u00e9 a taxa fotossint\u00e9tica em luz saturante;  $I_k$  \u00e9 o par\u00e2metro de foto-adapta\u00e7\u00e3o;  $\alpha$  \u00e9 a inclina\u00e7\u00e3o da curva limitada por luz. Figura adaptada de Padi\u00e7\u00e1k 2003.

**Figure 3.** Photosynthetic rate ( $P$ ) or growth rate ( $\mu$ ) as a function of irradiance intensity.  $P_{\text{max}}$  is the light saturated rate of photosynthesis;  $I_k$  is the photo-adaptational parameter;  $\alpha$  is the slope from the light-limited curve. Figure adapted from Padi\u00e7\u00e1k 2003.

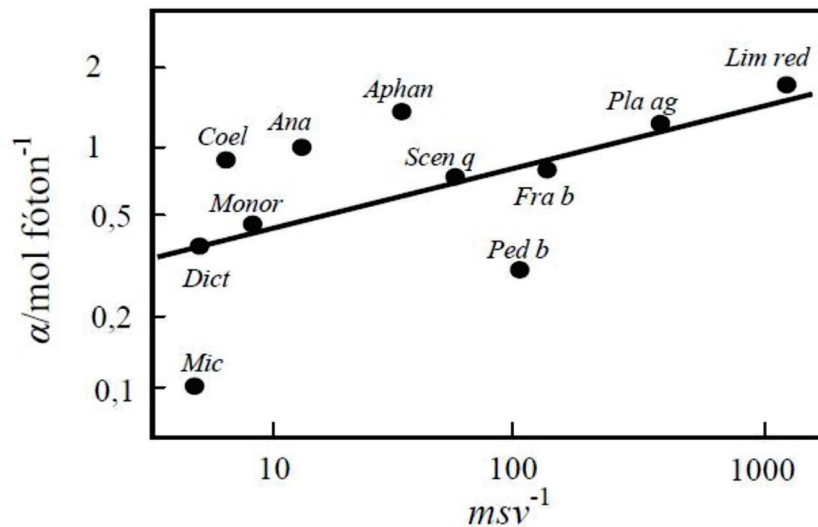
V\u00e1rios mecanismos existem para garantir o potencial fotossint\u00e9tico das esp\u00e9cies mesmo em baixos n\u00edveis de irradia\u00e7\u00e3o. Um destes \u00e9 aumentar o n\u00famero de centros de capta\u00e7\u00e3o de luz, dos quais a clorofila \u00e9 um componente essencial. A maioria dos

organismos fitoplanct\u00f4nicos \u00e9 capaz de ajustar suas concentra\u00e7\u00f5es de clorofila dentro de uma varia\u00e7\u00e3o de  $\pm 50\%$  da m\u00e9dia e de faz\u00ea-lo dentro de apenas uma ou duas gera\u00e7\u00f5es de c\u00e9lulas (Reynolds 2006). A implica\u00e7\u00e3o disto \u00e9 que c\u00e9lulas com mais clorofila s\u00e3o

capazes de fixar a mesma quantidade de carbono das que têm menos clorofila, a uma menor intensidade de luz. Ou seja, a concentração de clorofila é um traço chave que contribui para aumentar a inclinação  $\alpha$  da curva  $P-I$ .

A distorção da forma esférica é uma adaptação que permite as espécies fitoplanctônicas utilizarem baixas intensidades de luz. Quanto mais íngreme é a inclinação ( $\alpha$ ) da curva de crescimento dependente de luz, mais eficiente é a captação de energia luminosa.

Valores de  $\alpha$  são plotados na Figura 4 contra o produto da razão  $sv^{-1}$  com a máxima dimensão linear da alga (MDL). Essa figura mostra que as unidades fitoplanctônicas com maior flexibilidade para garantir suas eficiências de crescimento dependente de luz são aquelas com maior atenuação da forma, tornando-as melhor receptoras de luz (boas antenas de luz), pelo menos quando orientadas corretamente no campo de fluxo de fótons (Reynolds 1997, Naselli-Flores & Barone 2007).



**Figura 4.** Ângulo de inclinação  $\alpha$  da curva  $P-I$  plotado contra o produto da máxima dimensão linear e a razão superfície/volume ( $msv^{-1}$ ) de algumas espécies do fitoplâncton continental: Ana, *Anabaena flos-aquae*; Aphan, *Aphanizomenon flos-aquae*; Coel, *Coelastrum microporum*; Dict, *Dictyosphaerium pulchellum*; Fra b, *Fragilaria bidens*; Lim red, *Limnithrix redekei*; Mic, *Microcystis aeruginosa*; Monor, *Monoraphidium* sp.; Ped b, *Pediastrum boryanum*; Pla ag, *Planktothrix agardhii*; Scen q, *Scenedesmus quadricauda* (Figura adaptada de Reynolds 2006).

**Figure 4.** The slope  $\alpha$  from  $P-I$  curves plotted against the corresponding values of the product of maximum linear dimension and the surface/volume ratio ( $msv^{-1}$ ), of some freshwater phytoplankton species: Ana, *Anabaena flos-aquae*; Aphan, *Aphanizomenon flos-aquae*; Coel, *Coelastrum microporum*; Dict, *Dictyosphaerium pulchellum*; Fra b, *Fragilaria bidens*; Lim red, *Limnithrix redekei*; Mic, *Microcystis aeruginosa*; Monor, *Monoraphidium* sp.; Ped b, *Pediastrum boryanum*; Pla ag, *Planktothrix agardhii*; Scen q, *Scenedesmus quadricauda*. Figure adapted from Reynolds 2006.

As cadeias filamentosas de células de Oscillatoriales (Cyanobacteria) parecem ser extremamente eficientes nesse contexto, como os representantes dos gêneros *Planktothrix* e *Limnithrix*, que geralmente dominam em lagos túrbidos e mesclados (Reynolds 2006). Outro importante exemplo de espécie adaptada à sombra é a cianobactéria filamentosa potencialmente fixadora de nitrogênio *Cylindrospermopsis raciborskii* (Padisák & Reynolds 1998). De fato, Wu *et al.* (2009) observaram em seus experimentos que, em comparação com *Microcystis aeruginosa* e *Aphanizomenon flos-aquae*, *C. raciborskii* exibiu menor valor de  $I_k$ . Outras espécies necessitam e toleram altas intensidades de luz, como as cianobactérias heterocitadas fixadoras de nitrogênio molecular (ex. *Anabaena*, *Aphanizomenon*) e a colonial *Microcystis*,

que geralmente tem requerimentos relativamente altos de  $I_k$  (Padisák 2003).

Flagelos e aerótopos são também traços morfológicos importantes (Kruk *et al.* 2010) por permitirem determinadas espécies selecionarem a profundidade ótima para sua própria fotossíntese. Por exemplo, seja em lagos rasos ou profundos, ou em culturas de laboratório, *Ceratium hirundinella* seleciona a camada de água recebendo entre 125 – 440  $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Harris *et al.* 1979, Heaney & Furnass 1980, Padisák 1985, citados em Padisák 2003).

Outra adaptação fisiológica para persistir em limitação de luz é o aumento dos pigmentos fotossintéticos acessórios como as ficobilinas, carotenóides e xantofilas. Esses pigmentos aumentam

a amplitude da faixa do espectro luminoso que pode ser utilizado (adaptação cromática), absorvendo assim luz em comprimentos de onda complementares à absorvência por clorofila (Falkowski & Raven 2007). Tem sido observado também que mesmo espécies taxonomicamente relacionadas diferem não só em seus requerimentos de intensidade de luz, mas também na composição de seus pigmentos e, conseqüentemente, em suas habilidades para utilizar diferentes partes do espectro visível (Ting *et al.* 2002, Rocap *et al.* 2003, Stomp *et al.* 2004). Dessa forma, a composição dos pigmentos é um traço funcional importante, que separa nichos ecológicos de espécies e grupos funcionais diferentes, ao longo de um gradiente espectral freqüentemente associado com a profundidade e/ou cores diferente da água (Kirk 1994, Stomp *et al.* 2004, 2007). Dessa forma, diferenças no uso do espectro luminoso podem oferecer oportunidades para a coexistência de espécies (Stomp *et al.* 2004, 2007).

## NUTRIENTES

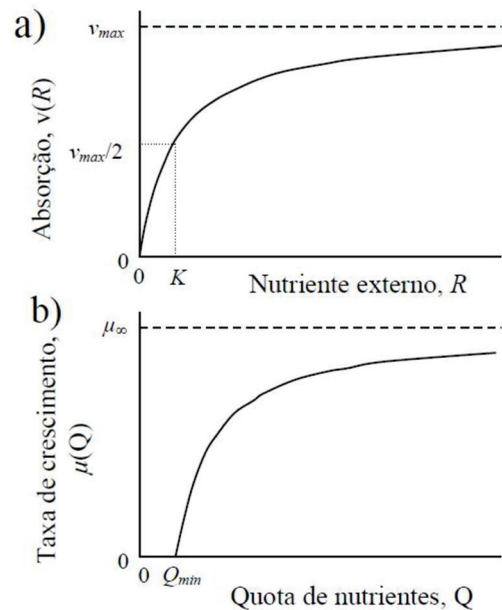
Macro e micronutrientes, tais como nitrogênio, fósforo, sílica, ferro, molibdênio, cobre, zinco, etc. são recursos essenciais ao fitoplâncton. Vários traços funcionais caracterizam a absorção e utilização de nutrientes e seus valores diretamente afetam o desempenho das espécies. A dependência da taxa de crescimento sob um determinado nutriente é freqüentemente descrita como uma função da concentração interna de nutrientes, enquanto a absorção é descrita como uma função das concentrações externas (Droop 1973, Dugdale 1967):

$$\text{Crescimento} = \mu(Q) = \mu_{\infty} \left(1 - \frac{Q_{\min}}{Q}\right)$$

$$\text{Absorção} = v(R) = \frac{v_{\max}R}{K + R}$$

Onde:  $\mu_{\infty}$  ( $d^{-1}$ ) é a taxa de crescimento em uma quota infinita,  $Q$  é a concentração interna de nutrientes (quota de nutriente) ( $\mu\text{mol}$  nutriente célula $^{-1}$ ),  $Q_{\min}$  é a quota mínima (quando a taxa de crescimento iguala-se a zero),  $v_{\max}$  é a taxa máxima de absorção de nutrientes ( $\mu\text{mol}$  nutriente célula $^{-1}$  dia $^{-1}$ ),  $K$  é a constante de semi-saturação para absorção de nutrientes ( $\mu\text{mol}$  nutriente

$L^{-1}$ ), e  $R$  é a concentração externa de nutrientes ( $\mu\text{mol}$  nutriente  $L^{-1}$ ) (Figura 5).



**Figura 5.** Funções que descrevem absorção e uso de nutrientes: (a) cinética de absorção de Michaelis-Menten e (b) cinética da função de crescimento de Droop.  $v_{\max}$ , taxa máxima de absorção de nutrientes;  $K$ , constante de semi-saturação para absorção de nutrientes;  $\mu_{\infty}$ , taxa de crescimento da espécie em uma quota infinita;  $Q_{\min}$ , quota mínima. Figura adaptada de Litchman & Klausmeier 2008.

**Figure 5.** Functions that describe nutrient uptake and use: (a) Michaelis-Menten uptake and (b) Droop's growth function.  $v_{\max}$ , maximum nutrient uptake rate;  $K$ , half-saturation constant for nutrient uptake;  $\mu_{\infty}$ , growth rate of species at an infinite quota;  $Q_{\min}$ , minimum quota. Figure adapted from Litchman & Klausmeier 2008.

Tais traços ( $\mu_{\infty}$ ,  $Q_{\min}$ ,  $v_{\max}$  e  $K$ ) variam entre espécies (Reynolds 1988, 1997, 2006, Padisák 2003), sugerindo que, sob um dado estado estável, uma espécie deve sempre crescer mais rapidamente que as outras (Tilman & Kilham 1976, Tilman *et al.* 1982). Geralmente a quota mínima celular de fósforo varia entre 0,2% e 0,4% do peso seco das espécies, mas em algumas algas (ex. *Asterionella*) esse valor pode diminuir em uma ordem de magnitude (Reynolds 2006). Outras espécies (ex. *C. raciborskii*, *M. aeruginosa*) têm a capacidade de formar depósitos internos de fósforo (aumentar o  $Q$ ) em forma de grânulos de polifosfatos (Reynolds 1988, Isvánovics *et al.* 2000, Padisák 2003, Wu *et al.* 2009). O resultado dessa absorção de luxo ou consumo de luxúria (*luxury uptake*) é que as células podem armazenar entre 8 e 16 vezes a quota mínima e, por conseguinte, são teoricamente capazes de manter três a quatro gerações (duplicação celular) sem absorver nenhum fósforo.



Em uma escala de tempo evolutiva, a seleção natural deve ter contribuído para uma distorção do valor das constantes de semi-saturação ( $K$ ) para a esquerda na Figura 5a (Padisák 2003). Ou seja, quanto mais rápida é a capacidade de absorção em níveis baixos (sub-saturantes) de recursos, maior é a afinidade da espécie pelo nutriente e maior sua habilidade para competir por recursos escassos.

Com base nesses traços fisiológicos, os experimentos conduzidos por Sommer (1984) distinguiram três grandes estratégias entre o fitoplâncton para lidar com o fornecimento variável de nutrientes: i) espécies adaptadas à velocidade (*velocity-adapted*), com altas taxas máximas de absorção de nutrientes ( $v_{max}$ ) e de crescimento ( $\mu_{\infty}$ ), que contribuem para a rápida absorção de pulsos de nutrientes e para o crescimento rápido; ii) espécies adaptadas à estocagem (*storage-adapted*), com alta  $v_{max}$ , mas  $\mu_{\infty}$  inferior, que permite o acúmulo de reservas de nutrientes no interior da célula; e iii) espécies adaptadas à afinidade (*affinity-adapted*), com baixos valores da constante de semi-saturação para absorção de nutrientes ( $K$ ), que são vantajosos sob limitação de nutrientes. O primeiro grupo foi proposto como sendo superior aos outros em ambientes ricos em nutrientes, o último em condições de depleção nutricional, e as espécies adaptadas à estocagem foram mais ajustadas a ambientes que apresentam flutuações nas condições nutricionais.

A produção extracelular de enzimas fosfatases, as quais podem hidrolisar compostos orgânicos dissolvidos, é outro traço fisiológico importante que pode permitir algumas espécies do fitoplâncton superarem as condições extremas de limitação por fósforo (Reynolds 2006). Em estudo recente, Wu *et al.* (2009) observaram que a cianobactéria *C. raciborskii* é capaz de produzir fosfatases alcalinas extracelulares e que, juntamente com outros traços fisiológicos como maior atividade fotossintética e velocidade de absorção de fósforo, podem ser responsáveis por florações ou invasão de *C. raciborskii* a partir de corpos aquáticos tropicais para as regiões temperadas.

Outro traço funcional chave relacionado aos requerimentos por nutrientes é a fixação de nitrogênio, que possibilita a exploração do gás nitrogênio atmosférico. Essa habilidade está restrita a algumas bactérias heterotróficas ou fotossintéticas

e às cianobactérias (Reynolds 2006). Dentre essas últimas, sobretudo espécies da ordem Nostocales possuem essa capacidade. O potencial para a fixação de nitrogênio oferece uma vantagem competitiva sob condições de limitação de nitrogênio, embora o processo seja de alto custo energético.

Outro traço funcional que suplementa os requerimentos nutricionais e aquisição de carbono em algumas espécies do fitoplâncton é a ingestão fagotrófica de bactérias e mesmo de outras algas (Zubkov & Tarran 2008). Mixotrofia (presença de comportamento heterotrófico e autotrófico de nutrição) é uma adaptação particularmente vantajosa em corpos aquáticos muito oligotróficos ou ricos em matéria orgânica e fortemente limitados por luz. Mixotrofia ocorre em Cryptophyceae (*Cryptomonas*), Dinophyceae (*Amphidinium*, *Ceratium*, *Gymnodinium*, *Peridinium*), Chrysophyceae (*Chromulina*, *Chrysococcus*, *Chrysosphaerella*, *Chrysamoeba*, *Dinobryon*, *Mallomonas*, *Paraphysomonas*, *Poterioochromonas*, *Ochromonas*, *Uroglena*), Prymnesiophyceae (*Chrysochromulina*) e Chlorophyceae (*Chlamydomonas*, *Chlorogonium*) (Padisák 2003).

#### PROCESSOS DE PERDA

A taxa de crescimento instantânea de uma população fitoplanctônica ( $\mu$ ), ou seja, o acúmulo de biomassa da população, é dada pela diferença entre a taxa de replicação celular ( $r_R$ ) e a taxa de perdas ( $r_L$ ):

$$\mu = r_R - r_L$$

A taxa de perdas ( $r_L$ ), por sua vez, inclui vários componentes, sendo cada um deles de maior ou menor importância e que afetam negativamente a dinâmica de populações do fitoplâncton:

$$r_L = r_W + r_S + r_G + p$$

Onde:  $r_W$ ,  $r_S$ ,  $r_G$ ,  $p$  são as respectivas taxas instantâneas de perda de biomassa devido ao escoamento hidráulico (*washout*), à sedimentação, à herbivoria (*grazing*) e ao parasitismo. Esses termos, sejam individualmente ou em conjunto, podem fazer com que  $r_L > r_R$ , de

tal forma que  $\mu$  torna-se negativo indicando que a população vai diminuir até a extinção.

#### Escoamento hidráulico

A taxa de perda do fitoplâncton devido ao escoamento hidráulico pode ser calculada pela divisão do volume de água livre de algas que entra no corpo aquático ( $q_s$ ) pelo volume de água do referido corpo aquático ( $V$ ):

$$r_w = q_s/V$$

Em lagos rasos e pequenos a proporção de  $q_s$  para  $V$  é muito mais relevante do que em lagos maiores e mais profundos (Reynolds 1997). Assumindo que o escoamento é o principal fator de perda no primeiro tipo de lago, isso pode ser diretamente interpretado como uma indicação da taxa máxima de crescimento das algas ( $\mu$ ) nestes lagos. Em geral, a perda por escoamento afeta mais as espécies que apresentam crescimento lento, oferecendo uma vantagem competitiva para espécies de crescimento rápido. Isso pode explicar porque o escoamento pode causar uma mudança de dominância de cianobactérias grandes e de crescimento lento, para outros tipos de algas em lagos com elevado escoamento hidráulico (Scheffer 1998).

#### Sedimentação

A velocidade de sedimentação de espécies de algas através de um meio fluido pode ser descrita pela equação modificada de Stokes:

$$v_s = \frac{2gr^2(p' - p)}{9\eta\phi}$$

Onde:  $v_s$  ( $m\ s^{-1}$ ) é a velocidade de sedimentação,  $g$  ( $m\ s^{-2}$ ) é a aceleração gravitacional,  $r$  (m) é o raio de uma esfera de volume idêntico ao da alga,  $p'$  é a densidade específica da alga que está sedimentando ( $kg\ m^{-3}$ ),  $p$  é a densidade do meio fluido ( $kg\ m^{-3}$ ),  $\eta$  é a viscosidade do meio ( $kg\ m^{-1}\ s^{-1}$ ) e  $\Phi$  é o fator da resistência pela forma à sedimentação. Este é um número adimensional que expressa o fator pelo qual a velocidade de sedimentação de uma partícula qualquer difere da de uma esfera de volume e densidade idênticos (Padisák *et al.* 2003a). Para um mesmo volume e densidade, o afastamento da forma da esfera, ou seja, o aumento

da razão  $sv^{-1}$ , inevitavelmente resulta em uma área superficial maior, aumentando assim o atrito com o meio circundante e, conseqüentemente, diminuindo a velocidade de sedimentação (Kruk *et al.* 2010). Dentre as seis variáveis na equação modificada de Stokes, três ( $g$ ,  $p$  e  $\eta$ ) são constantes ou variáveis independentes. As outras três (tamanho, densidade e resistência pela forma) são propriedades do organismo e, como tal, estão sujeitas à adaptação e modificação evolutiva através de seleção natural. Então, se uma espécie planctônica evolui para diminuir sua perda por sedimentação, três situações podem ocorrer: i) diminuição de seu tamanho corporal (mas fazendo isso ela aumenta consideravelmente as chances de ser predada pelo zooplâncton); ii) diminuição da densidade específica (através de produção de aerótopos, acúmulo de gotas de óleo, regulação iônica, envolvimento por mucilagem); e iii) aumento da resistência pela forma através da seleção para organismos com protuberâncias, processos e espinhos, formação de colônias, alongamento cilíndrico, modificação do número e arranjo das células. Padisák *et al.* (2003a), em interessante trabalho experimental utilizando modelos artificiais de PVC dos principais tipos morfológicos do fitoplâncton, mostraram como a diversidade morfológica pode interferir na resistência ao afundamento pela forma das espécies.

Obviamente, a presença de flagelos também é um traço morfológico importante para evitar perdas por sedimentação (Reynolds 1997). Kruk *et al.* (2010) observaram que a velocidade de sedimentação aumenta significativamente com a MDL e diminuiu com a razão  $sv^{-1}$ . Aqueles autores ainda mostraram que a presença de estruturas silicosas contribui para a sedimentação das algas explicando 84% da variância na velocidade de sedimentação. Além disso, tem sido demonstrado que o estado nutricional e fisiológico das células influencia suas taxas de sedimentação: células vivas podem reduzir suas velocidades de sedimentação (fator vital) consideravelmente (cerca de duas a quatro vezes), quando comparado com células mortas, embora esse fenômeno ainda não seja bem compreendido (Reynolds 1997, 2006).

#### Herbivoria e parasitismo

O consumo por heterótrofos é sem dúvida uma das principais causas de perda das populações

fitoplanctônicas. A filtração por herbívoros representa a visão tradicional e mais bem estudada sobre as interações tróficas no plâncton. Os critérios que governam o quanto e o que será ingerido são determinados pelo tamanho das populações envolvidas, pela palatabilidade das algas em relação à capacidade de filtração e ao limite de tamanho da presa que pode ser ingerida pelo herbívoro (Reynolds 1997, 2006, Padisák 2003). Por ser também um processo de perda, a taxa de herbivoria ( $r_G$ ) é análoga à taxa de escoamento ou diluição (Reynolds 2006) e pode ser expressa como:

$$r_G = \frac{\omega F}{V}$$

Onde:  $\omega$  é o coeficiente de seletividade para uma dada espécie de alga,  $F$  é o volume filtrado pelo zooplâncton por dia, e  $V$  é o volume de água do corpo aquático. No caso ótimo ( $\omega = 1$ ), todos os indivíduos de uma dada espécie são removidos do volume filtrado e, por fim, ingeridos. Dessa forma, se as espécies fitoplanctônicas evoluíram para reduzir suas perdas por herbivoria, isso se dá com a redução dos valores de  $\omega$ . Muitos são os traços morfológicos e fisiológicos (toxinas) que contribuem para diminuir a palatabilidade ou digestão das espécies fitoplanctônicas pelo zooplâncton.

A maioria dos herbívoros consome apenas certa variação de tamanho dentro de todo o espectro de partículas alimentares disponíveis. Para herbívoros filtradores, o limite inferior é delimitado pela abertura dos aparatos de filtração, enquanto o limite superior é delimitado pela capacidade do herbívoro em manipular e ingerir o item alimentar. Esses limites de tamanho geralmente dependem do tamanho do corpo do herbívoro, de modo que o microzooplâncton (< 200 $\mu$ m) geralmente alimenta-se de espécies pequenas enquanto o mesozoplâncton (> 200 $\mu$ m) pode consumir espécies fitoplanctônicas maiores (Huisman & Hulot 2005).

A pressão de herbivoria sobre grandes cianobactérias coloniais (ex. *Microcystis*) é frequentemente baixa, por estarem acima do limite superior das partículas que podem ser manipuladas pelo zooplâncton. Cianobactérias filamentosas (ex. *Planktothrix*, *Cylindrospermopsis*) também são resistentes à herbivoria pelo zooplâncton, uma vez que filamentos longos podem bloquear o aparato de filtração (DeMott *et al.* 2001). No entanto, estudos

recentes indicam que o comprimento do filamento não deve ser considerado a priori o fator decisivo para reduzir a pressão de herbivoria ou a taxa de crescimento dos herbívoros, e que outros fatores como a toxicidade ou o baixo valor nutricional devem ser também considerados (Wilson *et al.* 2006, Panosso & Lurling 2010).

Substâncias orgânicas dissolvidas liberadas por *Daphnia magna* (Cladocera) e *Brachionus calyciflorus* (Rotifera) podem induzir o aumento no número de células dos cenóbios de espécies de Scenedesmaceae e possivelmente o alongamento dos espinhos, como defesa contra a herbivoria (Verschoor *et al.* 2004). Outros estudos experimentais demonstram que a pressão de herbivoria exercida pelo protozoário flagelado *Ochromonas* sp. também induz a formação de colônias na cianobactéria *M. aeruginosa* (Yang *et al.* 2006, Zhen & Kong 2012), enquanto as populações dessa cianobactéria permaneceram dominadas por formas com uma ou duas células e não formaram colônias nos tratamentos controle, com cladóceros, copépodos ou rotíferos (Yang *et al.* 2006).

O fitoplâncton também é susceptível a vários parasitas e patógenos como fungos, protozoários, bactérias e vírus (Reynolds 2006). As carapaças de sílica podem constituir um traço funcional importante contra certos tipos de herbívoros (Hamm *et al.* 2003) e infecções virais (Smetacek 2001), muito embora essas pesadas carapaças contribuam para aumentar a velocidade de sedimentação das espécies (Kruk *et al.* 2010). Bainhas mucilaginosas reduzem a palatabilidade das algas por torná-las muito grandes para o microzooplâncton ingerir, de difícil manipulação pelo mesozoplâncton e mecanicamente obstrutivas para cladóceros filtradores. Porém, se mesmo assim os organismos fitoplanctônicos mucilaginosos forem ingeridos, eles podem ainda resistir à digestão durante a passagem através do intestino de alguns consumidores (Reynolds 2007).

Cianobactérias podem se defender contra predação utilizando defesas químicas. Experimentos em laboratório mostram que cianotoxinas podem inibir e em algumas vezes até mesmo matar cladóceros, copépodos e rotíferos (Ferrão Filho *et al.* 2008, Geng & Xie 2008, Ger *et al.* 2010). Algumas vezes as defesas químicas de cianobactérias são

induzidas pelos herbívoros. Jang *et al.* (2003, 2007) demonstraram que várias cepas de *M. aeruginosa* aumentaram a produção de toxinas em resposta a exposição direta e indireta ao zooplâncton.

### REPRODUÇÃO

Os organismos fitoplanctônicos podem reproduzir-se sexuada ou assexuadamente (Sandgren 1988). Alguns grupos taxonômicos (ex. diatomáceas, dinoflagelados e algas verdes) são capazes de realizar os dois modos reprodutivos, dependendo das condições ambientais (Kremp & Heiskanen 1999, Hiltz *et al.* 2000), enquanto outros (ex. cianobactérias, euglenófitas e a maioria das criptófitas) podem reproduzir-se apenas assexuadamente. A reprodução sexuada no fitoplâncton, assim como em outros organismos, aumenta a variabilidade genética e, conseqüentemente, as chances de adaptação das espécies a um ambiente em transformação (Barton & Charlesworth 1998, Holliday 2006, Otto & Gerstein 2006). Em diatomáceas, a reprodução sexuada é também um meio de conservar o tamanho celular e a poliploidia (a não-disjunção dos homólogos durante a meiose) um mecanismo chave para a diversificação e especiação em diatomáceas (Chepurnov *et al.* 2002, Koester *et al.* 2010).

A habilidade para produzir estágios de resistência é amplamente difundida no fitoplâncton (Sandgren 1988). Esse traço funcional pode conferir uma vantagem competitiva em ambientes com longos períodos de condições desfavoráveis (resultando em crescimento lento e/ou alta mortalidade) (Nehring 1996, Lewis *et al.* 1999). Fatores ambientais, como a temperatura, podem ser importantes para um rápido desenvolvimento de células vegetativas a partir de estágios de dormência, alterando assim a composição da comunidade (McQuoid & Godhe 2004). Muitas florações de algas nocivas (ex. dinoflagelados e cianobactérias) têm início com uma abrupta germinação de esporos de resistência (Brunberg & Blomqvist 2003, Anderson & Rengefors 2006).

### RESTRICÇÕES AMBIENTAIS AO CRESCIMENTO FITOPLANCTÔNICO

O potencial para a produção máxima de biomassa do fitoplâncton, geralmente só é encontrado sob

condições ideais de laboratório em níveis saturantes de recursos, quando a taxa de crescimento instantânea ( $\mu$ ) é supostamente igual à taxa de replicação das células ( $r_R$ ). Em condições naturais esse potencial raramente é atingido devido, principalmente, à limitação por dois fatores ambientais: insuficiência de nutrientes essenciais (ex. nitrogênio e fósforo) e mistura da coluna d'água promovida pelo vento, que transporta as algas planctônicas através de um gradiente vertical de luz para além da zona eufótica (Margalef 1978, Reynolds 1988). A limitação de nutrientes ao crescimento e replicação celular corresponde a um estresse (*stress*). O transporte involuntário freqüente de indivíduos para além da zona eufótica, principalmente se resultar em destruição da biomassa, representa uma forma de distúrbio (*disturbance*). A freqüência e intensidade de estresse e de distúrbio variam amplamente entre os diferentes tipos de ecossistemas aquáticos continentais. Além disso, podem variar marcadamente dentro de um mesmo lago ao longo de um ciclo sazonal. Dado ao tamanho microscópico das algas planctônicas, ao seu curto tempo de geração (poucos dias) e à facilidade de dispersão dos organismos, não é difícil imaginar que o desenvolvimento de condições de estresse nutricional e variabilidade na mistura vertical da coluna d'água sejam as maiores forças seletivas do fitoplâncton em ambientes naturais (Margalef 1978, Reynolds 1988, 1997, 2006, Hillebrand & Azovsky 2001, Finlay 2002). Dependendo das diferenças interespecíficas em relação às tolerâncias ecológicas das espécies, qualquer variabilidade ambiental pode afetar as dinâmicas de crescimento e perda de cada população e, por fim, da comunidade fitoplanctônica como um todo. Além disso, o padrão repetitivo de diferentes espécies fitoplanctônicas ao responderem similarmente a certos gradientes ambientais sugere que é possível formular uma teoria geral baseada em seus traços funcionais.

### ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS

Os organismos vivos podem ser entendidos como sistemas simples de entrada e saída, sendo a fotossíntese a entrada de energia e matéria e os descendentes, a saída. Como qualquer organismo tem uma quantidade limitada de recursos disponíveis

para investir em crescimento, manutenção e reprodução, a maneira pela qual esses recursos são alocados entre as várias demandas conflitantes é de fundamental interesse, pois torna possível conhecer como os organismos se adaptam ao ambiente (Pianka 2000). Estratégia de vida de um organismo pode ser entendida como sendo o padrão de alocação de recursos. A teoria de história de vida, portanto, tenta explicar como a evolução molda os organismos para que os mesmos alcancem o sucesso reprodutivo (Stearns 2000). Algumas questões básicas que podem ser respondidas através dessa teoria são: por que os organismos são pequenos ou grandes? Por que eles têm poucos ou muitos descendentes? Por que eles têm vida curta ou longa? Existem padrões ligando tipos de estratégia de vida a tipos de habitat?

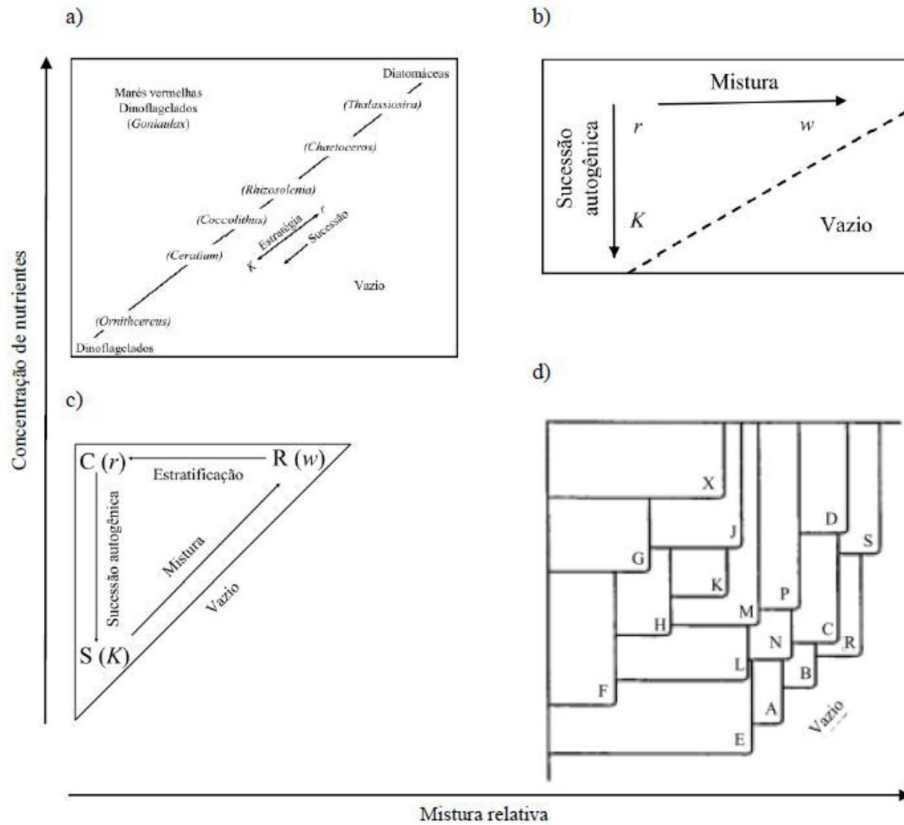
A essência do presente tópico é enfatizar que, como na vegetação terrestre, as espécies que compõem a vegetação pelágica em sistemas aquáticos não apresentam as mesmas tolerâncias e sensibilidades, ou seja, elas não são ecologicamente iguais. Algumas são funcionalmente mais adaptadas a operarem sob condições mais severas de limitação de luz ou de escassez de nutrientes ou de partição espacial de recursos do que outras. Essas diferenças não são ao acaso, pelo contrário, apresentam forte ligação com os traços morfológicos e fisiológicos das espécies envolvidas, os quais se desenvolveram ao longo do processo evolutivo (Reynolds 1988).

#### *O MODELO DE DUAS ESTRATÉGIAS - SELEÇÃO $r$ E $K$*

A primeira abordagem funcional, capaz de fazer ligações entre as diferentes estratégias de vida do fitoplâncton, morfologia e ambiente, foi proposta por Margalef (1978), que utilizou o conceito de estratégias adaptativas de seleção  $r$  ou  $K$  inicialmente proposto por MacArthur & Wilson (1967) e Pianka (1970). O conceito original é baseado na equação logística de crescimento, na qual  $r$  é a taxa intrínseca de crescimento e  $K$  é a assíntota da curva de crescimento ou a capacidade de suporte do ambiente. Margalef (1978) observou que as adaptações do fitoplâncton são amplamente direcionadas para um dos extremos

do gradiente de seleção: um que rapidamente forma populações que investem em crescimento (espécies  $r$ -selecionadas) e outro mais especializado em encontrar e/ou reter recursos limitantes em um ambiente estratificado (espécies  $K$ -selecionadas). Espécies  $r$ -selecionadas de crescimento rápido têm de manter uma alta razão  $sv^{-1}$  e isso é mais facilmente alcançado quando seu tamanho é pequeno. Espécies  $K$ -selecionadas apresentam um alto investimento no tamanho e na forma, com comportamento adaptativo complexo como a capacidade de ajustar sua posição na coluna d'água, mas que tendem a resultar em baixa razão  $sv^{-1}$  e baixa taxa de crescimento. Os dois tipos de seleção são direcionados pelo genoma e são produtos da evolução dos organismos, sendo então reconhecidos como estratégias adaptativas da vegetação pelágica.

A seqüência da estrutura da comunidade em relação às concentrações de nutrientes e à mistura da coluna d'água (turbulência) foi mostrada por Margalef (1978), com base em dados sazonais do fitoplâncton marinho (Figura 6a). A diagonal do gráfico representa a seqüência de dominância do fitoplâncton (seqüência principal), na qual as espécies de seleção  $r$  (ex. *Thalassiosira*, diatomácea) são favorecidas em condições de altas concentrações de nutrientes e de alta instabilidade (baixo estresse e alto distúrbio), enquanto as espécies de seleção  $K$  (*Ornithocercus*, dinoflagelado) são mais bem adaptadas às condições de estratificação térmica e limitação por recursos (alto estresse e baixo distúrbio), devido à ocorrência de flagelos que permitem seu deslocamento ativo através da coluna d'água, possibilitando ajustes às condições de luz e nutrientes ideais para seu crescimento. Muito embora esse tenha sido um trabalho inovador e de grande relevância para a ecologia do fitoplâncton ele apresenta limitações. A principal delas foi ter assumido que as variáveis, disponibilidade de nutrientes e regime de mistura, são correlacionadas, quando na verdade elas são independentes (Reynolds 1988, 1997, 2006). As condições de alta turbulência e baixas concentrações de nutrientes no canto direito inferior da Figura 6a configuram-se como um habitat inadequado para o fitoplâncton.



**Figura 6.** (a) Representação dos ambientes aquáticos e os principais fatores ambientais que governam a distribuição de organismos *r* ou *K*-selecionados, segundo Margalef (1978). (b) Representação, sobre eixos similares, de mudanças periódicas no fitoplâncton conforme hipótese de Reynolds *et al.* (1983); espécies *w* são seletivamente favorecidas em colunas d'água bem misturadas. (c) Re-orientação da área triangular em (b) para fazer analogia entre as estratégias *r*, *K* e *w* do fitoplâncton com as estratégias primárias de histórias de vida (C, S e R) de Grime (1979), segundo Reynolds (1988). (d) Modelo conceitual de habitat sobre disponibilidade de energia (eixo x relacionado ao regime de mistura) e nutrientes (eixo y), proposto por Reynolds (1997). As letras na Figura 6d denotam os grupos funcionais de espécies dados na Tabela 2. Figura adaptada de Reynolds (1997).

**Figure 6.** (a) Representation from aquatic systems and the main environmental factors that dictate the distribution of *r* or *K*-selected organisms, according to Margalef (1978). (b) Representation, on similar axes, from periodic changes in phytoplankton according to Reynolds *et al.* (1983); *w* species are selectively favored in water column well mixed. (c) Re-orientation from triangular area (b) to do analogy among strategies *r*, *K* and *w* from phytoplankton with strategies of life history (C, S and R) from Grime (1979), according to Reynolds (1988). (d) Habitat template based on light availability and nutrients, proposed by Reynolds (1997). The labels in Figure 6d represent functional groups from Table 2. Figure adapted from Reynolds (1997).

Reynolds (1980), ao aplicar o modelo conceitual de estratégias adaptativas de Margalef (1978) para o fitoplâncton de água doce, observou que a condição de altas concentrações de nutrientes e estabilidade da coluna d'água eram bem mais comuns em lagos, sendo a comunidade fitoplanctônica então dominada por organismos oportunistas e de rápido crescimento, atributos da seleção *r*. Sugeri ainda que a verdadeira sucessão autogênica  $r \rightarrow K$ , que ocorre sob condições físicas relativamente constantes, deveria seguir uma orientação vertical, de cima para baixo na matriz de Margalef (1978). Por outro lado, a seqüência alogênica, que resulta de uma forte e permanente variação na estrutura física (mistura/estratificação), seguiria uma orientação horizontal, segregando espécies que apresentam diferentes habilidades em relação à mistura física da coluna d'água. Era

necessária então uma nova categoria (estratégia), que Reynolds (1983) rotulou como *w* (Figura 6b).

#### O MODELO DE TRÊS ESTRATÉGIAS - SELEÇÃO C-S-R

Em seu artigo seminal, Reynolds (1988) formulou que as três categorias de espécies (*r*, *K* e *w*), selecionadas a partir das três permutações viáveis de estresse e distúrbio (Figura 6b), aproximavam-se, respectivamente, das estratégias adaptativas C, S e R de plantas terrestres ao habitat a que estavam adaptadas a viver, propostas por Grime (1979) (Figura 6c). Estratégias podem ser consideradas como o agrupamento de traços funcionais que evoluíram a certas condições ambientais do que outras (Grime

1979). Dessa forma, organismos diferentes que evoluíram para estratégias similares supostamente têm ecologias similares (Grime 1979, Reynolds 1988, 1997). De fato, Reynolds (1988) mostra que mecanismos morfológicos e fisiológicos estratégicos das espécies fitoplanctônicas têm evoluído para permitir que elas sobrevivam preferencialmente sob uma das três permutações possíveis de estresse nutricional e de distúrbio (Figura 6c). As espécies do fitoplâncton devem, portanto, ser adaptadas: i) a explorar ambientes saturados em luz e nutrientes, através de investimento em crescimento rápido e reprodução, e para fazê-lo antes de outras espécies (boas competidoras, *sensu* Grime); ou ii) a operar sob condições de severa depleção do suprimento externo de nutrientes essenciais (estresse-tolerantes); ou ainda iii) a tolerar transporte freqüente ou contínuo

através de um gradiente de luz (distúrbio-tolerantes ou ruderais, *sensu* Grime).

É, no entanto, relevante definir a terminologia utilizada por Grime (1979). O termo competidor é geralmente aplicado a espécies que, devido à sua habilidade superior de operar próximo à capacidade suporte do ambiente, tendem a eliminar espécies com habilidade inferior (Princípio da Exclusão Competitiva, Hardin 1960). Esse conceito corresponde mais proximamente ao conceito de espécies estresse-tolerantes de Grime. O termo competidor utilizado por Grime é, portanto, equivalente a uma espécie oportunista, colonizadora ou invasora. O termo distúrbio-tolerante, por fim, é mais facilmente compreendido. Para evitar confusão, Reynolds (1997) sugeriu as definições indicadas na Tabela 1.

**Tabela 1.** Resumo das características das estratégias adaptativas do fitoplâncton continental (baseado em Reynolds 2006).

*Table 1.* Summary of life-history strategies from freshwater phytoplankton (based on Reynolds 2006).

C-estrategistas	S-estrategistas	R-estrategistas
Estrategistas invasores	Estrategistas estresse-tolerantes	Estrategistas distúrbio-tolerantes
Indivíduos pequenos	Indivíduos grandes	Indivíduos grandes
Altas razões $sv^{-1}$	Baixas razões $sv^{-1}$	Altas razões $sv^{-1}$
Alto requerimento de luz	Alto requerimento de luz	Baixo requerimento de luz
Crescimento rápido	Crescimento lento	Crescimento rápido
Adaptados à plenitude de recursos (luz e nutrientes)	Adaptados à deficiência de nutrientes	Adaptados a ambientes ricos em nutrientes e turbidos
Equivalem à seleção- $r$	Equivalem à seleção- $K$	Equivalem à seleção $r$ e $K$
Ex: <i>Chlorella</i> e <i>Rhodomonas</i>	Ex: <i>Peridinium</i> e <i>Microcystis</i>	Ex: <i>Planktothrix</i> e <i>Asterionella</i>

Espécies C-estrategistas são principalmente invasoras (*invasive strategists*). O termo aplica-se às primeiras espécies a colonizarem novos corpos de água ou logo após a formação de novas condições hidrográficas, tais como início de estratificações térmicas (diretas ou inversas). Elas são caracterizadas pela relativa facilidade de dispersão, auxiliadas pelo tamanho pequeno ( $v < 10^3 \mu\text{m}^3$ ), pela rápida absorção e assimilação de nutrientes e pelas altas taxas de replicação ( $r_{20} > 10 \times 10^{-6} \text{s}^{-1}$ ), facilitadas pela alta razão  $sv^{-1}$  ( $> 0,5 \mu\text{m}^{-1}$ ). Embora a área projetada por unidade de massa seja relativamente alta [ $> 6,5 \text{m}^2$  ( $\text{mol C cél}^{-1}$ )], as propriedades de absorção de luz são

restringidas pelo pequeno tamanho dos indivíduos, requerendo uma alta incidência de luz. Representantes típicos são gêneros do pico e do nanoplâncton tais como *Chlorella*, *Ankyra*, *Koliella*, *Chlamydomonas*, *Synechococcus*, *Rhodomonas*, *Chrysochromulina* e *Monochrysis*.

Espécies S são fundamentalmente estrategistas consumidoras ou estresse-tolerantes (*acquisitive strategists*). São tipicamente grandes ( $v > 10^3 \mu\text{m}^3$ ), unicelulares ou em colônias grandes de pequenas e numerosas células, dotadas de motilidade ou habilidade para controlar a flutuação na coluna d'água sob condições apropriadas. Espécies relativamente

difíceis de serem dispersas, mas persistentes nos locais que elas colonizam. Apresentam crescimento lento ( $r_{20} < 8 \times 10^{-6} \text{s}^{-1}$ ) em consequência de suas baixas razões  $sv^{-1}$  ( $< 0,3 \mu\text{m}^{-1}$ ). A área projetada por unidade de massa é pequena [ $< 2,5 \text{m}^2 (\text{mol C cél})^{-1}$ ], configurando-se como espécies com alto requerimento de luz. Representantes típicos são as espécies maiores de *Peridinium* e *Ceratium*, algumas cianobactérias formadoras de florações, tais como *Microcystis* e *Gomphosphaeria*, e colônias móveis como *Uroglena*.

Espécies R são principalmente estrategistas distúrbio-tolerantes (*acclimiting*), sendo tolerantes ou dependentes da mistura da coluna d'água. Os indivíduos são grandes ( $v > 10^3 \mu\text{m}^3$ ), mas suas formas, que se afastam da esfera (atenuadas, achatadas ou recortadas), lhes conferem altas razões  $sv^{-1}$  ( $> 0,5 \mu\text{m}^{-1}$ ), permitindo-lhes altas taxas metabólicas ( $r_{20} \geq 10 \times 10^{-6} \text{s}^{-1}$ ) e uma grande área projetada por unidade de massa [ $8 \text{ a } 30 \text{m}^2 (\text{mol C cél})^{-1}$ ], tornando-as excelentes antenas receptoras de luz. Representantes típicos incluem espécies que são predominantemente *r*-selecionadas, como as colônias de *Asterionella* e os filamentos de *Aulacoseira*, ou espécies *K*-selecionadas, como os filamentos solitários de *Planktothrix*, *Limnothrix* e *Lyngbya*.

## GRUPOS FUNCIONAIS DO FITOPLÂNCTON DE AMBIENTES CONTINENTAIS

Ecologia é a ciência que estuda padrões e processos de distribuição e abundância das espécies. Em outras palavras, tenta explicar onde, por que ou como um determinado tipo de organismo ocorre. Nos tópicos anteriores foi visto que os organismos fitoplanctônicos possuem diferentes estratégias adaptativas que, por sua vez, influenciam sua morfologia e fisiologia. Dessa forma, algumas espécies são mais prováveis do que outras de serem selecionadas, em virtude de suas maiores taxas de crescimento sob diferentes condições ambientais. O presente tópico enfatiza os agrupamentos de organismos que devem co-ocorrer sob determinadas condições ambientais, dadas suas similaridades funcionais.

Antes de apresentar as bases teóricas da aplicação dessa abordagem, é importante uma breve discussão sobre a terminologia a ser adotada. Existe atualmente um uso indiscriminado de termos que criam certo grau de confusão sobre os conceitos a eles relacionados.

Os mais comuns são assembléias (*assemblages* ou *assemblies*), associações (*associations*), tipos funcionais de plantas (*plant functional types*) e grupos funcionais (*functional groups*) (Reynolds 1980, 1997, Padisák & Reynolds 1998, Kruk *et al.* 2002, 2010 Reynolds *et al.* 2002, Padisák *et al.* 2003b, 2009, Weithoff 2003, Mieleitner *et al.* 2008). Na presente revisão é adotada e encorajamos outros autores a usarem a expressão “grupos funcionais” por ser a terminologia mais recentemente usada na literatura internacional e também por não deixar implícita a idéia de uma necessária interação entre os integrantes de cada agrupamento, como seria o caso dos termos assembléia ou associação.

### O ESQUEMA DE REYNOLDS *et al.* 2002

Não é recente a tentativa de agrupar o fitoplâncton em categorias para compreender sua estruturação e funcionalidade em diferentes condições ambientais. Hutchinson (1967) já tentou relacionar as grandes classes taxonômicas do fitoplâncton com o estado trófico e outras variáveis físicas e químicas de lagos. No entanto, a maioria das classes taxonômicas é constituída por espécies com ampla diversidade de forma e tamanho, os quais estão relacionados à utilização de recursos e à susceptibilidade a processos de perda (Reynolds 2006, Naselli-Flores *et al.* 2007, Kruk *et al.* 2010). Dessa forma, a predição da composição da comunidade em nível de grandes grupos taxonômicos pode não ser tão bem sucedida quanto à abordagem baseada em grupos funcionais (Kruk *et al.* 2002, 2011).

O elegante trabalho de Reynolds (1980), adotando uma abordagem utilizada em ecologia de vegetais superiores terrestres, em uma época em que os pacotes estatísticos ainda não eram facilmente disponíveis, representa a primeira abordagem de grupos funcionais para o fitoplâncton. Reynolds (1980) apresenta um modelo geral para prever a variação do fitoplâncton através da interação principalmente de duas variáveis: i) disponibilidade de nutrientes e ii) estabilidade da coluna d'água. Baseado em dados de 12 ciclos anuais do fitoplâncton de quatro lagos e de dois mesocosmos no norte da Inglaterra, Reynolds (1980) agregou em 14 grupos funcionais as espécies que freqüentemente coexistiam e que aumentavam ou diminuam simultaneamente. Esses



grupos foram rotulados com códigos alfa-numéricos, cuja mudança temporal deveria seguir umas das três direções: i) sucessão autogênica (determinada principalmente pela disponibilidade de nutrientes em um ambiente físico relativamente estável); ii) reversão (formada pela breve perturbação física da estrutura do ambiente, seguida pelo retorno das condições similares a aquelas obtidas no “estado estável” prévio); e iii) mudança (*shift*, resultante de uma perturbação física mais prolongada ou mais intensa, levando ao estabelecimento de um “novo” estado estável). Naquele trabalho o autor apresentou ainda os fatores possivelmente críticos para o crescimento de cada um dos 14 grupos, juntamente com as características biológicas relevantes a sua sobrevivência.

Desde então muitos esforços têm sido feitos no sentido de ampliar o modelo inicial, principalmente no que se refere à adição de novos grupos funcionais a partir de dados de diferentes corpos aquáticos ao redor do mundo. Aproximadamente 20 anos após aquela primeira tentativa, as bases para a abordagem foram sintetizadas no livro de Reynolds

(1997), mas apenas após publicação do artigo clássico de Reynolds *et al.* (2002) tal abordagem passou a ser mais difundida. Nesse último trabalho é apresentada uma lista atualizada com 31 grupos funcionais, os quais se baseiam não apenas nos traços funcionais dos organismos, mas também nas condições ambientais sob as quais as espécies fitoplanctônicas devem ocorrer, indicando ainda possíveis padrões de co-ocorrência (Tabela 2). Apesar de esses novos agrupamentos terem sido definidos sob bases intuitivas (Reynolds *et al.* 2002), vários estudos utilizando análises estatísticas multivariadas validam a abordagem para relacionar a composição da comunidade fitoplanctônica às condições ambientais (Kruk *et al.* 2002, Becker *et al.* 2009a). Dois fatores garantem a validade dos grupos funcionais: i) o maior poder discriminatório do esquema em explicar a mudança na composição da comunidade, quando comparado com a classificação filogenética em grandes grupos taxonômicos (Kruk *et al.* 2002); e ii) a clara relação entre morfologia e fisiologia das espécies que integram um mesmo grupo funcional (Reynolds & Irish 1997).

**Tabela 2.** Grupos funcionais do fitoplâncton de águas continentais (extraído de Reynolds *et al.* 2002).

*Table 2.* Functional groups of freshwater phytoplankton (redrawn from Reynolds *et al.* 2002).

Códigos	Hábitats	Representantes típicos	Tolerâncias	Sensibilidades
A	Lagos claros, freqüentemente bem misturados, pobres em nutrientes	<i>Urosolenia</i> , <i>Cyclotella comensis</i>	deficiência de nutrientes	aumento do pH
B	Lagos pequenos a médios, verticalmente misturados, mesotróficos	<i>Aulacoseira subarctica</i> <i>Aulacoseira islandica</i>	deficiência de luz	aumento do pH, depleção Si, estratificação
C	Lagos pequenos a médios, misturados, eutróficos	<i>Asterionella formosa</i> , <i>Aulacoseira ambigua</i>	deficiência de luz e C	exaustão de Si, estratificação
D	Corpos aquáticos rasos, túrbidos, enriquecidos, incluindo rios	<i>Synedra acus</i> , <i>Nitzschia</i> spp.	escoamento	depleção de nutrientes
N	Epilímnio mesotrófico	<i>Tabellaria</i> , <i>Cosmarium</i> , <i>Staurodesmus</i>	deficiência de nutrientes	estratificação, aumento do pH
P	Epilímnio eutrófico	<i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Closterium aciculare</i> , <i>Staurastrum pingue</i>	luz moderada deficiência C	estratificação, depleção de Si
T	Epilímnio profundo, bem misturado	<i>Geminella</i> , <i>Mougeotia</i> , <i>Tribonema</i>	deficiência de luz	deficiência de nutrientes

Continuação da Tabela 2

Códigos	Hábitats	Representantes típicos	Tolerâncias	Sensibilidades
S1	Camadas de mistura túrbidas	<i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Limnothrix redekei</i> , <i>Pseudanabaena</i>	condições altamente deficientes de luz	escoamento
S2	Raso, camadas de mistura túrbidas	<i>Spirulina</i> , <i>Arthrospira</i> , <i>Raphidiopsis</i>	condições deficientes de luz	escoamento
S <sub>N</sub>	Camadas de mistura quente	<i>Cylindrospermopsis</i> , <i>Anabaena minutissima</i>	condições deficientes de luz e N	escoamento
Z	Camadas de mistura claras	<i>Synechococcus</i> , Picoplâncton procarionótico	escassez de nutrientes	deficiência de luz, herbivoria
X3	Lagos rasos, camadas de mistura claras	<i>Koliella</i> , <i>Chrysooccus</i> , Picoplâncton eucariótico	condições de baixa alcalinidade	mistura, herbivoria
X2	Rasos, camadas de mistura claras, lagos meso-eutróficos	<i>Plagioselmis</i> , <i>Chrysochromulina</i>	estratificação	mistura, herbivoria
X1	Camadas de mistura rasas em condições enriquecidas	<i>Chlorella</i> , <i>Ankyra</i> , <i>Monoraphidium</i>	estratificação	deficiência de nutrientes, herbivoria
Y	Lagos geralmente pequenos, e enriquecidos	<i>Cryptomonas</i>	condições de baixa luz	fagotróficos
E	Lagos geralmente pequenos, oligotróficos	<i>Dinobryon</i> , <i>Mallomonas</i> , <i>Synura</i>	condições de escassez de nutrientes, (recorrem à mixotrofia)	deficiência de CO <sub>2</sub>
F	Epilímnio claro	<i>Clorofíceas coloniais</i> , <i>Botryococcus</i> , <i>Pseudosphaerocystis</i> , <i>Coenochloris</i> , <i>Oocystis lacustris</i>	condições de escassez de nutrientes alta turbidez	deficiência de CO <sub>2</sub>
G	Coluna d'água rasa, rica em nutrientes	<i>Eudorina</i> , <i>Volvox</i>	condições de alta luz	deficiência de nutrientes
J	Lagos, tanques e rios rasos e enriquecidos	<i>Pediastrum</i> , <i>Coelastrum</i> , <i>Scenedesmus</i> , <i>Golenkinia</i>		condições de baixa luz
K	Coluna d'água rasa, rica em nutrientes	<i>Aphanothece</i> , <i>Aphanocapsa</i>		mistura profunda
H1	Nostocales fixadoras de nitrogênio	<i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon</i>	baixas concentrações de N e C	mistura, baixas condições de luz e P
H2	Nostocales fixadoras de N em lagos mesotróficos maiores	<i>Anabaena lemmermanni</i> , <i>Gloeotrichia echinulata</i>	baixas concentrações de N	mistura, baixas condições de luz

Continuação da Tabela 2

Códigos	Hábitats	Representantes típicos	Tolerâncias	Sensibilidades
U	Eplímnio de verão	<i>Uroglena</i>	Condições de escassez de nutrientes	deficiência de CO <sub>2</sub>
L <sub>O</sub>	Epilímnio de verão em lagos mesotróficos	<i>Peridinium</i> , <i>Woronichinia</i> , <i>Merismopedia</i>	Condições de nutrientes segregados	deficiência de CO <sub>2</sub> , mistura prolongada ou profunda
L <sub>M</sub>	Epilímnio de verão em lagos eutróficos	<i>Ceratium</i> , <i>Microcystis</i>	concentrações muito baixas de C	mistura, baixas condições de luz
M	Mistura diária de lagos eutróficos pequenos em baixas latitudes	<i>Microcystis</i> , <i>Sphaerocavum</i>	alta insolação	escoamento, condições de baixa luz
R	Metalímnio de lagos mesotróficos, estratificados	<i>Planktothrix rubescens</i> , <i>Planktothrix mougeotii</i>	condições de baixa luz, forte segregação	instabilidade
V	Metalímnio de lagos eutróficos, estratificados	<i>Chromatium</i> , <i>Chlorobium</i>	condições muito baixas de luz, forte segregação	instabilidade
W1	Pequenos corpos de água, matéria orgânica	Euglenóides, <i>Synura</i> , <i>Gonium</i>	alta DBO	herbivoria
W2	Lagos rasos mesotróficos	Residentes do fundo <i>Trachelomonas</i>	?	?
Q	Lagos húmicos pequenos	<i>Gonyostomum</i>	alta coloração da água	?

A separação das algas com base em sua morfologia coincide substancialmente com as distribuições das mesmas espécies entre diferentes tipos de hábitats diferenciados sobre as bases de acessibilidade à luz e da disponibilidade de nutrientes (Reynolds 1997). A distribuição dos principais grupos funcionais do fitoplâncton continental pode ser ilustrada sob um modelo do hábitat (Figura 6d). Os eixos representam a disponibilidade de energia e nutrientes no ambiente e indicam a maior parte da variabilidade entre os ambientes limnéticos. As formas retangulares traçadas são propostas para representar os limites respectivos para cada grupo funcional. Por exemplo, o grupo S que se estende no quadrante superior direito (lagos rasos hipereutróficos) e o grupo E, no quadrante inferior esquerdo (epilímnio pobre em nutrientes de lagos oligotróficos). Os grupos menos tolerantes ao

estresse e/ou distúrbio localizam-se no quadrante superior esquerdo, representando habitat rico em nutrientes e com plenitude de energia.

As formas usadas na Figura 6d, na verdade, estão dispostas dentro da matriz triangular das estratégias primárias adaptativas das algas C, S e R (Figura 6c). Assim como ocorre para as estratégias de seleção *r* e *K*, nem todos os organismos fitoplanctônicos ajustam-se perfeitamente dentro de uma ou outra das categorias C, S e R e muitos mostram caracteres intermediários entre elas. No entanto, é interessante observar que as condições intermediárias na morfologia e fisiologia dos organismos de fato coincidem com as condições intermediárias dos ambientes (Reynolds 1997). O espaço C-S é preenchido por gêneros tais como *Dinobryon*, *Dictyosphaerium*, *Sphaerocystis*, *Eudorina*, *Volvox*, *Aphanocapsa*, *Aphanothece* e

muitas espécies de *Anabaena*, *Aphanizomenon* e *Gloeotrichia*. O gradiente, nessa série, expressa uma diminuição da razão  $sv^{-1}$ , da taxa máxima de crescimento e da tolerância a temperaturas mais baixas, mas aumenta a habilidade para explorar e conservar nutrientes. Esses são organismos dos grupos E-F de lagos oligo-mesotróficos ou dos grupos funcionais G-H-K de lagos mais eutróficos. Algas no eixo C-R incluem predominantemente diatomáceas cêntricas (grupos A-B) de lagos claros, e os gêneros *Scenedesmus* e *Pediastrum* (grupo J) de lagos rasos e rios enriquecidos. O intervalo R-S é representado por espécies de crescimento lento, consumidoras, mas altamente aclimatadas aos gradientes de densidade da água, como *Planktothrix rubescens*, *Planktothrix mougeotii* e *Planktolyngbya limnetica* que formam o grupo funcional S. Por fim, membros dos gêneros *Cryptomonas* mostram uma mistura das características de todas as três estratégias adaptativas sendo unicelulares, com células de tamanho moderado ( $1$  a  $4 \times 10^3 \mu\text{m}^3$ ), razões  $sv^{-1}$  intermediárias ( $0,3$  a  $0,5 \mu\text{m}^{-1}$ ) e taxas de replicação intermediária ( $r_{20} \sim 10 \times 10^{-6} \text{s}^{-1}$ ). As células são móveis com capacidade de regular suas posições dentro de um gradiente de densidade e capazes de se adaptar aos níveis de baixa luz por formarem florações na primavera em lagos pequenos; são importantes no estabelecimento da comunidade

após estratificação e ainda podem constituir máximos metalimnéticos (Reynolds 1997). A Figura 6d é apenas ilustrativa, mas pode ser útil dentro de uma perspectiva de descrição florística de diferentes tipos de lagos, ou ainda por permitir rastrear a variação temporal do fitoplâncton, com base apenas numa figura bi-dimensional (Reynolds 2006).

#### ATUALIZAÇÃO DO ESQUEMA DE REYNOLDS *et al.* 2002

O sistema de classificação de Reynolds *et al.* (2002) tem sido particularmente influente na abordagem dos grupos funcionais conforme indicado pelas 303 citações até novembro de 2011 (Web of Science). Em suas considerações finais, os autores postularam que o esquema está ainda em construção e convidam aos ecólogos do fitoplâncton a fazerem suas contribuições. Assim, a abordagem prosseguiu evoluindo e nove novos grupos funcionais foram adicionados (Padisák *et al.* 2003b, 2006, Callieri *et al.* 2006, Borics *et al.* 2007, Souza *et al.* 2008). Em 2009 é publicada (Padisák *et al.* 2009) uma consolidação da proposta de Reynolds *et al.* (2002), assinalando os usos da referida abordagem e seus equívocos e atualizando a lista para os então 40 grupos funcionais propostos até aquela data (Tabela 3).

**Tabela 3.** Atualização com os novos grupos funcionais do fitoplâncton continental após a proposta de Reynolds *et al.* 2002 (extraído de Padisák *et al.* 2009).

**Table 3.** Update from functional groups of freshwater phytoplankton from Reynolds *et al.* 2002 (based on Padisák *et al.* 2009).

Códigos	Habitats	Representantes típicos	Tolerâncias	Sensibilidades
$N_A$	Lagos oligo-mesotróficos, atelomíticos, de baixas latitudes	<i>Cosmarium</i> , <i>Staurodesmus</i> , <i>Staurastrum</i>	condições intermediárias de luz, deficiência de nutrientes	mistura profunda, baixas condições de luz
MP	Lagos rasos inorganicamente, túrbidos	<i>Surirella</i> spp., <i>Fragilaria construens</i> , <i>Cocconeis</i> sp.	baixas condições de luz	estratificação
$T_C$	Águas constantemente eutróficas, ou rios com baixo fluxo com macrófitas emergentes	Cianobactérias epifíticas, <i>Oscillatoria</i> spp., <i>Phormidium</i> spp., <i>Lyngbya</i> , <i>Rivularia</i>		
$T_D$	Águas constantemente mesotróficas ou rios com baixo fluxo com macrófitas submersas	Desmídias epifíticas e metafíticas, algas verdes filamentosas, diatomáceas que residem no sedimento		
$T_B$	Ambientes altamente lóticos	Diatomáceas epifíticas, <i>Nitzschia</i> spp., <i>Navicula</i> , <i>Gomphonema</i> spp., <i>Fragilaria</i> spp., <i>Achnanthes</i> spp.		

Continuação da Tabela 3

Códigos	Habitats	Representantes típicos	Tolerâncias	Sensibilidades
Z <sub>MX</sub>	Lagos oligotróficos profundos, subalpinos	<i>Synechococcus</i> spp., <i>Ceratium hirundinella</i>		
X <sub>Ph</sub>	Lagos alcalinos, pequenos, temporários, ricos em cálcio, e bem iluminados	<i>Phacotus lenticularis</i> , <i>Phacotus</i> sp.	condições de alta luz	deficiência de CaCO <sub>3</sub>
W <sub>S</sub>	Lagos permanentes, freqüentes em lagos de inundação, em materiais húmicos	<i>Synura</i>	alta coloração da água	alta radiação
W <sub>0</sub>	Rios e tanques extremamente orgânicos	<i>Chlamydomonas</i> , <i>Pyrobotrys</i> , <i>Chlorella</i>		

#### OUTRAS PROPOSTAS PARA AGRUPAMENTOS FUNCIONAIS DO FITOPLÂNCTON

##### A proposta de Salmaso & Padisák 2007

Com base em análises multivariadas envolvendo dados de dois lagos profundos (Lago Garda, Itália e Lago Stechlin, Alemanha), Salmaso & Padisák (2007) propuseram um novo esquema de classificação. O critério adotado para discriminar os grupos inclui

motilidade, capacidade potencial para obter carbono e nutrientes por mixotrofia, requerimentos específicos de nutrientes, tamanho e forma, e presença de envoltório mucilaginoso. Esse critério, juntamente com a separação das cianobactérias de outras algas e incluindo uma subdivisão baseada nas diferentes estratégias de vida, resultou na diferenciação de 31 grupos (Tabela 4). Uma das limitações deste esquema é o fato de ter como base apenas dois lagos profundos de clima temperado.

**Tabela 4.** Descrição dos 31 grupos morfo-funcionais propostos por Salmaso & Padisák (2007).  
**Table 4.** Description from 31 morpho-functional groups proposed by Salmaso & Padisák (2007).

Flagelados	Mixotróficos potenciais	1 Grandes (colonias ou unicelulares)	1a Grandes Chrysophyta/Haptophyta 1b Grandes Dinophyta 1c Grandes Euglenophyta
		2 Pequenos unicelulares	2a Pequenos Chrysophyta/Haptophyta 2b Pequenos Dinophyta 2c Pequenos Euglenophyta 2d Cryptophyta
	Maioria autótrofos	3 Phytomonadina	3a Phytomonadina unicelulares 3b Phytomonadina coloniais
Não flagelados	Cyanobacteria	4 Unicelulares	4 Cyanobacteria unicelulares
		5 Coloniais	5a Filamentos finos 5b Grandes Chroococcales com vacúolos 5c Outras grandes colônias, a maioria Chroococcales sem aerótopos 5d Colônias pequenas, Chroococcales 5e Nostocales

Continuação da Tabela 4

Diatomáceas	6 Grandes	6a Grandes Centrales 6b Grandes Pennales
	7 Pequenas	7a Pequenas Centrales 7b Pequenas Pennales
Outros unicelulares	8 Grandes	8a Grandes unicelulares – Conjugatophyta/Chlorophyta 8b Grandes unicelulares – outros grupos
	9 Pequenos	9a Pequenos unicelulares – Conjugatophyta 9b Pequenos unicelulares – Chlorococcales 9c Pequenas Chrysophyta 9d Unicelulares pequenos – outros grupos
Outros coloniais	10 Filamentosos	10a Filamentosos – Chlorophyta 10b Filamentosos – Conjugatophyta 10c Filamentosos – Xanthophyta
	11 Colônias não filamentosas	11a Chlorococcales – colônias sem mucilagem 11b Chlorococcales – colônias mucilaginosas 11c Outras colônias

#### *A proposta de Mieleitner et al. (2008)*

Posteriormente, Mieleitner *et al.* (2008) identificaram grupos funcionais do fitoplâncton usando a combinação de conhecimento prévio sobre taxonomia e fisiologia das espécies e análises de agrupamento, levando em conta uma base de dados de longo prazo de três lagos Suíços (Walensee, Zürich e Greifensee) com diferentes estados tróficos. Nesse sistema de classificação, os autores usaram as divisões taxonômicas como a unidade básica da análise. Cada grupo taxonômico foi subdividido em vários subgrupos com base nos padrões de ocorrência das espécies, agrupando aquelas que apresentaram padrões similares, em 16 grupos funcionais (grupo A). As espécies, no entanto, podem apresentar padrões de ocorrência similares, mas possuírem diferentes traços

funcionais. Por isso a segunda etapa desse esquema de classificação consiste em combinar a análise de dados com o conhecimento biológico das espécies (Tabela 5). No último estágio da análise, os grupos de ocorrência são agregados para além dos limites taxonômicos, baseados na similaridade dos traços-chave das espécies (taxas de crescimento, constantes de semi-saturação para luz e fósforo, requerimentos por sílica, velocidade de sedimentação e habilidade para fixar nitrogênio). O esquema sugere níveis hierárquicos possíveis de agregação para 11 (grupo B), 8 (grupo C), 6 (grupo D), 5 (Grupo E) e 4 (grupo F) grupos funcionais (Tabela 6). A escolha de um grupo ou outro fica a critério do especialista. Além da subjetividade, o pequeno número de lagos a partir dos quais o esquema de classificação foi elaborado é outra limitação dessa abordagem.

**Tabela 5.** Resumo das propriedades dos primeiros 16 grupos funcionais propostos por Mieleitner *et al.* (2008). As seguintes abreviações são usadas:  $\mu$ : taxa de crescimento,  $K_l$  e  $K_p$ : constante de semi-saturação para luz e fósforo, Si req.: requerimento por sílica,  $v$ : velocidade de sedimentação,  $N_{fix}$ : habilidade para fixar nitrogênio. As propriedades chaves estão destacadas em negrito. Chr=Chrysophyta, Din=Dinophyta, Cya=Cyanobacteria, Chl=Chlorophyta, Bac=Bacillariophyta, Cry=Cryptophyta.

**Table 5.** Summary of the properties of the 16 groups proposed by Mieleitner *et al.* (2008). The following abbreviations are used:  $\mu$ : specific growth rate,  $K_l$  and  $K_p$ : half saturation constants for light and phosphate, Si req.: requirement for silica,  $v$ : sedimentation velocity,  $N_{fix}$ : ability to fix nitrogen. Key properties are printed in bold. Chr=Chrysophyta, Din=Dinophyta, Cya=Cyanobacteria, Chl=Chlorophyta, Bac=Bacillariophyta, Cry=Cryptophyta.

Grupo	Nome	$\mu$	palatabilidade	$K_l$	$K_p$	Si req	$v$	motilidade	$N_{fix}$
A1, Cya.1	Cianobactérias mucilaginosas	Médio	<b>Baixo</b>	<b>Alto</b>	<b>Alto</b>	Não	Muito baixa	Alguns aerótopos	Maioria não
A2, Cya.2	<i>Planktothrix rubescens</i>	Baixo	<b>Muito baixo</b>	<b>Muito baixo</b>	Baixo	Não	0	<b>Aerótopos</b>	Não
A3, Cya.3	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Baixo	<b>Muito baixo</b>	Baixo	Baixo	Não	0	Aerótopos	Sim
A4, Chr.1	Crisofíceas pequenas	<b>Muito alto</b>	<b>Alto</b>	Baixo	Baixo	Não	0	Sim	Não
A5, Chr.2	Crisofíceas pequenas	<b>Muito alto</b>	<b>Alto</b>	Baixo	Baixo	Não	0	Sim	Não
A6, Chr.3	Crisofíceas grandes ( <i>Dinobryon</i> )	<b>Médio</b>	<b>Baixo</b>	Médio	<b>Baixo</b>	Baixo	0	Sim	Não
A7, Bac.1	Diatomáceas pequenas	<b>alto</b>	<b>Alto</b>	<b>Baixo</b>	Médio	Sim	Médio	Não	Não
A8, Bac.2	Diatomáceas pequenas	<b>alto</b>	<b>Alto</b>	<b>Baixo</b>	Médio	Sim	Médio	Não	Não
A9, Bac.3	Diatomáceas grandes	<b>Médio</b>	<b>Baixo</b>	<b>Baixo</b>	<b>Baixo</b>	Sim	Alto	Não	Não
A10, Bac.4	Diatomáceas grandes	<b>Médio</b>	<b>Baixo</b>	<b>Baixo</b>	<b>Baixo</b>	Sim	Alto	Não	Não
A11, Din.1	<i>Gymnodinium</i>	Baixo	Muito baixo	Alto	Alto	Não	0	Sim	Não
A12, Din.2	<i>Ceratium, Peridinium</i>	Baixo	Muito baixo	Alto	Alto	Não	0	Sim	Não
A13, Cry.1	Criptofíceas pequenas	<b>Muito alto</b>	<b>Alto</b>	Baixo	Baixo	Não	0	Sim	Não
A14, Chl.1	Algas verdes pequenas	<b>Alto</b>	Alto	Alto	<b>Alto</b>	Não	Baixo	Alguns	Não
A15, Chl.2	Algas verdes grandes	Baixo	<b>Baixo</b>	<b>Alto</b>	<b>Alto</b>	Não	Baixo	Não	Não
A16, Chl.3	Algas verdes grandes	Baixo	<b>Baixo</b>	<b>Alto</b>	<b>Alto</b>	Não	0	Sim	Não

**Tabela 6.** Hierarquia dos grupos funcionais propostos por Mieleitner *et al.* (2008). Chr= Chrysophyta, Din=Dinophyta, Cya=Cyanobacteria, Chl=Chlorophyta, Bac= Bacillariophyta, Cry=Cryptophyta.

**Table 6.** Hierarchy of functional groups proposed by Mieleitner *et al.* (2008). Chr= Chrysophyta, Din=Dinophyta, Cya=Cyanobacteria, Chl=Chlorophyta, Bac= Bacillariophyta, Cry=Cryptophyta.

Grupos - A	Grupos - B	Grupos - C	Grupos - D	Grupos - E	Grupos - F
A13, Cry.1					
A4, Chr.1	<b>B1</b> "pequenos flagelados"				
A5, Chr.2			<b>D1</b> pequenos flagelados	<b>E1</b> pequenos	
A14, Chl.1	<b>B2</b> "pequenas algas verdes"	<b>C1</b> pequenos flagelados			<b>F1</b> pequenos
A7, Bac.1		<b>C2</b> pequenas diatomáceas	<b>D2</b> pequenas diatomáceas	<b>E2</b> pequenas diatomáceas	
A8, Bac.2	<b>B3</b> "pequenas diatomáceas"				
A9, Bac.3		<b>C3</b> grandes diatomáceas	<b>D3</b> grandes diatomáceas	<b>E3</b> grandes diatomáceas	<b>F2</b> grandes diatomáceas
A10, Bac.4	<b>B4</b> "grandes diatomáceas"				
A15, Chl.2		<b>C4</b> grandes algas verdes			
A16, Chl.3	<b>B5</b> "grandes algas verdes"				
A6, Chr.3	<b>B6</b> "Dynobryon"		<b>D4</b> grandes		
A11, Din.1	<b>B7</b> "Gymnodinium"	<b>C5</b> Gymnod.		<b>E4</b> grandes	<b>F3</b> grandes
A12, Din.2	<b>B8</b> "Ceratum, Peridinium"	<b>C6</b> Cer., Perid.			
A1, Cya.1	<b>B9</b> "cianobactérias"		<b>D5</b> cianobactérias		
A3, Cya.3	<b>B10</b> "Aphanizomenon flos-aquae"	<b>C7</b> cianobactérias			
A2, Cya.2	<b>B11</b> "Planktothrix rubescens"	<b>C8</b> Pl. rub	<b>D6</b> Pl. rub	<b>E5</b> Pl. rub	<b>F4</b> Pl. rub



*A proposta de Kruk et al. 2010*

Embora traços fisiológicos das espécies, como por exemplo, as constantes de semi-saturação de absorção de luz e nutrientes, sejam de grande relevância para a abordagem funcional, a atual escassez de informação sobre esse tipo de traço (Weithoff 2003) limita nossa habilidade de chegar a uma classificação funcional do fitoplâncton *a priori* (Reynolds *et al.* 2002, Salmaso & Padisák 2007, Mieleitner *et al.* 2008). Em contraste, traços morfológicos são relativamente simples de medir (Weithoff 2003) e suas relações com a fisiologia das espécies são potencialmente bem definidas (Lewis 1976, Reynolds 1988, 1997, Naselli-Flores *et al.* 2007, Finkel *et al.* 2010). Em recente estudo, baseado em dados de 711 espécies de 211 lagos distribuídos em quatro zonas climáticas na América do Sul, Europa e América do Norte e cobrindo uma ampla variedade de condições ambientais, Kruk *et al.* (2010) propuseram uma nova classificação funcional do fitoplâncton baseada exclusivamente na morfologia dos organismos. Nove traços morfológicos facilmente mensuráveis foram utilizados: volume, área superficial, MDL, razão  $sv^{-1}$ , presença de mucilagem, flagelos, aerótopos, heterocitos e demanda por sílica. Para validar a

seleção desses traços morfológicos, os autores analisaram sua relação com traços fisiológicos (ex. taxa máxima de crescimento) e com dados demográficos (ex. biomassa média da população). O novo sistema proposto não requer conhecimento de traços fisiológicos das espécies, condicionamento ambiental e afiliação taxonômica. Além disso, por sua construção objetiva e independente do habitat, não apresenta a circularidade das outras abordagens que incluem as condições ambientais como critério para a inclusão de novas espécies. A nova classificação foi denominada como “Classificação Funcional Baseada na Morfologia” (CFBM), em inglês *Morphologically Based Functional Classification*, e os grupos funcionais assim separados como “Grupos Funcionais Baseados na Morfologia” (GFBM), em inglês *Morphologically Based Functional Groups*. Os sete grupos formados são descritos na Tabela 7 e as bases para classificar novas espécies são resumidas em forma de chave dicotômica na Tabela 8. Kruk *et al.* (2011) observaram que os GFBM podem ser mais bem relacionados às condições ambientais do que os grupos funcionais propostos por Reynolds *et al.* (2002) ou grupos filogenéticos. Além disso, a CFBM tem se mostrado eficiente em prever o estado trófico de lagos (Pacheco *et al.* 2010).

**Tabela 7.** Descrição dos sete Grupos Funcionais Baseados na Morfologia (GFBM) do fitoplâncton obtidos a partir de mais de 700 espécies e 200 lagos. Retirado de Kruk *et al.* (2010). Média e intervalo de variação dos traços. MDL=máxima dimensão linear; S=superfície; V=volume; Aer=aerótopos; Fla=flagelos; He=heterocitos; Sil=Silícia; Bac=Bacillariophyceae; Chlo=Chlorococcales; Chro=Chroococcales; Chry=Chrysoophyceae; Cryp=Cryptophyceae; Dino=Dinophyceae; Eugl=Euglenophyceae; Nost=Nostocales; Osci=Oscillatoriales; Ulot=Ulothricales; Volv=Volvocales; Xant=Xanthophyceae; Zyg=Zygnematales.

**Table 7.** Description of the seven morphologically based functional groups (MBFG) of phytoplankton obtained from more than 700 species and 200 lakes. Redrawn from Kruk *et al.* (2010). Mean and range of the traits MDL=maximum linear dimension; S=surface area; V=volume; Aer=aerotopes; Fla=flagella; Het=heterocytes; Sil=siliceous exoskeletal structures. Bac=Bacillariophyceae; Chlo=Chlorococcales; Chro=Chroococcales; Chry=Chrysoophyceae; Cryp=Cryptophyceae; Dino=Dinophyceae; Eugl=Euglenophyceae; Nost=Nostocales; Osci=Oscillatoriales; Ulot=Ulothricales; Volv=Volvocales; Xant=Xanthophyceae; Zyg=Zygnematales.

GFBM	Descrição	Grupo taxonômico	Táxons representativos	V (µm³)	S (µm²)	S/V (µm⁻¹)	MDL (µm)	Aer	Fla	Muc	Het	Sil
I (n=87)	Organismos pequenos com alta razão S/V	Chlo, Chro, Osci, Xant, Ulot	<i>Chlorella minutissima</i> , <i>Scenedesmus ellipticus</i> , <i>Synechocystis aquatilis</i> , Chroococcales < 1µm, <i>Jaaginema pallidum</i> , <i>Monodus</i> sp., <i>Stichococcus bacillaris</i>	12,9 0,3-120	134 2,3-8191	5,1 1,5-28,7	7,8 0,8-43,6	0,02 0-1	0,03 0-1	0,06 0-1	0,00 0	0,00 0
II (n=69)	Organismos pequenos flagelados com estruturas silicosas	Chry	<i>Chromulina gyrans</i> , <i>Dinobryon cylindricum</i> , <i>Mallomonas pulcherrima</i> , <i>Pseudopedinella</i> sp.	629 1,0-10469	308 4,7-2783	1,6 0,3-6,8	17,1 2,0-164	0,00 0	1,00 1	0,00 0	0,00 0	1,00 1
III (n=45)	Filamentos grandes com aerótopos	Nost, Osci	<i>Anabaena crassa</i> , <i>Aphanizomenon issatschenkoi</i> , <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> , <i>Limnothrix planctonica</i> , <i>Planktothrix agardhii</i>	1541 8,1-8708	1553 19,6-4598	1,7 0,4-4,3	95,7 2,5-259	1,00 1	0,00 0	0,27 0-1	0,64 0-1	0,00 0
IV (n=183)	Organismos de tamanho médio faltando traços especializados	Chlo, Osci, Xant, Zyg	<i>Coelastrum microporum</i> , <i>Micractinium pusillum</i> , <i>Monoraphidium griffithii</i> , <i>Pediastrum duplex</i> , <i>Scenedesmus quadricauda</i> , <i>Pseudanabaena limnetica</i> , <i>Arachnochloris minor</i> , <i>Closterium acutum</i> , <i>Zygnema</i> sp.	1543 12,7-48255	791 29,1-18200	1,6 0,1-5,1	37,0 4,6-700	0,00 0	0,00 0	0,00 0	0,00 0	0,00 0
V (n=122)	Flagelados unicelulares de tamanho médio a grande	Cryp, Dino, Eugl, Volv, Chlo	<i>Cryptomonas ovata</i> , <i>Ceratium hirundinella</i> , <i>Gymnodinium nceoides</i> , <i>Euglena próxima</i> , <i>Trachelomonas curta</i> , <i>Pyramimonas longicauda</i> , <i>Chlamydomonas globosa</i>	2444 2,4-164779	764 8,9-20997	1,2 0,1-4,9	17,5 2,1-190	0,00 0	1,00 1	0,00 0	0,00 0	0,00 0
VI (n=98)	Organismos não flagelados com estruturas silicosas	Baci	<i>Acanthoceros zachariasii</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Cyclotella atomus</i> , <i>Cyclotella meneghiniana</i> , <i>Urosolenia eriensis</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Cylindrotheca closterium</i>	3143 7,8-57106	1344 19,2-17473	1,1 0,2-3,6	44,1 2,8-244	0,00 0	0,00 0	0,00 0	0,00 0	1,00 1
VII (n=106)	Grandes colônias mucilaginosas	Chlo, Chro, Osci	<i>Botryococcus braunii</i> , <i>Eutetramorus foitii</i> , <i>Oocystis lacustris</i> , <i>Aphanocapsa delicatissima</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Romeria okensis</i>	43152 10,9-2,4e+6	3062 24,4-87616	1,0 0-6,0	30,1 3,5-244	0,04 0-1	0,00 0	1,00 1	0,00 0	0,00 0

**Tabela 8.** Chave para classificar o fitoplâncton em Grupos Funcionais Baseados na Morfologia (GFBM). V, volume ( $\mu\text{m}^3$ ); S/V, razão superfície: volume ( $\mu\text{m}^{-1}$ ); MDL, máxima dimensão linear ( $\mu\text{m}$ ). Retirado de Kruk *et al.* (2010).**Table 8.** Key for classifying phytoplankton into morphologically based functional groups (MBFG). V, volume ( $\mu\text{m}^3$ ); S/V, surface:volume ratio ( $\mu\text{m}^{-1}$ ); MDL, maximum linear dimension ( $\mu\text{m}$ ). Redrawn from Kruk *et al.* (2010).

1 Presença de flagelo	2 Presença de estrutura silicosa	Grupo II			
	2' Ausência de estrutura silicosa	3 MDL < 2 $\mu\text{m}$	Grupo I		
		3' MDL > 2 $\mu\text{m}$	Grupo V		
1' Ausência de flagelo	2 Presença de estrutura silicosa	Grupo VI			
	2' Ausência de estrutura silicosa	3 Presença de mucilagem	4 Presença de aerótopos	5 S/V > 0,6 $\mu\text{m}^{-1}$	Grupo III
				5' S/V < 0,6 $\mu\text{m}^{-1}$	Grupo VII
			4' Ausência de aerótopos	5 V < 10 $\mu\text{m}^3$	Grupo I
				5' V > 10 $\mu\text{m}^3$	Grupo VII
		3' Ausência de mucilagem	4 V < 30 $\mu\text{m}^3$	5 MDL < 20 $\mu\text{m}$	Grupo I
				5' MDL > 20 $\mu\text{m}$	Grupo IV
			4' V > 30 $\mu\text{m}^3$	5 Presença de aerótopos	Grupo III
				5' Ausência de aerótopos	Grupo IV

## GRUPOS FUNCIONAIS E QUALIDADE DA ÁGUA

A abordagem dos grupos funcionais também tem sido utilizada para determinar a qualidade da água. Padišák *et al.* (2006) desenvolveram o índice Q para avaliar o status ecológico de diferentes tipos de lagos estabelecidos pela Water Framework Directive (WFD), baseado no esquema de classificação dos grupos funcionais de Reynolds *et al.* (2002). O índice Q leva em conta a contribuição relativa ( $p_i$ , onde  $p_i = n_i/N$ ;  $n_i$  é a biomassa do  $i$ -ésimo grupo funcional;  $N$  = biomassa total) dos grupos funcionais para a biomassa total do fitoplâncton e um fator ( $F$ ) estabelecido para

o  $i$ -ésimo grupo funcional no dado tipo de lago (ver Padišák *et al.* 2006):

$$Q = \sum_{i=1}^n p_i F$$

O número resultante da equação acima varia entre 0 e 5, que de acordo com as cinco categorias de qualidade da água do WFD pode ser compreendido como: 0-1 ruim; 1-2 tolerável; 2-3 médio; 3-4 boa, e 4-5 excelente. Alguns autores têm utilizado esse índice tanto em regiões temperadas (Borics *et al.* 2007, Becker *et al.* 2010) como tropicais e subtropicais (Crossetti & Bicudo 2008a, Becker *et al.* 2009a), tendo concluído que o índice Q foi

uma ferramenta útil para a avaliação ecológica dos sistemas estudados indicando que poderia ser utilizado com sucesso em programas de monitoramento. O índice mostrou-se também como uma ferramenta mais coerente do que índices gerais de estado trófico em sistemas naturalmente enriquecidos em fósforo (Becker *et al.* 2010).

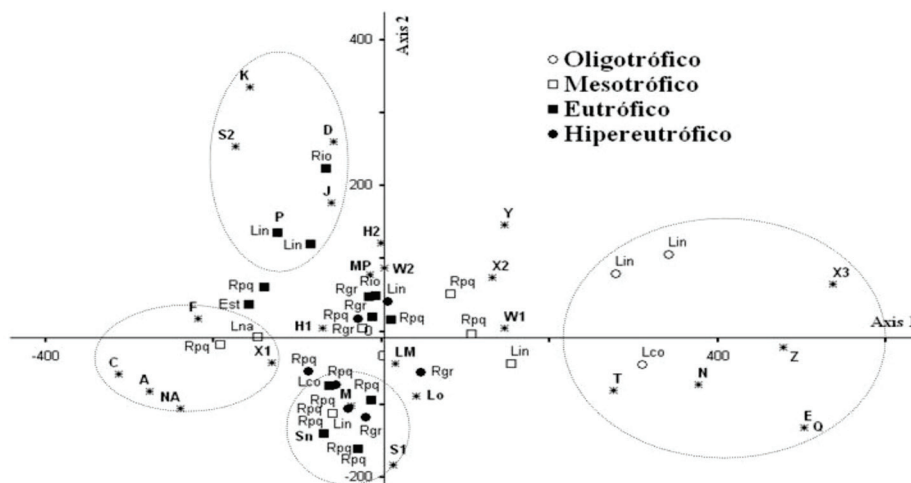
## GRUPOS FUNCIONAIS EM SISTEMAS AQUÁTICOS BRASILEIROS

Os estudos sobre grupos funcionais no Brasil efetivamente publicados encontram-se em 26 artigos que abrangem rios (Soares *et al.* 2007) e córregos (Carneiro *et al.* 2010), um estuário (Costa *et al.* 2009), um lago profundo natural (Souza *et al.* 2008), lagoas costeiras (Huszar *et al.* 2000, Alves de Souza *et al.* 2006), lagos de inundação (Huszar & Reynolds 1997, Huszar *et al.* 2000, Melo & Huszar 2000, Nabout *et al.* 2006, 2009, Loverde-Oliveira & Huszar 2007, 2010, Bovo-Scomparin & Train 2008, Nabout & Nogueira 2008), grandes reservatórios (Silva *et al.* 2005, Borges *et al.* 2008, Gemelgo *et al.* 2009) e pequenos reservatórios (Huszar *et al.* 2000, Moura *et al.* 2007, Crossetti & Bicudo 2008a, b, Dantas *et al.* 2008, Fonseca &

Bicudo 2008, 2010, Becker *et al.* 2009a, b, Rangel *et al.* 2009).

Com o objetivo de examinar a relação entre os grupos funcionais em diferentes tipos de sistemas aquáticos brasileiros, nós analisamos dados de literatura para um estuário, dois rios, duas lagoas costeiras, oito lagos de inundação, um lago natural profundo, cinco grandes reservatórios (>30km<sup>2</sup> de área) e 14 pequenos reservatórios (<30km<sup>2</sup> de área). Nesses últimos estão incluídos dados originais de cinco sistemas do semi-árido do nordeste do Brasil referentes a trabalho em andamento de J. Brasil (dados não publicados), totalizando 33 sistemas, que abrangem todas as regiões do país. Nós usamos uma Análise de Correspondência sem Tendência (DCA) (Hill & Gauch 1980), a partir de uma matriz binária de presença-ausência dos 28 grupos funcionais mais importantes, segundo os trabalhos publicados sobre os 33 sistemas. A análise estatística foi conduzida com o programa PC-ORD 5 (McCune & Mefford 1997).

O gráfico de ordenação de diferentes corpos aquáticos do Brasil (Figura 7) indicou que diferentes sistemas compartilham grupos funcionais similares de acordo com seu estado trófico. O primeiro eixo principal discriminou os sistemas menos



**Figura 7.** Ordenação de 33 corpos e cursos de águas continentais do Brasil com base nos grupos funcionais do fitoplâncton mais importantes (X1, X2, X3, S1, S2, Sn, M, MP, K, H1, H2, A, C, D, P, N, N<sub>A</sub>, E, Y, L<sub>O</sub>, L<sub>M</sub>, W1, W2, Q, Z, J, F, T). Círculos e quadrados vazios representam ambientes oligotróficos e mesotróficos, respectivamente. Círculo e quadrados cheios representam ambientes eutróficos e hipereutróficos, respectivamente. Est, estuário; Rio, rios; Lna, lago natural; Lco, lagoa costeira; Lin, lago de inundação; Rpq, reservatório pequeno (<30km<sup>2</sup>), Rgr, reservatório grande (>30km<sup>2</sup>).

**Figure 7.** Ordination of 33 aquatic ecosystems from Brazil based on most important functional groups of phytoplankton (X1, X2, X3, S1, S2, Sn, M, MP, K, H1, H2, A, C, D, P, N, N<sub>A</sub>, E, Y, L<sub>O</sub>, L<sub>M</sub>, W1, W2, Q, Z, J, F, T). The empty circles and squares represent oligotrophic and mesotrophic systems, respectively. The full circles and squares represent eutrophic and hypertrophic systems, respectively. Est, estuary; Rio, rivers; Lna, natural lakes; Lco, coastal lakes; Lin, flood plain lakes; Rpq, small reservoirs (<30km<sup>2</sup>), Rgr, large reservoirs (>30km<sup>2</sup>).

enriquecidos em nitrogênio e fósforo (lagos de inundação e uma lagoa costeira oligotróficos), que são representados pelos grupos funcionais X3 e Z, formados por organismos pequenos do nanoplâncton de lagos oligotróficos; pelos grupos N encontrado em lagos com epilimnio mesotrófico; E com forte representação entre lagos mesotróficos e sensíveis ao enriquecimento de nutrientes e pelo grupo Q, comum em lagos húmicos e pouco enriquecidos. Esses grupos são representantes importantes da comunidade fitoplanctônica de lagos oligotróficos como a Lagoa Comprida, RJ e de lagos de inundação do Rio Araguaia, tendo como espécies representativas: *Chlorella minutissima*, *Eunotia incisa*, *Dinobryon sertularia*, *Gonyostomum semen* e *Heterosigma cf. akashiwo* (Alves-de-Souza *et al.* 2006, Nabout *et al.* 2006).

No outro extremo do eixo 1 encontram-se ambientes em condições nutricionais intermediárias (mesotróficos), um lago natural profundo e pequenos reservatórios, que são descritos por grupos funcionais típicos de ambientes pobres ou enriquecidos, tais como: grupo A formado por diatomáceas cêntricas comuns em lagos claros e pobres em nutrientes; F que é representado por clorofíceas coloniais, que tendem a dominar em ambientes com epilimnio claro, e  $N_A$ , que compreende desmídias pequenas, que ocorrem em epilimnio claro de lagos atelomíticos onde a mistura diária impede perdas das populações por sedimentação para o hipolimnio. Outros agrupamentos que se destacaram foram o X1, formado por organismos pequenos típicos de ambientes mesclados e enriquecidos, e o grupo C, formado por diatomáceas penadas, sendo esse último grupo favorecido por sua alta razão  $sv^{-1}$ , que lhe confere a habilidade de ser eficiente receptor de luz. A contribuição desses grupos foi importante no lago natural Dom Helvécio, MG e no reservatório Faxinal, RS (Souza *et al.* 2008, Becker *et al.* 2009a).

O segundo eixo principal separa os sistemas mais produtivos. Os rios e lagos de inundação eutróficos, caracterizados pela dominância dos grupos funcionais K, S2, D, P e J, são separados de sistemas muito enriquecidos, principalmente os pequenos reservatórios hipereutróficos, representados pelos grupos funcionais S1, S<sub>n</sub> e M (Huszar *et al.* 2000, Dantas *et al.* 2008). O grupo K é formado por cianobactérias coloniais de células pequenas, encontradas em lagos

rasos eutróficos; S2 é formado por cianobactérias coloniais de células pequenas, encontradas em lagos rasos eutróficos; S2 é formado por cianobactérias filamentosas que ocorrem em lagos rasos eutróficos, túrbidos e alcalinos; D é também encontrado em lagos eutróficos, rasos e túrbidos e integrado por diatomáceas pequenas de crescimento rápido; P é um grupo polifilético (desmídias e diatomáceas), tolerante a baixa luminosidade e mistura da coluna d'água; e J formado por algas verdes (Chlorococcales) sem movimento e não mucilaginosas, proeminentes em sistemas enriquecidos. Exemplos de ambientes que apresentam essas características e dominância por parte desses grupos são o Rio Pomba, MG (Soares *et al.* 2007) e a Lagoa do Coqueiro no pantanal de Poconé, MT (Loverde-Oliveira & Huszar 2010). Já os grupos S1 e S<sub>n</sub>, representados por espécies de cianobactérias filamentosas boas antenas de luz, caracterizam lagos rasos enriquecidos, túrbidos e bem mesclados (Reynolds *et al.* 2002), os quais são importantes em açudes enriquecidos do nordeste brasileiro e envolvem as espécies *C. raciborskii*, *Phormidium* sp, *Pseudanabaena galeata*, *P. limnetica*, *Planktothrix agardhii*. O grupo M, formado por espécies de *Microcystis* e *Sphaerocavum brasiliensis*, pode dominar em lagos rasos de baixas latitudes com estratificação diária (Reynolds *et al.* 2002), tendo sido também freqüente em pequenos reservatórios fortemente enriquecidos (Huszar *et al.* 2000, Dantas *et al.* 2008).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados da análise feita sobre os sistemas aquáticos brasileiros com base em dados publicados mostraram que o esquema de Reynolds *et al.* (2002) é uma potencial ferramenta para sintetizar os tipos de comunidades em ecossistemas aquáticos brasileiros, levando-se em consideração o tipo de ambiente e seu estado trófico. No entanto, apesar desse esquema conter uma base rica de informações e de estar sendo testado satisfatoriamente em diversas regiões tropicais e temperadas, ele apresenta algumas limitações, a saber: (i) alguns dos novos agrupamentos que foram apresentados em Reynolds *et al.* (2002) foram formados apenas por bases intuitivas dos autores, portanto de forma subjetiva; (ii) o esquema depende do conhecimento taxonômico dos especialistas, o

que pode resultar em uma inclusão equivocada das espécies em determinado grupo e, conseqüentemente, em conclusões errôneas (Padisák *et al.* 2009); (iii) a inclusão de novas espécies (aquelas que não estão presentes nos representantes típicos sugeridos pelos autores) em um determinado grupo depende das características do habitat onde as mesmas são encontradas; e posteriormente o habitat é interpretado a partir dos grupos funcionais nele encontrado, seguindo um raciocínio cíclico quando se vai testar a adequação do esquema. Devido a essas limitações, outros esquemas de grupos funcionais têm sido propostos. Portanto, estudos futuros em ecologia do fitoplâncton devem dar ênfase em testar qual dos esquemas propostos é mais eficiente em prever a composição da comunidade fitoplanctônica a partir das condições ambientais.

**AGRADECIMENTOS:** Nós agradecemos a um revisor anônimo pelas valiosas sugestões no manuscrito e a Eleonora Appel pela formatação do gráfico de ordenação. Este estudo contou com o apoio do CNPq/CT-HIDRO (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) através da bolsa de doutorado para J. Brasil (processo nº 141682/2007-8). VH recebe financiamento parcial do CNPq (processo nº 307727/2009-2).

## REFERÊNCIAS

- ALVES-DE-SOUZA, C.; MENEZES, M. & HUSZAR, V.L.M. 2006. Phytoplankton composition and functional groups in a tropical humic coastal lagoon, Brazil. *Acta Botanica Brasílica*, 20(3): 701-708, <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062006000300019>
- ANDERSON, D.M. & RENGEFORS, K. 2006. Community assembly and seasonal succession of marine dinoflagellates in a temperate estuary: the importance of life cycle events. *Limnology and Oceanography*, 51:860-73, <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2006.51.2.0860>
- BARTON, N.H. & CHARLESWORTH, B. 1998. Why Sex and Recombination? *Science*, 281: 1986-1990, <http://dx.doi.org/10.1126/science.281.5385.1986>
- BECKER, V.; HUSZAR, V.L.M. & CROSSETTI, L.O. 2009a. Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir. *Hydrobiologia*, 628:137-151, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-009-9751-7>
- BECKER, V.; CARDOSO, L.S. & HUSZAR, V.L.M. 2009b. Diel variation of phytoplankton functional groups in a subtropical reservoir in southern Brazil during an autumnal stratification period. *Aquatic Sciences*, 43:285-293.
- BECKER, V.; CAPUTO, L.; ORDÓÑEZ, J.; MARCÉ, R.; ARMENGOL, J.; CROSSETTI, L.O. & HUSZAR, V.L.M. 2010. Driving factors of the phytoplankton functional groups in a deep Mediterranean reservoir. *Water Research*, 44: 3345-3354, <http://dx.doi.org/10.1016/j.watres.2010.03.018>
- BEISNER, B.; PERES-NETO, P.; LINDSTRO, E.; BARNETT, B. & LONGHI, M. 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, 87: 2985-2991, [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2985:TROEAS\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2985:TROEAS]2.0.CO;2)
- BORGES, P.A.F.; TRAIN, S. & RODRIGUES, L.C. 2008. Spatial and temporal variation of phytoplankton in two subtropical Brazilian reservoirs. *Hydrobiologia*, 607:63-74, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-008-9367-3>
- BORICS, G.; VÁRBÍRÓ, G.; GRIGORSZKY, I.; KRASZNAI, E.; SZABÓ, S. & KISS, T. 2007. A new evaluation technique of potamoplankton for the assesment of the ecological status of rivers. Large Rivers, 17. *Archiv für Hydrobiologie Supplement*, 161: 465-486.
- BOVO-SCOMPARIN, V.M. & TRAIN, S. 2008. Long-term variability of the phytoplankton community in an isolated floodplain lake of the Ivinhema River State Park, Brazil. *Hydrobiologia*, 610: 331-344, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-008-9448-3>
- BRUNBERG, A.K. & BLOMQUIST, P. 2003. Recruitment of *Microcystis* (Cyanophyceae) from lake sediments: the importance of littoral inocula. *Journal of Phycology*, 39:58-63, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.02059.x>
- CALLIERI, C.; CARAVATI, E.; MORABITO, G. & OGGIONI, A. 2006. The unicellular freshwater cyanobacterium *Synechococcus* and mixotrophic flagellates: Evidence for a functional association in an oligotrophic, subalpine lake. *Freshwater Biology*, 51: 263-273, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01489.x>
- CARNEIRO, F.M.; BINI, L.M. & RODRIGUES, L.C. 2010. Influence of taxonomic and numerical resolution on the analysis of temporal changes in phytoplankton communities. *Ecological Indicators*, 10: 249-255, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.05.004>
- CHEPURNOV, V.A.; MANN, D.G.; VYVERMAN, W.; SABBE, K. & DANIELIDIS, D.B. 2002. Sexual reproduction, mating system, and protoplast dynamics of *Seminavis* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 38:1004-1019, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.t01-1-01233.x>

- COSTA, L.S.; HUSZAR, V.L.M. & OVALLE, A.R. 2009. Phytoplankton Functional Groups in a Tropical Estuary: Hydrological Control and Nutrient Limitation. *Estuaries and Coasts*, 32:508-521, <http://dx.doi.org/10.1007/s12237-009-9142-3>
- CROSSETTI, L.O. & BICUDO, C.E.M. 2008a. Phytoplankton as a monitoring tool in a tropical urban shallow reservoir (Garças Pond): The assemblage index application. *Hydrobiologia*, 610: 161-173, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-008-9431-z>
- CROSSETTI, L.O. & BICUDO, C.E.M. 2008b. Adaptations in phytoplankton life strategies to imposed change in a shallow urban tropical eutrophic reservoir, Garças Reservoir, over 8 years. *Hydrobiologia*, 614: 91-105, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-008-9539-1>
- DANTAS, E.W.; MOURA, A.N.; BITTENCOURT-OLIVEIRA, M.C.; ARRUDA NETO, J.D.T. & CAVALCANTI, A.D.C. 2008. Temporal variation of the phytoplankton community at short sampling intervals in the Mundau reservoir, Northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 22: 970-982, <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062008000400008>
- DEMOTT, W.R.; GULATI, R.D. & VAN DONK, E. 2001. Daphnia food limitation in three hypereutrophic Dutch lakes: evidence for exclusion of large-bodied species by interfering filaments of Cyanobacteria. *Limnology and Oceanography*, 46: 2054-2060, <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.2054>
- DROOP, M.R. 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae. *Journal of Phycology*, 9:264-272, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1529-8817.1973.tb04092.x>
- DUGDALE, R.C. 1967. Nutrient limitation in sea: dynamics identification and significance. *Limnology and Oceanography*, 12:685-695, <http://dx.doi.org/10.4319/lo.1967.12.4.0685>
- FALKOWSKI, P.G. & RAVEN, J.A. 2007. *Aquatic Photosynthesis*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ. 500p.
- FERRÃO FILHO, A.S.; COSTA, S.M.; RIBEIRO, M.G.L. & AZEVEDO, S.M.F.O. 2008. Effects of a Saxitoxin-Producer Strain of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) on the Swimming Movements of Cladocerans. *Environmental Toxicology*, 23: 161-168, <http://dx.doi.org/10.1002/tox.20320>
- FINKEL, Z.V.; BEARDALL, J.; FLYNN, K.J.; QUIGG, A.; REES, T.A.V. & RAVEN, J.A. 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 32: 119-137, <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbp098>
- FINLAY, B.J. 2002. Global Dispersal of Free-Living Microbial Eukaryote Species. *Science*, 296: 1061-1063, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1070710>
- FONSECA, B.M. & BICUDO, C.E.M. 2008. Phytoplankton seasonal variation in a shallow stratified eutrophic reservoir (Garças Pond, Brazil). *Hydrobiologia*, 600: 267-282, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-007-9240-9>
- FONSECA, B.M. & BICUDO, C.E.M. 2010. How important can the presence/absence of macrophytes be in determining phytoplankton strategies in two tropical shallow reservoirs with different trophic status? *Journal of Plankton Research*, 32: 31-46, <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbp107>
- GEMELGO, M.C.P.; MUCCI, J.L.N. & NAVAS-PEREIRA, D. 2009. Population dynamics: seasonal variation of phytoplankton functional groups in Brazilian reservoirs (Billings and Guarapiranga, São Paulo). *Brazilian Journal of Biology*, 69: 1001-1013, <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842009000500004>
- GENG, H. & XIE, P. 2008. Experimental studies on the effects of toxic *Microcystis aeruginosa* PCC7820 on the survival and reproduction of two freshwater rotifers *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus rubens*. *Ecotoxicology*, 17:709-715, <http://dx.doi.org/10.1007/s10646-008-0219-8>
- GER, K.A.; THE, S.J.; BAXA, D.V.; LESMEISTER, S. & GOLDMAN, C.R. 2010. The effects of dietary *Microcystis aeruginosa* and microcystin on the copepods of the upper San Francisco Estuary. *Freshwater Biology*, 55: 1548-1559, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02367.x>
- GRIME, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Ltda, New York, NY. 222p.
- HAMM, C.E.; MERKEL, R.; SPRINGER, O.; JURKOJC, P.; MAIER, C.; PRECHTEL, K. & SMETACEK, V. 2003. Architecture and material properties of diatom shells provide effective mechanical protection. *Nature*, 421: 841-843, <http://dx.doi.org/10.1038/nature01416>
- HARDIN, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, 131: 1292-1297, <http://dx.doi.org/10.1126/science.131.3409.1292>
- HILL, M.O. & GAUCH, H.G. 1980. Detrend correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58, <http://dx.doi.org/10.1007/BF00048870>
- HILLEBRAND, H. & AZOVSKY, A.I. 2001. Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient. *Ecography*, 24, 251-256, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00197.x>

- HILTZ, M.; BATES, S.S. & KACZMARSKA, I. 2000. Effect of light: dark cycles and cell apical length on the sexual reproduction of the pennate diatom *Pseudo-nitzschia multiseriata* (Bacillariophyceae) in culture. *Phycologia* 39:59-66, <http://dx.doi.org/10.2216/i0031-8884-39-1-59.1>
- HOLLIDAY, R. 2006. Meiosis and sex: potent weapons in the competition between early eukaryotes and prokaryotes. *BioEssays*, 28: 1123-1125, <http://dx.doi.org/10.1002/bies.20492>
- HUISMAN, J. & HULOT, F.D. 2005. Population dynamics of harmful cyanobacteria. Factors affecting species composition. Pp. 143-176. In: J. Huisman, H.C.P. Matthijs & P.M. Visser (eds.). Harmful Cyanobacteria. Springer. Dordrecht, The Netherlands. 250p., [http://dx.doi.org/10.1007/1-4020-3022-3\\_7](http://dx.doi.org/10.1007/1-4020-3022-3_7)
- HUSZAR, V.L.M.; SILVA, L.H.S.; MARINHO, M.; DOMINGOS, P. & SANT'ANNA, C.L. 2000. Cyanoprokaryote assemblages in eight productive tropical Brazilian waters. *Hydrobiologia*, 424: 67-77, <http://dx.doi.org/10.1023/A:1003996710416>
- HUSZAR, V.L.M. & REYNOLDS, C.S. 1997. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian floodplain lake (Lago Batata, Pará, Brazil): Responses to gradual environmental change. *Hydrobiologia*, 346: 169-181, <http://dx.doi.org/10.1023/A:1002926318409>
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.
- HUTCHINSON, G.E. 1967. *A Treatise on Limnology*. Volume II: *Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton*. John Wiley & Sons, New York, NY. 1115p.
- ISVÁNOVICS, V.; SHAFIK, H.M.; PRÉSING, M. & JUHOS, S. 2000. Growth and phosphate uptake kinetics of the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophyceae) in throughflow cultures. *Freshwater Biology*, 43: 257-275, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00549.x>
- JANG, M.H.; HA, K.; JOO, G.J. & TAKAMURA, N. 2003. Toxin production of cyanobacteria is increased by exposure to zooplankton. *Freshwater Biology*, 48: 1540-1550, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00549.x>
- JANG, M.H.; JUNG, J.M. & TAKAMURA, N. 2007. Changes in microcystin production in cyanobacteria exposed to zooplankton at different population densities and infochemical concentrations. *Limnology and Oceanography*, 52: 1454-1466, <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2007.52.4.1454>
- KIRK, J.T.O. 1994. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*, Second Edition. Cambridge University Press, New York, NY, 509p., <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511623370>
- KOESTER, J.A.; SWALWELL, J.E.; DASSOW, P.V. & ARMBRUST, E.V. 2010. Genome size differentiates co-occurring populations of the planktonic diatom *Ditylum brightwellii* (Bacillariophyta). *BMC Evolutionary Biology*, 10: 1-11, <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-10-1>
- KREMP, A. & HEISKANEN, A.S. 1999. Sexuality and cyst formation of the spring-bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* in the coastal northern Baltic Sea. *Marine Biology*, 134:771-777, <http://dx.doi.org/10.1007/s002270050594>
- 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: 901-912, <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/24.9.901>
- KRUK, C.; HUSZAR, V.L.M.; PEETERS, E.T.H.M.; BONILLA, S.; COSTA, L.; LÜRLING, M.; REYNOLDS, C. & SCHEFFER, M. 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, 55: 614-627, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02298.x>
- KRUK, C.; PEETERS, E.T.H.M.; VAN NES, E.H.; HUSZAR, V.L.M.; COSTA, L.S. & SCHEFFER, M. 2011. Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology and Oceanography*, 56: 110-118, <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2011.56.1.0110>
- LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LANDSBERG, J. & FORBES, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 474-478, [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01219-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01219-6)
- LAWTON, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84:177-192, <http://dx.doi.org/10.2307/3546712>
- LEWIS, W.M.J. 1976. Surface/volume ratio: implications for phytoplankton morphology. *Science*, 192: 885-887. <http://dx.doi.org/10.1126/science.192.4242.885>
- LEWIS, J.; HARRIS, A.S.D.; JONES, K.J. & EDMONDS, R.L. 1999. Long-term survival of marine planktonic diatoms and dinoflagellates in stored sediment samples. *Journal of Plankton Research*, 21: 343-354, <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/21.2.343>



- LITCHMAN, E. & KLAUSMEIER, C.A. 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 39: 615-639, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549>
- LOVERDE-OLIVEIRA, S.M. & HUSZAR, V.L.M. 2007. Phytoplankton ecological responses to the flood pulse in a Pantanal lake, Central Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensis*, 19: 117-130.
- LOVERDE-OLIVEIRA, S.M. & HUSZAR, V.L. 2010. Efeitos do pulso de inundação sobre a qualidade da Água da lagoa do Coqueiro, Pantanal de Poconé, Mato Grosso Pp. 82-102. In: J.W.M.C. Santos (org.). *Produção do Espaço e Transformações Socioambientais das Paisagens do Mato Grosso*. Edufmt, Cuiabá, MG. 197p.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 203p.
- MARGALEF, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*, 1: 493-509.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M.J. 1997. *PC-ORD for Windows. Multivariate Analysis of Ecological Data Version 3.0. MjM Software*. Glenden Beach, Oregon. USA.
- MCGILL, B.; ENQUIST, B.J.; WEIHER, E. & WESTOBY, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 178-185, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- MCQUOID, M.R. & GODHE, A. 2004. Recruitment of coastal planktonic diatoms from benthic versus pelagic cells: variations in bloom development and species composition. *Limnology and Oceanography*, 49:1123-1133, <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2004.49.4.1123>
- MELO, S. & HUSZAR, V.L.M. 2000. Phytoplankton in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Brasil): Diel variation and species strategies. *Journal of Plankton Research*, 22: 63-76, <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/22.1.63>
- MIELEITNER, J.; BORSUK, M.; BÜRGI, H.-R. & REICHERT, P. 2008. Identifying functional groups of phytoplankton using data from three lakes of different trophic state. *Aquatic Sciences*, 70: 30-46, <http://dx.doi.org/10.1007/s00027-007-0940-z>
- MOURA, A.N.; BITTENCOURT-OLIVEIRA, M.C.; DANTAS, E.W. & ARRUDA NETO, J.D.T. 2007. Phytoplanktonic Associations: A Tool to Understand Dominance Events in a Tropical Brazilian Reservoir. *Acta Botanica Brasílica*, 21: 641-648, <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062007000300011>
- NABOUT, J.C. & NOGUEIRA, I.S. 2008. Distribuição vertical da comunidade fitoplanctônica do lago dos Tigres (Goiás, Brasil). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 30: 47-55.
- NABOUT, J.C.; NOGUEIRA, I.S. & OLIVEIRA, L.G. 2006. Phytoplankton community of floodplain lakes of the Araguaia River, Brazil, in the rainy and dry seasons. *Journal of Plankton Research*, 28: 181-193, <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbi111>
- NABOUT, J.C.; NOGUEIRA, I.S. & OLIVEIRA, L.G. 2009. Estrutura de populações de fitoflagelados nas lagoas de inundação do rio Araguaia, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 23: 67-72, <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062009000100008>
- NASELLI-FLORES, L. & BARONE, R. 2007. Pluriannual morphological variability of phytoplankton in a highly productive Mediterranean reservoir (Lake Arancio, Southwestern Sicily). *Hydrobiologia*, 578: 87-95, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-006-0436-1>
- NASELLI-FLORES, L.; PADISÁK, J. & ALBAY, M. 2007. Shape and size in phytoplankton ecology: do they matter? *Hydrobiologia*, 578: 157-161, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-006-2815-z>
- NEHRING, S. 1996. Recruitment of planktonic dinoflagellates: importance of benthic resting stages and resuspension events. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 81: 513-527, <http://dx.doi.org/10.1002/iroh.19960810404>
- OTTO, S.P. & GERSTEIN, A.C. 2006. Why have sex? The population genetics of sex and recombination. *Biochemical Society Transactions*, 34: 519-522, <http://dx.doi.org/10.1042/BST0340519>
- PACHECO, J.P.; IGLESIAS, C.; MEERHOFF, M.; FOSALBA, C.; GOYENOLA, G.; MELLO, F.T.; GARCÍA, S.; GELÓS, M. & GARCÍA-RODRÍGUEZ, F. 2010. Phytoplankton community structure in five subtropical shallow lakes with different trophic status (Uruguay): a morphology-based approach. *Hydrobiologia*, 646: 187-197, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-010-0180-4>
- PADISÁK, J. 2003. Phytoplankton. Pp. 251-308. In: P.E. O'Sullivan & C.S. Reynolds (eds.). *The Lakes Handbook 1. Limnology and Limnetic Ecology*. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK. 699p.

- PADISÁK, J. & REYNOLDS, C.S. 1998. Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to cyanoprokaryotes. *Hydrobiologia*, 384: 41-53, <http://dx.doi.org/10.1023/A:1003255529403>
- PADISÁK, J., É. SORÓCZKI-PINTÉR, É & REZNER, ZS. 2003a. Sinking properties of some phytoplankton shapes and relation of form resistance to morphological diversity of plankton – an experimental study. *Hydrobiologia* 500: 243-257.
- PADISÁK, J.; BORICS, G.; FEHÉR, G.; GRIGORSZKY, I.; OLDAL, I.; SCHMIDT, A. & ZÁMBÓNÉ-DOMA, Z. 2003b. Dominant species, functional assemblages and frequency of equilibrium phases in late summer phytoplankton assemblages in Hungarian small shallow lakes. *Hydrobiologia*, 502: 157-168, <http://dx.doi.org/10.1023/B:HYDR.0000004278.10887.40>
- PADISÁK, J.; GRIGORSZKY, I.; BORICS, G. & SORÓCZKI-PINTÉR, É. 2006. Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: The assemblage index. *Hydrobiologia* 553: 1-14, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-005-1393-9>
- PADISÁK, J.; CROSSETTI, L.O. & NASELLI-FLORES, L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621: 1-19, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-008-9645-0>
- PANOSSO, R. & LÜRLING, M. 2010. *Daphnia magna* feeding on *Cylindrospermopsis raciborskii*: the role of food composition, filament length and body size. *Journal of Plankton Research*, 32: 1393-1404, <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbq057>
- PIANKA, E.R. 1970. On r and K selection. *American Naturalist*, 104: 592-597, <http://dx.doi.org/10.1086/282697>
- PIANKA, E.R. 2000. *Evolutionary Ecology*, Sixth edition. Addison Wesley Longman, San Francisco, CA. 512p.
- RANGEL, L.M.; SILVA, L.H.S.; ARCIFA, M.S. & PERTICARRARI, A. 2009. Driving forces of the diel distribution of phytoplankton functional groups in a shallow tropical lake (Lake Monte Alegre, Southeast Brazil) *Brazilian Journal of Biology*, 69: 75-78, <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842009000100009>
- REYNOLDS, C.S. 1980. Phytoplankton associations and their periodicity in stratifying lake systems. *Holarctic Ecology*, 3, 141-159.
- REYNOLDS, C.S. 1983. A physiological interpretation of the dynamic responses of a population of a planktonic diatom to physical variability of the environment. *New Phytologist*, 95: 41-53, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1983.tb03467.x>
- REYNOLDS, C.S. 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. Pp. 388-433. In: C.D. Sandgren (ed.). *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, New York, NY. 442p.
- REYNOLDS, C.S. 1997. *Vegetation Process in the Pelagic: A Model for Ecosystem Theory*. Ecology Institute Oldendorf/Luhe, Germany. 367p.
- REYNOLDS, C.S. 2006. *Ecology of Phytoplankton*, Cambridge University Press, Cambridge, UK. 535p., <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511542145>
- REYNOLDS, C.S. 2007. Variability in the provision and function of mucilage in phytoplankton: facultative responses to the environment. *Hydrobiologia*, 578:37-45, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-006-0431-6>
- REYNOLDS, C.S. & IRISH, A. E. 1997. Modelling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs: the problem of in-situ growth rates. *Hydrobiologia*, 349: 5-17, <http://dx.doi.org/10.1023/A:1003020823129>
- REYNOLDS, C.; HUSZAR, V.; KRUK C.; NASELLI-FLORES, L. & MELO, S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24: 417-428, <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/24.5.417>
- ROCAP, G.; LARIMER, F.W.; LAMERDIN, J.; MALFATTI, S.; CHAIN, P.; AHLGREN, N.A.; ARELLANO, A.; COLEMAN, M.; HAUSER, L.; HESS, W.R.; JOHNSON, Z.I.; LAND, M.; LINDELL, D.; POST, A.F.; REGALA, W.; SHAH, M.; SHAW, S.L.; STEGLICH, C.; SULLIVAN, M.B.; TING, C.S.; TOLONEN, A.; WEBB, E.A.; ZINSER, E.R. & CHISHOLM, S.W. 2003. Genome divergence in two *Prochlorococcus* ecotypes reflects oceanic niche differentiation. *Nature*, 424:1042-1047, <http://dx.doi.org/10.1038/nature01947>
- SALMASO, N. & PADISÁK, J. 2007. Morpho-functional groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia*, 578: 97-112, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-006-0437-0>
- SANDGREN, C.D. 1988. *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, New York, NY. 442p.

- SCHEFFER, M. 1998. *Ecology of Shallow Lakes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 357p.
- SILVA, C.A.; TRAIN, S. & RODRIGUES, L.C. 2005. Phytoplankton assemblages in a Brazilian subtropical cascading reservoir system. *Hydrobiologia*, 537: 99-109, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-004-2552-0>
- SIMBERLOFF, D. 2004. Community ecology: is it time to move on? *American Naturalist*, 163: 787-799, <http://dx.doi.org/10.1086/420777>
- SMETACEK, V. 2001. A watery arms race. *Nature*, 411: 745, <http://dx.doi.org/10.1038/35081210>
- SOARES, M.C.S.; HUSZAR, V.L.M. & ROLAND, F. 2007. Phytoplankton dynamics in two tropical rivers with different degrees of human impact (Southeast Brazil). *River Research and Applications*, 23: 698-714, <http://dx.doi.org/10.1002/rra.987>
- SOMMER, U. 1984. The paradox of the plankton: fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. *Limnology and Oceanography*, 29: 633-636, <http://dx.doi.org/10.4319/lo.1984.29.3.0633>
- SOUZA, M. B. G.; BARROS, C.F.A.; BARBOSA, F.A.R.; HAJNAL, É. & PADISÁK, J. 2008. The role of atelomixis in phytoplankton assemblages' replacement in Dom Helvécio Lake, South-East Brazil. *Hydrobiologia*, 607: 211-224, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-008-9392-2>
- STEARNS, S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87: 476-486, <http://dx.doi.org/10.1007/s001140050763>
- STOMP, M.; HUISMAN, J.; DE JONGH, F.; VERAART, A.J.; GERLA, D.; RIJKEBOER, M.; IBELINGS, B.W.; WOLLENZIEN, U.I.A. & STAL, L.J. 2004. Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton biodiversity. *Nature*, 432:104-107, <http://dx.doi.org/10.1038/nature03044>
- STOMP, M.; HUISMAN, J.; VÖROS, L.; PICK, F.R.; LAAMANEN, M.; HAVERKAMP, T. & STAL, L.J. 2007. Colourful coexistence of red and green picocyanobacteria in lakes and seas. *Ecology Letters*, 10:290-298, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01026.x>
- TILMAN, D. & KILHAM, S.S. 1976. Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semi-continuous culture. *Journal of Phycology*, 12: 375-383.
- TILMAN, D.; KILHAM, S.S. & KILHAM, P. 1982. Phytoplankton community ecology: The role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 349-372, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.002025>
- TING, C.S.; ROCAP, G.; KING, J. & CHISHOLM, S.W. 2002. Cyanobacterial photosynthesis in the oceans: the origins and significance of divergent light-harvesting strategies. *Trends in Microbiology*, 10:134-142, [http://dx.doi.org/10.1016/S0966-842X\(02\)02319-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0966-842X(02)02319-3)
- VERSCHOOR, A.M.; VAN DER STAP, I.; HELMSING, N. R.; LÜRLING, M. & VANDONK, E. 2004. Inducible colony formation within the scenedesmaceae: adaptive responses to infochemicals from two different herbivore taxa. *Journal of Phycology*, 40: 808-814, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1529-8817.2004.04007.x>
- 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: 882-892, <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- WEBB, C.O.; ACKERLY, D.D.; MCPEEK, M.A. & DONOGHUE, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475-505, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- WEBB, C.T.; HOETING, J.A.; AMES, G.M.; PYNE, M.I. & POFF, N.L. 2010. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters*, 13: 267-283, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01444.x>
- WEIHER, E.; CLARKE, G.D.P. & KEDDY, P.A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81: 309-322, <http://dx.doi.org/10.2307/3547051>
- WEITHOFF, G. 2003. The concepts of 'plant functional types' and 'functional diversity' in lake phytoplankton - a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology*, 48: 1669-1675, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01116.x>
- WESTOBY, M. & WRIGHT, I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21:261-268, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.004>
- WILSON, A.E.; SARNELLE, O. & TILLMANN, A.R. 2006. Effects of cyanobacterial toxicity and morphology on the population growth of freshwater zooplankton: meta-analyses of laboratory experiments. *Limnology and Oceanography*, 51: 1915-1924, <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2006.51.4.1915>

WU, Z.; SHI, J. & LI, R. 2009. Comparative studies on photosynthesis and phosphate metabolism of *Cylindrospermopsis raciborskii* with *Microcystis aeruginosa* and *Aphanizomenon flos-aquae*. *Harmful Algae*, 8: 910-915, <http://dx.doi.org/10.1016/j.hal.2009.05.002>

YANG, Z.; KONG, F.X.; SHI, X.L. & CAO, H. S. 2006. Morphological response of *Microcystis aeruginosa* to grazing by different sorts of zooplankton. *Hydrobiologia*, 563: 225-230, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-005-0008-9>

ZHEN, Y. & KONG, F. 2012. Formation of large colonies: a defense mechanism of *Microcystis aeruginosa* under continuous grazing pressure by flagellate *Ochromonas* sp. *Journal of Limnology*, 71. <http://dx.doi.org/10.3274/JL12-71-1-02>

ZUBKOV, M.V. & TARRAN, G.A. 2008. High bacterivory by the smallest phytoplankton in the North Atlantic Ocean. *Nature*, 455: 224-227, <http://dx.doi.org/10.1038/nature07236>

Submetido em 07/10/2011

Aceito em 21/11/2011